

Zur Oekologie der Laubheuschrecken.

Von

Erik Tetens Nielsen.

(Aus dem insektenbiologischen Laboratorium „Pilehuset“,
Frederiksværk)

Inhalt:

	Seite
Einleitung.....	121
1. Allgemeines über die Lebensgewohnheiten der untersuchten Laubheuschrecken	123
2. Ueber den Gesang der drei untersuchten Laubheuschrecken	136
3. Einfluss äusserer Faktoren auf verschiedene Lebensvorgänge der Laubheuschrecken	139
a) Temperaturpräferendum	139
b) Respirationsfrequenz.....	144
c) Stoffwechsel.....	146
4. Die Aktivität	148
5. Der Gesang	154
6. Oekologie der drei Laubheuschrecken	159

Einleitung.

Von den Heuschrecken, die in der Nähe meines Laboratoriums vorkommen, nimmt die grosse grüne Laubheuschrecke, *Tettigonia (Locusta) viridissima* L. eine Sonderstellung ein.

Sie ist nicht allein das grösste dänische Insekt, sondern auch eins der schönsten; und ihr nächtlicher Gesang, der im Spätsommer einsetzt, wenn die Vögel aufgehört haben, hat mich schon seit Jahren interessiert und in mir den Wunsch wachgerufen, genauere Bekanntschaft mit diesem grossen Sänger zu machen.

Es ist bekannt, dass die Wanderheuschrecken ihre Aktivität mit der Tagestemperatur verändern (Boden-

heimer 1929). Im Laufe des Vormittags, wenn es wärmer wird, nimmt die Bewegungsfähigkeit der Tiere zu; wenn eine bestimmte Temperatur erreicht ist, beginnen die Tiere zu fliegen. Sie haben also einen von der Temperatur direkt induzierten Aktivitätsrhythmus.

Auch *Tett. viridissima* zeigt eine solche Aktivität im vierundzwanzigstündigen Rhythmus, indem der Gesang nur von nachmittags bis früh morgens beobachtet wird und die grösste Aktivität in der Zeit von Sonnenuntergang bis Mitternacht festzustellen ist. Selbstverständlich kann hier nicht von einer positiven Korrelation zwischen Temperatur und Aktivität die Rede sein; ich habe deshalb das Problem der *viridissima* als Sonderfall eines viel umfassenderen Problems aufgefasst: welche Faktoren stimulieren die Aktivität der während der Nacht lebenden Kaltblüter, die ja nach den üblichen Theorien über Kälte mehr oder weniger unbeweglich übernachten müssten? Ist diese Aktivität gerade unabhängig von äusseren Faktoren und nur von einem inneren Rhythmus bestimmt? (S. auch Park u. Mitarbeiter 1931—35).

Die Laubheuschrecken schienen mir ein besonders günstiges Objekt um einen Beitrag zur Lösung dieses Problems zu geben. Denn ausser *viridissima* kommt in meinem Versuchsgebiet *Decticus verrucivorus* L., der Warzenbeisser, vor, der mit *viridissima* ziemlich eng verwandt ist, sich in seiner Aktivität aber völlig wie die Feldheuschrecken benimmt: er singt am Vormittag bis zum Nachmittag, aber nur an heissen, sonnigen Tagen.

Während der Untersuchung wurde ich von Dr. Esben-Petersen, Silkeborg, in liebenswürdigster Weise darauf aufmerksam gemacht, dass in der letzten Zeit auch *Tett. cantans* Fuessly hier in Dänemark gefunden worden sei. Durch die freundliche Hilfe von Fräulein Metha Petersen, die dieser Art ein eingehendes Studium gewidmet hat, wurde es mir ermöglicht, auch diese Art zu untersuchen. Ich bin Fräulein Petersen für diese

grosse Hilfe herzlichst zu Dank verpflichtet. Auch Fräulein Jytte Sauer, die mir bei diesen Untersuchungen auf mannigfaltige Weise geholfen hat, möchte ich an dieser Stelle danken.

1. Allgemeines über die Lebensgewohnheiten der untersuchten Laubheuschrecken.

Trotzdem diese drei Arten häufig in grossen Mengen auftreten und dem Laien recht gut bekannt sind, haben wir nur eine sehr beschränkte Kenntnis ihrer Biologie. Weil die meisten Angaben in der Literatur nur ganz zufällige Beobachtungen enthalten, finde ich es am zweckdienlichsten, dieser Beschreibung mein eigenes Wissen zu Grunde zu legen, die ich nur dann durch Zitate belege, wenn meine Beobachtungen schon früher gemacht worden sind.

a) *Decticus verrucivorus* L.

Der Warzenbeisser hat von diesen drei Arten die grösste Verbreitung in Dänemark; er kommt wohl überall vor, wird an vielen Orten aber nur verhältnismässig selten angetroffen. Ueber seine Entwicklung haben wir nur spärliche Angaben. Die Eier werden im August in die Erde gelegt. Um die Zahl der Eier bei jeder Eiablage zu konstatieren, wurde ein begattetes Weibchen in eine Glasschale mit Deckel gebracht; der Boden der Schale war mit einer ein paar Zentimeter dicken Schicht feinen Sandes bedeckt. Der Sand wurde dann durch ein Sieb geschüttelt, wobei die Eier zurückblieben.

Das Tier war am 2. 8. 36 gefangen worden. Am 5. 8. 36 war noch kein Ei abgelegt. Am 6. 8. 36 wurde die Eiablage um 17 und um 21 Uhr beobachtet. Als dann der Sand am 8. 8. 36 wieder gesiebt wurde, waren 7 Eier abgelegt worden. Am 13. 8. 36 wurden 10 Eier abgelegt, am 15. 8. neunzehn und am 17. 8. zwei Eier. Am 18. 8. 36 war das Tier tot, nachdem es im ganzen 38 Eier ab-

gelegt hatte, die ersten frühestens 5 Tage nach der Begattung. Die Larven kriechen im Mai aus und man findet sie dann gelegentlich mit *T. viridissima* in kleinen Grup-

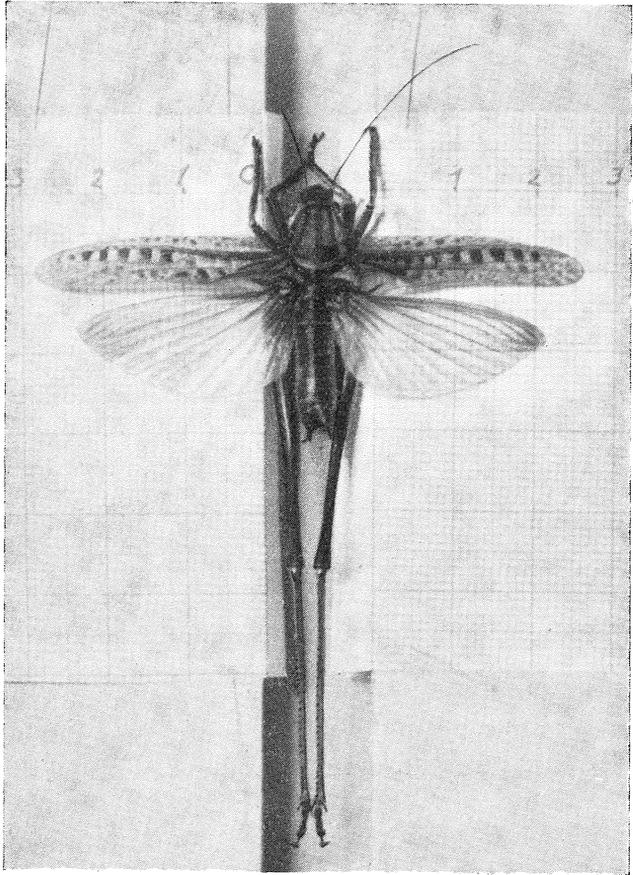


Abb. 1. *Decticus verrucivorus* L.

pen vereint im dünnen Gras, Heidekraut usw. verstreut.

Der erwachsene *Decticus* findet sich von Ende Juli bis Ende September an denselben Orten wie die Larven. Verschiedene Forscher geben auch feuchtere Aufent-

haltsorte an, meine Erfahrungen indessen bestätigen dieses nicht.

Der Warzenbeisser ist ein ziemlich träges Tier, das mit langsamen Bewegungen umherkriecht oder mit ungeschickten Sprüngen entflieht; die Sprünge ähneln eher denen von Fröschen als denen von Heuschrecken. Die Flügel werden nie zu anderem benutzt als zum Hervorbringen von Tönen; sein Gesang wird weiter unten genauer behandelt.

Wovon die Tiere leben, weiss ich nicht; ich habe die Tiere niemals in der Natur beim Fressen beobachtet; in der Gefangenschaft verzehren sie allerlei Insekten, die ihnen vorgesetzt werden. Sie beißen eifrig in alles, was sich bewegt, auch in den Finger, wenn man sie anfasst; daher stammt wohl der Aberglaube, der ihnen den Namen verschafft hat.

Es ist mir auch nicht gelungen, die Copulation zu beobachten. Die Tiere sind überhaupt trotz ihrer beträchtlichen Grösse nicht leicht zu entdecken. Ihre fleckige Farbe und ihre ruhigen Bewegungen lassen sie nur sehr schwer finden, auch dann, wenn man ihren Standort durch das Zirpen ermittelt hat. Solange das Tier singt, sitzt es frei auf den Pflanzen; wenn man sich ihm auf etwa 10 m Entfernung nähert, schweigt es plötzlich, indem es sich ein bisschen duckt, und bleibt ganz unbeweglich sitzen. Ehe man dieses Manöver des Warzenbeissers entdeckt hat, muss man warten, bis es wieder anfängt zu zirpen. Bekanntlich zirpen nur die Männchen und es ist ein reiner Glücksfall, ein Weibchen zu finden.

b) *Tettigonia (Locusta) viridissima* L.

Es ist nicht mit Sicherheit festgestellt worden, wie und wo *Tett. viridissima* in Dänemark verbreitet ist, auf Fünen und Seeland ist sie häufig, auch im östlichen Jütland (Djursland) kommt sie vor, fehlt aber scheinbar in Mittel- und Westjütland.

Ueber die Entwicklung ist unser Wissen ebenso spärlich wie bei *Decticus*. Die Eiablage zweier Weibchen von *Tett. viridissima* wurde auf dieselbe Weise untersucht, wie oben beschrieben. Das eine wurde am 7. 8. 1936 begattet und begann die Eiablage erst am 14. 8.;

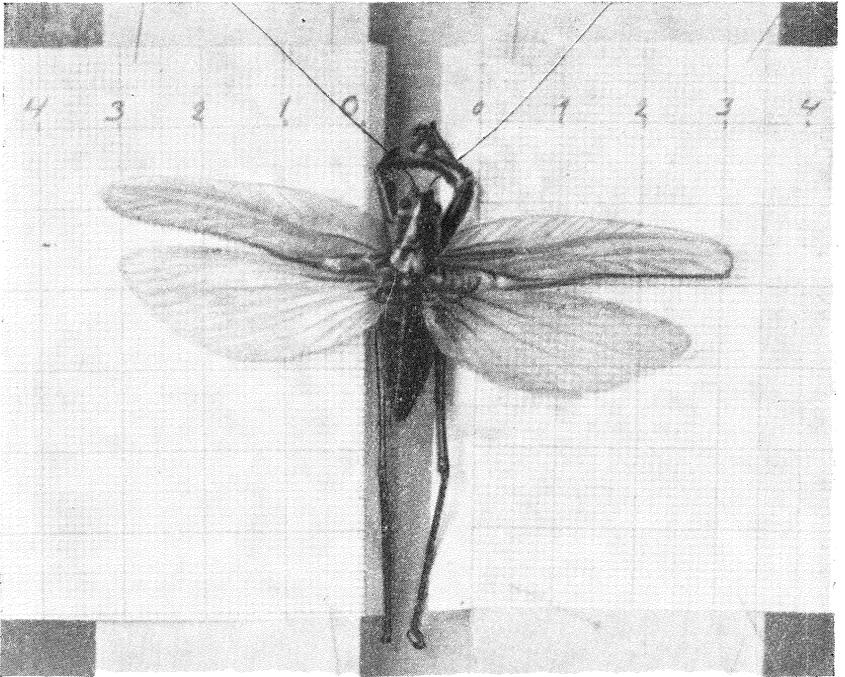


Abb. 2. *Tettigonia viridissima* L.

an vier aufeinanderfolgenden Tagen wurden im ganzen 51 Eier abgelegt. Das andere Weibchen legte ebenfalls erst sieben Tage nach der Begattung Eier ab; an den ersten beiden Tagen 67, an den folgenden nur einige wenige.

