

Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae)

Dagmar von Helversen

Zoologisches Institut der Universität München
und Biologisches Institut I (Zoologie) der Universität Freiburg

Eingegangen am 10. August 1972

Song Pattern of the Male and Corresponding Releasing Mechanism of the Female in the Grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae)

Summary. 1. The grasshopper *Ch. biguttulus* has a distinct song pattern (Fig. 2): As Faber (1929) has shown, the normal song consists of 1—5 (mostly 3) notes (Versen); a note is made up of 20—60 main pulses (Silben). The main pulses, except for rare exceptions, consist of an even number of pulses (4, 6 or 8, sometimes more), as can be seen in oscillograms of the song of males which have lost one of the sound producing legs. According to the number of pulses, one can discriminate between three types of main pulses. At a given temperature, the fine structure of the note (i.e. the main pulses and intervals between the main pulses) is very constant (Figs. 3, 4, 5). The pattern of main pulses and intervals in the “alternating attraction song” (Werbewechselgesang) does not differ from the normal song pattern.

2. With increase in temperature the duration of main pulses and intervals shortens exponentially thereby keeping the relationship between the duration of main pulse and interval constant (Figs. 6, 7, 8).

3. The “Lautschema” of the female (the innate releasing mechanism for an answer to the song of the male) remains constant throughout life. The females answer to artificial stimuli consisting of rectangularly modulated white noise (3—40 kHz), if the durations of the artificial “main pulses” and intervals have certain values. If the interval is increased while the duration of the main pulse is held constant the reaction curve of the female shows a peak for one interval. As the duration of the main pulse is increased the duration of the most effective interval also increases. If one treats the most effective interval as a function of the duration of the main pulse one obtains a nearly straight line (Fig. 15). The duration of notes and intervals and the number of notes are of minor importance for the recognition of species song; however the duration of the notes must be at least 1.2 s (Fig. 18). If the main pulses are interrupted by short intervals (as in the song of males with only one sound producing leg), these intervals must not exceed 1—2 ms, otherwise the stimulus pattern loses efficiency completely (Fig. 19).

4. The innate releasing mechanism of the female depends upon temperature. As the temperature is lowered the maximum of the reaction curve for a given length of main pulse is shifted toward longer intervals, and in addition main pulses of greater duration are preferred (Figs. 15, 20).

5. At 35°C the female responds not only to song patterns of males at the same temperature, but also to song patterns for a wide range of temperatures (Figs. 17, 21).

Zusammenfassung. 1. Der Gesang der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* ist ein charakteristisch amplitudenmoduliertes Lautmuster (Abb. 2): Der Spontangesang besteht aus 1—5 (meist 3) Versen und jeder Vers aus 20—60 Silben (u.a. Faber, 1929). Die Silben sind ihrerseits aus Pulsen aufgebaut, was besonders im Gesang einseitig amputierter Männchen deutlich zu erkennen ist, und zwar bis auf seltene Ausnahmen stets aus einer geraden Anzahl. Nach der Zahl der Pulse (4, 6 oder 8, selten auch mehr) kann man verschiedene Silbentypen unterscheiden. Die Silben- und Pausendauern sind bei einer vorgegebenen Temperatur wenig variabel (Abb. 3, 4, 5). Der „Werbewechselgesang“ unterscheidet sich im zeitlichen Muster der Silben- und Pausendauern nicht vom Spontangesang.

2. Mit steigender Temperatur verkürzen sich sowohl die Dauern der verschiedenen Silbentypen als auch die Pausendauern nach einer Exponentialfunktion. Das Verhältnis zwischen Silben- und Pausendauer bleibt dabei konstant (Abb. 6, 7, 8).

3. Das Lautschema (angeborener auslösender Mechanismus des Weibchens für die Antwort auf den Gesang eines Männchens) bleibt während der Lebensdauer eines Weibchens konstant. Eine Lautatmosphäre aus getastetem Rauschen löst nur dann eine Antwort aus, wenn die Parameter Silben- und Pausendauer bestimmte, voneinander abhängige Werte annehmen: Mit steigender Silbendauer wird auch die am besten beantwortete Pause länger (Abb. 14). Trägt man die optimal beantwortete Pausendauer als Funktion der Silbendauer auf, so erhält man annähernd eine Gerade (Abb. 15). Versdauer, Versabstand und Verszahl spielen beim Erkennen des Artgesanges nur eine untergeordnete Rolle, jedoch muß eine Mindestversdauer von etwa 1,2 s eingehalten werden (Abb. 18). Die Abstände zwischen den Pulsen dürfen (unter den gegebenen Versuchsbedingungen) 1—2 ms nicht überschreiten, soll das Muster seine Wirksamkeit nicht verlieren. Bei längeren Pulsen ist auch die tolerierte Pulspause größer (Abb. 19).

4. Das Lautschema ist temperaturabhängig. Bei niedrigerer Temperatur werden bei einer gegebenen Silbendauer längere Pausen maximal beantwortet und insgesamt längere Silben bevorzugt (Abb. 15, 20).

5. Das Lautschema eines Weibchens umfaßt bei einer Temperatur von 35°C nicht nur die Gesangsmuster von Männchen derselben Temperatur, sondern die Silben-Pausen-Muster eines weiten Temperaturbereiches (Abb. 17, 21).

A. Einleitung

Die Gesänge der Feldheuschrecken dienen der akustischen Kommunikation. Diese hat gegenüber der visuellen Orientierung im unübersichtlichen Lebensraum der Heuschrecken den Vorzug einer größeren Reichweite. Bedienen sich mehrere Arten im gleichen Biotop der akustischen Verständigung, besteht die Notwendigkeit der artlichen Differenzierung: Der Gesang wurde im Funktionskreis des Fortpflanzungsverhaltens zu einem praenuptialen Isolationsmechanismus (Alexander, 1960). So haben beispielsweise die drei morphologisch sehr nahestehenden Arten *Chorthippus brunneus*, *Ch. biguttulus* und *Ch. mollis* sehr unähnliche Gesänge (Abb. 1). Perdeck (1957) hat nachgewiesen, daß der Gesang der beiden erstgenannten Arten tatsächlich die wesentliche artisolierende Barriere ist: Weibchen von *Ch. biguttulus* wehren artfremde Männchen gewöhnlich heftig ab, lassen aber eine Paarung mit Männchen der Nachbarart *Ch. brunneus* zu, wenn ihnen gleichzeitig arteigener Gesang geboten wird.

Voraussetzungen für die isolierende Funktion des Heuschreckengesanges sind: 1. Der Gesang muß artspezifische Merkmale enthalten. 2. Er muß als arteigen erkannt werden. Notwendig sind also ein Sender mit einem lauterzeugenden Apparat und einer spezifischen Bewegungskoordination und ein Empfänger mit einem geeigneten Sinnesorgan und einem dem Gesang angepaßten Auslöseschema (AAM). Dieses Korrelat des Gesanges auf der Seite des Empfängers nenne ich „Lautschema“. Es ist zu erwarten, daß nicht die Gesamtheit der Merkmale des Gesanges notwendig ist, um die zu dem AAM gehörige Reaktion auszulösen, sondern daß nur bestimmte Parameter — die „Schlüsselreize“ des Gesanges — ausgewertet werden.

In vorliegender Arbeit soll untersucht werden, welche Komponenten des Gesanges als Schlüsselreize wirksam sind. Welche Parameter des Heuschreckengesanges enthalten die Information, die dem Empfänger einen artgleichen Partner anzeigt? Welche Merkmale muß eine akustische Attrappe notwendig enthalten, damit sie als Auslöser wirksam werden kann?

Diese Arbeit ist die Fortführung einer Promotionsarbeit unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. H. Autrum, dem ich für sein Interesse und seine Unterstützung sehr herzlich danke. Für wichtige Diskussionsbeiträge danke ich vor allem auch Herrn Dr. N. Elsner. Herrn Prof. Dr. B. Hassenstein bin ich für einen Arbeitsplatz im Biologischen Institut I der Universität Freiburg sehr dankbar. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat meine Arbeit mit einem Stipendium unterstützt. Die Fortführung der Untersuchungen in Freiburg erfolgte in Zusammenarbeit mit meinem Mann.

Auswahl des Versuchstieres

Für die Versuche wählte ich die Art *Chorthippus biguttulus* (L.), die mit *Ch. brunneus* (Thunberg) und *Ch. mollis* (Charpentier) eine Gruppe von drei „sibling species“ bildet. Da alle drei Arten in Mitteleuropa sympatrisch vorkommen und ihr Gesang die Kreuzungsbarriere bildet, war zu erwarten, daß das Lautschema dieser drei Arten durch Selektionsdruck stabilisiert und daher scharf definiert ist.

Ch. biguttulus erwies sich als das günstigste Versuchstier unter den drei Arten: 1. Sein Gesang ist im Gegensatz zu dem von *Ch. mollis* künstlich leicht herzustellen. 2. Ein Wechselsingen von Attrappe und Versuchstier läßt sich einfacher durchführen als mit *Ch. brunneus*. Während bei *Ch. brunneus* ein exakt eingehaltener Rhythmus der sehr kurzen Verse von ca. 130 ms Dauer eine wichtige Rolle zu spielen scheint (Weih, 1951), ist dies bei den über eine Sekunde dauernden Versen von *Ch. biguttulus* nicht der Fall.

Bisher wurden Versuche zum Lautschema von Feldheuschrecken vor allem an Männchen durchgeführt (Weih, 1951; Loher, 1957). Mit Hilfe vorgespielter Lautattrappen wurde der AAM für einen Antwortvers des

Männchens abgegrenzt. Loher kam dabei zu dem Ergebnis, daß *Ch. brunneus* — da er auf vielerlei Geräusche wie Filmkameras, Galtonpfeife, Mundlaute und sogar auf den Gesang anderer Arten reagiert — ein weites, *Ch. biguttulus* ein relativ enges Lautschema besitzt.

Der Antwortvers eines *biguttulus*-Männchens ist nun aber eine relativ unspezifische Reaktion: Ein Männchen antwortet mit Normalgesang sowohl auf den Gesang anderer Männchen als auch einem singenden Weibchen. Dieses kann es aber sehr wohl von einem Geschlechtsgenossen unterscheiden, denn es hüpfte sofort in Richtung auf das Weibchen hin, während es auf Männchengesang keine entsprechende lokomotorische Reaktion zeigt. Zudem treten ab einer bestimmten Entfernung der Männchen untereinander Rivalengesang und Störungslaute auf, die einem Weibchen gegenüber nicht geäußert werden (Weih, 1951). Der AAM für das Aufsuchen des Weibchens ist enger als der für einen Antwortvers, doch sind beide schwer gegeneinander abzugrenzen. Da die Männchen außerdem häufig spontan singen, ist oft nicht zu entscheiden, ob sie tatsächlich auf eine gebotene Attrappe reagiert haben.

Dagegen singen die Weibchen sehr selten spontan; ihr Gesang erfolgt als Antwort auf den Spontangesang eines Männchens und ist Ausdruck erhöhter Paarungsbereitschaft (Jacobs, 1944, 1948, 1949; Weih, 1951; Haskell, 1958). Man kann also erwarten, daß er ausschließlich auf den Gesang art eigener Männchen erfolgt. Damit ist der Antwortgesang der Weibchen ein Maß für die Wirksamkeit einer Lautattrappe. Aus diesem Grund habe ich das *Lautschema* der *Weibchen* untersucht.

Die Frage nach den Informationsträgern für das Erkennen des art-eigenen Partners kann mit zwei voneinander unabhängigen Methoden angegangen werden. 1. Durch Vergleich der Männchengesänge nahe verwandter, sympatrisch lebender Arten lassen sich die artspezifischen Charakteristika eines Gesanges auffinden. Die für das Erkennen wichtigen Merkmale dürfen inter- und intraindividuell nicht sehr stark variieren, sondern sollten in den Gesängen aller Individuen annähernd konstant sein. 2. Erst mit Experimenten kann man prüfen, welche Parameter die höchste Wirksamkeit haben, und die „Weite des Lautschemas“ abstecken, indem man die Parameterwerte so lange variiert, bis das Tier auf die Attrappe nicht mehr antwortet.

Dementsprechend gliedert sich die folgende Untersuchung in zwei Teile: 1. Analyse der Männchengesänge und 2. Experimente zum Antwortverhalten der Weibchen gegenüber Lautattrappen.

B. Gesang der Männchen

Von den verschiedenen Lautäußerungen der Männchen von *Ch. biguttulus*, wie Spontangesang (=gewöhnlicher Gesang, Normalgesang),

Rivalengesang, Werbegesang mit „Schüttelvers“, Störungs- und Anspringlauten (u. a. Faber, 1929, 1932; Jacobs, 1953), hat der Spontangesang die Funktion, einem Weibchen die Anwesenheit des Männchens bemerkbar zu machen. Ein aktiv paarungsbereites Weibchen antwortet auf den Spontangesang mit einem eigenen, etwas kürzeren Gesangsvers; gewöhnlich reagiert das Männchen sofort mit einem erneuten Vers, und daraus entwickelt sich ein „Werbewechselgesang“ zwischen den beiden Geschlechtspartnern. Deshalb wurde im hier interessierenden Zusammenhang nur der Spontangesang (und der „Werbewechselgesang“) untersucht.

I. Methode

Die Lautäußerungen wurden mit einem Tonbandgerät (UHER 4200, AKG-Mikrofon 202 Ds) registriert; der Frequenzbereich reichte bis ca. 20 kHz. Alle Aufnahmen wurden in einem schalltoten Raum durchgeführt. Die Temperatur war während der Aufnahmen konstant. Um zu vermeiden, daß Strahlungswärme die Innentemperatur der Tiere unkontrollierbar erhöhte, wurde der Schallraum mit einem Warmluft erhitzer auf die gewünschte Temperatur gebracht. Erst wenn die Tiere über 20 min lang einer bestimmten Umgebungstemperatur ausgesetzt waren, begann ich mit den Tonaufnahmen.

Die Aufnahmen wurden über einen aktiven Hochpaß, der ab 1 kHz durchlässig war, gefiltert, um das Grundrauschen zu dämpfen. Das ist zulässig, da in den Gesängen der relative Intensitätsanteil von Frequenzen unter 3 kHz verschwindend gering ist (vgl. Dumortier, 1963a).

Die Auswertung wurde elektronisch vorgenommen. Die gefilterten Tonaufnahmen wurden vom Tonbandgerät über einen Schmitt-Trigger und ein Interface in eine Rechenanlage eingegeben (IBM 1130 des Max-Planck-Institutes für Verhaltensphysiologie in Seewiesen). Mit Hilfe eines Quarzzählers wurden die Silben- und Pausendauern der Gesänge auf 1 ms genau ausgemessen und auf Lochkarten ausgegeben. Die Originaldaten wurden durchgesehen, und gelegentliche Fehler, die auf falsches Ansprechen des Triggers zurückzuführen waren, berichtigt. Die anschließende Weiterverarbeitung der Daten wurde an der TR 4 des Leibniz-Rechenzentrums in München durchgeführt.

Zur Kontrolle filmte ich einen Teil der Verse vom Oszillographen (Filmgeschwindigkeit 200 und 500 mm/s). Die auf den Oszillogrammen ausgemessenen Silben- und Pausendauern stimmten gut mit den elektronisch berechneten überein.

II. Zum Spontangesang

Die *spektrale Zusammensetzung* des Spontangesanges hat Loher (in Dumortier, 1963a) mit für den Ultraschall geeigneten Geräten untersucht. Seinen Ergebnissen zufolge enthält der Gesang ein breites Frequenzspektrum von 3 bis etwa 40 kHz mit einem ersten Maximum bei 6–9 kHz und einem zweiten zwischen 20 und 30 kHz. Die spektrale Verteilung ist, wie aus den Untersuchungen Lohers (1957) hervorgeht, die allerdings nur den Bereich bis 15 kHz umfassen, sowohl inter- wie auch intraindividuell variabel und bei den verschiedenen Arten sehr ähnlich. Das deutet darauf hin, daß die spektrale Frequenzverteilung keinen art-spezifischen Informationswert besitzt.

