

Verhalten der Männchen in einer Wildpopulation der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.)

Markus Ritz

Abstract

A field population of the cricket *Gryllus campestris* was studied on a hill slope meadow near Jena (Thuringia/Germany). All observed males (at least 35 individuals) were individually marked and their burrow changing behavior was observed from May 21 until July 12 1999. On days with high daily mean temperature, the burrow changing activity and the decrease in the population size was especially high ($R^2 = 0,74$ and $0,66$ respectively). With decreasing population size, the singing males aggregated and a shift in the occupation of burrows from east to west (against the main wind direction) was recorded. The mean burrow occupation time was 2,8 days. The mean walking distance within 10 days was 28,3 m and the maximal observed minimum walking distance over the lifespan of one individual 179 m. About 60% of the copulations occurred between 9:00 and 11:15. The results are compared with the findings of other studies and discussed in an evolutionary context.

Zusammenfassung

In einer Wildpopulation der Feldgrille (*Gryllus campestris*) mit mindestens 50 Individuen an einem Südhang im mittleren Saaletal bei Jena (Thüringen) wurden alle aufgefundenen Männchen individuell markiert und ihr Höhlenwechselverhalten über 7 Wochen (21.05. - 12.07.1999) verfolgt. An Tagen mit hohen Mitteltemperaturen war die Höhlenwechselaktivität besonders hoch ($R^2 = 0,74$) und auch der Populationsrückgang besonders stark ($R^2 = 0,66$). Mit abnehmender Populationsgröße aggregierten die Grillenmännchen und es fand eine Verlagerung der besetzten Höhlen von Ost nach West – entgegen der Hauptwindrichtung – statt. Die mittlere Aufenthaltsdauer pro Höhle betrug 2,8 Tage. Die mittlere Laufstrecke betrug 28,3 m in 10 Tagen; die maximal ermittelte Mindestlaufstrecke über die Lebensdauer eines Männchens 179 m. Etwa 60% der Paarungen fanden zwischen 9:00 Uhr und 11:15 Uhr statt. Die Ergebnisse werden mit anderen Studien verglichen und diskutiert.

Einleitung

Grillen-Männchen (*Gryllus spec.*) locken Weibchen durch ihren Gesang auf dem Vorplatz ihrer Höhle (Arena) an, suchen stumm nach ihnen oder warten in der Nähe singender Männchen auf sie (Satellitenverhalten). Dabei bevorzugen Weibchen solche Männchen, die eine Höhle besitzen (SIMMONS 1986, HISSMANN 1990). Diese verteidigen die Männchen sehr aggressiv, wobei sie durch den Besitz der Höhle bessere Gewinnchancen haben (ALEXANDER 1961, DIXON & CADE

1986). Demnach sollte ein Männchen bestrebt sein, seine Höhle beizubehalten. Seit einigen Jahrzehnten ist aber das Höhlenwechselverhalten der Grillen bekannt (ALEXANDER 1961, ROST & HONEGGER 1987) wobei es nur wenige Ansätze gibt, die evolutionären Ursachen dieses Verhaltens zu ergründen.

Im vorliegenden Beitrag werden zeitliche und räumliche Muster des Höhlenwechselverhaltens sowie dessen Abhängigkeit von äußeren Faktoren untersucht. Damit wird eine Basis für die Frage nach dem Fitness-Vorteil durch Höhlenwechsel und der aus diesem Verhalten resultierenden Aggregation singender Grillen-Männchen geschaffen.

Material und Methode

Untersuchungsfläche

Die untersuchte Population der Feldgrille lebt am Südhang (25° Neigung) des FND „Lobdeburg“ bei Jena (Thüringen). Die Untersuchungsfläche (0,55 ha) hat eine Ausdehnung von max. 150 m hangparallel bzw. max. 60 m in Hangrichtung. Der Halbtrockenrasen (Mesobrometum) mit Einzelbäumen von Esche, Pflaume und Weißdorn grenzt im Norden an einen Laubwald und in den anderen Himmelsrichtungen an stark verbuschten Magerrasen. Die Population muß als akustisch isoliert betrachtet werden, da im Umkreis von 500 m zur Untersuchungsfläche keine singenden Männchen nachgewiesen werden konnten.