Die frisch ausgeschlüpften Larven findet man wie oben erwähnt Ende Mai in kleinen Gruppen zusammen mit *Decticus* Larven. Später findet man sie gelegentlich

im Grase, doch glaube ich, dass sie sich sehr schnell auf die Bäume begeben. Jedenfalls sind sie recht schwer zu entdecken, da ihr Gesang erst in ihrem letzten geschlechtsreifen Stadium beginnt. Dieser beginnt um den 20. Juli herum. Mehrere Jahre lang habe ich beobachtet, dass die Laubheuschrecken ihren Gesang gerade dann beginnen, wenn der Kuckuk schweigt. Mit Larven und Nymphen habe ich Temperaturpräferenzversuche angestellt, die weiter unten besprochen werden sollen.

Die grosse grüne Laubheuschrecke klettert gut, wobei ihr die Haftsohlen von grossem Nutzen sind. Tümpel (1901, 1912) hat nachgewiesen, dass die Tiere ihre Füsse oft in den Mund stecken und mit Speichel befeuchten, um diese Sohlen feucht zu halten.

Die erwachsenen Tettigonien besitzen eine ausgesprochene negative Geotaxie, sie streben immer danach, aufwärts zu kriechen. Nur ganz ausnahmsweise findet man die Männchen auf dem Boden, die Weibchen dagegen verlassen besonders gerne am Vormittag die Bäume, vermutlich um Eier zu legen. Das letztere habe ich indessen nicht beobachtet, und im Laboratorium wurden die Eier während des ganzen Tages ohne Rücksicht auf die Tagesstunde gelegt. Beachtenswert ist es, dass die im Grase herumkriechenden Weibchen bald nach Mittag wieder auf die Bäume kriechen, was ich wiederholt beobachtet habe.

Abgesehen von den (eierlegenden?) Weibchen findet man diese Heuschrecken immer auf Pflanzen von allen Grössen von 1—10 m. Der Trieb nach oben ist zwar sehr ausgesprochen, treibt die Tiere aber doch nicht auf den höchsten Punkt der Pflanze, sondern nur auf einen hochliegenden, wohlgeschützten Platz im Laube, der immer zentral belegen ist; bei kleinen Bäumen z. B. der Stamm oder die Hauptäste, seltener die Blätter.

Ich nenne eine Auswahl von Pflanzen, die am meisten besucht werden: sie kommen vor auf Kartoffel-

pflanzen, Haferhalmen¹⁾, Schilf, Rubus, Haselnuss, Erle; selten auf Kiefern, einmal auf Ginster; sehr häufig auf Buschwerk besonders auf Flieder, in Weiden von allen Grössen, von der niedrigsten *Salix repens* bis zum grössten Baum; vor allem aber auf einzelstehenden Birken, die auf meinem Versuchsterrain die charakteristischen Bäume sind. Auf Obstbäumen kommen sie selten vor.

Wie weiter unten erörtert wird, zirpen die Tiere von Nachmittag bis zu einigen Stunden vor Sonnenaufgang. Es ist aber sehr deutlich zu beobachten, dass die meisten Tiere, die nachmittags singen, sich auf niedrigen Gewächsen aufhalten, während die Sänger der Nacht immer höher sitzen. Dass sich dies in Uebereinstimmung mit der niedrigen Nachttemperatur befindet, scheint mir zweifellos zu sein; ich wollte aber gerne herausfinden, ob dieses so zu verstehen ist, dass dieselben Individuen, die nachmittags auf niedrigen Kräutern, auf Schilfrohr und niedrigen Weiden singen, sich abends in die Höhe begeben, um dann auf den Bäumen fortzufahren, oder aber ob die Individuen auf den niedrigeren Pflanzen abends von anderen höher wohnenden abgelöst werden. Um dieses Problem zu lösen, habe ich einige Versuche angestellt.

Zwei Männchen, Tv. 1 und Tv. 2, wurden am 12. 8. 37 gefangen. Mit einem Knoten wurden einige Meter starken Zwirns am Prothorax gleich hinter den Vorderbeinen befestigt.

Tv. 1 (♂) wurde um 13 Uhr an einem schlanken Weidenbaum von etwa 4 m Höhe festgebunden. Das Tier, das am Fuss des Baumes in das Gras gesetzt wurde,

1) Es ist eigentümlich,^f dass die drei von mir untersuchten Laubheuschrecken alle auf Haferäckern gefunden wurden; auf Roggen- oder Gerstefeldern, die in Dänemark ebenso häufig sind wie Kartoffel- und Haferfelder, sind sie dagegen viel seltener. Ich habe keine Laubheuschrecken auf Rüben beobachtet, was indessen wohl ein Zufall ist.

begann sofort, hinaufzusteigen. Durch den nachschleppenden Faden war leicht zu erkennen, dass der Aufstieg spiralförmig vor sich ging; meistens war die Umdrehungsrichtung, von oben her gesehen, gegen die Richtung des Uhrzeigers. Um 19 Uhr, war es in 3 m Höhe in den Schnüren verwickelt und wurde befreit; um 21 Uhr sass es $3\frac{1}{2}$ m über dem Boden auf einem Hauptast und dort blieb es an den folgenden 5 Tagen sitzen; ich musste es noch ein paarmal befreien, aber meistens blieb es ruhig sitzen oder kletterte ein wenig auf und ab. Am Abend sang es gelegentlich, doch hatte es keine gute "Stimme". Es wurde kein Weibchen angelockt, so weit ich beobachten konnte.

Tv. 2 (♂) wurde auf dieselbe Weise in eine Birke von etwa 5 m Höhe gesetzt. Es befreite sich schnell und ich konnte es in den folgenden Nächten von der Baumkrone her hören.

Am 12. 8. 37 wurden 2 weitere Tiere (Tv. 3 ♂ und Tv. 4 ♂) auf dieselbe Weise auf einem kleinen Rasenplatz an einen Blumenstock von 1 m Länge lose angebunden. Sie bestiegen den Stock sofort, stiegen aber unmittelbar danach wieder herab, um sich in der Richtung einer sehr hohen (12 m) Pappel, die etwa 3 m von den Stöcken entfernt war, zu begeben.

Die Tiere wurden darauf auf einer kleinen Weise an je einen Erlenast gebunden; von diesen Aesten hatte ich alle Seitenzweige entfernt, so dass sich nur ein paar Blätter an der Spitze befanden. Das andere Ende wurde in die Erde gesteckt. Beide Tiere krochen sofort hinauf und blieben dort bis zum nächsten Tage, dem 13. 8. 37 neun Uhr, wo Tv. 4 ganz in den Zwirn eingewickelt, gefunden wurde, während Tv. 3 frei in den Schnüren hing. Beide wurden befreit, worauf sie sofort ihre Aeste wieder bestiegen. Um 11 Uhr war Tv. 4 heruntergestiegen, um sich auf einige Fliedersträucher hin zu bewegen. Später am Nachmittag befindet sich auch Tv. 3

am Boden und bewegt sich auf die hohen Birken westlich davon zu, in denen sich übrigens mehrere Individuen befanden.

Auch ein paar Weibchen wurden in derselben Weise behandelt. Das eine (Tv. 5) wurde in derselben Birke wie Tv. 1 untergebracht; im Laufe kurzer Zeit hatte es den Zwirn durchgebissen und sich befreit. Das andere (Tv. 6) wurde an denselben Aesten wie Tv. 3 befestigt und strebte dann ebenfalls nach Westen.

Am 14. 8. 37 befinden sich Tv. 3 (♂) und Tv. 6 (♀) während des ganzen Tages am Boden und bewegen sich beide in derselben Richtung. Um 19½ Uhr wurde Tv. 6 (♀) ganz unten auf den Zweig gesetzt; sie kletterte nach oben. Tv. 3, das Männchen, das an demselben Zweig festgebunden worden war, hatte sich in den Faden verwickelt, wurde befreit und fing an, hinunterzukriechen. Weibchen und Männchen begegneten einander; das Weibchen trampelte im Vorbeigehen dem Männchen ein bisschen ins Gesicht; dieses starrte dem Weibchen nach und sang eine kurze Strophe. Etwas später befindet sie sich wieder auf dem Boden, um sich auf die Birken im Westen zu bewegen, von denen ein kräftiger Gesang ertönt; das Männchen befindet sich wieder oben und singt ebenfalls. Noch etwas später befinden sie sich wieder beide auf dem Boden. Am 15. 8. 37 hat sich Tv. 4 selbst befreit und das Paar auf den anderen Aesten kriecht während des ganzen Tages am Boden, was auch am 16. 8. der Fall ist.

Weitere Versuche in dieser Richtung wurden aufgegeben.

Ich versuchte dann die Tiere in einem Käfig zu halten:

Eine kaum 1 m hohe Sauerampferpflanze wurde mit einem Holzgestell umgeben, das ich mit Cellophan bespannte. Dieser "Käfig" war 1 m tief und breit und 1½ m hoch. Von oben konnte man den Käfig mittels eines

Deckels, der ebenfalls aus Holz und Cellophan bestand, schliessen.

Ein paar Männchen und Weibchen wurden auf den Sauerampfer gesetzt. Nach einigen Stunden waren sie auf das Gestell hinübergekrochen und dort blieben sie während der folgenden Tage, meistens ganz oben. Ab und zu geriet eins der Tiere auf die Pflanze, um aber schnell wieder auf das Gestell zurückzukehren.

Beachtenswert ist indessen, dass ein Männchen ein Blatt des Sauerampfers verzehrte. Es wurde sehr deutlich beobachtet, dass ein paar Quadratcentimeter verzehrt wurden; dabei wurde das Blatt mit Hilfe der Vorderbeine abgestützt und von der Mitte des Blattrandes aus mittels der Mandibeln abgefressen.

Die im vorhergehenden mitgeteilten Beobachtungen lassen sich folgendermassen deuten:

Die Männchen, und meistens auch die Weibchen von *viridissima* suchen die höchsten Pflanzen ihrer Umgebung aufzuspiiren; dabei werden sie von ihrem Sehvermögen geleitet. Sie sind imstande, 7 oder 8 m weit zu sehen.

Bei der Pflanze angekommen, wird es in Spiralen bis zu einer Höhe, die von verschiedenen teilweise unbekanntem Faktoren abhängt, erklettert. Das einmal bevorzugte Gewächs wird im allgemeinen nicht mehr verlassen, wenn auch die Weibchen herabsteigen, um Eier abzulegen.

