

Analyse der Habitatpräferenzen von Heuschreckenarten (Orthoptera: Saltatoria) in einem Mittelgebirgsraum unter Berücksichtigung regionaler Differenzierungen

Abstract	1
Zusammenfassung	2
1. Einleitung	4
2. Material und Methodik	5
2.1 Untersuchungsgebiet und Untersuchungszeitraum	5
2.2 Methodik	14
2.2.1 Datenerfassung	14
2.2.2 Verarbeitung und Auswertung der Daten	24
3. Spezieller Teil	39
3.1 <i>Leptophyes punctatissima</i>	39
3.2 <i>Barbitistes serricauda</i>	47
3.3 <i>Metrioptera bicolor</i>	55
3.4 <i>Metrioptera roeseli</i>	62
3.5 <i>Chorthippus vagans</i>	68
3.6 Artengruppe <i>Chorthippus mollis</i> , <i>Chorthippus biguttulus</i> und <i>Chorthippus brunneus</i>	70
3.7 <i>Chorthippus parallelus</i>	82
3.8 <i>Chorthippus montanus</i>	89
3.9 <i>Gomphocerus rufus</i>	91
4. Diskussion übergreifender Aspekte	95
4.1 Diskussion der Methodik	95
4.2 Regionale Stenotopie und Voltinismus	96
4.3 Hinweise zur Umsetzung der Ergebnisse für den Naturschutz	98
5. Ausblick	98
6. Literaturverzeichnis	100
7. Anhang	113
7.1 Grafische Darstellung der Habitatpräferenzen	113
7.2 Abkürzungsverzeichnis	176

Analyse der Habitatpräferenzen von Heuschreckenarten (Orthoptera: Saltatoria) in einem Mittelgebirgsraum unter Berücksichtigung regionaler Differenzierungen

Analysis of the habitat preferences of species of Bush-crickets and Grasshoppers (Orthoptera: Saltatoria) in a low mountain range with consideration of regional differences

Christoph Froehlich

Abstract

The purpose of this study is to obtain quantitative evidence concerning the habitat preferences of bush-crickets and grasshoppers, and the differentiation of this data according to landscape type and interspecific differences.

For this purpose data from more than 2900 habitat areas, situated in each of the given natural units (districts with more or less homogeneous natural features), were gathered in the administrative district of Koblenz (Rhineland-Palatinate, Germany), a medium-sized upland area with heterogeneous natural features. In about 800 of these habitat areas, the range of species of Saltatoria was identified as fully as possible, the manifestation of numerous characteristics of the habitats was recorded using uniformly defined terms and classifications. In the other habitat areas specific selective investigations were carried out correspondingly.

For each registered manifestation of the characteristics the relative frequency of each species was calculated. By statistical treatment of the material it was ascertained, with which of the manifestations of characteristics the relative frequency of a species is significantly increased or reduced, and whether in this connection differences between natural units or species can be established.

To plot the results, graphs were drawn, illustrating in detail the values obtained and the results of statistical analysis. In this way, the particulars of 11 species are presented and analysed in the text (summaries concerning individual species can be found in the respective chapters).

Positive evidence can be given for the first time in many cases concerning the average habitat preferences of single species. Previous estimates can often be confirmed and made more precise, in some cases they must be altered. The following combinations of factors are discussed among others as

the reason for habitat preference: demands made by the different stages of development regarding temperature and moisture in the environment, the type of embryonic development, the way in which they move and escape, the need for food and the influence of competing species. At the same time connections with the position of the region under examination within the area of the species, and to some extent also with the phenology and diurnal periodicity of the species are examined.

Comparing closely related species, numerous established variations in habitat preference point to the manner of their ecological separation.

Differences in habitat preference between natural units can be demonstrated in several cases. In part, these can obviously be traced back to the "Kuehnelt principle of regional stenotopy". Where such a connection cannot immediately be made, it can in some cases be shown that one of the following factors is probably influential: genetic differences between partial populations of a species; competing species, which are not equally represented in each part of the region under study; optional biennial life cycle.

This last factor deserves closer consideration. It can explain regional differences which seem to contradict what would be expected according to the "Kuehnelt principle". In this case, the observations would actually agree with the aforementioned principle. The observations should not then be construed as suggesting different centres of eurytopy, and hence different subspecies.

In one case (*Metrioptera roeselii*) a modification of the habitat preference in the course of the summer can be established.

The chosen procedure appears to be appropriate for the purpose of this study and can be recommended for similar investigations in other regions. Some suggestions for improvement are made.

Finally, recommendations are made concerning application of the results in nature conservation, and suggestions are given for further study.

Zusammenfassung

Ziel der Arbeit ist es, quantitativ abgesicherte Aussagen zur Habitatbindung von Heuschrecken und zur naturräumlichen sowie interspezifischen Differenzierung dieser Daten zu erhalten.

Dazu wurden im Regierungsbezirk Koblenz, einem größeren, naturräumlich heterogenen Mittelgebirgsraum, Daten von über 2900 Untersuchungsflächen aus allen vorhandenen Naturräumen erhoben. In gut 800 dieser Flächen wurde der Bestand an Heuschreckenarten möglichst vollständig erfaßt, die Ausprägung zahlreicher Merkmale der Biotope wurde nach einheitlich definierten Begriffen und Klassifizierungen festgehalten. In den übrigen Untersuchungsflächen wurden in entsprechender Weise gezielte Teilerhebungen durchgeführt.

Für jede erfaßte Merkmalsausprägung wurden die relativen Häufigkeiten der einzelnen Heuschreckenarten berechnet. Durch statistische Bearbeitung des Materials wurde ermittelt, bei welchen Merkmalsausprägungen die relative Häufigkeit einer Art signifikant erhöht oder verringert ist, und ob diesbezüglich Unterschiede von Naturraum zu Naturraum oder von Art zu Art nachweisbar sind.

Zur Darstellung der Ergebnisse wurden Grafiken entwickelt, die die erhaltenen Werte und die Ergebnisse der statistischen Bearbeitung detailliert veranschaulichen. Auf diese Weise werden die Daten von 11 Arten vorgestellt und im Text analysiert (artbezogene Zusammenfassungen im speziellen Teil).

Bezüglich der durchschnittlichen Habitatpräferenzen einzelner Arten können in vielen Fällen erstmals abgesicherte Aussagen gemacht werden. Bisherige Einschätzungen können oft bestätigt und präzisiert werden, teils müssen sie korrigiert werden. Als Ursachen der Habitatbindung werden unter anderem folgende Faktorenkomplexe diskutiert: die Ansprüche der verschiedenen Entwicklungsstadien an Temperatur und Feuchtigkeit der Umgebung, die Art der Embryonalentwicklung, das Bewegungs- und Fluchtverhalten, der Nahrungsbedarf und der Einfluß konkurrierender Arten. Dabei werden Zusammenhänge mit der Lage des Untersuchungsgebiets im Areal, teilweise auch mit der Phänologie und dem Tagesrhythmus der jeweiligen Art geprüft.

Beim Vergleich nah verwandter Arten ergeben zahlreiche nachgewiesene Abweichungen in der Habitatbindung Hinweise auf die Art ihrer ökologischen Sonderung.

Unterschiede in der Habitatbindung von Naturraum zu Naturraum sind in einer Reihe von Fällen nachweisbar. Teilweise sind diese offensichtlich auf das Kühnelt'sche Prinzip der regionalen Stenotopie zurückzuführen. Dort, wo ein solcher Zusammenhang nicht ohne weiteres erkennbar ist, kann in einigen Fällen der Einfluß eines der folgenden Faktoren wahrscheinlich gemacht werden: genetische Unterschiede zwischen Teilpopulationen einer Art; konkurrierende, nicht in allen Teilräumen gleich stark vertretene Arten; fakultative Mehrjährigkeit der Entwicklung.

Der zuletzt genannte Faktor verdient verstärkte Beachtung. Er kann regionale Unterschiede erklären, die umgekehrt gelagert zu sein scheinen, als es nach dem Kühnelt'schen Prinzip zu erwarten wäre. In diesem Falle bestünde in Wirklichkeit Übereinstimmung mit dem genannten Prinzip, die Beobachtungen dürften dann nicht als Hinweis auf unterschiedliche Eurytopie-Zentren und damit Unterarten gedeutet werden.

In einem Fall (*Metrioptera roeseli*) kann eine Veränderung der Habitatbindung im Laufe des Sommers nachgewiesen werden.

Die gewählte Vorgehensweise erscheint für die Zielsetzung der Arbeit geeignet und kann für entsprechende Untersuchungen in anderen Räumen empfohlen werden. Einige Verbesserungsvorschläge werden gemacht.

Abschließend werden Hinweise zur Umsetzung der Ergebnisse für den Naturschutz und Anregungen für weiterführende Arbeiten gegeben.

1. Einleitung

Detaillierte Kenntnisse über die Habitatpräferenzen von Heuschrecken sind heute bekanntlich nicht nur wegen des allgemein-ökologischen Erkenntniswerts von Interesse - sie sind von großer Bedeutung für einen wirkungsvollen Schutz der Arten. Darüber hinaus gewann im Zuge allgemein wachsenden Bedarfs an naturschutzrelevanten Informationen über Landschaftsteile und an Daten über die Dynamik der Umweltgefährdung das Konzept der Bioindikation zunehmend an Bedeutung (z.B. KNEITZ 1980, 1983, RIECKEN 1989, 1990, PLACHTER 1991). Heuschrecken werden wegen ihrer guten Erfassbarkeit und teilweise engen Habitatbindung häufig zur Charakterisierung von Lebensräumen herangezogen (z.B. DETZEL 1992), wozu in letzter Zeit konzeptionelle Arbeiten vorgelegt wurden (BRINKMANN 1991, KLEINERT 1992). Dabei bestehen aber in vieler Hinsicht noch Unsicherheiten bezüglich der Habitatbindung einzelner Arten und der interspezifischen Unterschiede. Weiterhin stellt sich auch bezüglich gut untersuchter Arten immer wieder die Frage, inwieweit Kenntnisse über die Lebensraumansprüche, die in einer bestimmten Region gewonnen wurden, auf andere Regionen, insbesondere stark abweichende Naturräume, übertragbar sind. An Aussagen zur naturräumlichen Differenzierung der Habitatpräferenzen besteht im übrigen nicht nur Bedarf von der Anwendungsseite her. Auch für die Grundlagenforschung sind diese von Interesse, das Verständnis der Zusammenhänge führt hier über das wichtige Prinzip der "regionalen Stenökie" (KÜHNELT 1943) bis in den Bereich der Entstehung von Unterarten und Arten.

Angaben zur Lebensraumbindung mitteleuropäischer Heuschreckenarten sind in der Literatur aus einer sehr großen Zahl von Arbeiten bekannt (zusammenfassende Darstellungen z.B.: HARZ 1957, 1960, DETZEL 1991). Neben sehr aufschlußreichen Laboruntersuchungen sind in vielen Fällen umfangreiche Geländeerhebungen die Grundlage dieser Aussagen. Bei den freilandökologischen Untersuchungen konnten aber nur selten Daten über eine größere Zahl von Lebensräumen dergestalt nach standardisierten Vorgaben erhoben werden, daß eine quantitative Analyse ermöglicht wurde. Damit ist die statistische Absicherung, die Nachprüfbarkeit und die Vergleichbarkeit mit anderen Arbeiten dort meist nicht bzw. nur eingeschränkt gegeben. Als Ausnahmen sind vor allem die Untersuchungen von BROCKSIEPER (1978), DREUX (1961/62, 1972) und VOISIN (1979 b, 1980, 1982 a, 1982 b, 1990 u.a.) zu nennen. Die umfangreichen Untersuchungen von DREUX und VOISIN befassen sich mit Teilgebieten Frankreichs außerhalb des mitteleuropäischen Raumes. Die sehr aufschlußreichen Auswertungen beziehen sich vor allem auf Daten zum Regionalklima und zur Höhenlage, erst an zweiter Stelle auf Merkmale der einzelnen Habitate. BROCKSIEPER (l.c.) untersuchte in einem relativ eng begrenzten Raum am Südrand von Nordrhein-Westfalen eine große Zahl von Probeflächen sehr detailliert nach standardisierten Vorgaben. Die Auswertung führte u.a. zu einer Vielzahl gut abgesicherter Aussagen über die Habitatbindung der Heuschrecken in diesem Raum. In einigen weiteren Arbeiten wurden ebenfalls sehr interessante Ergebnisse aufgrund standardisierter Erhebungen erzielt, eine quantitative Analyse in Bezug auf die durchschnittlichen Habitatpräferenzen in einer ganzen Region war aber wegen zu geringer

Probeflächen-Zahlen nicht oder nur eingeschränkt möglich (z.B. BRINKMANN 1991, FEDERSCHMIDT 1989, INGRISCH 1977).

Aus diesen Überlegungen wird als Ziel der Arbeit abgeleitet, Beiträge zur Beantwortung folgender Fragen zu liefern:

1. Wie lassen sich die Habitatpräferenzen von Heuschreckenarten eines größeren Raumes in Mitteleuropa möglichst exakt beschreiben?
2. Welche Unterschiede sind dabei zwischen nah verwandten Arten nachweisbar?
3. Welche Unterschiede sind von Naturraum zu Naturraum nachweisbar?
4. Welche Ursachen für die ermittelten Fakten können vermutet werden?

Dabei wird besonderer Wert auf die statistische Absicherung, Nachprüfbarkeit und Vergleichbarkeit der Ergebnisse gelegt.

2. Material und Methodik

2.1 Untersuchungsgebiet und Untersuchungszeitraum

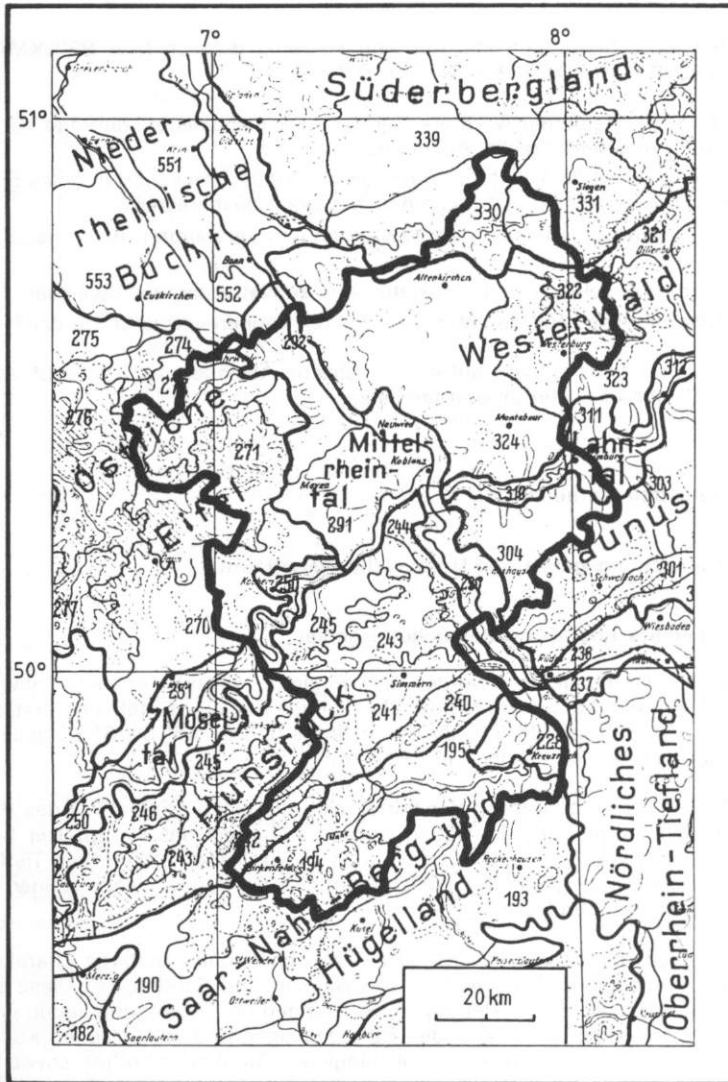
2.1.1 Überblick über das Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet wurde der Regierungsbezirk Koblenz gewählt (Abb. 1). Er befindet sich im Norden des Landes Rheinland-Pfalz und erstreckt sich von 49° 33' bis 50° 57' nördlicher Breite und 6° 45' bis 8° 9' östlicher Länge. Er umfaßt eine Fläche von 8092 km².

Geologisch und naturräumlich handelt es sich um einen großen Teil des Rheinischen Schiefergebirges. Im Süden werden außerdem das Nordpfälzer Bergland (Saar-Nahe-Bergland) und das Nördliche Oberrhein-Tiefland (Rheinhesisches Hügelland) angeschnitten, im Norden ein sehr kleiner Teil der Niederrheinischen Bucht.

An Gesteinen überwiegen die für das Rheinische Schiefergebirge charakteristischen devonischen Tonschiefer, Grauwacken und Sandsteine. Diese sind jungvulkanisch durchsetzt. Hebungen, Senkungen und Abtragung ließen weite Hochflächen mit mäßig aufragenden Härtlingszügen und vulkanischen Kuppen entstehen, die von oft tiefen und steilhängigen Tälern zerschnitten sowie von Senken und Einbruchsbecken durchsetzt sind. Klimatisch ist das Gebiet insgesamt durch sommerkühles und wintermildes feuchtes Westwindklima charakterisiert, das aber regional starke Abwandlungen erfährt. (MEYNEN & SCHMITHÜSEN 1953-62.)

Die bereits angesprochene naturräumliche Heterogenität des Untersuchungsgebiets ist für die Untersuchung regionaler Differenzierungen der Habitatpräferenzen von besonderer Bedeutung. Sie hängt primär mit den recht großen Höhenunterschieden (50 - 780 m ü.NN) zusammen, die die Hauptursache klimatischer Gegensätze bilden: kühl-feuchte Hochlagen einerseits und trocken-



- Grenze des Untersuchungsgebiets
- Grenze naturräumlicher Einheit 3. Ordnung
- Grenze naturräumlicher Einheit 4. Ordnung
- 324 Kennzahl einer naturräumlichen Einheit 4. Ordnung

Abb. 1: Das Untersuchungsgebiet - der Regierungsbezirk Koblenz - mit naturräumlicher Gliederung. (Nach DEUTSCHER WETTERDIENST 1957, verändert)

warme niedrige Lagen andererseits. Dieses Gegensatzpaar kann natürlich nur als stark vereinfachtes Schema verstanden werden, denn sowohl innerhalb der Hochlagen als auch innerhalb der niedrigen Lagen finden sich trotz überwiegender Gemeinsamkeiten wesentliche Unterschiede in der naturräumlichen Ausstattung. Diese bestehen ebenfalls im Klima (z.B. Gegensatz von Luv- und Leelagen), hinzu kommen Besonderheiten der Oberflächenformung, der Gesteine, der Böden und der Vegetation, darüber hinaus schließlich auch in der menschlichen, vor allem land- und forstwirtschaftlichen Beeinflussung der naturgegebenen Faktoren.

2.1.2 Die einzelnen Naturräume

Die Größe des Gebiets, der "Maßstab" und die Fragestellung der Untersuchung läßt es sinnvoll erscheinen, sich hier auf die naturräumlichen Einheiten dritter Ordnung, teilweise auch die vierter Ordnung, zu konzentrieren. Dabei werden die Charakteristika hervorgehoben, die für die Fragestellung der Arbeit von Bedeutung sind. Die Abgrenzung der Naturräume ist Abb. 1 zu entnehmen.

Im gegebenen Rahmen können die Besonderheiten der einzelnen Räume nur angedeutet werden. Genauere Angaben finden sich bei MEYNER & SCHMIT-HÜSEN (1953-62), DEUTSCHER WETTERDIENST (1957), UHLIG (1964), MÜLLER-MINY & BÜRGENER (1971), FISCHER (1972), FISCHER & GRAAFEN (1974), WERLE (1974) und NEEF (1977).

Die Klimadaten sind zum Zweck des übersichtlichen Vergleichs in Tab. 1 zusammengestellt.

Das **Saar-Nahe-Bergland (Einheit Nr. 19)** nimmt den äußersten Süden und Südwesten des Untersuchungsgebiets ein. Hinsichtlich des Reliefs, des Gesteinsuntergrunds, der Böden, des Klimas und der Bodennutzung ist der Naturraum durch "Einheit in der Vielheit" charakterisiert. Der Nordosten der Einheit, d.h. der hier interessierende Teil, erhält als Randzone des ausgedehnten Trockengebiets im Übergangsraum zwischen Mittel- und Oberrhein überwiegend relativ geringe Jahresniederschläge.

Vom **Nördlichen Oberrhein-Tiefland (Einheit Nr. 22)** liegt ein kleiner Anteil im Untersuchungsgebiet. Es handelt sich um fast waldfreie Acker- und Weinbaugebiete mit Lößböden und extrem warmem und trockenem Klima.

Der **Hunsrück (Einheit Nr. 24)** nimmt einen großen Teil des Untersuchungsgebiets ein. Die Einheit zeigt die typischen Charakteristika der Hochlagen des Rheinischen Schiefergebirges in sehr geschlossenem und einfachem Aufbau. Das Grundgefüge bilden Quarzitrücken und wellige Schieferhochflächen sowie Hochmulden, die nur randlich durch tiefe und steile Taleinschnitte zerfrant sind. Es bestehen damit Ähnlichkeiten z.B. mit der Östlichen Eifel, bei der aber der zerfrante Außensaum einen größeren Anteil der Fläche einnimmt. Das Klima der Hochfläche wird von kühlen Sommern und milden, schneereichen Wintern bestimmt. Der hier interessierende nordöstliche Teil der Einheit

Tab. 1: Übersicht über wichtige Klimadaten naturräumlicher Einheiten des Untersuchungsgebiets.

Bei Grenzüberschreitung sind nur Anteile der Einheiten innerhalb des Gebiets berücksichtigt; Spannbreiten ohne Einbeziehung von kleinflächig auftretenden Extremwerten. Quellen siehe Text (Kap. 2.1.2, zweiter Absatz).

NATURRAUM	MITTLERE LUFTTEMPERATUR (in °C)						NIEDER- SCHLAG (in mm)	
	ganzjährig		Januar		Juli		Jahres- summe	
	von	bis	von	bis	von	bis	von	bis
Saar-Nahe- Bergland	7	9	-1	+0,5	15,5	18	550	700
Hunsrück	6	8	-2,5	+1,5	15	16,5	600	950
Moseltal	9		0		17	18	550	650
Osteifel	7	8,5	-1,5	+1,5	14	18	600	850
Mittelrhein- gebiet	8	9,5	0	+1,5	16,5	18,5	550	650
Taunus	7	8	-1	+0,5	15,5	17,5	650	750
Lahntal	9	9,5	+0,5	+1	17,5	18	630	690
Westerwald	6	8,5	-2	0	15	17,5	750	1100

ist jedoch Föhngebiet und erhält mit Ausnahme der Quarzitrücken relativ geringe Jahresniederschläge.