Höhlencharakteristik

Die Untersuchungen begannen am 21.05.1999 mit dem Aufsuchen der ersten adulten Grillen und ihrer Höhlen und endeten am 12.07.1999. Fast alle Höhlen wurden durch die Suche nach singenden Männchen gefunden. Sämtliche Höhlen (n = 89) wurden mit einem Stöckchen markiert, mittels GPS auf mindestens 0,5 m genau eingemessen und dazu jeweils folgende Parameter aufgenommen: Exposition und Inklination des Hanges im 2 m-Umkreis der Höhle sowie der ersten 5 cm des Höhleneingangs, Arenafläche, geschätzte Vegetationsdeckung im 20 cm-Umkreis. Die Verteilung der Höhlen auf der Probefläche und die Verteilung der besetzten Höhlen im Verhältnis zu allen Höhlen wurde mit Hilfe von Ripley's K-Funktion untersucht. Diese Routine zur Untersuchung räumlicher Muster erfaßt alle Höhlen, die innerhalb eines bestimmten Radius um eine Höhle liegen. Das Ergebnis wird mit einem Wert aus einer zufälligen Verteilung verglichen. Eine ausführliche Beschreibung der K-Funktion gibt z. B. HAASE (1995). Die Analyse wurde mit dem Programm „Point pattern analysis“ von J. SCHUMACHER durchgeführt. Um Zusammenhänge zwischen der Verteilung der Höhlen im Untersuchungsgebiet und der lokalen Vegetation aufzeigen zu können, wurden Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet (5 m x 5 m) in drei Bereichen mit und in zwei Bereichen ohne Höhlen (n = 2) durchgeführt.

Markierung

Die adulten Männchen wurden direkt an ihren Höhlen gegriffen oder vorher mit einem Grashalm aus diesen „herausgekitzelt“. Die Tiere wurden individuell mit einem 4-Punkte-Code (pro Farbe 15 Möglichkeiten) - anfänglich mit einem weißen Wäscheschreiber und später mit Nagellack in unterschiedlichen Farben -

auf dem Kopf markiert und danach an den Fangort zurückgesetzt. Bis zum 03.06. fanden 90% der 58 Männchen-Markierungen statt. Die zwei letzten Männchen wurden am 11.06. und 20.06. markiert. In beiden Fällen handelte es sich mit Sicherheit um eine Wiedermarkierung. Außerdem wurden 17 Weibchen markiert. Die Markierungsmethode erwies sich als wenig haltbar, da einzelne Punkte schon nach 4 Tagen verloren gegangen waren. In den ersten zwei Wochen haben schätzungsweise 40% der Tiere ihre Markierung ganz oder teilweise verloren, so daß sie nicht mehr identifiziert werden konnten. Deswegen wurden alle Tiere ab dem 14. Untersuchungstag zusätzlich mit demselben Code auf dem Pronotum markiert und individuelle Merkmale (fehlende Tarsen, kürzere Fühler, Narben) notiert. Aufgrund der Probleme mit der Markierungsmethode und der selteneren Beobachtung der Weibchen können keine Aussagen über das Verhalten der Weibchen gemacht werden.

Kontrollen

Das Gebiet wurde zwischen dem 21.05.1999 und dem 12.07.1999 fast täglich aufgesucht (außer vom 27.05.-29.05., am 05.06., am 07.07. und am 09./10.07.). Die insgesamt 59 Kontrollen fanden meist am späten Nachmittag bis in die Nacht hinein statt. An 9 Tagen wurde der Hang mehrfach (2-4x) aufgesucht. Es wurde versucht, alle bekannten Höhlen auf ihre Besetzung zu untersuchen und alle anwesenden Grillen zu erfassen. Unmarkierte Individuen sowie Tiere, die nicht mehr individuell zugeordnet werden konnten, wurden markiert und vermessen. Acht Paarungen konnten direkt beobachtet werden; in 26 anderen Fällen wurde von Paarungen ausgegangen, da Weibchen mit angehefteten Spermatophoren in Höhlen bei Männchen angetroffen wurden (postcopulatory guarding).

Auswertung

Die Populationsgröße der Männchen an den Untersuchungstagen ist nach der MNA-Methode (minimum number alive) ermittelt worden (KREBS 1999). Die Methode geht davon aus, daß alle Tiere, die an einem Tag beobachtet werden konnten, auch an den vorhergehenden Tagen anwesend waren. Die Populationsgröße eines Tages ergibt sich also aus der Anzahl beobachteter Tiere an diesem Tag zuzüglich der an späteren Tagen beobachteten und am betreffenden Tag nicht erfassten Tiere.

Um Zusammenhänge zwischen Temperaturmittel, Höhlenwechselaktivität und dem Rückgang der Männchenpopulation zeigen zu können, wurden diese Parameter im Zeitraum vom 4.6. – 1.7. an jeweils 2 aufeinanderfolgenden Tagen zusammengefaßt und gegeneinander aufgetragen. Der 4.6. ist als Beginn des Zeitraums gewählt worden, weil nach diesem Tag nur noch 1 Männchen gefangen wurde, daß evtl. vorher noch nicht markiert war, und demzufolge wirklich der Populationsrückgang betrachtet wurde. Damit der Einfluß eines einzelnen Männchens auf die Werte nicht zu groß werden konnte, wurde eine Mindestgröße der Männchenpopulation von 11 Individuen für den betrachteten Zeitraum festgelegt. Aus demselben Grund wurden auch alle Parameter von zwei aufeinanderfolgenden Tagen gemittelt. Ein weiterer Grund für die Zusammenfassung war, daß die Fläche nicht immer zur selben Tageszeit begangen wurde und demzufolge die Stundenabstände zwischen zwei Kontrollen unterschiedlich waren. Die Auswir-

kungen dieser methodischen Unschärfe werden durch die Zusammenfassung zweier aufeinanderfolgender Tage vermindert. Die Höhlenwechselaktivität wurde folgendermaßen definiert: Anzahl der Besetzungswechsel der Höhlen (inkl. Wechsel von leer zu besetzt und besetzt zu leer) zwischen zwei aufeinanderfolgenden Tagen / Anzahl Männchen.

