

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

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 75 (2002)

**Heft:** 3-4

**Artikel:** Zur Bioakustik und Evolution der Gattung Calliphona (Orthoptera : Tettigoniidae)

**Autor:** Pfau, Hans Klaus / Pfau, Beate

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-402832>

### 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:** 14.01.2026

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

## Zur Bioakustik und Evolution der Gattung *Calliphona* (Orthoptera: Tettigoniidae)

HANS KLAUS PFAU<sup>1</sup> & BEATE PFAU<sup>1</sup>

Bioacoustics and evolution of the genus *Calliphona* (Orthoptera: Tettigoniidae). – Song characteristics of *Calliphona koenigi* (Tenerife), *C. palmensis* (La Palma) and *C. alluaudi* (La Gomera) are described and compared to other Tettigoniinae (*Tettigonia viridissima*, *T. cantans*, *Amphiestris baetica*). In the calling song of *C. (Calliphona) koenigi* the verses consist of a series of syllable-doubles (two closing syllables). In the song of *C. (Calliphonides) palmensis* and *C. (Calliphonides) alluaudi* the pauses between the closing syllables are equal, a character interpreted as a possible autapomorphy of the subgenus *Calliphonides*. *C. palmensis* and *C. alluaudi* differ in the syllable-frequency, which is much higher in *C. alluaudi*. Considerable morphological differences exist between *C. koenigi* and the two species of *Calliphonides* (♂ cerci, ♂ tergum X, titillators, stridulatory file, wings, pronotum, ♀ subgenital plate); there are further differences between the three species regarding behavior (wing threatening in *C. koenigi*, deterrent stridulation in *C. palmensis*, flight ability in *C. alluaudi*). New locality records of *C. palmensis* on La Palma indicate a distribution in the zone of the laurel forests, from about 350 to 1120 m. There are indications that the laurel forests (mainly open and marginal regions) represent the primary habitat of all three species of *Calliphona*.

Different possibilities of the evolution of *Calliphona* are discussed. HOLZAPFEL & CANTRALL suggested that an ancestral *Tettigonia viridissima*-like species from North-Africa at first reached Madeira (developing there to *Psalmatophanes barretoi*) and subsequently spread southwards to the Canary Islands. Here species differentiation and spreading should have continued from Tenerife to La Palma and via La Gomera to Gran Canaria. This hypothesis, although congruent to the phylogenetic systematics of the species, raises some problems. For instance, on account of the large differences between *Calliphona (Calliphona)* and *Calliphona (Calliphonides)*, a long period of separation of the two subgenera must be presumed. It seems unlikely that a strongly divergent evolution has taken place after the translocation of a smaller part of the population from Tenerife to La Palma, especially since the habitats on both islands are similar. Therefore we suppose that *Calliphona (Calliphona)*, *Calliphona (Calliphonides)* and *Psalmatophanes* already existed on the African continent before multiple migrations to the atlantic islands took place. Accordingly the Canary Islands and Madeira have “conserved” several branches of African Tettigoniinae until today, which apparently have vanished in the meantime from the continent.

**Keywords:** *Calliphona*, Canary Islands, bioacoustics, phylogeny, distribution, history of spreading, *Amphiestris*, *Tettigonia*, *Psalmatophanes*.

### EINLEITUNG

Systematik und Evolution der Laubheuschreckengattung *Calliphona* KRAUSS, 1892 der Kanarischen Inseln werden in der Literatur unterschiedlich beurteilt. HOLZAPFEL & CANTRALL (1972) stützten sich bei ihrem eingehenden Merkmalsvergleich auf Museumsmaterial, eigene Funde, sowie Laboraufnahmen der Gesänge (Sonagramme). Die Autoren kamen zu dem Ergebnis, dass die Gattungen *Psalmatophanes* CHOPARD, 1938 (Madeira) und *Calliphona* (Kanarische Inseln) eine monophyletische Gruppe bilden, deren Evolution mit einer Besiedlung Madeiras von Afrika aus begann und dann – nach einer Süd-Ausbreitung – auf verschiedenen Kanarischen Inseln zur Bildung weiterer Arten führte. Dieses Ergebnis wurde der Hypothese einer polyphyletischen Inselbesiedlung (CHOPARD 1938) gegenübergestellt

<sup>1</sup> Rathenastr. 14, D-65326 Aarbergen, Deutschland.

(streng genommen geht aus CHOPARDS Text jedoch ebenfalls eine Insel-interne Evolution hervor; s. Diskussion). Als Konsequenz synonymisierten HOLZAPFEL & CANTRALL *Psalmatophanes* und *Calliphona* und lösten die Untergattung *Calliphonides* BOLIVAR, 1940 auf. Im Gegensatz dazu hob PINEDO (1985) die Unterschiede zwischen den beiden Untergattungen *Calliphona* und *Calliphonides* erneut hervor (vgl. auch BOLIVAR 1991) und behielt die bisherigen Taxa bei.

Während verschiedener Reisen zu den Kanarischen Inseln konnten wir die bisher nur bruchstückhaften Kenntnisse zur Bioakustik und Ethologie der Gattung *Calliphona* erweitern und die Hypothesen zur Systematik und Evolution neu überdenken.

#### MATERIAL UND METHODE

##### Funde

*Calliphona koenigi*, Teneriffa: Casas de Barrio Nuevo (SW Garachico), 4. 3. 1994, 850 m NN (in Gärten), 2♂ und 2♀; SW La Esperanza, 11. 3. 1994, 900–1100 m NN (im Kiefernwald); Icod de los Vinos, 13. 3. 1994, 400 m NN; Erjos (N Santiago del Teide), 22. 8. 2001, 1000 m NN, am Rand und innerhalb des Lorbeerwaldes "Monte del Agua" im Teno-Gebirge. An den letztgenannten Stellen wurden Gesänge aufgezeichnet, jedoch keine Tiere gefangen.

*C. palmensis*, La Palma: San Bartolomé (SB, Abb. 8c), 23. 11. 2000, 350–550 m NN, 1♂; N Breña Alta (BA, Abb. 8c), 29. 11. 2000, 400 m NN (Baranco de Juan Mayor) und 520 m NN (Buena Vista de Arriba); San Isidro (SI, Abb. 8c), 30. 11. 2000, 400 und 620 m NN; La Mata (LM, Abb. 8c), 1. 12. 2000, 1120 m NN. Nur bei San Bartolomé konnte ein ♂ gefangen werden; an allen übrigen Stellen wurden Gesänge aufgezeichnet.

*C. alluaudi*, La Gomera: Meriga, 10. 8. 2001, 950 m NN, 1♂. Die Art war ausgesprochen häufig und konnte an vielen Stellen des Bosque del Cedro innerhalb und am Rand des Lorbeerwaldes gehört werden; außerdem einzelne Tiere an etlichen Stellen ausserhalb der Waldgebiete (sogar innerhalb der Dörfer Vallehermoso, Agulo und Hermigua). Da die Tiere in der Regel sehr hoch in Bäumen sassen, und den Gesang bei Annäherung sofort einstellten, war es nicht möglich, weitere Exemplare zu fangen. Gesamt-Höhenverbreitung 100–1480 m NN.

*Tettigonia viridissima*: Aarbergen (N Wiesbaden).

*T. cantans*: Schwäbische Alb (bei Hechingen).

*Amphiestris baetica*: San José del Valle (S Arcos de la Frontera), 23. 6. 1987; Sierra Blanquilla (SE Benalup de Sidonia, SE Medina Sidonia), 3. 6. 1995.

Zur Dokumentation der Stridulation wurde ein Sennheiser Richtmikrofon (ME 80), kombiniert mit einem DAT-Recorder (Sony TCD-D7) oder einem Mini-Disc Recorder (Sharp MD-MT877), eingesetzt. Die maximale Aufnahmefrequenz betrug ca. 16 kHz (die Angaben der Frequenzmaxima beziehen sich auf das spezielle Mikrofon, Ultraschallkomponenten wurden nicht erfasst). Zur Digitalisierung der Signale dienten ein Atari Mega St4, ein Interface der Fa. Rhothron (E-Labor Bipo) sowie die Software "rho-transient plus" (Abtastfrequenz: 82 kHz).

Die Tiere wurden in Singkäfigen (8.5 x 9 x 10 cm) gehalten und mit verschiedenen Kräutern und Salaten gefüttert. Das einzige Exemplar von *C. palmensis* lebte in Gefangenschaft fast 3 Monate lang, die beiden ♂ und ♀ von *C. koenigi* sogar erheblich länger (ein ♀ sogar 9 Monate lang). Das Exemplar von *C. alluaudi* war 9 Monate und 10 Tage lang am Leben und sang bis 3 Tage vor seinem Tod. Zum Ver-

