

Einige Probleme der Verhaltensforschung bei Insekten, insbesondere Orthopteren

Von W. JACOBS, München¹

Die verhältnismässig junge Wissenschaft der Ethologie beschäftigt sich zwar nicht ausschliesslich, zunächst aber doch vor allem mit der Erforschung des angeborenen, im weiten Sinne instinktiven Verhaltens der Tiere. So ist es zu verstehen, dass das erste ethologische «Lehrbuch» vorwiegend eine «Instinktlehre» ist (TINBERGEN²). Es ist eigentlich verwunderlich, dass man bisher vor allem die Ethologie der Wirbeltiere, besonders der Fische und Vögel bearbeitet hat, bei denen auch andere Vermögen, zum Beispiel das Verwerten von Erfahrung, eine bedeutende Rolle spielen. Die Insekten dagegen, die man doch als «typische Instinkttiere» bezeichnen kann, standen merkwürdigerweise zunächst mehr am Rande, obwohl es natürlich eine Reihe älterer Arbeiten gibt, die auf die besonderen Fragestellungen der Verhaltensforschung hinführten. Es gibt freilich ausserordentlich viele Schriften über das «Instinktleben der Insekten». Aber man wird unter neu gewonnenen Gesichtspunkten viel Altbekanntes erneut untersuchen müssen. Das geschieht nunmehr in zunehmendem Ausmass. Einige Ergebnisse will ich hier in Kürze darstellen, zugleich aber auf die vielen sich aufdrängenden ungelösten Fragen hinweisen. Dass dabei die Orthopteren besonders berücksichtigt sind, hat seine Gründe. Viele von ihnen sind ausgezeichnete Musikanten; ihre Lieder regeln als lauthafte Ausdrucksbewegungen die Beziehungen zwischen den Artgenossen. Die Singbewegungen sprechen zugleich Auge und Ohr des Beobachters an; dies und ihre erstaunliche, die Arten kennzeichnende Vielfalt mag der Grund dafür sein, dass sich neuerdings mehr und mehr Forscher, angeregt vor allem durch die grundlegenden Studien von FABER³, gerade dieser Insektengruppe widmen. Die Hilfsmittel moderner Technik (Film, Tonband, Ultraschallforschung, Übertragung aus dem Akustischen ins Optische) fördern noch diese Neigung.

Im Leben der Orthopteren spielen die Laute und damit das Hörvermögen eine hervorragende Rolle; bei anderen Insekten treten andere Sinnesbereiche in den Vordergrund, bei Libellen und Tagfaltern etwa der Gesichtssinn, bei Nachtfaltern der Geruchssinn,

bei den Schaben der Tastsinn. Immer aber ist es notwendig, das Gesamtverhalten zu erfassen, nicht nur die jeweils hervorstechenden Äusserungen oder Sinnesleistungen. Es ist eine Hauptaufgabe der Verhaltensforschung, ererbte Bewegungsmuster, ihren art- oder gruppenspezifischen Charakter, die Bedingungen für ihr Auftreten (Innen- und Aussenfaktoren), schliesslich ihre Bedeutung im Leben der Artgenossen zu erforschen.

Wir wissen heute, dass *Instinktbewegungen für die Vertreter verschiedenster systematischer Kategorien mindestens so kennzeichnend sind wie Eigentümlichkeiten des Körperbaus*. In sehr verschiedener Weise freilich verteilen sich Gemeinsames und Unterscheidendes auf die verschiedenen systematischen Kategorien. Diese Dinge zu erarbeiten und taxonomisch und phylogenetisch zu werten, ist die Aufgabe insbesondere der «vergleichenden Verhaltensforschung». Die Insekten mit ihren zahlreichen Arten sind hier kaum zu erschöpfen. Immerhin: einige Gruppen sind im Gesamt- oder Teilverhalten verhältnismässig gut untersucht (einige Beispiele: Apterygoten, Machiliden⁴; Odonaten⁵; Grillen und Laubheuschrecken⁶; Feldheuschrecken⁷; Rhynchoten⁸; Käfer⁹; Honigbiene¹⁰; Trichopteren¹¹; Schmetterlinge¹²; Dipteren¹³).

⁴ H. STURM, Z. Tierpsych. 12, 337 (1955).

⁵ CHR. BUCHHOLTZ, Z. Tierpsych. 8, 273 (1951); 12, 364 (1955). – E. LOIBL, Diss. München 1955 (unveröffentlicht).

⁶ A. FABER, Mitt. staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, Nr. 287 (1953). – U. GERHARDT, Zool. Jahrb. Syst. 35, 415 (1913); 37, 1 (1914). – H. M. ZIPPELIUS, Z. Tierpsych. 6, 372 (1949).

⁷ A. FABER, Mitt. staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, Nr. 287 (1953). – W. JACOBS, Beiheft 1 zur Z. Tierpsych. (1953). – A. WEIH, Z. Tierpsych. 8, 1 (1951). – F. HUBER, Naturwissenschaften 43, 317 (1956).

⁸ F. OSSIANNILSSON, Opusc. entom. Suppl. 10 (1949). – H. PÖSSINGER, Diss. München 1948 (unveröffentlicht).

⁹ H. FÜRSCH, Staatsexamensarbeit, München 1951 (unveröffentlicht).

¹⁰ M. LINDAUER, Z. vgl. Phys. 38, 521 (1956).

¹¹ C. BRICKENSTEIN, Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. [N.F.] 1955, H. 69.

¹² H. HELD, Staatsexamensarbeit, München 1955 (unveröffentlicht). – D. MAGNUS, Z. Tierpsych. 7, 435 (1950). – B. PETERSEN und O. TENOW, Zool. Bidr. Uppsala 30, 169 (1954). – E. SÖLLNER, Staatsexamensarbeit, München 1951 (unveröffentlicht). – N. TINBERGEN, B. J. D. MEEUSE, L. K. BOEREMA und W. W. VAROSSIEAU, Z. Tierpsych. 5, 182 (1943).

¹³ M. BASTOCK und A. MANNING, Behaviour 8, 85 (1955). – H. J. HEINZ, Z. Tierpsych. 6, 330 (1949). – R. MILANI, Inst. Lomb. Sci. Lett. 84, 1 (1951). – H. SPIETH, Evolution 1, 17 (1947). – U. WEIDMANN, Rev. suisse Zool. 58, 502 (1951).

¹ Herrn Prof. K. v. FRISCH zum 70. Geburtstag gewidmet.

² N. TINBERGEN, *The Study of Instinct* (Oxford 1951).

³ A. FABER, Z. wiss. Ins. biol. 23, 209 (1928); Morph. Ökol. 13, 745 (1929); 26, 1 (1933); Z. wiss. Zool. 149, 1 (1938); Mitt. staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, Nr. 287 (1953).

