

Aus dem Institut für Zoologie,
Abteilung für Vergleichende Physiologie und Neuroethologie,
Universität Graz

Präsoziale Gruppenbildungen bei der Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola*

Von Gerald KASTBERGER und Anton STABENTHEINER

Mit 4 Abbildungen im Text

Eingelangt am 7. Feber 1989

Zusammenfassung: *Troglophilus* überwintert in feuchten Warmhöhlen. Im Winterquartier kommt es zu Aggregationen mit auffallend geschlechter- bzw. generationsspezifischer Zusammensetzung. Diese Gruppen dürften im Bereich dieser Warmstellen der Überwinterungshöhlen auch gemeinsam herumziehen. Dies läßt sich als (prä-)soziales Gruppenverhalten bewerten. Welche Bedeutung dabei insbesondere die besonders häufigen Larvengesellschaften haben, kann derzeit nicht gesagt werden.

Summary: Cave crickets of the genus *Troglophilus* occur in warm caves of the Alps and the Dinarides generally in wintertime. The hibernating crickets show a striking sex- and generation-specific grouping. The aggregations obviously roam at the warm places and stay together. This gregarism can be considered to be (pre-)social. The biological meaning of the dominating of the larvae in most of the groups is unknown.

Einleitung

Die Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola* (Ensifera, Gryllacridoidea, Rhaphidophoridae) ist im besonderen in den Dinariden und im Ostalpenbereich (Steiermark, Niederösterreich, Kärnten und Osttirol, Friaul, Lombardei) verbreitet (HÖLZEL 1955, KÖGLER 1981, 1983, MOOG 1982). Im Sommer halten sich die Höhlenschrecken bevorzugt unter Laubwerk, altem Holz oder Steinen auf und können nur selten gefunden werden. Im Spätherbst wandern sie in besondere Höhlen (KÖGLER 1983), wo sie sich, wenn sie ungestört sind, frei an den Wänden aufhalten. Werden sie aber gestört, verkriechen sie sich in benachbarte Spalten oder laufen bzw. springen weg (KASTBERGER 1982, 1984 und 1985). Als Winterquartier eignen sich bestimmte Warmbereiche von Höhlen, die selbst bei tiefsten Außentemperaturen noch über 10 Grad Celsius aufweisen und stets feucht bleiben. Die Geschlechter bzw. Generationen (Männchen, Weibchen, Larven) verteilen sich in solchen Höhlenabschnitten nicht zufällig, sondern sind meist auffällig in Gruppen aggregiert. Dieses Verhalten erlaubt es, die Tiere als präsozial einzustufen. Die vorliegende Arbeit dokumentiert Freilandbeobachtungen über solche Gruppenbildungen aus mehreren Höhlen im Bereich von Peggau (Steiermark).

Material und Methode

Die Tiere wurden in ihrem natürlichen Biotop im Winterquartier (Jänner, Februar 1981 und 1989) in zwei Höhlensystemen regelmäßig beobachtet, und zwar in der Perkohöhle oberhalb der Peggauer Wand, in der Backofenhöhle sowie in kleinen, ihr benachbarten Höhlen in der Südflanke am Eingang des Badlgrabens. Beide Höhlensysteme weisen für *Troglophilus* geeignete Warmbereiche auf: Temperaturen über 12 Grad Celsius, selbst bei Außentemperaturen von unter -20 Grad, sind dabei keine Seltenheit (KÖGLER, 1983). In der Perkohöhle sind diese Warmstellen mindestens 30 m vom Eingangsbereich entfernt, in der Backofenhöhle gibt es diese bereits in 10 m, in kleineren Höhlen in der Umgebung der Backofenhöhle liegen solche Warmbereiche sogar unter 5 m vom Eingang entfernt.

