

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: 3-4

Artikel: Zur Bioakustik und Evolution der Pycnogastrinae (Orthoptera, Tettigoniidae) : Pycnogaster valentini Pinedo & Llorente, 1986 und Pycnogaster cucullata (Charpentier, 1825)

Autor: Pfau, H.K. / Pfau, B.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-402613>

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: 26.01.2026

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

Zur Bioakustik und Evolution der Pycnogastrinae (Orthoptera, Tettigoniidae): *Pycnogaster valentini* PINEDO & LLORENTE, 1986 und *Pycnogaster cucullata* (CHARPENTIER, 1825)

H. K. PFAU & B. PFAU

Hermann Schuster Str. 70, D-65510 Hünstetten

Bioacoustics and evolution of the Pycnogastrinae (Orthoptera, Tettigoniidae): Pycnogaster valentini PINEDO & LLORENTE, 1986 and Pycnogaster cucullata (CHARPENTIER, 1825). - We describe new records of *Pycnogaster valentini* (Sierra Madrona, Spain) and *Pycnogaster cucullata* (Portugal). The female of *Pycnogaster valentini* (so far unknown) is described. Morphology and stridulation pattern (song and “short-distance-courtship”) of both species are compared. A successive dichotomic splitting of the species in the subgenus *Pycnogaster* is assumed mainly on account of the structure of male epiprocts. Speciation presumably started from the east of Andalucia. Two new localities of *Pycnogaster jugicola* indicate that this species spread to the Cantabrian Mountains from the central parts of Spain and not from Portugal.

Keywords: Bioacoustics, Morphology, Evolution, Orthoptera, Iberian Peninsula

EINLEITUNG

Über die Pycnogastrinae KIRBY, 1906, eine einheitliche, wahrscheinlich den Ephippigerinae nahestehende Gruppe der Laubheuschrecken (die bis auf eine nordafrikanische Art auf der Iberischen Halbinsel verbreitet ist), ist nur wenig bekannt. Aus der jüngeren Zeit sind vor allem die Bearbeitungen des Museumsmaterials durch HARZ (1969) und PINEDO & LLORENTE (1986) zu nennen, die eine systematische Grundlage für weitere Forschungen legten. Auf dieser Basis untersuchte PFAU (1988) vergleichend die Stridulation der Arten und unternahm auch den Versuch, die Phylogenie und Ausbreitungsgeschichte zu rekonstruieren. Zwei der iberischen Arten waren bis dahin jedoch nicht aufzufinden: *P. valentini*, der im Gegensatz zur Auffassung von PINEDO & LLORENTE (1986) nicht als Unterart von *P. jugicola* GRAELLS, 1851 sondern als Art eingeschätzt wurde, und *P. cucullata*. Von *P. valentini* erwähnen PINEDO & LLORENTE (1986) nur vier Männchen aus der spanischen Provinz Ciudad Real (Puertollano, Mai 1950), im Falle von *P. cucullata* liegen die letzten Funde offensichtlich noch weitere Jahrzehnte zurück (bei dem von PINEDO & LLORENTE (1986) untersuchten Material aus dem Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin fehlten offensichtlich Jahresangaben).

Wir suchten 1992 in Spanien und Portugal nach den beiden Arten und hatten in beiden Fällen Erfolg. Von *P. valentini* wurde erstmals auch ein Weibchen gefunden. Die vorliegende Beschreibung der Morphologie ergänzt somit die Untersuchungen von HARZ (1969) und PINEDO & LLORENTE (1986), die Dokumentation der Stridulationsmuster führt die Arbeit von PFAU (1988) fort. Das neue Material wird

darüberhinaus zur Prüfung der Hypothesen zur stammesgeschichtlichen Aufspaltung und Ausbreitung der Arten der Untergattung *Pycnogaster* GRAELLS, 1851 herangezogen, da diese bisher mit Unsicherheiten behaftet waren. Außerdem werden neue Fundorte von *P. jugicola* beschrieben, die darauf hinweisen, daß die Art sich längs des Kantabrischen Gebirges in den Nordwesten Spaniens ausbreitete.

MATERIAL UND METHODE

Die Stridulation wurde mit einem Sennheiser Richtmikrophon (ME 80; maximale Aufnahmefrequenz 16 kHz) aufgenommen und mit DAT-Recordern (TCD-D3 und TCD-D7 von Sony) gespeichert. Die analog ausgegebenen, verstärkten Signale wurden mit Hilfe des Multifunktions-Interfaces "E-Labor Bipo" und der Oszilloskop-Software "rho-Transient Plus" (Fa. Rhothron) digitalisiert (Abtastfrequenz 81.92 kHz) und auf der Festplatte eines Atari Mega St4-Computers gespeichert. Die Gesangssequenzen wurden anschließend in einem Zeichenprogramm zusammengefügt und ausgedruckt.

Die Heuschrecken saßen bei den Tonaufnahmen in Gazekäfigen (10 x 10 x 12 cm); da diese im Schatten aufgestellt waren, entspricht die gemessene Lufttemperatur der Körpertemperatur der Tiere. (Gleiche Körpertemperaturen sind bei einem Vergleich der Stridulation der *Pycnogaster*-Arten eine wichtige Voraussetzung, da manchmal nur geringfügig unterschiedliche Silben-Längen und -Frequenzen vorliegen; vgl. PFAU, 1988).

ERGEBNISSE

Pycnogaster (Pycnogaster) valentini PINEDO & LLORENTE, 1986

Pycnogaster (Pycnogaster) jugicola valentini PINEDO & LLORENTE, 1986: *Eos* 62: 223.

Pycnogaster (Pycnogaster) valentini: PFAU, 1988: *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 61: 175.

Fundort - SE vom Pto. Valderrepiso (SW Puertollano, westliche Sierra Madrona; Spanien, Prov. Ciudad Real); 820 m; 18.VI.1992. Im Pinienwald sowie in Eichen- oder Brombeerbüschchen neben der gerade durch Bauarbeiten erweiterten N420. Die Gesänge waren zwischen 18 und 21 Uhr zu hören, bei wieder sonnigem Wetter nach einem Regenguß. Am nächsten Tag sangen die Männchen bereits mit dem ersten sie treffenden Sonnenlicht (ab 7 Uhr 30). Beim Singen ist (ähnlich wie bei *P. jugicola*; s. PFAU, 1988) auffällig, daß die Mittelbeine hin und herzucken: sie bewegen sich beim Flügel-Öffnen nach außen, beim Schließen nach innen. Dies beruht auf der Kontraktion bestimmter "bifunktioneller" Muskeln, die beim Singen nicht nur die Elytren, sondern auch die Mittelcoxen bewegen (Basalar-, Subalar-muskeln und verschiedene tergo-coxale Dorsoventralmuskeln; vgl. PFAU & KOCH, 1994).

Maße - 4 ♂, 1 ♀ (Alkohol-konserviert; in mm): Körper ♂ 38.5-42.5, ♀ 46.0; Pronotum ♂ 10.8-12.2, ♀ 11.2; Elytra ♂ 2.5-3.5, ♀ 2.0; Postfemur ♂ 17.0-19.0, ♀ 19.5; Ovipositor 31.0.