Die Länge der Laufstrecken ist als Gerade zwischen 2 Fundpunkten (meist Höhlen) gemessen worden.

Die Klimadaten (Tagesmitteltemperatur, Niederschlag) wurden von der Klimastation Jena (ca. 5 km Luftlinie entfernt) übernommen.

Ergebnisse

Populationsentwicklung

Der durch eine MNA (minimum number alive) ermittelte Populationsverlauf der Männchen zeigt einen schnellen Anstieg in etwa einer Woche bis zum Maximum Ende Mai (fast synchrone Imaginalhäutung) und eine anschließend weitgehend gleichmäßige Abnahme über mindestens 5 Wochen (sukzessive Imaginalmortalität) (Abb. 2).

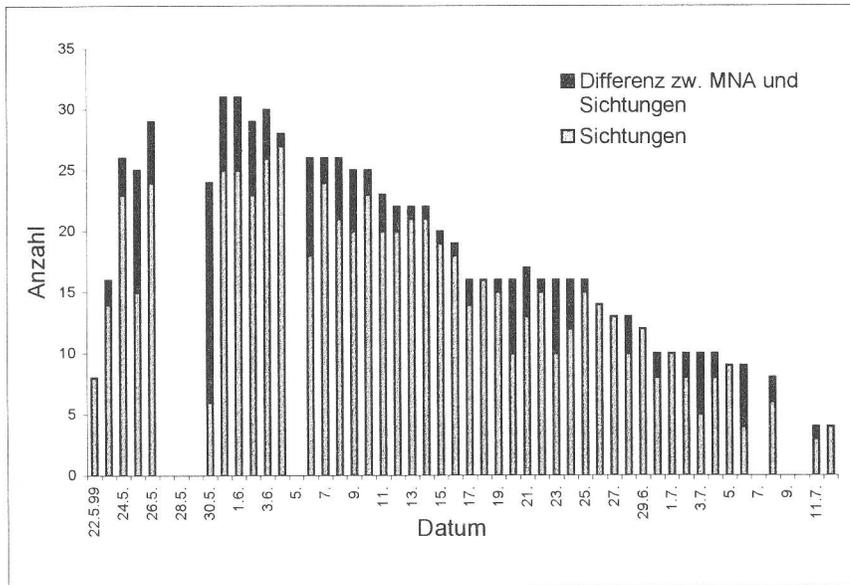


Abb. 2: Populationsverlauf (MNA) für die Männchen; die dunklen Balkenabschnitte repräsentieren die an diesem Tag nicht erfassten Individuen

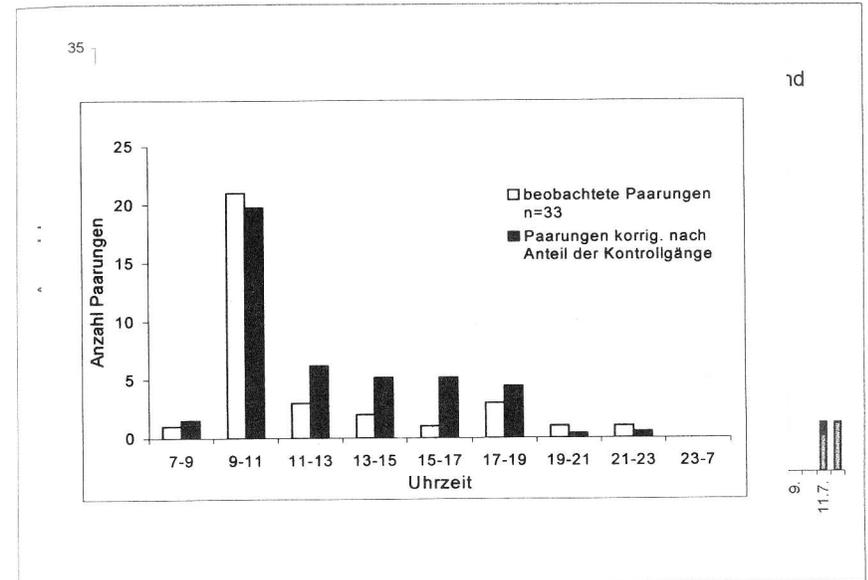


Abb. 3: Frequenz der Paarungen über den Tagesgang. Die korrigierten Paarungen errechnen sich, wenn man den Anteil der Kontrollgänge berücksichtigt, die in dem jeweiligen Zeitraum durchgeführt wurden

Paarungen

Paarungen konnten vom 24.05. bis 27.06. beobachtet werden. Es konnte keine Häufung in einem bestimmten Zeitabschnitt der Untersuchung bzw. in einem bestimmten Alter der Grillen registriert werden.