Von den Nutzungsarten tritt die Forstwirtschaft stark hervor, in der Landwirtschaft überwiegen Ackerflächen gegenüber dem Grünland. In jüngerer Zeit wurden Teile des Hunsrücks im Zuge landwirtschaftlicher Intensivierung besonders stark ausgeräumt, Kleinstrukturen wie lockere Gebüsche und extensiv genutzte Gras- und Krautbereiche fehlen auf weiten Strecken.

Das **Moseltal (Einheit Nr. 25)** bildet einen tiefen Reliefeinschnitt zwischen Eifel und Hunsrück. Seine Sonderstellung, das ausgesprochene Weinbauklima, verbindet ihn mit dem Mittelrheintal.

Bei der **Osteifel (Einheit Nr. 27)** handelt es sich wie beim Hunsrück um einen der Gebirgsblöcke des Rheinischen Schiefergebirges. Hier sind jedoch die Hochflächen durch fluviatile Zerschneidung in viel größerem Maße in Riedel

aufgelöst. Weiterhin spielt in der Osteifel der Vulkanismus durch aufragende Kuppen und Kegel eine landschaftsprägende Rolle. Das Klima bildet einen Übergang zwischen den trockenen und warmen Tälern von Rhein, Mosel und Ahr und der kühl-feuchten Westlichen Hocheifel.

Während heute neben Wäldern Äcker und Grünland das Nutzungsbild prägen, spielten in früheren Jahrhunderten extensive Systeme wie Schiffer- und Rottwirtschaft und wilder Weidegang eine große Rolle. Reste der damaligen Besenginster- und Calluna-Heiden finden sich in der Osteifel noch heute, und zwar in größerer Verbreitung als beispielsweise im Hunsrück.

Das **Mittelrheingebiet (Einheit Nr. 29)** bildet mit seinem Durchbruchstal durch das Rheinische Schiefergebirge die Grenze zwischen Hunsrück und Taunus sowie Eifel und Westerwald. Das eigentliche, mehr oder weniger enge Durchbruchstal wird unterbrochen durch eine weite Beckenlandschaft im Raum Neuwied.

Das im gegebenen Zusammenhang bedeutendste Charakteristikum des Mittelrheingebiets ist seine besondere klimatische Begünstigung. Diese ermöglichte vielerorts Wein- und Obstbau. Großflächige Nutzungsaufgabe in jüngerer Zeit und der Versuch, dem durch Flurbereinigungsmaßnahmen entgegen zu wirken, führten zu Problemen für die langfristige Erhaltung der typischen mittelrheinischen Pflanzen- und Tierwelt.

Das Mittelrheinische Becken wird zu großen Teilen intensiv ackerbaulich genutzt, besitzt aber noch wertvolle Lebensräume (Kerbtäler, Vulkankuppen, ehemalige Gesteinsabbaugebiete).

Der **Taunus (Einheit Nr. 30;** hier: der Westliche Hintertaunus) entspricht im Gesteinsaufbau und der Oberflächengestaltung weitgehend dem Hunsrück. Ähnlich wie dort ist das Klima relativ rau, aber nur mäßig feucht, und es sind weite Teile von Wald bedeckt. Eine Ausnahme bildet die Nastätter Mulde mit intensiver landwirtschaftlicher Nutzung.

Als tiefer und teilweise geschützter Talraum ist das **Lahntal (Einheit Nr. 31)** im Untersuchungsgebiet fast ebenso klimabegünstigt wie das Mittelrheintal. Das Untere Lahntal ist als ausgesprochenes Engtal ausgebildet, besonders im oberen Abschnitt. Hier überwiegt Wald, vom ehemals verbreiteten Wein- und Obstbau existieren nur noch Restflächen. Demgegenüber wird das randlich angeschnittene Limburger Becken intensiv landwirtschaftlich genutzt.

Der **Westerwald (Einheit Nr. 32)** unterscheidet sich von den anderen Gebirgs- teilen durch einen verhältnismäßig großen Anteil tertiärer Ablagerungen (Basalt, Ton u.a.) sowie durch besonders feuchtes Klima. Aus den Basalten hat sich fruchtbarer Lehm entwickelt, der aber wenig wasserdurchlässig ist und in dem vorherrschend feuchten Klima zu Staunässe neigt. Insgesamt ist knapp die Hälfte des Naturraums von Wald bedeckt. Die für den Naturschutz wertvollen Feucht- und Magerwiesen sind vor allem im Zuge von Flurbereinigungs- gen, landwirtschaftlicher Intensivierung und Aufforstungen bereits zu großen Teilen beseitigt worden.

Das **Süderbergland (Einheit Nr. 33)** ähnelt im Untersuchungsgebiet klimatisch dem Westerwald, nur das Mittelsiegtal ist deutlich begünstigt. Charak-

teristisch sind die verbreiteten Eichen-Niederwälder ("Hauberge"), die zur Verhüttung der Erzvorkommen angelegt wurden.

Die **Niederrheinische Bucht (Einheit Nr. 55)** im Norden des Untersuchungsgebiets wird nur randlich angeschnitten. Sie stellt die Verbindung zum Tieflandstreifen Mitteleuropas her.

Zusammenfassend kann das Untersuchungsgebiet als geeignet für die Fragestellung der Arbeit bezeichnet werden.

Es umfaßt unterschiedlich ausgestattete, für Mitteleuropa repräsentative Teilräume bei einer Gesamtfläche, die noch eine intensive Bearbeitung der einzelnen Teilräume ermöglicht.

2.1.3 Aufteilung des Gebiets in Untersuchungseinheiten

Für die Untersuchung naturräumlicher Unterschiede in der Ökologie der Heuschreckenarten wurde eine Aufteilung des Untersuchungsgebiets gewählt, die sich weitgehend an der durch die naturräumliche Gliederung vorgegebenen Grenzziehung und Hierarchie der Teilräume orientiert. Gleichzeitig waren aber spezielle, durch das Untersuchungsobjekt vorgegebene Aspekte und Fragestellungen zu berücksichtigen, darunter die große Bedeutung der regionalen Klimaunterschiede für Heuschrecken, sowie der Umfang der Daten, der in den einzelnen Teilräumen aus statistischen Gründen nicht zu gering sein durfte.

Zunächst bieten sich von der Größe her die naturräumlichen Einheiten dritter Ordnung an (bei der Numerierung gekennzeichnet durch zwei Ziffern), von denen im Untersuchungsgebiet 10 verschiedene in nennenswertem Maße vertreten sind. Von diesen weisen jedoch einige im Untersuchungsgebiet nur eine relativ kleine Fläche auf, zudem erschien die Zahl von 10 Teilräumen für den angestrebten Zweck zu groß. Folgende mit geringem Flächenanteil vertretene Einheiten wurden aus diesen Gründen mit größeren, jeweils relativ ähnlichen oder zumindest benachbarten Räumen zusammengefaßt:

- Süderbergland (33) mit Westerwald (32),
- Lahntal (31) mit Taunus (30),
- Nördliches Oberrhein-Tiefland (22) mit Saar-Nahe-Berg- und Hügelland (19).

(Im Falle des Süderberglands wird in neuerer Zeit ohnehin eine teilweise Angliederung an den Westerwald diskutiert - FISCHER 1989 -.)

In einem Fall wurden zwei recht unterschiedlich ausgestattete und großflächige naturräumliche Einheiten dritter Ordnung zusammengefaßt. Es handelt sich um Hunsrück (24) und Saar-Nahe-Berg- und Hügelland (19). Der Grund liegt darin, daß die Ergebnisse zur Verbreitung der Heuschreckenarten im Untersuchungsgebiet (FROELICH 1990) auf Besonderheiten dieses Gesamt-raumes gegenüber dem restlichen Untersuchungsgebiet hindeuteten.

Weiterhin erschien es in zwei Fällen angebracht, niedrigere Einheiten aus der jeweils übergeordneten Einheit herauszulösen und einer anderen Einheit hinzuzufügen. So steht das Recher Ahrengtal (272.21) unter dem hier vorliegenden speziellen Aspekt der Ökologie der Heuschrecken als stark klimabegünstigter Raum sicherlich dem Mittelrheingebiet (29) näher als der Osteifel (27), als deren Teil es in der naturräumlichen Gliederung gilt.

Schließlich waren, wiederum aus der Untersuchung zur Verbreitung der Heuschreckenarten im Untersuchungsgebiet (FROELICH 1990), Besonderheiten des gesamten Moseltals gegenüber dem Mittelrheintal bekannt. Die naturräumliche Zuordnung des Unteren Moseltals war in der Vergangenheit uneinheitlich. Ich habe es aus dem genannten Grund nicht (wie z.B. FISCHER & GRAAFEN 1974) dem Mittelrheingebiet zugerechnet, sondern entsprechend MEYNEN & SCHMITHÜSEN (1953-62) und FISCHER (1989) mit dem restlichen Moseltal (25) als eigenen Teilraum zusammengefaßt.

Auf diese Weise entstanden folgende sechs Teilräume (Abb. 2):

- a) **Westerwald (32) und Süderbergland (33),**
- b) **Osteifel (27),**
- c) **Mittelrheingebiet (29) und Recher Ahrengtal (272.21)**
- d) **Lahntal (31) und Taunus (30)**
- e) **Moseltal (25) und Unteres Moseltal (291.3)**
- f) **Hunsrück (24), Saar-Nahe-Bergland (19) und Unteres Nahehügelland (228)**

Im Text und in den Abbildungen werden z.T. Kurzbezeichnungen benutzt, die hier in obiger Reihenfolge aufgelistet seien:

- a) **Westerwald,**
- b) **Eifel,**
- c) **Rhein-Ahr,**
- d) **Lahn-Taunus,**
- e) **Mosel,**
- f) **Hunsrück-Nahe.**

Es sei noch darauf hingewiesen, daß die vorgenommene Unterteilung der zu erwartenden großen Bedeutung regionalklimatischer Unterschiede vor allem durch die Abgrenzung der beiden Teilräume "Westerwald" und "Rhein-Ahr" Rechnung trägt: Mit diesen stehen sich zwei Gebiete gegenüber, von denen das erste ganz überwiegend feucht-kühles, das zweite trocken-warmes Regionalklima aufweist. Die Datenlage ist in beiden Teilräumen als gut zu bezeichnen.

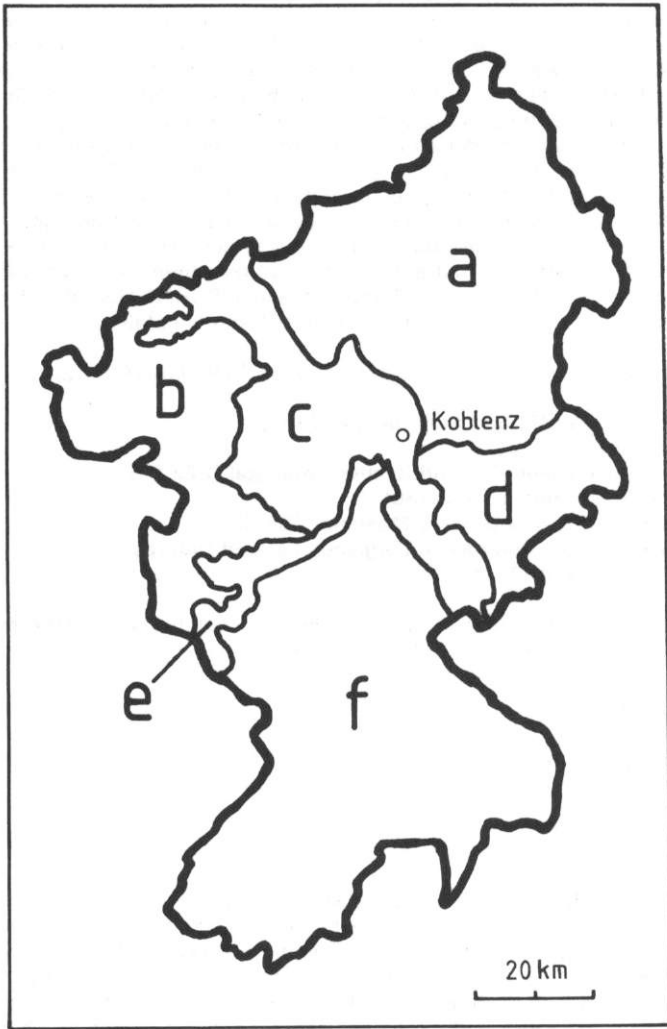


Abb. 2: Die Aufteilung des Gebiets in Untersuchungseinheiten.

Legende (Kurzbezeichnungen der Teilräume):

a = Westerwald
 b = Eifel
 c = Rhein-Ahr

d = Lahn-Taunus
 e = Mosel
 f = Hunsrück-Nahe

2.1.4 Untersuchungszeitraum mit Witterungsverlauf

Die Untersuchungen wurden im wesentlichen in den Jahren 1987, 1988 und 1989 durchgeführt (1990 wurde nur die vergleichsweise geringe Anzahl von 14 Untersuchungsflächen bearbeitet). Zur Notwendigkeit einer mindestens dreijährigen Untersuchungsdauer und weiteren Angaben vergleiche FROELICH (1990).

Die Witterung der drei Jahre kann insgesamt als günstig für die Entwicklung der Heuschreckenpopulationen und auch für die Nachweismöglichkeiten bei den Geländeerhebungen angesehen werden. Dies gilt für das Jahr 1987 allerdings erst ab dem Hoch- und Spätsommer, während die Vegetationsperioden 1988 und, in besonderem Maße, 1989 fast durchgehend relativ trocken und warm waren; weitere Einzelheiten bei FROELICH (1990).

Von Bedeutung für die Untersuchung regionaler Differenzierungen der Habitatbindung ist die Verteilung der in den einzelnen Jahren durchgeführten Geländeerhebungen auf die oben beschriebenen Teilräume (Untersuchungseinheiten) des Gesamtgebiets. Es ist davon auszugehen, daß die Ergebnisse zur Habitatbindung vom Untersuchungsjahr beeinflußt werden. Gründe hierfür sind vor allem Populationsschwankungen der Heuschreckenarten von Jahr zu Jahr, die Abhängigkeit der Nachweisbarkeit von der Witterung und der Einfluß derselben auf das ökologische Verhalten der Arten. Diese Faktoren werden vor allem dann als Fehlerquellen im Vergleich der Teilräume untereinander relevant, wenn ein Teilraum vorwiegend in einem Jahr mit aus dem Rahmen fallenden Witterungsbedingungen untersucht wird. Die Feststellung abweichender Habitatpräferenzen in diesem Teilraum kann dann die Folge der besonderen Witterungsverhältnisse des Untersuchungsjahrs sein - anstatt vermeintlicher regionaler Unterschiede im ökologischen Verhalten. Daher sei hier die ungefähre Verteilung der Geländeerhebungen der einzelnen Jahre auf die fünf Teilräume angegeben (Tab. 2).

Tab. 2: Teilräume und Jahre der Geländeerhebungen

Teilraum	Jahre der Erhebungen
a) Westerwald	<u>1987</u> , (1988), <u>1989</u>
b) Eifel	1988, <u>1989</u>
c) Rhein-Ahr	<u>1987</u> , 1988, 1989, (1990)
d) Lahn-Taunus	<u>1987</u> , 1988, 1989
e) Mosel	1987, 1988, 1989
f) Hunsrück-Nahe	(1987), <u>1988</u> , (1989)
Unterstrichene Jahreszahl = Schwerpunkt der Erhebungen, eingeklammert: Jahre mit wenigen Erhebungen	

Die genannten Fehlerquellen sind insofern eingeschränkt, als keines der drei Jahre von den Witterungsbedingungen her stark aus dem Rahmen fiel. Die meisten Teilräume wurden zudem in allen drei Jahren bzw. (Westerwald) im ersten und im dritten Jahr untersucht, d.h. unter recht ausgewogenen Bedingungen. Die Möglichkeit der Beeinflussung der Ergebnisse ist, wenn überhaupt, am ehesten in den Teilräumen Eifel und Hunsrück-Nahe einzukalkulieren. In der Eifel liegt der Schwerpunkt der Untersuchungen im wärmsten und trockensten (dritten) Jahr, allerdings fanden dort auch schon im Vorjahr eine größere Anzahl Untersuchungen statt. In größeren Teilen des Raumes Hunsrück-Nahe wurde nur im zweiten Jahr untersucht, was aber deshalb nicht so problematisch sein dürfte, weil die Witterungsbedingungen in diesem Jahr dem Durchschnitt des Gesamtzeitraums angenähert waren.

2.2 Methodik

2.2.1 Datenerfassung

Bei der Datenerfassung waren entsprechend der Zielsetzung der Arbeit vor allem folgende Vorgaben zu berücksichtigen:

1. Die Auswahl der Untersuchungsflächen mußte im Gesamttraum und in den einzelnen Teilräumen so erfolgen, daß eine aussagekräftige statistische Auswertung ermöglicht wurde.
2. Die Untersuchungsflächen mußten im Gelände hinsichtlich der abiotischen und biotischen Faktoren sowie des Heuschreckenbestands möglichst genau und nach einheitlichen Vorgaben auf reproduzierbare Weise beschrieben werden.

2.2.1.1 Auswahl der Untersuchungsflächen

Die Erhebungen erfolgten auf der Basis abgegrenzter Landschaftsausschnitte als Untersuchungsflächen. Diese werden im folgenden auch als "Biotope" bezeichnet.

Entsprechend der eingangs genannten Forderung, eine aussagekräftige statistische Auswertung zu ermöglichen, mußte die Auswahl der Untersuchungsflächen so erfolgen, daß ausreichend große, möglichst repräsentative **Stichproben** vorlagen.

Es wurden insgesamt Daten von 2907 Untersuchungsflächen ermittelt. Davon wurden 806 Untersuchungsflächen ausführlich bearbeitet, zu den weiteren 2101 Flächen liegen gezielte Teilerhebungen vor.

Die Verteilung der Untersuchungsflächen auf die Teilräume des Untersuchungsgebiets zeigt Tab. 3.

Tab. 3: Zahlen der Untersuchungsflächen in den Teilräumen des Untersuchungsgebiets

Teilräume	Untersuchungsflächen		
	ausführlich untersucht	teil- untersucht	insgesamt
a) Westerwald	102	377	479
b) Lahn-Taunus	119	337	456
c) Rhein-Ahr	322	501	823
d) Eifel	38	145	183
e) Mosel	30	50	80
f) Hunsrück-Nahe	195	691	886
Gesamtraum	806	2101	2907

Von großer Bedeutung ist die Auswahl der Untersuchungsflächen hinsichtlich der Repräsentation verschiedener Merkmale der Biotope, d.h. die Zusammensetzung der Stichprobe. Dabei soll die Stichprobe möglichst repräsentativ für die Grundgesamtheit sein (vgl. Kap. 2.2.2.2.2). Optimal wäre also eine Auswahl von Untersuchungsflächen (Biotopen), die alle Merkmalsausprägungen etwa gleich stark repräsentiert, wie es in der Gesamtheit der Biotope im Untersuchungsgebiet der Fall ist (wenn z.B. der Flächenanteil von Halbtrockenrasen an allen Grünlandgebieten im Untersuchungsgebiet 10 % betrüge, dann sollte dieser Anteil innerhalb der zu untersuchenden Grünland-Biotope ebenfalls gegeben sein). Diese Forderung ist in der Praxis so nicht umsetzbar. Es ist weder bekannt, in welchen Anteilen die einzelnen Biotop-Merkmale im Untersuchungsgebiet insgesamt repräsentiert sind, noch kam hier eine Auswahl der Stichproben nach dem Zufalls- oder dem systematischen Verfahren in der reinen Form (vgl. MÜHLENBERG 1989) in Frage. Es wurde aber im Zuge der Verbreitungskartierung in jeder von einem Blatt bzw. einem Quadranten der Topographischen Karte 1:25 000 abgedeckten Fläche eine Anzahl von Untersuchungsflächen unter dem Gesichtspunkt ausgewählt, alle von Heuschrecken besiedelten Biotoptypen dieses Raumes zu erfassen, um die vorkommenden Arten möglichst vollständig nachzuweisen. Insofern war doch eine weitgehend zufallsgemäße Auswahl der Stichprobenelemente und eine Repräsentativität in Bezug auf den Naturraum gewährleistet.

Vor allem aber werden Abweichungen in der Zusammensetzung der Stichprobe von der Grundgesamtheit beim hier gewählten, weiter unten dargestellten Auswertungsverfahren ausgeglichen, indem für die einzelnen Merkmalsausprägungen der Biotope relative Häufigkeiten der Heuschreckenarten berechnet werden (siehe Kap. 2.2.2.2.1).

Da in dieser Arbeit auch die **naturräumliche Differenzierung** der Habitatpräferenzen untersucht werden sollte, interessiert hier weiterhin der Vergleich der

Teil-Stichproben in den verschiedenen Teilräumen des Untersuchungsgebiets hinsichtlich ihrer Zusammensetzung. Optimal wäre es wiederum, wenn die Geamtheit der Untersuchungsflächen in jedem Teilraum etwa gleich zusammengesetzt wäre, wenn also z.B. der Anteil untersuchter Feuchtbiootope an allen Untersuchungsflächen eines Teilraums gleich groß wie in den anderen Teilräumen wäre. Die Verwirklichung dieser Forderung ist aber noch schwieriger als die zuvor genannte, bzw. in der Praxis ausgeschlossen. Dies liegt zum einen an der definitionsgemäß unterschiedlichen landschaftlichen Ausstattung der Naturräume, die eine Auswahl vergleichbarer Biotope oft unmöglich macht. Zum anderen ist es selbst in relativ einheitlichen Landschaften praktisch ausgeschlossen, eine Gruppe von Biotopen zu finden, die einer anderen Gruppe in der Kombination verschiedenster Merkmale weitgehend gleicht. Die Berechnungen, die einen statistisch abgesicherten Vergleich von Teilraum zu Teilraum dennoch ermöglichen, werden im Kap. 2.2.2.2.2 erläutert.

Die Repräsentation der erfaßten Merkmalsausprägungen in der Gesamtheit der Untersuchungsflächen (und in den Teilräumen) ist z.B. den Abb. 12, 4, 5, 20, 54, 22, 7, 23 und 24 im Anhang zu entnehmen, Erläuterungen dazu in Kap. 2.2.2.3.

Bezüglich der Zufallsmäßigkeit der Auswahl der Stichprobenelemente ist bei der Auswertung zu berücksichtigen, daß in der Regel nur Flächen erfaßt wurden, in denen mindestens eine Heuschreckenart vorkam. Demzufolge wurde bei Biototypen, die nur selten von Heuschrecken besiedelt sind (und von denen daher nur wenige hier überhaupt behandelt werden), eine gezielte, also nicht zufallsgemäße Auswahl getroffen. Dies gilt z.B. für hochwüchsige Waldbestände, vgl. dazu die Erörterung der Ergebnisse zu *Barbitistes serricauda* (Kap. 3.2.2).