Färbung - Kopf, Pronotum und abdominale Terga mit grüner oder braun-grauer Grundfärbung (zur Schwärzung der Teile vgl. Abb. 1a, b). Das Weibchen (Abb. 1b) gehörte dem grünen Färbungstyp an. Paranota des Pronotum neben der braunen oder grünen Grundfärbung mit schwarzer und weißer Zeichnung. Elytren hellbraun, in der distalen Randzone gelblich-weiß. Cerci, Augen, Fühlerbasis und Tarsen dorsal heller bis weiß. Thorakale Pleuren, Flankenhäute und Körperunter-

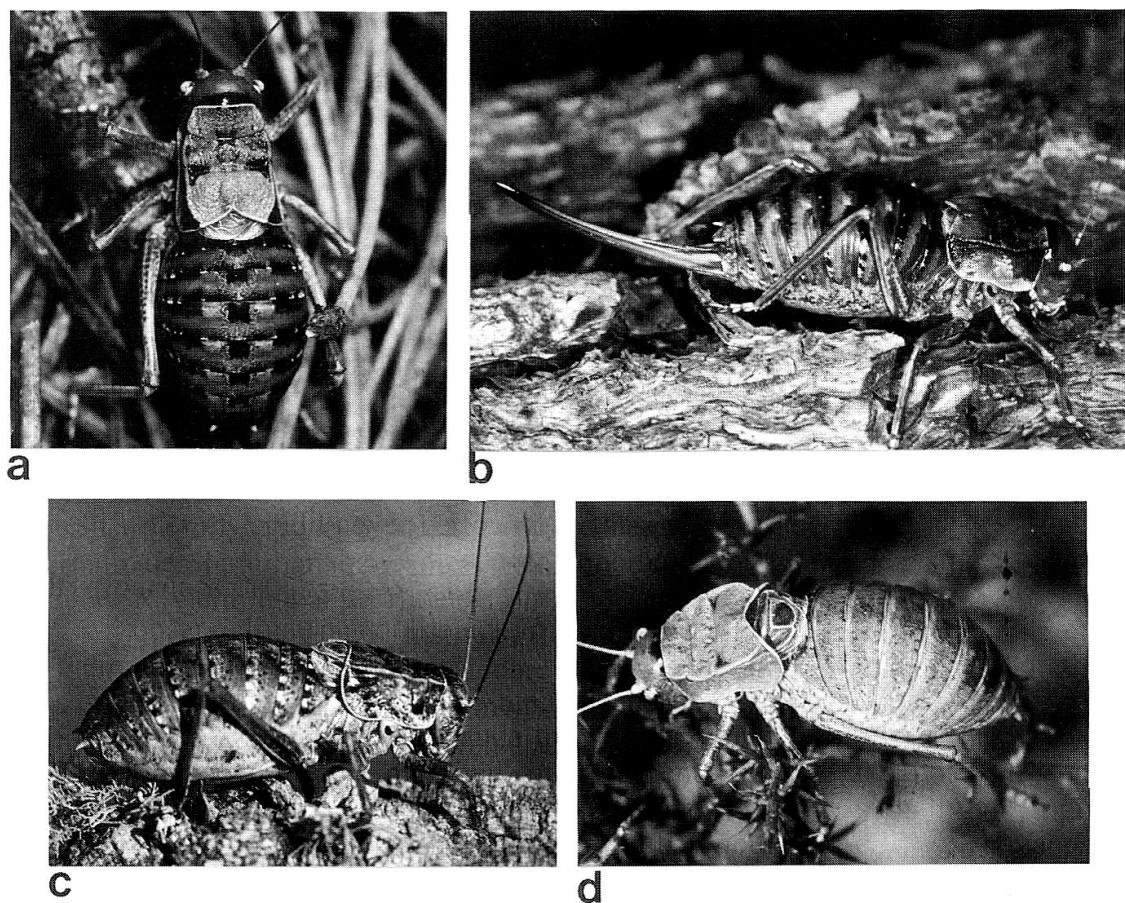


Abb. 1. a) *P. valentini* ♂; b) *P. valentini* ♀; c), d) *P. cucullata* ♂.

seite auf hellem Untergrund braungrau gesprenkelt. Beine ähnlich gemustert; bei einem Tier wiesen sie dagegen eine Streifung auf, bei einem anderen waren sie nahezu einfarbig dunkelgrau. Abdomen mit mattschwarzem Mittelstreif sowie dorsalen und lateralen weißen Längsbinden; bei den grünen Exemplaren waren die dorsalen Binden gelblich. Beide Binden können bis auf einzelne Flecken reduziert sein oder auch ganz fehlen. Legebohrer hellbraun, zur Spitze hin dunkler werdend, Spitze selbst schwarz.

Die braungrauen, intensiver schwarz-weiß gestreiften Exemplare erinnerten stark an Vertreter der Untergattung *Bradygaster* BOLIVAR, 1926.

Weitere Merkmale - Das Pronotum ist (wie bei den von PINEDO & LLORENTE (1986) beschriebenen Exemplaren) kaudal deutlich tiefer eingeschnitten als bei *P. jugicola*: Breite des kaudalen Randes zwischen den Seitenkielen/Tiefe des Einschnittes = 4-5; bei *P. jugicola* ergibt sich dagegen ein Quotient von 8-9 (es wurden jeweils 5 Tiere, darunter ein Weibchen, vermessen).

Die Form des Pronotum ist jedoch ziemlich variabel. Die Pronotum-Ränder waren bei keinem der Männchen (von oben gesehen; vgl. Abb. 1a) so stark konvex wie bei PINEDO & LLORENTE (1986: Fig. 1a) abgebildet. Nur das Weibchen zeigte ähnlich konvexe Ränder. Die Pronotum-Seitenkielen sind bei zwei Männchen und beim Weibchen deutlicher durch die kaudalen Querfurchen eingekerbt als bei *P.*

