

Das Paarungsverhalten von *Oedipoda coerulescens* (Orthoptera, Acrididae)

Autor(en): **Huber, Walter**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **25 (1952)**

Heft 2

PDF erstellt am: **14.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-401150>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Das Paarungsverhalten von *Oedipoda coerulescens*¹ (Orthoptera, Acrididae)

von

WALTER HUBER,

Naturhistorisches Museum Bern.

1. Einleitung

Beobachtet man die Oedipoden in ihrem natürlichen Gelände, so fällt sogleich der Unterschied im Verhalten von Männchen und Weibchen auf: die Weibchen verharren lange Zeit an der gleichen Stelle. Sie sonnen sich am Morgen oder sie sitzen bei optimaler Temperatur bis zu einer Stunde unbeweglich, weshalb sie sehr schwer aufzufinden sind. Nur wenn sie fressen, legen sie kurze Strecken laufend zurück. Dabei bewegen sie sich ruckweise fort, halten immer wieder inne und führen mit den Hinterschenkeln langsame Bewegungen mit grosser Amplitude aus (entweder synchron oder asynchron). Bei diesen Bewegungen wird kein Ton hörbar. Im Gegensatz zum passiven Verhalten der Weibchen steht das ruhelose Umherwandern der Männchen. Auch sie bewegen sich ruckweise fort, wobei sie immer wieder mit den Hinterschenkeln jene langsamen und lautlosen Bewegungen ausführen. Das ruhelos wandernde Männchen sucht scheinbar einen Paarungspartner.

Man kann indessen oft beobachten, dass Männchen ganz nahe an unbeweglichen Weibchen vorbeiwandern, ohne sie zu bemerken. In einigen Fällen war die Distanz zwischen Männchen und Weibchen kleiner als ein cm. Die Männchen können also ruhende Weibchen weder sehen noch riechen. Entweder sind die Oedipoden schlechte Riecher oder aber die Weibchen haben keinen spezifischen Geruch. Weiter fällt auf, dass die letzteren auf vorbeiwandernde Männchen *nicht* reagieren.

¹ Arbeit ausgeführt im Biologenkamp der Universität Leiden in Hulshorst (Gelderland) unter der Leitung von Prof. N. TINBERGEN. Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn Prof. TINBERGEN für die grosszügige Aufnahme und Gastfreundschaft herzlich zu danken. Ebenso danke ich Herrn Prof. F. BALTZER (Bern), der mir meinen Hollandaufenthalt im Sommer 1946 vermittelt hat.

Es stellt sich somit die Frage, wie die Fortpflanzung bei diesen so prachtvoll getarnten Acridiern gesichert wird. Wie kann ein Männchen ein wirksam getarntes Weibchen finden, wenn Geruch oder Geruchsinn ausfällt? Wie finden die Männchen die äusserst passiven Weibchen, die keine Locktöne von sich geben? Das Suchen der Männchen muss so auf den ersten Blick als sinnlos erscheinen. Wenn man nicht annehmen will, dass die Paarung nur zufällig zustandekommt, indem ein Männchen einmal auf ein Weibchen trifft, das sich bewegt, so bleibt nur die Annahme übrig, dass die Weibchen ihr Tarnverhalten trotz ihrer Passivität hie und da aufgeben. Ob und wie das geschieht, soll im Folgenden untersucht werden.

2. Die Tarnung und das Tarnverhalten der Oedipoden

Bevor wir auf die gestellte Frage eintreten, müssen wir die Tarnung und das Tarnverhalten beschreiben. Zum Tarnen gehören allgemein zwei Dinge, nämlich die *Tarnfarben* und — *Strukturen und das zweckmässige Verhalten*. Bezüglich des Verhaltens könnte man von einem Ruhetarnen und von einem Bewegungstarnen sprechen. Das Pendeln der Carausien (*Dixippus morosus*) ist vielleicht ein Beispiel für das wohl seltene Bewegungstarnen. Für *Oedipoda*, die sich nie in Pflanzen, sondern immer auf kahlem Gelände aufhält, und die somatolytisch gefärbt ist, spielt das Ruhetarnen allein eine Rolle. Es zeigt sich bei ihr deutlich, dass die Tartracht nur dann voll wirksam ist, wenn sie sich ruhig verhält. Den feineren Einzelheiten des Tarnens übergeordnet ist die Wahl der Umgebung, in der die Tarnung wirksam ist. Tiere mit