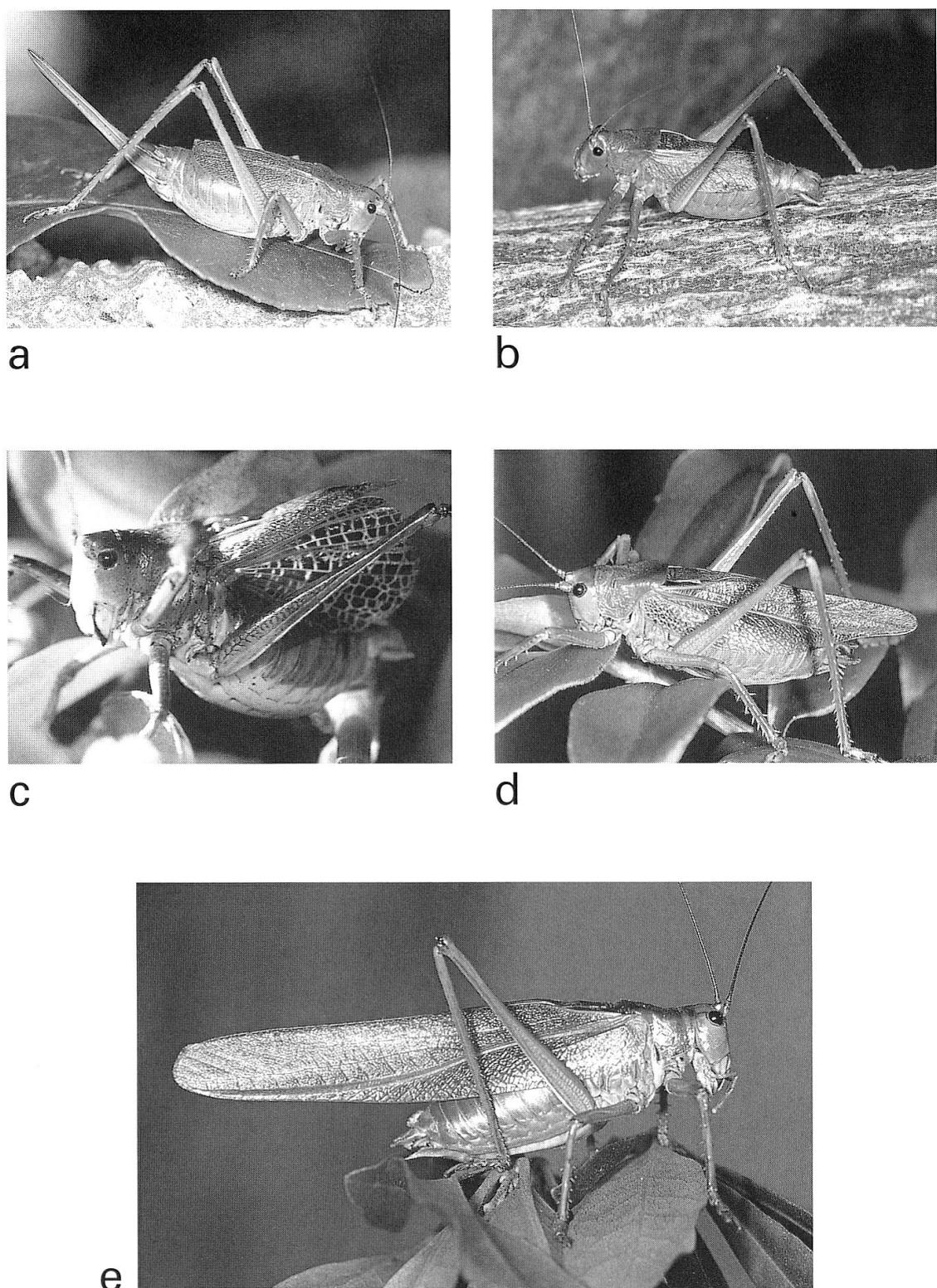


Abb.1. a–c. *C. koenigi* (♀, ♂, drohendes ♂) – d. *C. palmensis* ♂ – e. *C. alluaudi* ♂.

gleich der Gesänge wurden vor allem Aufnahmen bei Zimmertemperatur (20–22°C) herangezogen. Dabei wurde darauf geachtet, dass die Tiere nicht dem Sonnenlicht oder Wärmequellen ausgesetzt waren, so dass wir davon ausgehen, dass die gemessene Lufttemperatur der Körpertemperatur entspricht.

Zur Kontrolle der nächtlichen Gesangsaktivität von *C. palmensis* und *C. alluaudi* wurden mit ton-gesteuerter Aufnahmemöglichkeit versehene Geräte (Sony TCM-465V, Sharp MD-MT877) eingesetzt.

## RESULTATE

### *Calliphona (Calliphona) koenigi* KRAUSS, 1892

Die Art war im Freiland trotz ihrer auffälligen Gesangsaktivität (sehr lang anhaltende Gesänge, auch morgens, ab ca. 10 Uhr!) relativ schwer zu orten und zu fangen. Bei unserer ersten Reise (März 1994) fanden wir die Tiere vor allem innerhalb der Gärten eines besiedelten Gebietes; sie sassen auf *Casuarina equisetifolia*, *Erica arborescens*, *Ulex europaeus*, Brombeere sowie Zitronen- und Feigenbäumen in etwa 1–3 m Höhe. Bei den im August 2001 durchgeführten Exkursionen waren dagegen die meisten Gesänge im Randgebiet und innerhalb des Lorbeerwaldes zu hören, wobei die Tiere oft sehr hoch in Bäumen sassen.

In Gefangenschaft wurden erst nach längerer Zeit einzelne Gesänge erzeugt. Danach nahm die Gesangsaktivität zu, und schliesslich sangen die ♂ nachts fast pausenlos, wobei Gesänge von 1–2 Minuten Länge (und mehr) keine Seltenheit waren. Obwohl bei dieser Art keine Langzeitüberwachung durchgeführt wurde, lag die mittlere Dauer der (bei 22–20°C) registrierten Gesänge mit über 80 sec erheblich höher als bei *C. palmensis* und *C. alluaudi*.

Innerhalb der Gesänge variierte die Länge der Verse stark (0.7–34 sec). Es war kein konstantes Versmuster zu erkennen: manchmal wurden z.B. 2.5–3 sec lange Verse aneinander gereiht, ab und zu unterbrochen von 5–9 sec langen Versen, oder es wurden Serien von 8–12 sec langen Versen erzeugt, oder lange Verse wechselten mit kurzen ab. Besonders lange Verse zeigten oft am Beginn ein Crescendo. In einem Fall folgten einem 34 sec langen, langsam crescendierenden ersten Vers zwei kurze Verse von nur 3.6 und 8.5 sec Länge, in welchen die volle Lautstärke fast von Beginn an bestand. Die Pausen zwischen den einzelnen Versen waren durchschnittlich etwa 0.6 sec lang, sie variierten zwischen 0.3 und 1.0 sec.

Innerhalb der Verse betrug die Silbenfrequenz beim ♂ 1 23–24 Silben/sec, beim ♂ 2 26 Silben/sec (jeweils bei 20°C). Die beiden Exemplare unterschieden sich auch in der Puls-Strukturierung der Silben (vgl. ♂ 1 und ♂ 2 in Abb. 4). In den Oszillogrammen waren zwischen den Schliess-Silben sehr viel leisere Öffnungssilben oft gut zu erkennen, vor allem am Versanfang, in einigen Fällen aber auch später (s. Abb. 4). Die erste Silbe eines Verses war meist sehr leise; ab der zweiten Silbe wurden die Silben schnell lauter, die Pulsfrequenz in ihnen ausserdem höher. In den oben erwähnten Versen mit ausgeprägtem Crescendo wuchsen Pulsanzahl und -amplitude nur langsam an. Beide ♂ zeigten Frequenzmaxima bei ungefähr 12 kHz und 15 kHz (wobei das zweite Maximum in crescendierenden Versen erst spät hinzukam).

Auffallend war die paarweise Anordnung der Silben. Der Abstand der ersten Silbe eines Paares von der zweiten betrug (bei 20°C) nur ca. 0.01–0.02 sec, die Pause zwischen den Paaren war dagegen 2–3 mal so lang. Die beiden Silben der Paare unterschieden sich (s. Abb. 4): Die erste Silbe war meist kürzer (beim ♂ 1 auch leiser) als die zweite; beim ♂ 2 war die erste Silbe besonders kurz, die Pulsabstände in ihr waren deutlich grösser. Die zweite Silbe der Paare begann oft laut (v.a. ♂ 2), zeigte aber manchmal ein Puls-Crescendo (♂ 1); zum Silbenende hin fiel die Pulsamplitude ab.

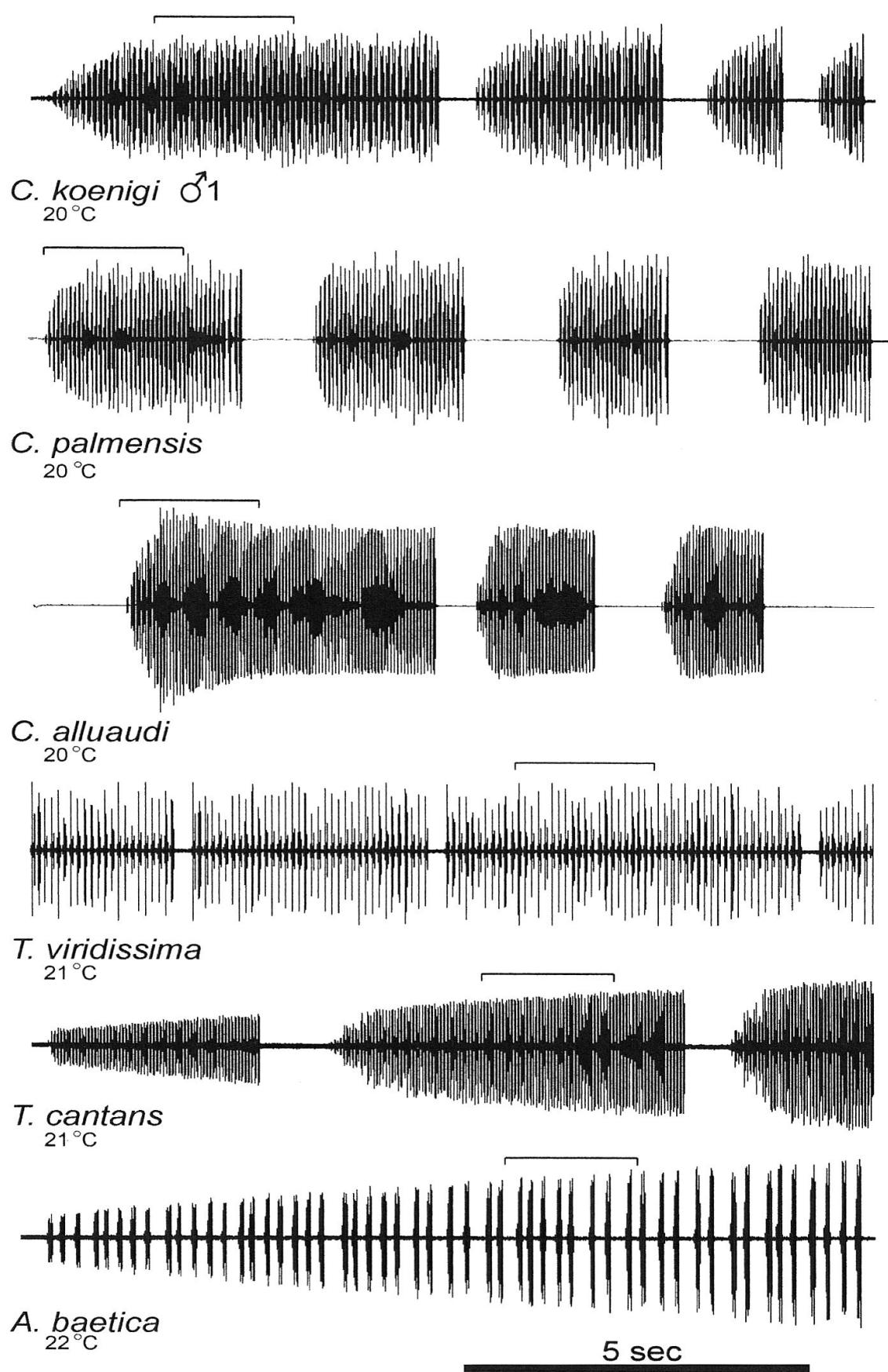


Abb. 2. Gesangsoszillogramme.