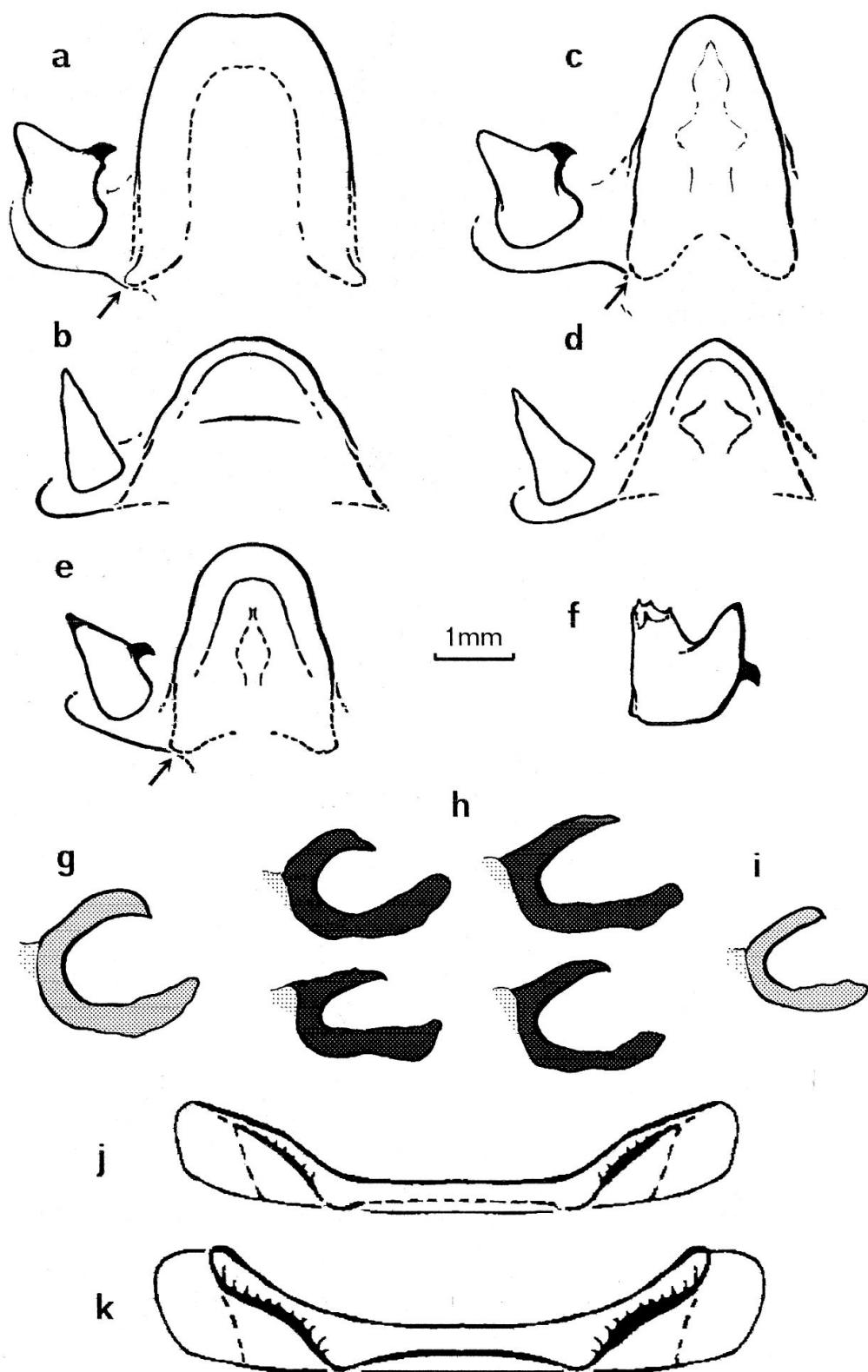


Abb. 2. a) - e) Rechter Cercus und Epiproct: a) *P. jugicola* ♂; b) *P. jugicola* ♀; c) *P. valentini* ♂; d) *P. valentini* ♀; e) *P. cucullata* ♂. Pfeile in a), c) und e) zeigen auf das (rechte) Gelenk zwischen Epiproct und abdominalem Tergum X. f) Teratologischer rechter Cercus eines ♂ von *P. cucullata*. g)-i) Linker Titillator: g) *P. jugicola*; h) *P. valentini*; i) *P. cucullata*. j), k) Proximale Spange der weiblichen Subgenitalplatte (Tiere etwa gleich groß, Kopf-nach-unten ausgerichtet): j) *P. jugicola*; k) *P. valentini*.

jugicola oder *P. graellsi* BOLIVAR, 1873, wo meistens nicht einmal Andeutungen der Kerben zu erkennen sind. Diese hinteren Kerben sind ein typisches Merkmal der Vertreter der Untergattung *Bradygaster* (s. auch *P. cucullata* und weiter unten).

Die männlichen und weiblichen Cerci (Abb. 2c, d) sind in Form und Größe denen von *P. jugicola* (Abb. 2a, b) sehr ähnlich. Der männliche Epiproct ist wie bei *P. jugicola* plattenartig und hart sklerotisiert; gegenüber dem Epiproct von *P. jugicola* ist er jedoch (auch beim Weibchen) beträchtlich schlanker und mehr zugespitzt (vgl. Abb. 2c, d mit 2a, b). Die dunkelbraunen bis schwarzen Titillatoren (Abb. 2h) sind (bei etwa gleichgroßen Tieren) relativ kleiner als die (hellbraunen) Titillatoren von *P. jugicola* (Abb. 2g). Sie unterscheiden sich auch in ihrer Form: der Bogen der Spange ist meist stärker zusammengedrückt, der Spitzenbereich verjüngt sich allmählicher, bei drei der vier Männchen "in zwei Etappen". Die in der Sierra Madrona gefangenen Tiere sind deutlich größer als die von PINEDO & LLORENTE (1986) bearbeiteten Museumsexemplare; der Größenunterschied der Titillatoren von *P. valentini* und *P. jugicola* ist dementsprechend nicht mehr so augenfällig wie bei PINEDO & LLORENTE (1986) dargestellt.

Die abdominalen Sterna des Weibchens sind alle glatt, d. h. sie zeigen keine deutliche Ausbeulung; nur das letzte (VII.) Sternum ist wie bei *P. jugicola* leicht hochgewölbt. Der Ovipositor ist gleichmäßig und gering gebogen (s. Abb. 1b); seine Spitze weist (wie bei *P. jugicola*) keine Zähnelung auf. Der vordere, sklerotisierte Bereich der Subgenitalplatte (Abb. 2k) weicht bei dem untersuchten Weibchen von der entsprechenden Struktur von *P. jugicola* (Abb. 2j) durch das unterschiedliche Größenverhältnis von (grubentragenden) Seitenteilen und Mittelsteg ab.

Vor allem beim Weibchen, aber (geringer) auch bei zwei der Männchen, fiel eine kräftige Längsrunzelung der hinteren Ränder der abdominalen Terga auf; dies ist ein typisches Merkmal einiger Vertreter der Untergattung *Bradygaster*; s. z.B. *B. inermis* (RAMBUR, 1838).

Die Feile auf der Unterseite der linken Elytre zeigt auf der ganzen Länge eng stehende Feilenzähne (12 Zähne/0.5 mm Feilenlänge) - ein Merkmal der Untergattung *Pycnogaster* (vgl. PFAU, 1988).

Stridulation - Der Gesang (Abb. 3a-c) ähnelt dem der Arten der Untergattung *Bradygaster* darin, daß die Öffnungssilben fehlen (bzw. sehr leise sind). Er kann wenige Sekunden oder mehrere Minuten lang andauern (5 Minuten in einem Fall!). Gegen Ende des Gesangs werden die Silben meist deutlich kürzer (Abb. 3a). Erste (=crescendierende) und letzte (=decrescendierende) Silbe sind oft stärker verkürzt und leiser (Abb. 3c). In den einzelnen Silben fällt die erhöhte Impulsfrequenz am Silbenanfang und -ende auf (Abb. 3b), anscheinend ein Merkmal der Untergattung *Pycnogaster* (vgl. PFAU, 1988: Abb. 2). Dies ist wahrscheinlich (da die Feilenzähne überall etwa gleich dicht stehen; vgl. oben) durch einen verminderten Plectrum-Andruck in den Feilen-Randbereichen bedingt.

Silbendauer und Impulsfrequenz konnten nur für wenige Temperaturen gemessen werden. Ein Vergleich mit den Diagrammen bei PFAU, 1988 (Abb. 4 und 5) zeigt, daß die Silbendauer von *P. valentini* zwischen der von *P. gaditana* BOLIVAR, 1899 und *P. sanchezgomezi constricta* BOLIVAR, 1926 liegt, die Impulsfrequenz zwischen *P. gaditana* und *P. jugicola*.

