

Die neuromuskulären Grundlagen des Werbeverhaltens der Roten Keulenheuschrecke *Gomphocerippus rufus* (L.)

NORBERT ELSNER

Zoologisches Institut der Universität zu Köln
Lehrstuhl für Tierphysiologie

Eingegangen am 17. April 1968

The Neuromuscular Basis of Courtship in the Grasshopper Gomphocerippus rufus (L.)

Summary. The males of many grasshoppers perform courtship songs which are suitable for physiological study because of their stereotypy and ease of elicitation. The courtship of *Gomphocerippus rufus* (Acrididae) includes not only stridulation with the hindlegs but also movements of the head and its appendages. It consists of a single behavioural sequence repeated continually over some 15 seconds (at 32°C). The sequence is divided into three subsequences.

One way to obtain insight into the nervous control of such behaviour is by analysis of the motor output. Muscle potentials are recorded with 30 µ steel wire electrodes. Apart from these light leads, the animal is free to move. Up to 15 electrodes can be implanted into the different thoracic muscles without noticeably influencing behaviour. Song is recorded simultaneously with the muscle activity. As the innervation of the muscles is simple, and as there is a fixed relationship between the action potentials of nerve and muscle, the nervous activity can be deduced from the muscle recordings. The recorded potentials can be related to the activity of single motor units.

The motor units of a muscle are always activated in a particular order. Some units are continuously active during song, while others are activated only when the song is above a certain intensity. When both types are active, the former leads the latter by 0.2—2 msec. The activity of whole muscles within a functional group follows a similar pattern. The sound produced by the up or the downstroke of the leg occurs at a fixed interval after the muscle potential. Sound production can therefore be described quantitatively in terms of the activity of a known group of muscles. The interval between up and downstrokes during song is fixed, but their repetition rate, and thus the phase relation between up and downstroke, varies.

The interplay of whole muscle groups on different sides of the body and in different segments were also investigated. Simultaneous recordings from the muscles of the two hindlegs show that their co-ordination alters between different subsequences. In the first subsequence the legs move synchronously, while in the second and third subsequences the legs either alternate or show a fixed delay between strokes. The song of subsequence 3 is divided into short chirps. During the first two leg cycles of a chirp the legs move metadromically with a delay of 5—6 msec, but for the rest of the chirp they move antidromically. During the initial metadromic period either leg can lead, but the lead may change both during and between chirps. Regardless of any change of lead that may have occurred, there is always a fixed interval of 36—38 msec between the last stroke of a chirp and the

first stroke of the same leg in the next chirp. Simultaneous recordings from leg and neck muscles show that head shaking and stridulation are coupled; each sideways movement of the head is followed by a chirp, with a phase lag of 120° , not a constant delay.

The intervals between successive leg movements and between successive chirps are limited to certain preferred values. Thus chirps occur at intervals of 400 msec at the start of subsequence 1, and at 100 msec intervals at the end of this sequence, but the transition is abrupt and without intermediate frequencies. Between the individual up or downstrokes of subsequence 2 and 3 there are 4 such preferred intervals which are related to each other in the ratios 2:3:4:6. Some of these intervals occur not only in song but also in the flight of the grasshopper.

Zusammenfassung. 1. Die Balz der Feldheuschrecke *Gomphocerippus rufus*, die das Männchen vor dem Weibchen vorträgt, setzt sich aus einer Folge ununterbrochen wiederholter Werbeeinheiten zusammen. Hauptbestandteile dieser Balz sind Singbewegungen beider Hinterbeine und Wendebewegungen des Kopfes und seiner Anhänge. Der Gesang besteht aus Lautgruppen, die in Lautstöße gegliedert sind. Eingriffe in die Bewegungsmechanik zeigen, daß die Beine während der Stridulation gleichzeitig um das Pleurocoxal- und um das Coxa-Trochanter-Gelenk auf- und abgeführt werden.

2. Beim freibeweglichen Tier werden mit dünnen Stahl-Elektroden ($30\ \mu$) während der Balz Muskelpotentiale registriert und simultan mit der Muskelaktivität wird der Gesang aufgezeichnet. Die implantierten Drähte stören das Verhalten nicht.

3. Zwischen Lautstößen und Muskelpotentialen bestehen strenge zeitliche Beziehungen. Simultane Ableitungen von den Hebern und Senkern von Coxa und Trochanter-Femur vermitteln ein quantitativ faßbares Bild des Bewegungsablaufes.

4. Der Bereich um die Elektrodenspitze, aus dem nennenswerte Muskelpotentiale abgeleitet werden, ist so begrenzt, daß man mit dieser Methode einzelne motorische Einheiten erfassen kann. Da zwischen Muskel- und Nervenpotentialen gesetzmäßige Beziehungen bestehen, kann aus dem Aktivitätsmuster einer Einheit das Entladungsmuster des zugeordneten Motoneurons indirekt erschlossen werden.

5. Die einzelnen motorischen Einheiten eines Muskels werden stets in einer bestimmten Reihenfolge aktiviert. Einheiten, die nur bei intensivem Gesang zum Einsatz kommen, setzen stets nach denen ein, die während des gesamten Gesanges tätig sind. Ähnliche zeitliche Beziehungen gelten auch für den Einsatz der Muskeln innerhalb der Aufstrich- und der Abstrichgruppe. Zwischen den antagonistisch tätigen Muskeln besteht eine konstante Phasenverschiebung von 5—6 msec; sie ist unabhängig von der Periodendauer, die verschiedene Werte annehmen kann.

6. Während des Gesanges schlagen die beiden Beine zu Beginn der Werbeeinheit syndrom, später vornehmlich metadrom und antidrom. In jeder Lautgruppe der 3. Untereinheit folgen die beiden ersten Auf- und Abschläge metadrom, dann wechseln die Beine zur antidromen Bewegung über bis auf den letzten syndromen Abschlag. Auf der Körperseite, deren Bein als letztes den Aufschlag durchführt, beginnt die nächstfolgende Lautgruppe stets 36—38 msec später. Das Gegenbein kann an dieser Stelle entweder 5—6 msec vorher oder nachher einsetzen. Gleicher gilt für den 2. Auf- und Abschlag. Auch hier ist der Abstand der zunächst nachhinkenden Seite festgelegt (24—26 msec) und das führende Bein kann vorausseilen oder nachkommen. Im Gesang sind somit 4 Koordinationstypen möglich; zwischen ihnen kann das Tier von Lautgruppe zu Lautgruppe wechseln.

7. Kopf- und Beinbewegungen in der Untereinheit 1 sind zeitlich streng korreliert: jeder Drehung des Kopfes nach einer Seite entspricht eine Lautgruppe.

Die Anzahl der Intervalle zwischen den Lautgruppen und zwischen den einzelnen Auf- oder Abstrichen des Beines ist begrenzt. Im letzteren Fall liegen 4 Vorzugsabstände vor, die zueinander in einfachen Zahlenverhältnissen stehen. Einige dieser Abstände treten nicht nur im Gesang, sondern auch beim Flug der Heuschrecke auf.

A. Einleitung

Für die Klärung der nervösen und neuromuskulären Grundlagen des Verhaltens bei Insekten eignen sich die Werbesänge der Feldheuschreckenmännchen besonders gut. Sie können in Gegenwart des Weibchens leicht und wiederholt ausgelöst werden und sind relativ formkonstant (JACOBS, 1950, 1953; HUBER, 1964; LOHER u. HUBER, 1964).

Beim freibeweglichen Insekt, das für solche Untersuchungen notwendige Voraussetzung ist, können die in den motorischen Nerven zu den Muskeln geleiteten Kommandos nur sehr schwer registriert werden. Wegen der einfachen Innervation der Muskeln ist es dagegen möglich, mit chronisch implantierten Elektroden die elektrische Aktivität einzelner motorischer Einheiten aufzuzeichnen und sie in Beziehung zu dem Bewegungsablauf zu setzen (HOYLE, 1957, 1964; WILSON, 1961; WILSON u. WEIS-FOGH, 1962; HUBER, 1965; BENTLEY u. KUTSCH, 1966; ELSNER, 1967). Da die Muskeln dieser Heuschrecken dem neurogenen Typ angehören, kann man aus der zeitlichen und räumlichen Gliederung der Muskelaktivität auf die Tätigkeit und Koordination der vorgesetzten motorischen Nervenzellen rückschließen und gewinnt mit dieser Methode einen gewissen Einblick in die Arbeitsweise des Zentralnervensystems.

In der vorliegenden Arbeit wird die Tätigkeit der wichtigsten in der Balz der Heuschrecke *Gomphocerippus rufus* eingesetzten Muskeln beschrieben. Im Vordergrund stehen dabei Fragen der Koordination einzelner motorischer Einheiten und der Muskeln auf einer und auf beiden Körperseiten, sowie in verschiedenen Körperabschnitten.

Ich danke meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. HUBER, für die Themenstellung und für Rat und Hilfe bei der Arbeit. Die Untersuchungen wurden gefördert durch ein Stipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes, sowie durch Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Stiftung Volkswagenwerk, die Herrn Prof. HUBER zur Verfügung standen.

B. Versuchstiere und Methodik

Tierhaltung und Zucht. Die Versuchstiere stammen aus dem Ahrtal; hier kommt *Gomphocerippus rufus* von Mitte August bis Ende Oktober oberhalb der Weinberge in großer Zahl vor. Die Tiere werden als letzte Larvenstadien oder als Imagines gefangen und bei Zimmertemperatur einzeln in Glaskästen (3 × 10 cm) gehalten. Nach einer teilweise vereinfachten Anweisung von LOHER (1966) ist es auch möglich, diese Heuschrecke zu züchten.

Operationstechnik und Messeinrichtung. Vor der Implantation der Elektroden in die Muskeln wird dem Tier ein 4—5 mg schwerer Halter aus 0,2 mm dickem Kupferblech mittels eines Bienenwachs-Kollophonium-Gemisches (2:1) auf das

Pronotum geklebt. An diesem Halter wird das Tier in eine drehbare Klemme unter dem Stereomikroskop eingespannt.

Als Ableitelektroden verwende ich 40—50 cm lange Drähte aus lackisoliertem V 2A-Stahl mit einem Durchmesser von 30μ . Die Spitze der gemeinsamen indifferenten Elektrode ist auf einer Länge von 1—2 mm abisoliert und zu einem Häkchen gebogen. Dieses wird zwischen dem 5. und 6. Abdominalsegment in den Hinterleib gestochen und mit Wachs-Kollophonium befestigt. Damit die Hinterbeine in ihrer Bewegung nicht gestört sind, wird der Draht ventral nach vorn geführt und erst zwischen Vorder- und Mittelbein nach oben gezogen. Die differenten, in die Muskeln eingepflanzten Elektroden bleiben bis zum blanken Querschnitt isoliert. Vor der Implantation wird mit einer Minutiennadel ein dünnes Loch in die Cuticula gestochen. Durch dieses wird das rechtwinklig abgebogene Endstück der differenten Elektrode eingeführt und an der Einstichstelle befestigt. Es können bis zu 15 differente Elektroden in die verschiedenen Muskeln des Pro- und Metathorakalsegments eingeführt werden.

Nach der Operation wird die Heuschrecke von der Klemme gelöst und in einen Faradayschen Käfig gesetzt. Ein darüber angebrachter Siccatherm-Strahler (250 W) heizt ihn auf $32 \pm 2^\circ\text{C}$ auf und sorgt für ausreichende Helligkeit. Die Elektroden drähte werden als Bündel nach oben geführt und einzeln in einem Elektrodenhalter festgeklemmt. Von hier aus führen abgeschirmte Microdot-Kabel zu den Vorverstärkern (Tektronix, Typ 122; asymmetrische Eingangsschaltung). Die Signale werden hundertfach verstärkt und auf dem Schirm eines Oszilloskopen (Tektronix, Typ 565) sichtbar gemacht. Durch Verwendung der Einschübe 3 A 3 und 3 A 74 können, je nach Bedarf, bis zu 8 Signale gleichzeitig dargestellt werden.

Bei dieser Art von Elektrodenführung bleibt die Heuschrecke weitgehend frei beweglich; ihr Verhalten wird durch die zahlreichen Ableitdrähte nicht beeinflußt. In Anwesenheit eines Weibchens beginnt das Männchen oft schon unmittelbar nach dem Eingriff zu singen. Ein Mikrophon (Beyer M 100), das wenige Zentimeter über dem Tier hängt, nimmt den Gesang auf. Die Tonsignale werden zunächst verstärkt (Revox G 36) und vor der Aufzeichnung zur Eliminierung von Störgeräuschen auf einen selektiven Verstärker¹ übertragen, der aus dem gesamten Tonspektrum ein enges Frequenzband herausfiltert. Als zweckmäßig erweist sich der Bereich um 18 kHz; das Lautmuster wird auch hier in allen Anteilen wieder gegeben (vgl. LOHER und HUBER, 1964).

Bei einigen Muskeln, die nicht nur im Gesang sondern auch beim Fliegen eingesetzt werden, habe ich die Aktivität auch während des Fluges erfaßt. Die Heuschrecke ist dabei an dem Prothoraxhalter starr aufgehängt und „fliegt“ in einem von vorne kommenden Luftstrom, den ein Windkanal erzeugt.

Die genaue Lage der Elektrodenspitze im Muskelgewebe wird post mortem bestimmt. Bei Verwendung von Stahldrähten eignet sich die Berliner-Blau-Reaktion zur Markierung des Ableitortes. Dazu genügt es, an die differente Elektrode für 3 sec eine positive Spannung von 4 V anzulegen und den Thorax anschließend in einer Lösung von 3%igem Kalium-Ferrozyanid zu fixieren.

C. Bewegungsablauf und Lautmuster der Balz

I. Werbeeinheit

Das Männchen streicht beim Gesang eine ca. 3,7 mm lange Zähnchenreihe, die sich auf der Innenseite der Hinterschenkel befindet, an der als Kante hervorstehenden *Vena radialis media* (BRUNNER) der Vorderflügel rhythmisch auf und ab (*Stenobothrus*-Typ der Lauterzeugung;

¹ Für die Konstruktion dieses Verstärkers danke ich Herrn R. WILHELM.

JACOBS, 1953). Man kann 3 Gesangsarten unterscheiden, die von FABER (1928, 1953) und JACOBS (1950, 1953) ausführlich beschrieben worden sind. 1. Den *gewöhnlichen Gesang*, der spontan oder als Antwort auf den Gesang eines Weibchens geäußert wird; 2. *Such- oder Gehlaute*, d.h. kurze Folgen von Lautstößen, die das Männchen häufig hören läßt, wenn es sich einem Weibchen nähert, und 3. den *Werbegesang*. Dieser umfaßt neben den Bein- auch Kopf-, Palpen- und Antennenbewegungen und wird von JACOBS (1950) als *Balz* bezeichnet. Sie ist in eine Einstellbewegung vor dem Weibchen und in eine Folge gleich gebauter *Werbeeinheiten* gegliedert. Jede Werbeeinheit setzt sich aus 3 aufeinanderfolgenden *Untereinheiten* (UE) zusammen (Abb. 1).

UE 1: Das Männchen schüttelt anfangs langsam, dann plötzlich schneller den Kopf um seine Längsachse. Die beiden Taster machen diese Bewegung mit einer geringen, jedoch deutlich sichtbaren zeitlichen Verzögerung mit. Die schräg nach oben gerichteten Fühler werden passiv mitgenommen. Die beiden Hinterbeine gehen mit geringer Amplitude auf und ab und erzeugen dabei leise Laute. Jeweils 2—3 Lautstöße sind zu Lautgruppen angeordnet. Diese folgen anfangs mit niedriger Frequenz (etwa 2—3/sec), die gegen Ende plötzlich auf den vierfachen Wert ansteigt. Das Tier hebt dann zusätzlich den Vorderkörper, und es schließt sich die UE 2 an.

UE 2: Beide Antennen werden gleichzeitig nach hinten oben geschwungen, sofort wieder in die Ausgangsstellung zurückgeführt und heftig nach unten gedrückt. Fast gleichzeitig reißt das Tier beide Hinterbeine mit scharfen Zick-Lauten fast bis zur Senkrechten hoch. In dieser Stellung gehen sie schwirrend auf und ab. Die an die Schenkel angelegten Tibien werden zwei- bis dreimal ein kurzes Stück nach hinten geschleudert und die Taster weit nach außen gespreizt. Für einen Augenblick steht das Tier still, dann verbeugt es sich leicht und die Schenkel gehen ein zweites Mal ruckartig auf und ab.

UE 3: Erst hier erreicht die Singbewegung ihre volle Stärke. Wie Abb. 1 zeigt, ist der Gesang aus einer Folge von leise beginnenden und immer mehr anschwellenden Lautgruppen zusammengesetzt, die am Anfang und Ende durch besonders intensive Lautstöße abgegrenzt sind. Das erklärt den stoßenden Beiklang des Gesanges. Das leise zischende Geräusch führt von dem Schwirren der Schenkel innerhalb der Lautgruppen her. Deren Länge nimmt während der UE 3 langsam um etwa 10% des Ausgangswertes zu.

Unmittelbar auf UE 3 folgt UE 1 der nächsten Werbeeinheit, wobei häufig das Kopfschütteln schon einsetzt, noch ehe die vorausgegangene Gesangsphase zu Ende gebracht worden ist (LOHER und HUBER, 1964).

Die Dauer der Balz wird vom Verhalten des Weibchens mitbestimmt. Bleibt es ruhig sitzen, so reiht das Männchen Werbeeinheit an Werbeeinheit, wobei Folgen von mehr als 50 Einheiten keine Seltenheit sind. Bewegt sich das Weibchen, so versucht das Männchen den Ansprung; wehrt es ab, wird die Balz unterbrochen. Antwortet das Weibchen aber dem Männchen mit Gesang, dann folgen in der Regel Ansprung und Kopulation.

