Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 68 (1995)

Heft: 1-2

Artikel: Paarungswahlverhalten von Chorthippus biguttulus und C. eisentrauti (Orthoptera : Acrididae)

Autor: Ingrisch, S. / Bassangova, N.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-402577

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
68, 1 – 6, 1995

Paarungswahlverhalten von *Chorthippus biguttulus* und *C. eisentrauti* (Orthoptera: Acrididae)

S. INGRISCH[1] & N. BASSANGOVA[2]

Ehem. Entomologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich. Jetzige Anschrift:
[1]Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt/M.;
[2]Per. Theatralnii 3/1, 358000 Elista, Kalmükische Republik, Russische Förderation.

Mate choice of Chorthippus biguttulus and C. eisentrauti (Orthoptera: Acrididae). – Behavioural studies on the selectivity of females of *Chorthippus biguttulus* (L.) and *C. eisentrauti* (RAMME) were done with specimens of 3 populations: Pressegger See, Carinthia (*C. eisentrauti*) (P); Bivio, Grisons (*C. eisentrauti*) (B); Hönggerberg, Zurich (*C. biguttulus*) (Z). 5 combinations of females and males were studied: 1. ♀♀ (P) with ♂♂ (P) and ♂♂ (Z) (3 repetitions), 2. ♀♀ (Z) with ♂♂ (Z) and ♂♂ (P) (4 repetitions), 3. ♀♀ (B) with ♂♂ (B) and ♂♂ (Z) (2 repetitions), 4. ♀♀ (B) with ♂♂ (B) and ♂♂ (P), 5. ♀♀ (P) with ♂♂ (P) and ♂♂ (B). In each repetition, 6 females were kept together with 6 males of the same and 6 males of a different population. Males of both taxa did not distinguish between females of *C. biguttulus* and *C. eisentrauti*. Females of both populations of *C. eisentrauti* distinctly preferred males of their own population for mating. Females of *C. biguttulus* showed only a weak preference for males of their own population. However, each of the 4 repetitions revealed different results: in two repetitions, females of *C. biguttulus* preferred males of their own population, in one repetition males of *C. eisentrauti* and in one repetition there was no selectivity. *C. biguttulus* and *C. eisentrauti* are regarded to be sister species on the way to differentiation with the isolating mechanisms not fully evolved.

Keywords: *Chorthippus biguttulus, C. eisentrauti*, mate choice.

EINLEITUNG

Chorthippus biguttulus (LINNÉ, 1758) und *C. eisentrauti* (RAMME, 1931) sind zwei nahe verwandte Taxa, deren systematischen Stellung zueinander umstritten ist. *C. eisentrauti* unterscheidet sich von *C. biguttulus* hauptsächlich durch etwas schlankere Vorderflügel, auf denen das Subcostalfeld weniger erweitert ist, eine auffällige Rotfärbung von Hinterschienen und Abdomenende sowie einen etwas dickeren Kopf, der aber mit allgemein etwas größeren Körpermaßen einhergeht. Die Unterschiede sind graduell und die Merkmale überlappen sich in einem weiten Bereich (INGRISCH, im Druck). Bezüglich der Männchen-Stridulation treten folgende Unterschiede auf: Die Verse von *C. eisentrauti* sind im Mittel deutlich kürzer (Dauer etwa 1 s) als jene von *C. biguttulus* (Dauer etwa 2-3 s) und werden dafür in größerer Zahl pro Gesang vorgetragen (meist vier- bis achtmal statt im Mittel dreimal). Das Silbenmuster der Verse ist unregelmäßiger als jenes von *C. biguttulus*. Auch bezüglich der Stridulation treten aber Überschneidungen zwischen beiden Taxa auf (INGRISCH, im Druck).

Der Verbreitungsschwerpunkt von *C. eisentrauti* liegt auf der Alpensüdseite in der insubrischen Region, in welcher *C. biguttulus* fehlt (NADIG, 1991). Man könnte daher an eine Subspecies denken; doch überlappen sich die Areale beider Taxa in den Südostalpen (Dolomiten und Kärnten).