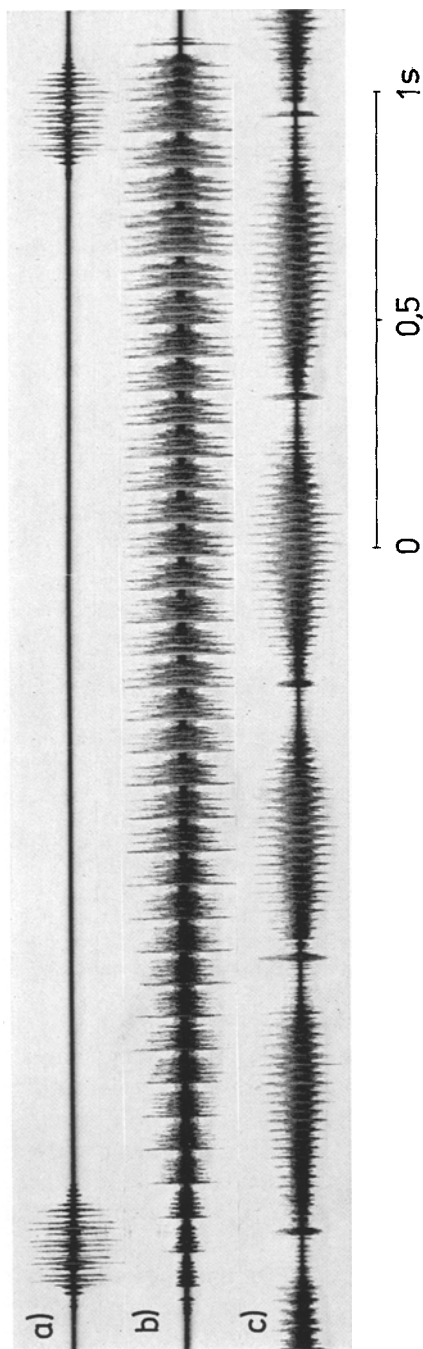


Abb. 1. Oszillogramme von Gesängen nahe verwandter Arten der *Glyptothorus*-Gruppe. a *Chorthippus brunneus* (von 6 Versen eines Gesanges sind zwei abgebildet), b *Ch. biguttatus* (2. Vers eines Gesanges), c *Ch. mollis* (Ausschnitt eines Gesanges von ca. 10 sec Dauer)

Sonagramme des *biguttulus*-Gesanges (im Bereich bis zu 16 kHz untersucht) zeigen ein Maximum zwischen 6 und 9 kHz, das innerhalb des ganzen Gesanges seine Frequenzlage beibehält. Die einzelnen Lautgruppen haben also etwa gleiche spektrale Verteilung, was schließlich der gleichförmigen Bewegung der Singbeine wegen von vornherein zu vermuten ist. Die spektrale Verteilung bleibt also (vermutlich auch im Ultraschall-Bereich) über den Verlauf des Gesanges hin annähernd konstant.

Die zeitliche Intensitätsverteilung hingegen ist sehr charakteristisch und artspezifisch. Abb. 1 zeigt Oszillogramme der Spontangesänge von *Ch. brunneus* (a), *Ch. biguttulus* (b) und *Ch. mollis* (c). Das zeitliche Intensitätsmuster aller drei Gesänge ist in zahlreichen Parametern derart verschieden, daß die Heuschrecke jeden von ihnen als Erkennungsmerkmal benutzen könnte.

Das zeitliche Intensitätsmuster des Gesanges von *Ch. biguttulus* ist bereits mehrfach beschrieben worden (Faber, 1929, 1932, 1953, 1957; Jacobs, 1953, 1963; Loher und Broughton, 1955; Perdeck, 1957). In der Bezeichnung der verschiedenen Einheiten des Gesanges, die sehr uneinheitlich gehandhabt wird, folge ich Jacobs¹.

Ein Gesang (Strophe, Lied, phrase, compound sequence) besteht aus 1—5 Versen. Ein Vers (Einzellaut, note, sequence) ist 1,2—4,6 sec lang, die Abstände zwischen den Versen betragen im Mittel 1,5 sec (Perdeck, 1957). Jeder Vers besteht aus etwa 20—60 Silben. Eine Silbe (Lautstoß, Lautgruppe, main pulse, chirp) ist ihrerseits aus 4—8 — selten auch mehr — Pulsen (Lautblöcken) zusammengesetzt (Abb. 2). Bei vielen Versen ist besonders bei höheren Temperaturen der erste Puls jeder Silbe stark betont; die Amplitude eines solchen Pulses kann fast die doppelte Höhe der übrigen Pulse erreichen.

Die klare Gliederung eines Verses in Silben und Pulse ist anhand von Aufnahmen intakter Männchen schwerer zu erkennen, wird aber sofort deutlich auf den Oszillogrammen des Gesanges von Tieren, denen eins der lauterzeugenden Beine fehlt (Abb. 2). Während die Einteilung des Verses in Silben und Silbepausen bei unversehrten Männchen noch erkennbar bleibt, wird die Pulsstruktur der Silben stark verwischt, da die Bewegung der beiden lauterzeugenden Beine nicht völlig synchron ist.

Elsner (in Vorbereitung) hat simultan mit dem Gesang von *Ch. biguttulus* die Stridulationsbewegungen mit Hilfe eines Hallgenerators registriert und die Muskelaktivität abgeleitet. Dabei zeigte sich: 1. Die Be-

¹ Eine einheitliche Bezeichnung der verschiedenen Untereinheiten der Orthopteren-Gesänge, wie sie Broughton (1963) vorschlug, ist meiner Meinung nach beim derzeitigen Stande des Wissens noch nicht möglich, da über die Homologien zwischen Gesangselementen selbst nah verwandter Arten fast nichts bekannt ist. Vielleicht wäre es vorteilhaft, für die sicher nicht homologen Gesänge der Ensifera und Caelifera verschiedene Nomenklaturen zu benutzen.

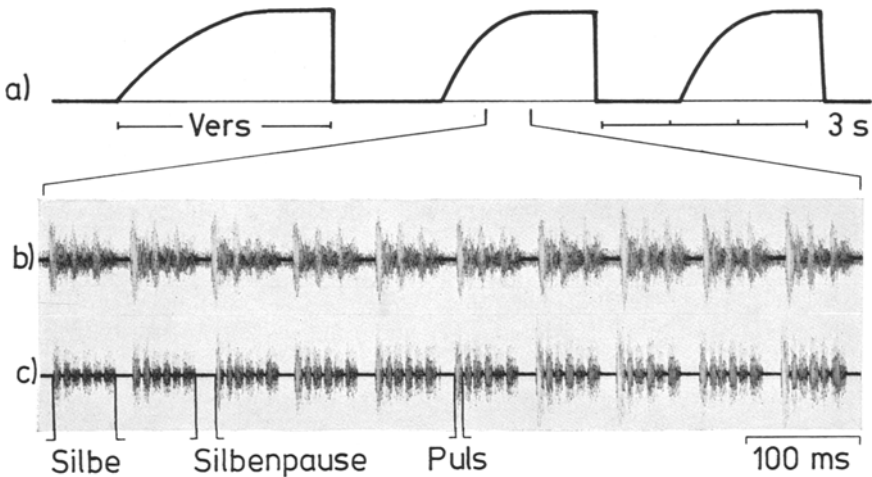


Abb. 2a—c. Gesang von *Chorthippus biguttulus*. a Schematische Darstellung der Verse eines typischen Gesanges. b und c Ausschnitt aus einem Vers eines intakten Männchens (b) und eines Männchens, das nur ein lauterzeugendes Bein besaß (c). Beide Gesänge wurden bei derselben Temperatur (35°C) aufgenommen

wegungen der beiden lauterzeugenden Beine verlaufen tatsächlich phasenverschoben. 2. Die Bewegungsmuster der beiden Beine sind erstaunlicherweise etwas verschieden. Während das eine Bein ein klares Silben-Pausen-Muster (Abb. 2c) erzeugt, dehnt das andere Bein den letzten Puls jeder Silbe und füllt damit die Silbenpause mit (allerdings lautschwachem) Stridulationsgeräusch. Die beiden Beine können ihre Rollen tauschen, sehr selten auch während eines Verses. Bei einseitig amputierten Männchen erhält man bis auf ganz seltene Ausnahmen immer das klare Gesangsmuster.

Da der Gesang einseitig amputierter Männchen (die auch im Freiland relativ häufig vorkommen, da die Tiere leicht ein Sprungbein automotieren) seine Wirksamkeit auf Weibchen nicht verliert, muß das klare Muster die für das Erkennen wesentlichen Parameter enthalten.

Ich habe daher im folgenden nur das klare Muster (von Männchen, denen ein Singbein fehlte) untersucht.

Versparameter. Der Aufbau des Gesanges ist hinsichtlich der Versdauer, der Verszahl und der Abstände zwischen den Versen bereits von Faber (1929) und besonders von Jacobs (1963) eingehend untersucht worden. Diese Parameter sind individuell und von Population zu Population sehr variabel. So fand Jacobs, daß sich Tiere aus Schleswig-Holstein und Jütland von südlicheren Populationen durch einen kürzeren ersten Vers unterscheiden, während ostalpine Populationen besonders lange erste Verse singen.

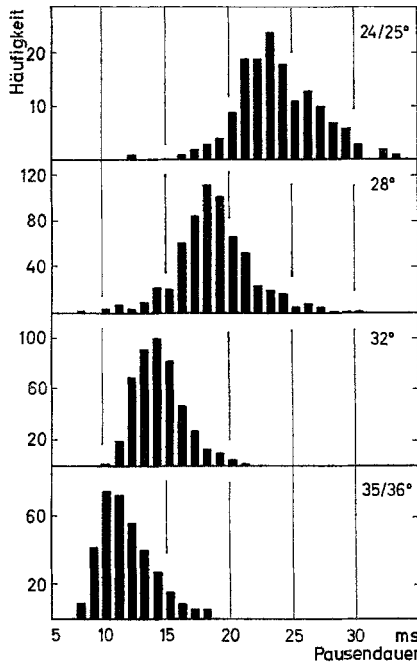


Abb. 3. Histogramme der Pausendauern in den Versen von Männchen N 5 bei verschiedenen Temperaturen

Das deutet bereits darauf hin, daß Versdauer, Versabstand und Verszahl für das Erkennen durch das Weibchen von untergeordneter Bedeutung sind, wenn überhaupt nur ein hinreichend langer Vers geboten wird [vgl. dazu Experimente (Abb. 18) und Diskussion].

Innere Versstruktur (Silben und Pulse). Bei allen untersuchten Tieren waren (bei einer festgehaltenen Temperatur) die Histogramme der Dauern der Pausen zwischen den Silben eingipfelig. Abb. 3 zeigt solche Histogramme für ♂ N 5 bei verschiedenen Temperaturen. Die Histogramme der Silbendauern hingegen können ein- oder mehrgipfelig sein. Bei ♂ N 5 beispielsweise waren die Histogramme der Silbendauern bei allen Temperaturen eingipfelig (Abb. 4). Oszillogramme der Gesänge dieses Männchens zeigten, daß alle Silben aus 6 Pulsen bestanden.

Mehrgipfelige Histogramme entstehen, wenn im Gesang auch Silben mit 4, 6 und 8 (selten auch 10 und mehr) Pulsen vorkommen (Abb. 5). — Nur außerordentlich selten ist die Anzahl der Pulse ungerade (und dies dann meist in der letzten Silbe eines Verses). Das Auftreten nur gerader Pulszahlen ist durch das Bewegungsmuster der Singbeine während des Gesanges bestimmt. Ein Puls entspricht einer winzigen Auf- oder Ab-

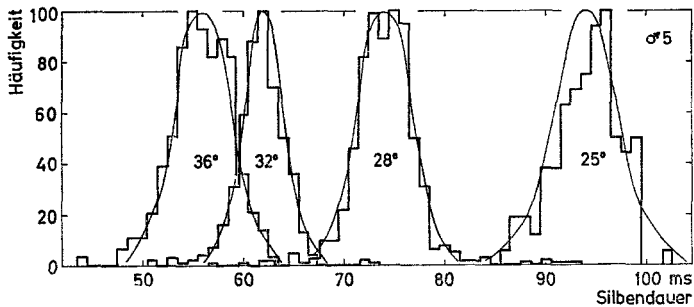


Abb. 4. Histogramme der Silbendauern in den Versen von Männchen N 5 bei verschiedenen Temperaturen. Dieser Abbildung liegen die gleichen Verse wie der vorigen zugrunde. Die Maxima der eingipfeligen Verteilungen sind zur besseren Übersicht jeweils auf 100 % normiert. Zu jedem Histogramm ist die zugehörige Normalverteilung eingezeichnet

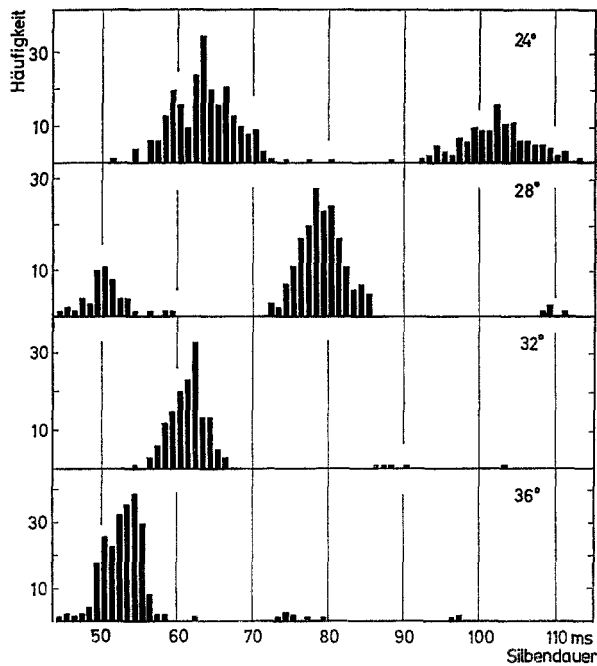


Abb. 5. Histogramme der Silbendauern in den Versen von Männchen N 4 bei verschiedenen Temperaturen. Der prozentuale Anteil an 4- und 6-pulsigen Silben ändert sich in Abhängigkeit von der Temperatur

Bewegung des Hinterbeins, so daß inmitten eines Verses nur jeweils zwei Pulse, die einer Auf-Ab-Bewegung entsprechen, gekoppelt auftreten können. Die Aufzeichnung der Beinbewegung bei der Lauterzeugung mit Hilfe von Hall-Generatoren (Elsner, 1970, und in Vorbereitung) zeigen diese Bewegungsweise mit aller Deutlichkeit.

Die Silbendauern und die Abstände zwischen den Silben sind sehr konstante Einheiten des Gesanges. Ihre mittlere Dauer ändert sich innerhalb eines Verses nicht (wie das zum Beispiel bei den Abständen zwischen den Zicklauten, den Silbenabständen und den Silbendauern im Gesang von Grillen der Fall ist; Kutsch, 1969; Otto, 1971). Lediglich die Zahl der Pulse — und damit die Silbendauer — kann in Stufen variieren. Verschiedene Männchen unterscheiden sich in der Häufigkeit, mit der sie 4-, 6- und 8-pulsige Silben singen. Die Dauern der verschiedenen Silbentypen und der Silbenpausen sind aber — bei einer bestimmten Temperatur — sogar über verschiedene Populationen konstant.

III. Temperaturabhängigkeit des Gesanges

Vor allem die innere Versstruktur des Gesanges (Silben und Pulse) ist stark temperaturabhängig. Mit steigender Temperatur verkürzen sich die Silbenpausen (Abb. 6) und ebenso die Pulse und Pausen und damit die Silben, wie bereits aus den Abb. 3, 4 und 5 ersichtlich. Abb. 7 zeigt die Dauern der drei Silben-Typen (aus 4, 6 und 8 Pulsen) in Abhängigkeit von der Temperatur. Da die Dauern der drei Silben-Typen annähernd normal verteilt sind, wurden jeweils Mittelwert und Streuung für jeden Silben-Typ getrennt berechnet. Die Mittelwerte gruppieren sich zu drei gleichsinnig verlaufenden Kurven. Die oberste Kurve (der 8-pulsigen Silben) in Abb. 7 läßt sich gut durch die Exponentialfunktion $s = 500 \cdot e^{\frac{t}{18,4}}$ beschreiben, wobei s die Silbendauer (in ms) und t die Temperatur (in °C) bedeuten. Diese Abhängigkeit besagt, daß sich bei gleichen Temperaturschritten der Wert der Silbendauer um einen konstanten Faktor ändert, und zwar ändert sich die Silbendauer bei einer Temperaturdifferenz von 10° C etwa um den Faktor 1,7.