Wie bei den übrigen Vertretern der Untergattung *Pycnogaster* (und, wie sich inzwischen zeigte, auch bei mehreren Arten der Ephippigerinae; vgl. PFAU, 1996) wird in der Nähe des Weibchens eine "Nahwerbungs-Stridulation" erzeugt. Die Abb. 4a zeigt eine Serie von Silben dieses Gesangstyps, bei der zwischen den einzelnen Silben jeweils etwa 2 Sekunden lange Pausen lagen. Die Silben sind in ihrer

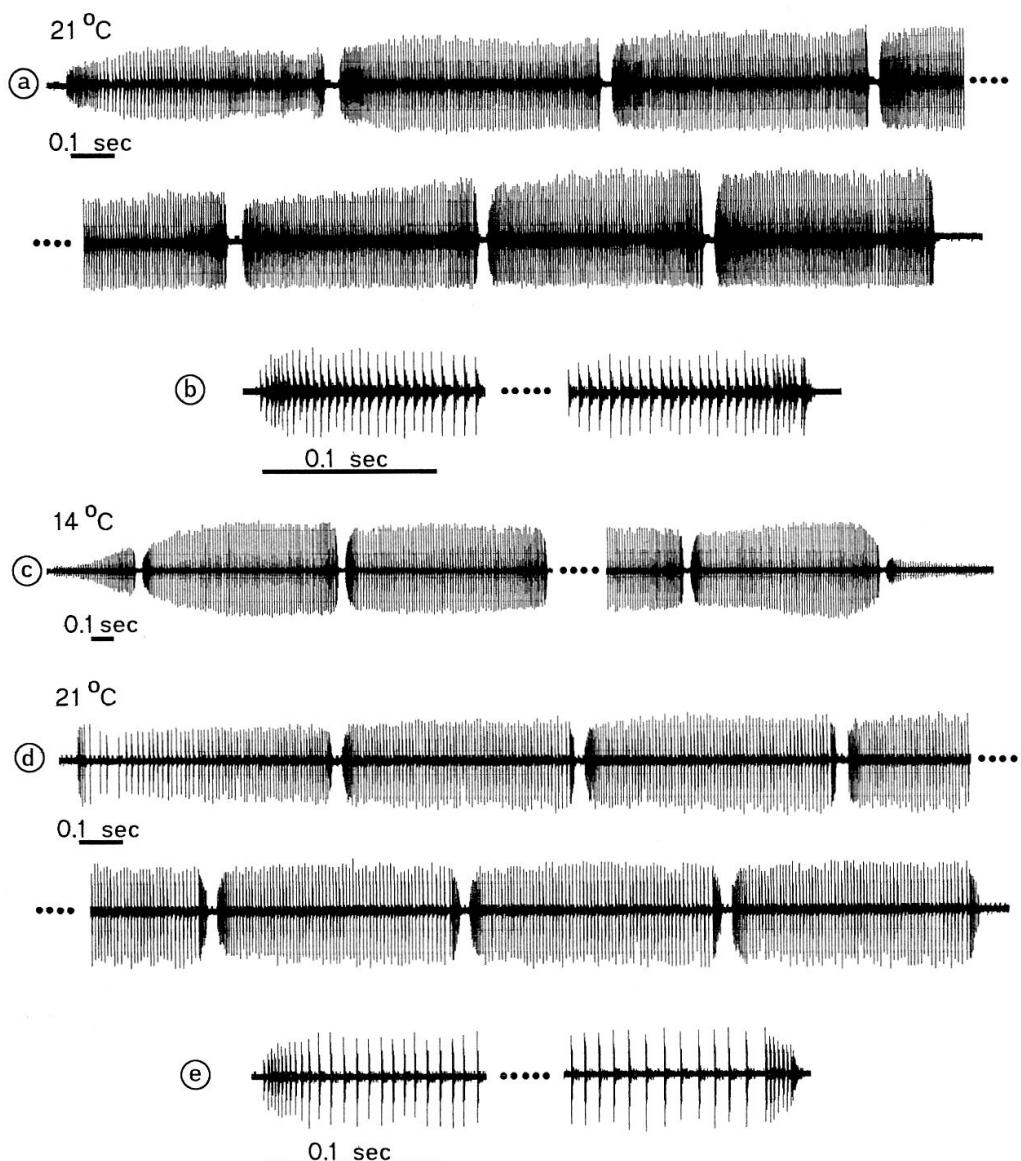


Abb. 3. Gesang: a) - c) *P. valentini*; d), e) *P. cucullata*. a), c) und d) zeigen jeweils den Anfang und (durch Punkte getrennt) das Ende eines längeren Gesangs; b) und e) stellen jeweils Anfang und Ende einer stärker gedehnten Einzelsilbe dar.

Struktur sehr variabel; sie zeigen (an unterschiedlichen Stellen) Bereiche mit gleichmäßiger Impulsabfolge und mehr oder weniger in Einzelimpulse und Impulsgruppen "aufgelöste" Bereiche. Die Nahwerbungs-Silben sind gegenüber den Silben des normalen Fern-Gesanges erheblich verkürzt. In einem Fall wurde statt einzelner getrennter Silben ein etwa 10 Sekunden langer Nahwerbungs-Vers erzeugt (Abb. 4b).

Bemerkenswert ist, daß eines der Männchen während der Nahwerbung (und manchmal auch ohne gleichzeitig zu stridulieren) trommelte, d. h. Substratschall erzeugte: es schwang den ganzen Körper auf- und ab, wobei anscheinend vor allem die Mandibeln auf der Unterlage aufschlugen.

Im Freiland konnte ein Männchen beobachtet werden, das ungefähr einen Meter von einem Weibchen entfernt ständig zwischen (kurzen) Gesangs-Versen und Nahwerbungs-Silben wechselte, je nachdem ob sich das Weibchen entfernte oder näherte. In diesem Fall war gut zu hören, daß die Lautstärke der Nahwerbung deutlich geringer ist als die des Gesanges.

Die beschriebenen morphologischen und bioakustischen Merkmale verdeutlichen, daß *P. valentini* gut von *P. jugicola* abgrenzen ist. Die bisherige Einschätzung, daß *P. valentini* Artstatus besitzt, konnte somit erhärtet werden.

Eines der Männchen und das Weibchen wurden im Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid) hinterlegt.

Pycnogaster (Pycnogaster) cucullata (CHARPENTIER, 1825)

Fundort - NW Aviz (SW Portalegre, Portugal); 200 m; 20.VI. 1992. Die (an diesem Fundort häufigen!) Männchen sangen zwischen 19 Uhr und 22 Uhr 30 vor allem aus Weißdorn- und Brombeerbüschchen heraus. Einige Tiere waren kopfabwärts innerhalb von Binsenhorsten aufgehängt. Die Fundstellen befanden sich alle am Rande eines trockenen Bachbettes; diese Orte waren deutlich feuchter als das umliegende Kulturland, in welchem auf Sandboden wachsende Korkeichenbestände typisch waren. Die Art kam syntop mit *Platystolus lusitanicus* (AIRES & MENANO, 1916) vor, der zur gleichen Tageszeit sang (zum neuen Status von *Callicrania miegi lusitanica* vgl. PFAU, 1996).