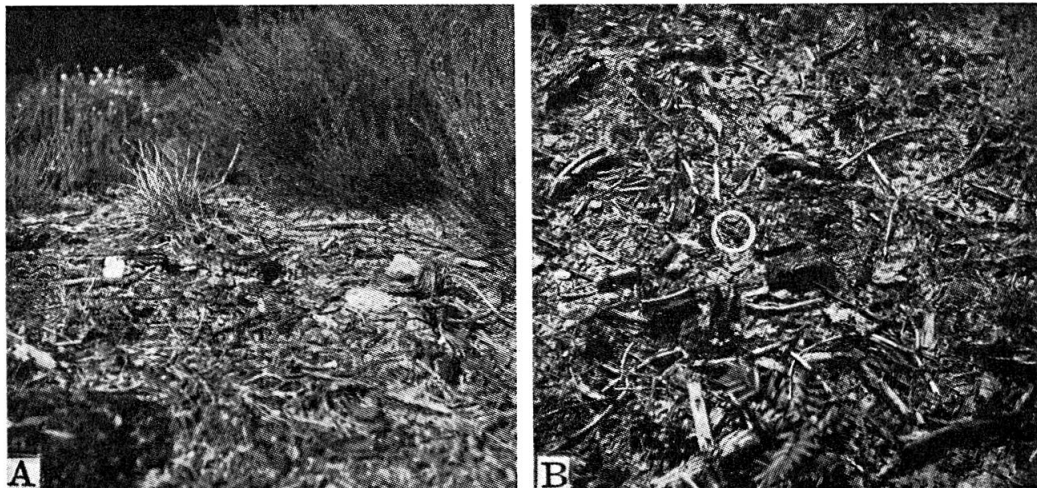


Abb. 1 — Der Biotop von *Oedipoda* in der Heide von Hulshorst. — A: Ausschnitt aus der «Oedipodalandschaft» mit Heidekraut und isolierten Grasbüscheln. Im Vordergrund unbewachsene Sandfläche mit grau verwittertem Fallholz. — B: Oedipoda-Weibchen getarnt in seiner natürlichen Umgebung (im Kreis) aus 1 m Distanz photographiert.

Tarntrachten müssen deshalb die Fähigkeit haben, das optisch passende Milieu zu wählen. In dem Untersuchungsgelände von Hulshorst [1] halten sich die Oedipoden auf äusserst spärlich bewachsenem Boden mit grau verwittertem Sand und Fallholz von Kiefern auf, nie dagegen im Heidekraut und in den Grasbüscheln, die mehr als die Hälfte des Geländes mosaikartig bedecken (Abb. 1 a und b). Jagt man die Tiere auf, so flüchten sie fliegend und landen immer wieder auf unbewachsenen Stellen. Nur bei sehr aufgeregter Flucht nach mehrmaligem Aufjagen kann man Fehllandungen im Gras oder im Heidekraut, seltener sogar auf Bäumen, beobachten. Ist dies der Fall, so bleiben die Tiere niemals still sitzen, sondern beeilen sich, aus dem Gestrüpp heraus zu kommen. Sie sind auf Pflanzen sehr hilflos und können deshalb leicht mit der Hand gefangen werden. Um die Platzwahl zu prüfen, jagt man Oedipoden auf und registriert die Landeplätze. Jeder Versuch wird mit einem anderen Tier vorgenommen (Tab. I). Damit ist eindeutig gezeigt, dass die Oedipoden die passende Umgebung wählen können. Wie diese Wahl getroffen wird und auf Grund welcher Umweltsqualitäten gewählt wird, bedarf der experimentellen Prüfung.