Im Tagesgang fanden dagegen etwa 60% der 34 nachgewiesenen und nach dem Anteil der Kontrollgänge in diesem Zeitraum korrigierten Paarungen (inklusive Weibchen mit Spermatophore in Höhle bei einem Männchen) zwischen 9:00 Uhr und 11:15 Uhr statt. Weniger als 2% der Paarungen wurden zwischen 19:00 Uhr und 23:00 Uhr registriert. Keine Paarung konnte in den Nachtstunden zwischen 23:00 Uhr und 7:00 Uhr nachgewiesen werden (Abb. 3).

Mobilität und Höhlenbesetzung

Die Laufstrecken der Männchen (bezogen auf 10 Lebenstage) zeigen eine für Heuschrecken typische Verteilung (Abb. 4). Über 80% der Individuen legten durchschnittlich weniger als 40 m zurück. Nur 1 Tier (4%) bewegte sich in derselben Zeit über 148 m. Die maximal ermittelte Laufstrecke über die gesamte Lebensdauer eines Männchens beträgt 179 m (Nr. 39, Mindestalter: 37 Tage). Es ergab sich ein schwacher Zusammenhang der Laufstrecke (10d) mit der mittleren Aufenthaltsdauer pro Höhle (Pearson: $r = -0.31$, $n = 57$, $p = 0.018$; Spearman: $r = -0.24$, $n = 57$, $p = 0.069$).

Die Höhlenwechselaktivität ist bei hohen Tagesmitteltemperaturen besonders hoch (Pearson: $r = 0.86$, $n = 13$, $p < 0.001$). Zwischen der täglichen Niederschlagsmenge und der Höhlenwechselrate war hingegen kein Zusammenhang erkennbar (Pearson: $r = -0.21$, $n = 13$, $p = 0.48$). Eine starke positive Korrelation besteht zwischen dem Populationsrückgang (Sterberate) und der Höhlenwechselaktivität (Pearson: $r = 0.814$, $n = 13$, $p = 0.001$) sowie auch direkt zwischen dem Populationsrückgang und der mittleren Temperatur (Pearson: $r = 0.809$, $n = 13$, $p = 0.001$).

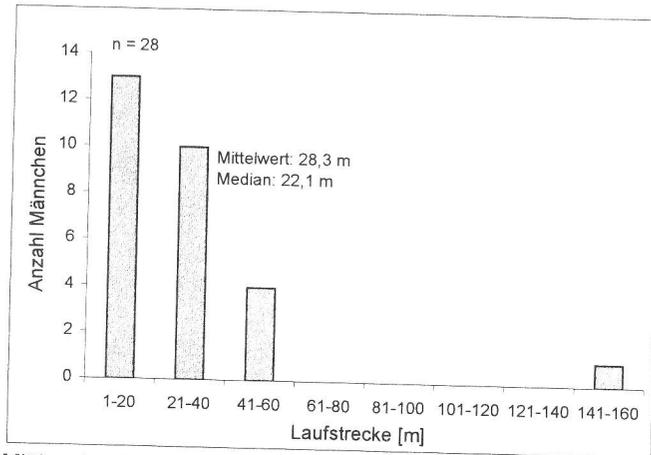


Abb. 4: Mittlere Laufstrecke (pro 10d Leben) für alle Männchen, die älter als 10 Tage geworden sind