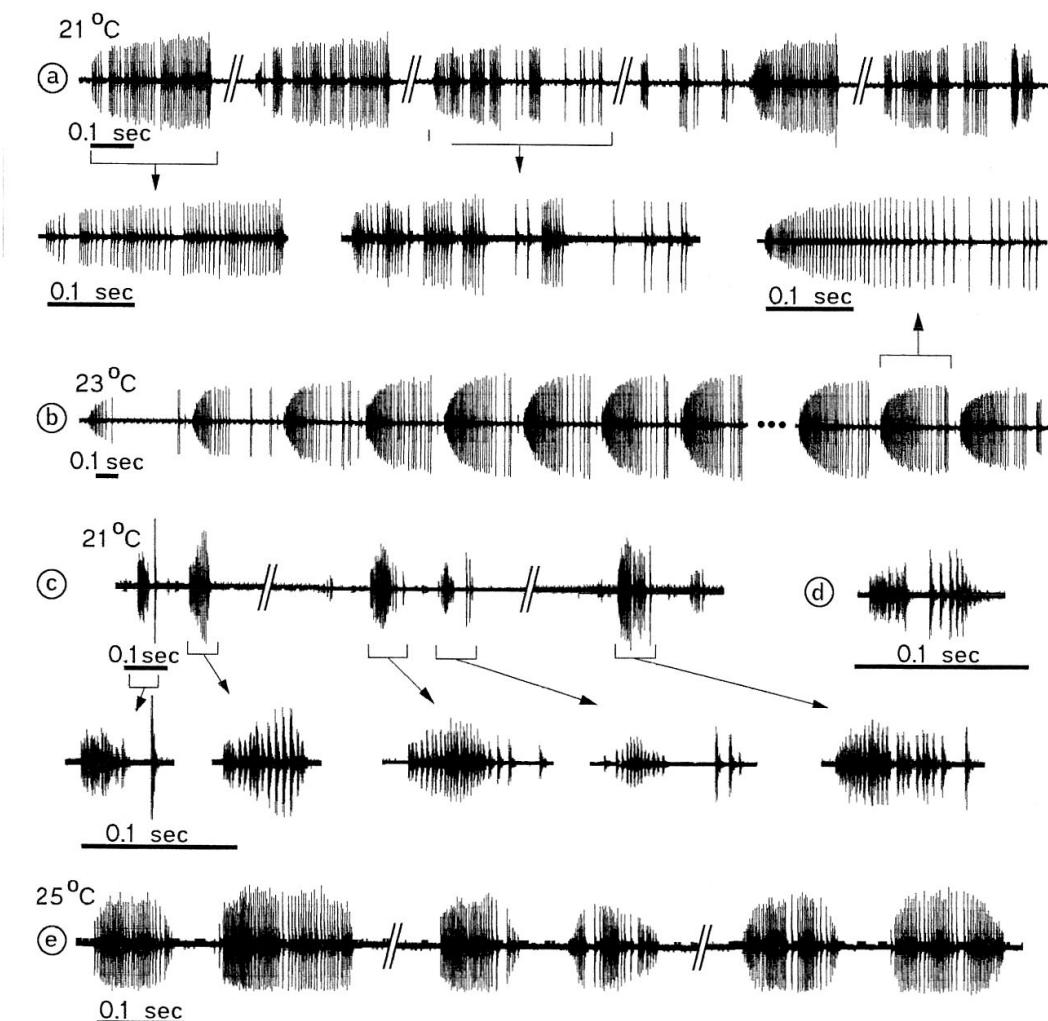
Maße - 4 ♂ (Alkohol-konserviert; in mm): Körper 32.0 -36.0; Pronotum 9.5-10.0; Elytra 2.0 -3.0; Postfemur 13.0-13.5.

Färbung - Zwei Exemplare zeigten eine helle, rötlich-braune Grundfärbung, wobei das Pronotum dorsal - abgesehen von den dunklen Lateralflecken der hinteren Querkerbe - fast einfarbig erschien (Abb. 1d). Kopf, Abdomen und Beine waren bei diesen Tieren grauer, das Abdomen wies keine Längsbinden auf. Ein Tier (Abb. 1c) zeigte ein hellgrau, braun und schwarz "marmoriertes" Pronotum sowie ein dunkelgraues, mit dorsalen hellen Längsbinden versehenes Abdomen, bei dem die Kaudalränder der Terga in den Seitenbereichen auffällig schwarz-weiß (*Bradygaster*-ähnlich) gemustert waren. Beim vierten Exemplar war das Pronotum fast einfarbig dunkel-graublau (Querfurchen braun-schwarz betont); Kopf, Abdomen und Beine waren heller graublau. Auch bei den einfarbig wirkenden Tieren war bei näherem Hinsehen stets ein geschecktes Grundmuster zu erkennen.

Weitere Merkmale - Das Pronotum ist kaudal unterschiedlich tief eingeschnitten: Breite des kaudalen Randes zwischen den Seitenkielen/Tiefe des Eingeschnittes = 4-7. Bei drei der vier Männchen sind die Pronotum-Seitenkielen durch die kaudalen Querfurchen leicht eingekerbt (s. auch *P. valentini* und weiter unten).

Die Cerci (Abb. 2e) sind (abgesehen vom teratologischen Cercus der Abb. 2f) relativ schlank und weisen einen geschwärzten Spitzenbereich ("Endzahn") auf. Der Epiproct (Abb. 2e) ist wie bei *P. jugicola* (Abb. 2a) breit; im Vergleich zur Fig. 9 bei PINEDO & LLORENTE (1986) ist er weniger zugespitzt und zeigt außerdem auch keine distale quere Abstutzung (vgl. auch Tab. 1). Die hellbraunen Titillatoren (Abb. 2i) ähneln in ihrer Form denen von *P. jugicola* (Abb. 2g) sehr, sind jedoch (entsprechend der geringeren Körpergröße) deutlich kleiner.

Die Feile auf der Unterseite der linken Elytre besteht auf der ganzen Länge aus sehr eng stehenden Feilenzähnen (14 Zähne/0.5 mm Feilenlänge). Da die Impulsfrequenz dennoch vergleichsweise gering ist (s. unten), ist von einer besonders langsamen Elytrenbewegung beim Gesang auszugehen.

Abb. 4. "Nahwerbungs-Stridulation": a), b) *P. valentini*; c) - e) *P. cucullata*.

Stridulation - Der Gesang (Abb. 3d) ähnelt dem von *P. valentini* sehr, ist jedoch viel leiser. Die Art ist deutlich weniger "unangenehm-schrill" als *P. jugicola*. Auch *P. cucullata* ist im Hinblick auf das Fehlen der Öffnungssilben im Gesang *Bradygaster*-ähnlich. Dies ist wahrscheinlich als eine Konvergenz anzusehen (vgl. Abb. 5 und Tab. 1). Nur am Gesangsende ist manchmal eine sehr leise, verkürzte Silbe zu hören, die eine Öffnungssilbe darstellen könnte. Auch die erste Silbe des Gesangs kann - als Gesangs- "Anlaufs-Silbe", z.B. wie in Abb. 3d - abweichend ausgebildet sein. Wie bei *P. valentini* fällt eine erhöhte Impulsfrequenz am Silbenanfang und -ende auf (Abb. 3e).

Die Silbendauer liegt bei *P. cucullata* etwa zwischen der von *P. gaditana* und *P. sanchezgomezi constricta*, die Impulsfrequenz ist etwas geringer als die von *P. gaditana*. Auch diese "Bradygaster-Merkmale" sind wohl, wie im Falle von *P. valentini*, als Konvergenzen anzusehen, die möglicherweise zur akustischen Abgrenzung von der jeweiligen Schwesterart entstanden sind (ähnliche, zur Artabgrenzung entwickelte, konvergente Auseinanderentwicklungen des Gesanges zieht PFAU, 1988 auch für *Bradygaster*-Arten in Erwägung).

Die "Nahwerbungs-Stridulation" konnte durch Rascheln in der Nähe eines Männchens, oder durch Zusetzen eines zweiten Männchens (vgl. PFAU, 1988), ausgelöst werden. Sie ist wie bei *P. valentini* variabel, besteht jedoch aus deutlich kürzeren, schärfer klingenden Silben (Abb. 4c-e), die meist (Ausnahme: Abb. 4d) zu Silbenpaaren gruppiert sind. Zwischen den einzelnen Silbenpaaren lagen jeweils Pausen von etwa einer Sekunde (25 °C) bis zwei Sekunden (21 °C). Obwohl die Silbenstruktur sehr unterschiedlich ist, liegt in der Verkürzung der Silben bei *P. cucullata* anscheinend ein Merkmal vor (Tab. 1: Merkmal "12"), das eine Abgrenzung von den übrigen Vertretern der Untergattung *Pycnogaster* gestattet (vgl. auch PFAU, 1988: Abb. 3).