Die Wahl des Landeplatzes

TAB. I

Zahl der Versuche	Landung auf Pflanzen	Landung auf kahlen Stellen
27	2	25

Zum Aufjagen der Oedipoden ist eine bestimmte Technik notwendig, die man als « besonders starke Bedrohung » bezeichnen kann : z. B. rasches Annähern des Fusses oder eines dicken Holzstückes. Bei schwächerer Bedrohung, etwa beim langsamen Annähern der Hand oder beim Werfen kleiner Holzstücke oder Kiefernzapfen erfolgt meist keine Flucht, sondern die Tiere ducken sich, wie es z. B. die Erdkröten tun. Doch kann diese Duckbewegung ebenso gut als « Bereitmachen zum Sprung » gedeutet werden. Es gelingt leicht, die Tiere mit ihrer Unterlage umzukippen, ohne dass sie deshalb fliehen würden. Tiere, die man durch mehrmaliges Aufjagen in Fluchtstimmung gebracht hat, fliehen viel leichter als ruhige, zum ersten Mal gestörte Tiere. Auch fliegen sie weitere Strecken. Nach drei- bis viermaligem Jagen entziehen sie sich dem Verfolger, indem sie sehr hoch steigen und über Baumbestände hinweg in andere Waldlichtungen fliegen. In Fluchtstimmung ist die Wahl des Landeplatzes häufig falsch.

Im Flug geben die Oedipoden ihre Tarnung auf, ja sie scheinen sogar mit ihren hellblauen Hinterflügeln die Aufmerksamkeit ihrer Feinde auf sich zu lenken. Man kann immer wieder beobachten, wie die grosse Raubfliege (*Asilus barbarus*) pfeilschnell nachfliegt und die

Tiere im Flug erbeutet. Demnach scheint der höchst auffällige Flug keine *Warnbedeutung* zu haben, wie man dies gewöhnlich annimmt. In diesem Zusammenhang erscheint die Flugbahn bedeutungsvoll. Der Flug wird durch einen Sprung eingeleitet (Abb. 2 a). Vom Boden losgekommen, beginnen die Tiere zu fliegen; dabei wird ein leises Schnarren hörbar. Die Flugbahn steigt flach an, in einer Höhe von 50-100 cm über dem Boden wird sie horizontal (Abb. 2 b) und fällt am Ende senkrecht ab (Abb. 2 c). Bei dieser nach einem Flug von wenigen Metern *unvermutet* eintretenden Landung beschreibt *Oedipoda* eine halbe Spiraldrehung. Sie schaut daher nach der Landung in die Richtung aus der sie angeflogen kam. Die Spirale wird fliegend angefangen, dann hören die Flügelbewegungen auf, das Tier fällt rasch und unsichtbar zu Boden und prallt ziemlich heftig auf. Nachdem also *Oedipoda* im Flug ihre Tarnung aufgab und darüberhinaus sich noch vermehrt bemerkbar machte, beendet sie ihren Flug in einer Weise, die man als im Dienste der Tarnung stehend, als Tarnreaktion auffassen muss. Die plötzliche, unsichtbare Beendigung des Fluges kommt für den Beobachter äusserst überraschend. Es wäre interessant einige mögliche *Oedipoda* — Feinde auf ihre Reaktionen hin zu beobachten. In den folgenden Abschnitten soll nun untersucht werden, wie das Paarungsverhalten in das Tarnverhalten eingebaut ist.

3. Das Paarungsverhalten der *Oedipoden*

a. Die Einleitung der Paarung durch das Weibchen

Die erste Aufgabe auf Grund unserer Fragestellung ist es, das Verhalten der Weibchen genauer zu beobachten. Dabei hat sich gezeigt, dass eine Paarung nur äusserst selten, in vielen Fällen wohl überhaupt nie zustande käme, wenn die Weibchen ihre träge Lebensweise nicht von Zeit zu Zeit aufgäben. Nach längerem Stillsitzen nämlich fliegen sie *spontan* auf, um sich nach kurzem Flug niederzusetzen und von neuem wieder lange Zeit an Ort und Stelle zu verharren. *So oft sich nun Männchen in der Nähe der Flugbahn aufhalten, so fliegen sie den Weibchen nach und setzen in ihrer Nähe ab.* Beim Flug werden die hellblauen Hinterflügel sichtbar und weiter hört man einen schnarrenden Flugton. Eine dieser beiden Flugqualitäten oder eventuell beide zusammen reizen die Männchen zum Nachfliegen. *Es scheint demnach, dass der auffällige Flug der Weibchen im Dienste der Paarung steht. Er ist ein Mittel um die Aufmerksamkeit der Männchen zu erregen und sie zur Paarung aufzufordern.* Beim Fliegen geht die Tarnung verloren. Doch zeigt sogar der Flug an seinem Ende eine wirksame Tarnkomponente. Die oben beschriebene Eigenheit der Flugbahn macht es möglich, dass die *Oedipoden* ihren Verfolgern auf elegante Art entgehen, sofern sie nicht *während* des Fluges erwischt werden. Betrachtet man den Flug als Warnreaktion, so erscheint die am Ende einsetzende Tarnbewegung viel weniger sinnvoll. Auch ist bei dieser Annahme