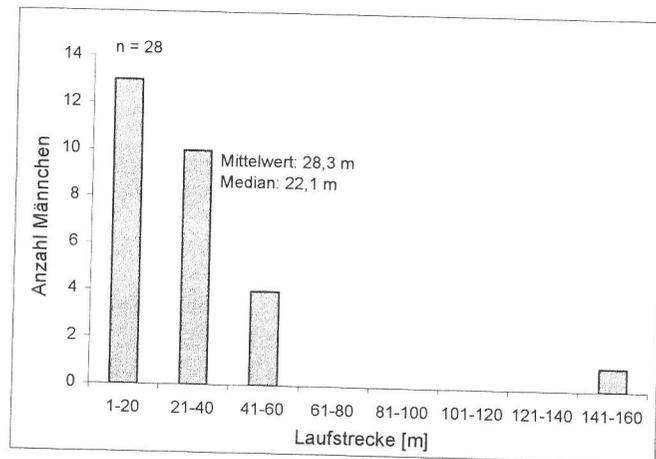


Abb. 5: Aufenthaltsdauer pro Höhle für alle Männchen

Einen Eindruck von der Verteilung der 260 ermittelten Mindest-Besetzungsdauern der Höhlen vermittelt Abb. 5. Die durchschnittliche Aufenthaltszeit betrug nur 2,8 Tage (Median: 2,0 Tage). Dieser Wert ist relativ genau, da der Erfassungsgrad der Individuen pro Kontrollgang im Durchschnitt 83% betrug und besetzte Höhlen stets beim nächsten Kontrollgang überprüft wurden. Nur in 9 Fällen (3,5%) wurde eine Höhle von einem Männchen länger als 10 Tage besetzt. Diese 3,5% sind als Maximalwert zu betrachten, da mehrfach kurzzeitige Höhlenwechsel, verbunden mit der Rückkehr zur Ausgangshöhle (z.B. auch innerhalb eines Tages), auftraten. Dieses Verhalten täuscht bei einem geringem Erfassungsgrad pro Kontrollgang oder bei längeren Kontrollabständen eine größere Höhlenkonstanz vor.

Männchen, die mehrfach ihre Höhle wechselten, zeigten keine Neigung zu einer bestimmten Aufenthaltsdauer pro Höhle. Der Mittelwert der Standardabweichungen der Aufenthaltsdauern pro Höhle ist mit 2,3 Tagen relativ hoch (einbezogen wurden Männchen mit mindestens 2 Höhlenwechseln). Die Verteilungsgrafiken der genutzten Höhlen über den Zeitraum zeigen zwei Tendenzen: eine zunehmende Aggregation bei abnehmender Dichte (Abb. 6) und eine Verlagerung der besetzten Höhlen von Ost nach West (Abb. 7).

Die Verteilung der Höhlen im Untersuchungsgebiet zeigt eine starke Klumpung besonders im Bereich von 1-6 m. Die Klumpung war in solchen Bereichen am größten, in denen die Bodendeckung relativ gering (max. 85%), der Anteil an *Bromus erectus* an der Vegetation relativ hoch (Braun-Blanquet: 3) und der Anteil an *Brachypodium pinnatum* gering (Braun-Blanquet: 2m) waren. In Bereichen ohne Grillenhöhlen dominierte dagegen *B. pinnatum* (Braun-Blanquet: 3-4 bzw. $r = -2b$ für *B. erectus*) und die Bodendeckung in diesen Abschnitten lag über 90%.

Die K-Werte für die Verteilung der besetzten Höhlen im Verhältnis zu allen Höhlen befinden sich zum Zeitpunkt des Populationsmaximums (26.05.) im 95%-Konfidenzintervall; d.h. die Grillen sind zufällig auf die vorhandenen Höhlen verteilt. Am 10.06. (beginnender Populationsrückgang) ist der Anstieg der K-Funktion auf der Skala von ungefähr 2 m bis 6 m am größten und die K-Werte sind größer als die Obergrenze des Konfidenzintervalls. Zu diesem Zeitpunkt werden Höhlen also eher besetzt, wenn in ihrer Umgebung (2-6 m) schon andere Höhlen besetzt sind. Gegen Ende der Untersuchung (27.06.) ist die Klumpung der besetzten Höhlen noch deutlicher; der K-Wert ist bis zu einem Konfidenzintervall größer als die Obergrenze des Konfidenzintervalls für die zufällige Verteilung. Die K-Werte für den Bereich von 0,5-2 m sind zu jedem Zeitpunkt innerhalb des Vertrauensbereiches; auf dieser Skala aggregieren die Grillen offensichtlich nicht.

In Abb. 7 ist neben der Aggregation der singenden Männchen auch die Verlagerung der besetzten Höhlen von Ost nach West zu erkennen. Selbst innerhalb der östlichen Höhlen-cluster konnte vor ihrem Verlassen eine deutliche Bevorzugung der westlichen Höhlen registriert werden.