Dieselbe Gesetzmäßigkeit gilt auch für die Dauern der übrigen Silbentypen und für die Pausendauern: Multipliziert man die für die 8-pulsigen Silben bestimmte Funktion mit 0,75 bzw. 0,5, so ergeben sich die in Abb. 7 eingezeichneten Kurven für die 6- und 4-pulsigen Silben. Ebenso ergibt Multiplikation mit dem Faktor 0,19 die Temperaturkurve für die Pausendauern (Abb. 6). Das bedeutet, daß das Verhältnis von Silben- zu Pausendauer in einem weiten Temperaturbereich konstant bleibt (Messungen von 24—38° C). — Bei Grillen fand Kutsch (1969) im Gegensatz dazu, daß sich nur die Pausendauer mit der Temperatur ändert, nicht aber die Dauer der einzelnen „Silben“.

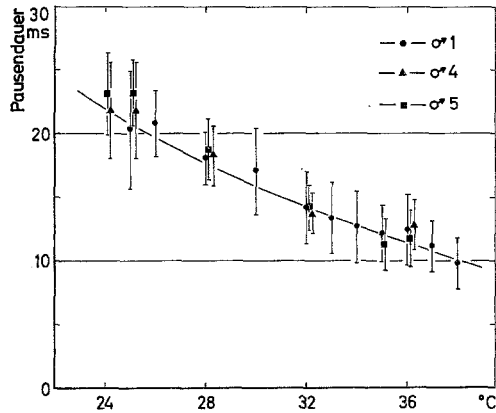


Abb. 6. Die Abhängigkeit der Pausendauer von der Temperatur. In den Gesängen dreier verschiedener Männchen (B 1 aus Bayern, N 4 und N 5 aus Südbaden) wurden bei verschiedenen Temperaturen die Dauern der Silbepausen gemessen und Mittelwerte und Streuungen berechnet. Zu der durchgezogenen Kurve vgl. Abb. 7 und Text

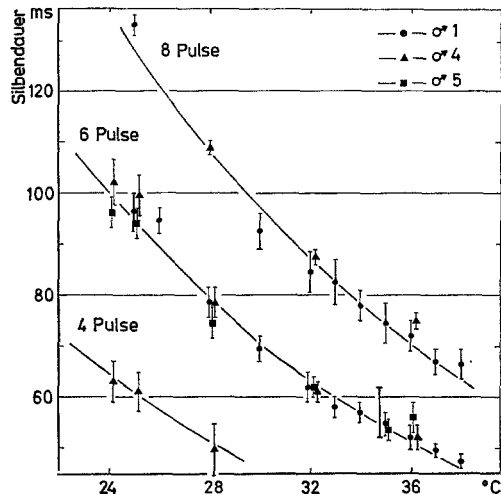


Abb. 7. Die Abhängigkeit der Silbendauer von der Temperatur. Die drei Punktescharen entsprechen den drei Silben-Typen aus 4, 6 und 8 Pulsen. Die Punkte geben die Mittelwerte, die vertikalen Balken die Streuungen der Meßwerte an (Normalverteilungen s. Abb. 4). Dieser Abbildung liegen die gleichen Tonaufnahmen wie der vorigen zugrunde. Bei der Temperatur 35 °C wurde ein Meßwert eingetragen, den Lohr und Broughton (1955) angegeben haben. Die durchgezogenen Kurven sind Exponentialfunktionen, die sich nur durch die Faktoren 4, 6 und 8 unterscheiden (vgl. Text)

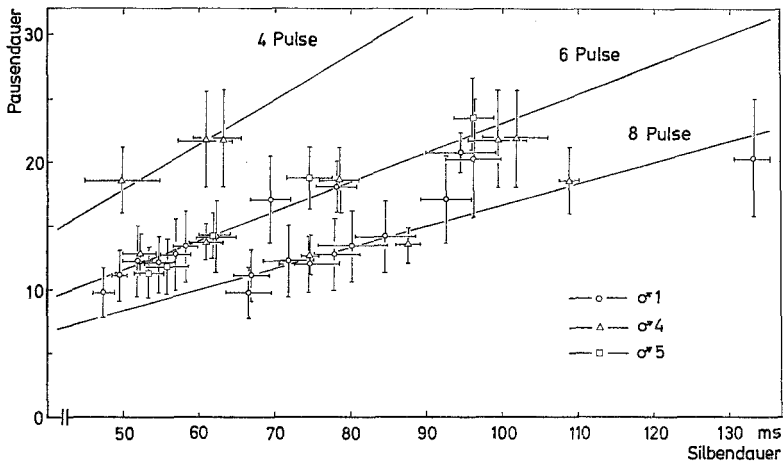


Abb. 8. Beziehung zwischen Pausendauer und Silbendauer. Die bei verschiedenen Temperaturen gemessenen mittleren Pausendauern sind jeweils über den zugehörigen mittleren Silbendauern eingetragen. Die horizontalen und vertikalen Balken geben die Streuung an. Zur gleichen Temperatur gehörige Punkte liegen annähernd auf Abszissenparallelen. Die Steigungen der drei Ursprungsgeraden wurden aus den Steigerungen der zu jedem einzelnen Punkt gehörigen Geraden gemittelt. Man kann aus der Abbildung entnehmen, daß das Verhältnis von Silben- zu Pausendauer bei den drei verschiedenen Silbentypen innerhalb des Temperaturbereiches 24–38° C jeweils konstant ist

In Abb. 8 sind zu den mittleren Dauern der drei möglichen Silbentypen (aus 4, 6 und 8 Pulsen) die zugehörigen mittleren Pausendauern eingezeichnet. Durch jede Punkteschar ließ sich eine Nullpunktsgerade legen, deren Steigung aus den Steigungen der Ursprungsgeraden zu jedem eingetragenen Meßpunkt gemittelt wurde. Die drei Geraden enthalten also die mittleren Silben- und Pausendauern eines weiten Temperaturbereiches.

Außerdem variierte der Anteil von 4-, 6- und 8-pulsigen Silben mit der Temperatur. In Abb. 5 sind die Histogramme der Silbendauern von Männchen N 4 wiedergegeben. Bei diesem Männchen bestanden bei 24° C 66% der Silben aus 4 Pulsen und 34% aus 6 Pulsen. Mit steigender Temperatur wuchs der Anteil an 6-pulsigen Silben, und einige 8-Pulser traten auf: Bei 28° C waren nur noch 22,6% der Silben 4-pulsig, 76% waren 6-pulsig und die restlichen 1,4% entfielen auf Silben mit 8 Pulsen. Bei 32° C gab es keine 4-pulsigen Silben mehr. Möglicherweise wird auf diese Weise im Gesang ein bestimmter Bereich der Silbendauer eingehalten: Eine Mindestdauer von ca. 45 ms wurde nicht unterschritten. Die (temperaturabhängige) Häufigkeit der Silbentypen ist aber, wie be-

reits erwähnt, von Männchen zu Männchen verschieden. Eine genaue Untersuchung der Variabilität steht noch aus.

IV. Vergleich von Spontangesang und „Werbewechselgesang“

Da ich den Weibchen in meinem Testprogramm (s. S. 400) mit den Reizversen „antwortete“, wie es sonst im Werbewechselgesang zwischen Männchen und Weibchen geschieht, seien hier kurz eventuelle Unterschiede zwischen dem Normalgesang und dem Werbewechselgesang diskutiert.

Das paarungsbereite Weibchen von *Ch. biguttulus* antwortet auf den Spontangesang eines Männchens mit einem eigenen, etwas leiseren Vers. Fast stets reagiert das Männchen sofort mit einem erneuten Vers und bewegt sich in Richtung auf das singende Weibchen zu. Der entstehende Wechselgesang zwischen Männchen und Weibchen wurde als „eigene spezifische Gesangsform“ gedeutet (Weih, 1951), denn das Männchen singe nur noch einen Vers, ferner alternieren beide Tiere mit einer Ausdauer, die beim Rivalengesang nicht zu beobachten ist, die Verse des Männchens sind etwas kürzer als im Normalgesang und haben von Beginn an etwa gleiche Lautstärke.

In der inneren Struktur unterscheiden sich die Verse des Werbewechselgesanges jedoch nicht von denen des Normalgesanges. In der Tabelle 1 sind die Mittelwerte und Streuungen von einigen zufällig ausgesuchten, näher geprüften Versen beider Gesangsformen zusammengestellt:

Tabelle 1

| Temperatur (°C) | Spontangesang | | Werbewechselgesang (nur Verse des Männchens) | |
|--------------------|---------------------|---------------------|---|---------------------|
| | Silbendauer (ms) | Pausendauer (ms) | Silbendauer (ms) | Pausendauer (ms) |
| 28 | 74,8 ($\pm 2,3$) | 19,5 ($\pm 2,5$) | 73,3 ($\pm 2,4$) | 18,2 ($\pm 2,9$) |
| 36 | 58,6 ($\pm 2,5$) | 11,8 ($\pm 1,7$) | 57,1 ($\pm 3,4$) | 12,1 ($\pm 2,2$) |

Das Silben-Pausen-Muster im Werbewechselgesang gleicht also dem des Spontangesanges. Die geringen Unterschiede in Dauer und Zahl der Verse, in der Lautstärke und in der Ausdauer des Antwortens spiegeln eher einen etwas verschiedenen Grad der Erregung des singenden Männchens wider.

Ein strenger Rhythmus der gegenseitigen Antworten wird beim Werbewechselgesang von *Ch. biguttulus* nicht eingehalten, sondern Männchen und Weibchen antworten in ziemlich unregelmäßigen Abständen.

C. Experimente zum Lautschema

I. Auswahl der Reize, die als Lautattrappen dienen sollen

Um alle gewünschten Parameter unabhängig von anderen variieren zu können und die Einstellung aller Größen in der Hand zu haben, arbeitete ich nur mit elektronisch hergestellten, völlig „synthetischen“ Lautattrappen.

Die physikalischen Parameter, die eine Schallattrappe charakterisieren, lassen sich nach ihrer Bedeutung für die Reaktion des Weibchens einteilen in solche, die notwendig in einem bestimmten, mehr oder weniger breiten Wertebereich geboten werden müssen, damit überhaupt ein adäquater akustischer Reiz zustande kommt, die aber für die Unterscheidung der art eigenen von fremden Gesängen nicht relevant sind, und in die hier gesuchten Parameter, an denen die Heuschrecke den Artgenossen erkennt.

Die auszuwählenden Lautattrappen müssen demnach wirksame Werte aller Parameter des ersten Typs enthalten — und zwar für alle Reize konstant —, während die Parameter der zweiten Gruppe variiert werden sollen, um die optimal wirksamen Werte zu bestimmen.

Zu den notwendigen Merkmalen gehören die Frequenzparameter. Es wurde schon gesagt, daß sie für das Erkennen des Artgesanges keine wesentliche Rolle spielen können, da das Frequenzspektrum individuell variabel und außerdem nicht artspezifisch ist. [Neuere elektrophysiologische Untersuchungen an Orthopteren ergaben zwar die Fähigkeit einer groben Frequenzunterscheidung (Popov, 1965; Michelsen, 1966, 1971; Yanagisawa, Hashimoto und Katsuki, 1967; Adam und Schwartzkopff, 1967; Adam, 1969), doch dürfte diese beim Erkennen des Artgesanges kaum bestimmend sein, da die Gesänge der verschiedenen Arten im gleichen Frequenzbereich liegen.] Notwendigerweise muß der Gesang ein oder mehrere Frequenzbänder — vielleicht einer Mindestbreite und wohl auch einer bestimmten Lage — enthalten. Um sicher zu sein, daß alle notwendigen Frequenzanteile in den Reizen enthalten sind, habe ich die Attrappen aus „weißem“ Rauschen aufgebaut.

Ein weiteres Kennzeichen, das in wirksamen Attrappen enthalten sein muß, sind schnelle Wechsel der Intensität (Busnel, 1956; Busnel, Dumortier und Busnel, 1956). Busnel und Loher (1961) haben gezeigt, daß *Ch. brunneus* akustische Reize von 10 kHz umso besser beantwortet, je steiler die Anstiegsflanken des Reizes sind. Wurde die maximale Intensität des Reizes innerhalb von 0,1 ms erreicht, reagierten die Männchen zu 86%, wurde das Maximum der Intensität erst nach 2 ms erreicht, antworteten die Tiere nur noch in 40% aller Fälle². Auch die elektrophysiologischen Befunde von Autrum (1960) an *Tettigonia viridissima* sprechen für die Notwendigkeit schneller Intensitätswechsel: Je steiler die Anstiegsflanken eines akustischen Reizes sind, desto stärker ist die am Tympanalnerven festgestellte Erregung. Schnelle Intensitätswechsel

² Leider geht aus den Ergebnissen die Gesamtdauer der Reize nicht hervor. Sie variierte zwischen 0,1 und 2 sec. Der unterschiedliche Prozentsatz an Antworten könnte daher auch von der unterschiedlichen Wirksamkeit verschieden langer Reize mitbestimmt sein, zumal *Ch. brunneus* nach Weih (1951) bevorzugt auf Attrappen zwischen 110 und 130 ms Dauer anspricht.

allein können aber nicht ausreichen, den Gesang als Artgesang zu kennzeichnen, da sie in allen Heuschreckengesängen enthalten sind.

Um diesen Parameter im optimal wirksamen Bereich zu bieten, habe ich das Rauschen mit *Rechteckpulsen* moduliert.

Wenn man den Gesang von *Ch. biguttulus* mit Attrappen aus rechteckig moduliertem, weißem Rauschen nachahmt, um die unspezifischen Parameter (Frequenzband und Anstiegssteilheit) im optimal wirksamen Bereich zu bieten, dann bleibt für die zweite Gruppe — die zu variierenden Parameter — das *Muster* der Intensitätswechsel. Dieses zeitliche Muster ist (für den Gesang von *Ch. biguttulus*) durch Angabe der Parameter Pulsdauer, Pulsabstand, Silbendauer, Silbenabstand, Versdauer, Versabstand und Verszahl beschrieben. Alle diese Parameter nehmen im Gesang von *Ch. biguttulus* artspezifische Werte an. In den folgenden Experimenten sollen diese Größen einzeln und unabhängig voneinander variiert werden, wobei den Parametern Silbendauer und Silbenabstand die größte Aufmerksamkeit zu widmen ist.

II. Methode

Versuchstiere und Haltung. In den Experimenten verwendete ich nur virginelle Weibchen von *Chorthippus biguttulus*, die im letzten Larvenstadium (oder nach der Adulthäutung noch weich) im Freiland gefangen worden waren. Sämtliche Tiere stammten aus Südbaden. Jedes Weibchen wurde mit einem Farbtupfen markiert.

Die Tiere hielt ich bei Zimmertemperatur in Zuchtkästen von etwa $60 \times 60 \times 30$ cm und versorgte sie etwa alle zwei bis drei Tage mit frischem Gras. Im Zuchtkasten befand sich ein flacher Behälter mit feuchtem Sand, in den die Weibchen ihre Eipakete ablegten. Unter diesen Bedingungen lebten die Weibchen nach der Adulthäutung noch ca. zwei Monate.

Beschreibung des Versuchsaufbaus. Sämtliche Experimente wurden in einem Thermostaten durchgeführt. Die Lufttemperatur wurde auf $\pm 1^\circ\text{C}$ konstant gehalten. Der Innenraum des Thermostaten war — bis auf die Beobachtungsglascheibe — mit Glaswolleprismen ausgekleidet, um Schallreflektionen weitgehend zu unterdrücken. Das Versuchstier befand sich in einem kleinen ($5 \times 5 \times 5$ cm), mit grobmaschiger Gaze bespannten Gestell, das in einem Abstand von 20 cm vor dem Lautsprecher aufgestellt war, der die künstlich hergestellten Lautmuster in die Thermostatenkammer abstrahlte.

Die Lautattrappen bestanden aus rechteckig getastetem Rauschen und wurden wie folgt hergestellt (Abb. 9): Die Pulse eines Pulsgenerators triggerten ein Monoflop mit einstellbarer Totzeit (2–300 ms). Am Ausgang des Monoflop entstanden somit Rechteckpulse variierbarer Dauer; die Abstände zwischen den Rechteckpulsen wurden durch die Pulsfrequenz des Pulsgenerators festgelegt. Das Monoflop war auf den einen Eingang eines UND-Gatters geschaltet; in den anderen wurde das verstärkte Rauschen einer Diode (Rauschpegel zwischen 3 und 40 kHz innerhalb ± 3 dB konstant) eingegeben. Am Ausgang des UND-Gatters konnte man also getastetes Rauschen abgreifen. Bei den Versuchen mit gepulsten Silben lieferte der Puls-generator anstatt eines Pulses Salven von Pulsen, deren Anzahl und Abstand variiert werden konnten.