Auch *P. cucullata* konnte zwischen Gesang und Nahwerbung in rascher Folge wechseln. Ähnlich wie bei *P. valentini* wurde bei einem Männchen während der Nahwerbung ein "Trommeln" beobachtet.

PHYLOGENETISCHE AUFPSPALTUNG UND AUSBREITUNG DER ARTEN DER UNTERGATTUNG PYCNOGASTER

Zweifellos ist die Gruppe der Pycnogastrinae (mit der einzigen Gattung *Pycnogaster*) monophyletisch. Die Gattung ist wahrscheinlich relativ jung - die rezenten Arten ähneln sich noch sehr. Die Rekonstruktion der Stammesgeschichte wird dadurch erschwert. Da die phylogenetischen Beziehungen zu anderen Gruppen (z.B. kommen die Ephippigerinae als Schwestergruppe in Betracht) bisher ungeklärt sind, entfallen außerdem Außengruppenvergleiche, die für Merkmalsbewertungen wesentlich sind, leider weitgehend.

Während die Untergattung *Bradygaster* gut als monophyletische Einheit zu definieren ist (Merkmale "3-5"; vgl. Tab. 1 und Abb. 5), ist die Monophylie der Untergattung *Pycnogaster* nicht entsprechend gut gesichert; sie konnte bisher nur durch das Merkmal "2", die Reduktion der hinteren Einkerbungen der Pronotum-Seitenkiele, begründet werden. Wenn diese Einkerbungen noch zu erkennen sind (vgl. oben: mehrere Exemplare von *P. valentini* und *P. cucullata*), sind sie deutlich schwächer ausgebildet als bei den Vertretern von *Bradygaster*; dies ist gut bei Seitenansicht des Pronotum zu erkennen, da sich die Kerben bei *Bradygaster* als tiefe "Rinnen" auf den Paranota fortsetzen. Während bei *Pycnogaster* die hinteren Einkerbungen der Pronotum-Seitenkiele reduziert sind (bzw. zur Reduktion neigen), sind bei *Bradygaster* die vorderen Querfurchen-Einkerbungen mehr oder weniger reduziert (vgl. auch PINEDO & LLORENTE, 1986 und PFAU, 1988); anscheinend liegen bei den beiden Untergattungen alternative Reduktions-Tendenzen vor.

Aus der (wahrscheinlichen) Monophylie der beiden Untergattungen (Abb. 5) und der Verbreitung der Arten (Abb. 6) kann man ableiten, daß die Stammart der Gattung *Pycnogaster* in einem ersten Speziationsschritt in eine südliche Art (Stammart der Untergattung *Bradygaster*, mit mediterraner Valenz) und eine nördliche Art (Stammart der Untergattung *Pycnogaster*, mit zentralspanisch-atlantischer Valenz) aufgespalten wurde. Als Ursprungsgebiet beider Untergattungen kommt das östliche Andalusien in Betracht (ungefähr der Bereich der Provinz Jaen; vgl. Abb. 6). Gegenüber der ersten Annahme von PFAU (1988: S. 180) liegt das vermutliche Ursprungsgebiet also etwas mehr im Südosten.

Es muß betont werden, daß die gut begründete Monophylie der Untergattung *Bradygaster* einer anderen Denkmöglichkeit der Herkunft der Gattung *Pycnogaster* widerspricht: einer Einwanderung aus Nordafrika. Eine Einwanderung aus Nordafrika würde bedeuten, daß die Gruppe *Bradygaster* paraphyletisch wäre. Dies ist

Tab. 1. Merkmale. Hier werden nur die gegenüber PFAU (1988) veränderten Merkmale ausführlicher kommentiert. Nur die Untergattung *Pycnogaster* wird berücksichtigt.

- 1 Pronotum-Form, reduzierte Styli, Fastigium-Rudiment.
 - 2 Reduzierte hintere Einkerbungen der Pronotum-Seitenkiele.
 - 3 Bezahlung der männlichen Cerci distal der Mitte. Das bisherige Merkmal "3" der Untergattung *Bradygaster* ("reduzierte Öffnungssilben") ist zwar möglicherweise tatsächlich eine Synapomorphie, verliert jedoch angesichts der eventuell vorliegenden mehrfach-konvergenten Reduktion innerhalb der Untergattung *Pycnogaster* an Wert.
 - 4 Reduzierte "Nahwerbungs-Stridulation".
 - 5 Reduzierte apikal-dorsale Außendornen der Vorder- und Mitteltibien.
 - 6 Kaudal verlängertes Pronotum und erhöhte Paranota.
 - 7 Umgestaltete Titillatoren.
 - 8 Modifiziertes männliches Abdomenende.
 - 9 Umbildung des Epiprocts der Männchen zu einer hart sklerotisierten "Platte", die mit dem abdominalen Tergit X über gelenkartige Bildungen verbunden ist (Abb. 2a, c, e). [Dagegen ist das bisherige, *P. graellsi* zugeordnete Merkmal "9" ("charakteristische Nahwerbungs-Stridulation") - zumindest im Hinblick auf die noch gut erhaltene Silbenstruktur - nach den neuen Befunden an *P. valentini* und *P. cucullata* nicht unbedingt als eine Apomorphie zu bewerten.]
 - 10 Extrem harte (dunkelbraun-schwarze) Titillatoren (Abb. 2h) - bei keiner anderen *Pycnogaster*-Art so zu finden. Die Titillatoren wurden bisher insgesamt als autapomorph bewertet ("umgestaltete Titillatoren"); ihre Form könnte jedoch aufgrund der Ähnlichkeit mit verschiedenen *Bradygaster*-Titillatoren (z.B. *B. sanchezgomezi constricta*, *B. inermis*! - nach eigenem Material) eine Plesiomorphie darstellen.
 - 11 Verbreiterung des Epiprocts beim Männchen und wohl auch Weibchen (Abb. 2a, b, e).
 - 12 Veränderung des Gesangs, vor allem Verkürzung der Silben der "Nahwerbungs-Stridulation"; Reduktion der Körpergröße. Eine distale quere Abstützung des Epiprocts (bisheriges Merkmal "12") kann dagegen nicht mehr als Autapomorphie der Art gewertet werden, da keines der bei Aviz gefundenen Männchen dieses Merkmal aufwies (vgl. auch Abb. 2e).
-

jedoch unwahrscheinlich, da das Merkmal "reduzierte apikal-dorsale Außendornen der Vorder- und Mitteltibien" bei *Bradygaster* (Tab. 1: Merkmal "5"), wie das Vorhandensein der Dornen z. B. bei Arten der Ephippigerinae zeigt, kaum als eine Symplesiomorphie anzusehen ist (im Falle eines plesiomorphen Merkmals "5" müßte man eine Neu-Entstehung der tibialen Außendornen innerhalb *Pycnogaster* annehmen).