Damit stimmt überein, dass dasselbe Tier an jedem Abend von derselben Pflanze aus singt, was sich aus zwei Beobachtungen ergibt: 1) die Tiere haben nämlich oft individuell zu unterscheidende Stimmen, so dass man sie an der Stimme erkennen kann; und 2) nimmt kein anderes Individuum den durch ein gefangenes Tier freigewordenen Platz ein. Daraus ergibt sich, dass die Anschauung, die man im ersten Augenblick bekommt, dass die Tiere in ungeheuren Mengen vorkommen, völlig

unrichtig ist. Ich glaube, dass man 5 bis 10 Paare pro Hektar annehmen kann, ohne sich allzu weit von der Wirklichkeit zu entfernen, das würde 500 bis 1000 Individuen pro Quadratkilometer ergeben, und wenn man bedenkt, dass die Verbreitung der *Tettigonia viridissima* recht lückenhaft ist, glaube ich annehmen zu dürfen, dass in Dänemark ebenso viel Menschen vorkommen wie *Tett. viridissima*. Wenn man aber abends im August im Auto durch das Land fährt, hört man das Singen so ununterbrochen und unaufhörlich, dass man glauben könnte, dass sich ein Sänger auf dem Auto niedergelassen habe.

Nur bei heftigem Sturm gibt es Ausnahmen von dem festen Aufenthaltsort dieser Heuschrecken, indem die Tiere dann geschützte Stellen aufsuchen; sie bleiben dann aber auch in der Folgezeit an ihrem neuen Standort. Ich habe alle Jahre ein oder zweimal solche Umlagerung beobachtet, besonders deutlich an dem stürmischen 8. September 1937. Ich möchte schon hier bemerken, dass stürmisches Wetter den Gesang nicht an sich beeinflussen.

Was die natürliche Nahrung dieser Tiere ist, hat sich noch nicht mit Sicherheit feststellen lassen. Im allgemeinen nimmt man an, dass *viridissima* wie die übrigen Laubheuschrecken Fleischfresser seien. Esben-Petersen hat einmal eine *viridissima* beobachtet, die auf einem Distelkopf sass und die dort wohnenden Insekten frass.

In der Gefangenschaft fressen sie allerlei Insekten, aber auch Stücke von Früchten; wie oben erwähnt, habe ich einmal beobachtet, dass auch Blätter verzehrt werden können.

Im allgemeinen habe ich gefangene Tiere mit Mehlwürmern gefüttert. Zunächst wird dann der einzelne Mehlwurm in zwei Stücke geteilt, die dann eins nach dem andern in den Mund gesteckt werden, wie man eine Zigarre raucht. Die vier Palpen bilden eine Art

von Korb, durch den das Opfer gehalten wird, die Vorderbeine dagegen helfen seltener, obwohl es auch vorkommt.

Um sicher zu sein, dass meine Versuchstiere Futter genug erhielten, habe ich einige Individuen täglich gewogen; die Ergebnisse sind aus Abbildung 3 zu ersehen.

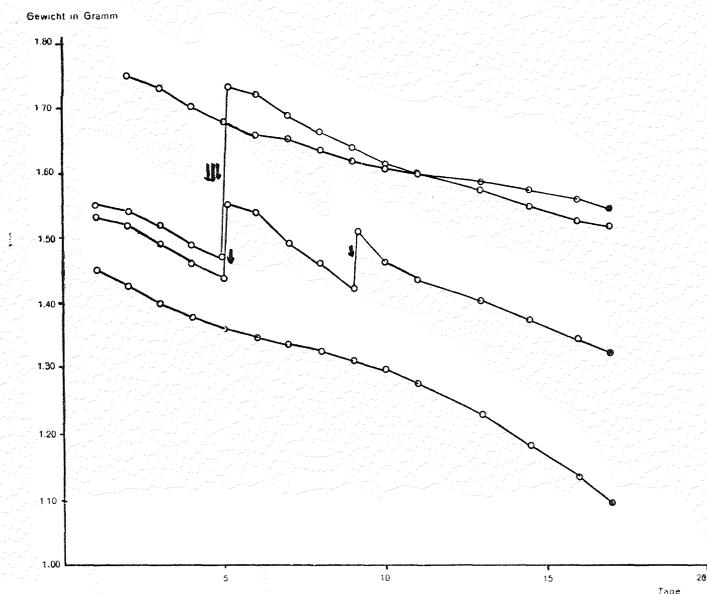


Abb. 3. Gewicht von vier *Tettigonia viridissima* nach der Fütterung mit Mehlwürmern. Die Pfeile geben verzehrte Würmer an.

Der Gewichtsverlust ist ziemlich regelmässig, er beträgt etwa 18 mg pro Tag; an den ersten Tagen nach der Fütterung ist er etwas grösser, ca. 30 mg. Im allgemeinen kann man sagen, dass ein Mehlwurm alle drei Tage genügt. Ausserdem habe ich auch kleine Apfelstücke und etwas Pflanzenkost gegeben.

Eine *viridissima*, Tv. 11 (♂), mit der vom 22.—24. 8. Versuche angestellt wurden, und die noch nicht gefüttert worden war, wurde plötzlich sehr matt. Der Ver-

such wurde abgebrochen und das Tier gewogen (1,500 g) und darauf mit Zuckerwasser gefüttert. Trotzdem es fast ganz regungslos war, vermochte es doch das Zuckerwasser aufzulecken und erholte sich dadurch soweit, dass es einen Mehlwurm verzehren konnte. Das Gewicht betrug danach 1,745 g. Nach zwei Tagen, an denen weitere Versuche angestellt wurden, betrug das Gewicht 1,690 g (26. 8.), 1,640 g (27. 8. 7 Uhr). Dann wurde es achtmal mit Mehlwürmern gefüttert, 7 Uhr 15', 7 h 30', 9 h 30', 10 h 30', 11 h 30', 13 h 30', 14 h 50' und 16 h 30'. Das Gewicht stieg dadurch um mehr als ein Drittel auf 2,220 g; am Abend bekam es Diarrhöe, war aber sonst ganz normal. Schon nach zwei Tagen war das Gewicht wieder normal (1,580 g), ein Gewichtsverlust von mehr als 300 mg pro Tag statt die normalen 18 bis höchstens 30 mg. Drei Tage danach war das Tier tot.

Die Begattung ist schon seit langem bekannt, indem man wusste, dass ein Spermatophor in der Scheide des Weibchens abgesetzt wird.

Tatsächlich findet man die Spermatozoen in einer Spermato-dose in dem Receptaculum seminis des Weibchens, einem Gebilde, das vermutlich von dem Weibchen herrührt (Cholodkovsky 1913); nach aussen ist die Vaginalmündung nach der Begattung durch einen schleimigen Pfropfen, dem sogenannten Spermatophragma (Cholodkovsky) oder Spermatophylax (Boldyrev, 1913, 1915) verschlossen.

Der Begattungsakt selber ist von Bolivar (1887) (und ?Boldyrev 1915 (russisch)) beschrieben worden. Von vielen Forschern wird angegeben, dass der Spermatophylax von den Weibchen verzehrt wird. Dieses gilt nicht immer für *viridissima*; zweimal habe ich Weibchen zwei bis vier Tage lang mit dem grossen Pfropfen herumgehen sehen, der schliesslich auf dem Sande des Terrariums abgeworfen wurde.

c) *Tettigonia cantans* Fuessly.

Erst seit kurzem ist es bekannt, dass diese Art in Dänemark vorkommt (vergl. Einleitung). Sie wurde zuerst in Nordschleswig bei Aabenraa entdeckt und später in Grejsdalen bei Vejle und noch später 1937 auf Fünen gefunden (Findal 1937).

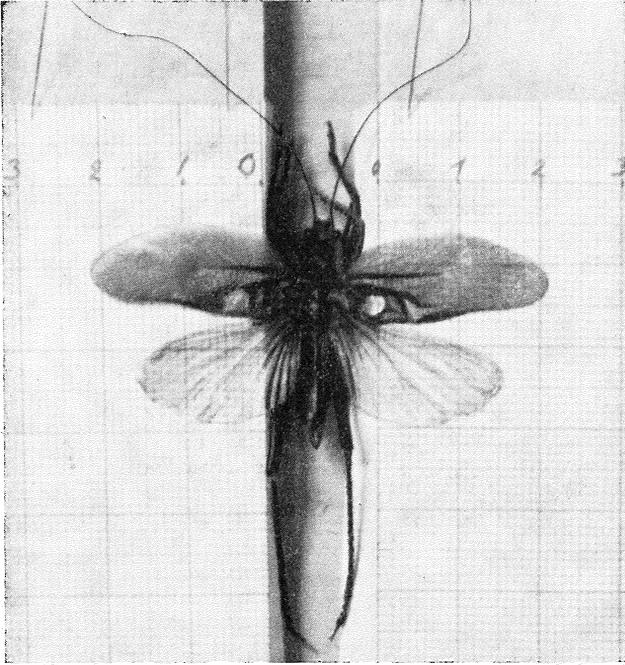


Abb. 4. *Tettigonia cantans* Fuessly.

Ihre Lebensgewohnheiten sind, soweit sie bekannt sind, denen der *T. viridissima* sehr ähnlich. Die kleinen Unterschiede, die ich bisher beobachtet zu haben glaube, sind noch nicht mit Sicherheit festgestellt worden. Es ist hier nur kurz anzuführen, dass man ihren Gesang leicht von dem der *viridissima* unterscheiden kann.

2. Ueber den Gesang der drei untersuchten Laubheuschrecken.

Was mich am meistens bei diesen Tieren interessierte, war der Gesang. Im Anfang war mir die Literatur über dieses Gebiet fast ganz unbekannt, später lernte ich die scharfsinnigen Studien von Regen über den Gesang kennen und danach die ausserordentlich wert-

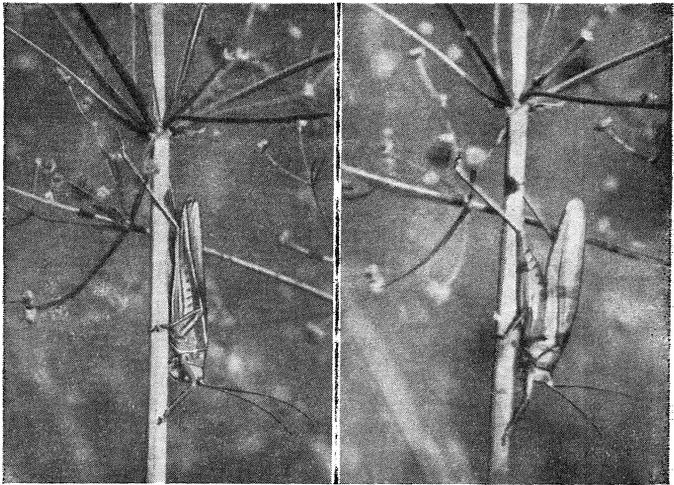


Abb. 5. *Tettigonia viridissima*.
a: Ruhestellung b: Singstellung.

vollen Analysen von Faber, die uns die Möglichkeit geben, mittels eines Systems sämtliche deutsche und somit auch dänische Orthopteren zu identifizieren. Die drei hier zu besprechenden Arten sind danach auf folgende Weise zu charakterisieren:

Alle drei Arten haben ausserordentlich durchdringende Stimmen, die schon von weitem hörbar sind.

Decticus verrucivorus lässt oft einen Einzellaute erklingen, der rauh und kurz abgebrochen klingt, nicht ohne Ton, aber unrein. Dieser Ton wird meistens am

frühen Vormittag hörbar; später werden die Einzellaute mehrmals hinter einander wiederholt, und zwar immer schneller auf einander folgend bis schliesslich der eigentliche Gesang zustande kommt, der mehrere Minuten hinter einander unverändert fortgesetzt wird. Dabei werden etwa vier Einzellaute innerhalb einer Sekunde hervorgebracht.

Diese Beschreibung stimmt mit meinen eigenen Beobachtungen völlig überein: Eine bis zu einem bestimmten Tempo beschleunigte Reihe von Einzellauten, die immer ganz genau denselben Charakter und dieselbe Stärke haben.

Auch bei dem Gesang von *Tett. viridissima* ist es leicht, die einzelnen Laute zu unterscheiden; sie werden aber immer im ziemlich gleichmässigen Tempo hervorgebracht, das indessen von der Temperatur abhängig ist. An kühlen Abenden ist es auffällig, dass Individuen, die im Laboratorium gefangen gehalten werden, wesentlich schneller, d. h. mit mehr Einzellauten pro Zeiteinheit singen als die Tiere in freier Natur. Dieses ist auch von Faber beobachtet worden.