Wenn man in jenen Höhlenbereich vorstößt, wo die Tiere angetroffen werden können, dann kommt es durch entstandene Luftströmungen und durch Verwendung von Licht zu einer massiven Störung. Dadurch verändert sich die Verteilung der Tiere meist innerhalb weniger Minuten. Die Verwendung von Rotlicht verhindert dabei kaum die Fluchtreaktionen der Höhlenschrecken. So war es wichtig, die Verteilungen der Tiere innerhalb weniger Minuten zu protokollieren oder zu fotografieren. In vielen Fällen krochen die Tiere auf Grund der Störung in nächstliegende Feinspalten, wenige Zentimeter vom Ursprungsort entfernt. Seltener entfernten sie sich weiter mit Geschwindigkeiten bis zu etwa 2 m pro Minute.

Ergebnisse

Die Aggregate der überwinternden Höhlenschrecken

Die in den Warmbereichen der erwähnten Höhlensysteme angetroffenen Höhlenschrecken sind nicht statistisch über die Höhlenwände gleichmäßig verteilt, sondern aggregieren regelhaft in Gruppen. Als Gruppe läßt sich hier, wie sonst auch üblich, eine Ansammlung von Höhlenschrecken bezeichnen, wobei der Abstand zwischen den Individuen (Individualabstand) kleiner ist als der Abstand zur nächsten Ansammlung (Gruppenabstand). Im Eingangsbereich der Höhlen, wo die Temperatur etwas tiefer (6 bis 8 Grad) und die Feuchtigkeit geringer ist, können Tiere nur vereinzelt angetroffen werden. Hier betragen die Individualabstände bis über 1 m, die Abstände zu den nächsten Gruppen viele Meter. In den eigentlichen Winterquartieren, den wärmeren und meist auch feuchteren Höhlenabschnitten, betragen die Individualabstände wenige Zentimeter. Vielfach halten sich die Tiere in der Gruppe dann sogar so nahe auf, daß sie sich mit ihren Fühlern betasten können. Die Gruppen sind hier 50 bis 100 cm, mitunter aber auch mehrere Meter voneinander entfernt.

Die Gruppen sind, was die Geschlechter- und Generationsverteilung betrifft, nicht zufällig zusammengesetzt. Es finden sich Männchengruppen, Weibchengruppen, solche mit Larven-dominierten Zusammensetzung und solche mit gemischter Verteilung. In Abb. 1 sind Gruppen dargestellt, wie sie in beiden Höhlensystemen typischerweise angetroffen worden sind. Abb. 1A zeigt fünf Larven und ein Weibchen etwas oberhalb. Die Larven bildeten zwei Zweiergruppen, wobei sich die jeweiligen Gruppenmitglieder einander rege betasteten. Die fünfte Larve war den beiden Zweiergruppen zugewandt. Das ganz in der Nähe befindliche Weibchen wurde offenbar durch die beobachtungsbedingte Störung in der Höhle verschreckt und kroch von den Larven weg. Abb. 1B zeigt zwei einander betastende Larven, die offensichtlich einem Weibchen folgten. Abb. 1C dokumentiert eine etwas größere Gruppe mit zwölf Larven. Auch hier befand sich