Bei der **Abgrenzung der einzelnen Untersuchungsflächen** wurde eine möglichst große Homogenität hinsichtlich der einzelnen Merkmale innerhalb der Fläche angestrebt. Diese Forderung ist in der Praxis nur eingeschränkt zu realisieren, da schon einzelne Merkmale sich oft auf kurze Entfernung ändern, die Flächen also sehr klein ausfallen würden. Dies gilt umso mehr, als hier sehr viele verschiedene Merkmale zu berücksichtigen waren. Zu kleine Untersuchungsflächen sind aber ungünstig, weil sich in diesen im gegebenen Untersuchungszeitraum nur wenige Heuschrecken-Individuen aufhalten, so daß die Artenliste unvollständig und stark vom Zufall bestimmt wird. Damit verschlechtert sich auch das Verhältnis von (Erfassungs-) Aufwand und Erfolg (in Form von Daten über den Lebensraum nachgewiesener Arten). Schließlich ist davon auszugehen, daß Heuschrecken Inhomogenität im Lebensraum aus verschiedenen Gründen benötigen, beispielsweise um bei wechselnden Witterungsbedingungen jeweils Stellen mit geeignetem Mikroklima aufsuchen zu können.

Daher wurden für die Untersuchungen Flächengrößen angestrebt, bei denen davon auszugehen war, daß sie für die meisten Arten den Gesamtlebensraum oder einen großen Teil davon umfaßten. Die meisten Untersuchungsflächen haben eine Größe zwischen 0,5 und 4 ha und umfassen ein bis drei Biototypen-Gruppen (s.u.), also z.B. Grasland und Gebüsch. Bei teil-untersuchten

Flächen, die oft zur Beschreibung der näheren Umgebung eines einzelnen Fundpunktes dienen, lag die Flächengröße häufig bei nur etwa 500 m², es handelte sich dann meist um einen einheitlichen Biotoptyp.

2.2.1.2 Erfassung der Merkmale der Untersuchungsflächen

Gemäß der Zielsetzung der Arbeit waren die in der oben dargelegten Weise ausgewählten Flächen hinsichtlich der abiotischen und biotischen Faktoren sowie des Heuschreckenbestands zu untersuchen. Diese Beschreibung sollte möglichst genau, nach einheitlichen Vorgaben und auf reproduzierbare Weise erfolgen. Andererseits war der zeitliche Rahmen begrenzt, angesichts der Zahl zu bearbeitender Flächen mußte der Aufwand im einzelnen gering gehalten werden.

Aufwendige Messungen im Gelände zur Charakterisierung der Biotope - beispielsweise über das Mikroklima - schieden daher aus, zumal die zu messenden Faktoren im Laufe der Zeit oftmals starken Schwankungen unterworfen sind und erst kontinuierliche Erhebungen über einen längeren Zeitraum zu aussagekräftigen Daten führen. Demgegenüber bieten zahlreiche im Gelände unmittelbar erkennbare Merkmale sowie die Verwendung der Zeigerwerte von Pflanzen die Möglichkeit, sehr rasch Aussagen von mittel- bis langfristiger Gültigkeit über einen Biotop zu treffen.

Um diese Aussagen von Biotop zu Biotop und mit anderen Untersuchungen vergleichbar zu machen, ist es notwendig, einheitliche, definierte Begriffe und Klassifizierungen zu verwenden. Weiterhin ist es sinnvoll, die entsprechenden Vorgaben auf einem Formular festzulegen, das in einheitlicher Weise für jede Untersuchungsfläche auszufüllen ist. Das von mir entwickelte Erfassungsblatt zeigt Abb. 3.

Das Erfassungsblatt ist speziell auf Heuschrecken-Untersuchungen zugeschnitten. Im Interesse einheitlichen Vorgehens wurde jedoch auf möglichst weitgehende Übereinstimmung mit entsprechenden Formblättern geachtet, die im Landesamt für Umweltschutz und Gewerbeaufsicht Rheinland-Pfalz unter anderem für die Biotopkartierung verwendet werden und an deren Diskussion Verf. beteiligt war.

Zur Definition der einzelnen Merkmale und Typen kann daher weitgehend auf die Erläuterungen zur Biotopkartierung (AUTORENKOLLEKTIV 1991) verwiesen werden. Im folgenden werden in der auf dem Erfassungsblatt vorgegebenen Reihenfolge notwendige zusätzliche Ausführungen gemacht sowie Hinweise zur Bedeutung der Faktoren gegeben. Die verwendeten Abkürzungen sind im Anhang erklärt.

Ortsangaben

Neben den schriftlichen Ortsangaben dienen zur Dokumentation der exakten Lage aller "wertvollen" Biotope flächenscharfe Einträge in die Topografische Karte 1:25 000.

GNOR-Heuschreckenkartierung

Fundort-Beschr. Wertvoller Biotop

MTB:

--	--

 Quadr.:

--	--	--	--

 Höhe:

--	--

 Bearbeiter:

--	--

 Gem.:

--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Raster:

	Nr.
--	-----

 Größe:

	m	X	m
--	---	---	---

 Kontr. (Dat.):

--	--

 Schl.:

--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Objektbezeichnung: _____

⊗ Oberflächengestalt		Neigung	Exposition		Bodenart		Bo'feuchte	Nährstoffgeh.						
11 Kuppe/Hügel 12 Rücken/Damm 13 Hang 19 Sonstige	14 Ebene 15 Tal/Einschnitt 16 Mulde/Senke	20 35 - 90° 21 15 - 35° 22 7 - 15° 23 2 - 7° 24 0 - 2°	31 N 35 NO 32 O 36 SO	33 S 37 SW 34 W 38 NW	41 Ton 42 Lehm 43 Sand 44 Kies	46 Steine 48 Blöcke 47 Fels 46 Torf	51 naß 52 feucht 53 frisch 56 halbtro. 54 trocken 55 we'feucht	61 extr. mager 62 mager 63 mittel 64 reich 65 überdüngt						
⊕ Vegetationsstruktur	Schätzung von:	Moos- u. Flechten-		Gras- u. Kraut-	Strauch-		Baum-Schicht							
	Deckungsgrad	11	%	12	%	13	%	14 %						
	Raumwiderstand	21	%	22	%	23	%	24 %						
	Höhe	31	cm	32	cm	33	cm	34 cm						
U Uferzone	11 Bachufer 22 Grabenufer	12 Flußufer 31 Röhricht	13 Seeufer 32 Großseggenr.	14 Weiher-/Teich-/Tümpelufer 33 Hochstauden	21 Altwasserufer 06 Randbereich									
S Sumpf/Moor	11 Röhricht	12 Großseggenr.	14 Niedermoor	15 Zwischenmoor	06 Randbereich									
F Fels/Gesteinshalde	11 Einzelfels 23 Lößwand	13 Felsgruppe 24 Hohlwand	14 Felswand 30 Gesteinshalde	15 Fels <1 Ar 41 Abbau	21 Kies-/Sandw. 05 natürl.	22 Lehm-/Tonwand 06 Randbereich								
O Grasland/Heide	11 Wiese mit St. 17 Trockenrasen 22 Streuwiese	12 Feuchtwiese 18 Zwergstr./heide 23 Streuobst	13 Naßwiese 19 Düne 31 Nutzg. intens.	14 Sandrasen 25 Brache a.o.B. 34 Nutzg. mitt.	15 Borstgrasrasen 26 Wald-Schlag 32 Nutzg. ext.	16 Halbtrockenrasen 21 beweidet 33 aufgegeben	06 Randb.							
R Feldr./Gebüsch	11 Feldrain	12 Strauchhecke	13 Baumhecke	14 Strauchb. <3 Ar	15 Str'b. >3 Ar	16 Feldgehölz	06 Randb.							
W Wälder	11 Laubforst 27 Wald mit St. 41 geschl. Waldg.	12 Nadelforst 31 Niederwald 42 Waldst. in W.	13 Mischforst 32 Mittelwald 43 Altbau. I. B.	22 Bruchwald 33 Hochwald 44 Waldmantel	23 Auenwald 34 ungl. Hochw. 45 Unterwuchs	25 Trockenwald 35 Vorwald 06 Randbereich								
I Intensivere Nutzungsförmungen	11 Getreidebau 22 Zierbäume 41 Nutzung int.	12 Hackfruchtbau 23 Ziersträucher 42 Nutzung mitt.	13 Gernüßebau 24 +Zierbäume- 43 Nutzung ext.	14 Weinbau 31 Landwirtschaft 44 aufgegeben	15 int. Obetbau 32 Gartenbau	21 Zier-/Nutzrasen 33 Grünanl. u.ä. 06 Randbereich								
B Bauwerke	21 Weg 33 versiegelt (hell)	22 Straße 34 versieg. (dunk.)	23 Bahnlinie 12 Trockenmauer	24 Platz 14 sonst. Mauer	31 unbefestigt	32 durchläss. befestigt 06 Randbereich								
A Flächenanteil	Kennbuchstabe	Anteil in % der Gesamtfläche												
Vegetationseinheit:	Charakterarten:	Bestandsbildende Pflanzen:				Begleitfauna:								
Heuschrecken														
Schl.-Nr.	Art	Höhe u.B. (cm)					Schl.-Nr.	Art	Höhe u.B. (cm)					
		Höhe	Schl.	Status	Anzahl	Verhalten			Höhe	Schl.	Status	Anzahl	Verhalten	

Abb. 3: Das Erfassungsblatt zur Beschreibung der Untersuchungsflächen

Abiotische Faktoren

Zur Charakterisierung abiotischer Faktoren sind im Erfassungsblatt Angaben zur Geländemorphologie und zu den Bodeneigenschaften vorgesehen.

Die Geländemorphologie steht in komplexer Beziehung zum Mikroklima. Wie z.B. bei GEIGER (1961) ausführlich erläutert, wirken sich Hangneigung, -exposition und Geländeform auf verschiedene Weise auf das Klima der bodennahen Luftschicht aus. Wegen der komplexen Zusammenhänge können hier nur die wichtigsten einflußnehmenden Faktoren genannt werden:

Durch Hangneigung und -exposition wird vor allem die Wirkung der Sonnenstrahlung und die Niederschlagshöhe modifiziert. Von Einfluß sind dabei unter anderem die Tages- und Jahreszeit, der durchschnittliche Tagesgang der Bewölkung, die Taubildung und die Hauptwindrichtung. Die Geländeformen der Umgebung eines Standorts (relative Lage am Hang, Muldenlage etc.) wirken sich schwerpunktmäßig nachts über die Beeinflussung von Kaltluftbewegungen aus.

Die Bedeutung des (Mikro-)klimas für Heuschrecken konnte von zahlreichen Autoren im Freiland und im Labor aufgezeigt werden. Auch der unmittelbare Einfluß der Geländemorphologie wurde verschiedentlich untersucht (z.B. OSCHMANN 1973, EHRLINGER 1991, BRUCKHAUS 1992).

Bei der vorliegenden Untersuchung wurde zur Bestimmung der Hangneigungsklasse in einem großen Teil der Fälle die Höhenschichtendarstellung der Topographischen Karte 1:25 000 mittels des Neigungsmaßstabs ausgewertet. Das Ergebnis wurde mit der geschätzten tatsächlichen Neigung im Gelände verglichen, die kleinräumig von der Kartendarstellung abweichen kann, und gegebenenfalls korrigiert.

Analog wurde bei der Hangexposition verfahren.

Die Bodeneigenschaften liefern ebenfalls direkte und indirekte Aussagen über Temperatur und Feuchtigkeit. Darüber hinaus beeinflussen sie über den Pflanzenwuchs auch die Raumstruktur der Vegetation (vgl. unten).

Zur angenäherten Bestimmung der Bodenart wurden die feinkörnigen Stufen Ton und Lehm mit der Fingerprobe ermittelt. Zur Abgrenzung der gröbereren Bodenarten wurden die in Tab. 4 aufgeführten Maße zugrundegelegt. Angaben zum Gestein kamen wegen der offenbar geringeren Bedeutung nicht zur Auswertung.

Tab. 4: Maße gröberer Bodenarten

Sand	< 2 mm
Kies	2 - 63 mm
Steine/Blöcke	63 - 2000 mm
Fels	> 2000 mm

Zur Bestimmung der Bodenfeuchte und des "Nährstoffgehalts" wurden die Zeigerwerte am Fundort wachsender Gefäßpflanzen herangezogen (ELLENBERG et al. 1991), ergänzt durch unmittelbar beobachtbare Merkmale des Bodens. Im Falle des "Nährstoffgehalts" handelte es sich um die

"Stickstoffzahl" nach ELLENBERG et al. (l.c.), die zwar auch als Ausdruck für die allgemeinen Ernährungsbedingungen der Pflanzen gewertet werden kann, primär jedoch das Vorkommen im Gefälle der Mineralstickstoffversorgung charakterisiert. Zur Präzisierung sollte also besser der Begriff "Stickstoffversorgung" statt "Nährstoffgehalt" verwendet werden.

Zweifellos ist es nicht ganz unproblematisch, Habitatpräferenzen einer Organismengruppe (der Heuschrecken) über das Vorkommen anderer Organismen (Pflanzen) zu ermitteln, deren Habitatpräferenzen bzw. Zeigerwerte man als bekannt und in einem größeren Raum einheitlich voraussetzt. Zum einen bezeichnet ELLENBERG (l.c.) die Feuchtezahl zwar als vergleichsweise am besten gesichert, will die Stickstoffzahlen aber nur als Versuch gewertet wissen. Zum anderen ist natürlich prinzipiell davon auszugehen, daß das Vorkommen von Pflanzenarten von einem ebenso komplexen Faktorengefüge gesteuert wird, wie das der zu untersuchenden Tiergruppe. So dürfte der Einfluß der Bodenfeuchte auf das Vorkommen einer bestimmten Pflanzenart in gewissem Maße überlagert werden von anderen Standortfaktoren, sowie regional und lokal variieren durch den wechselnden Einfluß von Konkurrenten, durch genetische und ökophysiologische Inhomogenität der Art und durch Phänomene im Sinne der regionalen Stenotopie nach KÜHNELT (1943).

Die Alternative, die direkte Messung der Standortfaktoren, schied jedoch im vorliegenden Fall aus mindestens zwei Gründen aus: Sie wäre zum einen wegen der großen Zahl mit hohem Aufwand zu untersuchender Standorte nicht praktikabel gewesen, zum anderen kann eine solche Messung im Gegensatz zur Auswertung der Zeigerwerte nur den augenblicklichen Zustand wiedergeben, der zumindest im Falle der Bodenfeuchte wenig aussagekräftig ist (vgl. z.B. KALTENBACH 1963).

Immerhin können die Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. durch ihre langjährige und sehr zahlreiche Verwendung für verschiedenste Zwecke als ausgesprochen gut erprobt gelten. Dennoch ist bei den hier vorgelegten Ergebnissen zumindest zu berücksichtigen, daß bei den Heuschreckenarten Erscheinungen im Sinne der regionalen Stenotopie in Bezug auf die Faktoren Bodenfeuchte und Stickstoffversorgung möglicherweise z.T. nicht oder nur abgeschwächt in Erscheinung treten. Dies wäre jedenfalls dann zu erwarten, wenn bei den Pflanzenarten gleichsinnige regionale Unterschiede im ökologischen Verhalten zum jeweiligen Faktor vorlägen. Wichtig erscheint daher, daß weitere, unabhängig von Zeigerwerten ermittelte Habitatqualitäten, wie Geländemorphologie und Raumstruktur der Vegetation, in die Auswertungen und Analysen einbezogen wurden.

Biotische Faktoren

In der Untersuchungsfläche wirksame biotische Faktoren werden im Erfassungsblatt gekennzeichnet durch Angaben zur Raumstruktur der Vegetation, zu den Biotoptypen, zur Vegetationseinheit, zu charakteristischen und bestandsbildenden Pflanzenarten und zur Begleitfauna.

- Vegetationsstruktur

Die Bedeutung der Raumstruktur der Vegetation (hier kurz: Vegetationsstruktur) für Heuschrecken wurde in zahlreichen Arbeiten herausgestellt.

Im Erfassungsblatt ist hierfür die Eintragung aller wesentlichen Merkmale vorgegeben, indem vier Strata unterschieden werden, für die jeweils klassenweise geschätzte Angaben zum Deckungsgrad, zum Raumwiderstand und zur Wuchshöhe vorgesehen sind.

Die klassenweise Schätzung der Werte ist in guter Näherung möglich und war im vorliegenden Fall gegenüber Meßverfahren zu bevorzugen, da diese notwendigerweise aufwendig sind und Stichproben ausreichenden Umfangs nicht zugelassen hätten (vgl. OPPERMAN 1989, BRINKMANN 1991, KLEINERT 1992, JEDICKE 1994). Die gewählten Klassen sind den Grafiken im Anhang zu entnehmen (siehe z.B. Abb. 11), so wurde etwa beim Deckungsgrad der Gras- und Krautschicht entschieden, welche der Klassen "0 %", ">0 - <20 %", "20 - <40 %" etc. zutrafen, beim Raumwiderstand wurde zwischen "sehr gering", "gering", "mittel" und "hoch" unterschieden und die Wuchshöhe dieser Schicht wurde in die Klassen "0 - <10", "10 - <20", "20 - <40 cm" etc. unterteilt.

Der Deckungsgrad wird hier definiert als der prozentuale Anteil der auf die Bodenoberfläche projizierten oberirdischen Pflanzenorgane an der Gesamtfläche. Unter Raumwiderstand verstehe ich in Anlehnung an HEYDEMANN (1956) den Umweltwiderstand, der der Bewegungsaktivität der Heuschrecken hemmend entgegenwirkt und von der räumlichen Struktur der Vegetation verursacht wird. Die Höhe einer Schicht wird als durchschnittliche Wuchshöhe der Einzelpflanzen verstanden.

Allgemein ist zu beachten, daß jeweils nur der augenblickliche Zustand zum Zeitpunkt der Begehung erfaßt werden konnte, und daß die Werte im Laufe des Jahres starken Veränderungen unterworfen sein können. Es ist jedoch bekannt, daß Heuschrecken nach Veränderung der Raumstruktur, etwa nach der Wiesenmahd, z.T. andere Flächen aufsuchen, die in der Raumstruktur dem früheren Zustand des bisherigen Lebensraums ähneln (z.B. THOMAS 1980). Insofern ist also von einer gewissen Konstanz der Werte auszugehen. Im übrigen kann angenommen werden, daß bei Strichproben genügenden Umfangs Durchschnittswerte zu ermitteln sind, die charakteristische Unterschiede von Art zu Art und ggf. von Naturraum zu Naturraum aufzeigen können.

Die Angaben zum Deckungsgrad der Strauch- und der Baumschicht wurden wegen offenbar geringer Aussagekraft in die Auswertungen nicht einbezogen.

- Biototypisierung

Zur weiteren Kennzeichnung der Lebensräume von Tieren werden allgemein Typisierungen verwendet, die sich primär an den Pflanzenformationen orientieren. Trotz der damit verbundenen Problematik erwiesen sich solche Biototypisierungen als methodisch notwendig (vgl. z.B. RIECKEN & BLAB 1989, RIECKEN 1991, E. SCHMIDT 1991).

Typisierungen von Tier-Lebensräumen in Mitteleuropa wurden von BLAB (1986) und RIECKEN & BLAB (l.c.) erstellt. Speziell auf Heuschrecken zugeschnittene, aber für meine Zwecke zu grobe Typisierungen legten HEUSINGER (1986) und KLEINERT (1992) vor. Im vorliegenden Fall erschien es sinnvoll, in möglichst weitgehender Übereinstimmung mit der Typisierung für die bereits

angesprochene Biotopkartierung Rheinland-Pfalz eine detaillierte Biotoptypisierung für die Erfassung von Heuschrecken-Habitaten zu erstellen. Diese entspricht auch im wesentlichen dem Biotoptypenkatalog, der für Kartierungen in Rheinland-Pfalz maßgeblich ist (WAHL 1992). Die Typisierung ist dem Erfassungsblatt (Abb. 3) zu entnehmen.

Änderungen gegenüber dem Erfassungsblatt der Biotopkartierung Rheinland-Pfalz waren vor allem aus zwei Gründen erforderlich. Zum einen ist es für die vollständige Erfassung von Heuschrecken-Habitaten notwendig, auch naturferne und kurzlebige Biotoptypen aufzunehmen, die von der Biotopkartierung nicht berücksichtigt werden. Zum anderen sind kleinflächig auftretende Merkmale stärker zu berücksichtigen.

Wichtige Änderungen werden im folgenden erläutert. Bezüglich weiterer Definitionen sei wieder auf AUTORENKOLLEKTIV (1991) verwiesen.

1. Neu aufgenommen wurden:

- Das Merkmal "Fels < 1 Ar" in der Biotoptypen-Gruppe "Fels/Gesteinshalde" (F 15) wegen der Bedeutung kleiner, oft flacher Felsbereiche für Heuschrecken .
- Der Typus "Wald-Schlag" in der Biotoptypen-Gruppe "Grasland/Heide" (O 26). Dieser findet mangels Dauerhaftigkeit in der Biotopkartierung keine Berücksichtigung, ist aber für Heuschrecken von nicht geringer Bedeutung.
- Die Biotoptypen-Gruppe "Intensivere Nutzungsformen" (I), weil auch von intensiveren Nutzungsarten geprägte Biotoptypen teilweise von Heuschrecken besiedelt werden. Die hier vorgegebene Klassifizierung der Nutzungsintensitäten (I 41-43) ist relativ zur üblichen Intensität der jeweiligen Nutzungsart zu verstehen. So kann z.B. die Nutzungsintensität eines in diesem Sinne extensiv genutzten Getreideackers höher sein als die einer in mittlerer Intensität genutzten Wiese.
- Mehrere Typen und Merkmale in der Biotoptypen-Gruppe "Bauwerke" (B) ("Weg", "Straße", "Bahnlinie", "Platz", "sonstige Mauer" "unbefestigt", "durchlässig befestigt" und "versiegelt (hell/dunkel)"). Auch diese stark vom Menschen geprägten Flächen werden teilweise von Heuschrecken genutzt oder beeinflussen Nachbarflächen.

2. Nach dem Druck des Erfassungsblatts wurde aufgrund entsprechender Erfahrungen beim Beginn der Geländearbeiten unter anderem das Merkmal "unbewachsener Boden" in der Biotoptypen-Gruppe "Grasland/Heide" (O) ergänzt und zur Typisierung verwendet. Hierunter fallen kleinere unbewachsene Bodenstellen, z.B. durch Tritt beeinflusste Bereiche in Weiden. Weitere derartige Ergänzungen werden im Kap. 4.1.2.3 aufgeführt.