Eine Möglichkeit, die Zugehörigkeit zweier Populationen zur selben oder zu verschiedenen Arten nachzuweisen, ist die Kreuzbarkeit und die Ermittlung der

Fruchtbarkeit von Hybriden. Innerhalb der *C. biguttulus*-Gruppe lassen sich aber selbst entfernter verwandte Arten wie *C. biguttulus* und *C. mollis* (CHARPENTIER, 1825) im Labor leicht kreuzen und fruchtbare Nachkommen erhalten (VON HELVERSEN & VON HELVERSEN, 1975; SYCHEV, 1979). Das seltene Auffinden von Freiland-Hybriden spricht jedoch dafür, daß die Unterschiede im Verhalten ausreichen, um ein Vermischen zweier Arten bei syntopen Auftreten zu verhindern (PERDECK, 1957). Nun sind sich *C. biguttulus* und *C. eisentrauti* nicht nur morphologisch, sondern auch im Verhalten äußerst ähnlich. In der vorliegenden Arbeit soll der Frage nachgegangen werden, ob die geringen Unterschiede bereits ausreichen, die Separation beider Taxa zu gewährleisten, so daß bereits zwei getrennte Arten vorliegen, oder ob sich beide beliebig vermischen, so daß *C. eisentrauti* nur als Forma zu werten wäre.

Um diese Frage zu beantworten, wurde das Paarungswahlverhalten der Weibchen anhand zweier Populationen von *C. eisentrauti* und einer Population von *C. biguttulus* untersucht. In 5 Kombinationen hatten jeweils 6 Weibchen einer der 3 Populationen die Auswahl zwischen 6 populationsgleichen und 6 populationsverschiedenen Männchen. Neben den Kopulationen wurde auch die Zahl der erfolglosen Werberituale protokolliert und Aufzeichnungen zum Werbeverhalten gefertigt.

METHODEN

Die untersuchten Insekten entstammen drei Populationen:

1. Kärnten, Pressegger See (Seeblickfelsen), 800-1500 m, Typenfundort von *C. eisentrauti* (P);
2. Graubünden, Bivio, Capalotta, 1800 m, *C. eisentrauti* (B);
3. Zürich, Hönggerberg, 520 m, *C. biguttulus* (Z).

Alle für die Wahlversuche verwendeten Tiere wurden im Labor aus Eiern gezüchtet. Die Aufzucht der Larven erfolgte zunächst in Holzkäfigen mit Gazewänden (43 x 25 x 40 cm). Die Wahlversuche wurden in etwas größeren Käfigen (48 x 37 x 41 cm) durchgeführt, deren Vorderwand aus Glas bestand, wodurch die Beobachtung erleichtert wurde. In beiden Käfigtypen war in die Rückwand eine 60-Watt-Glühbirne eingelassen, welche die Tageslänge regulierte und den Heuschrecken gleichzeitig als Wärmequelle diente. Die Käfige standen in einem Gewächshaus bei Temperaturen, die etwa zwischen 19 °C (nachts) und 27 °C (tags) schwankten. Aufzucht und Wahlversuche wurden bei einem Licht-Dunkel-Zyklus von LD 16/8 durchgeführt. Als Futter dienten Keimpflanzen von Weizen und Haferflocken.

Für die Paarungswahlversuche wurden jeweils 6 Weibchen einer Population mit 12 Männchen in einem Käfig gehalten. Von den Männchen entstammten 6 derselben Population wie die Weibchen und 6 einer der anderen Populationen. Die Insekten waren zuvor mittels Lackmalstiften markiert worden, wobei sowohl die Populationen als auch die Geschlechter durch verschiedene Farben unterschieden wurden. Das Verhalten der Tiere wurde am Tage, jeweils 8 - 10 Stunden pro Tag, beobachtet und protokolliert. Die Dauer der Wahlversuche variierte zwischen 7 und 26 Tagen. Sie wurden in zwei Serien durchgeführt. Zunächst wurden Männchen und Weibchen während der gesamten Versuchsdauer gemeinsam gehalten. Dies erwies sich jedoch als ungünstig, da sich die Tiere unter diesen Bedingungen während der Beobachtungszeit nur selten paarten. In der zweiten Serie mit neu gezüchteten Tieren wurden daher Weibchen und Männchen nur während der Beobachtungszeit am Tage gemeinsam gehalten, nachts jedoch in getrennten Käfigen. Unter diesen Bedingungen war die Zahl beobachtbarer Paarungen merklich erhöht.