Eine solche Reihe von Einzellauten dauert oft viele Minuten lang mit nur ganz kurzen Pausen, die mich immer an das Atemholen einer Sängerin erinnert, die nicht genügend Luft für ein lange andauerndes Legato hat. Der nur ganz kurz unterbrochene Gesang dauert oft mehrere Stunden.

Tett. cantans lässt nur bei sehr kühlem Wetter diese Einzellaute hören, im allgemeinen hört man nur einen schrillen, ausserordentlich durchdringenden Laut, der gewöhnlich 5—10 Sekunden lang anhält. Was Faber indessen nicht beobachtet hat, mir dagegen das auffälligste scheint, ist, dass der Laut während der ersten Sekunde ständig an Stärke zunimmt bis er ein Fortissimo erreicht hat und mehrere Sekunden lang in gleicher Stärke gehalten wird (1—5 Sekunden). Wenn mehrere

Individuen gleichzeitig singen, bemerkt man dieses Anfangs-Crescendo nicht, weil man nur einen ununterbrochenen Laut wahrnimmt.

Ueber die Frequenz, die Tonhöhe, sind mir keine Untersuchungen bekannt. Ich habe selber die Tonhöhe des Gesanges einer *T. viridissima* im Laboratorium der dänischen Statsradiofoni mit den von einem Tongenerator hervorgebrachten Tönen verglichen. Mit Hilfe dieses Instrumentes ist es möglich, Frequenzen bis zu etwa 13×10^3 Hz zu erzeugen, was etwa der oberen Hörgrenze des normalen menschlichen Ohres erwachsener Leute entspricht. Der Gesang ist indessen ein so unreines Gemisch, dass es nicht möglich war, auf diese einfache Weise bestimmte Frequenzen festzustellen; indessen konnte man schätzen, dass die tiefsten Töne um 11×10^3 Hz lagen, während die meisten anderen sicher bedeutend höher lagen. Die Fähigkeit, Laubheuschrecken zu hören, geht den meisten Menschen in einem Alter von 50 Jahren verloren.

T. cantans hat eine etwas niedrigere Frequenz; nicht so zu verstehen, als ob der Gesang den Eindruck hervorruft, „tiefer“ zu sein, dagegen verhält es sich so, dass Leute, die nicht mehr imstande sind, *viridissima* zu hören, *cantans* auf kürzere Entfernungen (2—5 m) wahrnehmen können. Dieses ist bereits von Findal (1936) bemerkt worden, und ich kann es nur bestätigen. Möglich ist es aber auch dass die Einzellaute für *Tett. cantans* so schnell nach einander folgen dass dabei ein Ton hervorgebracht wird.

Der Gesang dieser Arten, der in Dänemark nicht mit dem anderer Arten verwechselt werden kann, lässt sich folgendermassen charakterisieren:

1) Anfangs accelerando, man hört immer einzelne Laute, die gelegentlich auch vereinzelt auftreten können; immer in derselben Stärke. . . . *Decticus verrucivorus* L.

2) Immer im selben Tempo; man unterscheidet immer einzelne Laute; immer dieselbe Stärke. *Tett. viridissima* L.

3) Einzellaute nur bei kühlem Wetter. Anfangs crescendo..... *Tett. cantans* Fuessly.

3. Einfluss äusserer Faktoren auf verschiedene Lebensvorgänge der Laubheuschrecken.

Wie schon in der Einleitung erörtert wurde, besteht meine Aufgabe darin, zu untersuchen, inwiefern der nächtliche Gesang der *T. viridissima* von äusseren Faktoren beeinflusst sein könnte, oder ob er nur von einem inneren Rhythmus veranlasst wird.

Bevor ich die Untersuchungen selbst bespreche, die ich angestellt habe, um zu versuchen diese Probleme unmittelbar zu lösen, will ich anfangs einige Experimente beschreiben, die vorgenommen wurden, um den Einfluss ökologischer Faktoren, vor allem der Temperatur, auf verschiedene Lebensfunktionen dieser Tiere festzustellen. Am wichtigsten ist das Temperaturpräferendum der drei Arten, ferner der Temperaturkoeffizient der Respirationsfrequenz und einige Stoffwechselversuche und Körpertemperaturbestimmungen.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind zum grössten Teil noch recht unvollständig und müssen fortgesetzt werden; die vorläufigen Resultate sind indessen mitgeteilt worden, weil sie nicht ohne Bedeutung sind, trotzdem Einzelheiten später hinzugefügt werden müssen.

a) Temperaturpräferendum.

Die zuerst von Herter (1923, 1934) beschriebene Technik zur Untersuchung des Temperaturpräferendums von Insekten hat sich als ausserordentlich ergebnisreich erwiesen (Gunn 1936, E. & M. Thomsen 1937). Das Prinzip ist das äusserst einfache, dass man in einem langen schmalen Tierbehälter einen Temperaturgradienten herstellt, in dem die eine Endwand wärmer, die an-

dere kälter ist, als die Tiere es ertragen können. Die Tiere, die sich in einem solchen Tierbehälter befinden, suchen dann die Zone auf, in der die Temperatur für sie optimal ist und halten sich an dieser Stelle auf, indem sie ein wenig hin und herkriechen, wodurch es möglich ist, eine Präferenztemperatur für die bestimmte Art festzustellen.

Mit einem Apparat, der ursprünglich für andere Tiere bestimmt war, habe ich einige Versuche mit Larven von *Decticus* und *T. viridissima* im letzten und vorletzten Stadium angestellt. Der Apparat war für die erwachsenen Heuschrecken zu klein und ich werde im nächsten Sommer einen grösseren Apparat zusammenstellen.

Der angewandte Apparat besteht aus einer doppelwandigen Kupferschiene, die im Querschnitt u-förmig ist und die oben mit zwei Glasplatten bedeckt ist; sie dient als Tierbehälter; die beiden Enden der Schiene ragen in je einen hohlen Kupferwürfel, von denen der eine mit einer Kältemischung beschickt wurde, während der andere durch erwärmtes Wasser auf einer Temperatur von 60° C. gehalten wurde. Die Kantenlänge der Würfel beträgt 15 cm. Die Schiene ist 42 cm lang und der innere Hohlraum der Behälter 2 cm hoch und 3,5 cm breit.

Die Temperatur wurde mit Hilfe von sieben Thermoadeln kontrolliert*). Die Leitungen wurden durch die Wand der Kupferschiene geführt, so dass der temperatursensitive Punkt in jede beliebige Entfernung vom Boden angebracht werden konnte.

Verschiedene Oekologen haben darüber diskutiert, ob es richtiger wäre, die Temperatur der Schiene zu messen oder die der Luft. Eine einheitliche Methode wäre hier von grösster Bedeutung und nach meiner Meinung kann nur die Lufttemperatur derjenigen Luft-

*) Die von mir benutzte thermoelektrische Installation wird an anderer Stelle beschrieben.

schicht, die den Körper des Tieres umgibt und in dessen Tracheen eindringt, ausschlaggebend sein.

Diese ist bei dem thermoelektrischen Verfahren umso leichter zu ermitteln, als man nur die Drähte ein bisschen aufwärts oder abwärts zu biegen braucht, um gerade die für das in Betracht kommende Tier richtige Temperatur zu erhalten.

Durch eine Drahtnetzplatte auf kleinen Stützen wird ein kleiner Raum abgetrennt, welcher mit feuchtem Salz beschickt werden kann, damit die Versuche bei beliebiger relativer Feuchtigkeit, und zwar fast bei derselben bei allen Temperaturen ausgeführt werden kann.

Die Versuche wurden folgendermassen durchgeführt:

Sobald ein passender Temperaturgradient erreicht und während einiger Zeit konstant gehalten worden war, wurden die Tiere — gewöhnlich fünf, zwei von der einen Art und drei von der anderen — durch ein Loch in der Mitte der Schiene eingeführt. Die Glasplatte wird dann mit einer Korkplatte bedeckt, um Einflüsse des Lichtes auszuschalten. Nach einer Stunde wurde die Temperatur gemessen, und dann wurde alle Minuten oder alle zwei Minuten so schnell wie möglich auf eine auf dem Boden befestigten Zentimeterskala die Stelle, wo die Tiere saßen abgelesen. Zwischen jeder Ablesung wurde der Raum durch die Korkplatte verdunkelt.

Nach 5 oder 6 Ablesungen wird die Temperatur wieder kontrolliert und die durchschnittliche Temperaturverteilung über der Schiene ermittelt. Wie zu erwarten war, verändert sich die Temperatur proportional zu dem Abstände von den Endpunkten der Schiene. Deshalb bestimmt man die Temperatur für jeden abgelesenen Teilstrich unmittelbar auf der Skala. Darauf stellt man fest, wie oft die Tiere bei der betreffenden Temperatur gefunden werden. Das Ergebnis wird als Kurve einer Häufigkeitsverteilung aufgezeichnet, wobei ein oder zwei Grad als Klasseneinteilung benutzt werden,

indem die Temperatur also die Abszisse und die Häufigkeit die Ordinate ist.

Da das Temperaturgefälle von dem warmen zum kalten Ende der Schiene nur um Bruchteile eines Grades von einem Gefälle abweicht, das mit dem Abstände vollständig proportional ist, und da der Gradient, der sich über die $\frac{1}{2}$ m lange Schiene hin erstreckt, an sieben verschiedenen Stellen kontrolliert wird, ist es mir unmöglich einzusehen, warum das Temperaturgefälle nicht auch zwischen den einzelnen Thermometern das gleiche sein sollte. E. und M. Thomsen haben es indessen wegen dieser Möglichkeit für nötig gehalten, die Häufigkeitsverteilung mit der arbiträren Skala als Abszisse zu zeichnen und ausserdem die Temperaturverteilung in dasselbe Diagramm einzutragen. Abgesehen davon, dass man auch bei diesem Verfahren dieselbe Interpolation zwischen den einzelnen Temperaturen vorzunehmen hat, wird das Diagramm dadurch unübersichtlich und das Ablesen unnötig erschwert.

Die Ergebnisse sind aus Abbildung 6 zu ersehen. Im ganzen handelt es sich um 175 Ablesungen für *Decticus* und 258 für *T. viridissima*. Da die Larven sich in beiden Stadien auf dieselbe Weise verhielten, ist der Unterschied in den Stadien nicht berücksichtigt worden.

Die grosse Anzahl von Bestimmungen unterhalb von 12° für *viridissima* rührt daher, dass die Individuen, die nicht sofort aus diesem Temperaturgebiet zurückhüpften, von der dort herrschenden Kälte gelähmt wurden und sich überhaupt nicht mehr zu regen vermochten. Sie sind deshalb bei den weiteren Ueberlegungen über die Temperaturpräferenz nicht mehr berücksichtigt worden, trotzdem diese Beobachtung in anderen Hinsichten von Interesse ist.

Aus Abbildung 6, wo die Ergebnisse für beide Arten verglichen sind, sieht man, dass *Decticus* ein Präferendum um $26-28^{\circ}$ C. hat und sich nur gelegentlich aus-

serhalb des Bereiches zwischen 22° und 32° aufhielt. *T. viridissima* dagegen hat ein Präferendum um $16-18^{\circ}$ C.; unter 12° C. tritt Kältestarre ein und Temperaturen über 28° werden schnell verlassen, wenn sie gelegentlich betreten werden.