3. Die Gewässer, die genauere Typisierung des Ufers und einige Merkmale in den ursprünglichen Biotoptypen-Gruppen "Gewässer und Uferzone" und "Sumpf/Moor" wurden wegen fehlender oder geringer Bedeutung für Heuschrecken gestrichen.

- Vegetation und Flora

Eine direkte Abhängigkeit von bestimmten Pflanzenarten und -gesellschaften ist bei den meisten mitteleuropäischen Heuschreckenarten wegen ihrer Polyphagie kaum anzunehmen. Es kann aber bei wohl allen Arten von indirekten Beziehungen ausgegangen werden, weil Heuschrecken an bestimmte, mit dem Auftreten von Pflanzen korrelierte mikroklimatische Faktoren und an räumliche Strukturen der Vegetation gebunden sind (SÄNGER 1977, FEDERSCHMIDT 1989, SMETTAN 1989 u.a.). Bei einigen Arten ist als weiterer Faktor die Bevorzugung bestimmter Pflanzen als Eiablageorte zu berücksichtigen.

Im Erfassungsblatt wurden die zur Charakterisierung des Lebensraums geeigneten Pflanzenarten kurz als "Charakterarten" bezeichnet. Wegen der Bedeutung des Begriffs in der Pflanzensoziologie sollte aber besser der Ausdruck "Charakteristische Pflanzenarten" verwendet werden.

Die Arten wurden später anhand ihrer Zeigerwerte zur Ermittlung der Bodenfeuchte und der Stickstoffversorgung des Standorts ausgewertet (s.o.).

Schlußbemerkungen zum Erfassungsblatt

Beim Ausfüllen des Erfassungsblatts wurden häufig innerhalb einer Kategorie mehrere der zur Auswahl stehenden Begriffe als zutreffend markiert. Dies war notwendig, da einzelne Merkmale selbst in einem ansonsten hinreichend einheitlichen Landschaftsausschnitt bekanntlich oft variieren können (z.B. ist das Merkmal "Hangneigung" an einem bestimmten Hang nicht immer einheitlich ausgebildet, sondern er ist häufig aus steileren und flacheren Abschnitten zusammengesetzt). Analog dazu findet sich in einem solchen Landschaftsausschnitt in den meisten Fällen nicht nur ein einziger Biotoptyp, oft auch nicht nur eine einzige Biotoptypen-Gruppe, sondern es sind z.B. Anteile von Fels, von Halbtrockenrasen und von Gebüsch vorhanden. Aus diesen Gründen muß die Mehrfachmarkierung generell erlaubt sein, was natürlich bei der Auswertung zu berücksichtigen ist.

So kann die Summe aller Markierungen innerhalb einer Kategorie größer als die Gesamtzahl der Untersuchungsflächen sein. Weiterhin ist bei der Ermittlung der Habitatpräferenzen einer Art die Feststellung einer bestimmten Merkmalsausprägung im Lebensraum dieser Art insofern zu relativieren, als möglicherweise gleichzeitig andere Ausprägungen vorhanden waren und es unklar ist, welche davon den Ansprüchen der Art entsprechen.

Andererseits konnte, wie bereits angesprochen, von vielen Fundorten nur ein Teil der im Erfassungsblatt vorgesehenen Angaben gemacht werden, so daß häufig zu einigen Merkmalskategorien gar keine Markierungen vorliegen. Bei Beachtung der Tatsache, daß somit für die einzelnen Kategorien unterschiedlich große Stichproben vorliegen, ist dies im statistischen Sinne unproblematisch.

Im Rahmen der Verbreitungskartierung im Regierungsbezirk Koblenz wurde dieses Erfassungsblatt auch von anderen Mitarbeitern der Gesellschaft für Naturschutz und Ornithologie Rheinland-Pfalz verwendet, jedoch nicht zur näheren Beschreibung der Biotope, sondern für die Ortsangaben, die Angaben zur Bearbeitung und zu den Artnachweisen. In der vorliegenden Arbeit kommen daher nur von mir selbst erhobene Daten über Heuschrecken-Habitate zur Auswertung, weshalb eine weitgehende Einheitlichkeit im Vorgehen gegeben ist.

2.2.1.3 Untersuchung der Heuschreckenfauna

In der vorliegenden Arbeit kommen die Ergebnisse qualitativer Untersuchungen der Heuschreckenfauna zur Auswertung. Die Methodik des Nachweises und der Bestimmung der Arten habe ich bereits dargestellt (FROEHLICH 1990). Ergänzend sei hier folgendes angemerkt:

Mit den beschriebenen Methoden werden vor allem die augenblicklichen Aufenthaltsorte der Imagines erfaßt und als Habitate dokumentiert. Die Grenzen dieser Vorgehensweise liegen also zum einen darin, daß über die Aufenthaltsorte der Larven kaum Aussagen gemacht werden können. Es ist anzunehmen, daß diese sich von den Aufenthaltsorten der Imagines teilweise unterscheiden. Hinweise darauf gibt z.B. LENSINK (1963), der Wanderungen der Larven von *Chorthippus biguttulus* und anderer Arten feststellte, die vom Eiablageort zu geschützteren Plätzen führten, während die adulten Weibchen eine Rückwanderung durchführten; vgl. auch INGRISCH (1977) und diesbezügliche Angaben zu *Leptophyes punctatissima* (Kap. 3.1.2.1).

Zum anderen kann bei der beschriebenen Vorgehensweise auch nicht sicher festgelegt werden, wie bodenständig eine nachgewiesene Art am jeweiligen Ort ist. Hier geht es also um die Frage, ob dauerhafte Reproduktionsbiotope beschrieben wurden oder mehr oder weniger zufällige, vorübergehende Aufenthaltsorte. Da im ganz überwiegenden Teil der Fälle mehrere, meist stridulierende Exemplare einer Art nachgewiesen wurden, kann die zweite Möglichkeit für die große Mehrheit der Daten als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden.

Der Artenbestand in den ausführlich bearbeiteten Untersuchungsflächen dürfte mit hohem Vollständigkeitsgrad erfaßt worden sein. Es wurde dort mit allen geeigneten Methoden so lange gesucht, bis weitere Artnachweise nur noch mit geringer Wahrscheinlichkeit zu erwarten waren. Dies bedeutete meist eine Anwesenheit von etwa 30 bis 90 min in der Fläche.

Es sei noch angemerkt, daß im Unterschied zur genannten Arbeit (FROELICH 1990) hier nur aktuelle, selbst oder zusammen mit Begleitern erbrachte Artnachweise zur Auswertung kommen.

Generell hat sich bei den Geländearbeiten die Verwendung eines Diktiergerätes bewährt, um in der relativ kurzen Imaginalzeit der meisten Arten beim Festhalten der zahlreichen Daten Zeit zu sparen.

2.2.2 Verarbeitung und Auswertung der Daten

2.2.2.1 Auswahl der Arten

Es wurden Daten über die Habitate von 43 Heuschreckenarten festgehalten, wobei für gut 30 Arten genug Funde vorliegen, um statistisch abgesicherte Aussagen zu machen. Die vollständige detaillierte Auswertung dieses Materials war im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich. Daher wurde bei den Arten eine Auswahl getroffen, und zwar entsprechend der Zielsetzung der Arbeit nach folgenden Kriterien:

- Die Zahl der Funde sollte ausreichend hoch sein, um möglichst viele abgesicherte Aussagen machen zu können.
- Es sollten systematisch und ökologisch verwandte Arten vergleichend untersucht werden.

- Es sollten Arten vertreten sein, deren Verbreitung im Untersuchungsgebiet sich auf mehrere der großen Naturräume erstreckt, um entsprechende Vergleiche zu ermöglichen.
- Es sollten stenöke und euryöke Arten vertreten sein.
- Es sollten xerotherme und hygrophile Arten behandelt werden.
- Es sollte sich überwiegend um Arten handeln, deren ökologisches Verhalten bisher nur unvollständig geklärt werden konnte.
- Es sollten sowohl aus der Unterordnung der Ensifera als auch der Caelifera mehrere Arten vertreten sein.

Auf diese Weise wurden folgende 11 Arten ausgewählt:

1. *Leptophyes punctatissima* BOSC. 1792
2. *Barbitistes serricauda* (FABR.) 1798
3. *Metrioptera bicolor* (PHIL.) 1830
4. *Metrioptera roeseli* (HGB.) 1822
5. *Chorthippus vagans* (EVERSMAN) 1848
6. *Chorthippus mollis* (CHARPENTIER) 1825
7. *Chorthippus biguttulus* (L.) 1758
8. *Chorthippus brunneus* (THUNBERG) 1815
9. *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) 1821
10. *Chorthippus montanus* (CHARPENTIER) 1825
11. *Gomphocerus rufus* (L.) 1758

(Die Daten folgender weiterer Arten wurden allerdings ebenfalls statistisch und grafisch aufbereitet und können beim Verf. in dieser Form angefordert bzw. eingesehen werden:

Chorthippus apricarius, *Chrysochraon dispar*, *Conocephalus discolor*, *Conocephalus dorsalis*, *Ephippiger ephippiger*, *Metrioptera brachyptera*, *Meconema thalassinum*, *Myrmeleotettix maculatus*, *Nemobius sylvestris*, *Oedipoda caerulescens*, *Oecanthus pellucens*, *Omocestus haemorrhoidalis*, *Omocestus ventralis*, *Omocestus viridulus*, *Phaneroptera falcata*, *Pholidoptera griseoptera*, *Platycleis albopunctata*, *Stenobothrus lineatus*, *Tettigonia cantans*, *Tettigonia viridissima*)

2.2.2.2 Datenaufbereitung und Statistik

Die Berechnungen, die zur Aufbereitung und statistischen Bearbeitung des Materials erforderlich waren, werden im folgenden dargelegt. Diese waren z.T. umfangreich und wurden mittels elektronischer Erfassung und Bearbeitung der Daten durchgeführt, wobei die Rechenschritte in einem Datenbank-Programm programmiert wurden.

2.2.2.2.1 Datenaufbereitung

Wie bereits dargelegt, war es ausgeschlossen, die Untersuchungsflächen so auszuwählen, daß die Merkmalsausprägungen in der Stichprobe in jedem Fall in gleichen Anteilen wie im gesamten Untersuchungsgebiet vertreten waren, oder daß alle vergleichbaren Qualitäten auch nur annähernd gleich stark repräsentiert sind. Dadurch sind die absoluten Fundzahlen einer Art für den unmittelbaren Vergleich bezüglich der Habitatpräferenzen ungeeignet. Erst durch Berechnung von Relativwerten wird ein solcher Vergleich ermöglicht (vgl. z.B.

DREUX 1961/62 und 1972, BROCKSIEPER 1978, VOISIN 1990). Diese Werte werden im folgenden im Sinne der statistischen Wahrscheinlichkeitsrechnung als "Relative Häufigkeiten" (R) bezeichnet und berechnet mit der Formel:

$$R = \frac{M_a}{M_g} \times 100 \quad (\text{Formel 1})$$

M_a : Anzahl der Markierungen eines bestimmten Begriffs auf den Erfassungsblättern mit Funden der betreffenden Art

M_g : Anzahl der Markierungen des gleichen Begriffs in der Gesamtheit der Erfassungsblätter

Dies soll an einem Beispiel erläutert werden (Tab. 5).

Tab. 5: Gesamtzahlen der Untersuchungsflächen und absolute Fundzahlen von *Chorthippus biguttulus*, sowie entsprechende Werte für Biotoptypen der Gruppe "Grasland/Heide".

	Gesamtzahlen erfaßter Biotope	davon mit Funden von <i>C. biguttulus</i>
Untersuchungsflächen gesamt	2907	203
Biotoptypen-Gruppe "Grasland/Heide" gesamt	1899	131
Feuchtwiese	224	2
Wiese mittl. Standorte	766	41
Halbtrockenrasen	513	52
Trockenrasen	165	17
Sonstige Grasland/ Heide-Typen	734	57
Gesamtzahl der Mar- kierungen obiger Biotoptypen	2402	169

Im Verlauf der Untersuchung wurden also insgesamt 2907 Flächen bearbeitet. In 203 dieser Flächen wurde die Art *Chorthippus biguttulus* nachgewiesen (Tab. 5, erste Zeile). In 1899 der 2907 Untersuchungsflächen wurde die Biotoptypen-Gruppe "Grasland/Heide" verzeichnet, darin wurde 131 mal die Art *C. biguttulus* gefunden (zweite Zeile). Diese Biotoptypen-Gruppe ist unterteilt in mehrere Biotoptypen, deren Einzelwerte anschließend in der Tabelle aufgeführt werden: "Feuchtwiese" mit 224 Vorkommen in der Gesamtheit der Untersuchungsflächen, davon 2 mit Funden von *C. biguttulus*, etc. Die Summen der Markierungen der einzelnen Biotoptypen (letzte Zeile der Tabelle) sind größer als die Gesamtzahlen der Biotoptypen-Gruppe (zweite Zeile), weil zwangsläufig innerhalb einer Untersuchungsfläche oft mehrere der Biotoptypen aus der Gruppe "Grasland/Heide" zu verzeichnen waren.

Zur Erläuterung der Berechnung der relativen Häufigkeit seien aus Tab. 5 die Werte des Biotoptyps "Wiese mittlerer Standorte" herausgegriffen: Es wurden insgesamt 766 Flächen erfaßt, die Wiesen mittlerer Standorte enthielten, dabei wurde in 41 Fällen die Art *C. biguttulus* festgestellt. Die relative Häufigkeit errechnet sich nach Formel 1 mit:

$$R = \frac{41}{766} \times 100 = 5,35 \%$$

Die Art *C. biguttulus* wurde demnach in 5,35 % derjenigen Untersuchungsflächen gefunden, in denen Wiesen mittlerer Standorte vorhanden waren. Mit anderen Worten: die Wahrscheinlichkeit, diese Art in einer Wiese mittlerer Standorte im Untersuchungsgebiet anzutreffen, beträgt ca. 5 % - vorausgesetzt natürlich, die bisherige Untersuchungsintensität wird beibehalten und die sonstigen Verhältnisse haben sich seit dem Untersuchungszeitraum nicht geändert. Mit Einschränkung kann die relative Häufigkeit auch als Präsenz aufgefaßt werden, d.h. als Präsenz von *C. biguttulus* in Wiesen mittlerer Standorte wurde hier 5,35 % ermittelt.

Entsprechend errechnet sich für "Halbtrockenrasen" eine relative Häufigkeit von

$$R = \frac{52}{513} \times 100 = 10,14 \%$$

Demnach ist die Wahrscheinlichkeit, in einem Halbtrockenrasen diese Art anzutreffen, etwa doppelt so hoch wie in einer Wiese mittlerer Standorte (oder: die Präsenz in Halbtrockenrasen ist doppelt so hoch wie in Wiesen mittlerer Standorte).

Vergleicht man die absolute Zahl der Feststellungen von *C. biguttulus* in Wiesen mittlerer Standorte mit dem entsprechenden Wert für Halbtrockenrasen, so ist das Verhältnis mit 41 zu 52 offensichtlich durch die größere Zahl untersuchter "mittlerer Wiesen" zugunsten dieser verschoben. Die relativen Häu-

figkeiten oder Antreff-Wahrscheinlichkeiten ergeben mit 5,35 zu 10,14 % in Bezug auf die Ansprüche der Art sicherlich eine brauchbarere Aussage.

Um Mißverständnissen vorzubeugen sei wiederholt, daß der Begriff der "Relativen Häufigkeit" hier im statistischen Sinne verwendet wird. Er hat also nichts zu tun mit dem oft üblichen (nicht korrekten) Gebrauch des Wortes "Häufigkeit" im Sinne der Siedlungsdichte einer Art (vgl. SCHAEFER & TISCHLER 1983). Der Begriff wird vielmehr im Sinne der Wahrscheinlichkeitsrechnung verwendet, wo man unter "relativer Häufigkeit" den Anteil bestimmter Ereignisse oder Zustände an der Gesamtheit der möglichen Ereignisse bzw. Zustände versteht; hier z.B.: der Anteil der Untersuchungsflächen mit Wiesen mittlerer Standorte und Funden von *C. biguttulus* an der Gesamtheit der Untersuchungsflächen mit Wiesen mittlerer Standorte. Der Inhalt des Begriffs kommt daher hier der korrekten ökologischen Definition von Häufigkeit als "Maßzahl für das Vorkommen einer Art in Beständen des gleichen Biototyps in einem größeren Gebiet" (l.c.) bzw. der Definition der Präsenz oder Stetigkeit nahe.

Bei der Interpretation der relativen Häufigkeiten ist generell zu beachten, daß diese Werte keine exakte Aussage über die tatsächlichen Anteile der einzelnen Biotopqualitäten am von der Art im Untersuchungsgebiet insgesamt besiedelten Lebensraumspektrum ermöglichen. So kann die Frage, ob im Regierungsbezirk Koblenz insgesamt mehr Individuen von *C. biguttulus* auf Halbtrockenrasen als auf Wiesen mittlerer Standorte vorkommen, mit dem vorliegenden Untersuchungsmaterial natürlich nicht beantwortet werden. Selbst grobe Schätzwerte hierzu wären erst dann möglich, wenn eine Flächenstatistik vorläge, die die Flächensummen der Halbtrockenrasen und der Wiesen mittlerer Standorte im Regierungsbezirk auswies. Durch Multiplikation mit den relativen Häufigkeiten ergäben sich dann erste Anhaltspunkte, die allerdings unter anderem die unterschiedlichen Siedlungsdichten noch nicht berücksichtigen würden. Da geeignete Flächenstatistiken dieser Art für das Untersuchungsgebiet jedoch nicht existieren, war es von vorneherein ausgeschlossen, bei der vorliegenden Untersuchung Fragen dieser Art beantworten zu können.

Wahrscheinlich richtig ist jedoch im genannten Beispiel die Vermutung, daß *C. biguttulus* im Untersuchungsgebiet Halbtrockenrasen gegenüber Wiesen mittlerer Standorte im allgemeinen "bevorzugt", d.h. in ersteren günstigere Bedingungen vorfindet und/oder diese in größerem Maße aktiv aufsucht. Aussagen über "Bevorzugung" oder "Meidung" bestimmter Biotopqualitäten im genannten Sinne werden etwas schwieriger, wenn mehr als zwei Qualitäten zur Debatte stehen, wenn also z.B. weitere Graslandtypen (Feuchtwiesen, Trockenrasen etc.) mit einbezogen werden. In diesem Fall ist es notwendig, einen bei neutralem Verhalten der Art gegenüber dem Gesamtspektrum dieser Biotopqualitäten zu erwartenden mittleren Wert für die relative Häufigkeit zu berechnen. Dieser wird im folgenden als "**Mittlere relative Häufigkeit**" (M), kurz "Mittelwert" bezeichnet und wie folgt berechnet:

$$M = \frac{S_{k,a}}{S_{k,g}} \times 100 \quad (\text{Formel 2})$$

$S_{k,a}$: Summe aller Markierungen in einer Kategorie auf den Erfassungsblättern mit Funden der betreffenden Art

$S_{k,g}$: Summe aller Markierungen in einer Kategorie in der Gesamtheit der Erfassungsblätter

Unter "**Kategorie**" wird hier und im folgenden eine Gruppe von Merkmalen verstanden, deren Häufigkeiten sinnvollerweise verglichen werden können, also etwa die Biotoptypen-Gruppe "Grasland/Heide" mit den einzelnen Biotop-typen als vergleichbaren "Merkmalen", oder die Gruppe der verschiedenen Hang-Expositionen, oder die Gruppe der Biotoptypen-Gruppen selbst.

Zur Verdeutlichung der Berechnung der mittleren relativen Häufigkeit seien beispielhaft wieder die Werte aus Tab. 5 herangezogen: $S_{k,a}$, also die Summe aller Markierungen in der Kategorie der "Grasland-/Heide"-Biotoptypen bei den Untersuchungsflächen mit Funden der Art *C. biguttulus* beträgt hier 169; $S_{k,g}$, also die Summe aller Markierungen in dieser Kategorie bei der Gesamtheit der erfaßten Flächen beträgt 2402.

Die mittlere relative Häufigkeit ist demnach

$$M = \frac{169}{2402} \times 100 = 7,04 \%$$

Der Wert für "Wiesen mittlerer Standorte" liegt also unter, der für "Halbtrockenrasen" über der mittleren relativen Häufigkeit.

(Für Begriffe, die Zusatzinformationen für die Biotoptypen-Gruppen ermöglichen, wie "beweidet", "Streuobst", "Randbereich" und die Nutzungsintensitäten, werden eigene mittlere relative Häufigkeiten berechnet, da ein Vergleich mit den Häufigkeiten der eigentlichen Biotoptypen nicht sinnvoll ist.)

Bei der Interpretation der Werte wird in den Fällen, in denen die relative Häufigkeit über dem Mittelwert liegt, kurz von "**Bevorzugung**" der entsprechenden Biotopqualität gesprochen, im umgekehrten Fall von "**Meidung**". Im Falle statistischer Signifikanz bedeutet dies zwar, daß die Art bei entsprechender Ausprägung des Merkmals nachgewiesenermaßen häufiger bzw. seltener angetroffen wird, als es bei indifferentem Verhalten zu erwarten wäre. Wie oben bereits angesprochenen, kann aber zunächst nur *vermutet* werden, daß die Art dort tatsächlich günstigere bzw. ungünstigere Bedingungen vorfindet und/oder diese Merkmalsausprägung aktiv aufsucht bzw. meidet. Zur Absicherung dieser Vermutung müßte unter anderem geklärt werden, welche Siedlungsdichten die Art bei verschiedenen Ausprägungen des Merkmals er-

reicht, und ob das Merkmal mit anderen korreliert ist, die für die Art unter Umständen von größerer Bedeutung sind.

BROCKSIEPER (1978) ermittelte aus den relativen Häufigkeiten in einem weiteren Rechenschritt "wahre relative Häufigkeiten", die den prozentualen Anteil jeder einzelnen relativen Häufigkeit einer Kategorie an der Summe aller relativen Häufigkeiten dieser Kategorie darstellen. Darauf wurde hier verzichtet, weil sich durch diese Umrechnung am Verhältnis der einzelnen relativen Häufigkeiten einer Kategorie untereinander nichts ändert (alle Einzelwerte werden mit einer Konstante multipliziert) und die erhaltenen Werte m.E. etwas unanschaulich sind. Bei der grafischen Darstellung der Ergebnisse wird durch eine an die Werte jeder Einzelgrafik individuell angepaßte Skalierung der Ordinate praktisch das gleiche Ergebnis erzielt (s. Kap. 2.2.2.3).