Es ist verständlich, dass Verhaltensformen, die für die Beziehungen zwischen Artgenossen bedeutungslos sind, ganzen Gruppen von Arten, ja sogar *allen Mitgliedern höherer systematischer Kategorien gemeinsam* sind. Ein Beispiel hierfür sind Putzbewegungen. Fast alle einheimischen Feldheuschrecken putzen die vergleichsweise kurzen Fühler, indem sie den gesenkten Fühler zwischen Unterlage und dem daraufgesetzten gleichseitigen Vorderfuss durchziehen. Die langfühlerigen Laubheuschrecken und Grillen, übrigens auch die zu einer anderen Ordnung gehörenden Schaben, aber reinigen die langen Fühler, jeweils stets nur eine Seite, von der Basis zur Spitze hin mit den Maxillen. Hier ist die Beziehung zwischen Körperbau und dazu passender Bewegungskoordination sehr deutlich, bei manchen Gruppen zuweilen noch gekoppelt mit der Ausbildung von Spezialputzapparaten (zum Beispiel Fühlerputzscharten an den Vorderbeinen von Hymenopteren). Ähnliche Abstimmungen zwischen Körperbau und Bewegungskoordinationen gibt es etwa bei den Umdrehbewegungen von Käfern⁹. Ein hochgewölbter kurzbeiniger Coccinellide dreht sich auf ebener Unterlage anders um als ein schlanker langbeiniger Carabide; aber offenbar ist die Vielfalt der Methoden noch grösser als die Vielfalt der Gestalten (Abb. 1); eine genauere Untersuchung könnte reizvoll sein.

Den mehreren Arten, Gattungen usw. gemeinsamen Bewegungsformen stehen andere gegenüber, die *kennzeichnend sind für die Angehörigen niederer systematischer Kategorien*, insbesondere für die Art. Sie gehören genau so zum Bild der Art wie jedes andere Merkmal.

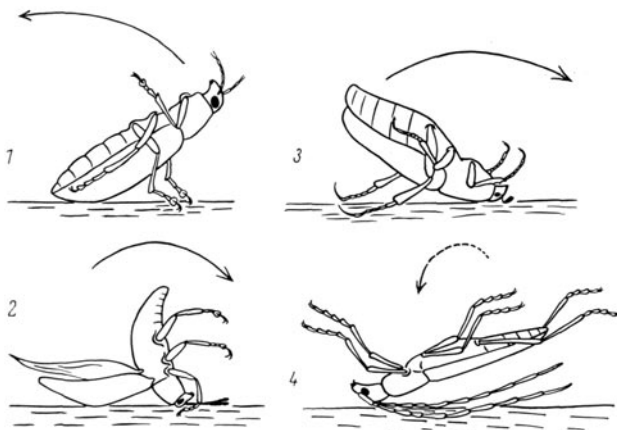


Abb. 1. Umdrehbewegungen bei verschiedenen Käfern. 1: *Sermylasma halensis* (Chrysomelidae), Rollen über Abdomenende. 2: *Plagioderma versicolor* (Chrysomelidae), Spreizen der Elytren, so auch bei Coccinelliden. 3: *Hoplia farinosa* (Scarabaeidae), Rollen über den Kopf. 4: *Cerambyx scopolii* (Cerambycidae), Herumwerfen nach der Seite mit Fühlerhilfe (nach FÜRSCH, 1951).

Es handelt sich vor allem um *Ausdrucksbewegungen*, die das Leben der Artgenossen untereinander regeln. Sie sind oft betont durch besondere Eigenarten des Körperbaus, deren Darbietung oder Betätigung sich an die verschiedensten Sinnesorgane des Partners wenden

kann (optische Signale, Düfte, Erschütterungen der Unterlage, Formen der Berührung, Lautäusserungen). Die Abwandlung solcher Bewegungsmuster (und dazu passender morphologischer Strukturen bzw. Stoffwechselvorgänge) ist für den Artbildungsprozess sicher oft von grosser Bedeutung gewesen. Eine hervorragende Rolle kommt hierbei den so reizvollen Paarungsspielen (Balz) zu; ihre Aufgabe besteht darin, gleich gestimmte Partner einer Art sicher zur Kopulation zu leiten; das artspezifische Gebaren aber soll physiologisch vielleicht mögliche Kreuzungen zwischen Angehörigen nahe verwandter Arten möglichst verhindern.



Abb. 2. *Lestes sponsa* (Fam. Lestidae). Das ♂ hat das ♀ mit den Zangen am Prothorax ergriffen (gesehen von schräg oben); die unteren Zangen liegen dem Kopf des ♀ hinten auf. Nach Entfernen der unteren Zangen nimmt auch ein kopulationsberechtigtes ♀ das ♂ nicht mehr an (nach LOIBL, 1955).

Die *Schranken zum Verhindern unerwünschter Kreuzungen* können an den verschiedensten Stellen eingebaut sein, zuweilen dort, wo wir sie gar nicht erwarten würden. Die einheimischen Vertreter der Lestiden (Odonata, Zygopteren) sehen sich alle recht ähnlich (Libellen sind Augentiere), fliegen auch zum Teil gleichzeitig am gleichen Ort, zeigen alle das gleiche Balzverhalten; und doch kommt es praktisch kaum zu Falschkopulationen, obwohl die sehr aktiven Männchen ihre Versuche durchaus nicht auf Artgenossen beschränken; sie versuchen auch bei Vertretern anderer Gattungen oder sogar Familien die Zangen einzusetzen. Die Wahl liegt hier bei den Weibchen, die jeden nicht artgemässen Partner abwehren und offenbar am Zugriff der artspezifisch gestalteten Männchenzangen spüren (taktile), ob es sich um den richtigen Partner handelt (Abb. 2). Entfernt man dem Männchen die unteren Genitalzangen, so wird es vom zugehörigen, nachweislich kopulationswilligen Weibchen nicht mehr anerkannt¹⁴. Ein anderes Beispiel: für den Anflug des

¹⁴ E. LOIBL, Diss. München 1955 (unveröffentlicht).

brünstigen Samtfalter-Männchens (*Eumenis = Hipparchia semele*) ist das recht auffallende Flügelmuster des Weibchens, an dem wir die Art erkennen, ohne jede Bedeutung¹⁵. Das schliesst nicht aus, dass es nicht für eine andere Reaktion eines Artgenossen wichtig sein könnte. Beim Kaisermantel (*Argynnis paphia*) aber ist der Hell-Dunkel-Wechsel des fliegenden Weibchens ein wesentlicher Auslöser für den Anflug des balzenden Männchens¹⁶. Bekannt ist auch, dass gewisse Augenmuster auf den Flügeln mancher Schmetterlinge (Tagpfauenauge, *Inachis io*; Abendpfauenauge, *Smerinthus ocellata*), bei Störung demonstrativ vorgezeigt, den Störenfried heftig zu erschrecken vermögen, also sehr wohl von hoher biologischer Bedeutung sind.