nicht verständlich, weshalb die Weibchen spontan auffliegen. *Die Weibchen geben also, wohl infolge eines wachsenden Dranges, ihre Passivität vorübergehend auf und locken die Männchen durch ihren Flug entweder optisch (Flugbild) oder akustisch (Fluggeräusch) an.*

b. Das Verhalten der nachfliegenden Männchen

Es ist unvermeidlich, dass die am Ende des Fluges überraschend in Tarnung übergehenden Weibchen auch den nachfliegenden Männchen entgehen. Dies umso mehr, als das Nachfliegen nicht sehr genau und zudem oft mit beträchtlicher Verzögerung erfolgt (siehe unten). Es muss deshalb eine Einrichtung bestehen, die dem nachfliegenden Männchen ermöglicht, das erneut getarnte Weibchen zu finden. Die folgenden Beobachtungen zeigen nun, wie die Paarung nach dem Flug zustande kommt. Wir überprüfen zunächst das Nachfliegen: Man sucht zu diesem Zwecke Weibchen, in deren Nähe ein Männchen zu sehen ist und veranlasst das Weibchen zum Fliegen. Man notiert, ob das Männchen nachfliegt oder nicht. Ein und dasselbe Versuchspaar kann zu mehreren Versuchen verwendet werden. Findet man die gewünschten Paare nicht, so begeht man das Gelände und jagt ein Weibchen vor sich her, bis sich das gewünschte Männchen einstellt¹. So entstandene Paare können nach einer Wartezeit von einigen Minuten (Abklingen der Fluchtstimmung bei den Weibchen) wie die übrigen Paare zum Versuch verwendet werden. Aus der Tabelle II geht klar hervor, dass *der Flug der Weibchen das Nachfliegen der Männchen auslöst*. Es sei noch hinzugefügt, dass Fälle, in denen man das Folgen der Männchen ebenfalls als Fluchtreaktion betrachten könnte, nicht mitzählen darf. Veranlasst man Männchen zum Auffliegen, so sieht man niemals ein Weibchen nachfliegen. Dagegen folgen sich die Männchen regelmässig. Wenn sich daher mehrere Männchen in der Nähe eines Weibchens befinden, so werden sie teils primär durch das auffliegende Weibchen, teils sekundär durch ein nachfliegendes Männchen alarmiert. In solchen Fällen wirkt der Alarm auch für den Menschen überaus aufregend.

Der Flug des Weibchens als Auslöser des Nachfliegens der Männchen

TAB. II

Zahl der Versuche	♂ fliegt dem ♀ nach	♂ fliegt dem ♀ nicht nach
34	31	3

Distanzen zw. ♀ und ♂ vor den Versuchen: 10—100 cm.

¹ Die Oedipoden sind nirgends sehr zahlreich. Man hat auch in einem typischen *Oedipoda*-Biotop oft Mühe, die gewünschten Paare zu finden.

Das Nachfliegen zeigt die folgenden Einzelheiten : Steht das Männchen hinter dem Weibchen, den Kopf in derselben Richtung, so fliegt es direkt nach (Abb. 3 a). Steht das Männchen in einem grösseren Winkel zum Weibchen, so dreht es sich vor dem Abflug in die Flugrichtung des letzteren. Auch Männchen die in entgegengesetzter Richtung stehen, reagieren gleich. Ausser dem Nachfliegen beobachtet man ein herzufliegen aus allen Richtungen (Abb. 3 b und c). Männchen endlich, die sich in der Nähe des Landeplatzes eines Weibchens befinden (bis etwa 30 cm Entfernung) fliegen nicht, sondern eilen zu Fuss herbei (Abb. 3 d). Die Männchen reagieren sehr rasch auf den Abflug der Weibchen, doch fliegen sie meist nicht sogleich nach. Abgesehen von der Drehung, die sie meist noch ausführen müssen, geht dem Start fast immer ein kurzes, heftiges Zirpen voraus. Dieses Zirpen mutet wie eine Übersprungshandlung an und demonstriert sehr schön die Erregung der Männchen. Ob das Nachfliegen der Männchen optisch oder akustisch ausgelöst wird, ob beide Flugqualitäten zusammenwirken oder ob das Fluggeräusch der Weibchen alarmiert und das Flugbild dem Nachfliegen die Richtung gibt, kann vorläufig nicht entschieden werden. Diesbezügliche Versuche waren nicht erfolgreich. Das Angeln mit toten Weibchen oder mit Attrappen (vgl. TINBERGEN u. Mit. [2]) führte nie zum Nachfliegen, und andererseits verhalten sich geblendete Männchen nicht mehr normal. Es ist jedoch sicher, dass der Flug ein sehr spezifischer Auslöser ist, denn die Männchen reagieren auf keine andern fliegenden Heuschreckenarten.