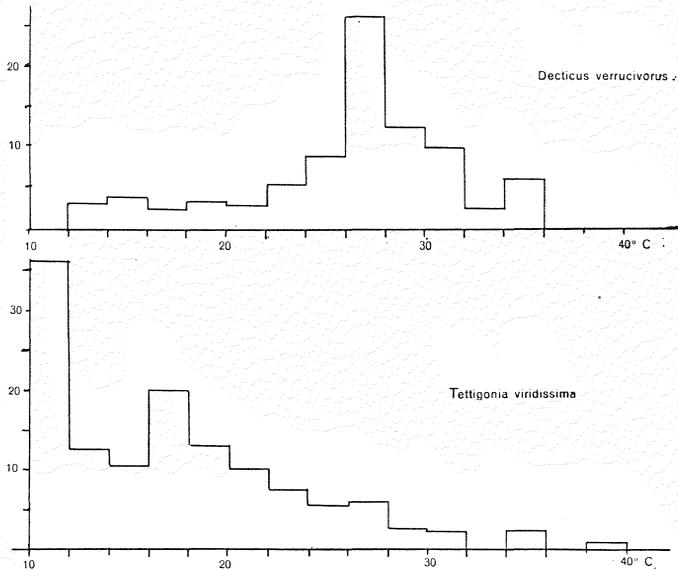


Abb. 6. Temperaturpräferendum von *Decticus verrucivorus* und *Tett. viridissima*. Die Ordinatenwerte geben die für die betreffende Temperatur beobachtete Zahl der Individuen an.

Die recht beschränkte Anzahl von Versuchen erlaubt es nicht, genauere Bestimmungen der Präferenztemperaturen anzugeben. Durch eine grössere Anzahl von Beobachtungen würde es zweifellos möglich sein, einen Durchschnittswert zu errechnen, aber die dadurch sich ergebende Zahl ist, selbst wenn man es mit Herter für berechtigt hält, sie mit drei Dezimalen anzugeben, unbefriedigend, wenn sie nicht durch einen Ausdruck für die Variationsbreite ergänzt wird. Als Ausdruck hierfür

verwendet Herter die Standardabweichung; aber da die Häufigkeitsverteilung nicht dem exponentiellen Fehlergesetz folgt, ist diese Angabe sinnlos oder beruht auf mathematischen Ableitungen, die man beim Leser nicht als bekannt voraussetzen kann.

Aus den Untersuchungen von Gunn (1936) und Kozhantchikov (1934) ist zu ersehen, dass das Präferendum diejenige Temperatur darstellt, in der die Insekten keine Thermoregulation benötigen. Sobald es kühler ist, findet man eine etwas höhere Körpertemperatur, ist es heisser eine etwas niedrigere. Wenn die Temperatur noch höher steigt, versagt die Regulation, und es ergeben sich funktionelle Störungen.

Um diese Verhältnisse zu untersuchen, wurden Versuche über den Temperatureinfluss auf die Respirationsfrequenz angestellt.

b) **Respirationsfrequenz.**

In der Respirationsfrequenz haben wir für grössere Insekten ein leichtes Mittel zur Untersuchung des Einflusses auf die vitalen Prozesse. Lee (1925) hat die Abhängigkeit der Respirationsfrequenz von der Temperatur bei einer Acridie (*Melanoplus femur-rubrum*) untersucht. Sie kann wie so viele andere Lebensvorgänge jedenfalls annäherungsweise durch die sogenannte Arrhenius-Formel ausgedrückt werden:

$$\frac{V_{T_1}}{V_{T_2}} = \frac{\mu}{2} \cdot e^{\frac{T_2 - T_1}{T_1 \cdot T_2}}$$

wo V_{T_1} und V_{T_2} die Frequenzen bei den absoluten Temperaturen T_1 und T_2 sind, μ ist eine Konstante und e Basis der natürlichen Logarithmen. Mit anderen Worten: wenn man die Logarithmen statt der natürlichen Zahlen für den Lebensvorgang anwendet, so bekommt man bei Anwendung der Reziproken der absoluten Temperaturen eine geradlinige Abhängigkeit. Vielleicht gilt hier sowohl als auch für den Stoffwechsel die von Krogh an-

gegebene Funktion, die nach Jørgensen (1916) als $R_t = a + b \cdot c^t$ formuliert werden kann, wo R_t der Stoffwechsel bei $t^\circ\text{C}$. ist, a , b und c sind Konstante; jedenfalls: wo man Abweichungen von einer solchen Funktion findet, deuten diese auf funktionelle Störungen, die auf Grenzen in dem Temperaturbereiche, in welchem sich die Tiere ohne Schaden aufhalten können, schließen lassen.

Während des Versuches befand sich das Tier in einem ziemlich engen Glasrohr, durch das Luft gesaugt wurde. Die Luft wurde zuerst mit Wasserdampf gesättigt und dann durch 100 % Glyzerin geleitet, wodurch eine relative Feuchtigkeit von 51 % erreicht wurde. Das Glyzerin muss natürlich oft erneuert werden. Ehe die Luft in diese Bäder tritt, ist sie durch eine Zinnspirale geleitet worden; alle diese Teile des Apparates befinden sich ausserdem in einem gemeinsamen Wasserbade. Durch diese Aufstellung erhält man im Tierbehälter konstante Temperatur und konstanten Feuchtigkeitsgehalt.

Ein Versuch soll als Beispiel beschrieben werden:

Versuch Nr. 6: 11. 8. 1936. Anfang des Versuches
22 h 50'.

Temperaturen: Luft	20 ^o ,9	
Wasserbad	27 ^o ,5	
Tierkammer	27 ^o ,7 (Anfang des Versuches)	
	27 ^o ,8 (Abschl. des Versuches)	
Respirationsbewegungen	Anzahl	Frequenz
	Sekunden:	pro Minute:
100	256,4	23,4
75	145,4	30,9
75	129,8	34,7
25	50,4	29,8
25	50,8	29,5

27^o,75: geben eine Frequenz von 29,66.

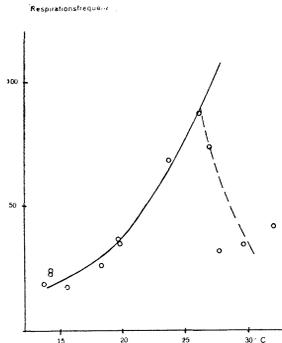


Abb. 7. Abhängigkeit der Respirationsfrequenz von der Temperatur bei *Tett. viridissima*.

gen untersucht wurden, recht gute Uebereinstimmungen aufwiesen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, sobald man die Tiere mit Aethylurethan betäubt; die Abhängigkeit der Respirationsfrequenz von der Temperatur ist dann eine ganz andere und zeigt keine Uebereinstimmung mehr mit der Arrhenius'schen Kurve und es tritt keine deutliche Veränderung bei 26° ein.

c) Stoffwechsel.

Die Bestimmungen des respiratorischen Stoffwechsels wurden mittels einer Methode vorgenommen, die prinzipiell nicht von der von mir früher angewandten abweicht (1935), die in Einzelheiten aber etwas verändert wurde, um den viel grösseren Tieren genügend Platz zu lassen.

Ich habe die Versuche über den Stoffwechsel nur deshalb hier mitgenommen, weil die untersuchten Individuen in ihrem Stoffwechsel einen täglichen Rhythmus aufwiesen, der offenbar von dem später zu besprechenden Rhythmus in der Aktivität herrührt.

Aus Abbildung 8 ist zu ersehen, dass der Sauerstoff-

Die Ergebnisse sind in Abbildung 7 zusammengestellt. Die in der Abbildung gezogene Linie stellt die Arrhenius'sche Kurve dar; die punktierte Linie zeigt, dass oberhalb von 26° bedeutende Störungen auftreten, was auch daraus zu ersehen ist, dass Tiere, die Temperaturen von über 26° ausgesetzt worden waren, anomales Verhalten zeigten, wenn sie wieder bei niedrigeren Temperaturen untersucht wurden, während verschiedene Individuen, die an verschiedenen Tagen

verbrauch, nachdem das Tier gefüttert ist, abnimmt, was auch für andere Insekten und Spinnen zutrifft. Diese Abnahme ist indessen durch eine sehr ausgesprochene Wellenbewegung stark verschleiert. Die Tiere werden jeden Abend unruhiger, sie bewegen sich — ja, ich habe sie mehrmals im Respirationsapparat stridulieren hören.

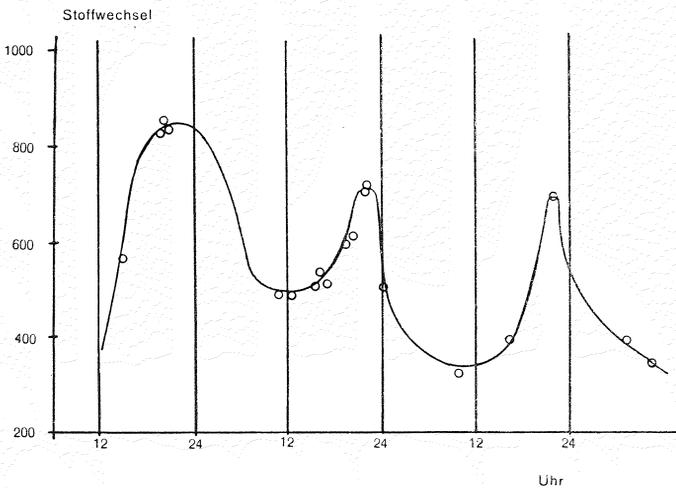


Abb. 8. Stoffwechsel einer *Tett. viridissima* während der ersten 72 Stunden nach der Fütterung.

Wenn man die Tiere mit Urethan narkotisiert, tritt abends keine Steigerung ihres Stoffwechsels ein; mit einem solchen Tiere wurde z. B. eine gute Uebereinstimmung mit der von Krogh für andere Tiere gefundene Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Temperatur gefunden (Abbildung 9) trotzdem die Versuche sich über zwei Tage in allen Tageszeiten zwischen 10 und 22 Uhr erstreckten.

Bei weiteren Stoffwechseluntersuchungen muss man also die Tiere narkotisieren oder auf andere Weise die rhythmische spontane Muskelaktivität berücksichtigen.

Ferner sind, wie für andere Insekten, Temperatur, Hungerzeit, die Phasen der Entwicklung und des Geschlechtslebens von Bedeutung. Das Gewicht, das ja auch in Korrelation zu der Hungerzeit steht, dürfte dagegen wohl kaum für Insekten von Bedeutung sein.

Stoffwechsel

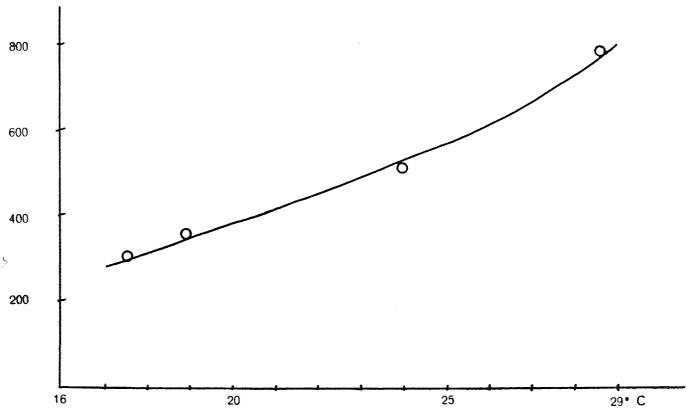


Abb. 9. *Tett. viridissima*. Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Temperatur. Die Linie stellt die Krogh'sche Kurve dar.

4. Die Aktivität.

Da die Stoffwechseluntersuchungen gezeigt haben, dass die spontane Aktivität jeden Abend gerade während des Singens ein Maximum hatte, wurden einige Versuche angestellt, um den Einfluss äusserer Faktoren auf die Aktivität zu beleuchten, indem ich vermutete, dass der Gesang eine besondere Form der Aktivität darstelle; indem ich also von dem Postulat ausging, dass dieselben Faktoren, die die Aktivität im allgemeinen regulieren, auch die besondere Aktivität des Gesanges beeinflussen. Dabei überwand ich die technischen Schwierigkeiten der direkten Kontrolle und Registrierung des Gesanges, die mich anfänglich abgeschreckt hatten.