Das getastete Rauschen wurde verstärkt und über einen Kondensatorlautsprecher (LSH-75, Vorspannung 200 V =, 10–40 kHz $\pm 2,5$ dB und 6–40 kHz ± 5 dB) in die Thermostatenkammer abgestrahlt. Die Lautstärke konnte zwar nicht

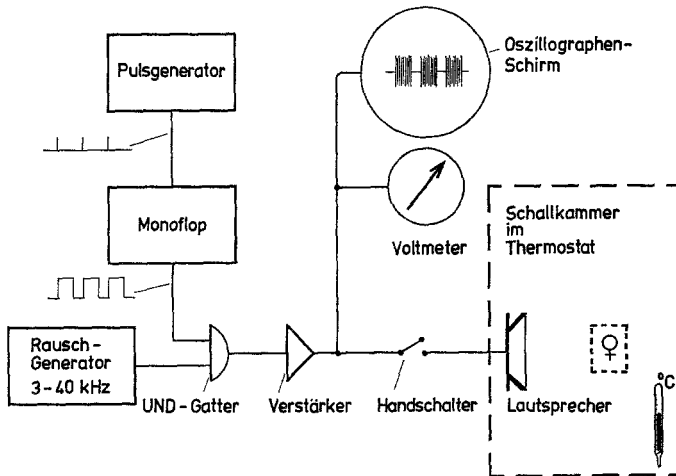


Abb. 9. Schematische Übersicht der Versuchsanordnung. Das Versuchstier (♀) saß in einem kleinen Gazekäfig in einer Schallkammer, deren Temperatur konstant gehalten wurde. Der Lautsprecher strahlte, wenn der Handschalter betätigt wurde, getastetes Rauschen ab, dessen Muster auf dem Oszillographenschirm beobachtet werden konnte

absolut gemessen werden, sie wurde aber mit einem vor den Lautsprecher geschalteten Röhrenvoltmeter (Grundig RV 55, 10 Hz bis 1 MHz) stets auf einen konstanten Wert eingestellt.

Die genaue zeitliche Einstellung der Puls-, Silben- und Pausenwerte wurde am Oszillographenschirm (Philips PM 3231) überprüft. Die Dauer der vorgespielten Verse bestimmte ich gewöhnlich von Hand mit Hilfe einer Stoppuhr. Bei den Experimenten zur Wirksamkeit der Versdauer wurden die gewünschten Zeiten teilweise an einer Zeituhr eingestellt.

III. Antwortbereitschaft der Weibchen

Die Antwort-Reaktion eines Weibchens wird nicht nur von der Wirksamkeit einer Lautattrappe, sondern auch von der Antwortbereitschaft des Versuchstieres bestimmt. Soll die Antworthäufigkeit ein Maß für die Wirksamkeit des Reizes darstellen, dann muß die Bereitschaft entweder bei allen Messungen auf einem konstanten Niveau gehalten werden oder der Stimmungseinfluß durch eine große Anzahl von Messungen ausgeglichen werden. Deshalb ist ein geeignetes Testprogramm von besonderer Wichtigkeit.

Im folgenden wird zunächst das Verhalten der Heuschrecke während der Versuche beschrieben, anschließend werden die meßmethodischen Konsequenzen besprochen.

Adult im Freiland gefangene Weibchen antworten meist nicht auf den Gesang der Männchen. Solche Weibchen sind nämlich gewöhnlich bereits

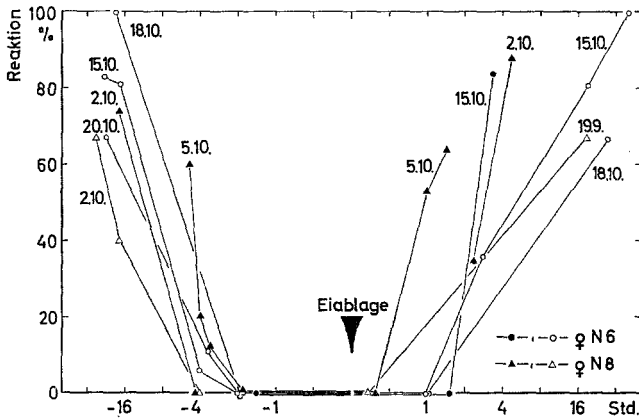


Abb. 10. Antwortbereitschaft im Zeitraum vor und nach der Eiablage bei virginellen Weibchen von *Ch. biguttulus*. Die Meßwerte vor und nach je einer Eiablage sind untereinander verbunden. \bullet , \blacktriangle Antwort von Weibchen N 6 (\bullet) und N 8 (\blacktriangle) auf den Gesang eines Männchens, das sich im Testkasten befand; \blacktriangle Antwort von Weibchen N 8 auf die Lautattrappe s_{42}/p_{18} ; \circ Antwort von Weibchen N 6 auf eine Tonbandschleife mit Gesang von *Ch. biguttulus*

begattet; aus diesem Grund wehren sie weitere Paarungsversuche ab und antworten auch nicht auf Gesang von Männchen (u.a. Renner, 1952). Um die lange Abwehrphase nach einer Paarung auszuschalten, habe ich nur mit virginellen Weibchen gearbeitet.

Aber selbst ein virginelles Weibchen beantwortet gleiche Lautattrappen, die ihm zu verschiedenen Zeiten geboten werden, keineswegs immer zu gleichem Prozentsatz; dieser schwankt sogar beim wirksamsten Reiz, dem Gesang eines leibhaftigen Männchens der eigenen Art, zwischen 0 und 100% Antwort. Diese unterschiedliche Reaktion auf die gleiche Attrappe ist eine Folge (a) endogener Vorgänge und (b) der Wirkung vorher gebotener Tests.

a) Die Antwortbereitschaft ist streng mit dem *Eiablagezyklus* korreliert (Renner, 1952; Haskell, 1958; Loher, 1962; Loher und Huber, 1964; Loher, 1966). Bei Zimmertemperatur gehalten, legen die Weibchen von *Ch. biguttulus* etwa alle 2—3 Tage eine Oothek in feuchten Sand ab. In Abb. 10 ist der Prozentsatz positiver Antworten von virginellen Weibchen auf drei verschiedene Reize (eine künstliche Attrappe, eine Tonbandschleife mit *biguttulus*-Gesang und Gesang eines Männchens, das sich im gleichen Testkasten befand) an verschiedenen Zeitpunkten vor und nach der Eiablage eingetragen. Die durchgezogenen Linien verbinden zusammengehörige, nacheinander gewonnene Meßwerte an je-

weils einem Tag, 1—3 Std vor der Eiablage sinkt die Antwortbereitschaft gewöhnlich auf 0% Reaktion. Männchen, die während dieser Zeit eine Paarung versuchen, werden heftig abgewehrt. Einige Zeit nach der Eiablage (20—60 min) antworten die Weibchen wieder auf Männchengesang.

Die aktive Paarungsbereitschaft der Weibchen wird demnach von (mindestens) zwei unabhängigen, sich überlagernden Mechanismen bestimmt: 1. Vom Ovarialzyklus und allen damit verbundenen hormonalen Veränderungen. Im Zeitraum der Eiablage wehren die Weibchen ab. 2. Vom Vorhandensein einer Spermatophore im Ductus receptaculi seminis.

Die Kenntnis der mit dem Eiablagezyklus und den Paarungen korrelierten Stimmungsschwankungen genügt aber nicht, die Höhe der Antwortbereitschaft für jeden Zeitpunkt vorauszusagen, denn diese lang-samen periodischen Schwankungen sind zusätzlich von kurzfristigen Stimmungsänderungen überlagert. Diese sind kaum voraussagbar.

b) Während einer Versuchsreihe lassen sich zwei einander entgegengesetzte Verhaltensweisen beobachten, als deren Ursache man Gewöhnung bzw. Erregung annehmen kann.

Gewöhnung. Testet man ein Weibchen ununterbrochen über einen längeren Zeitraum, so ist die Antwortaktivität zu Beginn der Testreihe höher als gegen Ende. Es ist also im Laufe des Versuches eine Gewöhnung festzustellen, die individuell verschieden schnell eintritt. Manche Weibchen reagieren ausdauernd über mehrere Stunden, andere antworten zwar zu Beginn der Testserie ebenso heftig, erlahmen dann aber bereits nach 30—45 min und antworten gar nicht mehr oder nur noch unregelmäßig. Biologisch gesehen ist diese schnelle Habituation wohl ohne Belang: Im Normalfall setzt sich ein Männchen sofort in Richtung auf ein singendes Weibchen in Bewegung und hat es nach wenigen Minuten gefunden. Um so erstaunlicher ist die Ausdauer vieler Weibchen im Antworten über mehr als 3—4 Std pausenlosen Testens.

Erregung. Eine einmalig gegebene wirksame Silben-Pausen-Kombination kann ein Weibchen so stark anregen, daß es nicht nur einmal auf die Schallattrappe antwortet, sondern noch mehrere Male in unregelmäßigen Abständen singt. Die Wahrscheinlichkeit einer Antwort auf den nächsten Reiz kann dadurch erhöht sein. Gibt man aber auf jede Antwort einen neuen Vers der Reizapparatur, so entsteht ein „Werbe-wechselgesang“ zwischen Versuchstier und Reizapparatur. Dieser wird nach einigen Wechseln vom Weibchen abgebrochen. Die Anzahl der Wechsel ist ein Maß für die Erregung des Weibchens und damit für die Wirksamkeit der Attrappe. Auch in der Anzahl der Wechsel findet man große individuelle Unterschiede.

IV. Test und Testprogramm

Wie muß ein Testprogramm beschaffen sein, das die beschriebenen Effekte, die während der Versuchsreihen auftreten, möglichst ausgleicht, andererseits aber auch viele Daten pro Zeiteinheit erbringt?

In Vorversuchen wurde festgestellt, in welcher Weise die Antworthäufigkeit von der Anzahl der vorausgegangenen Verse abhängt. Dazu wurden einem Weibchen verschiedene Silben-Pausen-Muster jeweils 5mal mit Abständen von je 3 sec hintereinander vorgespielt und notiert, nach dem wievielten Vers die erste Antwort erfolgte. Die Lautmuster wurden nach der Gesamtreaktion des Weibchens in wirksame und weniger wirksame Reize (Antwort in mehr bzw. weniger als 40% aller Tests) eingeteilt. Auf ein wirksames Muster reagierte das Weibchen in ca. 52% aller Fälle, in denen es überhaupt antwortete, bereits nach dem ersten vorgespielten Vers. Der Zuwachs an Antworten auf solche Muster wird mit steigender Verszahl geringer: in 26% erfolgte die erste Antwort nach dem zweiten Vers, in 9% nach dem dritten (schwarze Säulen in Abb. 11). Dagegen ist bei den weniger wirksamen Attrappen die Antworthäufigkeit von der Anzahl der bereits vorgespielten Verse kaum abhängig. Die Wahrscheinlichkeit, daß nach einem vierten Vers *erstmalig* geantwortet wird, ist also für eine wirksame Attrappe relativ geringer als für eine weniger wirksame. Daher sollte die Zahl der vorgespielten Verse, nach denen eine positive oder negative Reaktion protokolliert wird, nicht zu hoch gewählt werden, andererseits aber auch nicht zu gering sein, da bei ermüdeten Weibchen oft 2—3 Verse notwendig sind, um eine Antwort auszulösen. Deshalb habe ich für die Versuchsreihen 3 Verse als Einheit für einen Test gewählt. Damit läßt sich ein Test folgendermaßen definieren:

Ein Test besteht — in Anpassung an den natürlichen Gesang — aus drei künstlichen Versen von je 2 sec (bei einigen Serien auch 3 sec) Dauer. Der Abstand zwischen den Versen beträgt 3 sec. Reagierte das Weibchen auf keinen dieser 3 Verse, so wurde der Test als negativ bewertet. Antwortete es, so gab ich einen neuen Vers; auf jede Antwort spielte ich einen weiteren Vers, bis es seinerseits das Wechselsingen unterbrach. Stets war also der erste (nach dem dritten) nicht mehr beantwortete Vers der letzte des Tests. Auf diese Weise war nicht zu befürchten, daß der nachwirkende Erregungseffekt den folgenden Test beeinflusste.

Die Anzahl der Antworten eines Weibchens auf eine Attrappe ist gleichzeitig ein Maß für die Wirksamkeit dieses Reizmusters: Eine wirksame Attrappe wird im Schnitt mit mehr Versen beantwortet als eine weniger wirksame. Deshalb habe ich als Maß für die Wirksamkeit eines Reizes häufig nicht nur den Prozentsatz der positiv beantworteten Tests gebildet, sondern diesen noch bewertet, indem ich den Antwortprozentsatz auf ein Muster mit der durchschnittlichen Anzahl an Antworten pro

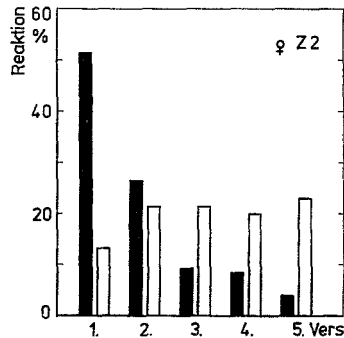


Abb. 11. Wahrscheinlichkeit des Beginns einer Antwortreaktion nach dem 1.—5. Vers einer Gesangsattrappe. Weibchen Z 2 wurden verschieden wirksame Lautmuster je 5mal (mit Abständen von 3 sec) vorgespielt und notiert, nach dem wievielten Vers die erste Antwort erfolgte. Die Attrappen wurden nach der Gesamtreaktion des Weibchens in wirksame (insgesamt mehr als 40 % aller Tests beantwortet, schwarze Säulen) und weniger wirksame Reize (weniger als 40 % beantwortet, weiße Säulen) eingeteilt. Die Säulenhöhe gibt an, in wieviel Prozent (bezogen jeweils auf die Gesamtzahl aller positiv beantworteten Tests beider Gruppen) die erste Antwort des Weibchens nach dem ersten, zweiten, ... Testvers. erfolgte

positiv beantwortetem Test multiplizierte — dieses Produkt entspricht der durchschnittlichen Anzahl von Antworten pro Test. Bei dieser Bewertung ergeben sich schmalere Antwortkurven, da ein „versehentlich“ beantworteter wenig wirksamer Reiz im allgemeinen auch mit nur einem Vers beantwortet wird und daher nicht so stark ins Gewicht fällt.

Der zeitliche Abstand des Tests sollte im Interesse der Datengewinnung möglichst klein sein. Er darf aber nicht zu kurz gewählt werden, um die erwähnten Nachwirkungen eines Reizes erst abklingen zu lassen. Ich habe als Abstand zwischen zwei Tests 60 sec (nach negativen Reaktionen gelegentlich auch 45 sec) gewählt. Dieser Abstand ist in einem bestimmten Rahmen willkürlich wählbar, wichtig ist nur, daß er möglichst genau eingehalten wird, damit die Ausgangsbedingungen für alle Attrappen möglichst gleich bleiben. Der Abstand von 45—60 sec entspricht etwa der Gesangsfolge, die ein spontan singendes Männchen einhält.

Die Reihenfolge der verschiedenen Silben-Pausen-Muster, aus denen die Verse aufgebaut waren, wurde vor Versuchsbeginn festgelegt. Sie war möglichst so gewählt, daß die Gesamtaktivität des Versuchstieres über einen längeren Zeitabschnitt etwa konstant bleiben konnte. So wurden lange Folgen unwirksamer Tests und damit Erregungsstaus vermieden, ebenso lange Folgen wirksamer Attrappen und damit Ermüdungserscheinungen vermindert. Die dennoch unvermeidbare Gewöhnung während langer Testreihen sollte möglichst gleichmäßig in die

Reaktion auf die verschiedenen Reize eingehen. Daher wechselte ich häufig die Silben-Pausen-Kombination: jede wurde meist 2-, gelegentlich auch 3- oder 4mal hintereinander gegeben, dann folgte ein neues Muster. Diese Programme wurden — abgesehen von kurzen Pausen, in denen das Weibchen sich putzte oder zu fressen begann — ohne Unterbrechung durchgeführt und dauerten bis zu 4 Std. Jedes Weibchen wurde einzeln getestet, um eine gegenseitige Beeinflussung mehrerer Tiere zu verhindern.