Abb. 2

Abb. 3

Abb. 2-3. — 2. Die Flugbahn der Oedipoden. Erklärungen im Text. — 3. Der Flug des Oedipodaweibchens (dicke Linie) und das Nachfliegen bzw. Herzufliegen der Männchen (a, b, c und d). Erklärungen im Text.

Flug und Nachflug sind bei windstillem Wetter immer geradlinig. Die Flugstrecke beträgt nur wenige Meter, selten mehr als 10 Meter. Das Nachfliegen ist gezielt, sowohl in bezug auf die Richtung als auch in bezug auf die Distanz. Dass dabei besonders der optische Eindruck wichtig ist, beweisen die Männchen, die nicht nach- sondern aus allen Richtungen herzufliegen. Die Männchen können auch noch gezielt nach- bzw. herzufliegen, wenn das Weibchen schon gelandet ist. Alle diese Beobachtungen weisen direkt oder indirekt auf die Bedeutung des Fluges als Aufforderung zur Paarung hin.

c. *Das Männchen im Alarmzustand*

Die Zielgenauigkeit der Männchen beträgt etwa 10-20 cm. Ein gelandetes Männchen kann das Weibchen, dem es nachflog aus zwei Gründen nicht sehen: 1. weil das Weibchen getarnt ist und 2. weil die topographischen Verhältnisse eine Sicht oft überhaupt verunmöglichen. Wie nun das Männchen ein Weibchen trotzdem finden kann, zeigen die folgenden Beobachtungen.

Es wurde schon darauf hingewiesen, dass die Männchen vor dem Nachfliegen kurz zirpen und so ihre Erregung anzeigen. Nach dem Flug nun sind die Männchen noch mehr erregt. Da sie auf Grund des Flugerlebnisses « wissen », dass ein Weibchen in nächster Nähe sein muss, gehen sie auf dem Landeplatz unruhig umher, bleiben immer wieder heftig zirpend stehen und die auffälligste und überaus reizvolle Suchbewegung: sie steigen auf Steine und auf emporragende Holzstücke, um einen besseren Überblick über das Gelände zu haben. Dabei zirpen sie immer wieder in kurzen Abständen und drehen sich in alle Richtungen. Die Männchen « wollen » offenbar die unsichtbaren Weibchen zu einem Signal veranlassen.

d. *Das Signal des Weibchens*

Sitzt das Weibchen ruhig, was im Experiment deshalb vorkommt, weil der Flug eine Fluchtreaktion war, an die sich Stillhalten anschliesst, so klingt die Erregung der vergeblich alarmierenden Männchen rasch ab (20—30 sek.). Diese sitzen dann still oder setzen ihre Wanderung fort. War der Flug des Weibchens spontan erfolgt oder wurde die Flucht schonend genug ausgelöst, sodass das Weibchen nach dem Flug nicht in Fluchtstimmung ist, so verhält es sich anders. *Das Weibchen reagiert auf das Zirpen der Männchen mit langsamen, lautlosen Bewegungen der Hinterschenkel*, wie sie auch sonst bei beiden Geschlechtern immer beobachtet werden (siehe s. 97). Seltener bewegt sich das Weibchen von der Stelle. Das Männchen reagiert äusserst rasch, eilt

herbei und versucht sofort die Kopula. Die folgenden Zahlen belegen die geschilderten Verhältnisse: Von 31 Nachflügen (vgl. Tab. II) der Männchen waren 21 von Zirpen gefolgt, 5 von starken Zirpbewegungen ohne hörbaren Ton und 5 Mal unterblieb eine typische Reaktion. Von den 21 hörbaren Aufforderungen der Männchen wurden 11 von den Weibchen mit « Winken » beantwortet, 4 Mal bewegten sich die Weibchen unspezifisch und 6 Mal blieben sie unbeweglich (Fluchtverhalten? !). In 10 Fällen erfolgte eine Kopulation, in 5 Fällen unterblieb sie: bei 4 Paaren, weil die Weibchen infolge der topographischen Verhältnisse von den Männchen nicht gesehen werden konnten und bei einem Paar aus unbekanntem Gründen.