Insgesamt wurden die folgenden 5 Kombinationen von Weibchen und Männchen untersucht:

1. ♀♀ *C. eisentrauti* (P) mit ♂♂ *C. eisentrauti* (P) und ♂♂ *C. biguttulus* (Z)
2. ♀♀ *C. biguttulus* (Z) mit ♂♂ *C. biguttulus* (Z) und ♂♂ *C. eisentrauti* (P)
3. ♀♀ *C. eisentrauti* (B) mit ♂♂ *C. eisentrauti* (B) und ♂♂ *C. biguttulus* (Z)
4. ♀♀ *C. eisentrauti* (B) mit ♂♂ *C. eisentrauti* (B) und ♂♂ *C. eisentrauti* (P)
5. ♀♀ *C. eisentrauti* (P) mit ♂♂ *C. eisentrauti* (P) und ♂♂ *C. eisentrauti* (B)

Die Kombination 1 wurde dreimal, die Kombination 2 viermal und die Kombination 3 zweimal wiederholt.

ERGEBNISSE

In allen Kombinationen warben die Männchen jeweils beider Populationen um die Weibchen (Tab. 1). Die Zahl der erfolglosen Werbungsrituale der Männchen vor populationsgleichen und populationsverschiedenen Weibchen unterschied sich in keiner Kombination signifikant voneinander (χ^2-Test). Das bedeutet, daß weder die Männchen von *C. biguttulus* noch jene von *C. eisentrauti* zwischen den Weibchen des eigenen und des fremden Taxons differenzierten. Unterschiedliche Paarungshäufigkeit zwischen populationsgleichen und populationsverschiedenen Partnern waren also auf die Selektivität der Weibchen zurückzuführen.

Paarungen konnten häufiger zwischen populationsgleichen als zwischen populationsverschiedenen Partnern beobachtet werden (Tab. 1), signifikant war dies aber nur für die Wahl der Weibchen von *C. eisentrauti* (Kombination 1 und 3). Sowohl die Weibchen von Pressegger See (χ^2-Test, $p < 0.01$) als auch jene von Bivio ($p < 0.05$) zogen die Männchen der eigenen Population den *C. biguttulus*-Männchen von Zürich vor. Die *C. biguttulus* Weibchen von Zürich zeigten dagegen nur eine geringe Bevorzugung für die Männchen der eigenen Population. Die Kombination 2 (♀♀ Zürich, ♂♂ Zürich und ♂♂ Pressegg) wurde viermal mit verschiedenen Tieren wiederholt, die sich im einzelnen jedoch sehr unterschiedlich verhielten. Das Verhältnis der populationsgleichen zu den populationsverschiedenen Paarungen betrug im einzelnen: 6:0, 3:7, 5:5 und 9:4. In zwei Wiederholungen wurden somit populationsgleiche Partner bevorzugt, in einer Wiederholung trat keine Bevorzugung auf und in einer Wiederholung wurden sogar die populationsfremden Partner etwas bevorzugt. Die Differenzen sind aber in keinem Fall signifikant, da die Zahl der Einzelbeobachtungen zu gering ist (χ^2-Test). In den beiden Kombinationen, in denen die beiden Populationen von *C. eisentrauti* untereinander getestet wurden (Kombination 4 und 5), war die Zahl der Paarungen in der Beobachtungszeit zu gering für eine endgültige Aussage.

Tab. 1. Übersicht über die Paarungswahlversuche mit *Chorthippus biguttulus* (L.) [Zürich] und *C. eisentrauti* (RAMME) [Pressegg, Bivio].

lfd. Nr.	Wiederholungen	Herkunft der ♀♀	Herkunft der ♂♂	Paarungen mit populationsgleichen ♂♂	Paarungen mit populationsverschiedenen ♂♂	Erfolglose Werbung von populationsgleichen ♂♂	Erfolglose Werbung von populationsverschiedenen ♂♂	Beobachtungsdauer (Tage)
1	3	Pressegg	Pressegg & Zürich	24	4	32	24	23
2	4	Zürich	Zürich & Pressegg	23	16	22	21	59
3	2	Bivio	Bivio & Zürich	11	2	19	14	18
4	1	Bivio	Bivio & Pressegg	1	2	14	18	26
5	1	Pressegg	Pressegg & Bivio	0	0	25	16	23

Das Balzverhalten von *C. biguttulus* wurde bereits ausführlich beschrieben (JACOBS, 1953), so daß hier nur einige Besonderheiten erwähnt werden sollen. *C. biguttulus*-Männchen balzten etwas häufiger vor als hinter den Weibchen (15 von 28 protokollierten Beobachtungen). In 10 Fällen balzten die Männchen hinter und dreimal links-hinter den Weibchen. Die Männchen von *C. eisentrauti* balzten hauptsächlich hinter den Weibchen (19 von 24 Beobachtungen), einmal vor ihnen, zweimal von vorne-links und einmal von hinten-links.