Obwohl das neue Material von *P. valentini* und *P. cucullata* die Bewertung einiger Merkmale verändert (s. Tab. 1), konnte der bei PFAU (1988: Abb. 7) dargestellte vorläufige Stammbaum der Untergattung *Pycnogaster* beibehalten und besser begründet werden. Neue Argumente zur Evolution der Untergattung ergaben sich vor allem bei einem Vergleich der männlichen Epiprocte (deren Struktur bei Alkohol-Material - im Gegensatz zu Trockenmaterial - leicht überprüfbar bleibt):

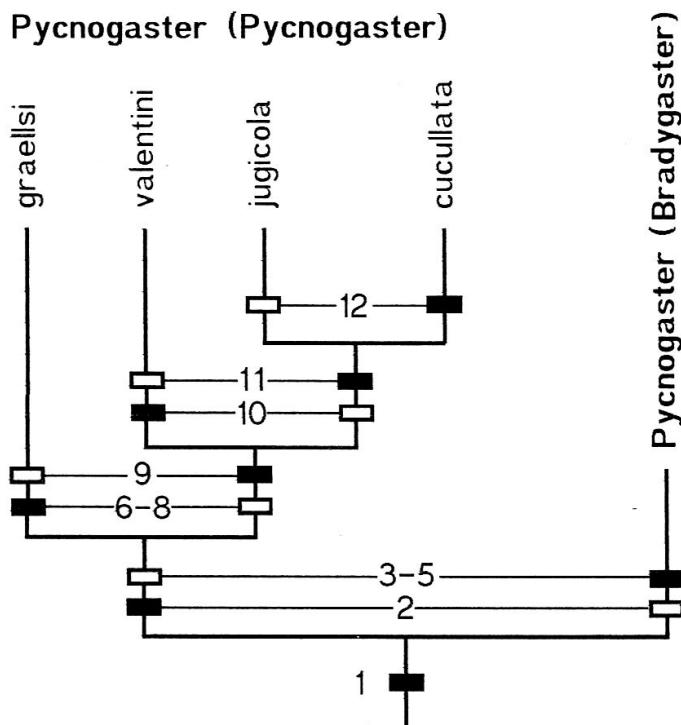


Abb. 5. Stammbaum der Untergattung *Pycnogaster* (s. Tab. 1 und Text; zur Untergattung *Bradygaster* vgl. PFAU, 1988).

Die Männchen der Arten der Untergattung *Bradygaster* besitzen alle einen schmalen, weich-sklerotisierten Epiproct (nur die mediane Längsrinne weist eine härtere Kutikula auf), der leicht von den Seiten aus zusammengedrückt werden kann; er ist vom letzten abdominalen Tergum durch eine breitere Membranzone abgegrenzt, die auch eine Verschiebung des Epiprocts in der Körperlängsrichtung, unter den Tergalrand, gestattet. Diese Merkmalskombination liegt auch bei *P. graellsi* vor (wo der Epiproct allerdings von vornherein vom Tergalrand verdeckt ist; Tab. 1: autapomorphes Merkmal "8"). Aus der Zugehörigkeit von *P. graellsi* zur Untergattung *Pycnogaster* (vgl. PFAU, 1988), der auch biogeografisch nichts entgegensteht (s. unten), ergibt sich, daß dieser Epiproct-Typ als plesiomorph eingeschätzt werden kann. Die Umbildung des Epiprocts zu einer auch in den Randbereichen hart sklerotisierten "Platte", die am letzten abdominalen Tergit artikuliert, ist dagegen als eine Synapomorphie der Arten *P. valentini*, *P. jugicola* und *P. cucullata* anzusehen (Merkmal "9").

P. graellsi entstand wohl aus einer ersten Aufspaltung der Stammart der Untergattung *Pycnogaster* (anscheinend einer Ost-West-Spaltung) als östliche Art und bewahrte den ursprünglichen Epiproct. *P. graellsi* steht damit allen übrigen Arten der Untergattung gegenüber und unterscheidet sich, wohl infolge der Anpassung an die extreme Offenlandschaft der La Mancha, auch morphologisch stärker von den übrigen Arten (Autapomorphien "6-8"). Die West-Art der ersten Spaltung, die Stammart der übrigen Arten der Untergattung, modifizierte dagegen wie oben beschrieben den Epiproct (Merkmal "9").

Bei *P. valentini*, dem Abkömmling der nächsten Artspaltung (in diesem Fall wahrscheinlich einer Nord-Süd-Spaltung), ist der jetzt hart sklerotisierte, plattenartige Epiproct der Männchen noch plesiomorph-schmal und stellt anscheinend auch in Bezug auf seine Verschiebbarkeit in der Körperlängsrichtung ein Übergangsstadium dar: die proximalen Gelenkstellen sind zwar vorhanden, die Zwischenmembran zum letzten abdominalen Tergum ist jedoch noch relativ breit. Das Schwertaxon von *P. valentini*, die Stammart von *P. jugicola* und *P. cucullata*, veränderte den Epiproct erneut: er wurde beträchtlich verbreitert (Merkmal "11"); seine basalen Gelenke wurden weiterentwickelt, so daß insgesamt ein präziseres queres Scharniergelenk zum Tergum entstand.

Aus dieser Differenzierungsgeschichte des männlichen Epiprocts ergibt sich, daß sich die Untergattung *Pycnogaster* wahrscheinlich sukzessiv, d. h. durch aufeinanderfolgende dichotome Artspaltungen in ihre einzelnen Arten aufgespalten hat. Eine andere Möglichkeit wäre gewesen, daß eine mit *P. jugicola* weitgehend übereinstimmende Art bereits über weite Bereiche der Iberischen Halbinsel verbreitet war und erst spät (voneinander unabhängig, d.h. unter Umständen auch gleichzeitig) an verschiedenen Stellen Tochterarten abgliederte. Die beschriebene Merkmalsverteilung spricht jedoch nicht für diese zweite Möglichkeit, sondern für eine mit der Aufspaltung und Ausbreitung der einzelnen Arten der Untergattung einhergehende allmähliche ("additive") Herausbildung der Merkmale. *P. jugicola* entstand demnach erst nach der Abspaltung der (ursprünglichen) Arten *P. graellsi* und *P. valentini*, und hat sich damit auch erst danach in die entfernteren Teile seines Verbreitungsgebietes ausgedehnt.

P. cucullata wurde wahrscheinlich von einer bereits weit in den Westen der Iberischen Halbinsel verbreiteten Stammart "knospenartig" abgespalten. Diese Stammart entsprach *P. jugicola* zwar morphologisch weitgehend, definitionsgemäß müßte man sie dennoch als "*P. jugicola* + *P. cucullata*" bezeichnen. Es läßt sich allerdings keine Aussage darüber machen, wie weit die übrige Ausbreitung von "*P. jugicola*" zum Zeitpunkt der Abgliederung von *P. cucullata* fortgeschritten war.

Die Nordausbreitung von *P. jugicola* ging jedenfalls wahrscheinlich von Mittelspanien aus und nicht von Portugal. Darauf weisen zwei neue Funde im Kantabrischen Gebirge (in Abb. 6 durch Kreuze gekennzeichnet) hin:

1) Collado de Aralla, NW La Pola de Gordon (Provinz Leon); 1500 m; 15.VIII. 1991.

2) Poza de la Sal, SW Ona (Provinz Burgos); 1100 m; 17.VIII. 1991. In der kargen, mit Wacholder bewachsenen Lochstein-Hochebene dieses Fundortes fanden sich besonders dunkle Exemplare. An beiden Fundstellen waren die Tiere um die Mittagszeit durch ihre Gesangsaktivität sehr auffällig.