Die Zikaden¹⁷, besonders aber viele Orthopteren¹⁷ sind ein *Musterbeispiel für eine unerhörte Fülle artspezifischer*, meist (aber nicht immer) lauthafter *Ausdrucksbewegungen*, die, vom Artgenossen richtig «verstanden», eine hervorragende Rolle als «ethologische Schranken» spielen und somit – neben anderen Faktoren – wesentlich mithelfen, den Bestand der Art zu sichern. Von den vielen Problemen, die sich gerade bei den Orthopteren ergeben, greife ich hier einige heraus. Wir dürfen freilich nicht die so auffallende Singfähigkeit vieler Orthopteren isoliert betrachten; sie ist selbstverständlich stets nur im Rahmen des – weithin nicht lauthaften – Gesamtverhaltens voll zu begreifen.

Lauterzeugung setzt den Betrieb von Lautorganen und von passenden Bewegungen, die sie in Betrieb setzen, voraus; sie ist nur sinnvoll, wenn die Partner hören können und zugleich ein angeborenes «Verständnis» für den artspezifischen Gesang haben. Der Erfindungsreichtum der Natur im Konstruktiv-Morphologischen, mehr noch in der Ausgestaltung der Singbewegungen ist erstaunlich; jede Art verfügt in der Regel über eine Fülle von Lauten, die sich in Dauer, Stärke und Rhythmus unterscheiden. Neben den «klassischen» Lautorganen – an den Elytren bei Grillen und Laubheuschrecken, an Hinterschenkeln und Elytren bei Feldheuschrecken – sind heute zahlreiche andere Lautstrukturen¹⁸ und dazu passende Singbewegungen bekannt. Bei der grossen Artenzahl vor allem in wärmeren Ländern wird allein das Inventarisieren der Bewegungs- und Lautformen noch lange Zeit in Anspruch nehmen. Aber durchaus nicht alle Ausdrucksbewegungen wenden sich an das Hörvermögen des Artgenossen. Wenn manche Oedipodinen¹⁹ oder die Eichenschrecke *Meconema thalassinum*²⁰ als «Verständigungsmittel» die Hinterfüsse rhythmisch auf den Boden stossen, so wird wahrscheinlich der Er-

schütterungssinn des Partners erregt. Bei *Ephippiger bitterensis* CHOP. und *E. ephippiger* FIEB. wird, wie bei Grillen und anderen Laubheuschrecken, das Weibchen durch den Gesang des Männchens angelockt. Sobald aber das Weibchen die Pflanze, auf der der Sänger sitzt, erreicht hat, beginnt das Männchen mit einem rhythmischen Zittern des ganzen Körpers (bei *E. bitterensis* etwa 25/s, bei *E. ephippiger* etwa 21/s), auf die das Weibchen antwortet, so dass es zu einem «Zitterdialog» kommt²¹. Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass Schwingungen des Bodens, die durch die Singbewegungen selbst entstehen, über den Erschütterungssinn kommunikativen Wert haben²². Bei nicht wenigen, gut flugfähigen Oedipodinen sind die Hinterflügel recht auffallend gefärbt; es wird zu prüfen sein, ob ihr Darbieten in bestimmten Phasen der Balz die Bedeutung eines optischen Signals hat. Auch geruchliche Signale wird man unter Umständen beachten müssen²³.

Das *Auftreten geographischer Rassen* spielt bei der Entstehung der Arten sicher eine bedeutende Rolle. Viele Orthopterenarten haben ein sehr grosses Verbreitungsgebiet. Es ist gewiss der Mühe wert, zu prüfen, ob bei ihnen auch regionale Verschiedenheiten im Verhalten, insbesondere bei den Gesängen auftreten. Untersuchungen dieser Art sind freilich nicht ganz einfach; ein genauer Vergleich ist nur an Tonaufnahmen möglich, die unter vergleichbaren Bedingungen gewonnen wurden. Bei Vertretern der offenbar zur Aufsplitterung neigenden *biguttulus*-Gruppe der Gattung *Chorthippus* konnte ich²⁴ in den letzten Jahren Material aus verschiedenen Bereichen Mitteleuropas sammeln. Die Auswertung ist noch im Gange. Bemerkenswert ist zum Beispiel, dass in einem bestimmten Bereich der Dolomiten (bei Carbonin, zwischen Dobbiaco und Cortina) eine Population lebt, deren Vertreter dem deutschen *Ch. biguttulus* morphologisch sehr ähnlich sind, deren Gesang auch zweifelsohne *Biguttulus*-Charakter hat, in Klangfarbe und Liedaufbau (kürzere und meist auch mehr Verse in einem Lied) sich deutlich von heimischen Vertretern unterscheidet. Die taxonomische Stellung dieser Gruppe bedarf noch der Klärung.

Es liegt nahe, durch *Kreuzungen zwischen Rassen* oder, falls möglich, auch *Arten*, die sich in gewissen Elementen des Verhaltens (zum Beispiel Gesang) unterscheiden, den Erbgang von Verhaltensmerkmalen (zum Beispiel angeborenen Bewegungsmustern) zu untersuchen und so die dringend erwünschte *Beziehung zwischen Genetik und Verhaltensforschung* herzustellen. Dass sich Orthopterenarten mit verschiedenem Gesang miteinander kreuzen lassen, ist bekannt²⁵. Herr

¹⁵ N. TINBERGEN, B. J. D. MEEUSE, L. K. BOEREMA und W. W. VAROSSIEAU, Z. Tierpsych. 5, 182 (1943).

¹⁶ D. MAGNUS, Naturwissenschaften 40, 610 (1953).

¹⁷ F. OSSIANILSSON, Opusc. entom. Suppl. 10 (1949).

¹⁸ D. K. Mc E. KEVAN, Ann. Epiphyties [C], Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, 103 (Paris 1955).

¹⁹ A. FABER, Z. wiss. Zool. 149, 1 (1938).

²⁰ K. HARZ, Nachr.-Bl. bayer. Entomol. 4, 91 (1955).

²¹ R. G. BUSNEL, F. PASQUINELLI und B. DUMORTIER, Bull. Soc. zool. France 80, 18 (1955).

²² P. T. HASKELL, Nature 175, 639 (1955).

²³ M. J. NORRIS, Anti-Locust Bull. 18 (London 1954).

²⁴ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

²⁵ L. CHOPARD, La Biologie des Orthoptères (Paris 1938). – H. KLINGSTEDT, J. Genetics 37, 389 (1939).