Bei der Interpretation der Ergebnisse ist ferner zu beachten, daß eine mit einem bestimmten Begriff des Erfassungsblatts definierte Biotopqualität natürlich ein mehr oder weniger breites Spektrum verschiedener Ausprägungen dieser Qualität umfaßt (Beispiele: der Begriff "Exposition N" umfaßt auch NNW- und NNO-Hänge; die mit dem Begriff "Nutzung intensiv" gekennzeichneten Grasländer könnten bei feinerer Unterteilung wiederum nach mehreren Intensitäts-Untergruppen unterschieden werden.). Wenn aus irgendwelchen Gründen aus dem vorhandenen, von *einem* Begriff des Erfassungsblatts abgedeckten Spektrum eine einseitige Auswahl getroffen wurde, so wird die dadurch bedingte Verzerrung der Ergebnisse durch die Berechnung relativer Häufigkeiten nicht ausgeglichen (weil sie sich nicht in unterschiedlichen Werten für M_g widerspiegelt, s.o. Formel 1). Die so bedingten Fehler dürften aber in aller Regel zu vernachlässigen sein. Eine Ausnahme bilden Biotopqualitäten, die in der Tendenz allgemein "heuschreckenfeindlich" sind. Wie bereits ausgeführt, wurden nämlich fast nur solche Flächen erfaßt, in denen mindestens eine Heuschreckenart vorkam. Deshalb wurden z.B. bei der Auswahl von Flächen aus dem Spektrum der intensiv genutzten Grasländer oder der Nordhänge sicherlich diejenigen bevorzugt, bei denen die Ungunst des entsprechenden Faktors etwas abgemildert war. Die relativen Häufigkeiten für diese Biotopqualitäten sind also als tendenziell zu hoch anzusehen.

2.2.2.2 Statistik

Vor der statistischen Bearbeitung der Daten ist zu prüfen, um welche Art von Daten es sich handelt. Alle Merkmale zur Beschreibung der Lebensräume der Arten, bei denen im Erfassungsblatt keine quantitativen Angaben vorgesehen sind, sondern nur Ankreuzen möglich ist, sind als qualitative Merkmale einzustufen (es gibt nur die Information "Merkmal vorhanden" oder "Merkmal nicht vorhanden"). Wie bereits ausgeführt, sind im Kasten "Vegetationsstruktur" zwar quantitative Angaben vorgesehen, die Eintragungen beruhen jedoch auf Schätzungen. Die Beschreibung erfolgte auch hier so, daß die möglichen Spektren der Merkmale klassenweise unterteilt wurden und die jeweils zutreffenden Klassen angegeben wurden. Deshalb sind diese Angaben ebenfalls als qualitative Merkmale zu behandeln.

Diesen qualitativen Merkmalen sind Häufigkeiten zugeordnet. So wurde z.B. das Merkmal "feuchter Boden" 24 mal bei denjenigen Untersuchungsflächen festgestellt, in denen die Art *Chorthippus montanus* gefunden wurde.

Von Interesse ist die Frage, ob es einen statistisch nachweisbaren Zusammenhang zwischen dem Auftreten eines Merkmals und den Funden einer Art gibt. Hierzu werden drei weitere Häufigkeiten herangezogen - im Beispiel (vgl. Tab. 6): die Zahl der Feststellungen anderer Bodenfeuchte-Stufen bei *Anwesenheit* der Art *C. montanus* (= 19), die Zahl der Feststellungen feuchten Bodens bei *Abwesenheit* der Art *C. montanus* (= 268), und, ebenfalls bei Abwesenheit dieser Art, die Zahl der Feststellungen anderer Bodenfeuchte-Stufen (= 2544). Es sind dann zwei Verhältnisse oder Anteile zu vergleichen: Der Anteil der "Feuchte-Markierungen" an allen Markierungen *mit* *C. montanus*-Feststellung (ca. 55,8 %) mit dem Anteil der "Feuchte-Markierungen" an allen Markierungen *ohne* *C. montanus*-Feststellung (ca. 9,5 %).

Tab. 6: Funde von *C. montanus* auf feuchtem und nicht feuchtem Boden und die entsprechende Verteilung der Untersuchungsflächen ohne *C. montanus*.

	feuchter Boden	andere Bodenfeuchte-Stufen	Gesamt
Untersuchungsflächen mit <i>C. montanus</i>	24 (= 55,8 %)	19	43
Untersuchungsflächen ohne <i>C. montanus</i>	268 (= 9,5 %)	2544	2812
Gesamt	292	2563	2855

Unterscheiden sich diese beiden Anteile, und läßt sich mittels eines geeigneten statistischen Tests zeigen, daß dieser Unterschied mit ausreichend hoher Wahrscheinlichkeit nicht zufällig ist, so kann ein Zusammenhang zwischen den Funden der Art und dem betreffenden Merkmal des Lebensraums unter Umständen angenommen werden. Vorauszusetzen ist dabei, daß es sich bei beiden Stichproben, also bei der Auswahl der Untersuchungsflächen mit und ohne Vorkommen der fraglichen Art, um Zufallsstichproben handelt.

Als geeigneter Test auf Unterschiede zwischen zwei unabhängigen Stichproben anhand festgestellter Häufigkeiten steht der Vierfelder-Chi-Quadrat-Test zur Verfügung (SACHS 1992, MÜHLENBERG 1989). Für kleine Stichprobenumfänge ist der "exakte Test" von FISHER geeignet (SACHS 1992). (Eine denkbare Alternative zum Vierfelder-Test wäre ein Mehrfelder-Test, z.B. der

kx2-Felder-Chi-Quadrat-Test nach BRANDT und SNEDECOR (SACHS 1992). Damit könnte die Verteilung der Häufigkeiten auf *mehrere* Merkmale gleichzeitig (z.B. auf alle Bodenfeuchtestufen von trocken bis naß) auf Unterschiede getestet werden. Damit wäre aber die Einschätzung der Aussagekraft bezüglich *einzelner* Merkmale nicht mehr eindeutig möglich, weshalb hier bewußt alle Daten auf Vierfelder-Tafeln reduziert wurden.)

Diese Tests ergeben Aussagen über die Wahrscheinlichkeit der Existenz eines Zusammenhanges, jedoch nicht über die Stärke dieses Zusammenhanges. Hierfür kann der korrigierte Kontingenzkoeffizient CC_{korr} von PEARSON berechnet werden. Dieser ergibt eine Aussage über das Verhältnis der Stärke des vorliegenden Zusammenhanges im Vergleich mit der maximal möglichen Stärke eines Zusammenhanges, die dann gegeben ist, wenn in zwei Stichproben die entgegengesetzten Merkmale nicht auftreten (wenn also z.B. *C. montanus* ausschließlich auf feuchtem Boden gefunden würde und in den Untersuchungsflächen ohne *C. montanus* niemals feuchter Boden anzutreffen wäre).

Im genannten Beispiel ergibt sich rechnerisch, daß mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,001$ ein Zusammenhang zwischen den Merkmalen "feuchter Boden" und "Feststellung von *C. montanus*" besteht. CC_{korr} hat hier den Wert 0,26. Dies bedeutet eine Stärke des Zusammenhanges von 26 % der maximal möglichen Stärke. Vorausgesetzt wird, daß sowohl aus der Grundgesamtheit der Untersuchungsflächen mit *C. montanus*-Vorkommen als auch der ohne *C. montanus*-Vorkommen Zufallsstichproben dokumentiert wurden. Dies wäre z.B. dann nicht der Fall, wenn aufgrund einer entsprechenden Erwartungshaltung die Art *C. montanus* in trockeneren Biotopen weniger beachtet und dadurch öfter übersehen worden wäre als in feuchten Biotopen. Derartige Fehlerquellen sind wohl nie mit vollständiger Sicherheit auszuschließen. Es wurde jedoch immer versucht, die Forderung nach Zufallsstichproben unter diesem und anderen Gesichtspunkten bestmöglich zu erfüllen. So wurde - um beim genannten Beispiel zu bleiben - auch in Biotopen, in denen *C. montanus* zunächst nicht zu erwarten war, auf die artliche Trennung von *C. parallelus* und *C. montanus* geachtet (was vor allem bei Einbeziehung der Stridulation mit etwas Erfahrung relativ rasch möglich ist). Können Zufallsstichproben vorausgesetzt werden, so ist allein aus diesen Daten natürlich noch immer nicht abzuleiten, daß tatsächlich ein direkter Bezug der Art zum Faktor Bodenfeuchtigkeit besteht: ein oder mehrere andere, in irgendeiner Weise mit der Bodenfeuchtigkeit korrelierte Faktoren könnten die eigentliche Ursache für den Zusammenhang bilden.

In der vorliegenden Arbeit wurden alle derartigen Daten mittels des Vierfelder-Chi-Quadrat-Tests bzw. des FISHER-Tests auf Zusammenhang geprüft. Als Signifikanzschwelle wurde $p < 0,05$ gesetzt. Bei in diesem Sinne wahrscheinlichem Zusammenhang wurde der Kontingenzkoeffizient CC_{korr} berechnet.

(Zusätzlich wurden bei dieser und bei den folgenden Fragestellungen ähnliche Merkmale zu Gruppen zusammengefaßt und die zugehörigen Häufigkeitswerte ebenfalls getestet, um auch bei relativ kleinen Stichproben möglichst noch brauchbare Werte zu erhalten. So wurden z.B. beim Kriterium "Bodenfeuchte"

nicht nur die einzelnen Häufigkeitswerte der Merkmale "naß", "feucht" etc. getestet, sondern u.a. auch der bei den drei Merkmalen "naß", "feucht" und "regelmäßig überschwemmt" insgesamt festgestellte Häufigkeitswert.)

In entsprechender Weise kann verfahren werden, wenn es um die statistische Prüfung der Unterschiede zwischen den Daten zweier Arten geht (also z.B. um die Frage, ob die Häufigkeit des Merkmals "feuchter Boden" bei *Chorthippus montanus* sich signifikant von derjenigen bei *Chorthippus parallelus* unterscheidet). Wieder werden zwei Verhältnisse miteinander verglichen, die sich im Beispiel aus den genannten Werten von *C. montanus* und den entsprechenden Werten von *C. parallelus* ergeben (79 Feststellungen feuchten Bodens und 390 Feststellungen anderer Bodenfeuchte-Stufen bei Anwesenheit der Art *C. parallelus*. Der Test ergibt hier ebenfalls einen signifikanten Unterschied mit $p < 0,001$; $CC_{\text{korr}} = 0,36$).

Auf diese Weise wurden die Werte von denjenigen Artenpaaren miteinander verglichen, bei denen dies sinnvoll erschien.

Entsprechend der Zielsetzung der Arbeit sind mögliche Unterschiede der Lebensraumbindung bei ein und derselben Art in verschiedenen Naturräumen von besonderem Interesse. Im Prinzip konnte hier in der gleichen Weise verfahren werden, mit einem Unterschied. Dieser resultiert aus dem Einfluß des Anteils bestimmter Merkmalsausprägungen an der Gesamtheit der Untersuchungsflächen (ihrer Zusammensetzung) auf das Untersuchungsergebnis: je höher beispielsweise der Anteil von Feuchtbiotopen an der Gesamtheit der Untersuchungsflächen ist, desto höher ist natürlich erwartungsgemäß der Anteil entsprechender Feststellungen bei einer gelegentlich in Feuchtbiotopen vorkommenden Art. Dieser Einfluß konnte beim Vergleich der Biotope zweier Arten und beim Vergleich der Biotope einer Art mit den Biotopen, in denen die Art fehlt, ignoriert werden. Denn in diesen Fällen wird immer das gesamte Untersuchungsgebiet betrachtet, in dem die Zusammensetzung der Untersuchungsflächen ja einheitlich ist.

Von Naturraum zu Naturraum ist diese Zusammensetzung jedoch, wie in Kap. 2.2.1 erläutert wurde, notwendigerweise unterschiedlich. Es ist daher erforderlich, die festgestellten Werte zunächst zu korrigieren, um sie von Naturraum zu Naturraum vergleichbar zu machen. Wie dabei verfahren wurde, soll an einem Beispiel erläutert werden:

Gefragt ist, ob die Art *Chorthippus brunneus* im Naturraum "Westerwald" andere Hangexpositionen bevorzugt als in den übrigen Naturräumen des Untersuchungsgebiets. Hierzu können die für einzelne Expositionen festgestellten Werte geprüft werden. Die Werte für SW-exponierte Hänge zeigt Tab. 7.

Tab. 7: Funde von *C. brunneus* an Südwesthängen im Westerwald und den übrigen Naturräumen.

	Untersuchte Flächen			<i>C. brunneus</i> -Funde		
	SW-Hänge	Übrige Hänge	Gesamt	SW-Hänge	Übrige Hänge	Gesamt
Westerwald	40 (= 18%)	185	225	2 (= 13%)	14	16
übrige Naturräume	407 (= 26%)	1140	1547	13 (= 23%)	44	57
Gesamt	447	1325	1772	15	58	73

Im ganzen Untersuchungsgebiet wurden demnach 1772 Angaben zu Hangexpositionen gemacht, davon 447 SW-Expositionen. In 73 der Fälle wurde die Art *C. brunneus* gefunden, davon 15 mal bei festgestellter SW-Exposition. Im Naturraum "Westerwald" wurden 225 Angaben zu Hangexpositionen gemacht, davon 40 SW-Expositionen. In 16 der Fälle wurde hier die Art *C. brunneus* gefunden, davon 2 mal bei festgestellter SW-Exposition.

Im Westerwald wurden anteilmäßig weniger SW-Hänge untersucht als in den übrigen Naturräumen (18 % gegenüber 26 %). Vor dem Test wird daher berechnet, welches Ergebnis wahrscheinlich erzielt worden wäre, wenn der Anteil untersuchter SW-Hänge im Westerwald gleich groß wie in den übrigen Regionen gewesen wäre, d.h. das Verhältnis untersuchter Biotoptypen wird angleichend korrigiert (Tab. 8).

Tab. 8: Korrigierte Werte aus Tab. 7.

	Untersuchte Flächen			<i>C. brunneus</i> -Funde		
	SW-Hänge	Übrige Hänge	Gesamt	SW-Hänge	Übrige Hänge	Gesamt
Westerwald	40 (= 18%)	185	225	2 (= 13%)	14	16
übrige Naturräume, korrigiert	$1140 \times 40 : 185 = 246,5$ (= 18%)	1140	1386,5	$13 \times 246,5 : 407 = 7,9$ (= 15%)	44	51,9
Gesamt	286,5	1325	1611,5	9,9	58	67,9

In diesem Fall wird also die "Zahl untersuchter SW-Hänge" in den übrigen Naturräumen soweit verringert, daß der Anteil demjenigen im Westerwald entspricht. Im gleichen Verhältnis wird dann die Zahl der *C. brunneus*-Funde an SW-Hängen in den übrigen Naturräumen verringert. Anschließend kann mit den vier Häufigkeitswerten des rechten Teils von Tab. 8 ein Vierfelder-Chiquadrat-Test bzw. FISHER-Test in der gewohnten Weise durchgeführt werden.

(Eine Alternative zur beschriebenen Art und Weise der Korrektur wäre es, die überzähligen Untersuchungsflächen konkret aus der Berechnung auszuschließen. Im genannten Beispiel müßten dann 161 der in den "übrigen Naturräumen" untersuchten 407 Flächen mit SW-Hängen nach einem Zufallsprinzip aussortiert werden und die Zahl der *C. brunneus*-Funde in den verbleibenden 246 Untersuchungsflächen ermittelt werden. Dieses Verfahren erscheint auf den ersten Blick möglicherweise "realistischer", zumal dann keine gebrochenen Zahlen für Untersuchungsflächen und Funde auftreten. Es ist jedoch dem zuerst beschriebenen und tatsächlich durchgeführten Verfahren in Wahrheit nicht überlegen. Durch das Aussortieren eines Teils der erfaßten Biotope würde nämlich auf einen Teil der vorhandenen Information verzichtet. Daraus folgt, daß im Einzelfall größere Abweichungen des ermittelten vom "richtigen" Wert zu erwarten wären, als dies bei Verwendung eines Korrekturfaktors der Fall ist. Im Beispiel der Tab. 7 und 8: Beim zufallsmäßigen Aussortieren von 161 der in den "übrigen Naturräumen" untersuchten 407 Flächen mit SW-Hängen kann sich als korrigierter Wert der *C. brunneus*-Funde an SW-Hängen in den "übrigen Naturräumen" jede Zahl zwischen 0 und 13 ergeben, wenn auch die Extreme unwahrscheinlich sind. Die Wahrscheinlichkeit, dem richtigen Wert nahe zu kommen, ist aber für 7,9 am größten. Das Auftreten gebrochener Zahlen ist für die Durchführung des Vierfelder-Chiquadrat-Tests nicht störend. Der FISHER-Test kann nur mit ganzen Zahlen durchgeführt werden - in diesen Fällen wurden gerundete Werte verwendet.

Das Aussortieren von Untersuchungsflächen wäre im übrigen sehr viel aufwendiger gewesen, es hätte bei der gegebenen Form der Datenaufbereitung nicht ohne weiteres per EDV durchgeführt werden können. Da über 100 000 Einzelberechnungen durchzuführen waren, war dieses Verfahren - abgesehen von seiner Unterlegenheit - im gegebenen Rahmen auch praktisch ausgeschlossen.)

Bei der Interpretation der über einen Korrekturfaktor ermittelten Testergebnisse ist allerdings zu berücksichtigen, daß einer der vier "Häufigkeitswerte" durch Division durch eine Zahl > 1 berechnet wurde (es wurde immer der "zu große" Wert und nie der "zu kleine" aus den übrigen Naturräumen umgerechnet). Es liegt also für diesen Häufigkeitswert eine größere Stichprobe zugrunde, als in dem umgerechneten Wert zum Ausdruck kommt. Das heißt, die statistische Sicherheit ist eigentlich etwas größer, als das Ergebnis des Tests angibt.

Im dargestellten Beispiel führt der Test zu dem Ergebnis, daß ein signifikanter Unterschied zwischen Westerwald und übrigen Naturräumen bezüglich der Funde von *C. brunneus* an SW-Hängen nicht nachgewiesen werden kann.

Auf diese Weise wurden die Werte jedes der unter 2.1.2 genannten, naturräumlich abgegrenzten sechs Teilräume des Regierungsbezirks Koblenz jeweils mit den übrigen Teilräumen verglichen.

Eine geringfügig abgewandelte Berechnungsweise wurde bei den Arten gewählt, die nur in zweien der sechs Teilräume gefunden wurden (z.B. *Chorthippus mollis*: nur Regionen c), Mittelrheingebiet, und f), Hunsrück und Nahegebiet). Dort wurde der erste der Teilräume nicht mit allen übrigen Teilräumen verglichen, sondern mit dem zweiten Teilraum, weil sich dann bessere Korrekturfaktoren ergeben. In Tabellen für *C. mollis*, die den Tab. 7 und 8 entsprechen, wären also in der ersten Zeile die Werte für das Mittelrheingebiet und in der zweiten Zeile die Werte für Hunsrück und Nahegebiet einzutragen.

Außer nach räumlichen Kriterien, wurden die Daten in einigen Fällen auch nach zeitlichen Kriterien aufgeteilt, um mögliche Unterschiede im ökologischen Verhalten aufzuspüren. In diesen Fällen konnte die statistische Prüfung in entsprechender Weise wie bei den Teilräumen durchgeführt werden.

2.2.2.3 Grafische Darstellung der Ergebnisse

Die Ergebnisse für die 11 Arten wurden zu Grafiken aufbereitet (Abb. 4 - 65, Anhang, Pkt. 7.1). Ziel dabei war es, das umfangreiche bearbeitete Zahlenmaterial möglichst übersichtlich, aber gleichzeitig detailliert und exakt wiederzugeben.

Bei den Grafiken kann zwischen einer Grundform und einer erweiterten Form unterschieden werden. Der Grundform sind die Werte für den Gesamtraum zu entnehmen, während bei der erweiterten Form eine nach Teilräumen differenzierte Darstellung hinzu kommt.

Grafiken der Grundform

Als Beispiel zur Erläuterung dient Abb. 9, hinzuzuziehen ist die Legende.

Die Habitatmerkmale (Kuppe/Hügel, Rücken/Damm, Hang etc.) sind auf der Abszisse angeordnet. Die für die einzelnen Merkmale festgestellten relativen Häufigkeiten werden als schwarze Säulen dargestellt, die mittlere relative Häufigkeit als durchgezogene horizontale Linie (vgl. Kap. 2.2.2.2.1). Das Grauraster zeigt jeweils die Anzahl von Untersuchungsflächen, bei denen ein bestimmtes Merkmal vorhanden war. Damit wird der Bezug zum zugrundeliegenden Untersuchungsmaterial hergestellt, d.h. zur Größe der jeweiligen Stichprobe. Die Werte der relativen Häufigkeiten sind auf der linken, die Anzahlen der Untersuchungsflächen auf der rechten Skala abzulesen.

Ein waagrechter schwarzer Balken unter einer Säule zeigt an, daß ein statistisch gesicherter Zusammenhang zwischen dem Auftreten des entsprechenden Merkmals und den Funden der Art besteht ($p < 0,05$, siehe Kap. 2.2.2.2.2). Dies bedeutet, daß sich der Anteil der Untersuchungsflächen mit diesem Merkmal innerhalb der von der Art besiedelten Untersuchungsflä-

chen signifikant von dem entsprechenden Anteil innerhalb der von der Art nicht besiedelten Untersuchungsflächen unterscheidet. Im oben dargelegten Sinne (Kap. 2.2.2.2.1) läßt sich mit Einschränkung auch sagen, daß die Art dieses Merkmal signifikant bevorzugt oder meidet.

Im Kap. 2.2.2.2.2 wurde auch erläutert, daß zusätzlich viele Merkmalsgruppen, also summierte Werte mehrerer Merkmale, statistisch getestet wurden. In den Fällen, in denen dabei zusätzliche, im obigen Sinn signifikante Unterschiede nachgewiesen werden konnten, wird dies durch entsprechend längere schwarze Balken unter den betreffenden Säulen angezeigt.

Grafiken der erweiterten Form

Bei Arten, deren Daten eine Differenzierung nach Teilräumen zulassen, wird eine entsprechend erweiterte Darstellungsweise gewählt, d.h. zusätzlich zu den Werten des Gesamttraums werden auch die Werte für die sechs Teilräume in jeweils einer eigenen Zeile zur Darstellung gebracht (Beispiel: Abb. 4). Die sieben Teil-Diagramme werden zum Zweck des Vergleichs so angeordnet, daß die Werte für gleiche Habitatmerkmale übereinander stehen. Ein "X" wurde dort eingetragen, wo in einem Teilraum für ein bestimmtes Merkmal keine Untersuchungsflächen vorliegen.