Damit stehen die nördlichen Fundgebiete von *P. jugicola* vom Westen des Kantabrischen Gebirges bis zum Iberischen Randgebirge und Kastilischen Scheidegebirge beinahe lückenlos miteinander in Verbindung. Dagegen fand die Nordausbreitung in den Gebirgen Portugals vermutlich am breiten Einschnitt des Douro-Tals ein Ende.

Das Verbreitungsareal von *P. valentini* ergibt sich bis jetzt aus wenigen Fundstellen. Außer den bei PINEDO & LLORENTE (1986) und hier angegebenen Funden ist ein Männchen von den Montes de Toledo, das bisher als *P. jugicola jugicola* angesehen wurde (PINEDO & LLORENTE, 1986: Abb. 5b), und der Neufund eines Männchens aus der Sierra de Guadalupe (Sierra de Logrosan, E. HÜBL coll., 10.IV.1993) zu erwähnen (LLORENTE, briefl.). Möglicherweise existiert eine Überschneidung der Verbreitungsgebiete von *P. valentini* und *P. jugicola* in der Provinz

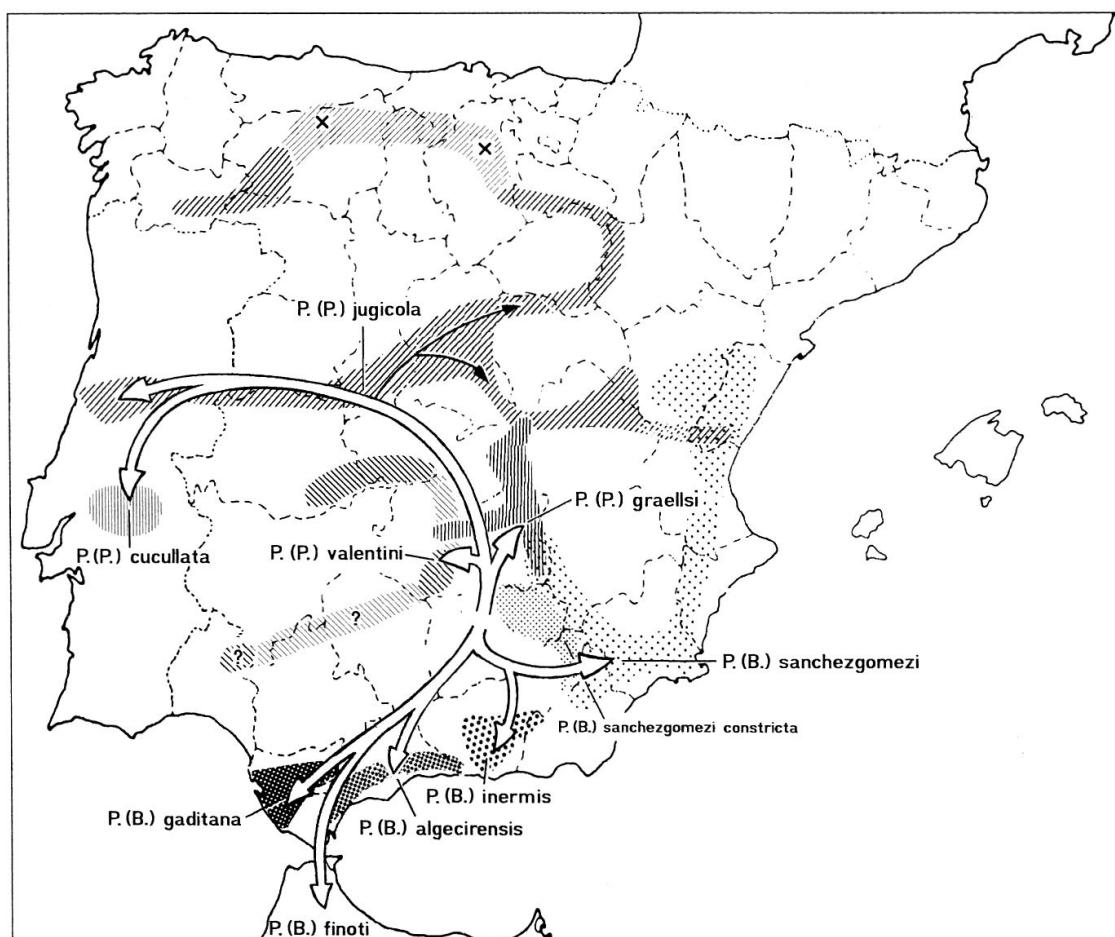


Abb. 6. Auf der Basis der Verbreitung (s. PINEDO & LLORENTE, 1986) und des phylogenetischen Systems (s. PFAU, 1988 und Text) rekonstruierte Ausbreitungsgeschichte der *Pycnogaster*-Arten auf der Iberischen Halbinsel. Dünnerne Schrägschraffur kennzeichnet größere Lücken unserer Kenntnis der Verbreitung. x: neue Fundorte von *P. jugicola* (s. Text).

Ciudad Real (s. den von PINEDO & LLORENTE (1986) für *P. jugicola* angegebenen Fundort "Pozuelo de Calatrava"). Bezüglich der Verbreitung von *P. valentini* nach Südwesten konnte leider nicht geprüft werden, ob der bei PINEDO & LLORENTE (1986) angegebene Fund in der westlichen Sierra Morena ("*P. inermis*", Provinz Huelva: "GANGWERE y col., 1985") korrekt determiniert ist; er konnte auch von den beiden Autorinnen bis jetzt nicht nachbestimmt werden. Da einzelne Exemplare von *P. valentini* sehr *Bradygaster*-ähnlich sind (s. oben), könnte durchaus eine Verwechslung vorliegen - zumal *P. valentini* ja erst 1986 beschrieben wurde. Für *P. inermis* wäre der Fundort auf jeden Fall sehr bemerkenswert.

ZUSAMMENFASSUNG

Neufunde von *Pycnogaster valentini* (Sierra Madrona, Spanien), darunter das bisher noch nicht bekannte Weibchen dieser Art, und *Pycnogaster cucullata* (Portugal) werden beschrieben. Morphologie und Stridulation (Gesang und "Nahwerbungs-Stridulation") werden verglichen. Vor allem aus der Struktur des Epiprocts der Männchen der Untergattung *Pycnogaster* ergeben sich Argumente für

eine sukzessiv-dichotome Aufspaltung der Untergattung; sie ging vermutlich vom Osten Andalusiens aus. Zwei Neufunde von *Pycnogaster jugicola* sprechen dafür, daß die Art das Kantabrische Gebirge von Zentralspanien (und nicht von Portugal) aus besiedelte.

LITERATUR

- HARZ, K. 1969. *Die Orthopteren Europas I*. Dr. W. Junk Publ., Den Haag, 749pp.
- PFAU, H. K. 1988. Untersuchungen zur Stridulation und Phylogenie der Gattung *Pycnogaster* GRAELLS, 1851 (Orthoptera, Tettigoniidae, Pycnogastrinae). *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 61: 167-183.
- PFAU, H. K. 1996. Untersuchungen zur Bioakustik und Evolution der Gattung *Platystolus* BOLIVAR (Ensifera, Tettigoniidae). *Tijdschr. Ent.* (im Druck)
- PFAU, H. K. & KOCH, U. T. 1994. The functional morphology of singing in the cricket. *J. exp. Biol.* 195: 147-167.
- PINEDO, M. C. & LLORENTE, V. 1986. Los Tettigoniidae de la Península Ibérica, España insular y norte de Africa. V. Subfamilia Pycnogastrinae KIRBY, 1906 (Orthoptera). *Eos* 62: 215-245.

(erhalten am 10. Mai 1995; nach Revision angenommen am 2. Oktober 1995)