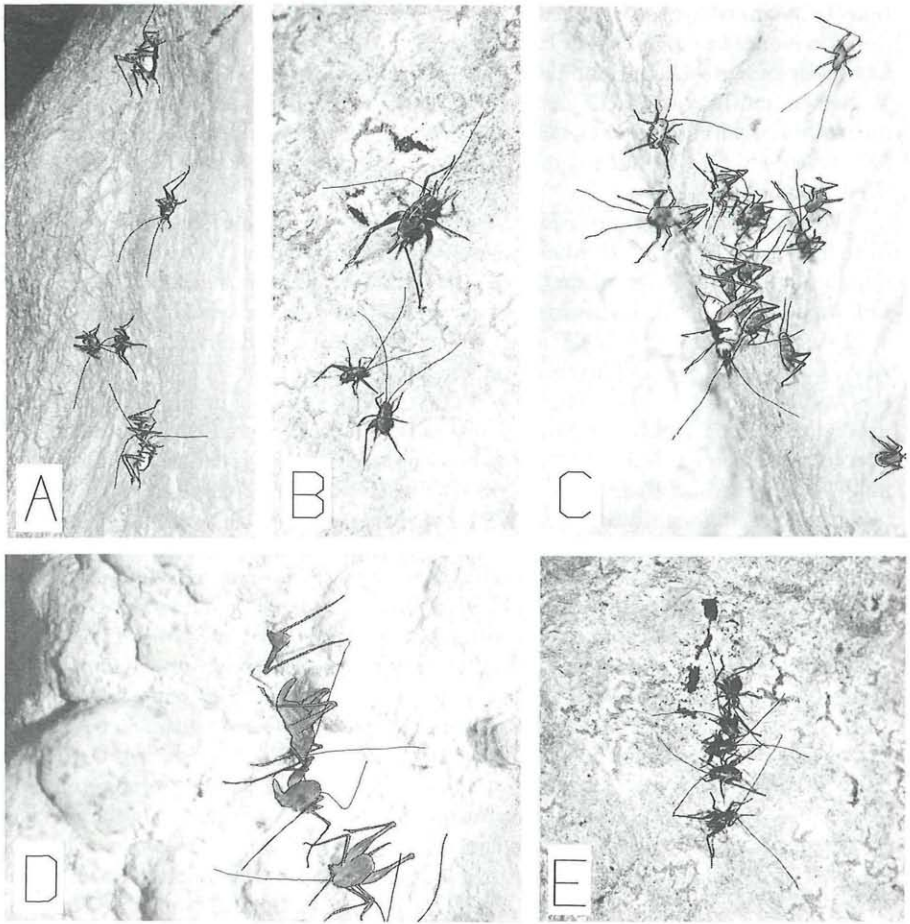


Abb. 1: Beispiele von Gruppenbildungen von Höhlenschrecken. Die Körperlänge der adulten Tiere ohne Fühler beträgt ca. 20 Millimeter, jene der hier abgebildeten Larven 12 bis 15 Millimeter. Die Umrisse der Tiere sind auf den Bildern durch schwarze Linien verstärkt worden. Alle fünf Bilder beziehen sich auf vertikale Höhlenwände. Die Fotos sind unmittelbar nach Eintreffen in den Warmzonen der Höhlen gemacht worden. Genaue Beschreibung im Text.

inmitten der dichten Larven-Aggregation ein Weibchen. Fig. 1E zeigt fünf Larven sehr dicht nebeneinander. In Fig. 1D schließlich ist eine Weibchen-dominierte Gruppe dargestellt. Ein Männchen hat sich in eine Feinspalte verkrochen. Darunter sind vier Weibchen zu sehen, die sich betasteten. Vom vierten sieht man nur die Antennen. Diese Gruppe zeigte kein Fluchtverhalten, das Männchen befand sich offenbar schon vor der Störung in dieser Spalte.

Generations- und geschlechtsspezifische Zusammensetzung der Gruppen

118 Aggregationen wurden dokumentiert. Sie können in folgende vier Kategorien eingeteilt werden: in Männchen-dominierte (M), in Weibchen-dominierte (W) und in Larven-dominierte (L) Gruppen sowie in Gruppen ohne Geschlechter- bzw. Genera-

tionsdominanz (O). Als Männchen-dominiert gilt eine Gruppe, die mehr Männchen als Weibchen oder Larven aufweist. Entsprechend wird die Weibchen-dominierte bzw. die Larven-dominierte Gruppe definiert. Eine O-Gruppe liegt dann vor, wenn Männchen, Weibchen und Larven gleiche maximale Individuenzahlen aufweisen. Es müssen aber nicht alle Geschlechter oder Generationen vertreten sein. So bilden beispielsweise fünf Männchen und fünf Weibchen genauso eine O-Gruppe wie auch zwei Männchen, zwei Weibchen und eine Larve.