A. C. PERDECK in Leiden (briefliche und mündliche Mitteilung) konnte die Arten *Chorthippus brunneus*, *Ch. biguttulus* und *Ch. mollis* miteinander kreuzen, erhielt fertile Hybriden, fand auch im Freien gelegentlich Bastarde *brunneus* \times *biguttulus*; ihr Gesang ist etwa intermediär zwischen den Eltern. Rückkreuzung mit einer Elternart ist möglich. Die statistische Auswertung dieser Versuche darf man wohl bald erwarten.

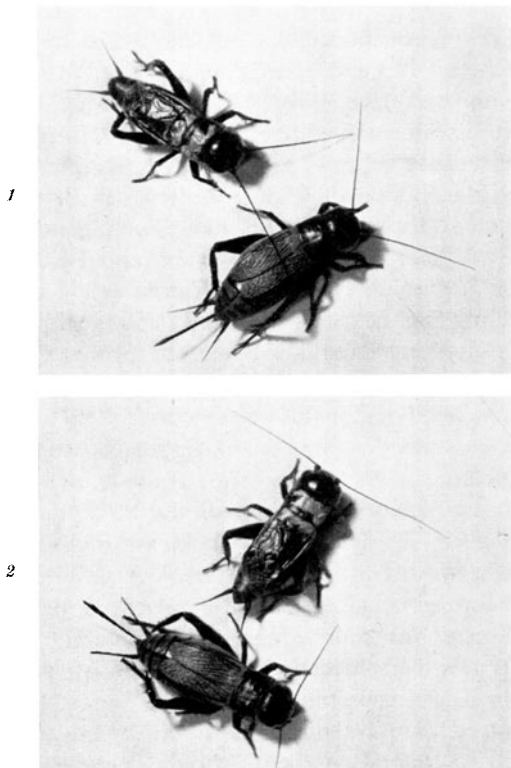


Abb. 3. Feldgrille, *Gryllus campestris*, 2 Phasen der Nachbalz nach der Kopulation. 1. Das Männchen «überzeugt sich» von dem Vorhandensein des Weibchens. 2. Das Männchen hat sich abgedreht; die Fühler sind in Ausgangsstellung zum «Zittern» (nach v. HÖRMANN).

COUSIN²⁶ hatte gezeigt, dass sich die Grillenarten *Gryllus bimaculatus* (= B) und *G. campestris* (= C) fruchtbar miteinander kreuzen lassen. In den Lautäusserungen gleichen sich beide Arten weitgehend. Es gibt aber doch gewisse Verhaltensunterschiede; einige von ihnen hat inzwischen v. HÖRMANN²⁷, ausgehend von einer Kreuzung $B \text{♀} \times C \text{♂}$ an einem beachtlichen statistisch bearbeiteten Nachkommenmaterial in der F_1 - und F_2 -Generation sowie an 3 verschiedenen Rückkreuzungen untersucht. Der Erbgang war nicht bei allen geprüften Merkmalen ganz eindeutig zu erfassen. Immerhin sprechen die Ergebnisse dafür, dass zum Beispiel hohe «Kampffreudigkeit» der männlichen C-Larven (die B-Larven sind nicht oder nur sehr

schwach zum Kämpfen geneigt, der Unterschied zwischen den Arten ist quantitativ gut fassbar) monofaktoriell vererbt wird. In diesem Fall ist ein ganzes Triebssystem erfasst, das sich in einer beträchtlichen Anzahl abgestufter Bewegungsformen äussert. Beim «Fühlerzittern des Männchens bei der Nachbalz» dagegen handelt es sich um eine einzelne Bewegungsform, die insbesondere C zukommt, bei B dagegen überhaupt nicht oder nur sehr schwach ausgeprägt ist. Die «Anstreichlaute des Männchens vor Balzbeginn», ein mehrmaliges lauthaftes Anheben der Elytren vor dem eigentlichen Balzgesang, dagegen ist bezeichnend für B, fehlt bei C ganz. Auch bei diesen beiden Merkmalen spricht die statistische Analyse für monofaktoriellen Erbgang (Abb. 3, 4).

Die Lieder der Grillen- und Heuschreckenmännchen sind Ausdruck einer spezifischen Stimmungslage des Sängers und zugleich Auslöser, Signale für den Artgenossen, der darauf, je nach Stimmung, so oder so reagiert. Eine Fülle wichtiger Probleme ist damit gegeben. Ich greife einige heraus; sie sind teils ganz allgemeiner Art, teils durch die spezifische Lauthaftigkeit des Ausdrucks bestimmt.

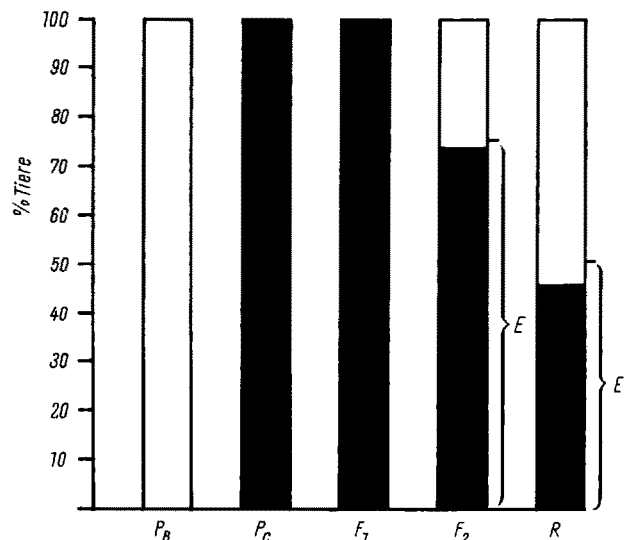


Abb. 4. Ausprägungshäufigkeit des Merkmals «Häufiges Fühlerzittern des Männchens bei der Nachbalz» bei *Gryllus bimaculatus* (B, $n = 25$), *Gr. campestris* (C, $n = 25$), F_1 (B \times C, $n = 25$), F_2 (BC \times BC, $n = 61$) und einer Rückkreuzung (R = B \times BC, $n = 50$) als Beispiel des Erbgangs eines Verhaltensmerkmals. E = Erwartung. Als untere Grenze hier die Zitterhäufigkeit 10 angenommen; die B-Männchen zittern fast nie (nach v. HÖRMANN).

Es ist nicht nur praktisch, sondern auch grundsätzlich wichtig, zwischen *spontanem* und *reaktivem Handeln* zu unterscheiden. Ein Heuschreckenmännchen kann «spontan» singen oder als Antwort auf einen Artgenossen. Die Bedingungen für das Auftreten des «Spontangesanges», der offenbar Ausdruck einer autonomen Tätigkeit des Zentralnervensystems (ZNS) ist, sind noch weitgehend unbekannt. Sowohl Aussenfaktoren (Licht, Temperatur, Strahlung, Feuchtigkeit)

²⁶ G. COUSIN, Mém. Acad. Sci. 64, 1 (1940).