II. Lautmuster der Untereinheit 3

1. Lautgruppen

Auch beim zweibeinig singenden Tier sind die Lautgruppen der UE 3 deutlich voneinander abgesetzt. Die zeitliche Folge der Lautstöße im mittleren Abschnitt jeder Gruppe ist jedoch im Vergleich zum Gesang

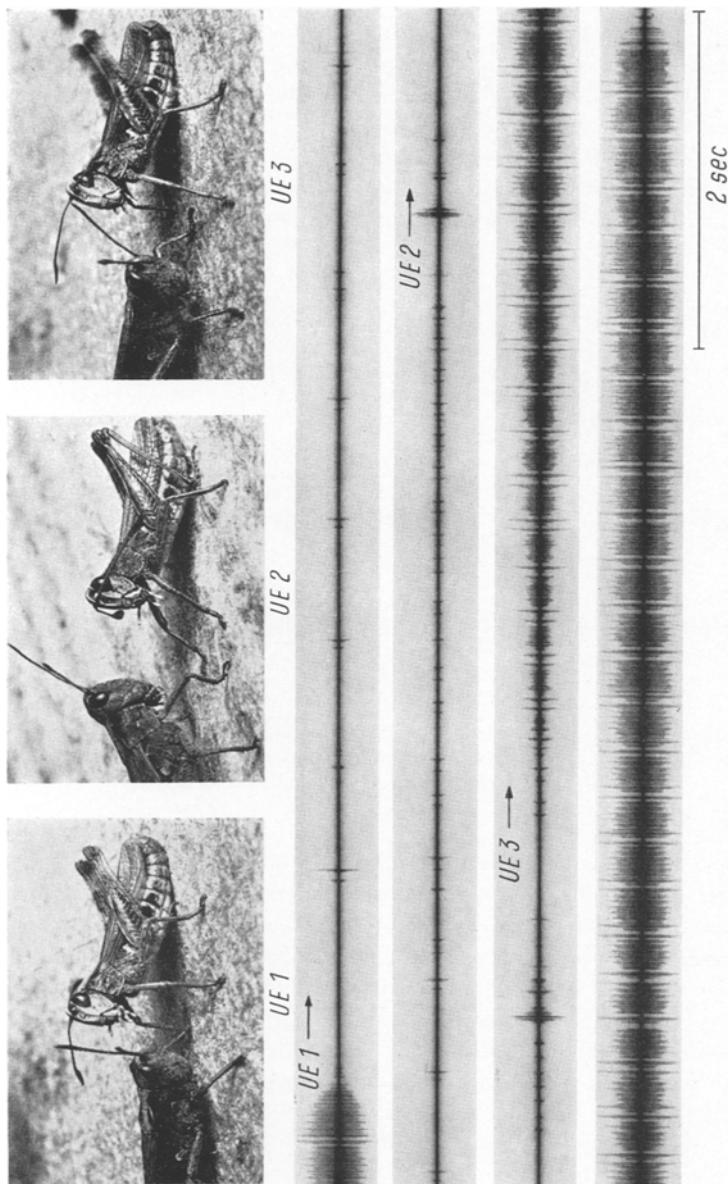


Abb. 1. Oben: Aufnahmen balzender Tiere aus den 3 Unterheiten einer Werbeeinheit; links ♀, rechts ♂. Unten: Lautmuster einer Werbeeinheit; UE 1—♂ Unterheit 1—3

von Tieren, die ein Bein verloren haben, nicht deutlich zu erkennen. Dies deutet auf eine erhebliche Phasenverschiebung in der Bewegung der Singbeine hin (LOHER u. HUBER, 1964). Beim einbeinig stridulierenden Tier sieht man dagegen klar, daß die Lautgruppen aus 12—16 Lautstößen bestehen (Abb. 2). Stark gedehnte Aufnahmen zeigen, daß jeder

Lautstoß wiederum aus 10—40 Schwingungszügen aufgebaut ist. Jeder Schwingungszug wird beim Anstreichen eines Zähnchens der femoralen Schrilleiste an der *Vena radialis media* des Deckflügels ausgelöst (HUBER, persönl. Mittg.). Ein Millimeter der Schrilleiste ist nach JACOBS (1953) mit etwa 58 Zähnchen besetzt; unter der vereinfachenden Annahme, daß diese Zähnchen im Arbeitsbereich der Leiste linear und im gleichen Abstand angeordnet sind, ergibt sich bei Lautstößen von 30—40 Schwingungszügen eine Bewegungsamplitude des Beines von kaum mehr als 0,5 mm.

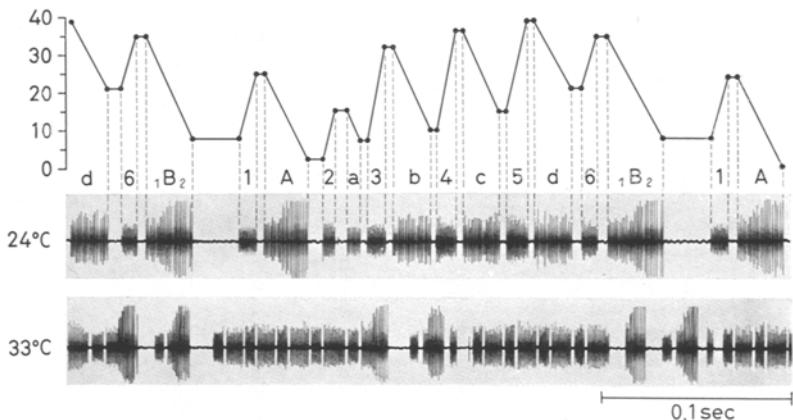


Abb. 2. Ausschnitt aus dem Gesang der UE 3 eines einbeinig singenden Tieres bei 24 bzw. 33° C. Die Kurve gibt die Anzahl der Schwingungszüge/Lautstoß an.
I—6 Aufstriche; A, B und a—d Abstriche

Innerhalb der Lautgruppe wechseln Lautstöße mit dicht aufeinanderfolgenden und solche mit weiter auseinanderstehenden Schwingungszügen ab. Die ersten entstehen beim Auf-, die letzteren beim Abstrich des Beines (LOHER u. HUBER, 1964). Der größere Abstand der Schwingungszüge beim Abstrich könnte darauf beruhen, daß die zum distalen Ende des Femur geneigten Zähnchen (JACOBS, 1953) bei der Abbewegung einen größeren Reibungswiderstand überwinden müssen, während sie beim Hochziehen des Beines, durch eine Bewegung zum Schenkel hin, dem Druck ausweichen können. Der unterschiedliche Druck beim Ab- und Aufstrich könnte somit auch die Intensitätsunterschiede in den entsprechenden Lauten bedingen (vgl. S. 336). Jede Lautgruppe beginnt mit einem kurzen Aufstrich (I in Abb. 2), dem sofort ein sehr viel längerer und lautstärkerer Abstrich (A) folgt. Ein ähnlicher Abstrich (B) steht am Ende jeder Gruppe; ihm schließt sich dann der Aufstrich (I) der nächstfolgenden an. Zwischen den Abstrichen A und B werden in der sog. Schwirrphase 6—8 kürzere und leisere Auf- und Abstriche

aneinander gereiht. Ihre Anzahl kann in gewissen Grenzen schwanken; sie hängt u.a. von der Umgebungstemperatur ab.

Nur selten haben alle Lautgruppen eines Gesanges eine gleichbleibende Zahl von Lautstoßpaaren (= Auf- und Abstrichen); häufig wechseln solche mit 6 und 7 oder 7 und 8 Paaren miteinander ab. Es gibt Gesänge, bei denen der eine oder andere Typ weit überwiegt, solche bei denen ein starker Wechsel im Verhältnis 1:1 oder 2:1 auftritt, und wieder andere, bei denen die beiden Typen von Lautgruppen zwar zahlenmäßig übereinstimmen, aber regellos verteilt sind.

Abgesehen von der schwankenden Anzahl der Lautstoßpaare in den Lautgruppen sind diese sehr gleichförmig gestaltet. Am Anfang und am Ende der Schwirrphase können jedoch kleine Abweichungen auftreten. Da sie in enger Beziehung zum Koordinationswechsel der Singbeine stehen, sollen sie hier noch erläutert werden.

Zu Beginn der Schwirrphase können Aufstrich 2 und Abstrich a ausfallen; es tritt dann zwischen Abstrich A und Aufstrich 3 eine Pause ein. Ebenso kann der letzte Aufstrich vor B entfallen. Ist dies der Fall, so fehlt im Abstrich B auch der leisere Anfangsteil (B_1) und der lautstärkere Teil B_2 wird dann näher an den letzten Abstrich der Schwirrphase gerückt. Diese Änderungen zu Beginn und am Ende einer Schwirrphase treten unabhängig voneinander auf; eine bestimmte Regel läßt sich nicht aufstellen.

2. Lautstöße

Bei stark gedehnten Oszillogrammen (Abb. 2) kann man die Zahl der Schwingungszüge pro Lautstoß auszählen. Sie ist für aufeinanderfolgende Auf- und Abstriche verschieden. Vor den großen Abstrichen A und B stehen Aufstriche mit wenigen Schwingungszügen (1 und 6 in Abb. 2), und umgekehrt sind in der Schwirrphase bei den Aufstrichen die Schwingungszüge gegenüber den Abstrichen vermehrt. Trägt man die Zahl der Schwingungszüge/Lautstoß gegen die Zeit auf (Kurve in Abb. 2), so wird dieser Verlauf deutlich. Er gibt unter der Annahme, daß die Zähnenabstände im Arbeitsbereich der Schrilleiste gleich sind, auch den Bewegungsablauf des Beines während einer Lautgruppe wieder. Die Kurve zeigt, daß die Lage der Umkehrpunkte zwischen Auf- und Abstrichen wechselt: Nach den großen Abstrichen A und B wird das Bein während der Schwirrphase in einer Zick-Zack-Bewegung hochgeführt.

In der Tabelle ist die durchschnittliche Zahl der Schwingungszüge für die einzelnen Lautstöße bei einem Gesang, der aus Lautgruppen mit 6 bzw. 7 Auf- und Abstrichen zusammengesetzt ist, wiedergegeben. In den 6er-Lautgruppen ist sie bei Aufstrich 2 deutlich größer als in den 7er-Lautgruppen; genau das Umgekehrte trifft für den Aufstrich 6 zu. Da hier aber in der Regel der Aufstrich 7 ausfällt, stimmt die Summe der Aufstrich-Schwingungszüge bei den 6er- und 7er-Gruppen überein, nicht hingegen die für die Abstrich-Schwingungszüge. In der einzelnen Lautgruppe sind die Summen der Schwingungszüge für Auf- und Abstriche

Tabelle. Mittlere Zahl der Schwingungszüge/Lautstoß bei einem Gesang (UE 3), der aus Lautgruppen mit 6 und 7 Lautstoßpaaren zusammen gesetzt ist. Die Werte in () beziehen sich auf Lautstöße, die häufig auftreten.

Lautstoß	1	A	2	a	3	b	4	c	5	d	6	e	7	$B_1 B_2$	B_2	Σ auf	Σ ab
6er-Lautgruppen	23,5	24,7	22,9	13,9	27,6	23,2	27,1	22,5	24,5	21,3	17,6	—	—	33,9	(17,5)	140,1	135,5
7er-Lautgruppen	20,8	25,6	15,9	12,0	28,5	23,4	28,5	23,0	26,1	23,2	24,7	18,9	(8,0)	20,8	140,5	144,9	

verschieden. Für die Bewegung des Beines bedeutet dies, daß bei Lautgruppen mit 7 Lautstoßpaaren der Umkehrpunkt stetig absinkt, während er bei Gruppen mit 6 Paaren nach oben wandert. Zählt man jedoch die Schwingungszüge aller Auf- und aller Abstriche der UE3 zusammen, so sind sie annähernd gleich (Abweichung 1%).

Dieser Befund gilt nicht nur für Gesänge mit etwa gleicher Anzahl von 6er- und 7er-Lautgruppen; er gilt auch dann, wenn dieses Verhältnis stark zugunsten des einen oder des anderen Typs verschoben ist. In der auf den ersten Blick oft regellos erscheinenden Zusammensetzung der UE3 aus Lautgruppen mit 6, 7 oder 8 Lautstoßpaaren (mit oder ohne Aufstrich 2, Abstrich a und letztem Aufstrich) wird bei genauerer Analyse eine Gesetzmäßigkeit deutlich, die in einer gleichen Anzahl von Auf- und Abstrich-Schwingungszügen resultiert. Man kann dieses Phänomen nur als Kompensationsleistung des Tieres deuten: Es versucht, Abweichungen rückgängig zu machen, die das Bein aus dem Arbeitsbereich der Schrilleiste bringen könnten.

Auch bei Gesängen mit gleich gegliederten Lautgruppe stimmen die Endsummen der Schwingungszüge überein. Bei dem in Abb. 6 dargestellten Gesang setzen sich alle Lautgruppen aus 8 Auf-Abstrich-Paaren zusammen. In jeder Gruppe fehlen aber meist die beiden Aufstriche 2 und 8 und der Abstrich a. Durch das Überwiegen der Abstriche müßte der Umkehrpunkt der Bewegung des Singbeins immer weiter nach unten wandern und die Schrilleiste aus dem Arbeitsbereich geraten. Das Tier kompensiert den fehlenden Aufstrich durch eine beträchtliche Erhöhung der Schwingungszüge beim Aufstrich 3, zieht also das Bein hier über-normal hoch und wirkt somit dem Absinken entgegen. Tritt hingegen der sonst ausfallende Aufstrich 2 auf, so ist der nächstfolgende Aufstrich 3 deutlich verkürzt. Die Differenz der Mittelwerte für die Zahl der Schwingungszüge des Aufstrichs 3 mit und ohne vorausgegangenem Aufstrich 2 ist gesichert ($P = 0,0035$; t-Test nach PÄTAU, 1943). Diese Art der Kompensation tritt nur dann auf, wenn der Aufstrich 2 über lange Strecken des Gesanges fehlt; sie unterbleibt bei gelegentlichem Ausfall.

Zusammenfassend ist zu sagen: Die Heuschrecke verfügt über mehrere Möglichkeiten, das Singbein im Arbeitsbereich zu halten. Sie kann innerhalb eines Gesanges verschiedene Typen von Lautgruppen einsetzen und auf diese Weise Abweichungen nach oben

oder unten kompensieren, oder — bei gleichförmigem Gesangsaufbau — einzelne Lautstöße besonders verstärken. Bisher gibt es keinen Hinweis, wonach das Tier zum Ausgleich einer zu weit geführten Auf- oder Abbewegung des Beines lautlose Kompensationsbewegungen einschieben müßte.

III. Temperaturabhängigkeit der Werbeeinheit

Aus Freilandbeobachtungen ist bekannt, daß die Männchen in einem Temperaturbereich von 12—38°C werben. Die unterschiedliche Umgebungstemperatur hat einen beträchtlichen Einfluß auf die Länge der einzelnen Werbeeinheiten.

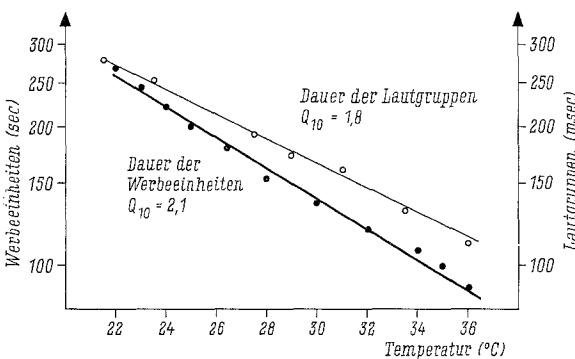


Abb. 3. Temperaturabhängigkeit der Dauer der Werbeeinheiten und der Lautgruppen

In Laboratoriumsversuchen ist die Abhängigkeit für den Bereich zwischen 22 und 36°C genauer bestimmt worden: Wie die untere Kurve in Abb. 3 zeigt, nimmt die Länge der Werbeeinheit mit steigender Temperatur ab ($Q_{10} = 2,1$).

Auch bei konstanter Umgebungstemperatur werden die im Laufe einer langen Balz vorgetragenen Werbeeinheiten gegen Ende kürzer. So dauern z.B. bei 26°C die ersten 6 von 58 aufeinanderfolgenden Werbeeinheiten im Mittel 19,3 sec, die letzten 6 Einheiten im Mittel nur 17,1 sec. Die Differenz der Mittelwerte ist gut gesichert ($P < 0,0027$). Ursache für diese Verkürzung ist wahrscheinlich eine Erhöhung der Körpertemperatur durch die Wärmeentwicklung während der ständigen Bewegung. Jedenfalls konnte HUBER (unveröffentlicht) an balzenden Tieren mit implantierten Thermoelementen einen solchen Anstieg direkt messen. In dem vorher genannten Beispiel sollte die Körpertemperatur etwa um 1,5°C gegenüber dem Ausgangswert angestiegen sein.

Alle 3 Untereinheiten werden bei Veränderung der Umgebungstemperatur in gleichem Ausmaß gedehnt oder gerafft. Im Meßbereich von 22—36°C entfallen auf die UE1 stets 44%, auf die UE2 14% und auf die UE3 42% der Gesamtlänge einer Werbeeinheit. Abweichungen von diesen Werten sind nicht gesichert ($P = 0,3$).

In der UE 3 nimmt die Länge der einzelnen Lautgruppen allerdings nicht um denselben Faktor ($Q_{10} = 2,1$) ab; die Meßpunkte liegen auf einer Geraden, die flacher verläuft (Abb. 3, obere Kurve). Mit der Temperaturerhöhung werden nämlich zusätzliche Lautstöße in die Schwingphase der Lautgruppen eingebaut. Diese bestehen bei 22°C aus durchschnittlich 6 Auf- und Abstrichen, bei 30°C steigt die Zahl auf 7 und bei noch höherer Temperatur sogar auf 8 an. Wenn dennoch die UE 3 bei Temperaturerhöhung verkürzt wird, so liegt das an einer Reduktion der Zahl der Lautgruppen. In einem Bereich von 22—24°C besteht die UE 3 im Durchschnitt aus 40, bei 36°C aber nur aus 33 Gruppen. Wäre nur diese Verminderung der ausschlaggebende Faktor, so würde der Q_{10} über 2,1 liegen.