V. Ergebnisse

1. Variation des Silben-Pausen-Musters

Als einführendes Beispiel soll eine Meßreihe besprochen werden, in der bei vorgegebener Silbendauer (80 ms) die Pause zwischen den Silben variiert wurde. Die Reizmuster dieser Meßreihe „ s_{80}/p_{var} “³ wurden den 3 Weibchen K 11, K 16 und K 26, die subadult im August 1971 am Kandel bei Freiburg i.Br. gefangen worden waren, jeweils an mehreren Tagen vorgespielt und die Antworthäufigkeit gemessen. Diese ist in Abb. 12 an der Ordinate (als durchschnittliche Zahl der Antworten pro Test, s. methodischer Teil) angetragen. Insgesamt liegen allen 3 Kurven 747 Tests zugrunde. Auf die einzelnen Meßpunkte entfallen zwischen 12 (Kurve 3) und 35 (Kurve 2) Tests. Bei einer teilweise so geringen Anzahl von Tests pro Meßpunkt muß man mit einer großen Streuung der gemessenen Werte rechnen. Dennoch ergaben sich deutlich drei im wesentlichen eingipfelige Kurven, deren Maxima bei 17,5 (Kurve 1), 15 (Kurve 2) und 15—17,5 ms Pausendauer (Kurve 3) liegen. Für die folgenden Darstellungen wurden möglichst nur Meßkurven verwendet, die mit mindestens 20 Tests pro Meßpunkt abgesichert sind (n -Werte jeweils in den Legenden). Wie im methodischen Teil bereits begründet, ließ sich bei der Lebensdauer der Versuchstiere die Anzahl der einer Kurve zugrunde gelegten Tests leider nicht wesentlich erhöhen.

Es genügte, die Pausendauer bis 40 ms (bei längeren Silben bis 50 ms) zu variieren; für längere Pausen ergab sich bei keiner der verwendeten Silbenpausen eine nennenswerte Reaktion. Ebenso waren alle Lautattrappen mit der Pausendauer „Null“, also lediglich Rauschen von der Dauer eines Verses, völlig wirkungslos. Für die Silben war der Bereich, in dem noch Antworten erfolgten, mit 20 bis etwa 200 ms wesentlich größer.

Nicht nur am Beispiel von Abb. 12, sondern auch allgemein zeigte sich, daß die Orte der Reaktionsmaxima von Tier zu Tier nur wenig variierten, gewöhnlich nicht mehr als $\pm 2,5$ ms. Demgegenüber waren

³ Im folgenden sei ein bestimmtes Tastverhältnis, welches durch eine Silbendauer s von a ms und durch eine Pausendauer p von b ms charakterisiert wird, abgekürzt durch den Ausdruck s_a/p_b .

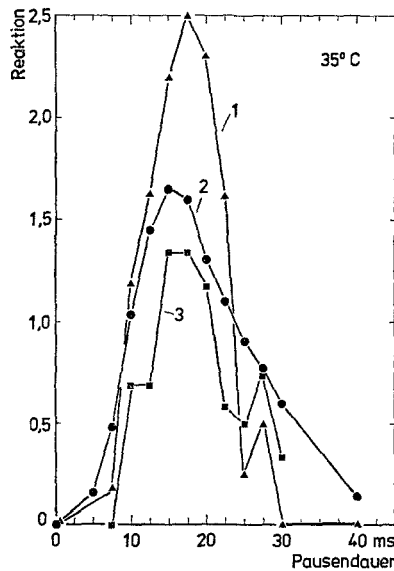


Abb. 12. Reaktionen dreier verschiedener Weibchen auf Schallattrappen der Meßreihe „s₈₀/p_{var}“ (Silbendauer konstant 80 ms, Pausendauer [Abszisse] variiert). Als Maß für die Reaktion wurde an der Ordinate die durchschnittliche Anzahl von Antworten pro Test eingetragen. Die unterschiedlich hohen Reaktionswerte erklären sich durch verschiedene Stimmungsniveaus der 3 Weibchen. Kurve 1: $n = 16$, Kurve 2: $n = 35$, Kurve 3: $n = 12$ Tests pro Meßpunkt

die beobachteten Reaktionswerte, also die Höhen der Kurven sehr unterschiedlich. Die Höhe der Antwort hängt von der Antwortbereitschaft des Weibchens zum Zeitpunkt des Experimentes ab (s. S. 397). Außerdem spielen auch individuelle Unterschiede im Verhalten der Weibchen eine Rolle: Manche Weibchen ließen sich fast nie in ein längeres Wechselsingen mit der das Männchen ersetzenden Apparatur ein. Andere Weibchen konnten oft 8–10mal (in Extremfällen bis zu 30mal) mit dem „künstlichen Männchen“ respondieren. (Daß sich im Mittel dann meist doch nur maximale Reaktionswerte von 2 bis höchstens 4 ergeben, liegt daran, daß die Weibchen während der stundenlangen Testserien in ihrer Antwortaktivität nachließen und auch auf sehr wirk-same Reize gelegentlich gar nicht ansprachen.)

Abb. 12 zeigt, daß verschiedene Silben-Pausen-Muster unterschiedlich gut beantwortet wurden. Aus einer solchen Einzelkurve läßt sich bereits entnehmen, daß das lauter kennende System der Heuschrecke nicht allein auf einen bestimmten festen Wert der Silbendauer anspricht: Die Antwortkurve müßte in diesem Fall abszissenparallel verlaufen. Ob aber beim Mustererkennen etwa eine bestimmte Pausendauer, eine

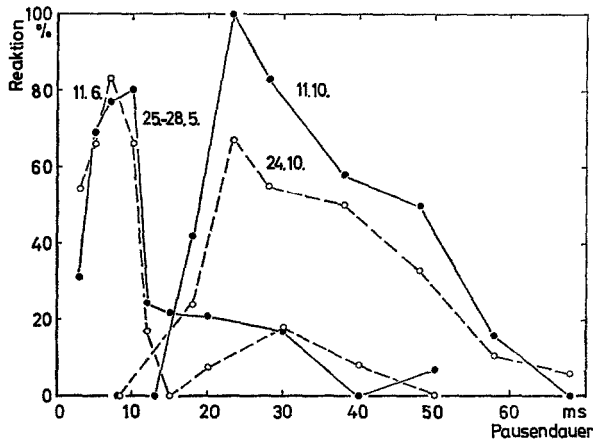


Abb. 13. Konstanz des Lautschemas. In einem Abstand von etwa 2 Wochen wurde eine Meßreihe mit demselben Versuchstier wiederholt. 11.10. und 24.10.: Antwort von Weibchen N 6 auf die Meßreihe s_{82}/p_{var} ; 25.—28.5. und 11.6.: Antwort von Weibchen Z 2 auf die Meßreihe s_{42}/p_{var} . (Die Meßreihe s_{82}/p_{var} wurde bei relativ niedriger Temperatur durchgeführt.) Als Reaktion wurde der Prozentsatz beantworteter Tests eingetragen

Silbenrate oder ein bestimmtes Silben-Pausen-Verhältnis bewertet werden, läßt sich anhand einer Meßreihe nicht entscheiden. Man muß dazu die Reaktion auf alle Kombinationen von Silben und Pausen des wirklichen Bereiches ungefähr abschätzen können.

Konstanz des Lautschemas. Voraussetzung für den Vergleich von Meßreihen, die an verschiedenen Tagen (oftmals über einige Wochen auseinander liegend) gewonnen wurden, ist die Konstanz des Lautschemas eines Tieres. Insbesondere darf sich der Gipfel der Antwortkurve mit zunehmendem Alter des Tieres nicht verschieben, sondern es muß stets die gleiche Silben-Pausen-Kombination einer Meßreihe maximal beantwortet werden. Abb. 13 zeigt zwei Beispiele: die beiden Antwortkurven s_{82}/p_{var} und s_{42}/p_{var} wurden an jeweils zwei verschiedenen Tagen gemessen, die etwa 2 Wochen auseinander lagen. Wenn auch der prozentuale Anteil an positiven Antworten nicht für alle Punkte gleichviel zu- oder abnimmt, so liegen doch die Maxima ungefähr bei der gleichen Pausendauer. Auch in allen anderen Fällen wurde nie eine Verschiebung der Reaktionsmaxima bei einem Tier beobachtet. Man darf also annehmen, daß das Lautschema während der Lebensdauer eines Tieres zumindest näherungsweise konstant bleibt.

Vergleich der Antwortkurven bezüglich der Lage ihres Maximums. Da also die Lage des Reaktionsmaximums von der Antwortbereitschaft des Versuchstieres unabhängig ist, lassen sich die Antwortmaxima ver-

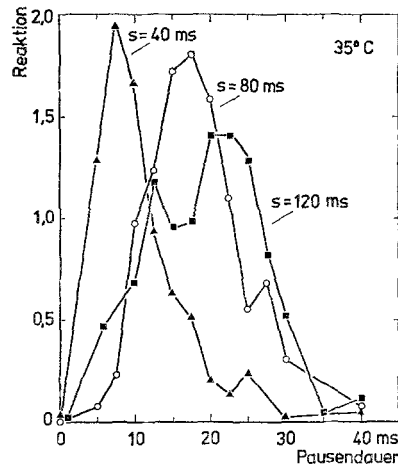


Abb. 14. Antwortkurven bei drei verschiedenen, fest vorgegebenen Silbendauern (40, 80 und 120 ms) und variiert Pausendauer. Die eingezeichneten Kurven sind aus jeweils 3 Antwortkurven verschiedener Weibchen gemittelt, die sich in ihrem Reaktionsmaximum nicht unterscheiden. (n [insgesamt] = 1469 für Kurve s_{40} , 747 für Kurve s_{80} , 1029 für Kurve s_{120} .) Als Reaktion wurde die durchschnittliche Anzahl von Antworten pro Test eingetragen

schiedener Meßreihen eines Tieres bezüglich ihrer Lage ohne Einschränkung miteinander vergleichen. Wie anhand von Abb. 12 erörtert, lagen die Reaktionsmaxima verschiedener Weibchen meistens an der gleichen Stelle. Deshalb konnten für die Darstellung der drei Antwortkurven (s_{40}/p_{var} , s_{80}/p_{var} und s_{120}/p_{var}) in Abb. 14 Mittelwertkurven aus den Daten mehrerer Weibchen gebildet werden. Aus dieser Abbildung ist ersichtlich, daß sich das Reaktionsmaximum um so weiter zu längeren Pausen hin verschiebt, je länger die Silben werden.

Damit ist gezeigt, daß das Lautmuster auswertende System der Heuschrecke auch nicht auf einen bestimmten festen Pausenwert anspricht. Ebenso ist eine bestimmte Rate nicht entscheidend, denn die Gesamtperiodendauer der maximal beantworteten Kombinationen ist keine Konstante. Das Weibchen berücksichtigt beim Erkennen des Lautmusters beide Parameter: Zu jeder Silbendauer gibt es eine optimal wirksame Pausendauer. Diese wirksamste Pause steht zur zugehörigen Silbe in einer festen Beziehung: Trägt man in einem Koordinatenkreuz an der Abszisse die Silbendauer und an der Ordinate die zugehörige wirksamste Pausendauer an, so liegen diese Silben-Pausen-Kombinationen etwa auf einer Geraden. Um dies genauer untersuchen zu können, ist es günstiger, Antwortkurven nur eines einzelnen Weibchens zu vergleichen, um interindividuelle Schwankungen in der Lage der Reaktions-

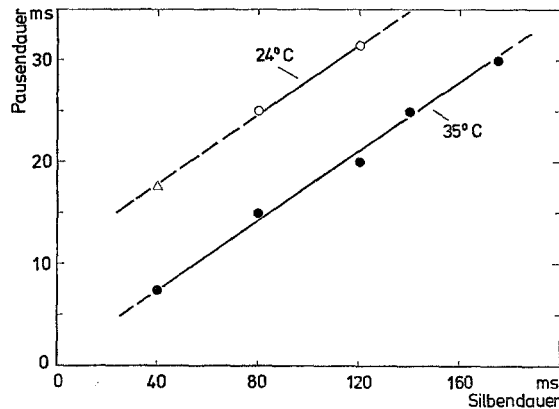


Abb. 15. Optimal wirksame Silben-Pausen-Kombinationen bei Weibchen K 11. Aus Reaktionskurven, wie sie in Abb. 14 dargestellt sind, wurde für verschiedene Silbendauern (Abszisse) die wirksamste Pausendauer ermittelt und ihr Wert an der Ordinate abgetragen. Bei einer Erniedrigung der Temperatur verschiebt sich die Verbindungsgerade zu längeren Pausendauern. Der mit Δ gekennzeichnete Meßpunkt stammt von Weibchen K 32 (s. Text)

maxima auszuschalten. In Abb. 15 sind in einem Silben-Pausen-Feld die Reaktionsmaxima von 5 Antwortkurven des Weibchens K 11 eingezeichnet. Im Bereich $40 \leq s \leq 175$ ms liegen diese maximal beantworteten Silben-Pausen-Kombinationen annähernd auf einer Geraden. Auf Silben unter 40 ms sprach Weibchen K 11 nur sehr schlecht an, so daß sich über den Verlauf der Kurve unterhalb 40 ms nichts aussagen läßt. Verlängert man die durch die 5 Punkte gelegte Gerade nach links über 40 ms hinaus, so schneidet sie die y -Achse etwa im Ursprung. Das würde bedeuten, daß die Heuschrecke auf ein bestimmtes Verhältnis von Rauschen und Pause reagiert; gleichzeitig müssen aber die Absolutwerte von Silben bzw. Pausen in einem bestimmten Wertebereich liegen.

Dieses Ergebnis gilt allerdings nur für eine Umgebungstemperatur von 35°C . Bei einer anderen Umgebungstemperatur ergibt sich nach den bisherigen Experimenten eine parallele, aber nicht durch den Koordinatenursprung verlaufende Gerade (Abb. 15).

Vergleich der Antwortkurven bezüglich der Reaktionshöhe. Während sich die Lagen der Reaktionsmaxima ohne wesentliche Einschränkungen vergleichen lassen, ist dies bei den Reaktionswerten, die in verschiedenen Meßreihen erreicht wurden, nicht ohne weiteres möglich. Denn einerseits reagierten — wie schon erwähnt — die Weibchen individuell unterschiedlich stark auf gleiche Reizmuster. Es sollten daher also nur Kurven, die vom selben Versuchstier stammen, verglichen werden. Eine weitere Schwierigkeit ist das wechselnde Niveau der Antwortbereitschaft. Streng-

genommen sind nur Kurven vergleichbar, deren Punkte in derselben Versuchsserie abwechselnd gemessen wurden, denn dann wirkten sich Änderungen der Antwortbereitschaft auf alle Meßwerte gleich aus. Es ließen sich aber nur zwei, höchstens drei Meßreihen gleichzeitig durchführen, da sonst die Anzahl der Meßpunkte zu groß wurde (siehe z. B. Abb. 20a, b, jeweils die beiden Kurven derselben Temperatur). Um dennoch einen Überblick über das gesamte Lautschema zu gewinnen, wurde der Versuch unternommen, 5 Antwortkurven von Weibchen K 11, die an verschiedenen Tagen (und sicher bei verschiedener Antwortbereitschaft) gemessen worden waren, auf ein gleiches Stimmungsniveau zu normieren.

Die Transformationsfunktion, die die Meßwerte einer Versuchsreihe bei einer bestimmten Stimmung in die einer anderen Stimmung überführt, ist sicher nicht linear. Das vorliegende Datenmaterial ist leider zu gering, um eine solche Transformationsfunktion aus den Meßdaten zu bestimmen. Deshalb war ich auf eine stark vereinfachte Normierung angewiesen. Von den sich anbietenden multiplikativen oder additiven Transformationen erscheint die additive am ehesten angebracht.

Heiligenberg (1966, 1969) hat festgestellt, daß ein künstlicher chirp-Laut die chirp-Rate eines territorialen Heimchens unabhängig von dessen Wert annähernd additiv um einen bestimmten Betrag erhöhte. Verschieden wirksame Reize (chirp-Serien verschiedener Rate) erhöhten die dem Reiz vorausgehende chirp-Rate des Heimchens um unterschiedliche Beträge. Ist die chirp-Rate des Heimchens vor dem Reiz Ausdruck für seine Stimmung, so hatten gleiche Reize bei allen Stimmungen gleiche, additive Wirkung. Überträgt man diese Vorstellung probeweise auf *Ch. biguttulus*, so führt das zur Hypothese, daß sich bei verschiedenen Antwortbereitschaften aufgenommene Kurven jeweils annähernd um einen additiven Betrag unterscheiden müßten. Die beiden Meßreihen vom 11. und 24.10. (Abb. 13) könnten einen Hinweis geben, daß — zumindest im Bereich über 20 % Reaktion — eine additive Verschiebung vorliegt. Deshalb wurde — in einer groben Vereinfachung — eine additive Normierung versucht.