²⁷ S. v. HÖRMANN, Naturwissenschaften 42, 470 (1955); Z. Tierpsych. (im Druck).

als auch Innenfaktoren (Alter, «Stimmung») sind im einzelnen zu untersuchen. Es ist sicher sehr schwer, zuweilen wohl auch unmöglich, die beiden Faktorenkomplexe sauber zu trennen; der eine (Aussenfaktoren) wird den anderen beeinflussen können. Untersuchungen insbesondere über die *Bedeutung der Aussenfaktoren* sind zur Zeit in München im Gange (Abb. 5). Sicher sind die Ansprüche der Arten zum Teil recht verschieden²⁸. Die meisten Heuschrecken sind Tagsänger, viele singen überhaupt nur, wenn die Sonne scheint. Aber manche Arten hört man auch oder sogar vorzugsweise abends oder gar nachts. Ebenso ist bekannt, dass der Gesangsrythmus der Tagsänger oft unmittelbar von der Sonnenstrahlung abhängt²⁹.

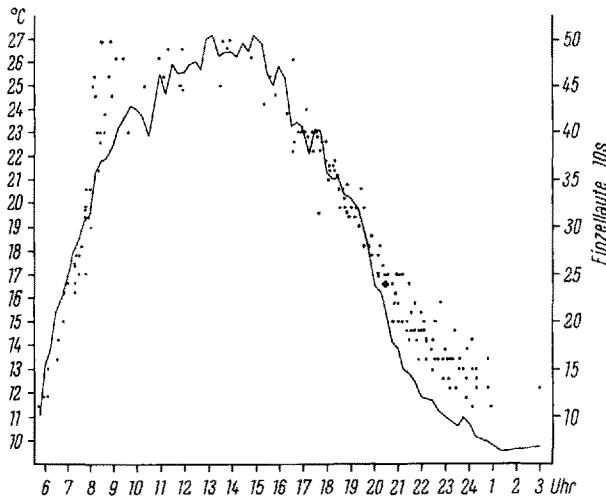


Abb. 5. *Gryllus campestris* ♂, Wirkung von Aussenfaktoren auf den Gesang; hier: Abhängigkeit der Zahl der Einzellaute in 10 s von der Temperatur; Beobachtungen während eines Tages an mehreren Männchen im Freien (nach LANGER, 1955).

Der «Spontangesang» hat zweifelsohne grosse Ähnlichkeit mit einer Leerlaufhandlung, aber er ist sinnvoll im Rahmen des Gesamtverhaltens (Signal insbesondere für das Weibchen). Die *Bedeutung von Innenfaktoren* für sein Auftreten ist im einzelnen zu untersuchen. Es scheint auch individuelle Verschiedenheiten zu geben (fleissige und faule Sänger). Sicherlich spielt das Alter eine gewisse Rolle. Grillen und Heuschreckenmännchen brauchen nach der letzten Häutung eine gewisse Reifungszeit, ehe sie zu singen beginnen. Die Gonaden sind hierbei nicht im Spiel; kastrierte Grillenmännchen singen normal (HUBER, mündliche Mitteilung). Der Einfluss der Hormondrüsen bedarf noch genauer Untersuchung. Dass indessen Hormondrüsen und Gonaden nicht ohne Einfluss auf das Verhalten von Insekten sind, ist erwiesen am Spinnverhalten von Schmetterlingsraupen³⁰ und am Paarungsverhalten

des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera*³¹. Bei Feldheuschrecken können auch schon die Larven mit den Hinterbeinen «singen», dann freilich stumm, da die Singapparatur noch unvollkommen ist; noch nicht voll ausgereift ist auch die Bewegungskoordination, die noch nicht die feste rhythmische Bindung wie beim Spontangesang der Imago erreicht³². Bei einigen Feldheuschrecken (zum Beispiel *Calliptamus*, *Podisma*³³) produzieren aber auch schon die Larven deutliche Laute mit den Mandibeln («Zähneknirschen»); ob und über welches Sinnesorgan sie für die Larven selbst kommunikativen Wert haben, muss wohl noch untersucht werden.

Zum weitaus grössten Teil handelt es sich bei den Auseinandersetzungen zwischen Artgenossen um *reaktives Verhalten*. Die Männchen der Heuschrecken antworten oft aufeinander mit Gesängen, die vom Spontangesang nicht zu unterscheiden sind: «Anaphonie»³⁴, «Respondieren»³⁵; das gleiche Lied kann also spontan oder reaktiv sein. Gerade das reaktive Verhalten aber ist von einer unerhörten Mannigfaltigkeit, die alle Klassifizierungsversuche («gewöhnlicher Gesang», «Rivalengesang» zwischen den Männchen, «Werbegesang» des Männchens vor dem Weibchen, «Zwiegesang» zwischen Männchen und Weibchen) sehr erschwert. Denn zwischen den typisch ausgeprägten, der jeweiligen Situation gemässen Liedern gibt es in der Regel zahllose Übergänge als Ausdruck verschiedener Stimmungslagen. Bei den genauer untersuchten Wirbeltieren weiss man sehr wohl, dass ein Tier oft nicht nur unter der Macht eines Einzeltriebes (Hunger, Furcht, Fortpflanzungstrieb) handelt, sondern dass die Bewegung oder Haltung, die wir im Augenblick sehen, nicht selten Ausdruck eines Konfliktes zwischen zwei oder mehr Trieben ist (zum Beispiel Angriff – Balz, Abwehr – Balz, Angriff – Abwehr). Bei den Insekten wird es nicht anders sein. Es wird grosser Anstrengungen bedürfen, um das jeweilige Handeln als Ergebnis solcher *Triebkonflikte* zu deuten. Hinzu kommt die häufige, aber in ihrem Wesen immer noch rätselhafte Neigung, triebfremde Bewegungselemente mehr oder weniger fest, «ritualisiert», in eine Handlungsfolge an Stellen einzubauen, wo man sie kaum vermuten würde. Wenn im Balzgesang des Männchens der Feldheuschrecke *Omocestus viridulus* an bestimmter Stelle sehr regelmässig ein lauthaftes Herausschleudern der Hinterschienen auftritt – es ist ursprünglich eine reine, und zwar stumme Abwehrbewegung –, so fordert das, da es in der Häufigkeit variiert, zu einer Analyse auf Triebkonflikte geradezu heraus.