Das Zusammenspiel von 3 temperaturabhängigen Vorgängen gewährleistet also den konstanten Anteil von 42%, den die UE3 an der Länge der Werbeeinheit hat: 1. Beschleunigung oder Verlangsamung der Beinbewegungen ($Q_{10} = 2,1$); 2. Veränderung der Lautgruppenlänge ($Q_{10} = 1,8$) durch Einschalten oder Weglassen von Lautstößen und 3. Zu- oder Abnahme der Zahl der Lautgruppen.

D. Muskelaktivität während der Balz

In den folgenden Abschnitten wird die Arbeitsweise der einzelnen bei der Balz eingesetzten Muskeln beschrieben. Ich beschränke mich dabei auf die beiden auffälligsten Bewegungen, das Kopfschütteln und die Singbewegungen der Hinterbeine. Die Kenntnis des Muskeleinsatzes bildet die Grundlage für die Klärung der Zusammenarbeit der Muskeln und ihrer Einheiten auf einer und auf beiden Körperseiten, sowie in verschiedenen Segmenten.

I. Muskeleinsatz beim Gesang

1. Anatomie und Mechanik der Singbewegung

Die Hinterbeine der Feldheuschrecken sind beim Laufen in der Regel angehoben und werden fast nur beim Sprung und bei der Stridulation eingesetzt. Von den 3 Gelenken: Pleurocoxalgelenk, Coxa-Trochanter-Gelenk und Femur-Tibia-Gelenk werden beim Singen nur die beiden ersten beansprucht, wenn man von dem Ausschleudern der Tibien in der UE2 absieht.

a) *Bewegung um das Pleurocoxalgelenk.* Das Pleurocoxalgelenk erlaubt als Kugelgelenk, besonders bei den Vorder- und Mittelbeinen, eine Bewegung der Gliedmaßen in der Längs- und Hochachse des Tieres. Dieser Bewegungsradius ist bei den Hinterbeinen etwas eingeschränkt; die Coxa liegt der Körperwand enger an und ihre Längsachse zeigt schräg nach hinten. Dadurch wird eine Bewegung in der Längsachse zugunsten der Hochachse verminderter.

Zahlreiche Muskeln, die als Bein- oder Flügelbeweger arbeiten, setzen am proximalen Rand der Coxa an. In der Benennung folge ich SNODGRASS (1929). Dieser Autor schreibt den Muskeln auf Grund ihrer Ansatzstellen am Skelett be-

stimmte Funktionen zu, die jedoch nicht immer mit den tatsächlich ausgeübten übereinstimmen müssen. So arbeitet z.B. der Pleurocoxalmuskel (125) weniger als Abduktor, sondern vielmehr als Vorzieher (Senker) der Coxa. Vor allem haben zahlreiche an der Coxa ansetzende Muskeln eine *Doppel/funktion*: Sie sind nicht nur — wie SNODGRASS annimmt — Flügel- oder Beinbewegler, sondern beides. WILSON (1962) konnte zeigen, daß der Subalarmuskel beim Flug den Flügel senkt und beim Laufen die Coxa hebt. Die hinteren Tergocoxalmuskeln können nicht nur die Coxa, sondern auch den Flügel heben. Die alten Bezeichnungen „Ursprung“ für den Festpunkt und „Ansatz“ für den beweglichen Punkt sollten daher aufgegeben werden, da sie irreführend sind.

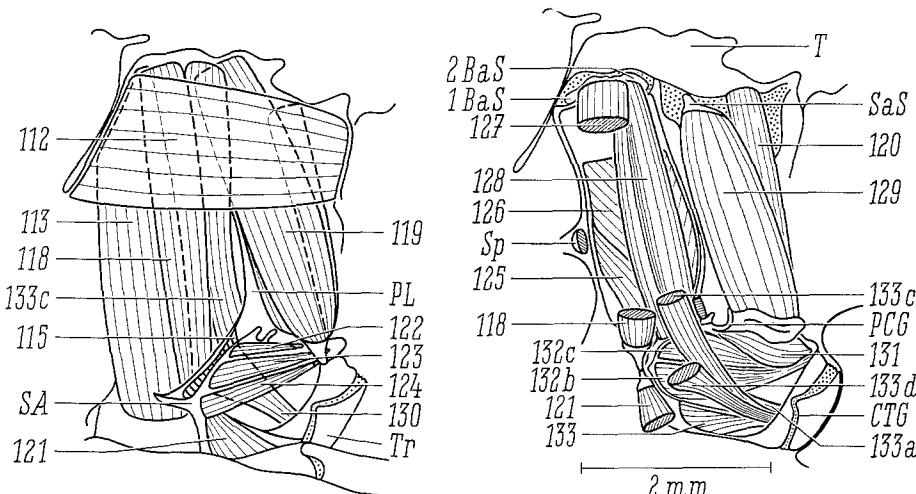


Abb. 4. Muskulatur der rechten Metathoraxhälfte vor (links) und nach Abtragen (rechts) der inneren Muskeln. 1, 2 BaS Basalarsklerit 1, 2; CTG Coxa-Trochanter-Gelenk; PCG Pleurocoxalgelenk; PL Pleuralleiste; SA sternale Apophyse; SaS Subalarsklerit; Sp Stigma; T Tergum; Tr Trochanter. Bezeichnung der Muskeln s. Text

SNODGRASS (1929) und WILSON (1962) nennen als Beweger der Hinterbeine die nachfolgend aufgeführten Muskeln. Ihre Untersuchungen beziehen sich auf die nordamerikanischen Heuschrecken *Dissosteira carolina*, *Romalea microptera* und *Melanoplus differentialis*. Wie sich gezeigt hat, bestehen in der Anatomie und Funktion der Muskeln kaum Unterschiede zu denen von *Gomphocerippus rufus* (Abb. 4).

Senker der Coxa: Von den Senkern setzt der 1. Pleurocoxalmuskel (125) am vorderen Coxarand an und zieht, breiter werdend, schräg nach oben zum vorderen Rand des Episternums dicht unter das 2. Stigma. Der vordere Tergocoxalmuskel (118) inseriert am vorderen Winkel der Coxa und läuft senkrecht nach oben zu den lateralen Teilen des Metascutums. Der 2. Basalarmuskel erstreckt sich vom vorderen Seitenrand der Coxa zum 2. Basalarskleriten.

Heber der Coxa: Der 1. und 2. Hintere Tergocoxalmuskel (119, 120) setzen nebeneinander am hinteren Coxawinkel an und ziehen zum caudalen Ende des Scutums.

Als weiterer Heber inseriert der *Subalarmuskel* (129) mit breiter Basis am hinteren Coxarand und zieht zum Subalarskleriten.

Abduktor der Coxa: Der 2. *Pleurocoxalmuskel* (126) besteht aus zwei Abschnitten. Beide setzen an der Coxabasis, dicht unter der Pleuralleiste an. Der Hauptteil breitet sich fächerartig über das Episternum aus.

Adduktor der Coxa: Als solcher arbeitet der *Coxalmuskel* (130), der vom Innenrand der Hüfte zum hinteren Ast der sternalen Apophyse verläuft.

Dreher der Coxa: Ein *vorderer Dreher* (121) setzt am vorderen Coxawinkel an, spaltet sich dann in 2 Äste, die vor bzw. hinter der Apophyse zur sternalen bzw. sternellaren Platte ziehen. Die 3 *hinteren Dreher* (122—124) sitzen alle am hinteren Ast der sternalen Apophyse und verlaufen nebeneinander zum hinteren Coxarand.

b) *Bewegung um das Coxa-Trochanter-Gelenk*. Das Coxa-Trochanter-Gelenk ist ein Scharniergegenkeln und gestattet lediglich Bewegungen in der Hochachse. Da bei den Hinterbeinen der Trochanter fest mit dem Femur verwachsen ist, wird eine Bewegung des Trochanters unmittelbar auf den Schenkel übertragen. Folgende Muskeln bewegen das Bein um dieses Gelenk:

Senker des Trochanter-Femurs: Der *Tergotrochantermuskel* (133) zieht vom ventralen Rand des TroCHANTERS in die Coxa. Hier spaltet er sich in 5 Arme; 2 (133, 133a) enden im ventralen Bereich der Coxa, der 3. Arm (133d) zieht zur sternalen Apophyse und die beiden großen Äste (133b, c) durchziehen den Metathorax und enden am Metascutum.

Heber des Trochanter-Femurs: Der *vordere Heber* (131) inseriert am dorsalen Trochanterrund und setzt am vorderen Coxarand an; der *hintere* (132) ist vierteilig (a₁, a₂, b, c). Bei gleichem Ansatz am vorderen Trochanterrund enden alle Äste im dorsalen Abschnitt der Coxa.

c) *Mechanik der Singbewegung*. HUBER (1964) macht für das Singen 2 Teilbewegungen verantwortlich: 1. eine Bewegung in der Hochachse um das Coxa-Trochanter-Gelenk und 2. eine Drehbewegung im Pleurocoxalgelenk, die zu einem vorübergehenden Kontakt der Schrilleiste des Beines mit der Schrillader des Deckflügels führt. Diese Voraussagen sollen durch die folgenden Versuche geprüft werden:

Festlegen des Coxa-Trochanter-Gelenks. Dieses Gelenk wird in der Singstellung der Hinterbeine festgelegt, so daß nur eine Bewegung im Pleurocoxalgelenk möglich ist. Auch diese Tiere balzen; ihr Gesang unterscheidet sich im Aufbau nicht von dem der Kontrollen (Abb. 5a, b). Damit ist bewiesen, daß beim Singen auch die Coxa auf- und abbewegt wird.

Festlegen des Pleurocoxalgelenks. Dieser Eingriff ist problematischer, denn mit dem Festlegen wird nicht nur die bereits nachgewiesene Bewegung in der Hochachse eingeschränkt, es unterbleibt auch die Drehbewegung. Man muß dies bei der Deutung der Lautoszillogramme berücksichtigen.

Legt man die Coxa derart fest, daß das Bein den Flügel nicht berührt, so führt es bei der Balz eine stumme Bewegung in der Hochachse um das freie Coxa-Trochanter-Gelenk aus. Verglichen mit der lauthaften Bewe-

gung beim intakten Tier ist jetzt die Amplitude des schlagenden Schenkels deutlich geringer. Fixiert man das Gelenk bei stark adduzierter Hüfte, so kann das Tier sein Bein nicht mehr bewegen, da es den hohen Reibungswiderstand des Schenkels am Flügel nicht zu überwinden vermag. Nach Festlegen in einer mittleren Stellung erhält man rudimentäre Gesänge, die eine Untergliederung in Lautgruppen erkennen lassen (Abb. 5c). Ihre Lautstöße sind aber sehr leise und weisen nur wenige Schwingungszüge auf. Bisher ist es nicht gelungen, das Bein im Pleurocoxalgelenk derart festzulegen, daß bei dieser Stellung ein auch nur annähernd normaler Gesang erzeugt worden wäre. Vermutlich kann das

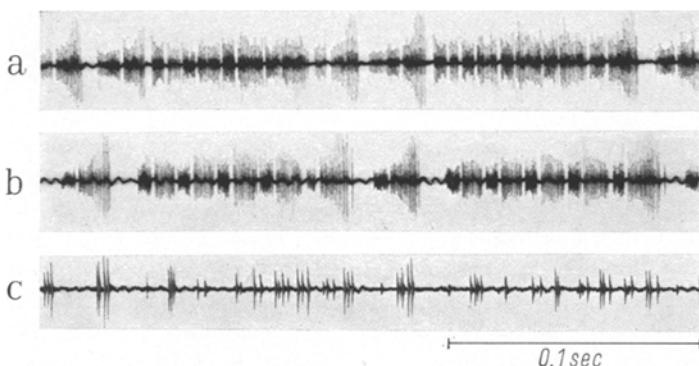


Abb. 5a—c. Ausschnitt aus dem Lautmuster der UE 3 eines einbeinig singenden Tieres (a), nach Festlegen des Coxa-Trochanter-Gelenkes (b) und nach Festlegen des Pleurocoxalgelenkes (c)

Tier beim alleinigen Einsatz der am Coxa-Trochanter-Gelenk inserierenden Muskeln das Bein nicht mit voller Amplitude auf- und abstreichen, wenn es den Flügel berührt. Zur vollen Bewegung und lauthaften Stridulation sind weit kräftigere Muskeln nötig, die am Pleurocoxalgelenk ansetzen.

Beide Versuche zeigen, daß das Bein beim Singen sowohl um das Pleurocoxal- als auch um das Coxa-Trochanter-Gelenk auf- und abbewegt wird. Hinzu kommt die schon früher geforderte Ab- und Adduktion des Beines um das Pleurocoxalgelenk (vgl. S. 336).

2. Elektrophysiologie der Muskeln

Die neurogenen Skelettmuskeln der Heuschrecken besitzen eine geringe Zahl von Fasern und werden von wenigen Motoneuronen versorgt. Davon gehören meist 1—2 dem sog. *fast-Type* an: Jeder Nervenimpuls führt im betreffenden Muskelbereich zu einem großen Aktionspotential und zu einer schnellen Zuckung.

Teile des Muskels — seltener der ganze Muskel — sind doppelt innerviert. Die betreffenden Fasern werden zusätzlich von einem sog. *slow-Axon* versorgt. Hier

führt erst eine repetierende Erregung zu einer schwachen und langsam verlaufenden Kontraktion. Intrazellulär abgeleitete Muskel-Aktionspotentiale zeigen, anders als bei der Erregung durch das fast-System, Summation und Bahnung. Zum weiteren Verständnis der folgenden Ausführungen sei auf die Arbeiten von PRINGLE (1939); HOYLE (1953, 1955a, 1955b, 1957, 1959) und USHERWOOD (1959) verwiesen.

Während der Balz lassen sich extrazellulär 2 Formen der elektrischen Muskelaktivität registrieren: 1. ein *phasischer* Einsatz mit großen spikes (bis 20 mV), die mit den Lautstößen korreliert sind und 2. ein *tonischer* Einsatz, der sich als Daueraktivität von spikes mit kleiner Amplitude (max. 0,5 mV) und oft hoher Frequenz (bis 300/sec) äußert, die korreliert mit dem Lautmuster moduliert wird. Es gibt nur wenige Muskeln mit ausschließlich phasischer oder tonischer Aktivität; bei den meisten sind in den verschiedenen Abschnitten der Balz beide Entladungsformen zu beobachten.

Tonisch arbeitende Muskeln zeigen nicht selten Summation und Bahnung. Letztere äußert sich in einem Anstieg der Potentialamplitude bei zunehmender Frequenz. Bei phasisch tätigen Muskeln fehlen Summation und Bahnung; mit steigender Frequenz der Impulse fallen die Amplituden der Potentiale ab. Dieser auch extrazellulär nachzuweisende Unterschied in den Reaktionen der Muskeln wird in dieser Arbeit als Hinweis dafür benutzt, den phasischen Einsatz mit dem fast- und den tonischen mit dem slow-System zu identifizieren. In diesem Sinne spreche ich im folgenden von *fast- und slow-Einheiten*.

An anderer Stelle (ELSNER, 1967) ist ausführlich dargestellt worden, daß es mit den 30 μ -Stahlelektroden möglich ist, die Potentiale einzelner Einheiten eines Muskels getrennt zu erfassen.

3. Elektrische Aktivität der metathorakalen Muskeln

a) *Senker der Coxa*. Der zarte 1. *Pleurocoxalmuskel* (125) entpuppt sich überraschenderweise als wichtigster Senker des Hinterbeines. Jeweils 4,5 msec² nach seiner Entladung folgt ein Abstrich-Lautstoß (Abb. 6). Die elektrische Aktivität dieses Muskels gibt den Rhythmus der Abstrichbewegungen des Hinterbeines so genau wieder, daß man auf eine simultane Lautaufzeichnung verzichten kann. Seine Entladungen eignen sich zusammen mit denen des Subalarmuskels, um die elektrischen Aktivitäten aller anderen im Gesang eingesetzten Muskeln zeitlich eindeutig einzuordnen und mit dem Lautmuster zu korrelieren. Darüber hinaus erlauben die Ableitungen von diesem Muskel eine wesentlich exaktere und vollständigere Beschreibung des Gesangsmusters als selbst Lautaufzeichnungen, denn er ist in allen Phasen der

² Alle Zeitangaben beziehen sich — sofern nicht anders angegeben — auf 32° C.

Werbeeinheit tätig, auch dann, wenn sehr leise gesungen wird und Lautaufnahmen erschwert sind.

Vor den meisten Abstrichen kann ein zweigipfliges Potential registriert werden mit einem Abstand der Spitzen von 2—2,5 msec. Bei anderen Muskeln mit eingesetzten fast-Einheiten würde dieser geringe Abstand auf 2 Einheiten hinweisen. Hier ist es jedoch auch mit Doppelableitungen nicht gelungen, mehr als eine fast-Einheit zu lokalisieren,

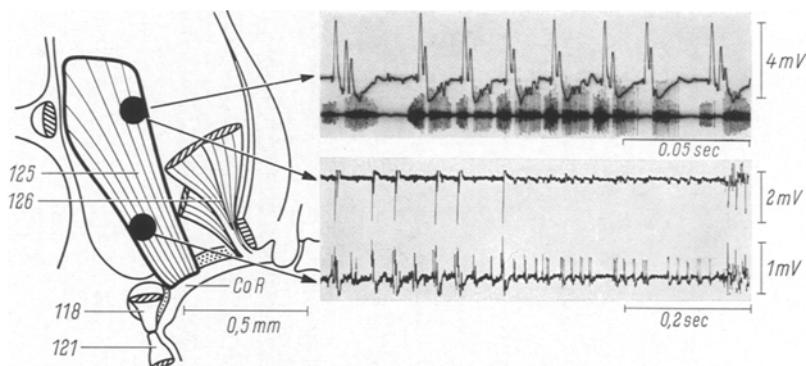


Abb. 6. Einsatz des 1. Pleurocoxalmuskels (125) in der Balz. Oben: Ausschnitt aus dem Gesang der UE 3 und simultane Aufzeichnung der fast-Einheit. Unten: Doppelableitung vom dorsalen und ventralen Bereich mit Impulsen der fast-Einheit (oben) und der slow-Einheit (unten) gegen Ende der UE 1; *CoR* Coxarand

da das Verhältnis der beiden Amplituden des Doppelspikes auch bei Ableitungen aus verschiedenen Bereichen des Muskels unverändert blieb. Es kann sich also nur um den repetierenden Einsatz einer einzigen fast-Einheit mit besonders kurzer Refraktärzeit handeln.