Zusammenfassend stellt sich also die zweite Phase des Paarungsverhaltens wie folgt dar: Das Männchen, das ein Weibchen fliegend verfolgte, « fordert » dieses durch akustische Signale (ev. genügen hier und da auch optische) auf, seinen Standort bekannt zu geben. Das paarungsbereite Weibchen « kommt dieser Aufforderung nach » indem es mit den Hinterschenkeln optische Signale gibt. Das « Winken » der Weibchen nach dem Flug steht in auffallendem Gegensatz zu ihrem sonst so passiven Verhalten wandernden Männchen gegenüber. Es scheint, dass sie nach dem Flug in einer besonderen Stimmung verharren. Das Paarungsverhalten könnte demnach in zwei aufeinander folgende Zustände unterteilt werden: in den Drang zum Flug und die Paarungstimmung nach dem Flug. In diesem Zusammenhang sind Beobachtungen an Weibchen interessant, die von Männchen zufällig entdeckt wurden, als sie sich fressend fortbewegten. Sie verhindern die Kopula, indem sie den Hinterschenkel derjenigen Seite steil stellen von der sich die Männchen nähern.

e. Die Kopula und das Verhalten nachher

Die Kopula erfolgt ohne besonderes Zeremoniell, wie man es bei anderen Heuschrecken (z. B. *Comphocerus*) findet. Sobald ein Weibchen erkannt ist, so eilt das Männchen herbei, befühlt das Weibchen kurz und lebhaft in der Kopf- oder Thoraxgegend, dreht sich parallel zu ihm, besteigt es von der Seite, tastet sich mit der Abdomenspitze der Unterseite des weiblichen Abdomens entlang bis sein Kopulationsapparat eingehakt werden kann. Abgesehen von dem kurzen Befühlen, macht die Kopulation ganz den Eindruck einer überstürzten Handlung. Wenn man den Männchen die Fühler amputiert, so sieht man, dass das Befühlen nicht notwendig ist. Dieses unterbleibt übrigens oft, dann nämlich, wenn sich das Weibchen von der Stelle bewegt, während sich das Männchen nähert. Dieses eilt in solchen Fällen nach und setzt sich mit einem Sprung auf das Weibchen. Hier und da werden die Weibchen von vorne angesprungen. Dabei wird sich das Männchen seiner falschen Lage sofort gewahr und dreht sich

rasch um 180°. Macht es schon die Beobachtung der normalen Kopulation wahrscheinlich, dass sich das Männchen am Weibchen taktil orientiert, so scheint der genannte Ausnahmefall für diese Annahme beweisend.

Das Weibchen kann die Männchen an der Paarung verhindern, indem es die Hinterschenkel in der schon beschriebenen Weise steil stellt. So abgewehrte Männchen versuchen, wenn sich das Weibchen ruhig verhält, keine zweite Paarung. Sie sitzen eine Weile in der Nähe der Weibchen und wandern dann weiter. Bewegt sich das Weibchen dagegen nach seiner Abwehr, so versucht das Männchen noch einmal zu kopulieren. War die Kopula normal¹, so bleibt das Männchen meist lange Zeit beim Weibchen sitzen. Es reagiert nicht mehr auf seine Bewegungen. Macht man jedoch ein Weibchen nochmals fliegen, so folgt das Männchen sofort und die beschriebenen Vorgänge beginnen von neuem. Man kann auf diese Weise ein Männchen mehrmals nacheinander zur Kopulation veranlassen. *Alle Beobachtungen zeigen, dass die Kopula nicht durch eine spezifische Bewegung ausgelöst wird, sondern dass die Männchen nachdem sie die Weibchen gefunden haben, auf jede Art von Bewegung reagieren.* Ausser der Bewegung scheinen bestimmte Formeigentümlichkeiten des Abdomens wesentlich zu sein, wie die folgende Gelegenheitsbeobachtung zeigt. Ein Weibchen war im Begriffe sein Abdomen in den Sand einzubohren, um seine Eier zu legen. Das Einbohren erfolgte durch starke Kontraktionen des Abdomens und beanspruchte eine halbe Stunde. Auch die Hinterbeine wurden dabei hie und da bewegt. Es fehlte also nicht an Bewegungen, die bei dem zufällig anwesenden Männchen Paarungsreaktionen hätten auslösen können. Das Männchen blieb jedoch unbeweglich. Nach 45 min. waren die Eier abgelegt und das Weibchen zog sein Abdomen aus dem Sande zurück. Kaum war dies geschehen, als das Männchen eilends zu kopulieren versuchte, vom Weibchen jedoch abgewiesen wurde (vgl. die Beobachtung FROGATTS bei Chopard [3]).