Die Plausibilität dieser so gewählten Gruppeneinteilung läßt sich mit statistischen Mitteln prüfen (Abb. 2). Die Männchen-dominierten Gruppen (M) weisen im Durchschnitt mit $4,08 \pm 0,38$ signifikant ($P < 0,001$, t-Test) mehr Männchen auf als W-, L- und O-Gruppen (Abb. 2A). Ebenso zeigen die Weibchen-dominierten Gruppen (W) mit $4,73 \pm 0,65$ signifikant ($P < 0,001$) mehr Weibchen als M-, L- und O-Gruppen (Abb. 2B). Auch kommen Larven in Larven-dominierten Gruppen (L) mit $8,23 \pm 0,92$ signifikant ($P < 0,001$) häufiger vor als in M-, W- und O-Gruppen (Abb. 2C). Im besonderen zeigen dabei die L-Gruppen (Abb. 2C) eine signifikant ($P < 0,05$) höhere Durchschnittsrate an Larven verglichen zur Männchenrate in M-Gruppen (Abb. 2A) oder zur Weibchenrate in W-Gruppen (Abb. 2B). In der Kategorie O sind ähnlich viele Tiere aus den Geschlechtern bzw. Generationen (Männchen, Weibchen, Larven) vorhanden (Abb. 2A, B, C). Die Geschlechter- bzw. Generationsspezifität der gewählten Gruppenkategorien läßt sich somit eindeutig belegen.

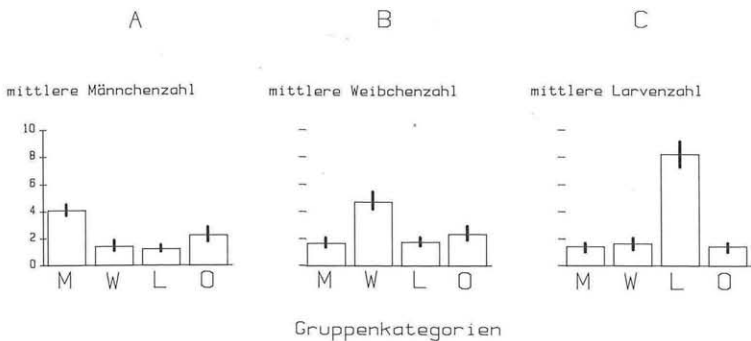


Abb. 2: Charakterisierung der vier gewählten Gruppenkategorien. (M) Männchengruppe, (W) Weibchengruppe, (L) Larvengruppe, (O) gemischte Gruppe ohne Geschlechter- oder Generationendominanz. Histogramme sind Mittelwerte, die vertikalen Striche bedeuten mittlere Fehler der Mittelwerte der entsprechenden Individuenzahl (Männchen-, Weibchen- bzw. Larvenzahl).

Die Gruppen M, W, L und O kommen nicht gleich häufig vor, aber in beiden besuchten Höhlen in ähnlicher Verteilung. Von 118 dokumentierten Gruppen sind insgesamt nur 11 Prozent M-Gruppen, 12 Prozent O-Gruppen und doppelt so viele (24 Prozent) W-Gruppen beobachtet worden. Am häufigsten trifft man aber mit 53 Prozent auf Larven-dominierte Gruppen (Abb. 3). Insgesamt läßt sich also zeigen, daß neun von zehn Gruppen geschlechter- bzw. generationsspezifisch zusammengesetzt sind.

Diskussion

Wie ist die Gruppenbildung von *Troglophilus* im Winterquartier zu bewerten? Gruppenbildungen von Tieren (WICKLER 1976; IMMELMANN 1983) können allein um-

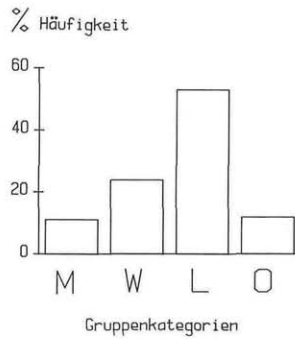


Abb. 3: Relative Häufigkeit der vier Gruppenkategorien: (M) Männchengruppe, (W) Weibchengruppe, (L) Larvengruppe, (O) gemischte Gruppe ohne Geschlechter- oder Generationendominanz. Insgesamt sind 118 Gruppen dokumentiert.