Waagrechte schwarze Balken, die statistisch gesicherte Zusammenhänge anzeigen, werden in den erweiterten Grafiken ebenfalls verwendet. In den Diagramm-Zeilen, die die Werte der Teilräume enthalten, sind diese Zeichen etwas anders zu interpretieren. Hier bedeutet ein solcher Balken, daß sich der Anteil des Merkmals in diesem Teilraum signifikant ($p < 0,05$) vom entsprechenden Anteil im Rest des Untersuchungsgebiets unterscheidet. Es wird also nicht angezeigt, daß das Merkmal innerhalb des Teilraums signifikant bevorzugt oder gemieden wird, sondern daß es im Vergleich zum Gesamttraum signifikant stärker oder schwächer bevorzugt bzw. gemieden wird.

Eine den Teilraum-Grafiken entsprechende synoptische Darstellungsweise findet sich auch in den Fällen, wo zur Betrachtung der Werte des Gesamttraums der Vergleich mehrerer ökologisch nahestehender Arten sinnvoll erschien. Es sind dann die Grafiken mit den Gesamttraum-Werten der einzelnen Arten übereinander angeordnet (z.B. Abb. 32).

Für signifikante zwischenartliche Unterschiede werden hier ebenfalls waagrechte schwarze Balken verwendet. Senkrechte Striche, die nach oben und unten von der Mitte dieser Balken ausgehen, machen deutlich, zwischen welchen Arten ein signifikanter Unterschied besteht (z.B. Abb. 33: *Chorthippus mollis* und *C. brunneus* unterscheiden sich signifikant bezüglich der relativen Häufigkeiten bei den Bodeneigenschaften "Fels", "frisch", "extrem mager" und "mittlere N-Versorgung"; *C. mollis* und *C. biguttulus* bezüglich "frischer"; *C. biguttulus* und *C. brunneus* bezüglich "wechselfeuchter" und "extrem magerer" Böden).

Bei der Interpretation der Grafiken ist immer zu beachten, daß relative Häufigkeiten dargestellt sind. Z.B. darf aus einem hohen Wert für eine "extreme" und in der Landschaft selten auftretende Biotopqualität - wie

Hangneigungen über 35° - nicht auf einen Vorkommensschwerpunkt der Art auf derartigen Flächen geschlossen werden. Es ist möglich, daß im Untersuchungsgebiet wesentlich mehr Vorkommen der Art auf flacheren Hängen existieren, auch wenn die relative Häufigkeit für diese Hänge geringer ist.

Weiterhin ist die unterschiedliche Skalierung der Ordinaten zu beachten. Diese ist notwendig, um eine vergleichbare Darstellung mit überall ausreichender Genauigkeit bei unterschiedlich hohen Gesamtfundzahlen der Arten zu ermöglichen. Gleich hohe Säulen einer Art in verschiedenen Teilgrafiken (= Zeilen), oder zweier Arten bei der gleichen Biotopqualität, können also verschieden hohe relative Häufigkeiten darstellen. Handelt es sich um den Vergleich unterschiedlicher Teilräume des Untersuchungsgebiets, so kommt hinzu, daß von einem Teilraum zum anderen auch die Zahlen der Untersuchungsflächen verschieden sind. Hier können also gleich hohe relative Häufigkeiten auf verschieden hohe absolute Fundzahlen zurückgehen.

Entscheidend für die Interpretation der dargestellten relativen Häufigkeiten ist nicht die Höhe der Einzelwerte, sondern vielmehr das **Verhältnis** der Einzelwerte zueinander und zur mittleren relativen Häufigkeit. Um Unterschiede oder Gemeinsamkeiten zwischen Arten oder Teilräumen aufzudecken, sind diese Verhältnisse zu vergleichen.

Die in den Grafiken verwendeten Begriffe entsprechen denen des Erfassungsbogens (Abb. 3), Erläuterungen dazu im Kap. 2.2.1.2, Abkürzungen im Anhang.

3. Spezieller Teil

Im Textteil werden die Ergebnisse jeder Art zunächst für den Gesamttraum, anschließend in Bezug auf naturräumliche Differenzierungen - sofern nachweisbar - analysiert und diskutiert. Dabei wird bezüglich der untersuchten ökologischen Faktoren die Reihenfolge Höhenlage - Geländemorphologie - Bodeneigenschaften - Biotoptypen-Gruppen - Feuchtbiotope - Fels- und Gesteinsbiotope - Grasland-/Heide-Biotope - Gehölz/Feldrain-Biotope - Wälder - Intensivere Nutzungsformen - Bauwerke - Raumstruktur der Vegetation eingehalten.

Am Ende jedes Artkapitels folgt eine Zusammenfassung.

Die systematische Reihenfolge und Nomenklatur richtet sich nach HARZ (1957, 1969 und 1975), mit Änderungen nach BELLMANN (1985) und HELLER (1988).

3.1 *Leptophyes punctatissima* BOSC. 1792

3.1.1 Allgemeines

Der größte Teil der Funde dieser Art geht auf Detektor-Nachweise zurück (FROELICH & HOLTZEM 1987 b, FROELICH 1989). Diese neue Methodik dürfte ein besseres Bild der Habitatpräferenzen dieser Art ermöglichen, als es bisher möglich war. Andererseits ist zu beachten, daß die exakte Lokalisierung stridulierender Exemplare schwierig ist, so daß die folgenden Aussagen sich auf etwas größere Bereiche um den eigentlichen Aufenthaltsort (Radius ca. 10-20 m) beziehen.

3.1.2 Gesamtes Untersuchungsgebiet

3.1.2.1 Ergebnisse

Die in den Abb. 4 - 8 dargestellten, im folgenden zu besprechenden Ergebnisse beziehen sich aus methodischen Gründen ganz überwiegend auf die Aufenthaltsorte männlicher Imagines. Die Larven halten sich im Unterschied zu den Imagines weniger in der Strauch- und Baumschicht und mehr in der Krautschicht auf (HARZ 1957 und andere, sowie eigene Feststellungen).

Nach der Verbreitung im Untersuchungsgebiet und dem Vorkommen in den Höhenstufen (FROELICH 1990) erscheint *L. punctatissima* als nur leicht thermophile Art, die in dieser Beziehung deutlich stärker euryök ist als beispielsweise *Phaneroptera falcata*.

Die Abb. 4 und 5 können diese Einschätzung in Bezug auf die **Geländemorphologie** und die **Bodeneigenschaften** bestätigen und präzisieren. So bevorzugt *L. punctatissima* steilere Hänge, besiedelt aber auch in erheblichem Maße schwach geneigte und ebene Flächen sowie langgestreckte Hohlformen. Auffällig ist die signifikante Bevorzugung der Gesamtheit der Hangexpo-

sitionen Süd, Südwest, West und Nordwest gegenüber den übrigen, also eine nicht ohne weiteres verständliche "asymmetrische" Verteilung. (Hierauf wird in der nachfolgenden Diskussion noch genauer eingegangen.)

Die Interpretation der Bodenarten-Werte erscheint schwierig, aber in Bezug auf die Bodenfeuchtestufen erweist sich die Art deutlich als oligo-mesoeuropotent, indem sie nasse und (wechsel)feuchte Standorte signifikant meidet, die übrigen (frischen bis trockenen) aber offenbar in etwa gleichem Maße besiedelt. Bezüglich der Stickstoffversorgung ist wiederum keine klare Aussage möglich.

Die Aufteilung auf die **Biotoptypen-Gruppen** (Abb. 6) bestätigt *L. punctatissima* vor allem als typische gehölbewohnende Art (Bevorzugung von Gehölz- und Wald-Biotopen) mit einem breiten Spektrum weiterer Biotoptypen-Gruppen, die gehölzbegleitend mit erfaßt wurden und zum Teil von der Art sicherlich auch genutzt werden. Die ebenfalls über dem Mittelwert liegenden "Bauwerke" sind ausnahmslos nicht als eigenständige Lebensräume der Art zu sehen, sondern als mit-erfaßte Bestandteile (vor allem Wege und Trockenmauern).

Bezüglich der Einzelwerte der **Gesteins-Biotope** (Abb. 6) sei auf das deutliche Überwiegen der natürlichen Ausprägungen hingewiesen. Dies hängt vermutlich mit der geringen Vagilität der nicht flugfähigen Art zusammen, die die jüngeren Abbaustellen noch nicht erreichen konnte. Innerhalb der **Grasland-/Heide-Biotope** (Abb. 6) fällt das signifikante und erwartungsgemäße Hervortreten von Streuobstwiesen auf. Die Bevorzugung von Trockenrasen innerhalb der Graslandtypen erscheint derzeit schwer zu deuten, zumal im Vergleich mit den Werten der entsprechenden **Waldtypen**, die eine Bevorzugung von Wäldern mittlerer Standorte und eine relative Meidung von Trockenwäldern ausweisen. Innerhalb der Gruppe der "**intensiveren Nutzungsformen**" (Abb. 7) ist das starke Hervortreten von Nutz- und Ziergärten bemerkenswert. Der Gesamtwert der Gruppe liegt zwar knapp unter dem Mittelwert (Abb. 6), doch ist zu ergänzen ist, daß *L. punctatissima* von allen Heuschreckenarten mit Abstand am häufigsten in Gärten angetroffen wurde (13 Feststellungen).

Die Ergebnisse zur **Raumstruktur der Vegetation** (Abb. 8) lassen erkennen, daß *L. punctatissima* höhere Gras- und Krautschichten bevorzugt, während deren Deckungsgrad offenbar keine große Rolle spielt. Weitere Aussagen hierzu sind derzeit nicht möglich.

3.1.2.2 Diskussion

Für die Imagines von *L. punctatissima* im Untersuchungsgebiet dürften die genannten Habitatpräferenzen ein zutreffendes Bild abgeben.

ZACHER (1917), WEIDNER (1941), HARZ (1957), BROCKSIEPER (1978), STEINHOFF (1982), BRUCKHAUS (1988), KLAUSNITZER (1988), MANZKE (1990), SCHMIDT (1990), DETZEL (1991), OSCHMANN (1991), THOMAS et al. (1993) und andere machen prinzipiell ähnliche Angaben zum Habitat der Art. Auf einige geringe Abweichungen im Detail sei hingewiesen: Nach

BROCKSIEPER (1978) verhält sich *L. punctatissima* im Siebengebirge gegenüber der Bodenfeuchte eurypotent, während im Regierungsbezirk Koblenz nasse und feuchte Böden signifikant gemieden werden. INGRISCH (1987) charakterisiert *L. punctatissima* als "bezüglich des Großklimas leicht thermophil, mikroklimatisch eher thermophob". Dem kann ich für den Regierungsbezirk Koblenz teilweise zustimmen, möchte die Art aber hier mikroklimatisch insgesamt eher als mesophil bezeichnen (siehe Hangexpositionen, Bodenfeuchte). Die Behandlung der naturräumlichen Unterschiede im folgenden Abschnitt zeigt aber, daß dies regional variieren kann.

Betrachtet man das Areal der Art, so wäre eine gewisse Thermophilie an sich zu erwarten. Nach HARZ (1969), HOLST (1986) und SCHMIDT (1990) erstreckt sich das Verbreitungsgebiet nördlich nur bis in den Süden Norwegens und Schwedens, südlich aber bis Spanien, Sizilien und Griechenland. Bemerkenswert ist weiterhin die eher westliche Verbreitung: von den Britischen Inseln ostwärts bis ins europäische Rußland, nach KÖHLER (1988 b) östlich des Leipziger und Thüringer Beckens aber nur lokal.

Bei den festgestellten Habitatpräferenzen im Regierungsbezirk Koblenz erscheint die "asymmetrische" Verteilung auf die Hangexpositionen (die Bevorzugung der Expositionen Süd bis Nordwest) interessant. Folgt man den Angaben in der Literatur, so drängt sich die Vermutung auf, daß hierbei ein Zusammenhang mit dem Tagesrhythmus der Art besteht. Übereinstimmend wird nämlich angegeben, die Imagines von *L. punctatissima* seien abends und nachts bzw. in der Dämmerung am aktivsten (z.B. HARZ 1957, BELLMANN 1985, DETZEL 1991). Demnach wäre es vorstellbar, daß mehr oder weniger westliche Expositionen gegenüber östlichen deshalb etwas bevorzugt würden, weil sie zur Hauptaktivitätszeit der Art infolge der abendlichen Sonnenbestrahlung wärmer als diese sind.

Was die Rufaktivität der männlichen Tiere betrifft, so muß den genannten Literaturangaben zum Tagesrhythmus jedoch eindeutig widersprochen werden. Ich habe im Untersuchungsgebiet in den Jahren 1987-1990 die Uhrzeit von 343 Beobachtungen im Freiland stridulierender Exemplare (Detektor-Nachweise) festgehalten, das Ergebnis zeigt Tab 9.

Festzuhalten ist zunächst, daß die Rufaktivität von *L. punctatissima* jedenfalls nicht auf die Abend- und Nachtstunden beschränkt bleibt (zweite Spalte; vgl. auch THOMAS et al. 1993). Die relativen Werte der vierten Spalte geben den Verlauf der Rufaktivität am besten wieder. Für die Zeit zwischen 1 und 8 Uhr MEZ ist die Zahl der Beobachtungsgänge zwar zu gering für eine abgesicherte Aussage, und auch der Anstieg von 8 bis 10 Uhr scheint nicht ausreichend belegt. Zwischen 10 und 20 Uhr wird aber sehr deutlich, daß die Rufaktivität ziemlich konstant bleibt. Der scheinbare Anstieg nach 20 Uhr ist durch relativ erhöhten Detektoreinsatz in der Zeit zwischen 20 und 1 Uhr zu erklären. Das Ausmaß des Detektoreinsatzes wurde protokolliert und lag in diesem Zeitraum pro Beobachtungsgang durchschnittlich um 45 % höher als in der Zeit zwischen 10 und 20 Uhr, da abends und nachts andere Nachweismethoden z.T. ausfallen und der Detektoreinsatz im Vordergrund stand (Kartierung von *Barbitistes serricauda*, *Isophya kraussii* und anderen).

Tab. 9: Tageszeitliche Rufaktivität von *L. punctatissima* im Untersuchungsgebiet

Uhrzeit (MEZ)	Anzahl von Beobachtungen rufender <i>L. punctatissima</i>	Anzahl von Beobachtungsgängen	Anteil der Beobachtungsgänge mit Feststellung rufender <i>L. punctatissima</i> (%)
0 - 1	1	4	25,0
1 - 2	0	7	0
2 - 3	0	4	0
3 - 4	0	10	0
4 - 5	0	4	0
5 - 6	0	2	0
6 - 7	0	0	-
7 - 8	0	1	0
8 - 9	2	36	5,5
9 - 10	8	68	11,8
10 - 11	22	87	25,3
11 - 12	26	110	23,6
12 - 13	26	116	22,4
13 - 14	41	149	27,5
14 - 15	32	144	22,2
15 - 16	37	130	28,5
16 - 17	37	146	25,3
17 - 18	22	104	21,2
18 - 19	15	83	18,1
19 - 20	14	54	25,9
20 - 21	31	58	53,4
21 - 22	16	38	42,1
22 - 23	7	17	41,2
23 - 24	2	5	40,0
Summe	343	1377	24,9

Somit ist der Nachweis erbracht, daß die Rufaktivität von *L. punctatissima* entgegen der bisherigen Ansicht nicht auf den Nachmittag und/oder Abend konzentriert ist. Es bleibt natürlich die Möglichkeit, daß andere Aktivitäten der Art zum Abend hin verschoben sind: HARZ (1957) vermutet dies für die Paarungsaktivität, STEINHOFF (1982) fand die Art abends am Köder. Insofern könnte doch ein Zusammenhang mit der Bevorzugung mehr oder weniger westlicher Expositionen gegeben sein.

Ich halte es aber für wahrscheinlicher, daß für diese Bevorzugung andere Faktoren maßgeblich sind. Denkbar ist z.B., daß die bei *L. punctatissima* hoch einzuschätzende Austrocknungsgefahr für die Eier (vgl. unten) eine Rolle spielt. Die Hangexposition beeinflußt bekanntlich die Niederschlagshöhe, und zwar sind in unserem Klimabereich wegen der vorherrschenden Westwinde

vor allem die Unterschiede zwischen West- und Osthängen von Bedeutung. Aufgrund komplizierter Zusammenhänge ist jedoch keine allgemeingültige Aussage über die Richtung der Beeinflussung möglich (GEIGER 1961). Es wäre also zu prüfen, ob die im Untersuchungsgebiet von *L. punctatissima* besiedelten Westhänge durchschnittlich mehr Niederschlag erhalten als die von der Art besiedelten Osthänge.

L. punctatissima wird gelegentlich als Kulturfolger eingestuft (z.B. BELLMANN 1985). Aus den vorgelegten Ergebnissen geht hervor, daß die Art auch im Untersuchungsgebiet in nicht geringem Maße zur Besiedlung von gartenbaulich genutzten Flächen in der Lage ist und sich hierin von allen anderen hiesigen Arten unterscheidet, die dies nicht oder wesentlich seltener tun. Andererseits wird auch deutlich, daß die Art diese Biotoptypen nicht gegenüber anderen, weniger intensiv genutzten bevorzugt. Der Begriff "Kulturfolger" ist für sie hier also höchstens in einem relativen Sinn zu verwenden. (Vgl. auch MARTENS & GILLANDT 1985 und MANZKE 1990 im Abschnitt "Naturräumliche Differenzierung".)

Da sie in engem Zusammenhang mit dem ökologischen Verhalten von *L. punctatissima* stehen, sei auf einige Fakten aus den Bereichen Eiablage, Embryonalentwicklung, Bewegungsverhalten und Tarnung hingewiesen. Die Embryonalentwicklung kann nach Laborversuchen von INGRISCH (1979 a) je nach Temperaturbehandlung ein- oder zweijährig sein. Im Vergleich zu verwandten Arten mit obligatorischer einjähriger Entwicklung, wie z.B. *Phaneroptera falcata*, kann *L. punctatissima* damit vermutlich flexibler auf unterschiedliche klimatische Bedingungen reagieren. Sie kann zumindest theoretisch in etwas kühleren Regionen auf zweijährige Entwicklung "ausweichen", ebenso haben spät im Jahr abgelegte Eier eine größere Chance, zum Fortpflanzungserfolg beizutragen. Schließlich bietet die teilweise zweijährige Entwicklungsdauer die Möglichkeit, einzelne Jahre mit ungünstiger Witterung zu "überbrücken". All dies kann zur Erklärung des im Vergleich zu *P. falcata* stärker euryptenten ökologischen Verhaltens von *L. punctatissima* herangezogen werden.

Zum Feuchtigkeitsbedarf der Eier stellte INGRISCH (1988) fest, daß von einer Reihe untersuchter Laubheuschrecken nur *L. punctatissima* und *M. thalassinum* in der Lage waren, bei deutlich herabgesetzter relativer Luftfeuchte zu schlüpfen. Daß diese beiden keineswegs zu den am stärksten xerophilen Arten zählen, darf dabei nicht überraschen, wenn man die Ablageorte der Eier berücksichtigt: *L. punctatissima* und *M. thalassinum* legen diese in Rindenritzen ab (HARZ 1957, SCHMIDT 1990), wo sie relativ starker Austrocknungsgefahr ausgesetzt sind, während andere Arten in die Erde oder in Pflanzengewebe ablegen.

Das Bewegungsverhalten und die Körperfärbung von *L. punctatissima* ist sicherlich in enger Beziehung zur oben beschriebenen bevorzugten Raumstruktur der Vegetation zu sehen. Die typische Fortbewegung besonders der Imagines erfolgt durch auffallend langsames Schreiten, die Tiere springen selten und meist nicht weit, die Körperfärbung ist ganz überwiegend grün. Auf diese Weise können sie sich unauffällig und geschickt kletternd in höherer Vegetation bewegen, in niedriger Vegetation oder auf kahlem Boden hingegen können

nen sie sich vermutlich weder ausreichend verbergen noch rasch genug fliehen.

3.1.3 Naturräumliche Differenzierung

Im Bereich der Geländemorphologie und der Bodeneigenschaften (Abb. 4 - 5) sind einige regionale Unterschiede erkennbar, die zum Teil interessante Zusammenhänge vermuten lassen.

Die Verhältnisse in der Eifel machen es sehr wahrscheinlich, daß die hier zu beobachtende Tendenz zu steileren, meist besonnten Hängen und Kuppen mit dem Prinzip der regionalen Stenotopie nach KÜHNELT (1943) zu erklären ist, indem *L. punctatissima* in diesem großklimatisch ungünstigeren Naturraum stärker auf mikroklimatische Begünstigung angewiesen ist. Entsprechendes gilt für die Bodenarten (stärkere Bevorzugung von Fels), die Bodenfeuchtigkeit (starke Verschiebung zu trockenen Böden) und den Stickstoffgehalt (Verschiebung zu mageren Böden, also wahrscheinlich lockerer Vegetationsstruktur; Abb. 5). Dies ist interessant im Zusammenhang mit einem Problem, das sich aus der bei FROEHLICH (1990) dargestellten Verbreitungssituation von *L. punctatissima* ergibt. In der genannten Veröffentlichung wurde darauf hingewiesen, daß die Art in großen Bereichen des Hunsrücks fehlt, obwohl diese ähnliche Niederschlags- und Temperaturverhältnisse aufweisen wie Teile der Eifel, in denen *L. punctatissima* vielerorts vorkommt. Es wurde bereits vermutet, daß Unterschiede in der Nutzungsstruktur und im Relief zwischen diesen beiden Mittelgebirgen dafür verantwortlich zu machen sind. So ist besonders der Naturraum "Hunsrück-Hochfläche" durch eine relativ geringe Relief-Energie gekennzeichnet, sowie durch eine monotonere Nutzungsstruktur, die Hänge mit extensiv genutztem Grasland und lockeren Gebüschern weitgehend vermissen läßt. Diese Vermutung wird durch die nun vorgelegten Ergebnisse bekräftigt: Sehr wahrscheinlich findet *L. punctatissima* im Hunsrück diejenigen mikroklimatisch begünstigten Standorte nicht in ausreichendem Maße, die sie nach den Ergebnissen aus der Eifel unter den entsprechenden großklimatisch ungünstigen Verhältnissen unbedingt benötigt.

Die Tatsache, daß derartige Phänomene im Westerwald nicht festzustellen sind, dürfte mit dem weitgehenden Fehlen der Art in den ausgesprochen kühl-feuchten Teilen dieses Raumes (FROEHLICH 1990) zu erklären sein.