Bei Gehlauten und auch im Werbesang nimmt die Amplitude der spikes dieser fast-Einheit mit steigender Folgefrequenz zu. Da eine Synchronisation mehrerer Einheiten ebenso auszuschließen ist wie eine Superposition mit den Potentialen der slow-Einheit, bleibt nur der Schluß der Bahnung. Sie und der außerordentlich rasche repetierende Einsatz lassen vermuten, daß diese fast-Einheit gewisse slow-Eigenschaften besitzt, ähnlich wie sie von HOYLE (1959) für den Stigmamuskel von *Schistocerca* beschrieben sind.

Ableitungen aus dem dorsalen Muskelbereich zeigen, daß eine dort implantierte Elektrode ausschließlich die Entladungen der fast-Einheit erfaßt (Abb. 6 oben). Bei Ableitung aus dem ventralen Teil treten die kleinen Potentiale einer slow-Einheit hinzu (Abb. 6 unten). Mehrfachentladungen des slow-Systems sind häufig. Bei der Balz beginnt stets die slow-Einheit; ihr folgt die fast-Einheit, die allein nicht ins Spiel kommt.

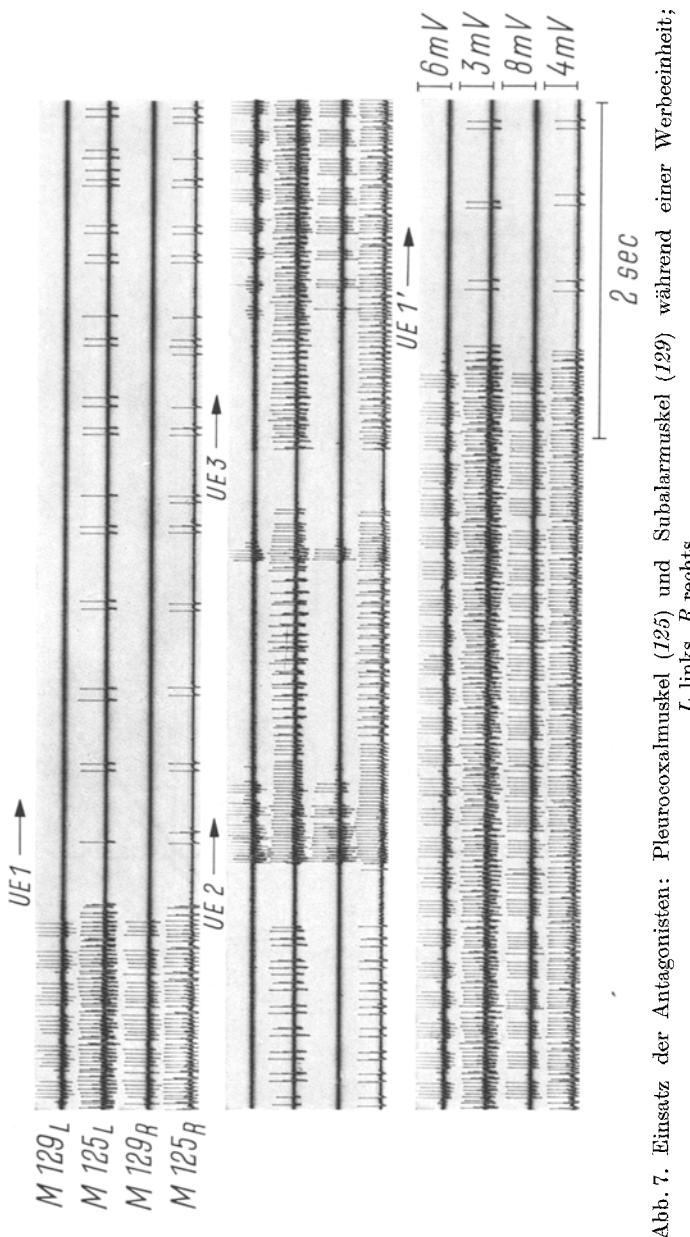


Abb. 7. Einsatz der Antagonisten: Pleurocoxalnuskel (125) und Subalarmnuskel (129) während einer Werbeeinheit; *L* links, *R* rechts

Einsatz des Muskels 125 in der Werbeeinheit (Abb. 7). Allen Lautstößen in der UE1 ist ein Potential zugeordnet; diese erweisen sich also als Abstriche. Sie sind zu Paaren angeordnet, wobei der spike-Abstand

36—38 msec beträgt. In den beiden ersten Dritteln der UE1 folgen die Paare mit einer Frequenz von 2,2—3,3/sec; nach einer kurzen Übergangsphase springt die Frequenz dann auf 8—10/sec. Etwa von der Mitte der UE1 kann zu jedem Impulspaar noch ein dritter spike hinzutreten, ohne daß sich dadurch der Abstand der Gruppen ändert. In der Singpause zwischen UE1 und 2, die ca. 400 msec dauert, wird in der Regel nur die slow-Einheit eingesetzt und zwar gruppenweise mit einer Frequenz von 8—10/sec. Innerhalb der Gruppen sind die spike-Abstände von 36—38 msec auf 18 msec reduziert. Es tritt schon hier ein Entladungsrythmus auf, wie er für den Beginn der UE2 typisch ist.

Die Entladungsfolge des M 125 vermittelt ein genaues Bild der komplizierten Bewegungsfolge in UE2. Beide Teile der UE2 beginnen mit einer Schwirrphase, in der die beiden Einheiten in einem Abstand feuern, der von 17 auf 23 msec zunimmt. Der ersten Schwirrphase folgt eine Stoßphase, für die Gruppenentladungen im Abstand von 54—56 msec kennzeichnend sind. Diese verstärkte Aktivität führt zu einer lauthaften Beinbewegung. Es folgt die 2. Schwirrphase mit einem Impulsmuster, das eine verkürzte Wiederholung des ersten ist. Danach schweigt der Muskel für ca. 350—400 msec, ehe er in der UE3 erneut zum Einsatz kommt.

Zu Beginn der UE3 treten Mehrfachentladungen wie in der Stoßphase der UE2 auf. Diese ordnen sich dann zu Paaren, die den großen Abstrichen *A* und *B* zugehören. In der Schwirrphase der Lautgruppen steigt der spike-Abstand gesetzmäßig von 18 auf 24 msec und entspricht damit dem in den Schwirrphasen der UE2. Die fast-Einheit wird vor den kleinen Abstrichen regelmäßig zweifach eingesetzt, bei den Abstrichen *A* und *B* zunächst einfach und dann nach 6—7 msec noch einmal 2- bis 3fach. Besteht der Abstrich *B* nur aus dem lautstarken Teil *B*₂, so fehlt der abgesetzte Einzel-spike.

Als weiterer Senker der Coxa ist der *vordere Tergocoxalmuskel* (118) bekannt. Mit Sicherheit können in den Ableitungen 2 fast-Einheiten unterschieden werden. Slow-spikes sind nicht beobachtet worden. Der Muskel ist nur während der Schwirrphasen der UE2 und der UE3 tätig. Überraschend ist, daß er *nicht* als Synergist des Pleurocoxalmuskels (125) arbeitet (Abb. 8). Er setzt stets erst nach Beginn, z.T. sogar erst nach Ende der Abstrichlaute ein. Eine konstante Phasenverschiebung zu diesen besteht nicht. (s. S. 337).

Der 3. Senker der Coxa, der *2. Basalarmuskel* (128) ist im Flug, nicht aber während der Balz tätig.

b) *Heber der Coxa*. Der *Subalarmuskel* (129), der 3,5—4 msec vor jedem Aufstrich-Lautstoß einsetzt, ist einer der wichtigsten Heber des Beins (Abb. 8). Er besitzt 2 fast-Einheiten, die durch Doppelableitungen in der hinteren bzw. vorderen Hälfte des Muskels lokalisiert worden

sind (ELSNER, 1967). Sie setzen nur während der UE2 und UE3 ein (Abb. 7). Bei den schwachen, lautlosen Aufstrichen der UE1, der Stoßphase der UE2 und zu Beginn der UE3 sind nur die 3 slow-Einheiten tätig, die im Bereich der hinteren fast-Einheit liegen. Die zeitliche Folge der Entladungen der einzelnen Einheiten ist streng festgelegt. Es beginnen stets die slow-Einheiten, gefolgt von der hinteren und schließlich

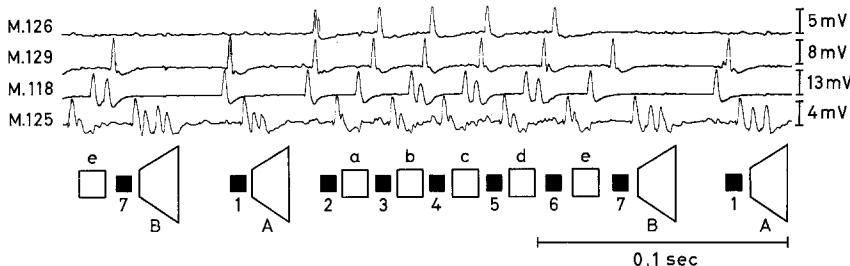


Abb. 8. Simultanableitung von 4 Metathorakalmuskeln während einer Lautgruppe der UE 3 mit schematisierter Darstellung der Lautstöße

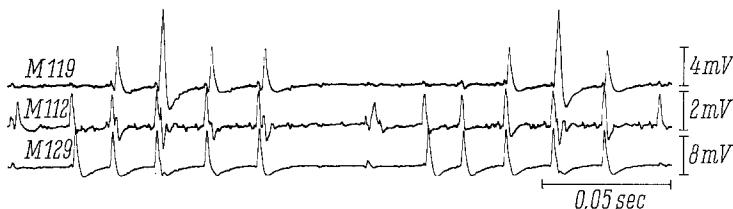


Abb. 9. Aktivität des 1. hinteren Tergocoxalmuskels (119), des dorsalen Längsmuskels (112) und des Subalarmuskels (129) während der UE 3

der vorderen fast-Einheit. Besonders gut sind die fast-Einheiten gekoppelt: Stets geht die vordere der hinteren nach, nie setzt sie ohne diese ein. Charakteristisch ist ferner die periodische Zu- und Abnahme der Synchronisation beider Einheiten (ELSNER, 1967).

Ein weiterer Heber der Coxa, der *1. hintere Tergocoxalmuskel* (119) setzt die beiden identifizierten fast-Einheiten ebenfalls in den Schwirrphasen der UE2 und UE3 ein, allerdings nicht wie der M 129 bei allen Aufstrichen. Zeitlich ist der Einsatz dieses Muskels um 1,5—2 msec gegenüber dem des Subalarmuskels verzögert (Abb. 9). Auch hier liegt eine fast-Einheit wahrscheinlich im vorderen, die andere im hinteren Muskelbereich. Die vordere Einheit feuert nur zusammen mit der hinteren, die hintere gelegentlich auch allein. Slow-Einheiten sind bisher nicht nachgewiesen.

Als letzter Heber der Coxa sei der *2. hintere Tergocoxalmuskel* erwähnt. Eine in diesem Muskel steckende Elektrode leitet während des

Gesanges ein Impulsmuster ab, wie man es auch vom hinteren Abschnitt des Subalarmuskels kennt. Beide Muskeln arbeiten nahezu synchron; man kann nur durch Doppelableitungen bei Gesang und Flug prüfen, ob durch einen Potentialeinstreu die Aussagen verfälscht werden. Wie beim Subalarmuskel werden in der UE1 und in der Stoßphase der UE2 3 slow-Einheiten eingesetzt. In den Schwirrphasen von UE2 und in der UE3 treten die Impulse einer fast-Einheit hinzu. Zwischen allen Einheiten besteht vor allem in der UE3 gute Synchronie.

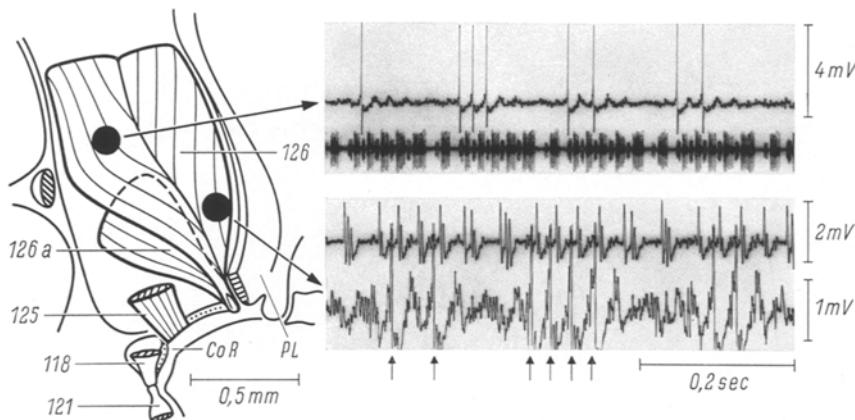


Abb. 10. Einsatz des 2. Pleurocoxalmuskels (126) in der UE 3. Oben: Potentiale der fast-Einheit und Laute eines einbeinig singenden Tieres. Unten: Ableitung aus dem M 125 (oben) und aus dem Bereich der slow-Einheit des M 126 (unten). Pfeile kennzeichnen den Einsatz seiner fast-Einheit

c) *Abduktor der Coxa*. Der einzige Abduktor der Coxa ist der 2. *Pleurocoxalmuskel* (126). Dieser flache, dicht neben dem Senker 125 gelegene Muskel gehört funktionell zur Aufschlaggruppe. Er besitzt je eine slow- und eine fast-Einheit, deren Zusammenspiel genauer studiert wurde (Abb. 10).

Die fast-Einheit beginnt 1—1,5 msec vor einzelnen Aufstrich-Lautstößen der Schwirrphasen zu feuern, in der Regel nur 1—2mal, seltener 3—4mal pro Lautgruppe. In den ersten Werbeeinheiten einer Balz kann die fast-Einheit während der UE3 auch schweigen; ihr Einsatz beschränkt sich dann auf wenige Impulse in den Schwirrphasen der UE2. Im weiteren Verlauf einer Werbefolge kommt sie dann auch in der UE3 immer häufiger ins Spiel.

Zusammen mit den Potentialen der fast-Einheit leitet die Elektrode stets auch die sehr viel kleineren Impulse der slow-Einheit ab. Besonders gut lässt sich diese Aktivität im hinteren Bereich des Muskels, dicht unter

der Pleuralleiste aufzeichnen (Abb. 10 unten). Die Antworten des slow-Systems sind aus Endplattenpotentialen und superponierten spikes zusammengesetzt und zeigen Summation und Bahnung.

d) Adduktor der Coxa. Der als Adduktor arbeitende *Coxalmuskel 130* kontrahiert sich zusammen mit den Abschlagmuskeln 125 und 133. Von seinen beiden Einheiten ist die eine phasisch, die andere tonisch tätig.

e) Dreher der Coxa. Von dem *Muskel 121*, der die Coxa auswärts dreht, liegt noch keine Ableitung vor, denn er ist beim frei beweglichen

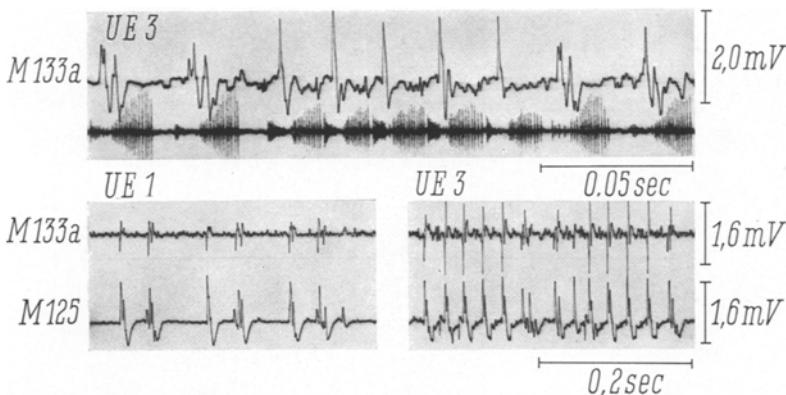


Abb. 11. Aktivität des Tergotrochantermuskels (133a). Oben: Ausschnitt aus der UE 3 eines einbeinig singenden Tieres. Unten: Simultane Aufzeichnung vom M 133a und M 125 während der UE I (links) und UE 3 (rechts)

Insekt äußerst schwer zugänglich. Es ist aber gelungen, von einem der 3 hinteren *Drehmuskeln* (122—124), und zwar vom M 122, die Potentiale aufzuzeichnen. Dieser Muskel dreht die Coxa einwärts (JACOBS, 1953). Seine Fasern sind tonisch aktiv, auch dann, wenn das Tier völlig ruhig steht. Während des Gesanges wird die Daueraktivität moduliert und stoßweise erhöht.

Besonders hingewiesen sei auf die UE 3; hier ist jeder Lautgruppe eine Salve zugeordnet, die kurz vor dem Abstrich *B* der vorhergehenden beginnt und vor *B* der nachfolgenden endet. Innerhalb der Salven steigt die Frequenz ausgehend von 50 spikes/sec auf ein Maximum etwa in der Mitte der Lautgruppen und fällt dann wieder auf den Anfangswert ab. Diesem An- und Abschwellen der Frequenz ist eine periodische Schwankung überlagert, wobei die genauere Analyse zeigt, daß jeder Gipfel zu einem Abstrich gehört.

f) Senker des Trochanter-Femurs. Die mächtigen zum Scutum hochziehenden Äste 133 b und c dieses fünfteiligen Muskels spielen bei der Singbewegung überraschenderweise keine Rolle, wohl aber die 3 in der Coxa gelegenen Abschnitte 133, 133a und d. Sie werden als Abschlagmuskeln benutzt. Eine genauere Analyse ist für den M 133a durchgeführt worden. Wie Abb. 11 zeigt, arbeitet dieser Muskel absolut synchron mit

dem Senker der Coxa M 125. Er besitzt wahrscheinlich 1 slow- und 2 fast-Einheiten. Die slow-Einheit feuert tonisch während der gesamten Werbe-einheit, wobei ihre Entladungen im Takt der Lautfolge moduliert werden. Die beiden fast-Einheiten arbeiten zusammen mit dem M 125 phasisch.