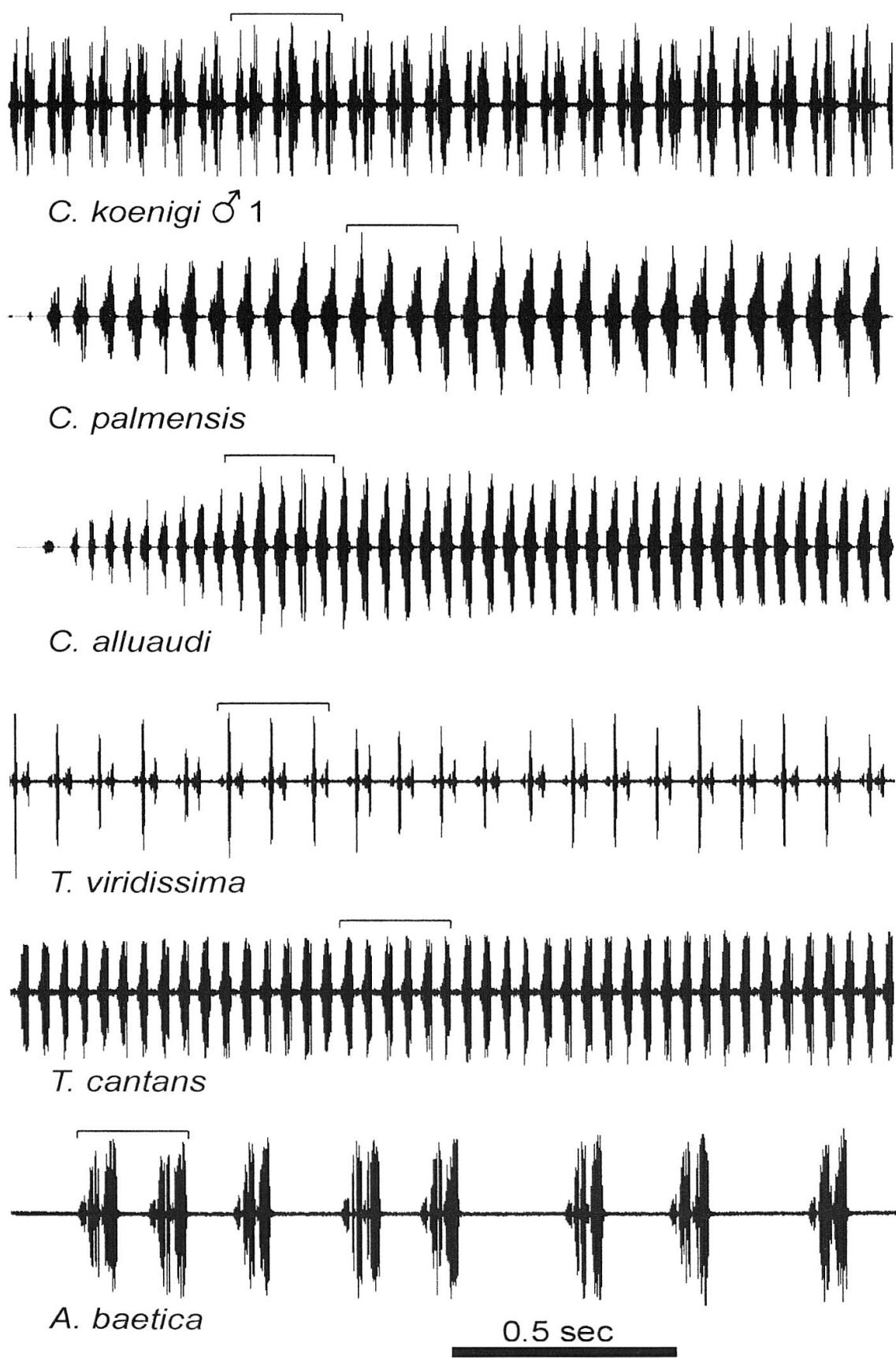


Abb. 3. Gedehnte Ausschnitte aus Abb. 2.

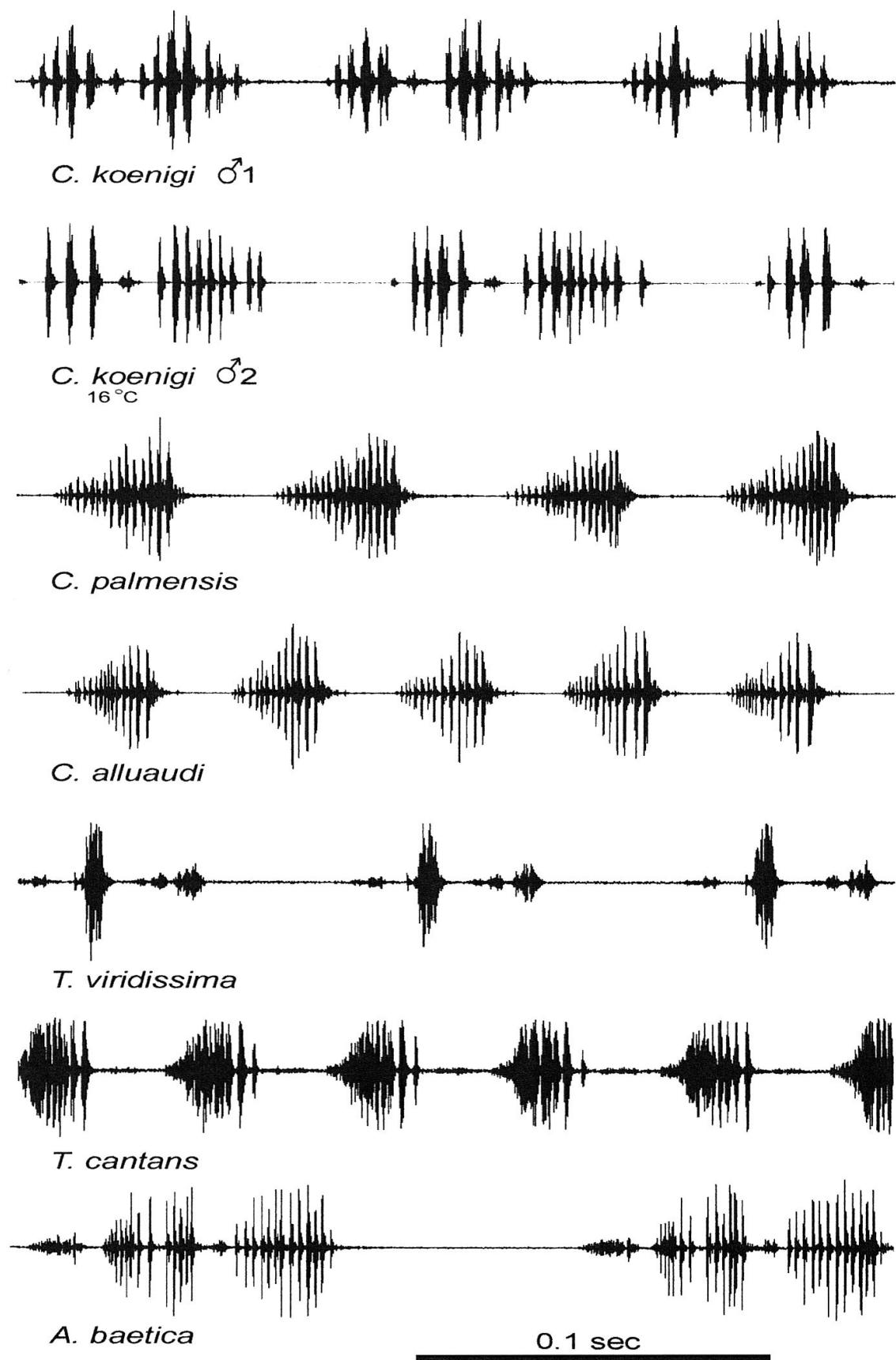


Abb. 4. Gedehnte Ausschnitte aus Abb. 3.

Die geringe Anzahl der Pulse innerhalb der Silben spricht dafür, dass kein regelmässiges Überstreichen der (bei *C. koenigi* mit besonders eng stehenden Zähnchen versehenen) Feile stattfindet, sondern dass das Plectrum "springt" und den Flügel immer wieder (eventuell über mehrere Zähnchen?) zum Schwingen bringt.

Die Tiere waren träge; auch wenn man sie bedrängte, sprangen sie nur selten und verfielen danach höchstens in langsamem Gang. Es ist daher erstaunlich, dass die Art in der Literatur als "powerful predator" bezeichnet wird (vgl. z.B. GANGWERE et al. 1972). In Gefangenschaft lebte *C. koenigi* ohne tierische Nahrung sehr lange (s. oben). ♂ wie ♀ zeigten bei Beunruhigung ein charakteristisches Körper- "Schaukeln", wobei sie auf der Stelle verharren oder sich gleichzeitig langsam fortbewegten. Dies war auch bei Kontakten zwischen ♂ und ♀ zu beobachten. Selbst bei stärkerer Störung erzeugten die Tiere, im Gegensatz zu *C. palmensis*, keine Abschreck-Stridulation. Stattdessen spreizten ♂ und ♀ die Mandibel und bissen auch aggressiv zu. Die Vorderflügel und Hinterflügel wurden dabei aufgestellt (s. Abb. 1c), wobei die auffallenden Hinterflügel (schwarz mit hell orange-gelblichen Adern) anscheinend als Warnsignal wirken sollen. Ansonsten wurden die Flügel auch beim Fallen oder bei Sprüngen (bei beiden Geschlechtern) meist ausgebreitet und bewegt, wobei sie aber offensichtlich nur von sehr geringem aerodynamischen Wert sind. *C. koenigi* ist nicht aktiv flugfähig.