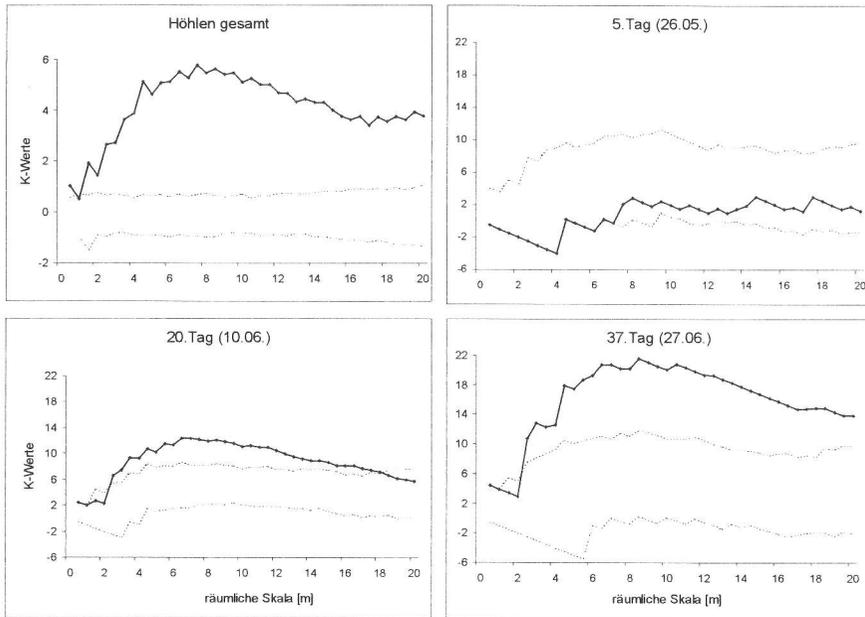


Abb. 6: Werte der K-Funktion zur Beschreibung räumlicher Muster, die unterbrochenen Linien bilden das 95%-Konfidenzintervall einer zufälligen Verteilung, die dicke Linie verbindet die K-Werte für alle Höhlen bzw. für die Analyse der besetzten Höhlen im Verhältnis zu allen Höhlen am 26.5., 10.6. und 27.6. 1999, je größer der Anstieg der K-Funktion oberhalb des Konfidenzintervalls ist, umso stärker ist die Klumpung der Datenpunkte auf der entsprechenden Skala

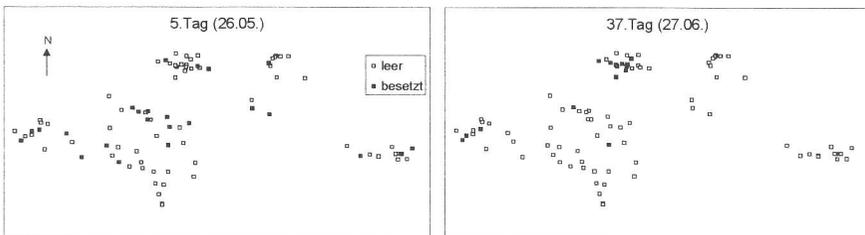


Abb. 7: Verteilung der Männchen auf die bekannten Höhlen zum Zeitpunkt des Populationsmaximums (26.05.99) und nach starkem Populationsrückgang gegen Ende der Untersuchung (27.06.99)

Höhlenbeschreibung

Eine typische Feldgrillenhöhle ist durch einen meist nach Süden gerichteten Eingang und einen vegetationsfreien Vorplatz (Arena) gekennzeichnet, der aktiv vom Männchen freigehalten und auch nicht mit Kot verschmutzt wird. Auf ihr singt und wirbt das Männchen und paart sich mit angelockten Weibchen. Die Höhle ist ein blind endender, 10 – 20 cm langer Gang, der schräg in den Boden hinein führt. Der Gang ist (fast) immer so schmal, daß sich die Grille in ihm nicht umdrehen kann. Die ermittelten Parameter der Höhlen zeigen eine weite Spanne (Tab. 1).

Tab. 1: Charakteristika der von Feldgrillen besetzten Höhlen an einem Muschelkalkhang im mittleren Saaletal bei Jena/Thüringen (n = 89)

	Hanglage		Höhleneingang		Arenafläche [cm ²]	Vegetationsdeckung [%]
	Inklination [°]	Exposition [°]	Inklination [°]	Exposition [°]		
Mittelwert ± SD	28 ± 4	32 ± 2	29 ± 13	30 ± 7	43 ± 37	76 ± 17
Spanne	33 – 70	28 – 39	0 – 64	14 – 59	0 – 200	25 – 95

Es konnte kein Zusammenhang zwischen den ermittelten Höhlenparametern und der Besetzungsdauer der Höhlen bzw. der Häufigkeit der Besitzerwechsel gefunden werden.

Diskussion

Populationsentwicklung

Ein gleichförmiger Sterbeprozess wie in der untersuchten Grillenpopulation wird als Prädationsfolge im weiteren Sinne (inkl. Parasitenbefall) interpretiert (KRIEGBAUM 1988). Als mögliche Feinde konnten auf der Fläche Zauneidechse (*Lacerta agilis*), Blindschleiche (*Anguis fragilis*), Schlingnatter (*Coronella austriaca*), Vögel und Kleinsäuger (*Microtus arvalis* und *Apodemus spec.*) beobachtet werden. Der Sterbegrund einer Feldgrille konnte in keinem Fall ermittelt werden und auch die Literatur liefert hierfür nur wenige Hinweise (ROST & HONEGGER 1987, INGRISCH & KÖHLER 1998). Der Parasitenbefall der Grillen (Gregarinen) wurde nicht untersucht. Die stark positive Korrelation zwischen Höhlenwechselrate und Populationsrückgang ($R^2 = 0,66$) läßt allerdings Räubereinfluß als bestimmenden Faktor für Sterbeereignisse sehr wahrscheinlich erscheinen. Die Grillen sind in ihren Höhlen gut geschützt und setzen sich bei deren Verlassen einem höheren Risiko durch Beutegreifer aus.