Um die an verschiedenen Tagen gewonnenen Antwortkurven von Weibchen K 11 miteinander vergleichen zu können, wurde eine weitere Meßreihe durchgeführt, deren Meßpunkte auf der in Abb. 15 eingezeichneten Geraden, die die Reaktionsmaxima der fünf Antwortkurven enthält, lagen. Der Verlauf dieser Antwortkurve (Abb. 16) zeigt nämlich, wie die Reaktionsmaxima der fünf zu vergleichenden, jeweils bei konstanter Silbendauer gemessenen Antwortkurven untereinander zu bewerten sind. Die Reaktionswerte der Kurve in Abb. 16 liegen allerdings alle unter den jeweiligen Maximalwerten der fünf Einzelkurven; das ist verständlich, da sich eine Gewöhnung des Versuchstieres viel schneller bemerkbar macht, wenn ausschließlich und ununterbrochen sehr wirksame Attrappen geboten werden.

Bei der Konstruktion des Lautschemas wurde nun folgendermaßen verfahren: 1. Die Kurve der Abb. 16 wurde zunächst auf das Stimmungsniveau der (willkürlich gewählten) Meßreihe s_{80}/p_{var} additiv angehoben, indem die Differenz zwischen den Reaktionswerten beim gemeinsamen Meßpunkt s_{80}/p_{15} zu jedem anderen Reaktionswert der Kurve in Abb. 16 addiert wurde. 2. Nun wurde jede der 5 Meßreihen $s_{\text{konst}}/p_{\text{var}}$ punktweise um den Betrag angehoben oder gesenkt, um den ihr Reaktionswert bei dem mit der Kurve der Abb. 16 gemeinsamen Meßpunkt

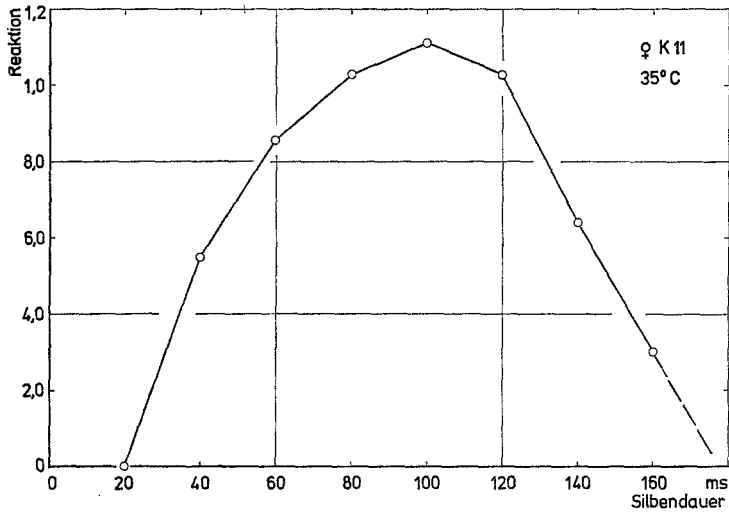


Abb. 16. Abhängigkeit der Reaktion von Silben- und Pausendauer bei konstantem Silben-Pausen-Verhältnis. Die Meßpunkte liegen auf der in Abb. 15 eingezeichneten Geraden für 35°C. Als Reaktion wurde die durchschnittliche Anzahl von Antworten pro Test eingetragen ($n = 36$ Tests pro Meßpunkt)

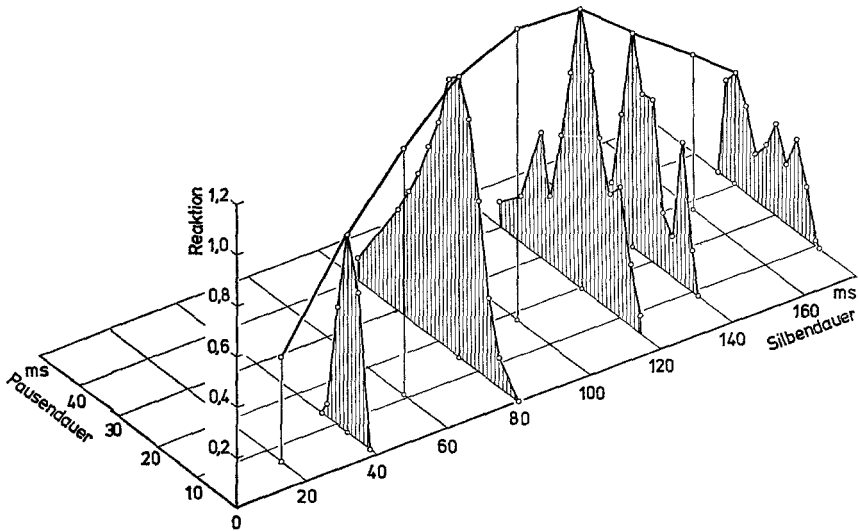


Abb. 17. Räumliche Darstellung von 5 Antwortkurven des Weibchens K 11, die jeweils bei vorgegebener Silbendauer (40, 80, 120, 140 und 175 ms) und variierter Pausendauer gemessen wurden. Zur Normierung s. Text

von dem unter 1. normierten Wert abwich. In Abb. 17 ist das nach diesem Verfahren gewonnene Lautschema räumlich dargestellt.

Ohne Zweifel ist eine solche additive ordinatenparallele Verschiebung der Antwortkurven nur eine grobe Annäherung. Sie kann aber einen Überblick über das gesamte Lautschema der Heuschrecke geben.

Nur Silben-Pausen-Kombinationen eines ganz bestimmten, relativ kleinen Bereiches sind wirksam. Da keine Paarungen zugelassen wurden, darf man annehmen, daß die Schwelle des Versuchstieres, auf Männchengesang zu antworten, extrem niedrig war. Dennoch ist das Lautschema erstaunlich eng umgrenzt. Optimal wirksam sind Silben-Pausen-Muster, die um die Werte s_{80}/p_{15} bis s_{120}/p_{20} liegen (s. auch Abb. 16). Das „Wirksamkeitsgebirge“ bildet einen ziemlich scharfen Grat über der die Reaktionsmaxima enthaltenden Geraden der Abb. 15 (in Abb. 17 als Fußpunkte eingezeichnet).

In Abb. 21 wurde versucht, den Bereich abzuschätzen, innerhalb dessen Weibchen K 11 etwa halb so stark reagierte wie auf die wirksamsten Silben-Pausen-Muster.

2. Variation der Versdauer

Bereits aus Abb. 12 ist zu ersehen, daß auf Attrappen, die nur aus Rauschen bestanden, niemals eine Antwort erfolgte: drei Verse in Dauer und Abstand dem Gesang der Männchen entsprechend, genügen also nicht, eine Reaktion auszulösen. Dennoch hat die Versdauer insofern einen Einfluß auf die Wirksamkeit einer Attrappe, als es eine Mindestdauer geben muß, unterhalb derer selbst ein optimal wirksames Silben-Pausen-Muster keine Antwort mehr auslöst.

Abb. 18 zeigt die Ergebnisse einer Versuchsreihe, die die Wirksamkeit der Versdauer prüfen sollte. Alle Verse bestanden aus einem sehr wirksamen Silben-Pausen-Muster (s_{80}/p_{15}). Der Kurvenverlauf zeigt die Reaktionshäufigkeit der Weibchen (in %)⁴ als Funktion der Versdauer. Da sich die Versdauer vor allem bei mittleren Reizen nicht genau reproduzieren ließen, wurden Tonbandkontrollen aufgenommen, diese anschließend gefilmt und die Reizdauer ausgemessen.

Aus Abb. 18 geht hervor, daß bei allen 3 Weibchen — wie zu erwarten — zum Auslösen einer Antwort eine Mindestdauer der Verse notwendig war. Bei einer Versdauer von etwa 1,2 sec wurde aber ein Plateau erreicht: längere (selbst überlange) Verse erhöhten die Antworthäufigkeit kaum. Dieser Wert von 1,2 sec stimmt erstaunlich gut mit den kürzesten Versdauer, die Perdeck (1957) in Spontangesängen von Männchen gemessen hat, überein. Es gibt keine optimal wirksame Vers-

4 In dieser Versuchsreihe wurde ein Vers höchstens dreimal geboten, im Falle einer Antwort des Weibchens erfolgte aber kein weiterer Reizvers. Daher wurde bei der Auswertung die Anzahl der Antworten in Prozent berechnet.

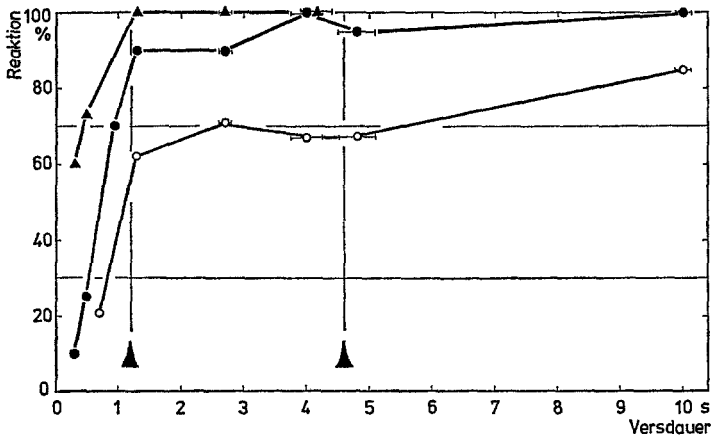


Abb. 18. Reaktionen dreier Weibchen auf verschiedene Versdauern. Alle Attrappen-verse enthielten das sehr wirksame Silben-Pausen-Muster s_{80}/p_{15} . In einem Test wurde jeder Vers höchstens 3mal geboten, nach einer Antwort des Weibchens folgte kein weiterer Vers; an der Ordinate ist als Reaktion der Prozentsatz der beantworteten Tests eingetragen. Da die Versdauern nicht genau reproduzierbar waren, wurden die Mittelwerte und Streuungen berechnet. Die 3 Kurven spiegeln verschiedene Antwortbereitschaften der 3 Weibchen wider. Der Bereich der Versdauern im Männchengesang (1,2—4,6 sec, nach Perdeck, 1957) ist mit Pfeilen markiert

dauer, denn bei überlangen Reizen war kein Absinken der Antworthäufigkeit zu beobachten. Anscheinend beachteten die Weibchen die Versdauer gar nicht, solange sie nur einen zum Erkennen notwendigen Mindestwert besaß. Das wird von der Beobachtung bestätigt, daß die Weibchen häufig das Ende sehr langer Verse nicht abwarteten, sondern mit der Antwort noch in den Reiz einfielen (in 80% der Fälle bei 10 sec Versdauer). Die von mir in den Versuchen mit variiertem Silben-Pausen-Muster vorgegebenen Versdauern von 2 sec (und 3 sec) lagen, wie man aus Abb. 18 ersieht, bereits im Sättigungsbereich.

Ich habe noch nicht geprüft, ob eine Mindestversdauer als solche für die Wirksamkeit einer Attrappe notwendig ist, oder ob diese durch eine für die Reaktion erforderliche Mindestanzahl an Silben-Pausen-Wechseln zustande kommt.

Es sei noch angemerkt, daß auch die Verszahl insofern einen Einfluß auf die Wirksamkeit einer Schallattrappe hat, als (wie in Abb. 11 gezeigt) die Wahrscheinlichkeit, daß eine aus 2 oder 3 Versen bestehende Attrappe beantwortet wurde, um 51% bzw. 68% wuchs (bezogen auf die Antworthäufigkeit bei einer aus einem Vers bestehenden Attrappe). Da aber in den meisten Fällen bereits nach dem ersten Vers geantwortet

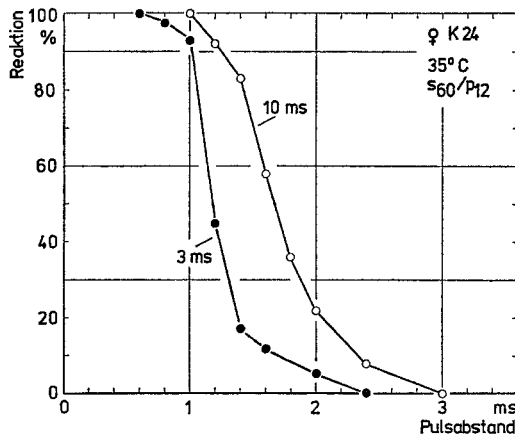


Abb. 19. Reaktionen von Weibchen K 24 auf Attrappen mit gepulsten Silben in Abhängigkeit vom Pulsabstand. Allen Attrappen lag das sehr wirksame Silben-Pausen-Muster s_{60}/p_{12} zugrunde, dessen Silben nun aber aus Pulsen von 3 bzw. 10 ms Dauer zusammengesetzt waren. Der Abstand zwischen den Pulsen wurde variiert. ($n = 42$ bzw. 36 pro Meßpunkt)

wurde, kann die Verszahl (und der Versabstand) für das Erkennen keine entscheidende Rolle spielen.

3. Variation des Pulsmusters

Dem Gesangsmuster einseitig amputierter Männchen entsprechend habe ich auch Lautattrappen hergestellt, deren Silben nicht mehr aus kontinuierlichem Rauschen bestanden, sondern in Pulse unterteilt waren. Bei einer vorgegebenen (wirksamen) Silben-Pausen-Kombination von ca. s_{60}/p_{12} wurde das Pulsmuster innerhalb der Silbe verändert. Die Pulsdauer war fest vorgegeben, der Abstand zwischen den Pulsen wurde variiert. Bei einer Pulsdauer von 3 ms bestand eine Silbe somit je nach der eingestellten Pulspause aus 12—18 Pulsen; dieser Unterschied in der Anzahl dürfte jedoch keinen Einfluß auf die Wirksamkeit gehabt haben. (Bei 10 ms Pulsdauer bestanden die Silben aus 5 oder 6 Pulsen.)

Ein solches Lautmuster mit gepulsten Silben ist bei hinreichend kurzen Pulsphasen ebenso wirksam wie ein Muster, dessen Silben aus kontinuierlichem Rauschen bestehen. Überschreitet die Pulsphase jedoch eine bestimmte Dauer, so wird die Attrappe für die Heuschrecke völlig unkenntlich: Bei einer Pulsdauer von 3 ms sank die Antworthäufigkeit bei Änderung des Pulsabstandes von 1 auf 1,4 ms von 93 auf 17% ab (Abb. 19). Der tolerierte Pulsabstand, der gerade noch die gleiche Reaktion auslöst wie ein Silbenmuster aus nicht unterbrochenem Rauschen, ist keine absolute Größe, sondern von der Pulsdauer abhängig. Bei

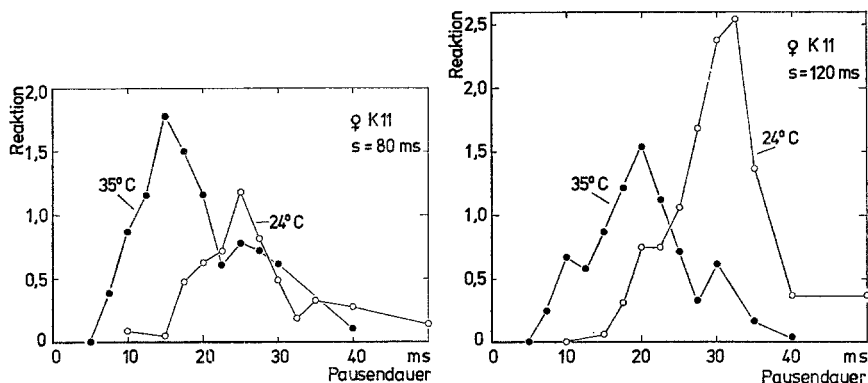


Abb. 20a u. b. Temperaturabhängigkeit der Antwortkurven. Sowohl bei der Silbendauer $s = 80$ ms (a) als auch bei $s = 120$ ms (b) verschiebt sich bei Abkühlung die maximal beantwortete Pausendauer um etwa 10 ms zu größeren Werten. Die Antwortbereitschaft des Weibchens war jeweils bei den Kurven derselben Temperatur gleich hoch, da die Tests beider Meßreihen abwechselnd geboten wurden. Bei der kühleren Temperatur wurde die Silbendauer 120 ms besser beantwortet, bei der höheren beide Silbendauern etwa gleich gut. Als Reaktion wurde die durchschnittliche Zahl der Antworten pro Test eingetragen (24°C , s_{80} : $n = 21$; 24°C , s_{120} : $n = 16$; 35°C , s_{80} : $n = 18$; 35°C , s_{120} : $n = 24$ Tests pro Meßpunkt)

Pulsen von 10 ms Dauer war die „gerade noch überhörte“ Pause länger und der Abfall der Antworthäufigkeit nicht ganz so steil (Abb. 19). Da die Weibchen auch den Gesang einseitig amputierter Männchen beantworten, müssen die Pausen im Gesang die eben noch tolerierte Pausendauer einhalten.