weltbedingt sein (*Aggregationen*) oder sie können zusätzlich auf sozialer Attraktion beruhen. Dabei suchen Artgenossen einander auf, um bei einander zu bleiben (*Gesellschaften*). Die überwinterten *Troglophilus*-Gruppen könnte man als reine *Aggregation* bezeichnen, wenn sich die Tiere über die Wände dieser Warmhöhlen statistisch gleichmäßig verteilen. Dies hieße, daß viele Einzelindividuen die gleiche Höhle als günstiges Versteck und Überwinterungsquartier aufsuchten. Die Tiere strebten nicht zueinander im sozialen Sinn, sondern jedes für sich suchte die betreffende Stelle auf. Das Zusammentreffen wäre dann sozial gesehen als zufällig anzusehen. Scheingesellschaften dieser Art sind aus allen Tiergruppen bekannt (IMMELMANN 1983; MANNING 1979).

Bei *Troglophilus* ist dies aber mit Sicherheit nicht der Fall. Zwei Gründe sprechen gegen die Bewertung als bloße *Aggregation*: Erstens, an den Warmstellen entsprechender Höhlen bilden sich regelmäßig größere und kleinere Gruppen, die wahrscheinlich auch gemeinsam im Warmbereich herumziehen. Und zweitens, diese Gruppen sind meist geschlechter- und generationsspezifisch zusammengesetzt. Häufig trifft man auf Larven-dominante Gruppen. Dabei fällt auf, daß sich inmitten einer solchen Larvenansammlung oft ein Weibchen befindet.

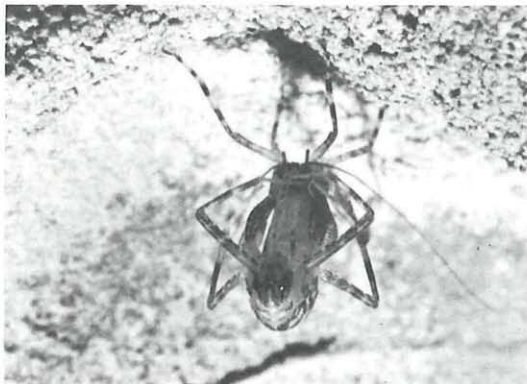


Abb. 4: Exuvie einer geschlüpften *Troglophilus*-Larve aus der Perko-Höhle. Sie war an einer übersteilen Stelle der Höhlenwand angeheftet. Die Körperlänge der ausgeschlüpften Larve betrug etwa 12 Millimeter.

Diese Indizien lassen die Gruppenbildung von *Troglophilus* in ihrem Winterquartier als (prä-)sozial bewerten und sie einer offenen Gesellschaft (WICKLER 1976) zuordnen. Offene Gesellschaften liegen dann vor, wenn das Verhalten der ganzen Gruppe weder durch das Verschwinden von Mitgliedern noch durch das Auftauchen von Neulingen wesentlich gestört oder verändert wird. Zu ihnen zählen Insekten-, Fisch- und Vogelschwärme und auch die Wanderherden von Säugetieren. Solche Ansammlungen werden als Scharen oder in ihrer Erscheinungsform als *Gregarismus* bezeichnet. Im Gegensatz zu bloßen *Aggregationen* sind diese Gruppen in der Regel nicht ortsgebunden (IMMELMANN 1983).

In solchen Ansammlungen von Insekten, beispielsweise von Schaben oder Ohrwürmern (MANNING 1979), überlappen sich wie auch bei den Höhlenschrecken die Generationen. Schaben aller Altersstufen leben in einem lockeren Verband in der Nähe von Schutz- und Nahrungsquellen. Darüber hinaus können aber solche Gruppen verschiedener Generationen eine bestimmte Bedeutung erlangen: Bei den Termiten spielt beispielsweise ein Ernährungsfaktor eine wichtige Rolle im Sozialbereich. Termiten ernähren sich weitgehend von Holz und verlassen sich dabei auf die Symbiose mit Protozoen, die in ihrem Darm leben und Zellulose abbauen. Die jungen Termiten erwerben diese Protozoen, wenn sie sich von frischem Kot der Erwachsenen ernähren. Die Symbionten können nur auf diese Weise übertragen werden (WILSON 1971; MANNING 1979).