Die Aktivität ist nämlich leicht zu registrieren; ich bediente mich folgender Methode.

Das Tier wird in ein Präparatenglas gesetzt, das mit einem Wattepfropfen verschlossen wurde, es wurde am Ende einer Blattfeder befestigt, welche am anderen Ende selber fixiert war. An dem Glase wurde ein Strohalm mit Lack befestigt, der mit seiner freien Spitze das berusste Papier auf der Trommel eines Kymographions berührte.

Sobald das Tier sich in dem Glase bewegte, schrieb die Spitze des Strohalmes einen vertikalen Strich auf das Papier der Trommel; in der Ruhezeit wird also auf dem Papier eine horizontale Linie erscheinen; während der Aktivität werden aber vertikale Linien auftreten (Abb. 10).

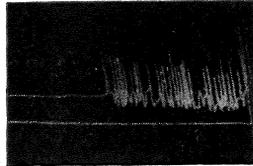


Abb. 10. Registrierstreife aus den Aktivitätsversuchen.

Zunächst soll eine Versuchsreihe mit einer *Tett. viridissima* beschrieben werden. Mehrere Individuen wurden gleichzeitig untersucht, doch nur dieses Individuum machte die ganze Reihe mit.

Vom 5. 9. 1936 bis zum 10. 9. 1936 war der Apparat im Laboratorium bei Tageslicht aufgestellt.

Vom 5. 9. 1936 bis zum 10. 9. 1936 war der Apparat im Laboratorium bei Tageslicht aufgestellt.

In Abbildung 11 und 12 sind die durchschnittlichen Aktivitätswerte zu verschiedenen Tageszeiten angegeben. Diese Werte sind dadurch gefunden, dass die Aktivität jeder Stunde einen bestimmten Wert erhalten hat, von 0: = das Tier hat sich nicht oder nur ein einziges Mal bewegt, bis 4: = volle Aktivität während der ganzen in Betracht kommenden Stunde. Den Werten liegen also nur Schätzungen zu Grunde, aber die Unterschiede zwischen Ruhe und Aktivität sind so ausgesprochen (siehe Abbildung 10), dass grobe Fehler auf keinen Fall auftreten können.

Die Aktivität beginnt kurz vor Sonnenuntergang, steigt bis auf ein Maximum um 22 Uhr und klingt dann rasch ab. Die Ruhe setzt schon um 3 Uhr ein und dauert bis kurz vor Mittag.

Am 10. 9. 1936 wurde das Tier um 20 Uhr in einem dunklen Thermostat untergebracht. Nur beim Auswechseln der Papierstreifen des Kymographions war es nötig, ein ausserordentlich schwaches Licht zu benutzen. Bis

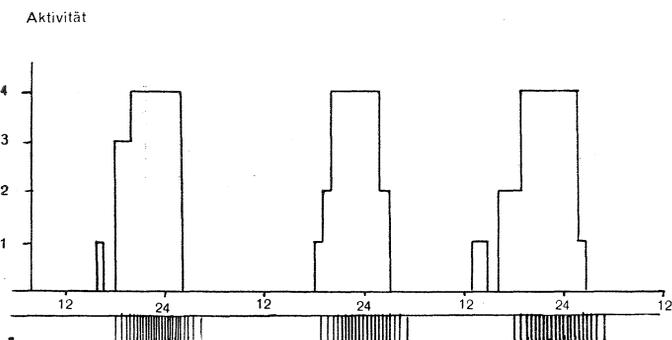


Abb. 11. Aktivität einer *Tett. viridissima* an drei auf einander folgenden Tagen mit natürlichem Wechsel von Tag und Nacht.

zum 14. 9. 1936 18 Uhr dauerte die Dunkelheit. Anfangs war das Tier sehr unruhig und mit kurzen Pausen in Aktivität, vom 12. 9. 4 Uhr hatte es sich müde gelaufen, so dass sich nur zufällige kleine Perioden geringer Aktivität zeigten.

Am 14. 9. 18 Uhr bis 24 Uhr wurde eine kleine Zwei-Volt-Lampe angezündet, die sich in etwa 20 cm Entfernung von dem Präparatenglas befand; dieses wiederholte ich auch an den folgenden Abenden, vom 15. 9. bis zum 18. 9. Mit Ausnahme des 17. 9., wo übrigens die Lichtperiode nur 4 Stunden dauerte (19 bis 23 Uhr), folgte nach Wiedereintritt der Dunkelheit eine Aktivitätsperiode.

Aus diesem Versuch ergibt sich folgendes:

Tett. viridissima zeigt in ihrer Aktivität eine Periodizität, die im Zusammenhang mit dem Lichtwechsel steht, so dass die maximale Aktivität jeweils einige Stunden nach dem Eintreten der Dunkelheit auftritt. Weil das Tier aber in der Natur mit seiner Aktivität (Gesang) schon so früh am Nachmittag anfängt, wo das Licht

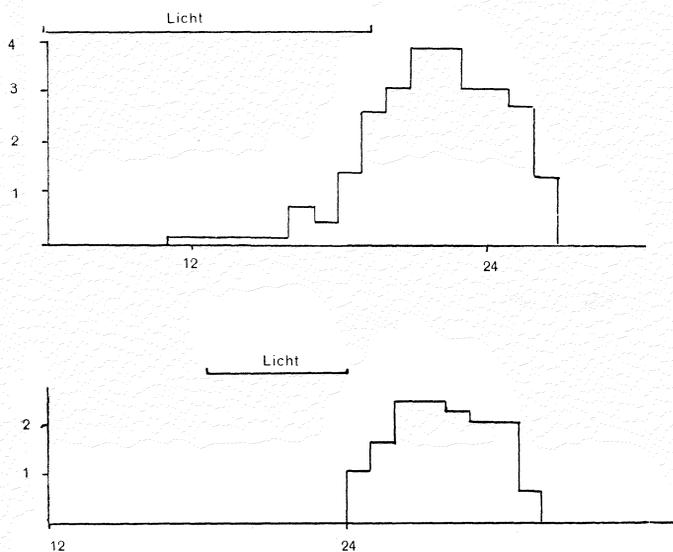


Abb. 12. Aktivität von *Tettigonia viridissima* in Beziehung auf Hell und Dunkel. Ordinaten sind Durchschnitte der Aktivität; die Abszissen stellen die Tagesstunde dar. — Die Dauer der Lichtperiode ist durch einen Pfeil gekennzeichnet.

kaum merkbar — wenn überhaupt — abgenommen hat, muss man annehmen, dass nicht der Eintritt der Dunkelheit an und für sich die Aktivität hervorruft, sondern dass der Wechsel von Tag und Nacht dem Tiere einen Aktivitätsrhythmus der angegebenen Art beibringt.

In diesem Jahre (1937) habe ich diese Versuche wiederholt; es kam mir bedenklich vor, von einem einzigen Tiere aus so umfassende Schlüsse zu ziehen.

Es wurden dann 5 *Tett. viridissima* untersucht; sämt-

liche Versuche wurden im isolierten Raum durchgeführt; die Tiere erhielten einen normalen Tagesrhythmus durch das Brennenlassen einer Lampe (8—20 Uhr); die Lichtschaltung wurde mit Hilfe eines sogenannten Chronostops, eines Zeitschalters, durchgeführt, der den Strom bis nach 12 Stunden ein- oder ausschalten kann. In Abbildung 17 sind die Ergebnisse von 7 Tagen zusammengearbeitet worden. Wie man sieht, werden die Versuche

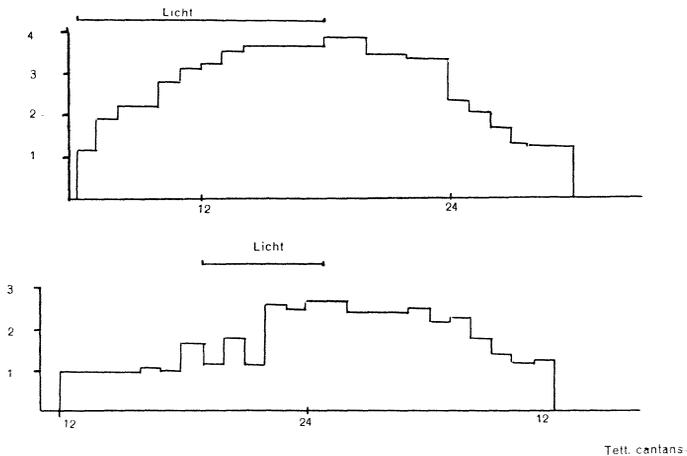


Abb. 13. Aktivität von *Tettigonia cantans*.
Erklärung siehe Abb. 12.

des Vorjahres durchaus bestätigt, wenn auch der Unterschied zwischen Aktivität und Ruhe kaum so drastisch ist.

Auch mit *Tett. cantans* habe ich solche Versuche durchgeführt. Auch sie zeigen einen Aktivitätsrhythmus, der aber keineswegs so scharf ist, wie der von *Tett. viridissima*. Die Aktivität beginnt schon früher und nähert sich bereits vier Stunden vor Erlöschen des Lichtes ihrem Maximum.

Wenn das Licht zwischen 19 Uhr und 1 Uhr angezündet wird, verschiebt sich die Aktivität entsprechend

(Abbildung 13). Es muss also angenommen werden, dass die Aktivität in derselben Weise wie bei *viridissima* beeinflusst wird, doch liegt das Maximum der Aktivität etwas früher vor dem Erlöschen des Lichtes und die Aktivitätsperiode ist etwas breiter.

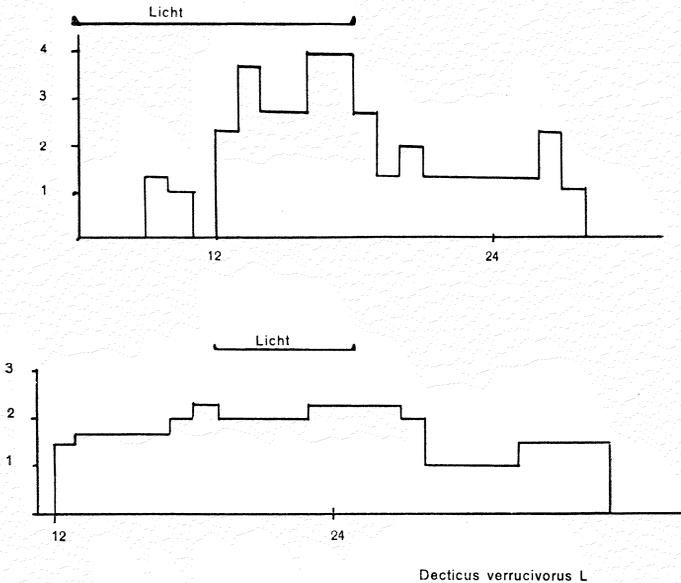


Abb. 14. Aktivität von *Decticus verrucivorus*.
Erklärung siehe Abb. 12.

Mit *Decticus* gelang es mir in diesem Jahre nur mit einem einzigen Individuum eine ganze Versuchsreihe durchzuführen; zwei Individuen dieser kräftigen Art entkamen während des Versuches aus ihren Behältern; eins starb. Das Ergebnis ist in Abbildung 14 gezeigt. Bei normalem Tag- und Nachtwechsel erkennt man ein Maximum der Aktivität während der letzten Tageshälfte; bei Eintritt der Dunkelheit wird die Aktivität herabgesetzt. Wenn das Licht von 19 Uhr bis 1 Uhr angezündet wird, bekommt man das etwas unklare Bild in Abbildung 14, doch lassen sich daraus kaum Schlüsse ziehen.