#### *Calliphona (Calliphonides) palmensis* BOLIVAR, 1940

Von dieser Art waren nachmittags Gesänge zu hören (zwischen 14 und 17 Uhr; auch an recht kühlen Tagen mit bedecktem Himmel). Sie waren jedoch wenig auffällig. Bei San Bartolomé waren zahlreiche ♂ im Gelände vorhanden; zwischen den Lautäußerungen der einzelnen Individuen waren die Zeitabstände jedoch meist so gross, dass es sehr schwierig war, die Tiere aufzuspüren. Zum Teil sassen die ♂ auch hoch in Ginsterbüschchen (*Chamaecytisus proliferus*), Kanaren-Kiefern oder Esskastanien. Da der Gesang bei Annäherung sehr früh eingestellt wurde, gelang uns nur der Fang eines einzigen ♂. Im November 2001 konnten wir innerhalb verschiedener Lorbeerwaldgebiete von La Palma tagsüber keine Tiere feststellen; wir nehmen jedoch an, dass *C. palmensis* (wie *C. koenigi* und *C. alluaudi*) in seiner Hauptaktivitätszeit auch innerhalb des Lorbeerwaldes vorkommt und eine vor allem nächtliche Singaktivität aufweist. Es war uns leider nicht möglich, die Lorbeerwaldgebiete nachts aufzusuchen, um diese Vermutung zu prüfen.

Der Gesang von *C. palmensis* bestand aus einer Serie von Versen (1–30 Verse) von 0.6 bis 8.7 sec Länge. Zwischen den einzelnen Gesängen lagen ganz unterschiedlich lange, meist aber grössere Pausen. Auch bei dieser Art war kein konstantes Versmuster zu erkennen: gleichlange (kurze oder lange) Verse wurden entweder gereiht, oder es wurden kürzere und längere Verse durchmischt vorgetragen; die Versabstände variierten dabei zwischen 0.9 und 2.9 sec. Ein bestimmter Gesangs-Typ trat jedoch besonders häufig auf: Nach einem ersten langen Vers (meist 6–8 sec lang) folgten nur noch relativ kurze Verse, die nur etwa ein Drittel (bis weniger als ein Viertel) so lang waren wie der erste Vers. Die Abstände zwischen den einzelnen Versen wurden in diesen Gesängen zum Ende hin meist grösser, während die Vers-Länge abnahm. (Die nahe verwandte *C. alluaudi* zeigte ähnliche Versreihen, und auch etliche von *C. koenigi* erzeugte Gesänge entsprachen diesem Typ; vgl. Abb. 2.)

Die ersten (1–10) Silben waren in den Versen oft deutlich leiser, jedoch war kein eigentliches Crescendo zu beobachten (im Gegensatz zu *C. koenigi*, wo vor

allem die längeren Verse crescendierten). Ähnlich wie bei *C. koenigi* und *C. alluaudi* begannen die Verse mit Silben, in denen Pulsanzahl und Pulsfrequenz noch klein waren.

Anders als bei *C. koenigi* waren die Silben innerhalb der Verse gleichmässig angeordnet (s. Abb. 3 und 4). Die Silbenfrequenz betrug etwa 15–16 Silben/sec (20°C).

Typisch war die allmählich anwachsende, dann abrupt kleiner werdende Pulsamplitude innerhalb der (allein lauthaften) Schliess-Silben (Abb. 4). Etwa das erste Drittel der Silben zeigte meist eine deutlich höhere Pulsfrequenz. Am Silbenende (oder kurz davor) waren die grössten Pulsabstände zu beobachten. Pulsanzahl und -dichte waren deutlich höher als bei *C. koenigi*. Die Frequenzmaxima waren weniger ausgeprägt; sie befanden sich bei ungefähr 11.2 und 12.8–14 kHz.

In Gefangenschaft war die Zeit der Gesangsaktivität des ♂ auffallend variabel. Ausserordentlich selten wurde am Tag gesungen, dann meistens nur einzelne Verse. Abends und in der Nacht blieb das Tier oft völlig stumm. Nachtüberwachungen zeigten jedoch in einzelnen Nächten eine starke Gesangsaktivität. Die Nettogesangszeit (= Summe aller Gesangszeiten, ohne die Pausen zwischen den einzelnen Gesängen, die bei ton-gesteuerter Aufnahme nicht registriert werden) einer genauer vermessenen Nacht (20–18°C) betrug 40 Minuten. Dabei wurden insgesamt 74 Gesänge erzeugt. Im Durchschnitt dauerten die Gesänge 32.4 sec lang und enthielten 9.5 Verse; die kürzesten Gesänge bestanden aus nur einem einzigen Vers, der längste Gesang dauerte 108 sec und enthielt 30 Verse.

Abschreck-Stridulationen (vgl. PFAU 1996) konnten durch Annähern der Hand oder eines Stöckchens leicht provoziert werden. Sie bestanden aus scharf klingenden, ganz unterschiedlich langen Serien meist sehr kurzer, rasch aufeinanderfolgender Silben; in diesen Serien waren auch Silben mit besonders gleichmässig angeordneten Pulsen vorhanden, die aufgrund ihrer Länge und des Puls-Crescendos normalen Gesangssilben sehr ähnelten (Abb. 6b). Im Gegensatz zu den Gesängen waren in den Abschreck-Stridulationen Öffnungssilben gut zu erkennen; manchmal folgten Öffnungssilben anscheinend auch direkt aufeinander, so dass auf dazwischenliegende stumme Schliessbewegungen der Elytren geschlossen werden kann. Das Tier reagierte, während es die Abschreck-Stridulation erzeugte, entweder mit Flucht oder mit aggressivem Angriff und Beissen. Für *C. koenigi* beschriebene Verhaltensweisen, wie Schaukeln oder Drohen mit Flügelaufstellung, konnten nicht beobachtet werden (die Hinterflügel sind bei *C. palmensis* hyalin).

Sehr selten waren einzelne scharfklingende, kurze Silben (“Zick-Laute”) zu hören (Abb. 6a). Die Bedeutung dieser Lautäußerungen, für die keine Anregung von aussen ersichtlich war, ist unklar. Sie standen auch in keiner Beziehung zur Gesangsaktivität, wie im Falle ähnlicher Kurzsilben bei *C. alluaudi*.

Wie bei *C. koenigi* wurden die (bei *C. palmensis* deutlich längeren) Flügel beim Sprung ausgebreitet und auch bewegt. Sie unterstützten die Sprünge zwar, eine Flugfähigkeit liegt jedoch nicht vor.

#### *Calliphona (Calliphonides) alluaudi* BOLIVAR, 1893

Obwohl im Freiland (ab ca. 9 Uhr 30) über den ganzen Tag verteilt Gesänge zu hören waren, ist *C. alluaudi* (wie die beiden anderen Arten) ein ausgesprochener Nachtsänger. An geeigneten Tagen (warm und ohne vom Meer hereinziehende Passatwolken) begannen mit einbrechender Dunkelheit fast schlagartig überall Tiere zu singen, auch in ungünstig erscheinendem Gelände, in dem zuvor kein einziger

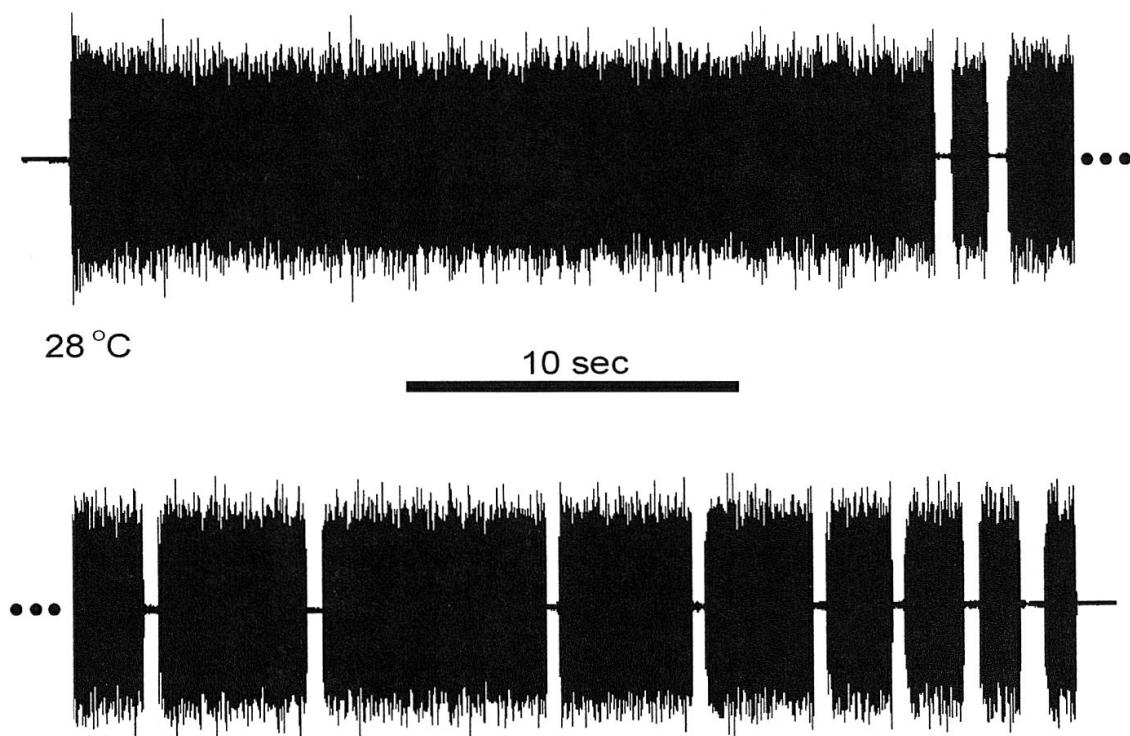


Abb. 5. *C. alluaudi*. Freilandaufnahme eines abweichenden Gesangs (Konkurrenzsituation; vgl. Text).

Gesang zu hören war. Die Tiere sassen meist sehr weit oben in Bäumen und hohen Büschen, besonders gerne in fruchtragenden Gagelbäumen (*Myrica faya*).

Im Singkäfig erzeugte das gefangene ♂ sehr bald lange nächtliche Gesangssequenzen. Diese begannen mit einzelnen Versen, denen dann Zweier- bis Vierergruppen folgten, die nur aus relativ kurzen (0.5–1.7 sec langen) Versen bestanden. Es folgten Gesänge mit v. a. drei und vier Versen, die ein typisches Versmuster aufwiesen (s. Abb. 2, und auch die Beschreibung bei *C. palmensis*): der erste Vers war mit 2.7–8.0 sec Länge meist über drei mal (bis 5 mal) so lang wie der nächste Vers; ab da fiel die Verslänge in der Regel weiter ab. Die Pausen zwischen den Versen betrugen 0.25 bis 2.6 sec (20°C) und nahmen zum Gesangsende hin oft zu. Im weiteren Verlauf der Gesangsaktivität wurden die Gesänge meistens deutlich länger; der längste Gesang dauerte 126 sec und enthielt 46 Verse. Die Abstände zwischen den einzelnen Gesängen betrugen anfangs zwischen 5 und 2 Minuten und gingen dann rasch auf durchschnittlich 53 sec (bei 20°C) bzw. 17 sec (bei 23°C) zurück. Der nächtliche Gesang wurde mit kurzen Versreihen und einzelnen Versen ähnlich beendet wie er begonnen hatte.