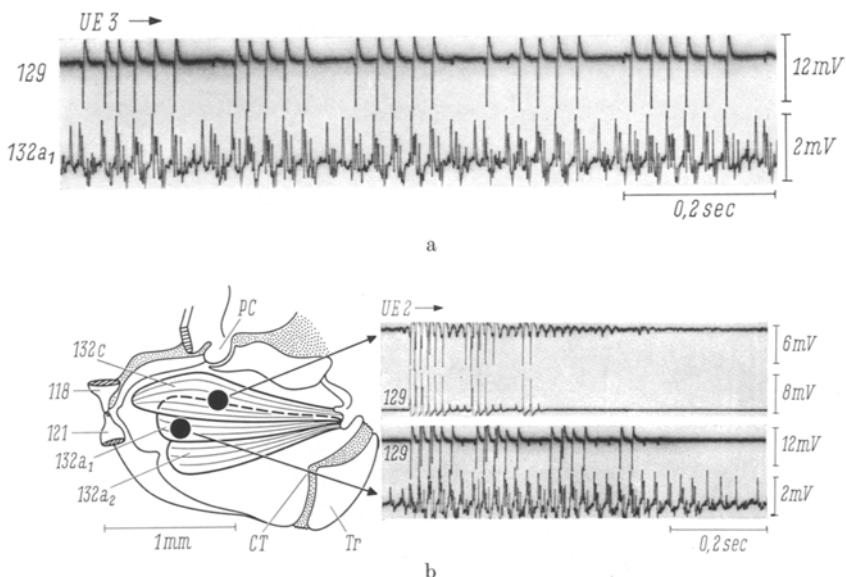


Abb. 12. a Einsatz des Coxalmuskels 132 a₁ und des Subalarmuskels 129 in der UE 3.
b oben: Simultane Registrierung vom Coxalmuskel 132 c (oberer Strahl). Unten: Registrierung vom Coxalmuskel 132 a₁ (unterer Strahl und vom Subalarmuskel (oberer Strahl) zu Beginn der UE 2

g) *Heber des Trochanter-Femurs.* Bisher gelangen Ableitungen aus 2 verschiedenen Abschnitten des mehrteiligen *Coxalmuskels 132*. Im Teil 132a₁ ist eine Einheit lokalisiert, die nur in der UE2 und 3 eingesetzt wird und hier 1—2 msec vor dem Subalarmuskel feuert (Abb. 12). Stets sind die spikes einer Folge kleiner Potentiale aufgesetzt und erscheinen vor jedem Aufstrich mindestens 2mal, oft 3—4mal. In den Schwirrphasen der UE2 entspricht der Einsatz von M 132a₁ dem der hinteren fast-Einheit des Subalarmuskels. Der Teilmuskel 132c setzt ebenfalls synchron mit dem Subalarmuskel ein, jedoch nur in der Schwirrphase von UE2.

h) *Einsatz von Flugmuskeln.* Nachdem die Aktivität von fast allen an der Coxa und am Trochanter ansetzenden Muskeln bekannt ist, stellt sich die Frage, ob auch „reine“ Flugmuskeln während der Balz arbeiten.

Zu ihnen gehören vor allem der *Tergosternal-*, der *1. Basalar-* und der *dorsale Längsmuskel* (Nr. 113, 128, 112). Die beiden ersten schweigen in der Balz, der Längsmuskel dagegen wird überraschenderweise während des Singens eingesetzt und feuert wie der Subalarmuskel, wenn auch etwas seltener (Abb. 9). Die Synchronie zwischen beiden Muskeln ist erstaunlich gut ausgeprägt, nur am Anfang der UE3 können Phasenverschiebungen bis zu 2 msec beobachtet werden.

II. Muskeleinsatz beim Kopfschütteln

1. Anatomische Vorbemerkungen

In jeder Hälfte der Halsregion liegen 11 Muskeln, die den Kopf in den 3 Richtungen des Raumes bewegen können. Die dorsalen und ventralen Längsmuskeln verlaufen von prothorakalen Skeletelementen zum Rande des Hinterkopfes. Die Schrägmuskeln ziehen entweder vom Prothorax oder vom Hinterkopfrand zu den beiden ventro-lateral gelegenen

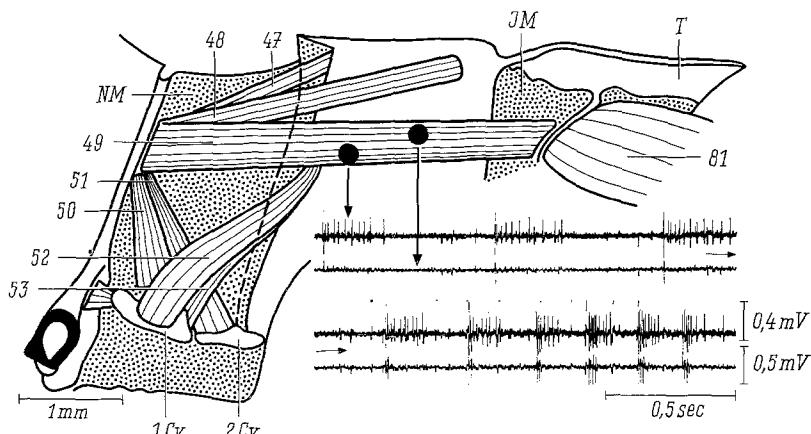


Abb. 13. Rechte Hälften der Nackenregion mit der Lage der wichtigsten Kopfbewegung und Doppelableitung aus dem rechten dorsalen Längsmuskel (49) während der langsamten (oben) und der schnellen Phase (unten) des Kopfschüttelns. 1, 2 Cv Cervicalscleriten 1, 2; JM Intersegmentalmembran; NM Nackenmembran; T Tergum; 47—49 dorsale, 50—53 laterale Kopfbeweger

Cervicalscleriten (Abb. 13). Es ist hier noch schwieriger als bei den Beinbewegern allein aus der anatomischen Lage auf die Funktion der Muskeln zu schließen. Sie hängt weitgehend von der Zusammenarbeit aller Kopfbewegter ab. Betrachtet man z.B. nur die dorsalen und ventralen Längsmuskeln, so ist einsichtig, daß z.B. die dorsalen den Kopf heben und die ventralen ihn senken, wenn sie auf beiden Seiten gleich-

zeitig kontrahiert werden. Diese Muskeln können aber auch den Kopf nach der einen oder der anderen Seite drehen, wenn sie rechts oder links allein arbeiten. Sind schließlich dorsale und ventrale Muskeln beider Seiten synergistisch tätig, so wird der Kopf zurückgezogen.

Ein vollständiges Bild des Muskeleinsatzes beim Kopfschütteln kann man daher nur gewinnen, wenn simultan Bewegungsvorgang und Aktivität aller Muskeln gemessen werden könnten. Da diese Forderung nicht zu erfüllen ist, kann die Funktion der Kopfbeweger noch nicht in den Details beschrieben werden wie die der Singmuskeln. Die Untersuchungen beschränken sich hier nur auf den dorsalen Längsmuskel (49).

2. Aktivität des dorsalen Längsmuskels

Er setzt am Rande des Hinterkopfes an und zieht schräg nach hinten zum Phragma zwischen Pro- und Mesothorax. Während des Werbesanges können von ihm Impulse abgeleitet werden, die von einer slow- und wenigstens zwei fast-Einheiten stammen.

UE1: Eine im ventralen Bereich des Muskels steckende Elektrode leitet bei jeder zur gleichen Seite gerichteten Kopfbewegung eine Salve kleiner spikes der slow-Einheit ab (Abb. 14). Innerhalb einer Salve nehmen die Impulsabstände gegen Ende zu und bei schneller folgender Kopfbewegung werden die Salven kürzer. Nur vereinzelt können auch bei der Gegenbewegung Potentiale registriert werden.

Eine im dorsalen Muskelbezirk liegende Elektrode (Abb. 13) leitet zu Beginn jeder Kopfdrehung Impulse ab, die von einer oder zwei fast-Einheiten stammen. In der langsamsten Phase setzt die fast-Einheit nur einmal pro Kopfbewegung ein, oft schweigt sie sogar. Später, in der schnellen Phase, wird die Zahl der spikes vermehrt.

UE2 und 3: In der UE2 überrascht der Einsatz des dorsalen Längsmuskels nicht, denn der Kopf wird sichtbar hochgezogen. Unerwartet ist dagegen seine starke Aktivität im Gesang der UE3, da in dieser Phase keine Kopfbewegung zu beobachten ist. Es treten hier sogar spikes von Einheiten hinzu, die beim Kopfschütteln schweigen.

Die slow-Einheiten der beiden Längsmuskeln links und rechts feuern synchron in Salven. Jede Salve ist einer Lautgruppe zugeordnet. Sie beginnt aber schon beim Aufstrich 3 der vorhergehenden (Abb. 15). Eine ähnliche Phasenverschiebung gibt es auch beim Muskel 122.

Von den fast-Einheiten setzt eine bereits in der UE1 ein, die zweite nur in der UE2 und 3. Die erstere feuert merkwürdigerweise nur beim 2. Hochreißen der Schenkel und während der Stridulation, hier aber keineswegs regelmäßig. Ist sie aktiv, so stets zu Beginn der Lautgruppen, etwa bei den Lautstößen *A* und *a* (Abb. 15). Die zunächst schweigende 2. fast-Einheit wird bereits beim 1. Hochreißen der Schenkel tätig und

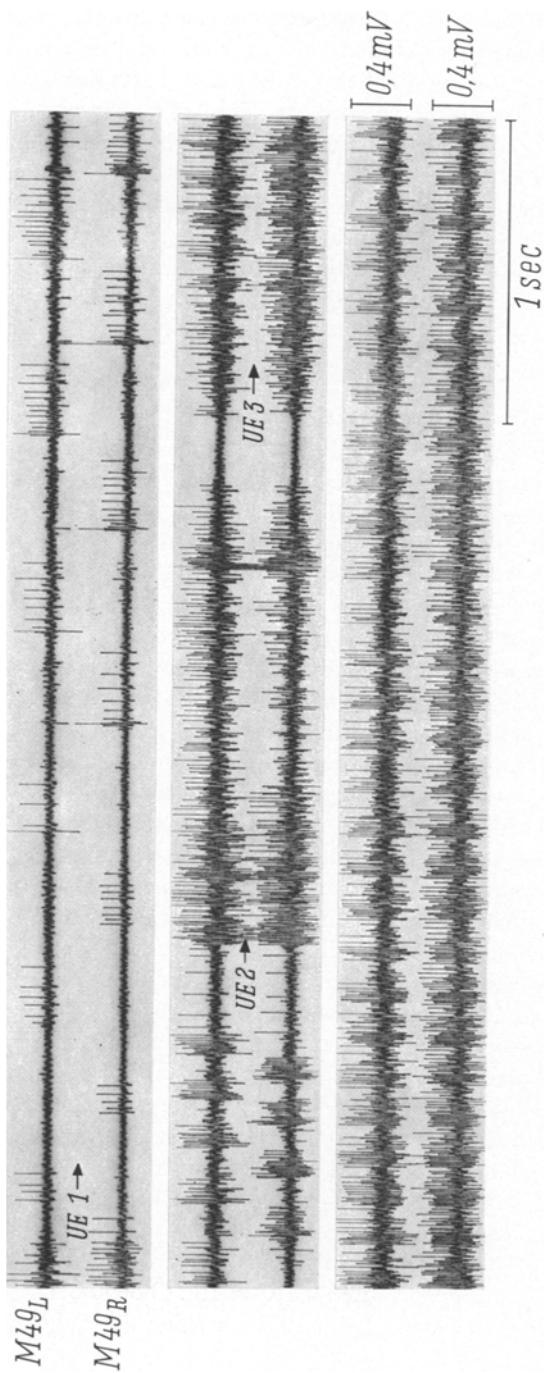


Abb. 14. Einsatz der dorsalen Längsmuskeln (49 links und 49 rechts) während einer Werbeeinheit. Ableitung aus den slow-Einheiten

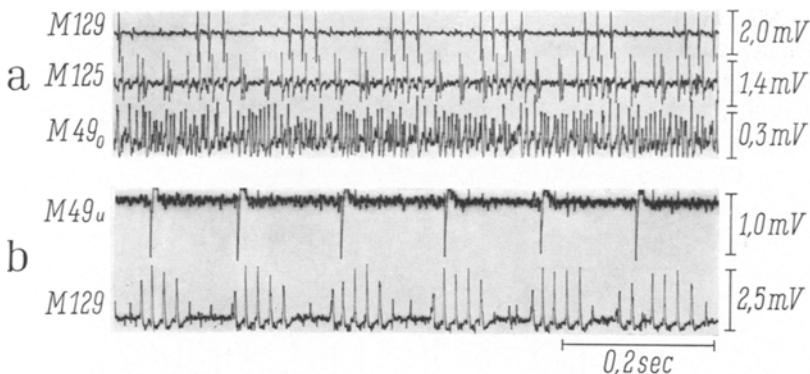


Abb. 15 a u. b. Slow- und fast-Aktivität des Längsmuskels (49) in der UE 3. a Simultane Aufzeichnung aus der slow-Einheit des M 49 und aus dem M 129 und M 125.
b Aufzeichnung aus der fast-Einheit des M 49 und des M 129

ist auch in der anschließenden Singphase aktiver als die andere. Auch ihr Einsatz liegt vorzugsweise am Beginn der Lautgruppen. Eine gesetzmäßige zeitliche Beziehung der Entladung dieser Einheiten besteht allerdings nicht.

III. Koordination der Muskeln einer Körperseite

In den vorhergehenden Abschnitten ist gezeigt worden, daß die Muskeln und ihre Einheiten in einer festgelegten Reihenfolge und zu bestimmten Zeiten in der Balz eingesetzt werden. Die Gesetzmäßigkeiten dieser Koordination sollen nun zusammenfassend dargestellt und im Hinblick auf die Singbewegung gedeutet werden.

1. Koordination der motorischen Einheiten

Mit der beschriebenen Technik kann die Analyse des Bewegungsablaufes bis zur Ebene der einzelnen motorischen Einheiten ausgedehnt werden. Doppelableitungen lassen erkennen, daß die Einheiten bestimmten Bezirken des Muskels zugeordnet sind und sie geben außerdem Aufschluß über Zahl und Verteilung von slow- und fast-Systemen. Die Abb. 16 zeigt, in welcher Zeitfolge slow- und fast-Einheiten bei den einzelnen Muskeln während der Balz aktiviert werden.

Kennzeichnend für den Einsatz der Einheiten ist eine bestimmte Reihenfolge, die man besonders gut im Anfangsteil der UE3 studieren kann. Es beginnen nacheinander die slow-Einheiten und erst danach die fast-Einheiten. Dieser Zeitplan gilt auch für den Einsatz bei jedem einzelnen Lautstoß, selbst bei guter Synchronie der Einheiten. Weiter gilt, daß eine erst später einsetzende Einheit stets an die vorausgehende gekoppelt ist und nicht ohne sie arbeiten kann. Doppelentladungen treten in der Regel erst dann auf, wenn alle Einheiten tätig sind.

Ein weiteres allgemein geltendes Prinzip in der Zusammenarbeit der Einheiten betrifft den Grad der Synchronisation. 1. Die Synchronie nimmt mit der Anzahl der tätigen Einheiten im Muskel zu. Das geht z.B. beim Subalarmuskel im Mittelteil der UE3 bis zu einem nahezu phasischen Einsatz der slow-Einheiten. Am Ende der UE3, wenn einzelne Einheiten aussetzen, nimmt der Synchronisationsgrad rasch ab. 2. Neben dieser ansteigenden und abfallenden Synchronie beobachtet man zusätzlich einen periodischen Anstieg und Abfall der Synchronisation innerhalb der einzelnen Lautgruppen. Diese Schwankungen sind

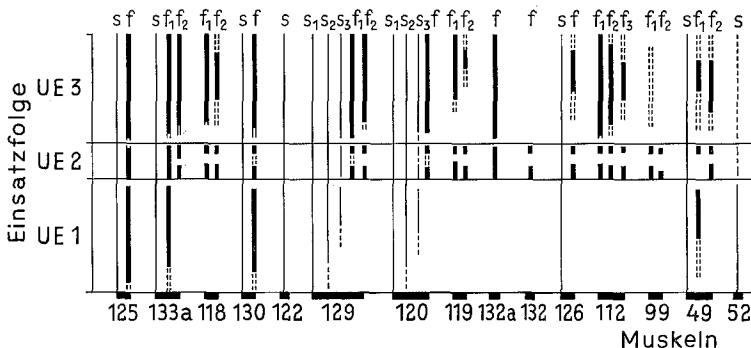


Abb. 16. Zeitlicher Einsatz der Muskeln und ihrer Einheiten im Werbegesang (UE 1—3); s slow- und f fast-Einheiten.

offenbar mit der Frequenz der Beinbewegung korreliert. Beim Aufstrich 1, der dem letzten Aufstrich der vorangegangenen Lautgruppe oft erst nach 30—60 msec folgt, sind z. B. die beiden fast-Einheiten des Subalarmuskels nur gering synchronisiert, zu Beginn der Schwirrphase (Periodendauer 14—18 msec) am besten. Mit Zunahme des Abstandes der Lautstöße in der Schwirrphase nimmt die Synchronie der Einheiten wieder ab. Zwischen den beiden Einheiten wird offenbar eine bestimmte Phasenbeziehung eingehalten³.