Die *artspezifischen Lautäusserungen* werden vom Artgenossen richtig «verstanden», lösen bei ihm bestimmte

²⁸ E. T. NIELSEN, Ent. Medd. 20, 121 (1938).

²⁹ W. LANGER, Staatsexamensarbeit, München 1955 (unveröffentlicht).

³⁰ H. PIEPHO, Z. Tierpsych. 7, 424 (1950). – J. WIEDBRAUCK, Z. Tierpsych. 12, 176 (1955).

³¹ M. RENNER, Z. Tierpsych. 9, 122 (1952).

³² A. FABER, Mitt. staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, Nr. 287 (1953). – A. WEIH, Z. Tierpsych. 8, 1 (1951).

³³ A. FABER, Mitt. staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, Nr. 287 (1953).

³⁴ A. FABER, Z. Morph. Ökol. 13, 745 (1929); 26, 1 (1933).

³⁵ A. WEIH, Z. Tierpsych. 8, 1 (1951).

Reaktionen aus. Die Frage ist: Woran «erkennt» der Artgenosse den art- und situationsgemässen Gesang? Man fragt dabei nicht nur nach der Leistungsfähigkeit des Sinnesorgans, sondern auch nach der des ZNS. Die Frage ist auch für jede spezifisch ausgelöste Reaktion gesondert zu untersuchen. Das wird deutlich an einem Beispiel aus dem Bereich des Optischen: Für den Anflug des Samtfaltermännchens auf das Weibchen sind die Farben der Weibchenflügel weitgehend belanglos, aber nicht, weil das Männchen farbenblind ist; denn für die Nahrungssuche haben die Blütenfarben durchaus ihre Bedeutung¹⁵.

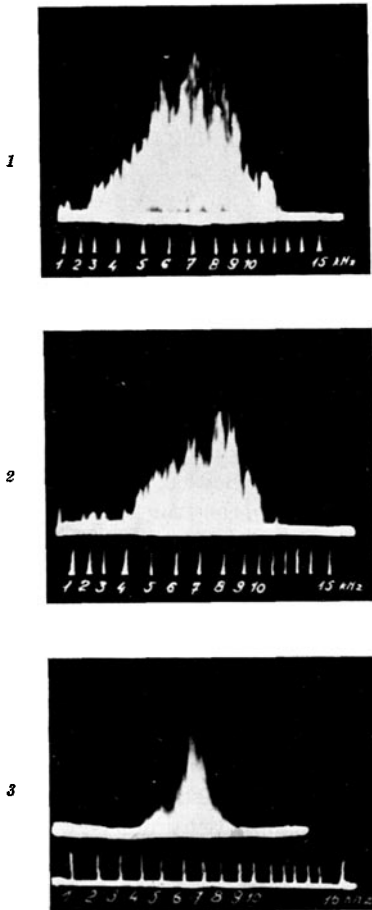


Abb. 6. Frequenzspektren von: 1. *Chorthippus brunneus* ♂, Spontangesang; 2. *Ch. biguttulus* ♂, ein Vers des Spontangesangs; 3. wie 2., jedoch einbeinig. Auch auf das Lied eines einbeinig singenden ♂ reagieren die Artgenossen (nach LOHER, 1957).

Bei der akustischen Reaktion von Feldheuschreckenmännchen aufeinander gibt es in der *Selektivität des Ansprechens* deutlich artliche Unterschiede. Für die Feldheuschrecke *Chorthippus parallelus* zum Beispiel ist das «Schema» für diese Reaktion relativ weit, für die verwandte Art *Ch. dorsatus* aber deutlich enger³⁵; weitere Beispiele für andere Arten bringt LOHER³⁶. Das

Männchen der Keulenhenschrecke *Gomphocerus rufus* spricht auf den Spontangesang seiner Geschlechts-genossen praktisch überhaupt nicht an, reagiert dagegen auf den immerhin sehr ähnlichen Gesang seines Weibchens ausserordentlich heftig. Im allgemeinen dominiert unter natürlichen Verhältnissen die Reaktion auf arteigenen Gesang. Es bleibt die Frage: welche Eigenschaft macht ihn für den Artgenossen kenntlich?

Der erste begrenzende Faktor ist natürlich die *Leistungsfähigkeit der Hörorgane*³⁷, zu denen man bei diesen Tieren für niedere Frequenzen auch die mit Haaren besetzten Cerci rechnen muss³⁸. Der zuweilen (zum Beispiel *Decticus verrucivorus*) weit in das Ultraschallgebiet reichende Hörbereich ist für eine Reihe von Arten bekannt und von Art zu Art verschieden; die beim Singen abgestrahlten Frequenzspektren decken sich im allgemeinen mit dem Hörbereich. Bei den Lauten handelt es sich meistens um «Geräusche» mit einer Vielzahl verschiedener Frequenzen (Abb. 6, vgl. zum Beispiel³⁹, dort weitere Literaturangaben). Schon dieser Geräuschcharakter der Laute macht es unwahrscheinlich, dass – zum mindesten bei den darauf genauer untersuchten Feldheuschrecken – das Frequenzmuster oder eine bestimmte Frequenz für die Reaktion des Artgenossen von Bedeutung ist. Es kommt hinzu, dass auch bei Lauten gleicher Bedeutung der Aufbau des Frequenzspektrums bei verschiedenen Individuen der gleichen Art, ja sogar beim gleichen Individuum in gewissen Grenzen variieren kann³⁶ (Abb. 6). Ausserdem ist bekannt, dass das Unterscheidungsvermögen von Frequenzen bei diesen Tieren sehr gering ist⁴⁰.

Man wird also nach anderen für das «Sichverstehen» wichtigen Eigenschaften der Laute suchen müssen. Ungemein auffallend sind immer wieder die in ihrer Vielfalt geradezu unerschöpflichen *Unterschiede im rhythmischen Aufbau der Lieder* von Art zu Art und auch bei der gleichen Art in den verschiedensten Gesangsformen (sehr deutlich in oszillographischen oder mit ähnlichen Methoden gewonnenen Aufnahmen, Abb. 7⁴¹). Er ist gekennzeichnet durch den plötzlichen Amplitudenwechsel. Wenn man bedenkt, dass die Tympanalorgane sehr empfindlich auf Intensitäts-

³⁷ H. AUTRUM, Z. vgl. Phys. 28, 326 (1940); Ann. Epiphyties [C], Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, 338 (Paris 1955). – R. J. PUMPHREY, Biol. Rev. 15, 107 (1940).

³⁸ R. J. PUMPHREY und A. F. RAWDON-SMITH, Proc. Roy. Soc., Lond. [B] 121, 18 (1936).