Wenn ich in diesen Versuchen nicht wie sonst üblich Licht und Dunkel umkehre, sondern den „Morgen“ 12 Stunden verspätet und den „Abend“ nur 6 Stunden verspätet eintreten lasse, so geschieht das, um dadurch entscheiden zu können, ob der Uebergang von Licht zu Dunkel oder der von Dunkel zu Licht ausschlaggebend ist.

5. Der Gesang.

Trotzdem es im allgemeinen keine Schwierigkeiten macht, Töne und Geräusche mittels eines Mikrophones, Verstärkers und Registrierungsgeräten aufzuzeichnen, bot die hohe Frequenz des Heuschreckengesanges bedeutende Schwierigkeiten dar. Die meisten Mikrophone nämlich versagen in diesem Bereiche völlig und Mikrophone, die auf diese Frequenzen reagieren, sind ausserordentlich kostspielig.

Nur durch die ausserordentliche Liebenswürdigkeit des Herrn Oberassistenten Callesen und anderer Techniker der dänischen Statsradiofoni, die mir ein Weston Electric Mikrophon („Moving Coil“ Typus) und einen speziell dazu passenden Verstärker (mit vier Stufen, von denen die letzte zugleich als Gleichrichter diente) zur Verfügung stellten, wurde es mir ermöglicht, 18 Tage lang Registrierungen des Gesanges von 3 *Tett. viridissima* zu verfolgen, und zwar unter verschiedenen Verhältnissen, die ohne Ausnahme von aussen in dem isolierten Raume hervorgerufen werden konnte, so dass ich nur ein paarmal während der gesamten Versuchsperiode in den Raum zu gehen brauchte, um die Tiere mit Futter zu versorgen.

Der Registrierungsapparat, der zusammen mit dem Verstärker und den Batterien ausserhalb des isolierten Raumes untergebracht war, bestand aus einer einfachen elektrischen Klingel und einem Kymographion; die Glocke der Klingel wurde abgeschraubt und der Knebel durch

einen Schreibarm ersetzt. In dem Anodenkreis des Ausgangsrohrs (das zugleich Gleichrichter war) in dem Verstärker wurde ein speziell eingestelltes Relais eingeschaltet dessen Sekundärkreis aus der „Klingel“ und einer dazu passenden Trockenbatterie bestand*).

Trotzdem das Mikrophon auf den Gesang von *Tett. cantans* recht gut reagierte, war es doch etwas schwie-

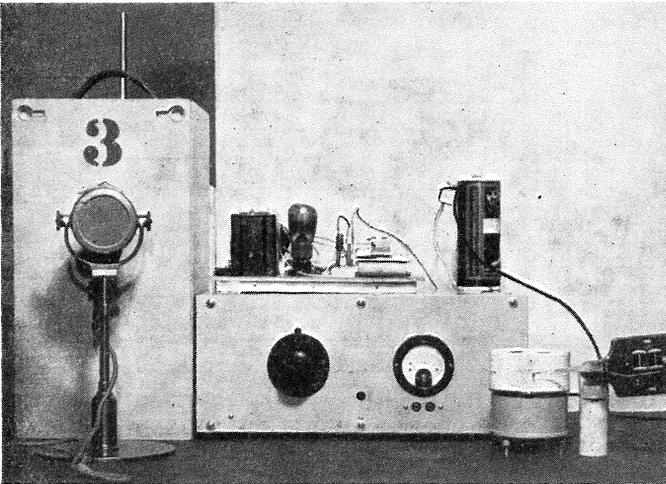


Abb. 15. Apparatur zur Registrierung des Gesanges. Links: Das Mikrophon (dahinter das Batteriekästchen). In der Mitte: Der Verstärker (oben Ausgangsstufe und Relais). Rechts: Das Kymographion und die Schreibanordnung.

riger mit der *viridissima*; worin noch ein Beweis dafür zu sehen ist, dass der Gesang von *cantans* etwas tiefere Frequenz hat als der von *viridissima*.

Die Tiere (3 Individuen), wurden in eine Glasschale von 12 cm Durchmesser und einer Tiefe von 7 cm gelegt, und die Schale wurde mit einem Drahtnetz bedeckt;

*) Während des Druckes ist eine Abhandlung von Park (1937) erschienen, in welcher eine Technik zur Registrierung der von *Passalus* erzeugten Läufe beschrieben wird.

einige Millimeter darüber befand sich das Mikrophon. Durch diese Aufstellung wurde jede Stridulation registriert. Leider wurden aber auch andere von aussen her kommende Geräusche aufgezeichnet, so dass ich drastische Verhaltensmassregeln über das Benehmen im angrenzenden Teile des Gebäudes anordnen musste.

Zunächst untersuchte ich, ob der Gesang bei zwölfstündigem Tag- und Nachtrhythmus wie die Aktivität auf das Licht reagierte. Nachdem sich dieses als richtig

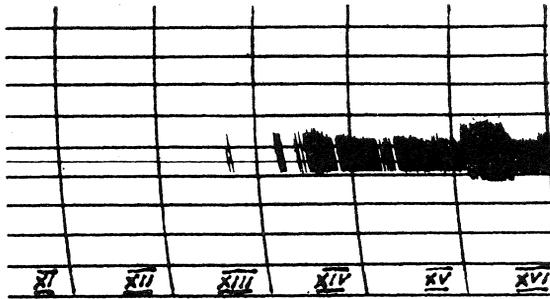


Abb. 16. Registrierung des Gesanges.

erwiesen hatte — dabei ist es von besonderem Interesse, dass der Gesang ein wenig vor Eintritt der Dunkelheit anfängt — wurden die Tiere bei Dunkelheit untersucht. Dieses ergab ähnliche Resultate wie oben. Um die Temperatur konstant zu halten, wurde dann eine zweite Lampe angezündet, die aber mit Russ geschwärzt war. Aus technischen Gründen musste ich das elektrische Netz einige Stunden lang gänzlich ausschalten. Sofort fingen die Tiere an zu singen. Dieses wurde ein paar mal wiederholt und immer mit demselben Erfolg: es war deutlich, dass eine Stimulanz für den Gesang eintrat, sobald die „dunkle Lampe“ erlosch. Vielleicht konnte also auch eine Temperaturabnahme die Aktivität des Gesanges auslösen? Die Lampe wurde darauf untersucht, und es zeigten sich ein paar Risse in der Russ-Schicht;

sie war also nicht ganz dunkel und es war denkbar, dass dieser schwache Lichtschimmer den Gesang hervorgerufen hatte. Dieses war auch tatsächlich der Fall, was sich sofort zeigte, als ich einen völlig dunklen Heizkörper benutzte, indem kein Gesang auf das Erlöschen der Heizung erfolgte. Nachdem dieses festgestellt worden war, wurde in den folgenden Versuchen Temperaturschwankungen nicht mehr berücksichtigt.

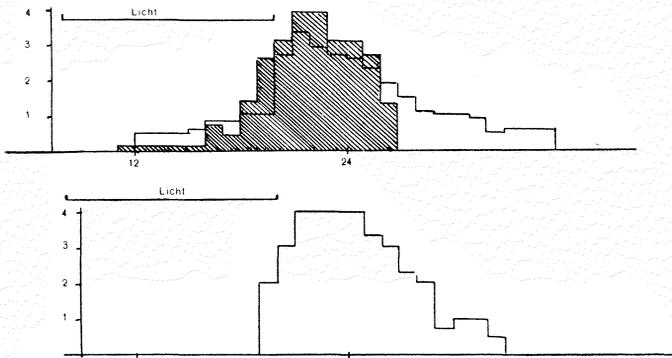


Abb. 17. Oben: Aktivität von *Tettigonia viridissima* nach Versuchen in den Jahren 1936 (schraffiert) und 1937.

Unten: Gesangaktivitätsversuche 1937.

Darauf versuchte ich, ob es möglich wäre, die Tiere auf einen anderen Rhythmus einzustellen, nämlich auf 12 Stunden statt auf 24. Also 6 Stunden Dunkelheit und 6 Stunden Licht. Dies gelang ohne Schwierigkeiten, doch dauerte es eine kurze Zeit, ehe die Tiere den Gesang nach Eintritt der „künstlichen“ Dunkelheit begannen.— Nach 12 Stunden Licht tritt wie oben angeführt, der Gesang schon in der letzten Stunden des „Tages“ ein.

Wenn man das Licht 24 Stunden lang brennen lässt, folgt etwa 12 Stunden nach Abschluss der letzten Gesangsperiode eine kleine „Singstunde“; wenn der Gesang nicht durch „planmäßige“ Dunkelheit verstärkt wird, hört er bald wieder auf.

Es wurde oben beschrieben, dass sowohl der Uebergang von 25 Watt Licht zu der berussten aber nicht ganz dunklen Lampe als der Uebergang von diesem Lichtschimmer zu absoluter Finsternis den Gesang hervorrief. Es wurde deshalb untersucht, ob eine kleinere Abstufung der Lichtintensität eine ähnliche Wirkung hätte. Anfangs war eine 25 Watt Lampe und eine 15 Watt Lampe angezündet. Die Ausschaltung der 25 Watt

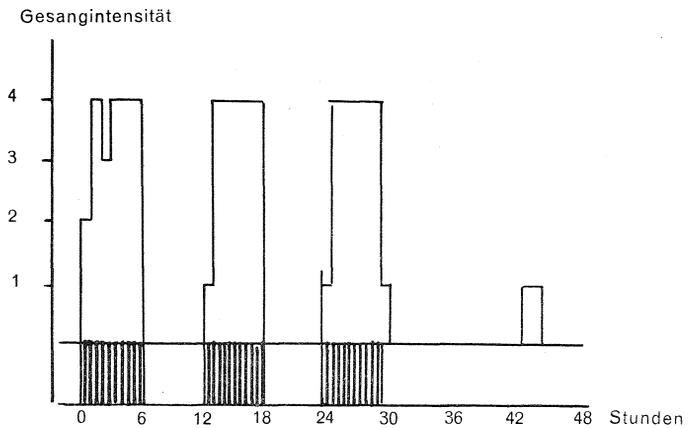


Abb. 18. Beispiel für die Gesangversuche. 6 Stunden Licht und 6 Stunden Dunkelheit abwechselnd. Danach 24 Stunden Licht.

Lampe, also die Verminderung der Intensität von 40 Watt auf 15 Watt war nicht imstande, den Gesang hervorzulocken. Es muss also die Lichtintensität auf bedeutend mehr als die Hälfte reduziert werden, um von *T. viridissima* als solche wahrgenommen zu werden.

Am Schluss wurde untersucht, welches Spektralbereich wirksam ist. Es wurde dabei ein Lichtfilter in einen kleinen Fahrrad-Reflektor eingeschaltet und etwa 8 Stunden lang in etwa 30 cm Entfernung von der Schale mit den Insekten angezündet, worauf 8 Stunden Finsternis folgten. Beginn der Gesang nach dem Er-

löschen der Lampe, so folgte daraus, dass die betreffende Farbe als Licht wahrgenommen wurde.

Es wurden Filter von Ilford verwandt, und zwar

Spektrum Violet	(382—496 $\mu\mu$, max. 450 $\mu\mu$)
Spektrum Green	(490—562 $\mu\mu$, max. 524 $\mu\mu$)
Spektrum Yellow	(556—632 $\mu\mu$, max. 584 $\mu\mu$)
Spektrum Red	(610—762 $\mu\mu$, max. 668 $\mu\mu$)

Für sämtliche vier Farben ergab sich eine positive Reaktion.

Der letzte Versuch schloss sich diesen Farbenversuchen an: es wurde versucht, ob mittels einer erwärmten Metallplatte erzeugte infrarote Strahlen die Reaktion hervorrufen könnten. Ich erhielt dabei eine nicht ganz deutliche positive Reaktion; obwohl der Versuch wiederholt werden muss, was mir nicht möglich war, ist das Resultat dieses letzten Versuches deutlich genug, um sämtliche Farbenversuche, bei denen ich die infraroten Strahlen nicht abfiltriert hatte, zu kompromittieren. Dagegen hätten sie in anderer Hinsicht Interesse, indem sie zeigten, dass es möglich ist, die Tiere auch an einen 16-stündigen Rhythmus zu gewöhnen.