Paarungen

In der vorliegenden Untersuchung fanden etwa zwei Drittel der Paarungen vormittags (9-12) und nur etwa ein Drittel nachmittags (12-18) statt. Dagegen registrierten ROST & HONEGGER (1987) die meisten Paarungen (ca. 75%) von 12-18 Uhr, was mit der Zeit der höchsten Aktivität der Weibchen zusammenfiel. Dieser Unterschied ist eventuell auf die Ausrichtung des Untersuchungshanges zurückzuführen, denn ROST & HONEGGER (1987) beobachteten die Grillenpopulation an einem SW-Hang während das Jenaer Habitat nach S geneigt ist. Dadurch kann sich der Hang mit der von mir untersuchten Population morgens rascher erwärmen wodurch die Grillen eher aktiv werden.

Grillen-Männchen (*Gryllus spec.*) benötigen nach einer Paarung in Abhängigkeit von ihrer Körpermasse 30-60 min zur Neubildung einer Spermatophore und versuchen in dieser Zeit zu verhindern, daß das Weibchen die angeheftete Spermatophore entfernt (postcopulatory guarding) (GERHARDT 1913, HUBER 1955, ZUK 1987). In dieser Zeit singt das Männchen fast nicht und lockt demzufolge auch keine Weibchen an (GERHARDT 1913, HUBER 1962). Da in der von mir untersuchten Population etwa 60% der Paarungen in reichlich 2 h (9:00-11:15 Uhr) stattfanden, ist die Anzahl von möglichen Paarungspartnern innerhalb eines Tages nicht groß. Die kurze tägliche Spanne der Hauptpaarungszeit und der relativ geringe energetische Aufwand zur Bildung einer Spermatophore (ca. 0,18% der Körpermasse bei *G. bimaculatus* - Simmons 1988) lassen bei Grillen-Männchen einen Kompromiß zwischen Paarungshäufigkeit und Lebensdauer als wenig wahrscheinlich erscheinen.

Mobilität und Höhlenbesetzung

Die vorgefundene Mobilitätsverteilung fügt sich gut zu den Kenntnissen der Mobilität bei anderen Heuschreckenarten (INGRISCH & KÖHLER 1998). Ein sehr geringer Anteil der Individuen zeigt eine stark erhöhte Mobilität im Vergleich zur wenig mobilen Hauptmasse der Tiere.

Die mittlere Höhlenbesetzungsdauer der Männchen war in der von mir untersuchten Population mit 2,8 Tagen deutlich kürzer als in jener von ROST & HONEGGER (1987 - 7,5 Tage). Da die Dichte in meinem Gebiet geringer war und demzufolge weniger inter- und intrasexuelle Interaktionen auftreten sollten, würde man eher das Gegenteil erwarten. In einer untersuchten Population mit hoher Dichte bei Leipzig betrug die durchschnittliche Höhlenbesetzungsdauer ungefähr 2 Tage (SOFF 1998), was gegen eine Dichteabhängigkeit der Aufenthaltsdauer pro Höhle spricht. Die Höhlenbesetzungsdauer könnte als selektive Anpassung an unterschiedlich starken Räuberdruck verschieden sein, wozu dieser allerdings über etliche Jahre konstant sein müßte. Eventuell handelt es sich aber auch nur um eine Variabilität des Verhaltens auf Populations- oder Generationsebene.

Die ermittelten Parameter der Höhlen konnten nicht mit der Besetzungsdauer oder der Häufigkeit der Besitzerwechsel korreliert werden. Für die Attraktivität einer Höhle ist meinen Beobachtungen nach ihre Lage in Beziehung zu anderen besetzten Höhlen wichtiger als ihre Eigenschaften.

Die ausgesprochen starke Phonotaxis von Grillen ist oft beschrieben worden (REGEN 1913, CADE 1981) und dürfte auch in meiner Untersuchung für die Klumpung und die Verlagerung besetzter Höhlen von Ost nach West verantwortlich sein. Auf der Untersuchungsfläche überwiegen Westwinde, was dazu führt, daß Grillen im Ostteil der Fläche den Männchengesang aus dem Westteil besser hören als Grillen im Westteil den Gesang aus dem Ostteil. Die Phonotaxis führt dann zu einer Verlagerung der besetzten Höhlen von Ost nach West, was auch am Wanderverhalten von Einzelmännchen nachvollzogen werden kann. Phonotaxis führt auch zu einer zunehmenden Aggregation bei abnehmender Dichte. Die Tatsache daß die Grillen-Männchen bei abnehmender Populationsgröße aggregieren, steht im Einklang mit vielen anderen Untersuchungen (CADE 1981, HISSMANN 1990). Dadurch wird die Dichte auf kleinerem Maßstab hochgehalten