Die nächtliche Gesangsaktivität war allerdings sehr variabel: Bei Gesamtregistrierungen in fünf Nächten variierte die Zahl der Gesänge zwischen 139 und 300. Die Netto-Gesangszeit (vgl. *C. palmensis*) betrug dabei 23 bis 68 Minuten. Im Durchschnitt enthielten die Gesänge 3.1 Verse (24–23°C; mittlere Gesangsdauer 7.3 sec) bis 7.5 Verse (20°C; mittlere Gesangsdauer 24 sec). Inwieweit konstante Unterschiede zwischen *C. alluaudi* und *C. palmensis* bestehen, müssen Untersuchungen an weiteren Tieren zeigen.

In Freilandaufnahmen traten die oben beschriebenen "typischen" Dreier- und Vierergruppen ebenfalls besonders häufig auf, es konnten aber auch stark abweichende Gesänge aufgenommen werden. So zeigt die Abb. 5 einen 62 sec langen Gesang, der in einer warmen Nacht (28°C, 22 Uhr) aufgenommen wurde. In ihm war

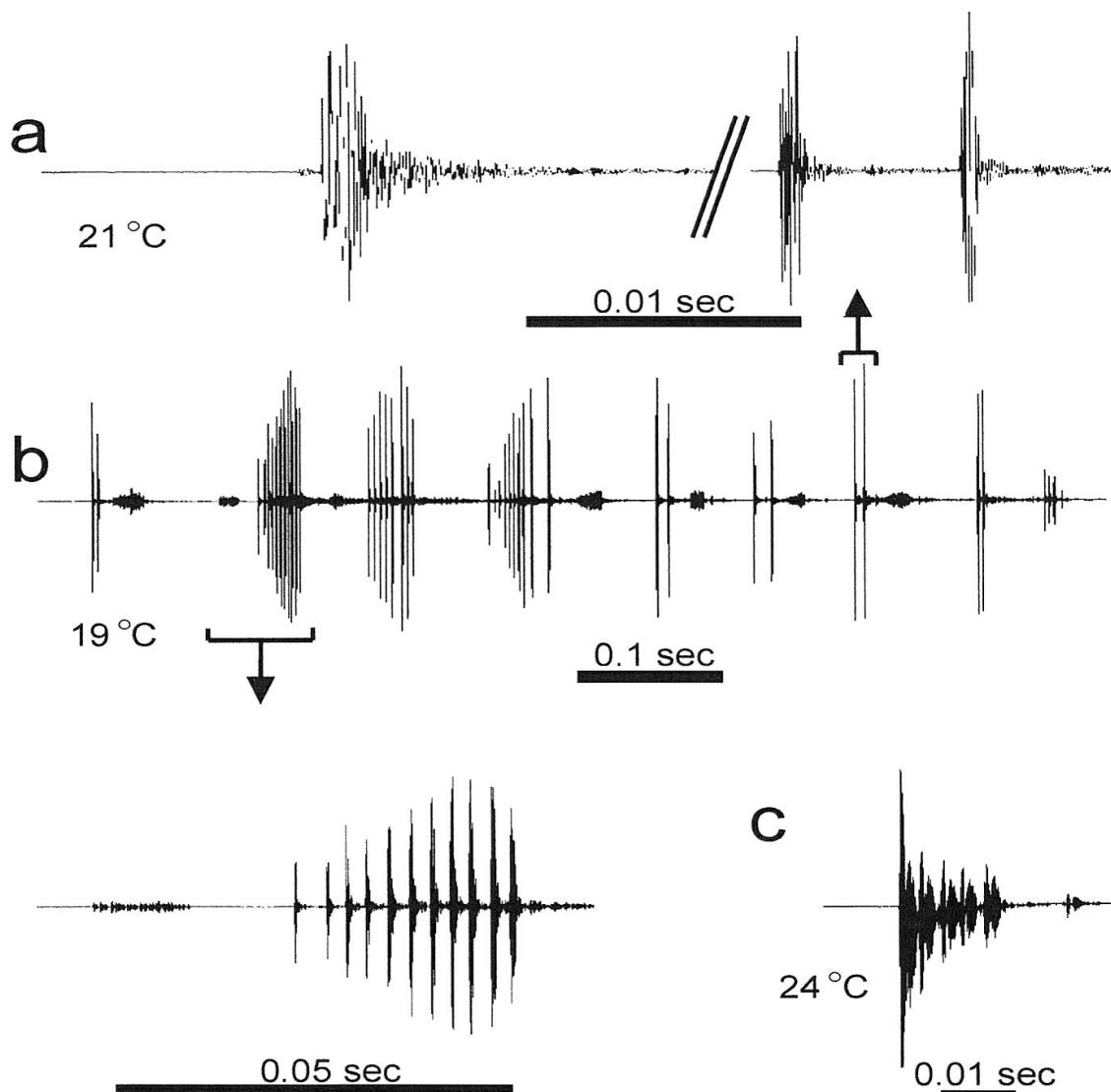


Abb. 6. a. *C. palmensis*, Zick-Laut – b. *C. palmensis*, Abschreck-Stridulation – c. *C. alluaudi*, Zick-Laut (letzte Phase des Flügelschliessens).

der erste Vers mit 27 sec extrem lang. In diesem Fall sangen zur gleichen Zeit ganz in der Nähe mehrere weitere ♂ (die aus der Aufnahme herausgefiltert wurden). Aufällig ist erneut die sukzessive Versverkürzung und Pausenverlängerung zum Gesangsende hin.

Die Silbenfrequenz ist mit 22 Silben/sec bei 20°C deutlich höher als bei *C. palmensis*. Die Silben sind bei *C. alluaudi* (wie bei *C. palmensis*) gleichmässig angeordnet, d.h. sie stehen nicht wie bei *C. koenigi* in Paaren. Innerhalb der Verse waren (zunächst, s. unten) nur die ersten Silben leiser; ein ausgeprägtes längeres Crescendo war allerdings in einem Fall bei einer Freilandaufnahme zu erkennen. In vielen Aufnahmen zeigte sich, daß nur im ersten (langen) Vers der Gesänge nach den leiseren Anfangssilben besonders laute Silben folgten, die dann langsam in der Lautstärke wieder etwas abfielen (Abb. 2). Diese unterschiedliche Strukturierung der langen Silbe traf auch für die (seltenen) Fälle zu, in denen der langen Silbe eine kürzere vorausging. Nach etwa 6-wöchiger Gefangenschaft zeigte sich ein veränderter Gesangsbeginn: nun begann der erste Vers öfter mit einem bis 2 sec langen Crescendo.

In vielen Gesängen waren keine Öffnungssilben zu erkennen, in den Auswertungen anderer Gesänge waren sie dagegen an etlichen Stellen deutlich zu sehen.

Die Pulsstruktur der Silben entsprach weitgehend der von *C. palmensis*, wobei der höherfrequente Abschnitt sich oft bis zur Silbenmitte erstreckte. Das Frequenzmaximum war unscharf und lag zwischen 10 und 14 kHz.

Etwa 3 Wochen nach dem Fang wurde ein ungewöhnliches Verhalten beobachtet: das ♂ sang abends einen ungefähr drei Sekunden langen Vers und kurz darauf 2 sehr kurze Silben, die wie eine Doppelsilbe klangen; nach etwa drei Sekunden wurde diese Sequenz wiederholt. Dabei hing das Tier mit gekrümmtem Abdomen und ausgestülpten bzw. gespreizten Teilen der Analregion an einem Zweig (gleichzeitige Pheromonabgabe?).

Nach dem Ende eines Gesangs war häufig – sowohl bei dem Tier im Singkäfig, als auch im Freiland – nach ca. 0.5–30 sec ein kurzer Zick-Laut zu hören (Abb. 6c). Er wurde durch eine sehr kurze, letzte Schliessbewegung des feilentragenden Teils des linken Flügels erzeugt, der erst dadurch dem entsprechenden Teil des rechten Flügels ganz aufgelegt wurde. Die Zicklaute stammen also von lateralen Zähnchen der Feile. Möglicherweise gehen sie auf ein nur zufälliges Verhaken der Flügel beim Flügelschliessen zurück.

Das ♂ von *C. alluaudi* von La Gomera, das gegenüber *C. palmensis* einen kleineren Kopf aufwies und insgesamt graziler war, zeigte keinerlei aggressives Verhalten und auch keine Abwehr-Stridulation. Es versuchte, durch Flug zu entkommen und demonstrierte dabei eine *Tettigonia viridissima* entsprechende Flugfähigkeit, d.h. einen geraden, relativ langsamen Flug.

Auffallend war ein zeitweises “chamäleon-artiges Schaukeln” (s. auch *C. koenigi*); es war beim Laufen oder auch bei Verharren am Ort zu beobachten, wobei ein Bezug zu einer Bedrohung meist nicht zu erkennen war.

*C. alluaudi* von Gran Canaria konnte von uns bisher noch nicht untersucht werden. Das von HOLZAPFEL & CANTRALL (1972, Fig. 12 C) dargestellte Sonogramm von *C. alluaudi* bezieht sich nach einer E-mail-Mitteilung von Frau HOLZAPFEL (entsprechend dem Text auf p. 15, jedoch im Gegensatz zur Legende der Fig. 12 C) auf ein Exemplar von Gran Canaria. Nach der Beschreibung von HOLZAPFEL & CANTRALL (l.c. p. 15) ähneln sich die Gesänge von *C. palmensis* und *C. alluaudi*: zu Gesangsbeginn würden bei beiden Arten kurze (Fig. 12 C: weniger als 0.5 sec lange) Verse erzeugt, die zunächst in rascher Folge aneinander gereiht würden (Fig. 12 C: Versabstand ca. 0.35 sec) und dann in eine lange Serie von deutlich längeren (Fig. 12 B: über 1 sec langen) Versen übergingen. Diese Beschreibung unterscheidet sich damit beträchtlich von unseren Beobachtungen an *C. palmensis* (La Palma) und *C. alluaudi* (La Gomera). Bei Vergleich der Silbenfrequenz in HOLZAPFEL & CANTRALLS Fig. 12 zeigt sich, dass sie bei *C. alluaudi* (Gran Canaria) bei einer Labortemperatur von 22°C mit ca. 23 Silben/sec ebenfalls deutlich (über 30%!) höher als bei *C. palmensis* (ca. 16–17 Silben/sec) liegt. Nach dieser Abbildung würde *C. alluaudi* eine Mittelstellung zwischen *C. koenigi* (über 30 Silben/sec) und *C. palmensis* einnehmen. Nach unseren Befunden liegt die Silbenfrequenz bei *C. koenigi* nur wenig über der von *C. alluaudi* (La Gomera).