Bei den nicht erfolgreichen Balzversuchen der Männchen vor *C. eisentrauti*-Weibchen von Pressegger See wurden von den *C. biguttulus*-Männchen 8 Balzversuche ohne Ansprung und 10 nach erfolgtem Ansprung beendet. Die Balzversuche der *C. eisentrauti*-Männchen endeten elfmal ohne Ansprung und 23mal mit Ansprung. Die Balzversuche der *C. eisentrauti*-Männchen waren somit geringfügig aggressiver als jene der *C. biguttulus*-Männchen, doch sind die Unterschiede nicht signifikant. Die Weibchen reagierten auf die Männchen beider Arten in gleicher Weise. Männchen, die nicht ansprangen, wurden entweder nicht beachtet, oder die Weibchen entfernten sich. Männchen, die ansprangen, wurden durch Schienenschleudern vertrieben.

Mit *C. eisentrauti*-Weibchen von Bivio und *C. biguttulus*-Weibchen von Zürich ergaben sich ähnlich Verhältnisse. *C. biguttulus*-Männchen beendeten die Balz vor Bivio-Weibchen sechsmal ohne und siebenmal mit Ansprung und vor *C. biguttulus*-Weibchen sechsmal ohne und neunmal mit Ansprung. *C. eisentrauti*-Männchen beendeten die Balz vor Bivio-Weibchen siebenmal ohne und 16mal mit Ansprung sowie vor *C. biguttulus*-Weibchen dreimal ohne und 14mal mit Ansprung. Die *C. eisentrauti*-Männchen zeigten also auch in diesen beiden Versuchen ein etwas aggressiveres Balzverhalten. Sowohl die Bivio-Weibchen als auch die *C. biguttulus*-Weibchen reagierten wie die Weibchen von Pressegger See auf nicht anspringende Männchen durch Entfernen oder Nichtbeachten, und auf anspringende Männchen durch Schienenschleudern.

DISKUSSION

Chorthippus biguttulus gehört zu den Acridier-Arten, deren Weibchen sich relativ selten paaren. Unmittelbar nach der Imaginalhäutung werden zunächst während einer vier- bis fünftägigen Reifungsphase Paarungen ganz abgelehnt. Es folgt eine etwa einwöchige Periode erhöhter Paarungsbereitschaft, in der sich die Weibchen in der Regel einmal paaren (z.B. KRIEGBAUM, 1988, KRIEGBAUM & VON HELVERSEN, 1992). Etwa zwei Wochen (11-15 Tage) nach der Imaginalhäutung findet die erste Eiablage statt (KRIEGBAUM, 1988). Zwischen dieser und den folgenden Eiablagen verpaaren sich die Weibchen nur noch selten. Diese Beobachtungen werden durch die eigenen Ergebnisse bestätigt, wonach pro Weibchen nur ein bis zwei Paarungen beobachtet werden konnten.

Während der Phase erhöhter Paarungsbereitschaft beantworten die Weibchen die Stridulation der Männchen und locken sie dadurch an. Doch sind die Weibchen nicht bereit, sich mit jedem der angelockten Männchen zu paaren (KRIEGBAUM, 1988). Insbesondere Männchen, deren Gesangsmuster nicht dem arttypischen Schema entspricht, werden von den Weibchen oft abgelehnt. So hatten stumme oder einbeinig singende Männchen von *C. biguttulus* praktisch keinen Paarungserfolg, wenn auch "normale" Männchen anwesend waren (KRIEGBAUM, 1989, KRIEGBAUM & VON HELVERSEN, 1992). Trafen die Weibchen allerdings keine "normalen" Männ-

chen paarten sie sich schließlich, wenn auch verzögert, selbst mit stummen Partnern (KRIEGBAUM, 1988).