³⁹ M. C. BUSNEL, Ann. Epiphyties [C], Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, 175 (Paris 1955). – R. G. BUSNEL und W. LOHER, *ibid.*, 365. – W. LOHER und W. B. BROUGHTON, *ibid.*, 248. – W. LOHER, Z. vgl. Phys. 39, 313 (1957). – W. LOTTERMOSER, Akust. Beihefte, 66 (1952).

⁴⁰ H. AUTRUM, Ann. Epiphyties [C], Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, 338 (Paris 1955). – R. J. PUMPHREY und A. F. RAWDON-SMITH, Nature 143, 806 (1939).

⁴¹ W. B. BROUGHTON, Ann. Epiphyties [C], Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, 203 (Paris 1955). – M. C. BUSNEL, *ibid.*, 175. – W. LOHER und W. B. BROUGHTON, *ibid.*, 248. – W. LOHER, Z. vgl. Phys. 39, 313 (1957).

³⁶ W. LOHER, Z. vgl. Phys. 39, 313 (1957).

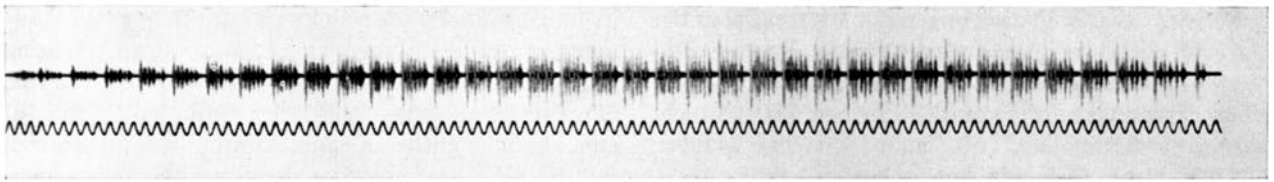


Abb. 7. *Chorth. biguttulus*, Oszillogramm eines Verses eines einbeinig singenden Männchens (vgl. Abb. 6, 3); der rhythmische Aufbau ist sehr deutlich. Zeitmarke = 50 Hz (nach LOHER, 1957).

unterschiede (Amplitudenmodulationen) ansprechen⁴², so gewinnen die Rhythmusunterschiede erhöhte Bedeutung. Wir verstehen jetzt eher, dass man auf Lautattrappen sehr verschiedener, zum Teil ganz unbiologischer Art⁴³, sogar mit reinen Tönen verschiedener Frequenz, Antworten der Versuchstiere auslösen kann, wofern sie nur auffallende Intensitätsunterschiede enthalten, am Anfang, am Ende oder in ihrem Verlauf⁴⁶. Die Gehörorgane einer Art werden alles durchlassen, was in ihrem Leistungsbereich liegt, auch sehr verschiedene Rhythmen, die ihnen auf einer sommerlichen Wiese nicht nur von anderen Arten, sondern sogar von Artgenossen zur Auswahl angeboten werden. Die begrenzende Instanz, die unter natürlichen Verhältnissen das Ansprechen auf den art- und situationsspezifischen Gesang garantiert, werden wir vielmehr «hinter» den Sinnesorganen, offenbar im ZNS zu suchen haben (AAM = angeborener auslösender Mechanismus). Seine reaktionsspezifischen Eigenschaften müssen von Fall zu Fall im Attrappenversuch festgestellt werden⁴³. Zugleich aber muss geklärt werden, ob nicht auch die spezifische Leistungsfähigkeit eines Sinnesorgans für die Spezifität einer Reaktion verantwortlich ist. Die Geruchssinnesorgane auf den Antennen des Seidenspinnermännchens (*Bombyx mori*) sprechen offenbar besonders stark auf den vom Weibchen abgegebenen Sexuallockstoff an⁴⁴. Für den Anflug des Kaisermantelmännchens (*Argynnis paphia*) auf das Weibchen ist ein Hell-Dunkel-Wechsel wichtig, dessen «Optimum» durch die Leistungsfähigkeit des Auges bestimmt ist⁴⁵.

Der Spontangesang des Männchens wirkt bei Grillen und Laubheuschrecken anlockend auf das Weibchen⁴⁶. Bei Feldheuschrecken löst er eine Antwort des paarungswilligen Weibchens aus; das Männchen geht dann zum antwortenden Weibchen hin⁴⁷. Die *Taxis-komponente* ist bei diesen Reaktionen deutlich genug; die Bedeutung der spezifischen Richtcharakteristik

der Tympanalorgane⁴⁸ im Gesamthandlungskomplex tritt klar hervor. Bei anderen Teilhandlungen können andere Sinnesorgane in die Orientierungshandlung eingespannt sein. Das Männchen der Keulenheuschrecke *Gomphocerus rufus* stellt sich zum Balzen in fast 90% der Fälle gerade oder schräg vor dem Weibchen auf (selten dahinter), aber nur dann, wenn das Weibchen noch seine Fühler hat. Seine eigenen Fühler braucht das Männchen für diese Einstellung nicht; sie ist offenbar rein optisch⁴⁹. Auch taktile Reize spielen in bestimmten Phasen des Handelns eine bedeutende richtende Rolle, sicherlich zum Beispiel bei der Kopulation.

Immer wieder zeigt sich bei verwickelten Bewegungsfolgen (zum Beispiel Balz), besonders auch, wenn es sich um das Zusammenspiel von Partnern handelt, dass es im ZNS offenbar übergeordnete Instanzen geben muss, die im Sinne einer hierarchischen Ordnung die Tätigkeit unterer Instanzen zu einer bezeichnenden (oft, aber nicht immer lauthaften) Raum-Zeit-Gestalt koordinieren. Das balzende Männchen von *Gomphocerus rufus* betätigt in bestimmter zeitlicher Folge nicht nur die Singbeine (letzte Instanz: 3. Thoraxganglion), sondern schwenkt auch die Antennen (Deutocerebrum), die Taster (Unterschlundganglion) und den ganzen Kopf (Unterschlundganglion und wahrscheinlich auch 1. Thoraxganglion); genau genommen ist der ganze Körper im Spiel. Die Notwendigkeit, die Leistungen des ZNS beim instinktiven Verhalten im einzelnen zu erforschen, kann nicht stark genug betont werden. Die wichtigen Untersuchungen von v. HOLST und HESS bei Wirbeltieren sind bekannt. Bei Insekten bleibt fast noch alles zu tun. Ausgehend von den schönen Untersuchungen von ROEDER⁵⁰ an *Mantis*, hat HUBER⁵¹ die Bedeutung des ZNS bei Instinkthandlungen der Feldgrille und der Keulenheuschrecke *Gomphocerus rufus* in Angriff genommen. Durch systematisches Isolieren (Durchschneiden der Konnektive) konnte die Bedeutung einzelner Ganglien oder Ganglienkomplexe für gewisse Teilhandlungen eines Ablaufes deutlich gemacht werden. Zwar ist beim Grillenmännchen das 2. Thoraxganglion die letzte nervöse

⁴² H. AUTRUM, Ann. Epiphyties [C], Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, 338 (Paris 1955). – R. J. PUMPHREY und A. F. RAWDON-SMITH, Proc. Roy. Soc., London [B] 121, 18 (1936).