Mit steigender Zahl der eingesetzten Einheiten und mit zunehmender Synchronisation steigt die Zuckungsamplitude des Muskels (NEVILLE, 1963) und sie bedingt eine Verstärkung der Lautintensität. Feuern Einheiten mit kleiner Phasenverschiebung und mehrfach, so nimmt die

³ Die im folgenden häufig verwendeten Begriffe „Phasenverschiebung“ und „Phasenbeziehung“ werden im Sinne von v. HOLST (1939) benutzt (s. auch WENDLER, 1964). „Phasenverschiebung“ kennzeichnet die Zeitdifferenz des Einsatzes zweier Einheiten oder ganzer Muskeln auf einer oder auf beiden Körperseiten. Unter „Phasenbeziehung“ wird das Verhältnis dieser Zeitdifferenz zur Periodendauer des führenden Teils verstanden. In unserem Falle ist mit Periodendauer die Zeit für eine Auf- und Abbewegung des Beines oder eine Wendung des Kopfes nach links und rechts gemeint. Bei absolut synchronem Einsatz ist die Phasenbeziehung 0 oder 1, bei strengem Alternieren 0,5.

Kontraktionsdauer des Muskels zu (NEVILLE u. WEIS-FOGH, 1963). Hier ist die Zuckungsamplitude zwar geringer als bei synchronem Einsatz, aber immer noch deutlich höher als bei einmaligem Einsatz einer Einheit. Daher ist das Auftreten dieser Form der Aktivität bei den Muskeln 133a (phasenverschobenes Feuern mehrerer fast-Einheiten) und bei M 125 (3—4facher Einsatz einer fast-Einheit) bei den Abstrichen *A* und *B* verständlich.

Die hier für die Balz beschriebenen Gesetzmäßigkeiten der Einsatzfolge und Synchronisation gelten auch bei anderen Verhaltensweisen des Tieres, z.B. für den Flug und sogar für den Einsatz homologer Muskeln während der Werbegesänge anderer Feldheuschrecken, so verschieden ihre Lautmuster auch sein mögen (ELSNER, unveröffentlicht).

2. Einsatz der Muskeln im Verband

Wie bei den einzelnen Einheiten, so sind auch innerhalb des Muskelverbandes Einsatzfolge und Koordination in engen Grenzen festgelegt.

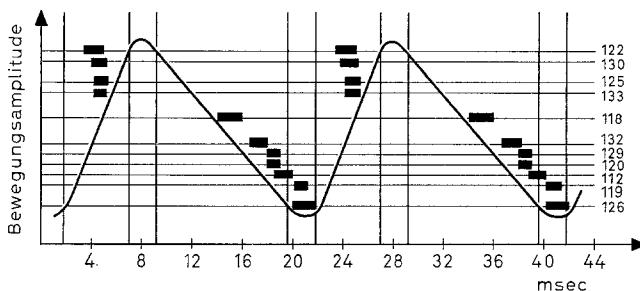


Abb. 17. Koordinierter Einsatz der Muskeln einer Körperseite bei den Auf- und Abstrichen des Beines während der Schwirrphase der UE 3

Neben Muskeln, die während der gesamten Werbeeinheit tätig sind, gibt es andere, die nur in bestimmten Phasen arbeiten (Abb. 16). Ein Wechsel derart, daß von 2 Synergisten einmal der eine und das andere Mal der andere stärker einsetzt, kommt nicht vor.

Der Aufbau des Werbegesanges spiegelt sich in dem Entladungsmuster jedes der beteiligten Muskeln wider. Nur der Muskel 118 läßt zunächst keine allgemein geltende Zuordnung zu bestimmten Bewegungsphasen erkennen. Die übrigen Muskeln können in 2 funktionellen Gruppen zusammengefaßt werden: Eine *Abstrichgruppe* umfaßt den Senker der Coxa (125) und des Trochanter-Femurs (133), den Adduktor (130) und den hinteren Dreher der Coxa (122). Zur *Aufstrichgruppe* gehören die Heber der Coxa (119, 120, 129) und des Trochanter-Femurs (132), der Abduktor der Hüfte (126) und schließlich auch der dorsale Längsmuskel (112). In der Abb. 17 ist der Einsatz dieser Muskeln am Beispiel von 2 Auf- und Abstrichen schematisch dargestellt.

Wesentlich für die Gestaltung des Lautmusters ist die Konstanz der Phasenverschiebung im Einsatz der Auf- und Abstrichgruppe. Diese beträgt während der gesamten Werbeeinheit zwischen den Senkern und Hebern stets 6—8 msec (rechtes Histogramm der Abb. 18). Nicht konstant sind dagegen die Phasenbeziehungen, da die Periodendauer sich ändert (linkes Histogramm der Abb. 18). Die Phasenverschiebungen innerhalb der Auf- und der Abstrichgruppe sind nur geringfügig. Bedeutsam ist vor allem, daß die Heber bzw. die Senker der Coxa und des Trochanter-Femurs zusammen einsetzen. Damit ist auch auf elektrophysiologischem Wege nachgewiesen, daß die Heuschrecke beim Singen den

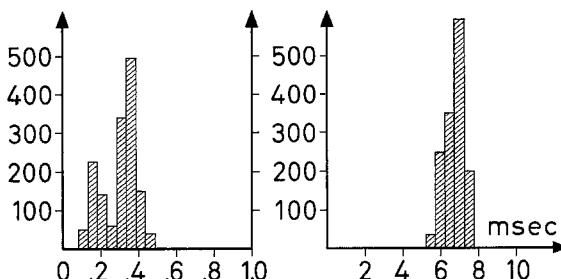


Abb. 18. Phasen- und Intervallhistogramme für das Antagonistenpaar Subalar- und 1. Pleurocoxalmuskel (129 und 125) in der UE 2 und 3. Links: Phasenbeziehungen des M 125 zum M 129, rechts: Phasenverschiebung des M 125 zum M 129. Ordinate: Anzahl der Meßwerte

Schenkel gleichzeitig um beide Gelenke bewegt (vgl. S. 321). Sowohl der Auf- als auch der Abstrich können lauterzeugend sein.

Durch eine Drehung um das Pleurocoxalgelenk (Einsatz der Muskeln 130 und 122) wird die Schrilleiste des Hinterschenkels während der Abstriche in verstärkten Kontakt mit der Schrillkante des Deckflügels gebracht. Diese verstärkte Adduktion bedingt, vermutlich neben der schon erwähnten Schrägstellung der Zähnchen (vgl. S. 314), die geringere Geschwindigkeit der Beinbewegung beim Senken, die in dem größeren Abstand der Schwingungsübe zum Ausdruck kommt. Bei der Aufbewegung wird das Bein dagegen durch den Einsatz des M 126 etwas abduziert. Der Druck des Schenkels gegen die Flügelader verringert sich; es resultiert eine raschere Bewegung (=dichter stehende Schwingungsübe). Nur durch den Einsatz der starken fast-Einheiten der Heber M 119, 120, 129 ist diese Bewegung in der UE 3 lauthaft, in der UE 1 und 2 bleibt sie weitgehend lautlos, da hier nur die slow-Einheiten dieser Muskeln arbeiten. Daß auch die Schwirrphasen der UE 2 (abgesehen von den „Zick-Lauten“ am Beginn) trotz stärkster Muskelaktivität fast lautlos bleiben, liegt nicht an einer zu starken Ab- oder zu geringen Adduktion, sondern wahrscheinlich daran, daß beim Hochreißen des Schenkels die Schrilleiste aus dem Arbeitsbereich gerät.

Der Beitrag des *dorsalen Längsmuskels* (112) und des *vorderen Tergocoxyalmuskels* (118) zur Lauterzeugung ist nicht ohne weiteres verständlich. Der synchron mit dem Subalarmuskel arbeitende M 112 ist im Flug Senker des Hinterflügels; er hat keine direkte Verbindung zum Singbein. Es ist denkbar, daß er während der Aktion der Tergocoxyal- und Subalarmuskeln das Tergum stabilisiert. Nach WILSON (1962) soll

diese Stabilisierung aber schon durch das Zusammenspiel der Dorsoventralmuskeln gegeben sein. Tergocoaxal- und Subalarmuskeln sind als Heber der Coxa Synergisten, gleichzeitig aber als Heber und Senker des Hinterflügels Antagonisten. Falls jedoch die Zuckungsstärken des Subalarmuskels und der Tergocoaxalmuskeln nicht miteinander im Gleichgewicht stehen, wäre der Einsatz eines weiteren Muskels, hier des Längsmuskels (112), zur Stabilisierung der Flügellage notwendig. In ähnlicher Weise werden offenbar auch die prothorakalen Längsmuskeln in der UE 3 zur Fixierung der Kopfhaltung eingesetzt (vgl. S. 331).

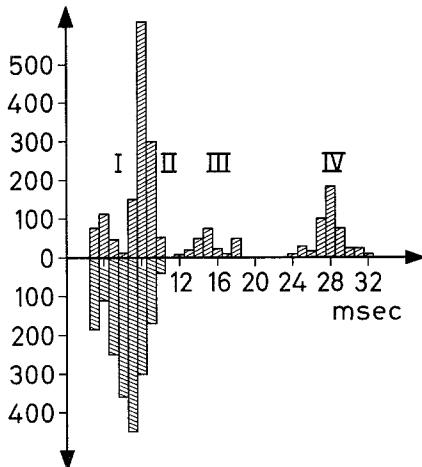


Abb. 19. Oben: Phasenverschiebung des vorderen Tergocoaxalmuskels (118) gegenüber dem vorhergehenden Einsatz des Pleurocoxalmuskels (125). Unten: Phasenverschiebung des M 118 gegenüber dem nachfolgenden Einsatz des Subalarmuskels (129)

Auch der Einsatz des vorderen Tergocoaxalmuskels (118) muß in dieser Weise gesehen werden. Seiner Lage nach ist er Senker der Coxa und Heber des Hinterflügels; im Gesang der Feldheuschrecken *Chorthippus biguttulus* und *Omocestus viridulus* wird er auch entsprechend beim Abstrich eingesetzt (ELSNER, in Vorbereitung). Hier allerdings schweigt der bei *Gomphocerippus rufus* tätige M 125. Die Annahme, daß bei dieser Art der Einsatz des M 118 die durch den M 125 begonnene Senkung des Beins fortsetzt, bestätigt sich nicht. Es besteht keine konstante Phasenverschiebung zum M 125; das Histogramm zeigt vielmehr eine viergipflige Verteilung (Abb. 19 oben). Bestimmt man aber die Phasenverschiebung zu dem nachfolgenden Einsatz des Subalarmuskels, so erhält man ein eingipfliges Histogramm (Abb. 19 unten). Der M 118 ist also eher zur Auf- als zur Abstrichgruppe zu rechnen. Es könnte ihm — ähnlich wie dem dorsalen Längsmuskel — die Funktion zukommen, den Spannungszustand des Tergums auf einen bestimmten Wert einzustellen.

Zu einem endgültigen Urteil über die Funktion dieser Muskeln bei der Stridulation wird man erst kommen, wenn selektive Ausschaltungen durchgeführt sind. Aber auch dann sind zu einem vollen Verständnis der Bewegungsvorgänge noch Daten über die Elastizitäts- und Schwingungseigenschaften des Exoskeletts notwendig (vgl. SNODGRASS, 1929). Vielleicht erklären diese auch, warum den drei mächtig entwickelten Hebern der Coxa bei *Gomphocerippus rufus* nur ein gering ausgebildeter Senker als Antagonist gegenübersteht.

E. Koordination und zeitliche Folge der Bewegungen

Die Untersuchung der Muskelaktivität während der Balz beschränkte sich bisher auf Fragen des Einsatzes und der Koordination beim einzelnen Auf- und Abstrich des Beines und bei der Bewegung des Kopfes. Es soll nun versucht werden, Einblick in die Gesetzmäßigkeiten und Prinzipien zu gewinnen, nach denen das räumlich-zeitliche Muster der Bewegung bestimmt wird. Die Analyse der Singbewegung eines Beines oder der Kopfbewegung allein führt dabei nicht viel weiter. Es ist vielmehr nötig, den Einsatz und die Koppelung beider Singbeine und ihr Zusammenspiel mit der Kopfbewegung in die Betrachtung einzubeziehen.

I. Koppelung der Singbeine

Simultan ausgeführte Ableitungen von den Hebern und Senkern beider Singbeine zeigen einen gleich starken Muskeleinsatz, d.h. die Singbewegung wird auf beiden Seiten mit gleicher Intensität ausgeführt.

In der UE1 schlagen beide Beine syndrom⁴ abwärts, mit einer Phasenverschiebung von höchstens 1-2 msec, bezogen auf den Einsatz der Muskeln 125. Für die Zusammenarbeit beider Singbeine in der UE2 und 3 und die hier geltenden komplizierteren Gesetzmäßigkeiten greife ich eine Lautgruppe der UE3 heraus:

Schon ein Vergleich der Lautaufnahmen von 1- und 2beinig singenden Tieren zeigt, daß beide Schenkel nicht unabhängig voneinander bewegt werden (vgl. auch LOHER u. HUBER, 1964). Anfang und Ende jeder Lautgruppe sind auch beim zweibeinig stridulierenden Männchen deutlich abgesetzt, während sich in den Schwirrphasen die Lautstöße beider Beine überlagern. Dies deutet auf einen periodischen Wechsel von weitgehend syndromer zu stark phasenverschobener Bewegung hin. Durch gleichzeitige Registrierung der Potentiale von den Hebern und Senkern beider Seiten kann man die Koordination beider Singbeine genau erfassen. Man findet — wie erwartet — keine konstante Phasenverschiebung; sie wechselt sprunghaft zwischen 2 Werten. In der Abb. 20a ist dieser Wechsel schematisch durch unterschiedlich starke Umrandung der entsprechenden Impulspaare für den linken und rechten M 125 dargestellt.

Am Anfang der Lautgruppen, bei den Aufstrichen 1 und 2 und den Abstrichen A und a, sowie am Ende beim Abstrich B, feuern die homologen Muskeln beider Seiten mit einer Phasenverschiebung von 5—6 msec (starke Umrandung in Abb. 20a). Nur auf der Seite des führenden Beines folgt der große zweiteilige Abstrich B₁B₂, auf der anderen fällt B₁ aus. Dies ist daran zu erkennen, daß der abgesetzte Einzelspike des M 125

⁴ Man bezeichnet die Schenkelbewegungen als syndrom (=synchron), wenn die Phasenbeziehung 0 oder 1 und als antidrom (=alternierend), wenn sie 0,5 ist. Hat sie einen anderen Wert, so spricht man von metadromer Bewegungsweise.

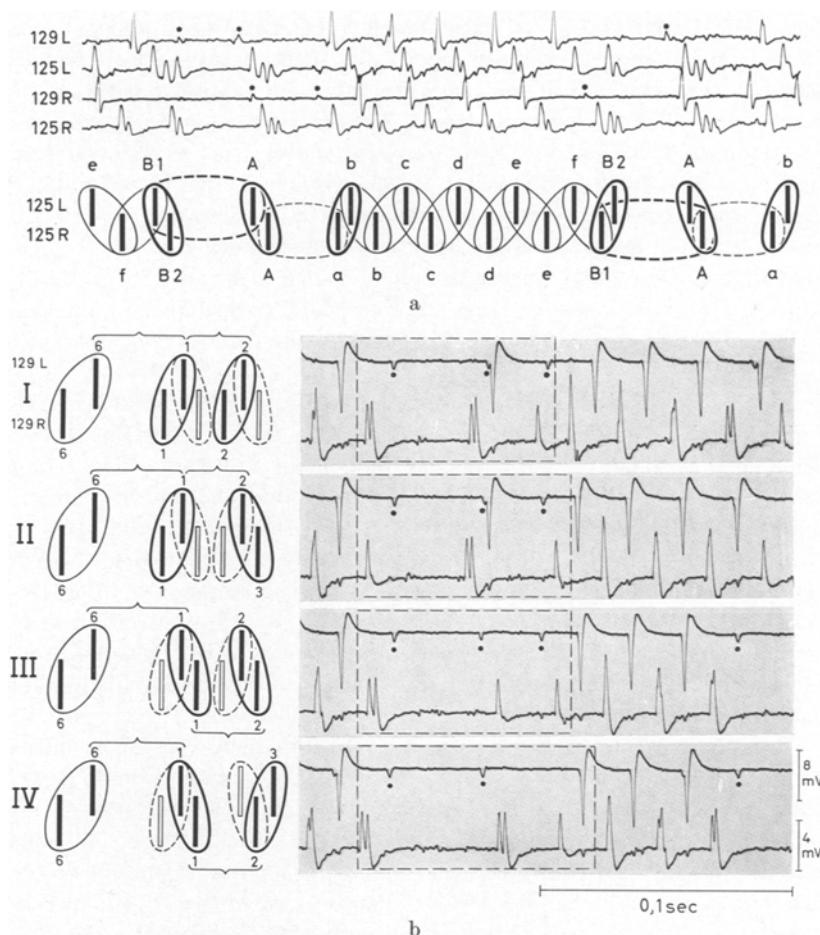


Abb. 20. a Koordination der Singbewegungen während einer Lautgruppe der UE 3. Oben: Simultane Ableitung von den Antagonisten M 129 und M 125 beider Seiten (Punkte kennzeichnen die Potentiale der hinteren fast-Einheit von M 129). Unten: Schematische Darstellung der Phasenverschiebungen am Beispiel der Abstriche. Ausgewertet wurden die spikes des linken und rechten M 125. Bei den stark umrandeten spike-Paaren am Anfang und Ende der Lautgruppen beträgt die Phasenverschiebung 5—6 msec, bei den schwach umrandeten in der Mitte 9—12 msec. Die stärker gestrichelte Umrandung zwischen den spikes zu B_1 und A (ipsilateral) weist auf den 36—38 msec-Abstand zwischen den Lautgruppen hin, die schwächer gestrichelte auf den Abstand von 24—26 msec zwischen den spikes zu A und a (ipsilateral). b Koordinationswechsel zu Beginn der Lautgruppen in UE 3. Simultane Ableitung vom rechten und linken M 129. Die Potentiale der hinteren fast-Einheit sind durch Punkte gekennzeichnet. Das linke Bild zeigt den Wechsel schematisch; ausgewertet wurde der gestrichelt umrahmte Teil der Oszillogramme des rechten Bildes. Die Klammer zwischen Aufstrich 6 und 1 kennzeichnet den konstanten Abstand von 36—38 msec, die zwischen Aufstrich 1 und 2 den 24—26 msec-Abstand (bei Typ I und II auf der linken, bei III und IV auf der rechten Seite)

fehlt. Die Dauer von B_1 entspricht recht genau der oben angegebenen Phasenverschiebung von 5—6 msec, die Beine schlagen also bei B_2 *syndrom*. Das erklärt die deutliche Trennung der Lautgruppen auch im Lautbild zweibeinig singender Tiere. Auf der führenden Seite setzt der Lautstoß B_1B_2 im gleichen Rhythmus ein wie die vorhergehenden Auf- und Abstriche der Schwirrphase. Auf der Gegenseite wird der Lautstoß B_2 dagegen wegen der Syndromie notwendigerweise vorzeitig ausgeführt. Hier führt das Bein wegen des verkürzten Abstandes zum letzten Abstrich der Schwirrphase vorher keinen Aufstrich mehr aus. Die im Lautmuster einbeinig singender Tiere am Ende der Lautgruppen gefundenen „Unregelmäßigkeiten“ (vgl. S. 315) treten also immer nur auf einer Seite auf.