Die der Eifel entgegengesetzten Tendenzen sind in den Grafiken bei den Werten für den Raum "Hunsrück-Nahe" zu erkennen. Dieser umfaßt zwar klimatische Gunst- und Ungunsträume, doch sind die letzteren, d.h. vor allem der Hunsrück, kaum von *L. punctatissima* besiedelt, wie bereits ausgeführt. Die stärkere Bevorzugung von Tälern/Einschnitten, der absonnigen Hangexpositionen, der weniger trockenen Bodenfeuchtestufen und der stickstoffreicheren Standorte kann also als wahrscheinliche Folge der großklimatischen Wärme und Trockenheit des Naheraumes gedeutet werden. Dabei bleibt allerdings offen, warum dieses Phänomen nicht auch im Raum Rhein-Ahr zu beobachten ist. Auch eine Aufteilung aller Fundorte in zwei Gruppen nach der Höhenlage führt nicht zu dem theoretisch zu erwartenden Ergebnis, daß in den höheren Lagen besonnte Expositionen stärker bevorzugt werden (Tab 10).

Tab. 10: Relative Häufigkeit (in %) von *L. punctatissima* an Hängen verschiedener Expositionen, aufgeteilt nach der Höhenlage der Funde (n = 138 Fundorte)

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	alle Expos.
< 200m ü.NN	5,1	4,2	9,4	11,0	11,1	9,9	18,6	14,8	10,9
> =200m ü.NN	4,4	8,6	1,4	3,3	5,9	6,1	5,1	9,1	5,3

Auffällig ist die offenbar wesentlich stärkere Bindung der Art an menschliche Siedlungsbereiche im Norden Deutschlands. Nach MARTENS & GILLANDT (1985) stammen alle Nachweise von *L. punctatissima* in Hamburg aus deutlich vom Menschen geprägten Biotopen, hauptsächlich der Gartenstadtzone. MANZKE (1990) fand die Art in Langenhagen bei Hannover im Laufe einer gründlichen Kartierung nur im menschlichen Siedlungsbereich, bevorzugt auf exotischen Gehölzen. Als Gründe kommen zum einen die mögliche Verschleppung mit Gartenpflanzen in Frage (SCHMIDT 1990 u.a.), zum anderen die Bindung an das relativ warme Stadtklima in diesem großklimatisch wahrscheinlich suboptimalen Raum.

In ähnliche Richtung weisen die Angaben von OSCHMANN (1991), der *L. punctatissima* für den Thüringer Raum in stärkerem Maße trockenen Böden und ausgesprochen sonnigen Hängen zuordnet. Weitere Hinweise auf regionale Unterschiede im Sinne des Kühnelt'schen Prinzips finden sich bei SCHMIDT (1990).

3.1.4 Zusammenfassung *Leptophyes punctatissima* (Abb. 4-8)

Die ermittelten Habitatpräferenzen erweisen *L. punctatissima* im Untersuchungsgebiet als bezüglich der Temperatur mesophile bis leicht thermophile Art, bezüglich der Bodenfeuchte ist sie als oligo-mesoeurypotent einzustufen. An Biotoptypen-Gruppen werden Gehölzbiotope bevorzugt. Innerhalb der besiedelten Gesteinsbiotope überwiegen signifikant die natürlichen Ausprägungen, was im Zusammenhang mit der geringen Vagilität der Art gesehen wird. Innerhalb der Gruppe der "intensiveren Nutzungsformen" werden Gärten bevorzugt. Bezüglich der Raumstruktur der Vegetation ist die Bevorzugung höherer Gras- und Krautschichten erkennbar.

Einige im Zusammenhang mit dem ökologischen Verhalten von *L. punctatissima* stehende Faktoren werden diskutiert. Eine wichtige Rolle für das relativ weite ökologische Spektrum der Art wird der fakultativ zweijährigen Entwicklung zugeschrieben. Der auffallend geringe Feuchtigkeitsbedarf der Eier bildet keinen Widerspruch zum mesophilen Auftreten der Art, da die Eier in Rindenritzen abgelegt werden und dort erhöhter Austrocknungsgefahr

ausgesetzt sind. Das Bewegungsverhalten und die Körperfärbung stehen in Übereinstimmung mit der Bevorzugung höherer Gras- und Krautschichten. Im Zusammenhang mit der im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Bevorzugung südlicher bis nordwestlicher Hang-Expositionen gegenüber den übrigen, wird der Frage nachgegangen, inwieweit ein Zusammenhang mit dem Tagesrhythmus besteht. Es wird gezeigt, daß zumindest die Rufaktivität entgegen bisherigen Aussagen nicht auf die Abend- und Nachtstunden konzentriert ist. Als mögliche Ursache für die Bevorzugung m.o.w. westlicher Hang-Expositionen wird die unterschiedliche Niederschlagsverteilung an Hängen genannt.

Bei naturräumlich differenzierter Betrachtung zeigt sich, daß *L. punctatissima* in der klimatisch relativ ungünstigen Eifel verstärkt auf mikroklimatische Begünstigung angewiesen ist. Das weiträumige Fehlen der Art in klimatisch ähnlichen Teilen des Hunsrücks wird damit erklärt, daß sie hier die entsprechenden Standorte nicht in ausreichendem Maße vorfindet. Im klimatisch begünstigten Nahraum sind der Eifel entgegengesetzte Tendenzen festzustellen. Angaben aus der Literatur verweisen auf großräumigere regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen, u.a. die stärkere Bindung der Art an menschliche Siedlungsbereiche im Norden Deutschlands. Erklärungsmöglichkeiten hierfür sind Verschleppung mit Gartenpflanzen und Bindung an das relativ warme Stadtklima.

3.2 *Barbitistes serricauda* (FABR.) 1798

3.2.1 Allgemeines

Die Ergebnisse sind bei dieser Art von besonderem Interesse, da bis vor wenigen Jahren aus unserem Raum kaum etwas über sie bekannt war. Dies liegt daran, daß die Imagines sich offenbar ganz überwiegend hoch in den Baumkronen aufhalten, und die Stridulation für das menschliche Ohr im Freiland kaum hörbar ist. Dadurch kam es bisher nur zu seltenen Zufallsfunden, die Art wurde in ihrer Häufigkeit sehr stark unterschätzt, und für die Beurteilung ihrer Habitatansprüche gab es keine verlässliche Grundlage.

Erst die Einführung der Nachweismethodik mit Hilfe des Fledermausdetektors (FROEHLICH & HOLTZEM 1987 a und b, FROEHLICH 1989) ermöglichte eine realistischere Einschätzung der Bestände und eine aussagekräftige Kartierung der Vorkommen. Hier sei angemerkt, daß GOTTWALD & VOGEL (1994) inzwischen über ebenfalls erfolgreiche Erfassungen der Art im Raum Göttingen mit Fraßbildnachweisen berichten.

Für den Regierungsbezirk Koblenz existierte vor 1987 kein publizierter Nachweis der Art, in Nachbargebieten war sie nur an ganz wenigen Stellen gefunden worden (z.B. INGRISCH 1979 b, 1981). Mit Hilfe des Detektors konnte *B. serricauda* dann im Untersuchungsgebiet mit einer auf TK-25-Quadranten bezogenen Rasterfrequenz von 24,6 % nachgewiesen werden (FROEHLICH 1990), zu vergleichbaren Ergebnissen, allerdings mit einigen auffallenden Verbreitungslücken, kamen BRAUN & BRAUN (1991) im westlich angrenzenden Regierungsbezirk Trier. Die Art ist also weitaus weniger selten, als bisher angenommen, sie ist aber auch nicht als häufig anzusehen. Zum einen muß nämlich die recht große Zahl der Nachweise auch als Ergebnis einer sehr intensiven Nachsuche gedeutet werden, zum anderen wurden an den Fundorten meist nur sehr wenige (stridulierende) Exemplare festgestellt.

Nachdem einige Charakteristika der Fundorte schon bei FROEHLICH (1990) genannt wurden, können nun über die Aufenthaltsorte der Imagines zum ersten mal recht gut abgesicherte Aussagen gemacht werden (die natürlich zunächst nur für den Regierungsbezirk Koblenz Gültigkeit haben). Zu beachten ist bei den folgenden Ausführungen, daß die Aufenthaltsorte der Larven nicht untersucht wurden. Diese unterscheiden sich von denen der Imagines wahrscheinlich nicht unerheblich (siehe z.B. INGRISCH 1977).

3.2.2 Ergebnisse

Als **Geländeformen** werden ganz deutlich steilere Hänge und Täler in überwiegend nicht oder wenig besonnten Expositionen bevorzugt (Abb. 9). Die bevorzugten **Bodenarten** (Fels und wohl auch Lehm) und die bevorzugte Bodenfeuchtestufe "frisch" entsprechen weitgehend dem, was an derartigen Hängen zu erwarten ist. Bemerkenswert ist die sehr deutliche Verschiebung zu Böden mit überdurchschnittlicher Stickstoff-Versorgung (Abb. 9).

Die ganz eindeutig bevorzugte **Biotoptypen-Gruppe** ist der Wald, daneben wurden auch Gesteinsbiotope und Bauwerke im Aufenthaltsbereich der Tiere registriert, während die anderen Gruppen keine oder keine große Rolle spielen (Abb. 9).

Bei den festgestellten **Gesteinsbiotopen** handelt es sich um Felswände, überwiegend natürlicher Entstehung (Abb. 10).

In Abb. 10 kommt die signifikante Bevorzugung von Einzelbäumen gegenüber anderen **Gehölzen** zum Ausdruck. Diese darf jedoch nicht als Bevorzugung gegenüber bestimmten Waldtypen interpretiert werden, vgl. Abb. 9. Zur Ergänzung hierzu die absoluten Fundzahlen: 5 Funde auf Einzelbäumen, diese alle in unmittelbarer Nähe von Waldflächen; 36 Funde im Wald.

Die Aufschlüsselung der **Wald-Biotoptypen** (Abb. 10) zeigt eine signifikante (wenn auch mit $CC_{\text{kor}} = 0,165$ nicht starke) Bevorzugung von Gesteinsaldenwäldern. Wälder mittlerer Standorte und Trockenhangwälder waren in mittlerem Ausmaß besiedelt. Der etwas hervortretende Wert für Nadelforste geht auf nur drei Untersuchungsflächen zurück. In allen drei Fällen hielten sich die *B. serricauda*-Exemplare nicht im Nadel-, sondern im Laubwald auf, der sich aber in unmittelbarer Nachbarschaft zu jenem befand, weshalb Nadelforst als Waldanteil mit aufgenommen wurde. Meine Aussage, daß eine Gefährdung der Art vor allem durch Nadelholz-Anbau angenommen werden kann (FROELICH 1990), wird dadurch also nicht widerlegt.

Aus der Darstellung der Waldstrukturen wird ersichtlich, daß *B. serricauda* zumindest im Untersuchungsgebiet "Waldstücke innerhalb von Wald" signifikant bevorzugt und in "geschlossenen Waldgebieten" (d.h. mehr oder weniger kleinflächigen und isolierten, von Offenland umgebenen Waldflächen) nicht gefunden wurde, was ebenfalls signifikant ist. Eine Bevorzugung von Waldrändern und -lichtungen und von sonnigen Lagen, wie in der Literatur angegeben, kann nicht bestätigt werden. Die scheinbare signifikante Bevorzugung des Merkmals "Altbäume im Bestand" ist als Artefakt anzusehen (die Begründung folgt weiter unten, bei der Besprechung der Höhe der Baumschicht).

Es erscheint bei dieser Art sinnvoll, weitere Informationen zu den von *B. serricauda* besiedelten Biotopen zu geben, die nicht aus den Grafiken ablesbar sind. (Zusätzlich zu den 41 nach den Kriterien des Erfassungsblatts beschriebenen Untersuchungsflächen wurde die Art an weiteren über 100 Orten im Untersuchungsgebiet nachgewiesen, die aber nicht in dieser Weise beschrieben wurden.) Wie bei FROELICH (1990) bereits angesprochen, wurde die Art im Untersuchungsgebiet ganz überwiegend in Hangwäldern, die pflanzensoziologisch teils den Eichen-Hainbuchen-Wäldern (Carpinion), teils den Eschen-Ahorn-Schatthangwäldern (Fraxino-Aceretum) zuzurechnen sind, gefunden. Oft hielten sich die rufenden Exemplare innerhalb des Waldes auf.

Sehr interessant ist in diesem Zusammenhang die Feststellung von mindestens 5 rufenden Exemplaren auf dem Aremberg (bei Wershofen/Eifel) in **Höhenlagen** bis zu 610 m ü.NN. Es handelt sich um einen Basaltkegel mit Blockhalden, dessen Hänge aufgrund der Bodenbeschaffenheit gut ausgebildete

Eschen-Ahorn-Schatthangwälder (Fraxino-Aceretum pseudoplatani) tragen (POLLIG 1986). Es ist die einzige auf das Vorkommen von *B. serricauda* hin untersuchte Ausbildung dieser Waldgesellschaft in montaner Lage, alle anderen derartigen Flächen befinden sich an Talhängen in tieferen Lagen (unter 350 m). Der Fund bestärkt die Vermutung, daß die Art trotz des starken Übergewichts der Funde in Lagen zwischen 50 und 350 m ü.NN (FROELICH 1990) keineswegs an die Klimagunst der niedrigeren Höhenstufen gebunden sein dürfte, sondern eher an bestimmte **Waldtypen**, die meist an steileren Hängen und daher im Untersuchungsgebiet vornehmlich an den unteren (Kerbtal-) Abschnitten der Bachtäler und an den Flußtälern auftreten.

Bei den Biotoptypen aus der Gruppe "**Bauwerke**" handelt es sich vor allem um Wege (Abb. 11), die in den Aufnahmeflächen vermutlich nur aus methodischen Gründen (Begehung!) häufig vorhanden waren.

Die in Bezug auf die **Raumstruktur der Vegetation** (Abb. 11) bevorzugten Werte der Moos-, der Gras- und Krautschicht und der Strauchschicht sind wahrscheinlich im wesentlichen als Abbild dessen zu verstehen, was in den besiedelten Waldtypen durchschnittlich anzutreffen ist: allgemein niedrige Deckungsgrade und Raumwiderstände, geringe Höhe der Mooschicht, geringe bis mittlere Höhe der Krautschicht, mittlere bis große Höhe der Strauchschicht.

Entsprechendes gilt wahrscheinlich für die Bevorzugung höherer Raumwiderstände der Baumschicht (relativ kleinwüchsige und dichtstehende Bäume an den bevorzugten steilen Hängen). Die Werte für die Höhe der Baumschicht scheinen dem zu widersprechen, doch ist die durch signifikante Abweichungen scheinbar nachgewiesene Bevorzugung hoher Baumschichten als Artefakt einer nicht zufällmässigen Auswahl der Stichprobenelemente zu werten. Wälder sind ja generell wenig von Heuschrecken besiedelt. Dies gilt in besonderem Maße für die meisten sehr hochwüchsigen Bestände (die in der Regel durch Beschattung und andere Faktoren ein relativ feucht-kühles Waldinnenklima aufweisen). *B. serricauda* ist eine der wenigen Arten, die auch hier gelegentlich anzutreffen ist, weshalb Baumschichten über 10 m Höhe oft und solche über 20 m ausschließlich gerade deswegen erfaßt wurden, weil *B. serricauda* hier angetroffen wurde - also eine gezielte und nicht zufällmässige Auswahl. Dies verdeutlichen auch die absoluten Fundzahlen, die sich ganz anders als die relativen Häufigkeiten auf die fünf Höhenstufen der Baumschicht verteilen (von der niedrigsten Stufe [< 500 cm] zur höchsten Stufe [> 2000 cm]: 5 / 12 / 5 / 2 Funde). Die relativen Häufigkeiten für die Baumschicht-Höhen sind deshalb nur so zu werten, daß die Art auch die sehr hohen Bestände besiedeln kann. (Entsprechendes gilt für die oben angesprochene scheinbare Bevorzugung von "Altbäumen".)

Generell ist zu fragen, ob infolge der beschriebenen Kartierungsmethodik (gezielte Suche nach der Art mittels Detektor in geeigneten Biotopen) eine Verfälschung des Ergebnisses bewirkt wurde. Denkbar wäre, daß sich bei den Untersuchern nach den ersten Zufallsfunden in bestimmten Biotoptypen ein entsprechendes "Vorurteil" festgesetzt hat, das anschließend so immer wieder bestätigt wurde. Da es sich aber um eine Kartierung aller Heuschreckenarten des Regierungsbezirks Koblenz

handelte, wurden tatsächlich sehr viel mehr andersartige Biotoptypen ebenso intensiv untersucht, und zwar in großem Ausmaß auch mit Hilfe eines Detektors. Selbst andere Waldtypen, in denen keine Heuschreckenarten zu erwarten waren, wurden - vor allem bei Hin- und Rückwegen - in erheblichem Maße untersucht. Aus diesem Grund sind die Aussagen zu den von *B. serricauda* im Untersuchungsgebiet bevorzugten Biotoptypen gut abgesichert. Darauf sei in Bezug auf die folgende Diskussion ausdrücklich hingewiesen. Insbesondere ist es von Bedeutung, daß somit das Fehlen von *B. serricauda* an der überwiegenden Zahl der untersuchten warm-trockenen Standorte nachgewiesen wurde.

Eine naturräumliche Differenzierung der Ergebnisse innerhalb des Regierungsbezirks Koblenz ist wegen der hierfür ungenügenden Datenbasis derzeit nicht möglich.

3.2.3 Diskussion

Die Angaben in der Literatur zu den Habitatansprüchen der Art divergieren trotz einiger Übereinstimmungen recht stark und unterscheiden sich teilweise nicht unerheblich von den Feststellungen im Regierungsbezirk Koblenz. Hier ein stichwortartiger Überblick über die wichtigsten Angaben:

Geländemorphologie:

Südabhang (Einzelfund), "besonders an den Bergabhängen des linken Donauufers ..." (ZACHER 1917, Bayern); "auch auf sonnigen Felsen" (HARZ 1957, Mitteleuropa); leicht nord-exponierter Hang (BROCKSIEPER 1977, Siebengebirge); steile bis mittlere Südost-Hänge (THORENS 1984, Schweizer Jura); leicht geneigter Südhang (unter anderem, GREIN 1991, Niedersachsen).

Bodeneigenschaften:

"auch auf ... Felsen", "bevorzugt trockene, warme Lagen ..." (HARZ 1957, Mitteleuropa); sumpfige Stelle (MEYER 1961, Einzelfund, Lüneburger Heide); am Felsen (SCHMIDT & BÜHL 1970, Einzelfund, franz. Alpen); frischer Boden (BRAUN & BRAUN 1991, Reg.bez. Trier); Waldmoor (ZIMMERMANN & HAFNER 1991, Einzelfund, Baden-Württemberg); sowohl frische als auch trockene Standorte (GREIN 1991, Niedersachsen).

Biotoptypen-Gruppen:

Wald, Waldränder, Gebüsch, Hecken und im Gras (ZACHER 1917, Deutschland); Gesträuch (WEIDNER 1941, Maintal); Gebüsch (CHOPARD 1951, Frankreich); Waldränder und Waldlichtungen (HARZ 1957, Mitteleuropa); Fichtenkahlschlag (BROCKSIEPER 1977, Siebengebirge); brachgefallener Teil einer Waldwiese mit Baumschößlingen und Gebüsch (INGRISCH 1977, Vogelsberg); Gebüsch/Wald (THORENS 1984 und 1986, Schweizer Jura); Waldlichtungen mit Gebüsch und Wälder (ADLBAUER 1987, Raum Graz); Streuobstwiese (MESSLINGER 1988, Einzelfund, Holstein); Waldrand oder Waldlichtungen (ZIMMERMANN & HAFNER 1991, Baden-Württemberg); Waldränder (äußere und innere), vornehmlich mit Mantel und Saum (GREIN 1991, Niedersachsen); überwiegend innerhalb von Wäldern (GOTTWALD, briefl. Mitt. 1991, Lkr. Göttingen); Waldränder, auch im locker bestandenen Laubwald und in heckenartigen Gehölzstrukturen (GREIN 1992, Thüringer Wald); Laubwaldränder und ihre gebüschreichen Säume (MESCHÉDE 1994, Nordbayern).

Genauere Angaben zu besiedelten Wäldern:

Steppenheidewald (HARZ 1957, Mitteleuropa); Erlen (MEYER 1961, Einzelfund, Lüneburger Heide); Bereich der oberen Eichen-Hainbuchen-Mischwaldzone, bestandsbildend *Quercus* und

Carpinus, seltener *Fraxinus* und *Acer campestre* (INGRISCH 1977, Vogelsberg); Eichenwald mit Trockenrasen und Fels (THORENS 1984 und 1986, Schweizer Jura); sehr lichte Wälder (ADLBAUER 1987, Raum Graz); Eichen-Hainbuchenwälder, auch wärmegebundene Eichenmischwälder (*Quercetalis pubescens-petreae*), nicht im *Aceri-Fraxinetum* (BRAUN & BRAUN 1991, Reg.bez. Trier); keine Bindung an bestimmte Waldtypen (Eichen-Hainbuchenwälder) (GOTTWALD & VOGEL 1994, Lkr. Göttingen); meist nicht in Eichen-Hainbuchen-Mischwäldern, sondern in Nadelholz-Mischwäldern mit dominierendem Kiefernbestand, lichte Kalk-Kiefernwälder mit Halbtrockenrasen-Bereichen in den Waldlichtungen und der angrenzenden Strauchschicht (ZIMMERMANN & HAFNER 1991, Baden-Württemberg); Waldränder (äußere und innere), vornehmlich mit Mantel und Saum, am häufigsten Eichen-Hainbuchen- u.a. Mischwälder, selten in reinen oder fast reinen Buchenwäldern (GREIN 1991, Niedersachsen), dichtlaubige Strukturen, z.B. Waldrebe (GREIN 1992, Thüringer Wald).

Pflanzen als Aufenthaltsorte:

auf Umbelliferenblüten (vereinzelt Exemplare), auf *Rosa gallica*, Blüten von großen Kompositen, auf *Acer campestre* (ZACHER 1917, Bayern/Württemberg); auf *Rubus* (Brombeere) und ähnlichem (WEIDNER 1941, Maintal); *Corylus avellana*, *Quercus*, *Carpinus betulus*, *Alnus glutinosa* und *Rubus* (Brombeere) (HARZ 1957 und 1960, Mitteleuropa); *Picea abies*, *Lonicera xylosteum*, Farnkraut, *Epilobium* (HOFFMANN 1960, Luxemburg); *Quercus*, *Carpinus*, *Fraxinus* (INGRISCH 1977, Vogelsberg); *Prunus spinosa*, *Quercus robur* (ADLBAUER 1987, Raum Graz); *Picea abies* und *Abies spec.* (jewe. Einzelfunde), sonst Laubbäume, vor allem *Quercus* und *Carpinus*, bzw. Mischwald (GREIN 1991, Niedersachsen); Larven überwiegend auf Holzgewächsen, keine Bevorzugung von *Quercus* oder *Carpinus* (GOTTWALD & VOGEL 1994, Raum Göttingen).