⁴³ J. REGEN, Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 132, 81 (1923); 135, 329 (1926). – A. WEIH, Z. Tierpsych. 8, 1 (1951).

⁴⁴ D. SCHNEIDER und E. HECKER, Z. Naturforsch. 11b, 121 (1956).

⁴⁵ D. MAGNUS, Z. Tierpsych. 7, 435 (1950).

⁴⁶ J. REGEN, Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 132, 81 (1923); 135, 329 (1926). – M. DUIJM und T. VAN OYEN, De Levende Natuur 51, 81 (1948).

⁴⁷ W. JACOBS, Beiheft 1 zur Z. Tierpsych. (1953).

⁴⁸ H. AUTRUM, Ann. Epiphyties [C], Colloque sur l'acoustique des Orthoptères, 338 (Paris 1955).

⁴⁹ S. VAUPEL, Mitt.-Bl. bayer. Entomol. 5, 125 (1956).

⁵⁰ K. D. ROEDER, Biol. Bull. 69, 203 (1935).

⁵¹ F. HUBER, Z. Tierpsych. 12, 12 (1955); Naturwissenschaften 42, 566 (1955).

Instanz für die Singbewegungen der Elytren, aber das isolierte Ganglion ist allein nicht fähig, einen koordinierten Spontangesang zu induzieren, bedarf vielmehr einer Erregungszufuhr vom Gehirn her. Das ist nicht so selbstverständlich, wie man zunächst glauben möchte. Denn auch mit dem isolierten letzten Abdomenganglion kann das Grillenmännchen koordiniert gewisse Kopulationsbewegungen machen.

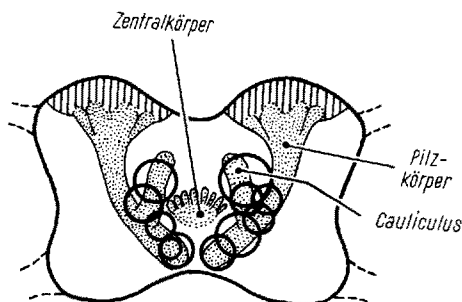


Abb. 8. *Gryllus campestris* ♂, Schnitt durch das Gehirn. Die Kreise geben die Einstichstellen an, durch die Kampfverhalten ausgelöst wurde. Einstiche ausserhalb des Pilzkörpers oder des Cauliculus blieben wirkungslos (nach HUBER, 1955).

Die überragende integrierende Bedeutung des Gehirns für die höchst verwickelten Balz- bzw. Kampfhandlungen des Grillenmännchens kann nicht bezweifelt werden. Es gelingt, durch Einstiche mit feinen Nadeln, auch ohne Anwesenheit eines Partners ganze Kampf- bzw. Balzfolgen zu provozieren, sofern der Bereich der Pilzkörper oder des Zentralkörpers getroffen ist (Abb. 8). Auch das Männchen von *G. rufus* verfügt über eine verwinkelte Balz; sie fällt nach Entfernen der beiden Pilzkörper vollständig aus, dem Männchen fehlt jedes Interesse für das Weibchen (ein Pilzkörper aber genügt, um die volle Reaktionsfähig-

keit zu erhalten). Die schon seit langem vermutete Bedeutung der Pilzkörper als Zentrum verwickelten instinktiven Verhaltens ist durch diese Befunde erhärtet. Die Einstiche in das Gehirn der Grille haben offenbar eine ähnliche enthemmende Wirkung wie im Normalfall der AAM, der von Signalreizen des Partners angesprochen ist. Es ist zu hoffen, dass die geplanten Versuche mit elektrischer Reizung eine feinere Analyse der sicher sehr verwickelten Vorgänge gestatten. Man könnte auch daran denken, solche Versuche zu kopeln mit der Anwendung gewisser direkt oder indirekt auf das Nervensystem einwirkender Substanzen. Die Feldheuschrecke *Chorthippus montanus* hat einen rhythmisch sehr einfachen Gesang; Injektion bestimmter Dosen von Pervitin und besonders Chinin (*Chin. hydrochl.*) vermag anscheinend die Silbenzahl pro Vers, das heisst die Impulsabgabe vom ZNS zeitweilig herabzusetzen⁵² (die Versuche werden fortgesetzt). Gerade die Insekten mit ihrem gutgegliederten ZNS könnten wohl (bei gleichzeitiger Berücksichtigung der hormonalen Regulationsmöglichkeiten) vortreffliche Objekte sein, vielleicht bessere als die Wirbeltiere, um dessen Bedeutung für die hierarchische Ordnung verwickelter Instinkthandlungen zu klären.

Summary

The insects, as animals of purely instinctive behaviour, are perfectly suited for studies in the sense of modern ethology. In a series of examples, especially on the singing orthoptera, several new findings are discussed. But many important problems still remain to be worked out; the insects should be very good objects for further successful studies.

⁵² W. AUMILLER, Staatsexamensarbeit, München 1956 (unveröffentlicht).

Brèves communications - Kurze Mitteilungen Brevi comunicazioni - Brief Reports

Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. — Für die kurzen Mitteilungen ist ausschliesslich der Autor verantwortlich. — Per le brevi comunicazioni è responsabile solo l'autore. — The editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

Ein unterer Grenzwert für das Alter des Universums

Vor einiger Zeit ist die relative Häufigkeit des ⁸⁷Sr in drei Steinmeteoriten: Forest City (FC), Pasamonte (Pa 0 und Pa 1) und Bustee (Bu) gemessen worden¹. Die massenspektrometrische Isotopenverdünnungsmethode

erlaubte, die aus 1–2 g Material rein isolierten Sr- und Rb-Fraktionen² quantitativ zu bestimmen, wodurch das ⁸⁶Sr/⁸⁷Rb-Verhältnis (der chemische Faktor) erhalten wurde. Wie die Tabelle zeigt, sind die ⁸⁶Sr/⁸⁷Rb-Verhältnisse beim Achondriten Pa (Pa 0 und Pa 1 sind zwei unterscheidbare Silikatfraktionen) so gross, dass sie in 4,5·10⁹ a um weniger als 0,2%, also weit innerhalb der Fehlergrenzen der Messung, zugenommen haben. Es

¹ E. SCHUMACHER, Z. Naturf. 11a, 206 (1956).

² E. SCHUMACHER, Helv. chim. Acta 39, 531 (1956).