In den vorliegenden Wahlversuchen zeigten die Weibchen sowohl von *C. biguttulus* als auch von *C. eisentrauti* wenigstens tendenziell eine Bevorzugung für Partner, die derselben Population angehörten. Man könnte daraus schließen, daß die Verhaltensunterschiede zwischen beiden Taxa bereits groß genug sind, um eine Vermischung zu verhindern. Nun kann man einwenden, daß durch den begrenzten Raum im Käfig, Männchen und Weibchen besonders häufig aufeinander treffen, die Weibchen somit wählerischer sein können als im Freiland. Beide Taxa gehören aber zu den Arten, die auch im Freiland gewöhnlich in hoher Populationsdichte auftreten. KRIEGBAUM (1988) konnte beobachten, daß Männchen von *C. biguttulus* im Freiland etwa alle 72,5 Minuten auf ein Weibchen trafen, eine Anlockung durch Stridulation damit eigentlich nicht notwendig wäre. Vom Eintritt in die Phase erhöhter Paarungsbereitschaft bis zur ersten Eiablage vergeht etwa eine Woche. Den Weibchen verbleibt somit genügend Zeit, sich mit einem Männchen zu verpaaren, das die arteigenen Kriterien gut erfüllt.

In den vorliegenden Wahlversuchen wählten die Weibchen nicht in allen Wiederholungen eindeutig. Dies gilt besonders für eine Wiederholung, in der *C. biguttulus*-Weibchen sich bevorzugt mit *C. eisentrauti*-Männchen statt mit *C. biguttulus*-Männchen paarten. Als Ursache für dieses abweichende Verhalten sind folgenden Möglichkeiten denkbar: 1. Die Weibchen wurden durch den Gesang der gleichzeitig anwesenden *C. biguttulus*-Männchen zur Paarung stimuliert. 2. Die Männchen von *C. eisentrauti* sind aggressiver und ausdauernder in der Werbung. 3. Die Stridulation beider Taxa ist variabel, Versdauer und Verszahl unterscheiden sich zwar im Mittel zwischen beiden Taxa, doch nicht zwischen allen Individuen. Im Versuch könnten zufällig solche Männchen von *C. eisentrauti* verwendet worden sein, deren Stridulation noch in die Gesangsnorm von *C. biguttulus* fällt. 4. Die Unterschiede in der Stridulation der Männchen zwischen beiden Taxa sind für die Partnerwahl der Weibchen nicht von Bedeutung. Die letzte Möglichkeit (4.) wird durch die Ergebnisse in allen übrigen Wiederholungen weitgehend ausgeschlossen. Auch die zweite Möglichkeit ist wenig wahrscheinlich. Zwar beendeten Männchen von *C. eisentrauti* die erfolglosen Werbungsrituale häufiger mit einem Ansprung als *C. biguttulus*-Männchen, die Unterschiede sind aber nicht signifikant. Außerdem paarten sich die *C. biguttulus*-Weibchen in zwei der vier Wiederholungen ausschließlich oder überwiegend mit *C. biguttulus*-Männchen und in einer Wiederholung trat keine Bevorzugung auf. Die Möglichkeiten 1 und 3 sind am wahrscheinlichsten. Das individuelle Stridulationsverhalten der für die Versuche verwendeten Männchen wurde allerdings nicht registriert, so daß die Ursache für das abweichende Verhalten nicht endgültig geklärt werden kann.

Es wäre denkbar, daß die Hybrid-Eier aus obigen Kreuzungen keine oder unfruchtbare Nachkommen ergeben hätten. Dies wurde nicht untersucht. Es ist allerdings wenig wahrscheinlich, da selbst zwischen den weniger nah verwandten *C. biguttulus* und *C. mollis* fruchtbare Labor-Hybriden erzeugt wurden (VON HELVERSEN & VON HELVERSEN, 1975, SYCHEV, 1979). Allerdings gibt SCHMIDT (1987) an, daß Bastarde zwischen *C. biguttulus* und *C. rubratibialis* SCHMIDT, 1978, eine hohe Larvensterblichkeit aufwiesen und nur wenige Imagines ergaben, die sich nicht weiter fortpflanzten. Ferner ist möglich, daß Hybrid-Männchen zwischen *C. biguttulus* und *C. eisentrauti* verminderte Fortpflanzungschancen besitzen, wie dies PERDECK (1957) für Hybriden zwischen *C. biguttulus* und *C. brunneus* (THUNBERG, 1815)