Auch in Larvenstuben, in Höhlen mit einem außerordentlich hohen Anteil an *Troglophilus*-Larven, kommen zumindest einige wenige adulte Tiere vor. Ob es für *Troglophilus*-Larven ähnlich bedeutsam ist wie für Termiten, in der Nähe wenigstens eines adulten Tieres zu sein, ist bislang nicht untersucht. Aus welchem Grund die Larvengruppen meist von einem Weibchen, seltener von einem Männchen, begleitet sind, kann derzeit auch nicht beantwortet werden. Jedenfalls lassen die gefundenen spezifischen Verteilungen (Abb. 2, 3) vermuten, daß dies einen weiterreichenden biologischen Sinn hat und nicht auf bloßem *Gregarismus* (WICKLER 1976) beruht.

Die Tatsache, daß es in manchen Höhlenbereichen regelrechte Larvenstuben mit an die hundert Individuen gibt, kann nicht damit begründet werden, daß die Larven einfach passiv in der Nähe ihrer Schlupfporte bleiben. Die in der Höhle überwintrenden Larven sind mit Sicherheit in die Höhle eingewandert und nicht dort geschlüpft. Sie nehmen in der Höhle auch die gleichen Bereiche ein wie die adulten Tiere und wandern genauso wie diese herum. Im Winterquartier können Larvenstadien III und IV nachgewiesen werden, kaum aber jüngere (KÖGLER 1983). Mitunter trifft man an übersteilen Arealen festgeheftete Exuvien (Abb. 4), die belegen, daß sich die Larven im Winterquartier durchaus häuten können. Aus der Backofenhöhle ist bekannt geworden (KÖGLER 1983), daß mit Ende des Winters zuerst die Imagines, dann erst die Larven ihr Winterquartier verlassen. Der hohe Anteil an Larven in manchen Höhlen während des Winters kann damit aber nicht erklärt werden.

Literatur

- HÖLZEL, E. (1955): Heuschrecken und Grillen Kärntens. – Klagenfurt.
IMMELMANN, K. (1983): Einführung in die Verhaltensforschung. – Parey-Verlag, Berlin.
KASTBERGER, G. (1982): Evasive behaviour in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – *Physiol. Entomol.* 7:175–181.
KASTBERGER, G. (1984): Gating of locomotor activity in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – *Physiol. Entomol.* 9:297–314.

- KASTBERGER, G. (1985): Gating of ventilatory activity in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – *Physiol. Entomol.* 10:461–473.
- KÖGLER, K. (1981): Vorkommen von *Troglophilus cavicola* (KOLLAR) und *Troglophilus neglectus* (KRAUSS) in der Steiermark. *Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum*, 10:113–121.
- KÖGLER, K. (1983): Aktivitätsverhalten und Orientierung in Temperaturgradienten von *Troglophilus cavicola* (KOLLAR) im Jahreslauf. – Diss., Graz.
- MANNING, A. (1979): Verhaltensforschung. Eine Einführung. – Springer-Verlag, Berlin.
- MOOG, O. (1982): Die Verbreitung der Höhlenschrecken *Troglophilus cavicola* KOLLAR und *T. neglectus* KRAUSS in Österreich (Orthoptera, Rhaphidophoridae). – *Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-nat.-wiss. Kl., Abt. I*, 191:185–207.
- WICKLER, W. (1976): The ethological analysis of attachment. Sociometric, motivational and socio-physiological aspects. – *Z. Tierpsychol.* 42:12–28.
- WILSON, E. O. (1971): *The insect societies*. – Cambridge, Mass. Harvard University Press.

Anschrift der Verfasser: Dr. Gerald KASTBERGER, Dr. Anton STABENTHEINER, beide am Institut für Zoologie, Abteilung für Vergleichende Physiologie und Neuroethologie, Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Österreich