Das Fehlen von *C. alluaudi* (bzw. einer nahestehenden Art der Untergattung *Calliphonides*) auf der zwischen La Gomera und Gran Canaria liegenden Insel Teneriffa stellt für das Verständnis der Ausbreitungsgeschichte ein Problem dar – vor allem im Lichte von HOLZAPFEL & CANTRALLS Hypothese einer schrittweisen Besiedlung der Inseln (s. dazu auch Diskussion). HOLZAPFEL & CANTRALL nehmen an, dass die Baumheidezone (“heath zone”) das Habitat aller Tettigoniinae der atlantischen Inseln

darstellt, und dass *C. koenigi* im Wettbewerb um diese Nische auf Teneriffa eine andere Art an der dauerhaften Ansiedlung gehindert hat. Auf La Gomera konnten wir jedoch feststellen, dass *C. alluaudi* (im August) vor allem im Lorbeerwald sehr stark vertreten ist, aber aufgrund seiner Flugfähigkeit weit in andere Habitate (mit meist hoher Luftfeuchte) vorzudringen vermag. Auch das Vorkommen von *C. palmensis* auf La Palma zeigt eine enge Beziehung zum (zum Teil ehemaligen) Lorbeerwaldgebiet. Damit ergab sich die Möglichkeit eines ökologischen Unterschiedes zwischen den beiden Untergattungen *Calliphonides* und *Calliphona* – es wäre sogar denkbar, dass ein Vertreter von *Calliphonides* auf Teneriffa bisher im Lorbeerwald übersehen worden ist. Wir unternahmen daher den Versuch, am Monte del Agua (Teno-Gebirge) Tonaufnahmen von *Tettigoniinae* zu erhalten. Am 20. 8. 01 waren die Witterungs-umstände so günstig, dass es möglich war, zwischen 20 und 22 Uhr innerhalb des Lorbeerwaldes an 6 verschiedenen Stellen Gesänge von hoch in Bäumen sitzenden *Tettigoniinae* zu erhalten. Die Analyse ergab, dass es sich in allen Fällen um *C. koenigi* handelte, da die Gesänge aufgrund der Silben-Paare und des Gesangsaufbaus gut zuzuordnen waren. Damit zeigt sich, dass auch *C. koenigi* nicht auf die Baumheidezone beschränkt ist, und dass der Lorbeerwald (v.a. die offeneren sowie randlichen Bereiche) anscheinend auch bei dieser Art das ursprüngliche Haupthabitat darstellt. Darauf weist auch der Tatbestand hin, dass zu dieser Zeit nur an wenigen Stellen ausserhalb des Lorbeerwaldes Gesänge von *C. koenigi* zu hören waren.

#### *Vergleich mit anderen Arten der Tettigoniinae*

##### *Tettigonia viridissima* LINNAEUS, 1758 und *T. cantans* (FÜSSLY, 1775)

*Tettigonia viridissima* zeigt, wie *C. koenigi*, in den Gesangsversen eine paarweise Gruppierung der Schliess-Silben, wobei die beiden Silben der Paare meist unterschiedlich ausgebildet sind (vgl. z.B. RAGGE & REYNOLDS 1998). Bei dem hier abgebildeten Gesang (Abb. 2–4) war die zweite Silbe der Paare relativ leise, was wohl als Individualmerkmal zu interpretieren ist.

Zu Einzelheiten der Bioakustik der beiden *Tettigonia*-Arten sei auf HELLER (1988) und RAGGE & REYNOLDS (1998) verwiesen.

Das Merkmal “Gruppierung der Schliess-Silben in Paaren” wird hier wegen seines Vorkommens bei verschiedenen Arten der Gattung *Tettigonia* – vor allem bei der Art *T. viridissima*, die von HOLZAPFEL & CANTRALL als der Ursprungsart von *Psalmatophanes* und *Calliphona* besonders nahestehend angesehen wird – als Primitivmerkmal interpretiert. Bei *T. cantans* (Abb. 2–4) und den beiden Arten der Untergattung *Calliphonides* wäre die gleichmässige Silbenanordnung demnach als Konvergenz anzusehen. Da HOLZAPFEL & CANTRALLS Hypothese sich jedoch als wenig wahrscheinlich erweist (vgl. Diskussion und Abb. 8) – und außerdem über den Gesang von *Psalmatophanes barretoi*, des möglichen Schwestertaxons von *Calliphona*, bisher nichts Näheres bekannt ist (s. unten) – ist diese Einschätzung vorläufig.

##### *Amphiestris baetica* (RAMBUR, 1839)

Die im Verbreitungsgebiet möglicher Ursprungsarten von *Calliphona* lebende Tettigoniine *Amphiestris baetica* wurde in den Vergleich mit einbezogen. Ihr Gesang soll hier etwas eingehender behandelt werden, da sich in der Literatur nur eine kurze Beschreibung fand (HELLER 1988).

Bei Benalup de Sidonia (Süd-Spanien) war *A. baetica* am Tag überall zu hören. In Gefangenschaft wurden dagegen nur selten Gesänge erzeugt. Die in Abb. 2 dargestellte Sequenz war der Beginn eines 90 Sekunden langen Verses, der mit einem über viele Sekunden andauernden Crescendo begann. Der gedeckte Ausschnitt der Abb. 3 zeigt, dass die Silben wie bei *C. koenigi* und *T. viridissima* in Paaren angeordnet sind, wobei zwischen den Paaren recht variable Pausen liegen. In dem erneut gedeckten Ausschnitt der Abb. 4 sind für beide Schliess-Silben der Paare vorausgehende Öffnungssilben zu erkennen. Ähnlich wie bei *T. viridissima* zeigte die der ersten Silbe eines Paars vorausgehende Öffnungssilbe meist eine längere Pause zur Schliess-Silbe als die zweite Öffnungssilbe zur zweiten Schliess-Silbe. Die beiden Schliess-Silben der Paare unterschieden sich deutlich in der Pulsanordnung (wobei die Lücke in der ersten Schliess-Silbe ein individuelles Merkmal dieses Exemplars darstellte).

Die Silbenfrequenz kann wegen der unterschiedlichen Pausen zwischen den Silbenpaaren nur ungefähr angegeben werden; sie beträgt etwa 7–13 Silben/sec (22°C). Der Gesang wies bei ungefähr 13 kHz ein Frequenzmaximum auf, deutlich getrennt von einem bei etwa 17 kHz liegenden Nebenmaximum.

Im Freiland von in der Sonne sitzenden Tieren aufgenommene Gesänge bestanden oft aus erheblich kürzeren Versen (von nur 0.4–0.5 sec Dauer), wobei die Verse nur wenige Silben enthielten und keine ausgeprägte Silbengruppierung in Paaren aufwiesen (Abb. 7). Der zweite Vers in Abb. 7 könnte darauf hindeuten, dass die (stark aufgeheizten) Tiere jeweils die erste Silbe der Paare mehr oder weniger unterdrückten.

#### *Psalmatophanes barretoi* CHOPARD, 1938

Für die im Norden Madeiras lebende Art *P. barretoi*, die in den Evolutions-hypothesen CHOPARDS und HOLZAPFEL & CANTRALLS eine besondere Rolle spielt, fanden sich in der Literatur keine Oszillogramm- oder Sonogramm-Darstellungen. CHOPARD (1938) beschrieb den Gesang als “tout à fait comparable à celui de *Tettigonia viridissima*”.

#### DISKUSSION

CHOPARD (1938) vertrat in einer biogeografischen Analyse der Azoren, Madeiras und der Kanarischen Inseln hinsichtlich der Gattungen *Psalmatophanes* (Madeira) und *Calliphona* (Kanaren) die Auffassung, dass *Calliphona* sehr wahrscheinlich afrikanischen Ursprungs ist. Er setzte für beide Gattungen eine gemeinsame, *Tettigonia*-ähnliche Wurzel als zweifelsfrei voraus und nahm einen Faunenaustausch zwischen den Kanarischen Inseln und Madeira (anscheinend von Süd nach Nord!) über eine ehemalige Landverbindung an (l.c. p. 238). HOLZAPFEL & CANTRALL (1972) haben CHOPARDS komplexen Textzusammenhang also nicht richtig interpretiert, wenn sie unterstellen, dass er einen “polyphyletischen” Ursprung von *Psalmatophanes* und *Calliphona* behauptet hätte.