Am Anfang und Ende der Lautgruppen ändert sich bei den betreffenden Lautstößen die Periodendauer. Im Gegensatz zu der Phasenverschiebung ist daher die Phasenbeziehung nicht konstant. Sie beträgt beim Abstrich B 0,15, beim Abstrich A 0,15 oder 0,22 und am Anfang der Schwirrphase 0,33. Die Beine schlagen also *metadrom*.

In der Mitte der Schwirrphase wird zwischen den Auf- bzw. Abstrichen beider Beine eine Phasenverschiebung von anfangs 9 msec eingehalten, die sich bis zum Ende auf 11—12 msec erhöht (schwächere Umwandlung in Abb. 20a). Entsprechend ändert sich auch die Periodendauer von 18 auf 24 msec, die Phasenbeziehung bleibt also konstant. Sie beträgt 0,5, d.h. die Beine werden *antidrom* bewegt.

Innerhalb einer Lautgruppe gehen die Singbeine also von metadromer zu antidromer und — bei Abstrich B_2 — zu syndromer Bewegung über. Besonders bemerkenswert ist der metadrome Einsatz. Wie schon angedeutet, kann das führende Bein wechseln. Durch einfache spiegelbildliche Umstellung sind 2 verschiedene Phasenbeziehungen möglich, ohne daß sich dabei der Abstand von 5—6 msec zwischen dem Einsatz der Muskeln auf der linken und der rechten Seite ändert. In Abb. 20b sind am Beispiel der Aufstriche die verschiedenen sich daraus ergebenden Möglichkeiten zusammengestellt: Die Phasenbeziehung am Ende der Lautgruppen ist in allen Fällen konstant (0,15), da hier die Periodendauer auf der führenden Seite, die als letzte einen Aufschlag ausführt und mit B_1B_2 endet, festgelegt ist. Der Abstand vom letzten Auf- bzw. Abstrich (6 bzw. B_1B_2) zum Aufstrich I bzw. Abstrich A der nachfolgenden Lautgruppe beträgt hier stets 36—38 msec (in Abb. 20b durch eine Klammer angedeutet). Dagegen gibt es für das andere Bein 2 Möglichkeiten: Die Lautgruppe kann 5—6 msec vor oder nach derjenigen der Gegenseite beginnen. Der Abstand von Abstrich B_2 zu Abstrich A beträgt also entweder ebenfalls 36—38 msec oder aber 24—26 msec. Aufstrich I dieser Seite beginnt — da vor Abstrich B_2 kein Aufstrich mehr erfolgt — entweder 54—56 msec (Typ III und IV) oder 42—44 msec (Typ I und II) nach dem letzten Aufstrich.

Da die gleichen Umstellungen auch beim 1. Auf- bzw. Abstrich der Schwirrphase vorgenommen werden können, ergeben sich bei Aufstrich 1 bzw. Abstrich A die erwähnten Wechsel in der Phasenbeziehung: Die Periodendauer ist nur auf der Seite des nachhinkenden Beines konstant. Hier setzt die Schwirrphase immer 24—26 msec nach dem Lautgruppenanfang ein (in Abb. 20b durch eine Klammer angedeutet). Das andere Bein hat dagegen wieder 2 Möglichkeiten: Die Schwirrphase kann entweder 5—6 msec vor oder nach der Gegenseite beginnen. Der Abstand zu Aufstrich 1 bzw. Abstrich A beträgt also entweder ebenfalls 24—26 msec (Typ I und III) oder aber 36—38 msec (Typ II und IV). Entsprechend ist die Phasenbeziehung am Anfang der Lautgruppe 0,22 oder 0,15. Eine andere Phasenbeziehung ist nicht realisiert.

Dieser sprunghafte Wechsel in der Phasenbeziehung der Beine erklärt auch die zu Beginn jeder Schwirrphase beobachteten Abweichungen im Lautmuster (vgl. S. 315). Die Lautstöße 2 und a fallen immer dann aus, wenn der Abstand zum Anfang der Lautgruppe 36—38 msec beträgt. Sie sind stets auf der Seite des nachfolgenden Beines vorhanden, beim führenden nur dann, wenn der Abstand zum Aufstrich 1 bzw. Abstrich A ebenfalls 24—26 msec beträgt.

Zwischen den 4 Koordinationsmöglichkeiten (Typen I—IV) kann das Männchen von Lautgruppe zu Lautgruppe wechseln, eine bestimmte Gesetzmäßigkeit besteht nicht.

In der lautlosen Zwischenphase vor dem Schenkelhochreißen und in der UE2 sind die gleichen Phasenverschiebungen zu beobachten. Die Folge der Auf- und Abstriche unmittelbar nach dem Hochreißen der Schenkel entspricht im Aufbau den beschriebenen Schwirrphasen der UE3, wobei hier wie dort die Muskeln antidrom eingesetzt sind. In der Stoßphase der UE2 arbeiten sie metadrom mit einer Phasenverschiebung von 5—6 msec und einer Periodendauer von 54—56 msec.

II. Koppelung von Kopf- und Beinbewegungen

Simultane Ableitungen von den prothorakalen Kopfbewegern und den metathorakalen Singmuskeln beider Seiten zeigen, daß Kopf- und Beinbewegungen in der UE1 synchronisiert sind. Zu jeder Wendung des Kopfes nach links und rechts gehört je eine Lautgruppe. Die Auslenkung des Kopfes beginnt dabei jeweils vor den Lautgruppen mit einer Phasenverschiebung von $\frac{1}{3}$ Halbperiode (Abb. 21).

Die Dauer einer Halbperiode beträgt während der langsamen Anfangsphase ca. 400 msec, gegen Ende sinkt sie graduell auf ca. 100 msec ab (Abb. 22). Da Kopf- und Beinbewegungen gekoppelt sind, muß man auch einen entsprechenden Kurvenverlauf für die Abstände der Lautgruppen erwarten. Gute Übereinstimmung herrscht in den beiden ersten Dritteln der Kurve (langsame Phase) und im letzten Teil (Ende der

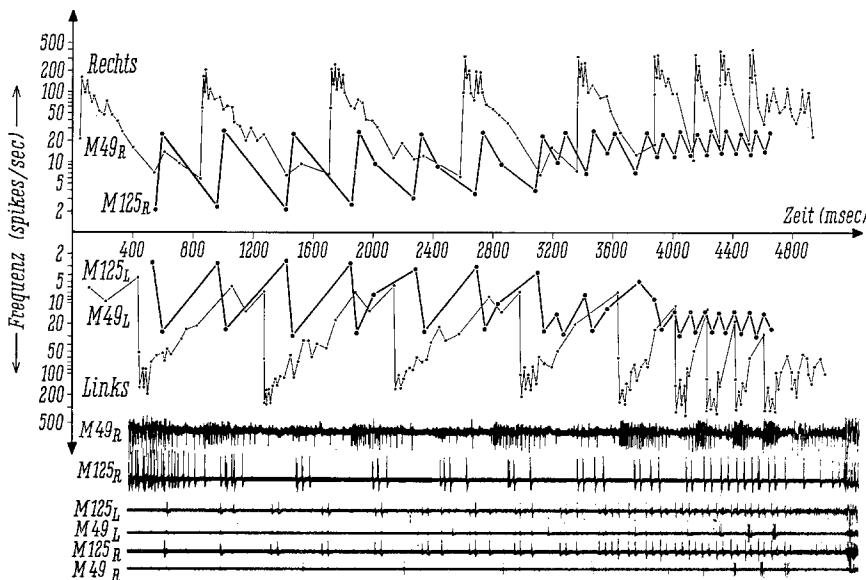


Abb. 21. Zusammenspiel von Kopf- und Singbewegungen in der UE 1. Oben: Frequenzverlauf der Entladungen des dorsalen Längsmuskels (49) und des Pleurocoxal-muskels (125) rechts und links. Unten: Registrerbeispiele mit simultaner Ableitung vom M 49 (slow-Einheit) und M 125 der rechten Seite (obere 2 Zeilen) und vom M 49 (fast-Einheit) und M 125 beider Seiten (untere 4 Zeilen)

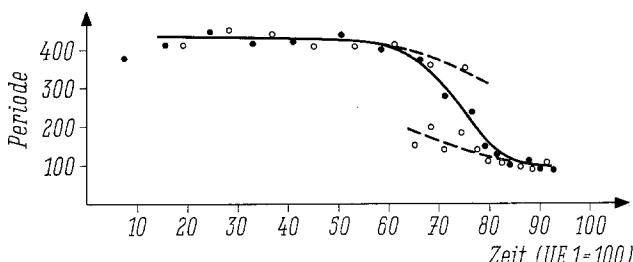


Abb. 22. Frequenzverlauf der Kopfschüttelbewegungen und der Lautgruppen in UE 1. • Dauer der Kopfbewegungen nach einer Seite; ○ Dauer der Lautgruppen. Weitere Erklärung im Text

schnellen Phase). Im Übergangsbereich wird die Beinbewegung jedoch nicht graduell, sondern sprunghaft schneller. Sobald zu Beginn der schnellen Phase die Frequenz der Kopfbewegungen zunimmt, können die Lautgruppen nicht mehr folgen. Man findet zwar einen Ansatz zur Verringerung der Abstände von 400 auf 340 msec (Abfall der gestrichelten Kurve oben in Abb. 22), er reicht aber nicht aus, um die Kurven zur Deckung zu bringen. Gleichzeitig werden in Abständen von 120—140 msec zusätzliche Lautgruppen in das Muster eingebaut. Berücksichtigt man sie, so wird die sprunghafte Änderung in der Frequenz

der Beinbewegung noch deutlicher. Das entsprechende Kurvenstück (gestrichelte Kurve unten in Abb. 22) liegt unter dem für die Kopfbewegung. Man muß festhalten, daß die Lautgruppen in der UE 1 nur in 2 Abständen von ca. 400 msec und ca. 100 msec auftreten, mit geringfügiger Dehnung oder Raffung.

III. Zeitliches Muster der Singbewegung

Kennzeichnend für den Gesang von *Gomphocerippus rufus* ist, daß die Lautgruppen und einzelne Auf- und Abstriche nur in bestimmten Vorzugsabständen auftreten. Dies ist oben für die Lautgruppen der UE 1 gezeigt worden. Der sprunghafte Wechsel der Periodendauer könnte dabei auf den Einsatz zweier Oszillatoren zurückgehen, deren Schwingungsdauer nur in sehr engen Grenzen veränderbar ist. Dafür spricht auch der Befund, daß sich im Übergangsbereich zwischen langsamer und schneller Phase 2 Schwingungsvorgänge überlappen (Abb. 22). Mit schneller werdender Kopfbewegung scheint der langsame Oszillator für die Beinbewegung etwas „mitgezogen“ zu werden und umgekehrt wird die Periodendauer des schnellen Oszillators etwas gedehnt, solange die Halbperioden der Kopfbewegung länger als 100 msec sind.

Eine ähnliche Überlappung zweier Schwingungen ist auch beim Übergang von der UE 1 zur UE 2 zu beobachten: Der schnelle Oszillator für die Beinbewegung aus UE 1 schwingt weiter und bedingt eine gleiche Folge von Lautgruppen. Überlagert wird diese durch die Schwingungen des 50 Hz-Oszillators, der für die Schwirrphasen der UE 2 und UE 3 charakteristisch ist. Damit geht auch die Umstellung von der syndromen zur antidromen Bewegung der Beine einher.

Die Bevorzugung bestimmter Intervalle zwischen den einzelnen Auf- bzw. Abstrichen läßt sich schon bei einbeinig singenden Tieren zeigen. Wertet man die spike-Abstände des M 125 einer Seite aus, so erhält man ein viergipfliges Histogramm (Abb. 23): Der weitaus häufigste Abstand von 18—22 msec (Intervall I) ist charakteristisch für die Schwirrphasen der UE 2 und 3.— Ein weiteres Maximum liegt bei 24—26 msec (Intervall II); es markiert einen der beiden möglichen Abstände zwischen den Abstrichen *B* und *A* bzw. *A* und *a*.— Der Gipfel bei 36—38 msec (Intervall III) bezieht sich auf den zweiten möglichen Abstand an dieser Stelle des Gesanges, sowie auf den Abstand der beiden Abstriche in den Lautgruppen der UE 1.— Der vierte und letzte Gipfel bei 54—56 msec entspricht dem Abstand der spike-Gruppen in der Stoßphase der UE 2 (Intervall IV).

Die Streuung um den Mittelwert beim Intervall I ist nicht zufallsgemäß. Die Periodendauer steigt nämlich von Beginn bis zum Ende jeder Schwirrphase gesetzmäßig von 18 auf 22 msec an. Berücksichtigt man hier nur die Intervalle zu einem bestimmten Zeitpunkt in der Schwirrphase, so beträgt die Abweichung weniger als 1 msec. Der Abstand zwischen den Abstrichen *a* und *b* bzw. den Aufstrichen 2 und 3 weicht mit 14—16 msec besonders deutlich vom Mittelwert des Intervalles I

ab. Diese scheinbare Unregelmäßigkeit ist durch den sprunghaften Wechsel der Phasenverschiebung von 5—6 msec zu der von 9—11 msec bei der Bewegung beider Beine zu erklären. Ähnliche Überlegungen können auch für das Intervall II ange stellt werden. Es leitet sich aus dem Abstand III durch die zweimalige Phasen verschiebung um 5—6 msec ab. Für diesen Abstand ist daher kein eigener Oszillator zu postulieren.

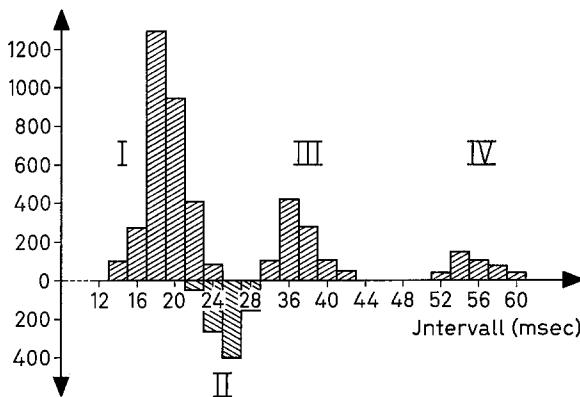


Abb. 23. Intervallverteilungen zwischen aufeinanderfolgenden Auf- bzw. Abstrichen während der Werbeeinheit (Mehrfa chentladungen bleiben unberücksichtigt). Weitere Erklärung im Text. Ordinate: Anzahl der Meßwerte

Für die zeitliche Folge der Lautstöße sind demnach 3 Vorzugsabstände kennzeichnend: 18—22 msec (I); 36—38 msec (III) und 54 bis 56 msec (IV). Sie bestimmen zusammen mit den beiden möglichen Phasenverschiebungen zwischen den beiden Singbeinen das Muster des Gesanges. Diese Intervalle stehen zueinander in dem einfachen Zahlenverhältnis 1:2:3. Sogar die Länge der Lautgruppen in UE3 fügt sich hier ein, denn sie beträgt etwa 150 msec. Die beiden anderen in UE3 vorkommenden Intervalle (I und III) stehen hierzu in dem Verhältnis 1:2:4.

F. Diskussion

Die simultan auf beiden Körperseiten und in verschiedenen Segmenten durch geführten Ableitungen von den Muskeln des balzenden Männchens der Heuschrecke *Gomphocerippus rufus* ermöglichen eine vollständige und genaue Beschreibung des komplexen Bewegungsablaufs. Dieser Balz liegt ein nur in engen Grenzen veränderbares Aktivitätsmuster der Muskeln und ihrer motorischen Einheiten zugrunde. Alle in der Werbeeinheit beobachtbaren Bewegungen sind fest miteinander gekoppelt und diese Koordination wird durch folgende Gesetzmäßigkeiten charakterisiert:

1. Durch bestimmte Koppelungseigenschaften bei den motorischen Einheiten, in der Zusammenarbeit der einzelnen Muskeln und Muskel-

gruppen auf den beiden Körperseiten und in den verschiedenen Segmenten; 2. durch die Möglichkeit, das führende Bein an bestimmten Stellen des Gesanges zu wechseln unter Beibehalten der Phasenverschiebung; 3. durch die Beschränkung auf wenige Vorzugsabstände in der Folge der Lautgruppen und der einzelnen Auf- und Abstriche, die zueinander in einfachen Zahlenverhältnissen stehen.

Diese Befunde werden im folgenden diskutiert, wobei auch ein Vergleich mit anderen Verhaltensweisen angestellt werden soll, insbesondere mit dem Flug, der von WILSON u. Mitarb. (1961—1967) bei *Schistocerca* eingehender untersucht worden ist.

I. Koordination der Einheiten eines Muskels

Die motorischen Einheiten der Insektenmuskeln werden getrennt innerviert. Man findet in den zuführenden motorischen Nerven ebenso viele Axone, wie Einheiten im Muskel (HOYLE, 1955a und b; NEVILLE, 1963). Bei den neurogenen Muskeln besteht zumindest beim fast-System eine strenge 1:1 Beziehung zwischen den ankommenden Nerven- und den ausgelösten Muskelimpulsen, so daß die Koordination der Einheiten auf der Ebene der Motoneurone hergestellt wird.