4. Der Einfluß der Temperatur auf das Lautschema

Der Gesang der Männchen ist — wie vorn besprochen — stark von der Temperatur abhängig. Das legt die Frage nahe, ob auch das weibliche Lautschema von der Temperatur beeinflusst wird, ob sich also die am besten beantworteten Silben-Pausen-Muster mit der Temperatur ändern.

Um diese Frage zu beantworten, wurden Weibchen K 11 die beiden Meßreihen s_{80}/p_{var} und s_{120}/p_{var} bei zwei verschiedenen Umgebungstemperaturen vorgespielt. In Abb. 20a sind die Antwortkurven auf s_{80}/p_{var} bei 24 und 35°C dargestellt. Bei 11° Temperaturdifferenz hatte sich die am besten beantwortete Pausendauer um ca. 10 ms verschoben: Bei 35°C lag das Reaktionsmaximum bei s_{80}/p_{15} , bei 24°C bei s_{80}/p_{25} . Ein entsprechendes Ergebnis zeigte sich auch bei der Meßreihe s_{120}/p_{var} : Die temperaturbedingte Verschiebung ist richtungs- und betragsmäßig etwa gleich groß wie bei s_{80}/p_{var} (Abb. 20b).

Das bedeutet, daß die Gerade, die die Reaktionsmaxima der einzelnen Meßreihen in einer Silben-Pausen-Fläche verbindet, bei sinkenden Temperaturen etwa parallel zu längeren Pausen hin verschoben wird (obere Gerade in Abb. 15). Für eine solche Parallelverschiebung spricht auch das bei $s_{40}/p_{1,5}$ eingezeichnete Reaktionsmaximum eines anderen Weibchens (K 14), welches bei 24° C noch auf die Muster der Meßreihe s_{40}/p_{var} antwortete. Weibchen K 11 antwortete bei der niedrigen Temperatur von 24° C nicht mehr auf 40 ms-Silben (während es bei 35° C durchaus auf Silben dieser Dauer ansprach; s. Abb. 17).

Überhaupt verschob sich bei kühler Temperatur das Maximum der Antworten von kurzen Silben zu längeren Silben: Während bei 35° C der Gipfel der s_{80}/p_{var} -Kurve höher lag als derjenige der s_{120}/p_{var} -Kurve (die Muster beider Meßreihen wurden gleichzeitig abwechselnd getestet und sind daher ohne Normierung der Antwortbereitschaft vergleichbar), überragte bei 24° C der Gipfel der s_{120}/p_{var} -Kurve den der s_{80}/p_{var} -Kurve bei weitem.

Beide Beobachtungen zeigen, daß auch das Lautschema von der Temperatur abhängig ist. Ein Absinken der Temperatur hat zwei Wirkungen: Verschiebung der Reaktionsmaxima zu längeren Pausen hin und Verschiebung des Gesamtbereiches beantworteter Muster zu längeren Silben.

D. Diskussion

1. Welches sind die für das Erkennen des artigen Gesanges wesentlichen Parameter?

Meine Experimente zeigen, daß bei *Ch. biguttulus* von allen zeitlichen Größen des relativ komplizierten Gesangsmusters die beiden Parameter Silben- und Pausendauer die wesentliche Rolle beim Erkennen spielen: die Weibchen beantworteten Attrappen nur dann, wenn Silben- und Pausendauer bestimmte, voneinander abhängige Werte annahmen.

Rhythmus, Abstand und Anzahl der Verse des Gesanges dürften kaum eine wesentliche Information über den Artgesang enthalten, denn in den meisten Fällen antwortete das Weibchen bereits nach dem ersten Vers. Dieser Vers muß zwar eine gewisse Mindestdauer besitzen, darüber hinaus ist die Versdauer aber ohne Belang (Abb. 18). Auch die Feinstruktur der Silben, die im natürlichen Gesang einseitig amputierter Männchen zu beobachten ist (Abb. 2), kann für das Erkennen keine Bedeutung haben. Das Pulsmuster allein kann keine Antwort auslösen, denn eine Silbe in der Größenordnung eines Pulses wird nicht beantwortet. Die Abstände zwischen den Pulsen dürfen einen Maximalwert nicht überschreiten, wenn die für das Erkennen wichtige Silbe noch als zusammenhängend wahrgenommen werden soll (Abb. 19).

Die wesentliche Information tragen also die Parameter Silben- und Pausendauer. Attrappen aus getastetem weißem Rauschen (mit dem optimal wirksamen Silben-Pausen-Muster) erreichten etwa die Wirksamkeit des natürlichen Männchengesanges. (Ein quantitativer Vergleich war allerdings noch nicht möglich, da ich die Lautstärke nicht absolut messen konnte.) Überoptimale Attrappen scheinen, soweit sich das bisher sagen läßt, nicht möglich zu sein, wenn man von einer denkbaren Erhöhung der Wirksamkeit durch größere Lautstärke absieht. Längere Versdauer und Wiederholung der Verse häufiger als dreimal haben nur geringfügige Wirkung (Abb. 18, 11).

Aller Wahrscheinlichkeit nach werden sowohl Silben- als auch Pausendauer unabhängig voneinander auf irgendeine Weise zentralnervös repräsentiert und von dem neuronalen Filtermechanismus, der das „Lautschema“ verwirklicht, verrechnet. Das Verhältnis von Silben- zu Pausendauer ist ohne Zweifel dabei von besonderer Wichtigkeit. Zwei Ergebnisse sprechen aber dagegen, daß *nur* das Verhältnis berücksichtigt wird: 1. Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur ändert das gesamte Lautschema in komplizierter Weise. 2. Attrappen mit gleichem Verhältnis von Silben- zu Pausendauer werden abhängig von den Absolutwerten unterschiedlich gut beantwortet (Abb. 16).

2. Vergleich von Lautschema und Gesang

Viele Arten der Acrididae sind mit einem im Prinzip gleichartigen lauterzeugenden Apparat ausgestattet. Die Verschiedenheit ihrer Gesänge beruht auf einem zentralnervös programmierten Erregungsmuster (Huber, 1964, 1967; Elsner, 1968; Elsner und Huber, 1969). Dieses neuromuskuläre Erregungsmuster wird durch die Bewegung der Singbeine entlang der Schrillader in ein Lautmuster übersetzt. Entspricht das vom Männchen erzeugte Gesangsmuster dem Lautschema des Weibchens?

Auch im Männchengesang ist das wesentliche Charakteristikum das mit hoher Konstanz eingehaltene Silben-Muster. Die Pulsstruktur ist wahrscheinlich notwendig, um mit dem neuromuskulären Apparat einer *Chorthippus*-Art derart lange Silben aufbauen zu können. Die geringe Phasenverschiebung der beiden lauterzeugenden Beine ist ein einfacher Weg, die durch die Bewegungsweise bedingten Pausen zwischen den Pulsen zu verwischen. Die Pausen sind aber gerade noch kurz genug, um die Wirksamkeit des Gesanges einbeiniger Männchen zu erhalten. Daß andererseits die Versparameter (Versdauer, Versabstand, Verszahl) für das Erkennen keine besondere Wichtigkeit haben, zeigt sich schon in ihrer geographischen und individuellen Variabilität. Eine Mindestdauer des Verses könnte freilich bei der Abgrenzung gegenüber *Ch. brunneus* eine Rolle spielen.

Zwei Besonderheiten des Gesanges sind in ihrer Bedeutung noch unklar. 1. Es ist nicht ganz einzusehen, warum die Silben nicht alle die gleiche Dauer haben, sondern aus 4, 6 und 8 (selten auch mehr) Pulsen aufgebaut sind. — Es wäre denkbar, daß es vorteilhaft für ein Männchen ist, mit seinem Gesang die etwas variablen Lautschemata verschiedener Weibchen zu „durchfahren“. 2. Noch merkwürdiger ist der Befund Elsners. Wie bereits bei der Besprechung des Gesanges erwähnt, fand Elsner (in Vorbereitung), daß beim intakten Männchen nur ein Bein das klare Silben-Pausen-Muster erzeugt, während das andere Bein den letzten Puls jeder Silbe geräuschhaft über die gesamte Silbepause ausdehnt. Damit bleibt das Silben-Pausen-Muster zwar erhalten (und ist auf den Oszillogrammen und Sonagrammen deutlich erkennbar), aber der Lautstärkenunterschied (in dB) zwischen Silbe und Pause ist auf höchstens die Hälfte herabgesetzt. Offensichtlich reicht diese geringere Pegeldifferenz zum Erkennen des Musters aus. Man könnte sich vorstellen, daß das Muster auf neuronaler Ebene wieder verschärft wird. Dennoch bleibt bisher unverständlich, wieso das klare — und, wie man meinen sollte, besonders wirksame — Muster wieder etwas verwischt wird.

Wie gut stimmt nun das Lautschema mit dem *Silben-Pausen-Muster* im Männchen-Gesang überein?

Abb. 21 soll eine Übersicht bieten, um diese Frage zu diskutieren. Die durchbrochene Linie umgrenzt etwa den Bereich von Silben-Pausen-Kombinationen, die Weibchen K 11 mindestens halb so stark wie das maximal wirksame Muster beantwortete. (Diese Linie wurde aus den Daten der Abb. 17 grob interpoliert.) Innerhalb dieser Fläche liegen die Lautmuster, die ein Männchen bei derselben Temperatur von 35° C singt, bei der auch das Lautschema gewonnen wurde. (Bei dieser Temperatur sind bei den meisten Männchen 4-pulsige Silben selten; die mittleren Dauern von 6- und 8-pulsigen Silben und die dazugehörigen Pausen sind in Abb. 21 eingetragen.) Insofern besteht zwischen Gesang und Lautschema also eine gute Übereinstimmung. Das Lautschema ist aber weiter: Es umfaßt auch Gesangsmuster, die von Männchen bei anderen Temperaturen gesungen würden. Die Gerade der Abb. 15, die die maximal beantworteten Silben-Pausen-Kombinationen enthält, fällt nämlich annähernd mit der Geraden zusammen, die die Mittelwerte aller 8-pulsigen Silben bei verschiedenen Temperaturen verbindet. [Genauer liegt diese Gerade zwischen den Geraden für 6- und 8-pulsige Silben. Einige hier sonst nicht erwähnte Meßdaten sprechen dafür, daß manche Weibchen bevorzugt auf 4- und 6-pulsige Silben ansprechen, die Reaktionsmaxima also bei etwas kürzeren Silben (bzw. längeren Pausen) liegen.] Betrachtet man den Temperaturbereich, für den die 6- und 8-pulsigen Silben in den gebrochen umgrenzten Bereich fallen, so zeigt sich, daß

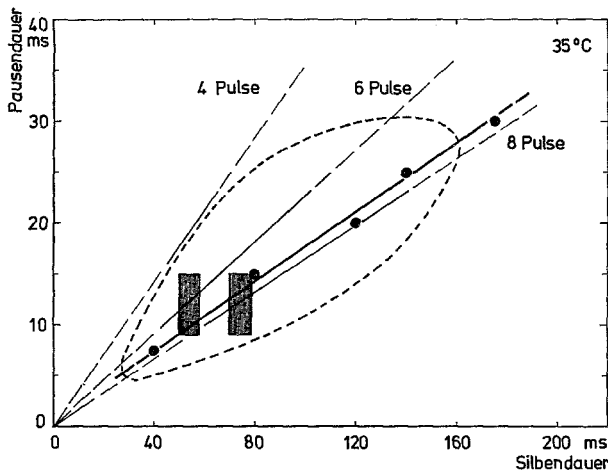


Abb. 21. Lautschema des Weibchens und Gesangsmuster des Männchens von *Ch. biguttulus*. ● Reaktionsmaxima von Antwortkurven, bei denen die Silbendauer vorgegeben war und die Pausendauer variiert wurde (s. Abb. 15). Die unterbrochene Linie umgrenzt den Bereich von Silben-Pausen-Kombinationen, die mindestens halb so stark beantwortet wurden wie das maximal beantwortete Muster. Sie wurde aus Abb. 17 grob interpoliert. Rechtecke: Variationsbreite des Gesangsmusters der Männchen bei der gleichen Temperatur von 35°C, bei der auch das Lautschema gewonnen wurde (s. Abb. 6 und 7); Breite und Höhe der Rechtecke geben die Streuungen an. Die 3 Geraden durch den Ursprung kennzeichnen die mittleren Silben-Pausen-Verhältnisse der Männchengesänge (Temperaturbereich von 24–38°C: durchgezogener Teil der Geraden). Entsprechend den drei möglichen Silbentypen aus 4, 6 oder 8 Pulsen ergeben sich 3 Geraden mit unterschiedlichen Steigungen (s. Abb. 8)

dieser mit annähernd 20–40° C alle normalerweise vorkommenden Gesänge enthält.

Ein Weibchen „versteht“ bei einer bestimmten Temperatur also auch Gesänge bei anderen Temperaturen. Das zeigt auch folgende Beobachtung: Gelegentlich gab ich, um die Reaktionsbereitschaft eines Weibchens zu prüfen, eines der Männchen, die bei etwa 20° C gehalten wurden, in den wärmeren Testkasten. Das Männchen begann meist, noch bevor es sich aufgewärmt haben konnte, sofort zu singen, und in vielen Fällen antwortete das Weibchen darauf. (Allerdings habe ich nicht geprüft, ob der Gesang gleichtemperierter Männchen wirksamer gewesen wäre.)

An sich wäre es also für das Erkennen des art eigenen Gesanges nicht notwendig, daß das Lautschema des Weibchens von *Ch. biguttulus* sich temperaturabhängig ändert. Bei anderen Arten ist dies unumgänglich, da andernfalls Fehler bei der Arterkennung auftreten würden: Bei den von Walker (1957) untersuchten nordamerikanischen *Oecanthus*-Arten

ändert sich das Lautschema ebenso in Abhängigkeit von der Temperatur wie der Gesang der Männchen: Weibchen von *Oecanthus nigricornis* bei 21° C hielten Männchen von *O. argentinus*, die bei 26,7° C sangen, und Männchen von *O. quadripunctatus*, die bei 32° C sangen, für artgleiche Partner, während die Weibchen von *O. quadripunctatus* den Gesang der eigenen Männchen nicht mehr erkannten, wenn die Temperatur der Männchen um 5° C von der eigenen abwich. — Dennoch stellte ich aber einen deutlichen Einfluß der Temperatur auf das Lautschema auch von *Ch. biguttulus* fest. Ein Absinken der Lufttemperatur um 11° C bewirkte eine Verschiebung der Reaktionsmaxima um etwa 10 ms nach längeren Pausen hin (Abb. 15). Diese temperaturabhängige Korrektur des Lautschemas kommt den temperaturbedingten Änderungen des Gesanges noch weiter entgegen und verschiebt das Reaktionsmaximum bei Abkühlung dem Gesang entsprechend zu längeren Silben-Pausen-Werten. Zwar wird auf diese Weise der Bereich maximaler Antworthäufigkeit dem Gesangsmuster noch besser angepaßt, doch deckt das Lautschema bei niedrigen Temperaturen nicht mehr so gut die in Gesängen höherer Temperatur vorkommenden Muster. Der Bereich der 8-pulsigen Silben gerät — zumindest bei dem genau untersuchten Weibchen K 11 — an den (in der Abbildung unteren) Rand des Lautschemas.

Wenn man bedenkt, daß sich die zentralnervösen Mechanismen, die für die Erzeugung und für das Verstehen der Lautmuster notwendig sind, aller Wahrscheinlichkeit nach unabhängig in einer Koevolution einander anpassen, so ist die Übereinstimmung von Lautschema und Gesang erstaunlich gut. Zumindest für die Temperaturen um 35° C (wie sie etwa in einer besonnten Wiese herrschen, siehe die Überlegungen bei Weih, 1951) gilt, daß das Lautschema des Weibchens auch die Silben-Pausen-Muster der Gesänge von Männchen, die sich bei abweichenden Temperaturen befinden, enthält. Dies kann sich die Art *Ch. biguttulus* „leisten“, denn trotz des so erweiterten Lautschemas bleibt der arteigene Gesang unverwechselbar — anders als bei den von Walker untersuchten *Oecanthus*-Arten.