Die Frage der Evolution der Gattungen *Psalmatophanes* und *Calliphona* wurde ins Einzelne gehend erstmals von HOLZAPFEL & CANTRALL (1972) – unter Zugrundelegung einer v.a. vergleichend-morphologischen Analyse – untersucht. Die Verteilung der Merkmale bei *Psalmatophanes barretoi* und den Arten von *Calliphona* bildete in dieser Arbeit die Grundlage für die Hypothese einer Schritt-für-Schritt-Besiedlung aller betroffenen atlantischen Inseln. Die Autoren nahmen an, dass eine *Tettigonia viridissima*-ähnliche Stammmart vom Festland aus primär

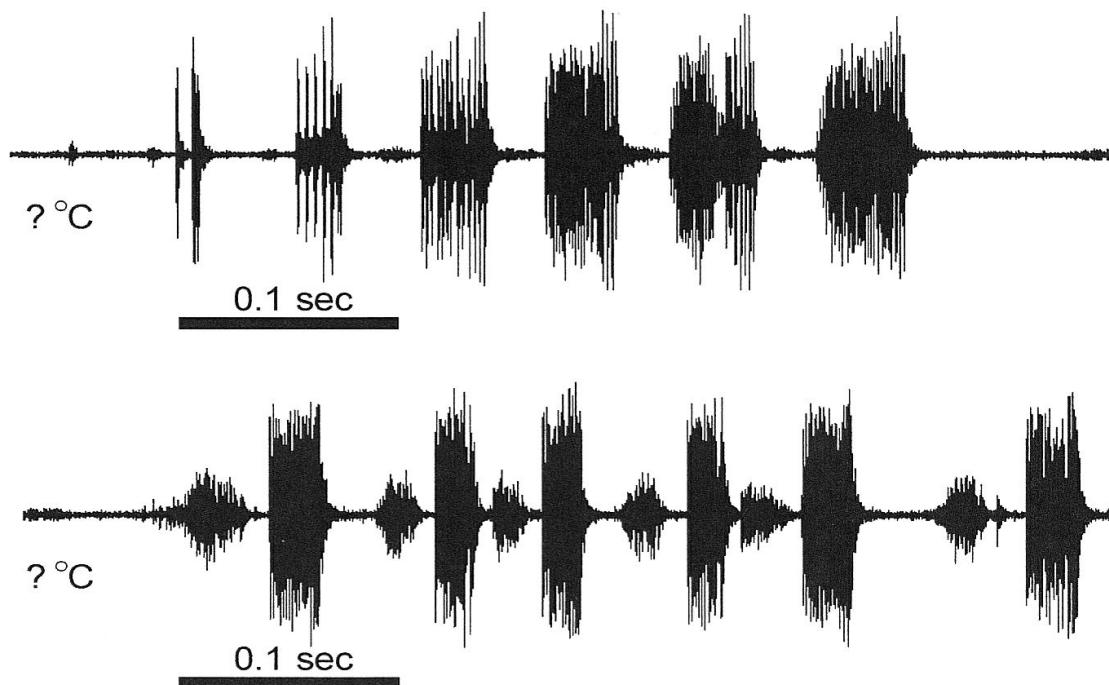


Abb. 7. *Amphiestris baetica*. Freilandaufnahmen (vgl. Text).

Madeira erreichte (→ *P. barretoi*) und sich von dort südwärts auf die Kanarischen Inseln ausbreitete (→ *Calliphona*). Auf den Kanarischen Inseln wäre es dann zu einer schrittweisen, mit Artbildung verbundenen Besiedlung verschiedener Inseln gekommen, nach Ansicht der beiden Autoren möglicherweise in der Abfolge Teneriffa → La Palma → La Gomera → Gran Canaria.

Die Autoren distanzierten sich von CHOPARDS Vorstellung eines mehrfach unabhängigen (“polyphyletischen”) Ursprungs von *Psalmatophanes* und *Calliphona* (s. dazu aber oben), zugunsten der Annahme einer monophyletischen Evolution innerhalb der Inselgruppe. Da die Unterschiede zwischen *P. barretoi* und *C. koenigi*, sowie zwischen *C. koenigi* und *C. palmensis* + *C. alluaudi*, aufgrund einer Quantifizierung der Übereinstimmungen (allerdings ohne differenzierende Bewertung der Merkmale) als unscharf angesehen wurden, wurden die Taxa *Psalmatophanes* und *Calliphonides* als Synonyme von *Calliphona* eingezogen. Nach HOLZAPFEL & CANTRALL spiegelt dies die realen Verwandtschaftsbeziehungen besser wieder.

Ein aufgrund der in der Literatur dokumentierten Merkmale sowie eigener Belege rekonstruiertes phylogenetisches System (Abb. 8a) widerspricht in der Tat einer von Insel zu Insel fortschreitenden Ausbreitung nicht (Abb. 8c, punktierte Pfeile). Im Gegensatz zu HOLZAPFEL & CANTRALL schätzen wir die (morphologischen) Unterschiede zwischen *Psalmatophanes* und *C. koenigi* jedoch als beträchtlich ein, ebenso wie die (morphologischen und ethologischen) Unterschiede zwischen *C. koenigi* und den beiden *Calliphonides*-Arten. Die Hypothese HOLZAPFEL & CANTRALLS erweist sich bei kritischer Betrachtung aus mehreren Gründen als wenig wahrscheinlich:

1) Dass eine Stammart A (vgl. Abb. 8a, c) von *Psalmatophanes* und *Calliphona* sich nach der Besiedlung Madeiras von (Nord-)Madeira aus südwärts zu den Kanaren ausgebreitet haben soll, erscheint uns, vor allem wegen der grossen Entfernung (ca. 450 km), wenig wahrscheinlich.

2) Der Vermutung HOLZAPFEL & CANTRALLS, dass die Ausbreitung der Gattung *Calliphona* auf den Kanarischen Inseln von Teneriffa aus zuerst nord-west-

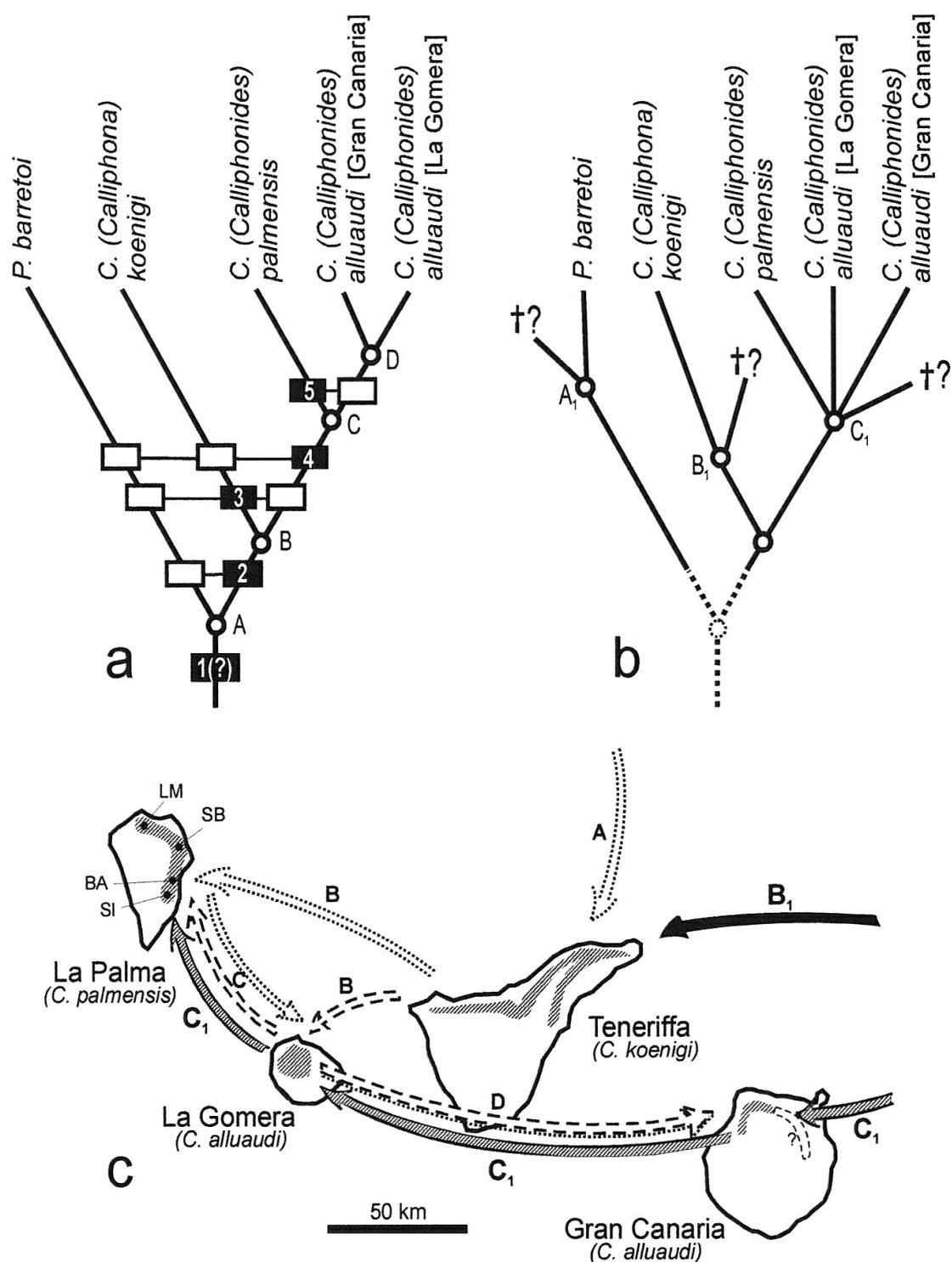


Abb. 8. a, b. Phylogenetische Systeme. Apomorphien: 1(?) verschiedene (fragliche) Synapomorphien von *Psalmatophanes* und *Calliphonides* (kaudal angehobenes Pronotum, Titillatoren-Cercus-Längenverhältnis; vgl. HOLZAPFEL & CANTRALL 1972); 2 Pronotum, ♀ Subgenitalplatte, ♂ Cerci ? (distad versetzter Innenzahn); 3 ♂ Tergum X, Flügel (Länge, Hinterflügelfärbung), ♂ Feile, Verhalten (s. Text); 4 ♂ Cerci, Titillatoren, Gesang (mit ?, vgl. Text), Pronotum (ventraler Vorderrand-Zahn), ♀ Subgenitalplatte; 5 Flügel, Gesang. A – D: Stammarten (vgl. Text). – c. Alternative Hypothesen zur Besiedlung der Kanarischen Inseln. Bekannte Vorkommen durch Schraffur gekennzeichnet (zu den neuen Fundorten von *C. palmensis* auf La Palma vgl. "Material und Methode"). Ein mögliches weiteres Areal von *C. alluaudi* auf Gran Canaria wurde gestrichelt umrandet. Punktierter Pfeile: HOLZAPFEL & CANTRALLS Hypothese; gestrichelte und gefüllte Pfeile: alternative Hypothesen (vgl. Text).

wärts nach La Palma fortgeschritten sei, könnte man mit dem Argument begegnen, dass La Palma (eine Vulkaninsel, für die in der Literatur ein Alter von nur 2–3 Millionen Jahre angegeben wird) für die Entwicklung einer Stammart C von *Calliphonides* (vgl. Abb. 8 a, c) zu jung sei (vom Alter der Insel muss die Zeit für das Entstehen einer für *Calliphona* akzeptablen Vegetation abgezogen werden!); damit hätte auch für *C. koenigi*, der am weitesten autapomorph veränderten Art, auf Teneriffa nur eine relativ kurze Entwicklungszeit zur Evolution aus der Stammart B zur Verfügung gestanden. Möglicherweise wurde das Alter der Insel La Palma bisher sogar noch zu hoch eingeschätzt (vgl. ROTHE 1996), so dass dieses Argument Gewicht bekommt.