Bei allen untersuchten Verhaltensweisen von *Gomphocerippus rufus* wurde stets dieselbe Einsatzfolge der Einheiten eines Muskels gefunden. Daraus ergibt sich die Frage, ob dieser zeitliche Einsatz durch eine vorgegebene Schaltung der zugeordneten Motoneurone bedingt ist. Untersuchungen von NEVILLE (1963) am dorsalen Längsmuskel von *Schistocerca* sprechen gegen diese Annahme. Er konnte spontanes rhythmisches Feuern zweier fast-Einheiten beobachten, mit unabhängigem Einsatz und mit verschiedener Entladungsfrequenz. Ähnliche Ergebnisse erzielten WILSON u. WYMAN (1965). Bei elektrischer Reizung des Bauchmarks mit einer statistisch verteilten Folge von Impulsen konnten sie im rechten mesothorakalen Tergosternalmuskel bei geringer Intensität 2 fast-Einheiten aktivieren, die mit verschiedenen Frequenzen arbeiteten. Stieg die Reizstärke an, so wurden mehr Muskeln eingesetzt und die beiden fast-Einheiten feuerten synchron wie im normalen Flug. Auch beim Gesang der Keulenheuschrecke ist — wenn auch in abgeschwächter Form — ein solcher Synchronisationseffekt zu beobachten. Freilich sind am intakten Tier die Einheiten der Muskeln schon von Anfang an besser synchronisiert als in Präparaten.

Immerhin zeigen diese Untersuchungen, daß die Einheiten eines Muskels auch unabhängig voneinander arbeiten können und NEVILLE (1963) betrachtet sie deshalb sogar als potentiell getrennte „Muskeln“, die im Verhalten durch zentrale Mechanismen zeitlich gekoppelt sind. Der Erfolg der Koppelung besteht in dem mehr oder weniger

guten synchronen Einsatz, wobei bei *Gomphocerippus rufus* sowohl im Flug als auch im Gesang zwischen den fast-Einheiten nur selten Phasenverschiebungen um mehr als 2—3 msec auftreten. Besteht in einer spike-Folge die Tendenz zur Verlängerung der Abstände, so setzt die nachfolgende Einheit plötzlich aus.

Der Mechanismus der Synchronisation ist nicht bekannt. Möglicherweise ist eine elektrotonische Koppelung im Spiel, wie sie im Herzganglion der Krebse (WATANABE und BULLOCK, 1960) und bei den lateralen Riesenfasern des Regenwurms (WILSON, 1961b) beschrieben worden ist. WILSON (1966) stellte an Hand elektronischer Modelle Überlegungen zur Frage der Koppelung schwingender Systeme an. Ausgehend von zwei „spontan“ feuernden Einheiten, deren Frequenz unabhängig voneinander variiert werden konnte, und die durch ein RC-Netzwerk mit variabler Zeitkonstante verbunden waren, zeigte er, daß die beiden Oszillatoren bei ähnlicher Frequenz eine Tendenz zum synchronen Einsatz erkennen ließen. Ein solches Modell hat also Eigenschaften, die auch im nervösen Netzwerk von *Gomphocerippus rufus* gegeben sind. Freilich bedarf es noch weitergehender Untersuchungen, insbesondere in den Ganglien, um den Aussagewert solcher Modelle beurteilen zu können.

II. Koordination der einzelnen Muskeln

Die von WILSON (1962) erstmals elektrophysiologisch nachgewiesene *Doppelfunktion* verschiedener Thoraxmuskeln wird auch für *Gomphocerippus rufus* bestätigt. Subalar- und 1. hinterer Tergosternalmuskel

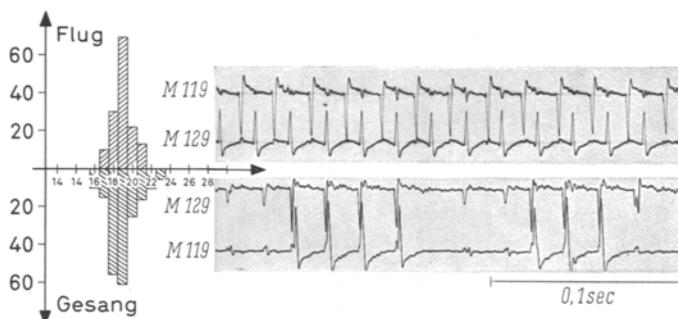


Abb. 24. Einsatz des Tergocoxalmuskels (119) und des Subalarmuskels (129) während des Fluges und des Gesanges. Links: Intervallhistogramme; rechts: Registrierbeispiele

sind als Flügel- und Beinbeweger eingesetzt, wobei sie im Flug synergistisch, bei der Beinbewegung antagonistisch arbeiten (Abb. 24). In beiden Bewegungen sind die Muskeln und ihre Einheiten starr miteinander gekoppelt. Während aber die Koppelung der Einheiten unverändert bleibt, ändert sich die Koordination der Muskeln von einer zur anderen Verhaltensweise. Auf der Ebene ganzer Muskeln scheinen demnach mehrere stabile Koppelungen zwischen den zugeordneten Populationen der Motoneurone verwirklicht zu sein.

Im Flug setzen Heber und Senker streng alternierend ein (Phasenbeziehung = 0,5, Abb. 24 oben), beim Singen ist das Zusammenspiel anders: Zwischen Synergisten und Antagonisten werden — unabhängig von der Periodendauer — konstant bleibende Phasenverschiebungen eingehalten; die Phasenbeziehungen wechseln. Dieses Verhalten ist typisch für Netzwerke, in denen sich die Neurone gegenseitig synaptisch erregen. Modellvorstellungen hierfür sind von WILSON (1966) und WALDRON (1967) entwickelt worden. Bei solchen Netzwerken mit positiver Rückwirkung besteht natürlich immer eine gewisse Gefahr der Instabilität („Durchgehen“), und WILSON (1964, 1966) nimmt daher an, daß die Salven infolge „Ermüdung“ („fatigue“) der Motoneurone abgekürzt und auf diese Weise eine konstante rhythmische Aktivität erhalten wird. KENDIG (1966) wies bei *Schistocerca* mit intrazellulärer Technik erregende synaptische Verbindungen zwischen Motoneuronen nach.

Alle diese Modellvorstellungen sind jedoch noch spekulativ. Es ist z.B. keineswegs geklärt, ob die Zusammenarbeit der Muskeln im Flug oder beim Singen allein auf den Wechselwirkungen der Motoneurone beruht; es ist sehr wahrscheinlich, daß bei der Koordination Interneurone eine erhebliche Rolle spielen.

III. Koordination zwischen Muskelgruppen beider Körperhälften und zwischen verschiedenen Segmenten

Die Ergebnisse dieser Arbeit haben u.a. gezeigt, daß zwischen Kopf- und Beinbewegungen in der UE1 bestimmte Phasenbeziehungen eingehalten werden. Unabhängig von der Bewegungsfrequenz setzen die Lautgruppen stets um $\frac{1}{3}$ Halbperiode nach dem Beginn der Kopfdrehung ein. Konstante Phasenbeziehungen findet man auch beim Flug und beim Laufen der Insekten, im letzteren Falle beträgt sie zwischen den Beinen eines Segments bei allen Laufgeschwindigkeiten 0,5 (WENDLER, 1964). Konstante Phasenbeziehungen sind auch für motorische Einheiten bekannt. Im myogenen dorsalen Längsmuskel von *Calliphora terraenova* arbeiten die beiden Einheiten streng alternierend (WYMAN, 1965). Dieser Autor entwickelte ein Modell, bei dem eine vorgesetzte Zelle die beiden nachgeschalteten Einheiten gemeinsam erregt. Unter der Annahme, daß die Depolarisation linear ansteigt und die Einheiten unterschiedliche Schwellen besitzen, kann — unabhängig von der Eingangsfrequenz — eine konstante Phasenbeziehung eingehalten werden. Die Koordination der Singbeine wird im Verlaufe einer Werbeeinheit wiederholt geändert. Phasen syndromer, metadromer und antidromer Bewegungen wechseln ab. Die hierfür verantwortlichen nervösen Mechanismen sind vermutlich denen ähnlich, die für die Steuerung des Zusammenspiels einzelner Muskeln und ihrer Einheiten postuliert worden sind.

Während der Schwirrphasen in den Lautgruppen der UE3 arbeiten die Singbeine streng alternierend und man könnte hier an eine Schaltung denken, in der beide Muskelgruppen durch wechselseitige Hemmung beeinflußt sind (vgl. dazu die Vorstellungen von REISS, 1962; WILSON, 1964, 1966 und HARMON, 1964).

Besonders charakteristisch für die Gesangsmuster ist das Verhalten der Motoneurone zu Beginn der Lautgruppen. Hier ist die Phasenverschiebung zwischen dem führenden und dem nachfolgenden Bein festgelegt; ebenso ist auf einer Seite — bei Lautstoß B_1 — A auf der führenden und bei Lautstoß A — a auf der nachgehenden Seite — die Periodendauer bestimmt. Es gibt jedoch für die andere Seite die Möglichkeit einer plötzlichen Umstellung; damit tritt ein Wechsel in der Führung ein und es ändert sich die Periodendauer. Dieser Wechsel am Lautgruppenbeginn ist Ursache der verschiedenen Phasenbeziehungen, die hier beobachtet werden können.

Der Befund, daß dem Gesang dieser Heuschrecke ein gesetzmäßiger und sprunghafter Wechsel in der Phasenlage eigen ist, soll besonders hervorgehoben werden. Offenbar handelt es sich um ein allgemein gültiges Prinzip, denn solche Wechsel sind in den Lautmustern aller bisher von mir untersuchten Feldheuschrecken gefunden worden (ELSNER, in Vorbereitung). WYMAN (1966) beschreibt ähnliche Phasensprünge sogar für einzelne Einheiten eines Muskels. Bei *Musca* und *Calliphora* können die Impulse einzelner Einheiten des myogenen dorsalen Längsmuskels bis zu 4 verschiedene Phasenlagen einnehmen und sprunghaft zwischen ihnen wechseln.

IV. Grundabstände in der Singbewegung

Die zeitliche Folge der Beinbewegungen ist durch wenige Vorzugsabstände charakterisiert. Man gewinnt den Eindruck, daß die nervösen Schaltungen nur diese begrenzte Zahl von Intervallen zulassen, ebenso wie es nur ganz bestimmte Koordinationszustände gibt. Für das Auftreten einer begrenzten Zahl von Intervallen sprechen auch die Untersuchungen der Muskelaktivität bei anderen Verhaltensweisen. Im Sprungflug von *Gomphocerippus rufus* wird dieselbe Frequenz eingehalten wie in den Schwirrphasen des Werbegesanges (Abb. 24), und sie nimmt bei länger anhaltenden Flügen um den gleichen Betrag ab wie im Gesang. Ist ein Abfall um ca. 25% erreicht, beginnen einzelne Impulse auszufallen und nach einer kurzen Übergangsphase stabilisiert sich der Flug bei einer Frequenz, die genau $\frac{1}{2}$ der Ausgangsfrequenz ist. Die Impulsabstände von 36—38 msec sind jetzt identisch mit den Intervallen der Abstriche A und B der UE3 oder mit denen in den Lautstoßpaaren der UE1. Ähnliche Befunde liegen auch für andere Feldheuschrecken vor.

Die Intervalle stehen in einfachen Zahlenverhältnissen zueinander. Bei der Keulenheuschrecke scheint es eine Grundfrequenz von ca. 50 Hz zu geben, die den vorkommenden Intervallen entsprechend geteilt wird. Auch für solche Vorgänge gibt es in der Literatur Hinweise. HAGIWARA u. WATANABE (1956) beschreiben bei der Singzikade *Graptosaltria nigrofuscata* 2 Motoneurone, die mit einer Frequenz von 100/sec Impulse an die zugehörigen Trommelmuskeln senden. Beide Neurone werden von einem dritten erregt, dessen Frequenz den doppelten Wert hat. Hier liegt also eine Frequenzteilung im Verhältnis 2:1 vor. Ferner hat WILSON (1964) gezeigt, daß auch eine einzelne Nervenzelle durch ein „accumulating refractoriness“ zu einer Frequenzteilung fähig ist. Selbst nicht geradzahlige Verhältnisse, wie sie im Gesang der Keulenheuschrecke vorkommen, sind damit zu deuten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß auch eine komplexe Bewegungsfolge wie das Werbeverhalten von *Gomphocerippus rufus* quantitativ faßbar ist und bis zur Ebene einzelner motorischer Einheiten und ihrer zugeordneten Nervenzellen beschrieben werden kann. Die hier mitgeteilten Befunde bilden die Grundlage für weitere Studien mit dem Ziel, tiefer in die nervösen Prozesse einzudringen und auch die Frage zu klären, in welchem Umfange Sinnesorgane an der Bewegungskontrolle beteiligt sind. Die bisherigen Untersuchungen von HUBER (1964) und ELSNER (1967) sprechen für eine weitgehend zentrale Programmierung der Balz.

Literatur

- BENTLEY, D. R., and W. Kutsch: The neuromuscular mechanism of stridulation in crickets. *J. exp. Biol.* **45**, 151—164 (1966).
- ELSNER, N.: Muskelaktivität und Lauterzeugung bei einer Feldheuschrecke. *Zool. Anz.* **31**. Suppl.-Bd. 592—601 (1967).
- FÄBER, A.: Die Bestimmung der deutschen Gerafflügler (Orthopteren) nach ihren Lautäußerungen. *Z. wiss. Ins. Biol.* **23**, 209—234 (1928).
- Laut- und GebärdenSprache bei Insekten: Orthoptera (Gerafflügler) Teil 1: Vergleichende Darstellung von Ausdrucksformen als Zeitgestalten und ihren Funktionen. Stuttgart: Mittl. Mus. Naturk. 1953.
- HAGIWARA, S., and A. WATANABE: Discharges in motoneurons of *Cicada*. *J. cell. comp. Physiol.* **47**, 415—428 (1956).
- HARMON, L. D.: Neuromines: action of reciprocally inhibitory pairs. *Science* **146**, 1323—1325 (1964).
- HOLST, E. v.: Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. *Ergebn. Physiol.* **42**, 228—306 (1939).
- HOYLE, G.: "Slow" and "fast" nerve fibres in locusts. *Nature (Lond.)* **172**, 165 (1953).
- The anatomy and innervation of locust skeletal muscle. *Proc. roy. Soc. B*, **143**, 281—291 (1955a).
- Neuromuscular mechanisms of a locust skeletal muscle. *Proc. Roy. Soc. B* **143**, 343—367 (1955b).
- Nervous control of insect muscles. In: *Recent advances in invertebrate physiology* (ed. B. T. SCHEER), p. 73—98. Eugene, Oregon: Univ. Oregon Publ. 1957.

- HOYLE, G.: The neuromuscular mechanism of an insect spiracular muscle. *J. Ins. Physiol.* **3**, 378—394 (1959).
- Exploration of neuronal mechanisms underlying behaviour in insects. In: *Neural theory and modeling* (ed. R. F. Reiss), p. 346—375. Stanford, California: Stanford Univ. Press 1964.
- HUBER, F.: The role of the central nervous system in Orthoptera during the co-ordination and control of stridulation. In: *Acoustic behaviour of animals* (ed. R. C. Busnel) p. 440—448. Amsterdam: Elsevier Publ. Comp. 1964.
- Aktuelle Probleme in der Physiologie des Nervensystems der Insekten. *Naturw. Rdsch.* **18**, 143—156 (1965).
- JACOBS, W.: Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken. *Z. Tierpsychol.* **7**, 169—216 (1950).
- Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Beiheft 1 zur *Z. Tierpsychol.* **10** (1953).
- KENDIG, J.: Interactions between motoneurons in the locust. *Amer. Zool.* **6**, 527 (1966).
- PRINGLE, J. W. S.: The motor mechanism of the insect leg. *J. exp. Biol.* **16**, 220—231 (1939).
- SNODGRASS, R. E.: The thoracic mechanism of a grasshopper and its antecedents. *Smith. Misc. Coll.* **82**, 1—111 (1929).
- USHERWOOD, P. N. R.: The nature of "slow" and "fast" contractions in the coxal muscles of the cockroach. *J. Ins. Physiol.* **8**, 31—52 (1962).
- WALDRON, I.: Mechanisms for the production of the motor output pattern in flying locusts. *J. exp. Biol.* **47**, 201—212 (1967).
- WATANABE, A., and T. H. BULLOCK: Modulation of activity of a neuron by sub-threshold slow potentials in another lobster cardiac ganglion. *J. gen. Physiol.* **43**, 1031—1045 (1960).
- WENDLER, G.: Laufen und Stehen bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 198—250 (1964).
- WILSON, D. M.: The central nervous control of flight in a locust. *J. exp. Biol.* **38**, 471—490 (1961 a).
- The connections between the lateral giant fibers of earthworms. *Comp. Biochem. Physiol.* **3**, 274—284 (1961 b).
- WILSON, D. M.: Bifunctional muscles in the thorax of grasshoppers. *J. exp. Biol.* **39**, 669—677 (1962).
- Relative refractoriness and patterned discharge of locust flight motor neurons. *J. exp. Biol.* **41**, 191—205 (1964).
- Central nervous mechanisms for the generation of rhythmic behaviour in arthropods. XXth Symp. Soc. exp. Biol. **20**, 199—228 (1966).
- , and T. WEIS-FOGH: Patterned activity of co-ordinated motor units, studied in flying locusts. *J. exp. Biol.* **39**, 643—667 (1962).
- , and R. J. WYMAN: Motor output patterns during random and rhythmic stimulation of locust thoracic ganglia. *Biophys. J.* **5**, 121—143 (1965).
- WYMAN, R. J.: Probabilistic characterisation of simultaneous nerve impulse sequences controlling Dipteron flight. *Biophys. J.* **5**, 447—471 (1965).
- Multistable firing patterns among several neurons. *J. Neurophysiol.* **29**, 807—833 (1966).

Dr. NORBERT ELSNER

Zoologisches Institut der Universität zu Köln,
Lehrstuhl für Tierphysiologie
5 Köln-Lindenthal, Weyertal 119