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Kopulation ohne Zeremoniell vor sich geht und nicht das Resultat einer starren Reaktionskette ist. Die Kopulation wird vom Weibchen optisch, sei es durch « Winken » mit den Hinterschenkeln, sei es durch andere Bewegungen ausgelöst. Ausser den Bewegungen scheinen auch Formeigenheiten des Abdomens wesentlich zu sein. Sobald das Männchen mit dem Weibchen in Berührung ist, so orientiert es sich taktil, es ertastet die zur Paarung erforderliche Position.

¹ Während eine normale Kopula mehr als eine halbe Stunde dauert, sind die experimentell provozierten Paarungen meist von wesentlich kürzerer Dauer (einige Minuten). Die Bedingungen für eine normale Kopulation scheinen nur nach spontanem Fliegen ganz erfüllt zu sein.

4. Zusammenfassung

Von der Frage ausgehend, wie bei einem wirksam getarnten Insekt, bei dem der Geruchssinn offensichtlich keine Rolle spielt, die Paarung zustande kommt, wie mit anderen Worten das Paarungsverhalten in das Tarnverhalten eingebaut ist, sind wir zu dem folgenden Bild gelangt :

- a) Das Tarnverhalten wird von den Weibchen hie und da durch einen *Lockflug* unterbrochen. Die dauernd in Suchstimmung verharrenden Männchen folgen den Weibchen in gezieltem Flug.
- b) Der auffällige Flug, dem wir keinerlei Warnbedeutung beimessen, wird durch eine Tarnbewegung abgeschlossen. Das paarungsbereite Weibchen wird derart sowohl für eventuelle Feinde als auch für die Männchen unsichtbar. Doch befinden sich die Männchen nach dem Flug in unmittelbarer Nähe der Weibchen.
- c) Der Flug alarmiert die Männchen. Sie zirpen nach dem Flug und « fordern » so die Weibchen auf, ihren genauen Standort bekannt zu geben.
- d) Nach dem Flug ist das Weibchen in Paarungsstimmung und beantwortet die akustischen Signale der Männchen durch ein « Winken » mit den Hinterschenkeln.
- e) Das Männchen vermag so das Weibchen zu finden. Es eilt herbei und kopuliert ohne besonderes Zeremoniell.

Die Vorliegende Arbeit bedarf in verschiedener Hinsicht der Ergänzung und der Vertiefung. So muss der Flug der Weibchen auf seine das Nachfliegen der Männchen auslösendes Reize hin genauer untersucht werden. Weiter ist die Wirkung des Fluges und seiner postulierten Tarnkomponente auf mögliche Feinde mit gutem Gesichtssinn (Vögel) zu studieren. Und endlich ist der eigenartige Befund, wonach der Geruchssinn der Oedipoden bei der Paarung keine Rolle zu spielen scheint, durch weitere Beobachtungen und Experimente zu erhärten.

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] HUBER, W. und DORA ROTH, 1947. *Feldbiologie in Holland*. *Experienta*, III/10.
- [2] TINBERGEN, N., B. J. D. MEEUSE, L. K. BOEREMA und W. W. VAROSSIEAU, 1942. *Die Balz des Samtfalters, Eumenis (= Satyrus) semele (L.)*. *Zeitschr. f. Tierpsych.*, 5/182—226.
- [3] CHOPARD, L., 1938. *La Biologie des Orthoptères*. *Encyclopédie Entomologique*, Vol. XX. Paris, Lechevalier.