Bei Annahme einer von Teneriffa ausgehenden Ausbreitung kommt als erste Insel von *Calliphonides* statt La Palma aber auch die (ältere) Insel La Gomera in Frage. La Palma wäre dann viel später erreicht worden, und danach, erneut von La Gomera aus, die Insel Gran Canaria (Abb. 8c, lang-gestrichelten Pfeile). Aufgrund der Ähnlichkeit von *C. alluaudi* (La Gomera) und *C. alluaudi* (Gran Canaria) wäre in diesem Fall zu postulieren, dass die Stammarten C und D, lange Zeit nachdem die Stammart B La Gomera erreicht hat, zwei zeitlich gut getrennte, fast entgegengesetzt gerichtete Ausbreitungen nach Nordwesten und nach Osten durchgeführt hätten. Vor allem die weite Ost-Ausdehnung von *Calliphonides* von La Gomera nach Gran Canaria, mehr als 150 km Entfernung, stellt aber ein besonderes Problem dar (auch für HOLZAPFEL & CANTRALLS Abfolge La Palma → La Gomera → Gran Canaria).

**3)** Nicht zuletzt ist es schwierig, sich vorzustellen, dass ausgerechnet die Stammpopulation von *C. koenigi* und *Calliphonides* (die Stammart B, von der man annehmen muss, dass sie nach Abwanderung eines Teils immer noch die Hauptmenge der Individuen enthielt) beim Übergang in *C. koenigi* besonders zahlreiche Apomorphien entwickelt haben sollte. Darüber hinaus müssten stärker divergente Entwicklungen – auf Teneriffa die Evolution von *C. koenigi* aus der Stammart B, auf La Palma oder La Gomera die Entwicklung der Stammart B zur Stammart C – jeweils in sehr ähnlichen Lebensräumen stattgefunden haben.

Untersucht man Alternativen zu der Hypothese von HOLZAPFEL & CANTRALL, so kommt zum Beispiel die Möglichkeit einer primären Besiedlung aller vier betroffenen Kanarischen Inseln durch eine gemeinsame Stammart in Betracht. Dies ist jedoch ebenfalls sehr unwahrscheinlich, da sich die gegenüber *C. koenigi* abgeleiteten Merkmale der Untergattung *Calliphonides* auf drei verschiedenen Inseln konvergent herausgebildet haben müssten. Eine weitere Möglichkeit wäre, dass die Stammart A (parallel und unabhängig von der Besiedlung Madeiras) vom afrikanischen Festland aus auch die Kanarischen Inseln erreicht hat – beginnend entweder mit Gran Canaria oder mit Teneriffa (woraus sich unterschiedliche Folgeschritte ergeben). Diese Alternative soll nicht weiter verfolgt werden, da die Divergenz von *C. koenigi* und *Calliphonides* (s. oben, Punkt 3) auch hier keine Erklärung findet.

Die Möglichkeit, dass sich zwei Arten (B1 und C1 in Abb. 8b, c) vom afrikanischen Festland aus auf die Kanarischen Inseln ausgebreitet haben – unabhängig von der Besiedlung Madeiras durch eine Art A1 – erscheint uns dagegen relativ unproblematisch (gefüllte Pfeile in Abb. 8c). Im Fall von *Calliphonides* (Stammart C1) wären die Kanaren dann – zeitlich wohl nach dem Eintreffen von B1 auf Teneriffa – über Gran Canaria westwärts von Insel zu Insel fortschreitend (jedoch unter Aussparung von Teneriffa) besiedelt worden. Dies passt auf den ersten Blick zwar nicht zu der grossen Ähnlichkeit von *C. alluaudi* auf Gran Canaria und La Gomera und der stärkeren Divergenz von *C. palmensis* auf La Palma, kann jedoch z.B. durch

unterschiedlich grosse Ausgangspopulationen (besonders klein im extremen Westen) erklärt werden. Möglicherweise wurden Gran Canaria, La Gomera und La Palma innerhalb eines kurzen Zeitraums von C1 angeflogen – invasionsartig, durch zahlreiche windverfrachtete Tiere. Das Fehlen eines Clines spricht für diese Möglichkeit (etwa die gegenüber *C. alluaudi* abrupt verringerte Silbenfrequenz bei *C. palmensis*). Dass die Stammart C1 auf Teneriffa anscheinend nicht ansässig wurde, stellt kein grundlegendes Problem dar, da der Südwesten der Insel seit langer Zeit (seit etwa 2–1 Millionen Jahren) durch die Cañadas-Vulkane, und dann auch durch den Teide-Pico Viejo-Komplex, von der nördlichen Lorbeerwaldregion abgegrenzt war (vgl. ROTHE 1996).

Geht man von einer solchen drei-fachen “Knospung” afrikanischer Arten (A1, B1 und C1) zur Insel Madeira und zu den Kanarischen Inseln aus, so muss man annehmen, dass diese Arten anschliessend auf dem Festland (im Zusammenhang mit Veränderungen des Klimas und der Vegetation?) ausgestorben sind. Eine gezielte Suche in Reliktgebieten steht jedoch noch aus.

#### DANK

Vor allem danken wir Christel und Wolfram RUPPRECHT für die Möglichkeit, ihr Haus auf La Palma als Stützpunkt für Exkursionen sowie als Labor und Erholungsstätte nutzen zu können. Für wertvolle Hinweise danken wir außerdem Herrn K.-G. HELLER.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die Gesänge von *Calliphona koenigi* (Teneriffa), *C. palmensis* (La Palma) und *C. alluaudi* (La Gomera) werden beschrieben und den Gesängen anderer Tettigoniinae (*Tettigonia viridissima*, *T. cantans*, *Amphiestris baetica*) gegenübergestellt. *C. koenigi* zeigt Verse, in welchen die Schliess-Silben in Zweiergruppen angeordnet sind. Bei *C. palmensis* und *C. alluaudi* sind die Pausen zwischen den Silben dagegen gleich; dies stellt möglicherweise eine Autapomorphie der Untergattung *Calliphonides* dar. *C. palmensis* und *C. alluaudi* unterscheiden sich in der Silbenfrequenz: sie liegt bei *C. alluaudi* deutlich höher. *C. (Calliphona) koenigi* zeigt gegenüber *C. (Calliphonides) palmensis* und *C. (Calliphonides) alluaudi* beträchtliche morphologische Unterschiede (♂ Cerci, ♂ Tergum X, Titillatoren, Schrillleiste, Flügel, Pronotum, ♀ Subgenitalplatte). Weitere Unterschiede zwischen den drei Arten betreffen das Verhalten (Flügel-Drohen bei *C. koenigi*, Abschreck-Stridulation bei *C. palmensis*, Flugfähigkeit bei *C. alluaudi*). Die bisher bekannte Verbreitung von *C. palmensis* auf La Palma wird durch neue Fundorte erweitert. Die Art lebt (in ungefähr 350 bis 1120 m Höhe) in der Zone der Lorbeerwälder, in einem Gebiet, das heute bereits stark verändert ist. Verschiedenes spricht dafür, dass der Lorbeerwald (v.a. die offenen Bereiche und Randgebiete) das ursprüngliche Habitat aller drei *Calliphona*-Arten darstellt.

Verschiedene Hypothesen zur Evolution der Gattung *Calliphona* werden diskutiert. HOLZAPFEL & CANTRALL vermuteten, dass eine *Tettigonia viridissima*-ähnliche Ursprungsart von Nordafrika aus zuerst Madeira erreichte (wo sie sich zu *Psalmophanes barretoi* entwickelte), und sich von dort aus südwärts auf die Kanarischen Inseln ausbreitete. Auf den Kanarischen Inseln sollen Teneriffa, La Palma, La Gomera und Gran Canaria unter Bildung weiterer Arten nacheinander besiedelt worden sein. Diese Hypothese steht zwar in Übereinstimmung mit dem phylogenetischen System der Arten, ist aber aus verschiedenen Gründen wenig wahrscheinlich. Aufgrund der grossen Unterschiede zwischen *Calliphona* (*Calliphona*) und *Calliphona* (*Calliphonides*) ist z.B. anzunehmen, dass die beiden Untergattungen lange Zeit getrennt waren; es ist aber wenig wahrscheinlich, dass nach dem Abwandern eines Teils der Population von Teneriffa nach La Palma eine stark divergente Evolution (in sehr ähnlichen Habitaten!) stattgefunden hat. Aus diesem Grund wird hier postuliert, dass *Calliphona* (*Calliphona*), *Calliphona* (*Calliphonides*) und *Psalmophanes* bereits auf dem afrikanischen Kontinent existierten, bevor es (mehrheitlich-unabhängig) zu Einwanderungen auf den atlantischen Inseln gekommen ist. Auf den Kanarischen Inseln und Madeira hätten demnach mehrere Vertreter einer in Afrika vermutlich inzwischen ausgestorbenen Gruppe der Tettigoniinae bis heute überlebt.

LITERATUR

- BOLIVAR, I. 1991. El género *Calliphona* KRAUSS y sus afines (Orth. Tett.). *Bol. San. Veg. Plagas* 17: 361–372.
- CHOPARD, L. 1938. Les Dermoptères et Orthoptères de Madère. *Rev. Franç. Ent.* 4: 219–239.
- GANGWERE, S.K., MORALES MARTIN, M. & MORALES AGACINO, E. 1972. The distribution of the Orthopteroidea in Tenerife, Canary Islands, Spain. *Contrib. Amer. Ent. Inst.* 8 (1): 1–40.
- HELLER, K.-G. 1988. *Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken*. Josef Margraf, Weikersheim, 358 pp.
- HOLZAPFEL, C.M. & CANTRALL, I.J. 1972. Evolution in the Canary Islands. V. The genus *Calliphona* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Occ. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan* 663: 1–22.
- PFAU, H.K. 1996. Untersuchungen zur Bioakustik und Evolution der Gattung *Platystolus* BOLIVAR (Ensifera, Tettigoniidae). *Tijdschr. Entomol.* 139 (1): 33–72.
- PINEDO, M.C. 1985. Los Tettigoniidae de la Península Ibérica, España insular y norte de Africa. III. Subfamilia Tettigoniinae UVAROV, 1924 (Orthoptera). *Eos* 61: 241–263.
- RAGGE, D.R. & REYNOLDS, W.J. 1998. *The songs of the grasshoppers and crickets of western Europe*. Harley Books, Colchester, Essex, 591 pp.
- ROTHE, P. 1996. *Kanarische Inseln: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife, Gomera, La Palma, Hierro*. Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 307 pp.

(erhalten am 23. Oktober 2001; angenommen am 25. März 2002)