6. Oekologie der drei Laubheuschrecken.

Nachdem ich oben berichtet habe, wie die Tiere in der freien Natur leben und im Laboratorium auf äussere Faktoren reagieren, bleibt mir nur noch übrig zu untersuchen, wie die Verhältnisse an den Orten liegen, wo die Tiere natürlich vorkommen, um darauf diese drei Elemente zu verschmelzen, um ein Gesamtbild der Oekologie und besonders die nächtliche Gesangsaktivität von *T. viridissima* (und *T. cantans*) verständlich zu machen. Bei unserem heutigen Wissen ist dieses indessen wohl kaum ganz durchzuführen, doch glaube ich, dass es möglich ist, nach gewissen Linien zu arbeiten, die nicht ganz ohne Interesse sein dürften.

Ueber die bioklimatischen Verhältnisse der drei Biotopen kann ich folgendes mitteilen:

Seit mehreren Jahren habe ich mit Hilfe einer Technik, die an anderer Stelle genauer beschrieben werden wird, thermoelektrische Messungen auf verschiedenen Biotopen durchgeführt. In diesem Jahre (1937) habe ich auch die Messungen teils an solchen Stellen durchgeführt, wo nach meinen Erfahrungen *Decticus* an grasbewachsenen Stellen zwischen Heidekraut seinen Lieblingsaufenthaltort hat, teils in einer Birke und in einem Erlengebüsch, wo *T. viridissima* auftritt; die Baumthermometer waren dabei in etwa 3 m Höhe über dem Boden befestigt, die Bäume und Büsche selber waren etwa 5 m hoch.

Nach diesen Messungen, von denen ein Teil in der Tabelle p. 161 wiedergegeben sind, wird es deutlich, dass der Gesang für beide Arten eine gewisse Minimumtemperatur erfordert, und dass diese für *Decticus* um etwa 23—25° liegt, für *T. viridissima* dagegen um 12—13° liegt.

Wenn wir annehmen, dass die für die Larven durchgeführten Präferenzversuche auch für die erwachsenen Tiere Gültigkeit behalten — was an und für sich nicht gegeben ist, nach meinen Beobachtungen mit erwachsenen Individuen aber als wahrscheinlich bezeichnet werden muss — so sehen wir, dass *T. viridissima* bei abnehmender Temperatur singen fast bis zu dem Augenblick, bis die Kältestarre eintritt. *Decticus* dagegen beginnt ihren Gesang erst, wenn die zunehmende Temperatur in das Bereich des Präferendums gelangt ist.

Also: *Decticus* singt nur, wenn die Temperatur hoch genug ist, vielleicht nicht ohne einen unsicheren Rhythmus.

Tett. viridissima dagegen singt, wenn das Tageslicht erlischt bis es zu kalt wird; dieses geschieht zunächst am Boden, wo die Temperaturen ja abends viel früher unter den minimalen Wert gelangen. Deshalb hört man

am späten Abend die Tiere nur in den höchsten Bäumen singen, in denen noch eine höhere Temperatur herrscht.

Weil aber auch eine Neigung vorhanden ist, den Gesang 12 Stunden nach Abschluss der vorigen Gesangsperiode wieder anzufangen, beginnen auch diejenigen Tiere, die sich an den niedrigsten Orten aufhalten, zuerst am Nachmittag, weil die Kälte sie auch zuerst in der Nacht zum Schweigen bringt.

Tagesstunde	Temperatur des Aufent- haltensortes	Tier	+ : singt ÷ : singt nicht
9 Uhr 40'	23,0	<i>Decticus verrucivorus</i>	+
14 " 00'	23,1	—	+
9 " 00'	24,6	—	+
15 " 00'	24,8	—	+
10 " 00'	26,9	—	+
14 " 00'	31,7	—	+
13 " 00'	32,8	—	+
21 " 00'	7,4	<i>Tettigonia viridissima</i>	÷
18 " 15'	8,5	—	÷
22 " 30'	9,5	—	÷
19 " 15'	13,1	—	÷
20 " 45'	14,1	—	÷
21 " 15'	12,4	—	÷
22 " 05'	14,5	—	÷
23 " 00'	9,3	—	+
22 " 10'	10,4	—	+
22 " 00'	11,0	—	+
22 " 30'	11,7	—	+
23 " 00'	11,8	—	+
22 " 00'	12,8	—	+
20 " 00'	13,1	—	+
20 " 00'	13,7	—	+
21 " 00'	13,8	—	+
22 " 00'	15,4	—	+
22 " 00'	16,7	—	+
19 " 00'	17,5	—	+
19 " 15'	19,2	—	+

Der nächtliche Gesang von *viridissima* ist also vor allem durch den Eintritt der Dunkelheit zu erklären. Die äusseren Faktoren sind den Spuren jenes endogenen Faktors, der sich in der Wiederkehr der Aktivität nach etwa 12 Stunden zeigt, bei weitem überragend.

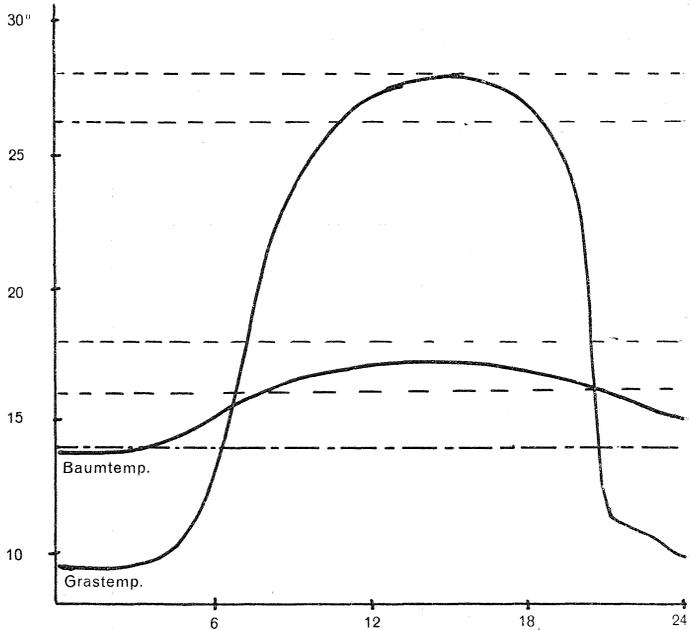


Abb. 19. Täglicher Verlauf der Temperaturen im Gras und in den Bäumen August 1937. Die beiden gestrichelten Linien oben begrenzen das Gebiet des Präferendums von *Decticus verrucivorus*, die unteren das von *Tett. viridissima*. Die unterste wagerechte Linie gibt die vermutete Temperaturgrenze des Gesanges von *Tettigonia viridissima*. — Halbschematisch.

Litteratur.

- Berg, Kai, 1937. Contributions to the biology of *Corethra* Meigen (Chaoborus Lichtenstein). — Biol. Medd. Vid. Selsk. Cph. XIII. 11. 101 pp.
- Bodenheimer, F. S., 1929. Studien zur Epidemiologie, Oekologie und Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke (*Schistocerca gregaria* Forsk.). — Z. angew. Ent., Bd. 15.
- Boldyrev, B., 1913. Das Liebeswerben und die Spermatophoren bei einigen Locustodeen und Gryllodeen. — Hor. Soc. Ent. Ross., Bd. 40.
- 1915. Contributions à l'étude de la structure des spermatophores et des particularités de la copulation chez *Locustodea* et *Gryllodea*. — Ibid., Bd. 41.
- Bolivar, D. I., 1887. — In: Actas de la Sociedad Española de Historia Natural, 16 p. 70—73.
- Cholodkovsky, N., 1913. Ueber die Spermatodosen der Locustiden. — Zool. Anz. 41 p. 615—619.
- Faber, A., 1928. Die Bestimmung der deutschen Geradflügler (Orthopteren) nach ihren Lautäusserungen. — Z. wiss. Ins. Biol. Bd. 23.
- 1929. Die Lautäusserungen der Orthopteren. (Lauterzeugung, Lautabwandlung und deren biologische Bedeutung, sowie Tonapparat der Geradflügler). I. Vergleichende Untersuchungen. — Z. Morph. Oekol. Tiere. Bd. 13.
- 1932. Untersuchungen über die biozönotischen, tierpsychologischen und vergleichendphysiologischen Probleme der Orthopterenstridulation. — Ibid., Bd. 26.
- Findal, J. Kr., 1936. Ny Løvgræshoppe for Danmark. — Flora og Fauna 42, p. 121—124.
- 1937. Den syngende Græshoppe (*Tettigonia cantans* Fuessly) og andre sjældne Insekter paa Fyn. — Ibid. 43, p. 128.
- Gunn, D. L., 1936. The temperature and humidity relations of the cockroach. III. A comparison of temperature preference and rates of desiccation and respiration of *Periplaneta americana*, *Blatta orientalis* and *Blatella germanica*. — Journ. of exper. Biol. 12 p. 185—190.
- Hemmingsen, A. M., & N. B. Krarup, 1937. Rhythmic diurnal variations in the oestrus phenomena of the rat and their susceptibility to light and dark. — Biol. Medd. Vid. Selsk. Cph. XIII. 7. 61 pp.
- Herter, K., 1923. Untersuchungen über den Temperatursinn der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus* L.). — Biol. Zentralbl. Bd. 43 p. 27—30.

- Herter, K. Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille (*Acheta domestica* L.) und der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). — Ibid. p. 282—285.
- 1934. Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetiere. — Ibid. Bd. 54 p. 487—507.
- Jørgensen, N. R., 1916. Undersøgelser over Frequensflader og Korrelation. Disp. København.
- Kozhantschikow, W., 1934. Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. II. Ueber die Temperaturabhängigkeit einzelner physiologischer Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus. — Zeit. f. angew. Ent. 20 Heft 4.
- Nielsen, E. Tetens, 1935. Ueber den Stoffwechsel der von Grabwespen paralytierten Tiere. — Vidensk. Medd. fra dansk naturh. Foren. Bd. 99 p. 149—231.
- Park, Orlando, I. A. Lockett & D. Myers, 1931. Studies in nocturnal ecology with special reference to climax forest. — Ecology 12 p. 709—727.
- & J. G. Keller, 1932. Studies in nocturnal ecology II. Preliminary analysis of activity rhythm in nocturnal forest insects. — Ibid. 13 p. 335—346.
- 1935a. Studies in nocturnal ecology III. Recording apparatus and further analysis of activity rhythm. — Ibid. 16 p. 152—163.
- & O. Sejba, 1935 b. Studies in nocturnal ecology IV. Megalodachne heros. — Ibid. 16 p. 164—172.
- 1937. Further analysis of activity in the beetle, *Passalus cornutus*, and description of audio-frequenzy recording apparatus. J. anim. Ecol. 6 p. 239—253.
- Regen, J., 1914. Untersuchungen über die Stridulation und das Gehör von *Thamnotrizon apterus* Fab. — SB. Ak. Wiss. Wien, Bd. 123.
- 1926. Über die Beeinflussung der Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. durch künstlich erzeugte Töne und verschiedenartige Geräusche. — Ibid., Bd. 139.
- Thomsen, E., & M. Thomsen, 1937. Ueber das Thermopräferendum der Larven einiger Fliegenarten. — Z. vergl. Phys. 24.
- Tümpel, R., 1901. Ueber die Wirkungsweise der Füße der Laubheuschrecken. — Allg. Z. Ent., Bd. 6.
- 1912. Biologisches und Anatomisches über *Locusta viridis-sima* L. — SB. nat. Ver. Preuss. Rheinl. Westfal.