3. Zur zentralnervösen Verarbeitung akustischer Information

Verhaltensuntersuchungen zum Lautschema von Orthopteren wurden seit Regen (1914) an Feldheuschrecken von Weih (1951), Haskell (1956, 1958, 1961) und Busnel mit seinen Mitarbeitern (zusammengefaßt in Dumortier, 1963b) durchgeführt, vor allem aber auch an Laubheuschrecken, wiederum von Busnel — siehe Dumortier (1963) — und von Bailey und Robinson (1971), ferner an Grillen (Walker, 1957).

Soweit als spezifischer, die Antwort bzw. Phonotaxie auslösender Parameter nicht die Anstiegssteilheit einer Attrappe („transient“) angesehen wird wie z. B. von Busnel und Loher (1961) bei *Ch. brunneus* und

bei Busnel (1956) bei *Ephippiger* — ein zur Arterkennung von vornherein ungeeigneter Parameter, da, wie bereits erwähnt, schnelle Intensitätswechsel in allen Heuschreckengesängen enthalten sind — wird in allen diesen Untersuchungen eine bestimmte Rate von Pulsen, Silben oder chirps als Informationsträger angesehen, an dem der Artgenosse erkannt wird.

So reagierten die Weibchen verschiedener *Oecanthus*-Arten (Walker, 1957) nur dann auf eine künstlich hergestellte Attrappe des Männchengesanges, wenn die Pulsrate dem Gesang gleichtemperierter Männchen der eigenen Art entsprach. Dabei spielte die Tonfrequenz (=Trägerfrequenz) der Lautattrappe keine Rolle. Damit zeigte Walker, daß bei Grillen die Tonfrequenz nicht als artspezifisches Erkennungsmerkmal ausgenutzt wird, sondern allein eine bestimmte Rate der Pulse (bzw. chirps bei *O. niveus*) ausgewertet wird. Zum gleichen Ergebnis kamen Bailey und Robinson (1971) in einer Untersuchung der artisolierenden Funktion des Gesanges verschiedener *Homorocoryphus*-Arten.

An sich lassen diese Arbeiten noch nicht den sicheren Schluß zu, daß allein die Rate vom Empfängersystem ausgewertet wird; denn gleichzeitig mit der Rate variierte in den Experimenten notwendigerweise auch der Abstand der Pulse (bzw. chirps oder syllables) untereinander und entweder die Pulsdauer oder das Verhältnis von Puls zu Pause. — Obwohl sich also das Mitwirken auch anderer Parameter nicht ganz ausschließen läßt, spricht viel dafür, daß bei *Oecanthus* und *Homorocoryphus* tatsächlich eine Rate ausgewertet wird. Interessanterweise fanden Bailey und Robinson z. B. ein zweites Maximum der Antworthäufigkeit bei der doppelten Reizrate.

Vor allem aber legen auch die Befunde von Stout und Huber (1972) an Weibchen von *Gryllus campestris* die Bedeutung einer bestimmten Reizrate nahe. Stout und Huber konnten von akustischen Neuronen der Halskonnektive nur dann eine nervöse Aktivität auf ein künstliches Reizmuster hin feststellen, wenn die vorgespielten chirps mit den Aktivitätsperioden eines gleichzeitig registrierten, zyklisch in der Atemfrequenz des Tieres aktiven Neurons zusammenfielen.

Bei Feldheuschrecken ist der lauter kennende Mechanismus sicherlich komplizierter. Bereits Weih (1951) hat gefunden, daß es für *Chorthippus brunneus* nicht nur eine optimal wirksame Versrate, sondern auch eine optimal wirksame Versdauer gibt. Aus dem relativ geringen Datenmaterial läßt sich leider nicht entnehmen, ob diese beiden Parameter absolute oder voneinander abhängige Optimalwerte haben.

Aus meinen Experimenten an *Ch. biguttulus* ist mit großer Wahrscheinlichkeit zu schließen, daß sowohl Silben- wie Pausendauer unabhängig voneinander gemessen und zentralnervös repräsentiert werden. Anschließend muß eine relativ komplizierte Verrechnung dieser beiden

Werte stattfinden. Selbstverständlich könnte statt einer der Dauern auch die Silben-Rate gemessen werden, doch ist dann ebenfalls eine anschließende Verrechnung mit einem zweiten Parameter in sicher nicht einfacher Weise notwendig. Einiges spricht dafür, daß insbesondere das Verhältnis eines die Silbendauer und eines die Pausendauer repräsentierenden Wertes (der möglicherweise in Abhängigkeit von der Temperatur verkürzt oder verlängert werden kann) von Bedeutung ist.

Elektrophysiologische Befunde haben sichergestellt, daß das zeitliche Intensitätsmuster eines Schallreizes in den zeitlichen Abmessungen der natürlichen Lautäußerungen in ein nervöses Erregungsmuster übersetzt wird, das teils über mehrere Neuronentypen die gesamte Information über die zeitlichen Parameter ins Zentralnervensystem leitet (Popov, 1965, 1967; Kalmring, 1971; Zaretsky, 1971; Kalmring, Rheinländer und Rehbein, 1972; Stout und Huber, 1972). Bereits auf thorakaler Ebene gibt es Neurone, die spezifisch auf einen Parameter des Musters ansprechen können, z.B. die von Popov und Kalmring, Rheinländer und Rehbein gefundenen D-Neurone bei *Locusta*, die lediglich den Einsatz eines Schallreizes unabhängig von dessen Dauer, Tonfrequenz und Intensität signalisieren und damit also Information über die Rate allein tragen.

In seiner gründlichen Analyse hat Adam (1969) im Oberschlundganglion von *Locusta migratoria* zahlreiche Neuronentypen auf ihre Filtereigenschaften bezüglich Intensitäts-, Frequenz- und Zeitparametern untersucht. Unter anderem fand er dabei auch Neurone, die auf eine bestimmte Kombination von Reizdauer, Reizrate und Intensität maximal ansprachen, insbesondere z.B. Repräsentanten für eine Tondauer von ca. 20 ms und andere für eine Reizrate von etwa 16—25 Reizen pro Sekunde. Die maximale Erregung dieser Neurone wurde bei den zeitlichen Werten erreicht, die in den natürlichen Lautäußerungen von *Locusta* enthalten sind. Leider spielt die akustische Kommunikation bei *Locusta migratoria*, wenn überhaupt, eine untergeordnete Rolle bei der Partnerwahl. Deshalb ist zu erwarten, daß sich im ZNS der *Chorthippus*-Arten in Hinblick auf ihre biologische Bedeutung vielleicht leichter interpretierbare Neuronentypen auffinden lassen werden.

Literatur

- Adam, L.-J.: Neurophysiologie des Hörens und Bioakustik einer Feldheuschrecke (*Locusta migratoria*). Z. vergl. Physiol. **63**, 227—289 (1969).
Adam, L.-J., Schwartzkopff, J.: Getrennte nervöse Repräsentation für verschiedene Tonbereiche im Proctocerebrum von *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **54**, 246—255 (1967).
Alexander, R. D.: Sound communication in Orthoptera and Cicadidae. In: Animal sound and communication, ed. Lanyon, W. E. and W. N. Tavalga. No 7. Washington D. C.: Am. Inst. Biol. Sci. Publ. 1960.

- Autrum, H.: Phasische und tonische Antworten vom Tympanalorgan von *Tettigonia viridissima*. *Acustica* **10**, 339—348 (1960).
- Bailey, W. J., Robinson, D.: Song as a possible isolating mechanism in the genus *Homorocoryphus* (Tettigoniidae, Orthoptera). *Anim. Behav.* **19**, 390—397 (1971).
- Broughton, W. B.: Method in bioacoustic terminology. In: *Acoustic behaviour of animals*, ed. R.-G. Busnel. Amsterdam: Elsevier Publ. Comp. 1963.
- Busnel, R.-G.: Etude de l'un des caractères physiques essentiels des signaux acoustiques réactogènes artificiels sur les Orthoptères et d'autres groupes d'Insectes. *Insectes Sociaux* **3**, 11—16 (1956).
- Busnel, R.-G., Dumortier, B., Busnel, M. C.: Recherches sur le comportement acoustique des Ephippigères. *Bull. Biol.* **3**, 221—286 (1956).
- Busnel, R.-G., Loher, W.: Déclenchement de phonoréponses chez *Chorthippus brunneus* (Thunberg) (Acridinae). *Acustica* **11**, 65—70 (1961).
- Dumortier, B.: The physical characteristics of sound emission in Arthropoda. In: *Acoustic behaviour of animals*, ed. R.-G. Busnel. Amsterdam: Elsevier Publ. Comp. 1963a.
- Dumortier, B.: Ethological and physical study of sound emissions in Arthropoda. In: *Acoustic behaviour of animals*, ed. R.-G. Busnel. Amsterdam: Elsevier Publ. Comp. 1963b.
- Elsner, N.: Die neuromuskulären Grundlagen des Werbeverhaltens der Roten Keulenheuschrecke *Gomphocerippus rufus* (L.). *Z. vergl. Physiol.* **60**, 308—350 (1968).
- Elsner, N.: Die Registrierung der Stridulationsbewegungen bei der Feldheuschrecke *Chorthippus mollis* mit Hilfe von Hallgeneratoren. *Z. vergl. Physiol.* **68**, 417—428 (1970).
- Elsner, N.: Neuroethology of sound production in grasshoppers (Orthoptera, Gomphocerinae). I. Stridulatory movements and song patterns. (In Vorbereitung.)
- Elsner, N., Huber, F.: Die Organisation des Werbeegesanges der Heuschrecke *Gomphocerippus rufus* L. in Abhängigkeit von zentralen und peripheren Bedingungen. *Z. vergl. Physiol.* **65**, 389—423 (1969).
- Faber, A.: Die Lautäußerungen der Orthopteren I. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **13**, 745—803 (1929).
- Faber, A.: Die Lautäußerungen der Orthopteren II. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **26**, 1—93 (1932).
- Faber, A.: Laut- und Gebärdensprache bei Insekten, Orthoptera I. Vergleichende Darstellung von Ausdrucksformen als Zeitgestalten und ihre Funktion. Stuttgart 1953.
- Faber, A.: Über den Aufbau von Gesangsformen in der Gattung *Chorthippus* FIEB. (Orthoptera). *Stutt. Beitr. Naturk.* **1**, 1—28 (1957).
- Haskell, P. T.: Hearing in certain Orthoptera. II. The nature of the responses of certain receptors to natural and imitation stridulation. *J. exp. Biol.* **33**, 767—776 (1956).
- Haskell, P. T.: Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. II. Stridulation of females and their behaviour with males. *Anim. Behav.* **6**, 27—42 (1958).
- Haskell, P. T.: *Insect sounds*. London: Witherby 1961.
- Heiligenberg, W.: The stimulation of territorial singing in house crickets (*Acheta domesticus*). *Z. vergl. Physiol.* **53**, 114—129 (1966).
- Heiligenberg, W.: The effect of stimulus chirps on a cricket's chirping (*Acheta domesticus*). *Z. vergl. Physiol.* **65**, 70—97 (1969).

- Huber, F.: The role of central nervous system in Orthoptera during co-ordination and control of stridulation. In: Acoustic behaviour of animals, ed. R.-G. Busnel. Amsterdam: Elsevier Publ. Comp. 1963.
- Huber, F.: Central control of movements and behaviour of invertebrates. In: Invertebrate nervous systems, p. 333—351, ed. C. A. G. Wiersma. Chicago: Univ. Press 1967.
- Jacobs, W.: Einige Beobachtungen über Lautäußerungen bei weiblichen Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol. **6**, 141—146 (1944).
- Jacobs, W.: Vergleichende Verhaltensforschung bei Feldheuschrecken. Verh. dtsch. zool. Ges. **42**, 257—262 (1948).
- Jacobs, W.: Über den Weibchengesang bei Feldheuschrecken. Verh. dtsch. zool. Ges. **43**, 238—244 (1949).
- Jacobs, W.: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol., Beiheft 1 (1953).
- Jacobs, W.: Über das Singen der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (L.) in verschiedenen Bereichen Mittel- und Westeuropas. Z. Tierpsychol. **20**, 446—460 (1963).
- Kalrmring, K.: Akustische Neuronen im Unterschlundganglion der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **72**, 95—110 (1971).
- Kalrmring, K., Rheinlaender, J., Rehbein, H.: Akustische Neuronen im Bauchmark der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Z. vergl. Physiol. **76**, 314—332 (1972).
- Kutsch, W.: Neuromuskuläre Aktivität bei verschiedenen Verhaltensweisen von drei Grillenarten. Z. vergl. Physiol. **63**, 335—378 (1969).
- Loher, W.: Untersuchungen über den Aufbau und die Entstehung der Gesänge einiger Feldheuschreckenarten und den Einfluß von Lautzeichen auf das akustische Verhalten. Z. vergl. Physiol. **39**, 313—356 (1957).
- Loher, W.: Die Kontrolle des Weibchengesanges von *Gomphocerus rufus* L. (Acridinae) durch die Corpora allata. Naturwissenschaften **49**, 406—409 (1962).
- Loher, W.: Die Steuerung sexueller Verhaltensweisen und der Oocytenentwicklung bei *Gomphocerus rufus* L. Z. vergl. Physiol. **53**, 277—316 (1966).
- Loher, W., Broughton, W. B.: Etudes sur le comportement acoustique de *Chorthippus bicolor* (Charp.) avec quelques notes comparatives sur des espèces voisines. Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, ed. R.-G. Busnel. Ann. Epiphyt. fasc. hors serie, 248—277 (1955).
- Loher, W., Huber, F.: Experimentelle Untersuchungen am Sexualverhalten des Weibchens der Heuschrecke *Gomphocerus rufus* L. (Acridinae). J. Insect. Physiol. **10**, 13—36 (1964).
- Michelsen, A.: Pitch discrimination in the locust ear: observations on single sense cells. J. Insect Physiol. **12**, 1119—1131 (1966).
- Michelsen, A.: The physiology of the locust ear I. Frequency sensitivity of single cells in the isolated ear. Z. vergl. Physiol. **71**, 49—62 (1971).
- Otto, D.: Untersuchungen zur zentralnervösen Kontrolle der Lauterzeugung von Grillen. Z. vergl. Physiol. **74**, 227—271 (1971).
- Perdeck, A. C.: The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunberg and *Ch. biguttulus* L.). Behaviour **12**, 1—75 (1957).
- Popov, A. V.: Elektrophysiologische Untersuchungen an peripheren Hörelementen in der Heuschrecke [Russisch]. Zh. evoljuc. biochim. fiziol. **1**, 239—250 (1965).
- Popov, A. V.: Aktivitätscharakteristiken zentraler Neurone im Gehörsystem der Heuschrecke [Russisch]. Mehanizmi slucha. Problem. fisiol. akust. **6**, 108—121 (1967).

- Regen, J.: Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Pflügers Arch. ges. Physiol. **155**, 193—200 (1914).
- Renner, M.: Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* Ocsk. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates. Z. Tierpsychol. **9**, 122—154 (1952).
- Stout, J. F., Huber, F.: Responses of central auditory neurones of female crickets (*Gryllus campestris* L.) to calling song of the male. Z. vergl. Physiol. **76**, 302—314 (1972).
- Walker, T. J., Specificity in the responses of female tree crickets (Orthoptera, Gryllidae, Oecanthinae) to calling songs of the males. Ann. entom. Soc. Amer. **50**, 626—636 (1957).
- Weih, A. S.: Untersuchungen über das Wechselsingen (Anaphonie) und über das angeborene Lautschema einiger Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol. **8**, 1—41 (1951).
- Yanagisawa, K., Hashimoto, T., Katsuki, Y.: Frequency discrimination in the central nerve cords of locusts. J. Insect. Physiol. **13**, 635—643 (1967).
- Zaretsky, M. D.: Patterned response to song in cricket central auditory neurone. Nature (Lond.) **229**, 195—196 (1971).

Dr. Dagmar v. Helversen
Biologisches Institut I (Zoologie) der Universität
D-7800 Freiburg
Katharinenstr. 20
Bundesrepublik Deutschland