bzw. der Dichteabfall im Gesamtgebiet in Teilgebieten kompensiert. Bei geringen Dichten singen männliche *G. campestris* mehr und laufen weniger umher (HISSMANN 1990, FRENCH & CADE 1989 - *G. veletis*, *G. pennsylvanicus*). Bei höherer Dichte sind die Weibchen von *G. pennsylvanicus* deutlich wählerischer bei der Wahl ihrer Paarungspartner (SOUROUKIS & MURRAY 1995). Die Teilnahme an der Aggregation sollte also für unterschiedlich attraktive Männchen verschieden sinnvoll sein. Eine Prognose der zu erwartenden Verteilung der Männchen in Abhängigkeit von ihren Eigenschaften erscheint mir aber beim gegenwärtigen Wissensstand noch als verfrüht. Bei *G. integer* unterschied sich in einem Lautsprecherexperiment die Anzahl der angelockten Weibchen pro Männchen in einem cluster nicht von der Anzahl angelockter Weibchen einzeln singender Männchen (CADE 1981). Der vermeintliche Vorteil der Aggregation für das einzelne Männchen bleibt demzufolge noch ungeklärt.

Danksagung

Der Leipziger Grillengruppe um Prof. SCHILDBERGER sei für die Initialzündung zu dieser Arbeit gedankt. Der größte Dank gebührt Dr. G. KÖHLER, der mich zu jeder Zeit hervorragend unterstützt hat. Besten Dank auch an K. REINHARDT und Dr. G. WAGNER (Jena) für die vielen kritischen Bemerkungen zu dieser Arbeit und die anregenden Teepausen. J. SCHUMACHER stellte mir freundlicherweise sein Programm zur Analyse räumlicher Muster zur Verfügung und schnitt es auf meine Bedürfnisse zu. Bedanken möchte ich mich auch bei meiner Freundin, die meine „Grillenmacke“ fast widerspruchslos hingenommen hat und mir (sogar) bei den Vegetationsaufnahmen half.

Verfasser:
Markus Ritz
Institut für Ökologie
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Dornburger Straße 159
D-07743 Jena

Literatur

- ALEXANDER, R. D. (1961): Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour* 17: 131-223.
- CADE, W. H. (1981): Field cricket spacing, and the phonotaxis of crickets and parasitoid flies to clumped and isolated cricket songs. *Z. Tierpsychol.* 55(4): 365-375.
- DIXON, K. A. & CADE, W. H. (1986): Some factors influencing male-male aggression in the field cricket *Gryllus integer* (time of day, age, weight and sexual maturity). *Anim. Behav.* 34: 340-346.
- FRENCH, B. W. & CADE, W. H. (1989): Sexual selection at varying population densities in male field crickets, *Gryllus veletis* and *G. pennsylvanicus*. *Journal of Insect Behavior* 2(1): 105-121.
- GERHARDT, U. (1913): Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. *Zool. Jb. Syst.*, Jena 35: 415-532.

- HAASE, P. (1995): Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* 6: 575-582.
- HISSMANN, K. (1990): Strategies of mate finding in the european field cricket (*Gryllus campestris*) at different population densities: a field study. *Ecol. Entomol.* 15: 281-291.
- HUBER, F. (1955): Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris* L.. *Z. Tierpsychologie* 12(1): 12-48.
- HUBER, F. (1962): Central nervous control of sound production in crickets and some speculations on its evolution. *Evolution* 16: 429-442.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. (Westarp Wissenschaften), Magdeburg; 456 S.
- KREBS, C.J. (1999): Ecological methodology. 2nd ed., Benjamin/Cummings (Verlag). ISBN 0-321-02173-8
- KRIEGBAUM, H. (1988). Untersuchungen zur "Lebensgeschichte" von Feldheuschrecken (Acrididae, Gomphocerinae): Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im natürlichen Habitat. Dissertation, Nürnberg, Univ. Erlangen.
- REGEN, J. (1913): Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. *Pflüger's Archiv für Physiologie* 155: 193-200.
- ROST, R. & HONEGGER, H. W. (1987): The timing of premating and mating behavior in a field population of the cricket *Gryllus campestris* L.. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 279-289.
- SIMMONS, L. W. (1986): Inter-male competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Anim. Behav.* 34: 567-579.
- SOFF, F. (1998). Umweltpräferenzen, Territorialität und Höhlenkonstanz bei einer natürlichen Population der Feldgrille *Gryllus campestris* L.. Diplomarbeit, Leipzig, Universität Leipzig: 82 S.
- SOUROUKIS, K. & MURRAY, A.-M. (1995): Female mating behavior in the field cricket, *Gryllus pennsylvanicus* (Orthoptera: Gryllidae) at different operational sex ratios. *Journal of Insect Behavior* 8(2): 269-279. Zuk, M. (1987): The effect of gregarine parasites, body size, and time of day on spermatophore production and sexual selection in field crickets. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 65-72.