feststellte, da die Hybrid-Männchen das Lautschema keiner der beiden Elternarten richtig wiedergaben. BUTLIN *et al.* (1985) konnten zeigen, daß Weibchen von *C. brunneus* selbst unter "normalen" Männchen solche mit mittleren Gesangscharakteristika bevorzugten. Falls dies auch für die hier untersuchten Arten zutrifft, wäre es möglich, daß Männchen, die von dem jeweils mittleren Gesangsmuster abweichen und im Überschneidungsbereich zwischen beiden Mustern singen, geringere Paarungschancen besitzen. Bei syntopem Vorkommen und hoher Populationsdichte beider Taxa könnte dann eine Fortpflanzungsisolation wirksam sein. Bei sehr niederer Populationsdichte eines der beiden Taxa (oder beider) könnten die Fortpflanzungsbarriere allerdings unwirksam werden, da dann Weibchen der seltenen Form fast ausschließlich mit Männchen der häufigen Form zusammentreffen.

Die Unterschiede in der Stridulation zwischen *C. biguttulus* und *C. eisentrauti* sind zwar sehr gering, offenbar aber doch ausreichend, um eine Trennung zwischen beiden Taxa zu gewährleisten. Im Wahlversuch bevorzugten *C. biguttulus*-Weibchen *C. biguttulus*-Männchen und *C. eisentrauti*-Weibchen wählten sogar fast ausschließlich *C. eisentrauti*-Männchen zur Paarung. Es scheint daher gerechtfertigt, beide Arten als Schwesterarten zu betrachten, die in erdgeschichtlich junger Zeit aus einer gemeinsamen Stammart hervorgegangen sind, und die sich noch auf dem Wege zur Ausdifferenzierung befinden.

SCHRIFTEN

BUTLIN, R.K., HEWITT, G.M. & WEGG, S.F. 1985. Sexual selection for intermediate optimum in *Chorthippus brunneus* (Orthoptera: Acrididae). *Anim. Behav. 33:* 1281-1292.

VON HELVERSEN, D. & VON HELVERSEN, O. 1975. Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae) I. Der Gesang von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis. J. comp. Physiol. 104:* 273-299.

INGRISCH, S. (im Druck). Evolution of the *Chorthippus biguttulus* group (Orthoptera, Acrididae) in the Alps, based on morphology and stridulation. *Revue Suisse Zool.*

JACOBS, W. 1953. Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. *Z. Tierpsychol., Beiheft 1:* 1-228.

KRIEGBAUM, H. 1988. *Untersuchungen zur "Lebensgeschichte" von Feldheuschrecken (Acrididae, Gomphocerinae): Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im natürlichen Habitat.* Dissertation, Erlangen, 97 pp.

KRIEGBAUM, H. 1989. Female choice in the grasshopper *Chorthippus biguttulus. Naturwissenschaften 76:* 81-82.

KRIEGBAUM, H. & VON HELVERSEN, O. 1992. Influence of male songs on female mating behavior in the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae). *Ethology 91:* 248-254.

NADIG, A. 1991. Die Orthopteren. *In*: NADIG, A., SCHWEIZER, W. & TREPP, W.: Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen. *Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden 106:* 227-380.

PERDECK, A.C. 1957. *The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (Chorthippus brunneus THUNBG. and C. biguttulus L.).* Leiden, E.J. Brill, pp. 1-75.

SCHMIDT, G.H. 1987. Adaptation of Saltatoria to various climatic factors with regard to their survival in different geographical regions. *In*: BACCETTI, B. (ed.): *Evolutionary biology of orthopteroid insects.* Ellis Horwood Ltd, Chichester, pp. 550-565.

SYCHEV, M.M. 1979. Morphological and ecological characteristics of *Chorthippus biguttulus* L. and *Ch. mollis* CHARP. (Orthoptera: Acrididae) in the Crimean mountainous region. *Ent. Obozr. 58:* 78-88 [in Russian, English translation: *Ent. Rev. 58 (1980):* 37-43].

(erhalten am 22. August 1994; angenommen am 19. September 1994)