Höhenlage:

Hochgebirgsregion (Elsaß), in Frankreich nur auf höheren Gebirgen (ZACHER 1917); bis 1800 m ü.NN (NADIG 1930, Graubünden, zit. nach SCHMIDT & DEVKOTA 1989); eher im Gebirge, Funde bis 1200 m ü.NN (CHOPARD 1951, Frankreich); Mittelgebirge, Graubünden nicht über 1700 m ü.NN (HARZ 1957); 900 m ü.NN (SCHMIDT & BÜHL 1970, Einzelfund, franz. Alpen); in erster Linie ein Tier des Flachlandes und der tieferen Lagen des Berg- und Hügellandes (ADLBAUER 1987, Raum Graz); häufig submontan und montan, bis 715 m ü.NN. (ZIMMERMANN & HAFNER 1991, Baden-Württemberg); 65-370 m ü.NN (GREIN 1991, Niedersachsen); sowie zahlreiche Funde anderer Autoren in Mitteleuropa in mittleren bis tiefen Lagen).

Klima/Mikroklima:

Warme Gebiete im Süden Deutschlands (ZACHER 1917); bevorzugt trockene, warme Lagen (HARZ 1957, Mitteleuropa); schattige Stelle (MEYER 1961, Einzelfund, Lüneburger Heide); gewisse Hygrophilie von Höhenverbreitung im Alpenraum abgeleitet (SCHMIDT & BÜHL 1970); mikroklimatische Ansprüche der Larven nicht von denen dreier anderer (meso- hygrophiler) Tettigoniiden abweichend (INGRISCH 1977, Vogelsberg); bevorzugt deutlich wärmebegünstigte Stellen (ADLBAUER 1987, Raum Graz); keine Hinweise auf besondere Wärmeansprüche (GOTTWALD, briefl. Mitt. 1991, Lkr. Göttingen); trotz der häufigen submontanen und montanen Verbreitung als helio- und thermophil bezeichnet, da immer die mikroklimatisch günstigsten Bereiche besiedelnd (ZIMMERMANN & HAFNER 1991, Baden-Württemberg); an wärmebegünstigten Waldändern häufiger als an anderen (GREIN 1991, Niedersachsen); ausschließlich vergesellschaftet mit wenig wärmeliebenden Arten (*Meconema thalassinum*, *Pholidoptera griseoptera*) oder als einzige Heuschreckenart gefunden (GOTTWALD & VOGEL 1994); besonnte Laubwaldränder am wärmegetönten Steigerwaldtrauf (MESCHÉDE 1994).

Raumstruktur der Vegetation:

Gräser, Stauden, niedriges Buschwerk, Deckungsgrad ca. 90% (BROCKSIEPER 1977, Sieben- gebirge); gut ausgeprägte Kraut- und Strauchschicht (BRAUN & BRAUN 1991, Reg.bez. Trier).

Übereinstimmend häufig genannte Habitatqualitäten sind also im wesentlichen nur Hanglagen und Gehölzbiotope, vor allem deren Randbereiche. Buchenwälder (*Fagion sylvaticae*) sind offenbar überall stark unterrepräsentiert bzw. werden ganz gemieden. Für letzteres gibt es die recht plausible Erklärung, daß die Art bei *Fagus sylvatica* weder genug Stämme mit rissiger Rinde vorfindet, die sie laut HARZ (1964) für die Eiablage benötigt, noch eine geeignete Nahrung: verzehrt werden nach INGRISCH (1976) mit Vorliebe Blätter von *Quercus* und *Carpinus betulus*, bisweilen andere Pflanzen (z.B. *Stellaria holostea*), nach ZIMMERMANN & HAFNER (1991) auch Nadeln von *Abies alba* und *Pinus sylvestris*, nach GOTTWALD & VOGEL (1994) führt *Fagus sylvatica* als Futterpflanze im Labor bald zum Absterben der Tiere, die Aufzucht gelang allerdings mit ausschließlich krautigen Pflanzen.

Widersprüchliche Angaben fallen insbesondere auf hinsichtlich der (mikro-)klimatischen Ansprüche und der Habitatqualitäten, die auf solche hindeuten, und dies umso mehr, als die entsprechenden Aussagen von den Autoren z.T. ausdrücklich betont werden.

Möglicherweise sind einige Angaben nicht ganz zuverlässig (Bestimmungsschwierigkeiten), sicher spielt auch die ungenügende Datenlage, deren Gründe oben genannt wurden, eine Rolle. Unterstellt man aber eine überwiegende Zuverlässigkeit der Angaben, so läßt sich eine Tendenz zu steigender Xerothermophilie von Nord nach Süd erkennen. Die einzigen Hinweise auf eher thermophiles Verhalten im Norden des Verbreitungsgebiets gibt GREIN (1991, Niedersachsen), wobei dort aber nach seinen Angaben auch klimatisch ungünstigere Standorte besiedelt werden. Von den übrigen Autoren wird hier und weiter südwärts etwa bis zur Mainlinie ein mehr oder weniger mesophiles Verhalten der Art beschrieben. Von Süddeutschland und aus dem Alpenraum werden dann fast ausschließlich Hinweise auf die Bevorzugung warm-trockener Habitats gegeben (Ausnahme: Höhenverbreitung). Die Angaben von HARZ (1957 und 1960) für Mitteleuropa (trockene und warme Lagen) können die letzte Aussage ebenfalls stützen, weil damals nur sehr wenige Funde nördlich des Mains bekannt waren.

Da diese Abfolge gerade umgekehrt ist, als es nach dem Kühnelt'schen Prinzip der regionalen Stenotopie zu erwarten wäre, sollte überprüft werden, ob im Gebiet mehrere Unterarten (innerartliche Anpassungseinheiten mit verschiedenen Eurytopiezentren, BÖHME 1978 und 1989) vorkommen. Vorstellbar wäre auch durchaus, daß sich unter dem Namen *B. serricauda* in Wirklichkeit mehr als eine Art verbirgt. HELLER, der in seiner Arbeit von 1988 die Systematik der europäischen Laubheuschrecken anhand der Bioakustik bisher am gründlichsten überprüft hat, hat von *B. serricauda* nur südeuropäische und österreichische Tiere untersucht. Seine im gleichen Werk durchgeführte Korrektur der Einstufung der verwandten Arten *Isophya pyrenaea* und *I. kraussii* sollte als Hinweis auf die offenbar noch teilweise ungeklärte Systematik der Familie der Phaneropteridae gesehen werden.

Bei einem eigenen Fundort von *B. serricauda* im süddeutschen Raum - Hang des Innerts südlich Passau, Detektor-Nachweis - fielen allerdings die Übereinstimmungen mit den Habitats im Regierungsbezirk Koblenz auf (mittelsteiler,

ostexponierter Hang, frischer, nährstoffreicher Lehm und Fels, Wald mittlerer Standorte aus *Carpinus betulus* (bestandsbildend) und *Ulmus spec.* (vereinzelt), benachbart ein Bestand von *Acer pseudoplatanus* mit ebenfalls einzelnen *Ulmus spec.* sowie *Fraxinus excelsior* und *Blechnum spicant*). Die Aussagekraft dieses Einzelfunds ist natürlich gering; INGRISCH (mdl. Mitt.) bestätigt aber das mesophile Auftreten im südlichen Mitteleuropa. Es scheint mir demnach nicht ausgeschlossen, daß dort sowohl wärmebegünstigte Standorte als auch die beschriebenen "mittleren Standorte" besiedelt werden, wobei es sich um zwei verschiedene Unterarten (oder sogar Arten) handeln könnte. Da sich die Tiere an den "mittleren Standorten" überwiegend schwer erreichbar in den Baumkronen aufhalten und im südlichen Mitteleuropa meines Wissens bisher keine systematische Suche mittels Detektor durchgeführt wurde, kann das Fehlen entsprechender Funde methodische Gründe haben.

Die Höhenverbreitung, zu der ebenfalls etwas widersprüchliche Angaben gemacht werden, muß möglicherweise hiervon getrennt betrachtet werden und kann mangels genauerer Daten nicht weiter erörtert werden.

Zur Beantwortung der angesprochenen Fragen wären geeignete Untersuchungen von großem Interesse. Der erste Schritt dazu könnten gezielte Kartierungen der Art mit Hilfe von Detektoren oder Fraßbild-Nachweisen in den bisher wenig untersuchten Teilräumen ihres Areals sein. Die festgestellten Habitate sollten nach einheitlichen Kriterien beschrieben werden. Besser noch wäre die Einbindung solcher Untersuchungen in umfassende Heuschrecken-Kartierungen, um eine breitgefächerte "vorurteilsfreie" Auswahl von Untersuchungsflächen bei vertretbarem Verhältnis von Aufwand und Erfolg zu ermöglichen. Unter Hinzuziehung von z.B. morphologischen, bioakustischen und molekulargenetischen Kriterien wäre die Frage nach Unterarten oder dem Vorhandensein mehrerer Arten zu überprüfen.

3.2.4 Zusammenfassung *Barbitistes serricauda* (Abb. 9-11)

Durch die Einführung der Detektor-Methode konnten die bislang sehr geringen Kenntnisse über *B. serricauda* erheblich vermehrt werden.

Die Art ist keineswegs so selten wie bisher angenommen, sie ist dennoch nicht als häufig zu bezeichnen.

Über die Aufenthaltsorte der Imagines können erstmals recht gut abgesicherte Aussagen gemacht werden. Bevorzugt werden im Untersuchungsgebiet steilere Hänge und Täler in nicht oder wenig besonnten Expositionen, Fels und vermutlich Lehm, frische und stickstoffreiche Böden, sowie Wälder vom Typ der Gesteinshaldenwälder. In Wäldern mittlerer Standorte und Trockenhangwäldern wurden für die Art mittelhohe relative Häufigkeiten gefunden. Das Fehlen der Art an der überwiegenden Zahl der untersuchten ausgesprochen warm-trockenen Standorte ist gut abgesichert. Bevorzugt werden weiterhin Waldstücke innerhalb geschlossener Wälder, die Bevorzugung von Waldrändern- und Lichtungen kann nicht bestätigt werden. Pflanzensoziologisch sind die Wälder überwiegend den Eichen-Hainbuchen-Wäldern (Carpinion) und den

Eschen-Ahorn-Schatthangwäldern (Aceri-Fraxinetum) zuzurechnen. Trotz des starken Übergewichts der Funde in Lagen unter 350 m ü.NN ist die Art vermutlich nicht an die Klimagunst niedriger Höhenlagen gebunden, sondern an bestimmte Waldtypen, die im Untersuchungsgebiet aus geomorphologisch-edaphischen Gründen vornehmlich in dieser Höhenstufe auftreten.

Die Angaben in der Literatur zu den Habitatansprüchen der Art divergieren recht stark untereinander und im Vergleich mit den hier getroffenen Feststellungen. Dabei läßt sich eine Tendenz zu steigender Xerothermophilie von Nord nach Süd, also entgegen dem Prinzip der regionalen Stenotopie, erkennen. Es wird vermutet, daß das ökologische Spektrum der Art im südlichen Mitteleuropa aus methodischen Gründen bisher nur unvollständig erfaßt wurde. Auf diesem Hintergrund wird die Möglichkeit des Vorhandenseins mehrerer ökologisch divergierender Unterarten oder sogar Arten diskutiert. Untersuchungen zur Klärung dieser und anderer Fragen werden vorgeschlagen.

3.3 *Metrioptera bicolor* (PHIL.) 1830

3.3.1 Gesamtes Untersuchungsgebiet

3.3.1.1 Ergebnisse

Höhenlage (Abb. 12): Die bisher vorgenommene Auswertung der Ergebnisse zur Höhenverbreitung von *M. bicolor* (FROEHLICH 1990) hatte insofern vorläufigen Charakter, als damals einige Funde aus tieferen Lagen noch nicht erfaßt werden konnten. Es war aber schon zu erkennen, daß höhere Lagen keineswegs gemieden werden. Da die Art allgemein als xerophil, bisweilen als thermophil eingestuft wird, erschien es interessant, die Höhenverbreitung genauer zu analysieren. Hierzu habe ich - auf die gleiche Weise wie bei der Auswertung der Biotopqualitäten - aus allen von mir im Untersuchungsgebiet festgestellten Vorkommen von *M. bicolor* mit bekannter Meereshöhe (n = 224) die relativen Häufigkeiten für die Höhenstufen berechnet (d.h. die Anteile von Nachweisen der Art an der Gesamtzahl der Untersuchungsflächen in jeder Höhenstufe).

Insgesamt ist auf Abb. 12 die tendenzielle Zunahme (!) der relativen Häufigkeit von den niedrigen zu den hohen Lagen nicht zu übersehen. Nachgewiesen ist dies durch die signifikante Meidung der untersten Höhenstufe (hier keine Funde) und die signifikante Bevorzugung der Höhenstufen 400-450, 450-500 und 550-600 m ü.NN. Die Werte für die Stufen oberhalb von 600 m sind mangels ausreichender Stichprobenumfänge nicht interpretierbar. Die signifikante Bevorzugung der Stufe 200-250 m hängt vermutlich mit der inhomogenen Verteilung von Biotopqualitäten auf die Höhenstufen zusammen; nähere Hinweise hierzu könnten wahrscheinlich aus einer - hier nicht durchführbaren - entsprechenden Landschaftsanalyse entnommen werden.

Geländemorphologie (Abb. 13): Hänge und Kuppen/Hügel werden gegenüber Ebenen und Hohlformen deutlich bevorzugt. Besonnte Expositionen werden signifikant, aber nicht sehr stark bevorzugt, es kommt also eine mäßig starke Thermophilie zum Ausdruck. Der Schwerpunkt bei flachen bis sehr flachen Hängen könnte mit der Bevorzugung einer mehr oder weniger geschlossenen Gras- und Krautschicht (s.u.) zusammenhängen, die an steileren Hängen mangels ausreichender Bodenauflage und Wasserversorgung oft fehlt.

Das Verhalten gegenüber den **Bodenfeuchtestufen** (Abb. 14) läßt eine - ebenfalls nur mäßig ausgeprägte - Xerophilie der Art vermuten (Schwerpunkt bei halbtrockenen, aber auch noch schwache Bevorzugung von frischen Böden; Meidung feuchter bis nasser, aber auch trockener Böden). Dabei muß offen bleiben, ob im Sinne des Wortes "Xerophilie" die unmittelbaren Auswirkungen der Bodenfeuchte für *M. bicolor* allein entscheidend sind. Möglich ist es z.B., daß sich auch hier die weiter unten anzusprechende Bevorzugung bestimmter Vegetationsstrukturen auswirkt. Zumindest die Meidung ausgesprochen trockener Böden mit ihrem in der Regel lückigen Bewuchs könnte damit zusammenhängen. Eindeutig ist die Meidung von Standorten mit mittlerer bis reicher Stickstoffversorgung.

Biotoptypen (Abb. 15): Die eindeutig bevorzugte Gruppe sind Grasland-/Heide-Biotope, an zweiter Stelle folgen die Werte für Gehölz-/Feldrain-Biotope, Bauwerke und intensivere Nutzungsformen.

Innerhalb der **Gesteinsbiotope** (Abb. 15), die insgesamt nur eine geringe Rolle spielen, treten kleinere Felsflächen signifikant hervor. Künstliche Abbaustellen spielen eine größere Rolle als natürliche Gesteinsbiotope, Gesteinsalden treten sehr stark zurück. Möglicherweise ist auch für diese Verhältnisse die Bevorzugung bestimmter Raumstrukturen der Vegetation (s.u.) maßgeblich, da beispielsweise auf Gesteinsalden und natürlichen Felsbiotopen eine mehr oder weniger geschlossene Gras- und Krautschicht definitionsgemäß fehlt, während auf künstlichen Abbaustellen eine solche oft in Teilbereichen vorhanden ist.

Grasland-/Heide- und Gehölz-/Feldrain-Biotope (Abb. 15): die Bevorzugung von Halbtrockenrasen und Wiesen mittlerer Standorte entspricht dem Verhalten gegenüber den Bodenfeuchtestufen allgemein. Eindeutig ist die Bevorzugung geringer oder fehlender Nutzungsintensitäten. Die relativ hohen Werte für Waldschläge und Feldraine lassen eine gewisse Mobilität der Art vermuten, wofür auch die oben angesprochene Besiedlung von Abbaustellen spricht. Möglicherweise spielen dafür die gelegentlich auftretenden macropteren Individuen eine nicht unwichtige Rolle (vgl. z.B. VOISIN 1982).

Raumstruktur der Vegetation (Abb. 16): *M. bicolor* scheint in Bezug auf die Moos- und Flechtenschicht höhere Deckungsgrade leicht zu bevorzugen, deutlicher ist die Bevorzugung höherer Raumwiderstände und vor allem größerer Schichthöhen dieses Stratum. Bei der Gras- und Krautschicht ist die Bevorzugung höherer, aber offenbar nicht vollständiger Deckung (ca. 80 bis < 100 %), signifikant. Bezüglich des Raumwiderstands und der Höhe dieser Schicht scheint die Art keine besonderen Ansprüche zu stellen.

3.3.1.2 Diskussion

Was die grundsätzliche ökologische Einordnung von *M. bicolor* angeht, machen z.B. WEIDNER (1941), HARZ (1957), DREUX (1961/62), REICHLING & HOFFMANN (1963), SCHMIDT & BÜHL (1970), SCHUMACHER (1980), VOISIN (1982 a), BELLMANN (1985), FEDERSCHMIDT (1989), DETZEL (1991), KLEINERT (1992) und ISSELBÄCHER (1993) im wesentlichen ähnliche Angaben. Die Ergebnisse von BROCKSIEPER (1978) sind bei dieser Art wegen der kleinen Stichprobe nur eingeschränkt aussagekräftig, weisen aber in die gleiche Richtung.

Sehr interessant ist ein Vergleich der Ergebnisse zur hiesigen Höhenverbreitung mit denen von DREUX (1961/62) aus den französischen Alpen und von VOISIN (1982 a) aus dem französischen Zentralmassiv. DREUX analysierte den Einfluß des Großklimas auf die Abundanz in verschiedenen Höhenstufen. Hierzu unterteilte er Abundanz-Untersuchungen von *M. bicolor* nach den auf Meeresebene reduzierten Juli-Temperaturen der Fundorte in zwei Gruppen ein. Die erste Gruppe beinhaltet die Untersuchungen aus Gebieten, in denen diese Temperaturen zwischen 20 und 22 °C liegen, die zweite Gruppe solche

aus Gebieten mit Temperaturen zwischen 22 und 24 °C. Es deutet sich für die erste Gruppe ein Maximum der Abundanz zwischen 500 und 1000 m ü.NN an, bei der zweiten Gruppe liegt dieses in der Höhenstufe 1000 bis 1500 m. VOISIN (l.c.) ermittelte für das (großklimatisch vergleichbare) französische Zentralmassiv ein Maximum der relativen Häufigkeit zwischen 900 und 1100 m ü.NN.

Geht man von einer auf Meeresniveau reduzierten Juli-Temperatur von etwa 18 °C in meinem Untersuchungsgebiet und einer Abnahme der wirklichen Temperatur mit der Höhe um etwa 0,6-0,7 °C je 100 m aus (DEUTSCHER WETTERDIENST 1957), so deuten alle diese Ergebnisse in guter Übereinstimmung auf eine von *M. bicolor* bevorzugte wirkliche Juli-Temperatur von etwa 15 °C hin. VOISIN (l.c.) hat getrennt von der Höhenverbreitung auch die relativen Häufigkeiten unmittelbar in Abhängigkeit von der wirklichen Juli-Temperatur dargestellt. Diese Aufschlüsselung bestätigt die obigen Überlegungen in beeindruckender Weise durch ein sehr ausgeprägtes Maximum bei 15 °C.

Demnach scheinen also die Populationen von *M. bicolor* im Rheinischen Schiefergebirge, in den französischen Alpen und dem französischen Zentralmassiv sehr ähnliche sommerlichen Durchschnitts-Temperaturen zu bevorzugen, die je nach den großklimatischen Bedingungen in unterschiedlichen Meereshöhen vorgefunden werden.

Dabei darf aber nicht übersehen werden, daß die Temperatur (genauer: die durchschnittliche Lufttemperatur im Juli) hier isoliert betrachtet wurde. In Wirklichkeit ist davon auszugehen, daß dieser Faktor nur im Zusammenwirken mit anderen Einfluß erlangt (möglicherweise sind sogar andere Faktoren wirksamer als dieser). So zeigte DREUX (1961/62), daß die Feuchtigkeit bzw. Trockenheit des Großklimas, ausgedrückt durch den Ariditätsindex des Monats Juli, ebenfalls einen deutlichen Einfluß auf die Abundanz in den verschiedenen Höhenstufen der französischen Alpen hat. Im Bereich relativ trockenen Großklimas ermittelte er ein Maximum der Abundanzen zwischen 1000 und 1500 m ü.NN, in großklimatisch feuchteren Gebieten sinken die Abundanzwerte von 500 bis 2000 m ü.NN kontinuierlich ab. Dabei sind in jeder Höhenklasse die Abundanzwerte der großklimatisch trockeneren Zonen erheblich größer als die der feuchteren Gebiete.

Aus der letzten Aussage läßt sich die Vermutung ableiten, daß die Trockenheit des Großklimas für *M. bicolor* von größerer Bedeutung ist als die Meereshöhe eines Standorts. In ähnlicher Richtung weist das Verbreitungsbild der Art im Regierungsbezirk Koblenz (FROEHLICH 1990), bei dem vor allem das Fehlen jeglicher Funde im feucht-kühlen Westerwald auffällt.

Letztlich bleibt aber ein gewisser Widerspruch zwischen der mehrfach belegten Xerophilie und der zumindest mäßigen Thermophilie auf der einen Seite und der Bevorzugung höherer (also kühlerer und im allgemeinen auch niederschlagsreicherer) Lagen sowie der teilweisen Besiedlung niederschlagsreicher Gebiete (Hunsrück, siehe FROEHLICH 1990) auf der anderen Seite. Es ist gut vorstellbar, daß *M. bicolor* in tiefen Lagen und klimatisch begünstigten Gebieten an sich optimale Bedingungen vorfindet, hier aber teilweise von konkurrenzstärkeren Arten verdrängt wird.

Beim jetzigen Stand des Wissens kann aber aus den Ergebnissen nur die Einstufung der Art als vermutlich mesostenopotent in Bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit abgeleitet werden. Die teilweise Meidung zu feuchter (Westerwald) und zu warmer Bereiche (niedrige Meereshöhen) läßt sich so einordnen. Bei den Temperatur-Ansprüchen ist möglicherweise auch zu differenzieren zwischen denjenigen an die durchschnittliche Lufttemperatur, die eher niedrig sein könnten (siehe Höhenverbreitung), und denjenigen an die Wärmestrahlung, die höher einzuschätzen wären (siehe Geländemorphologie). Ganz offensichtlich sind die Verhältnisse bei *M. bicolor* jedenfalls recht kompliziert und bedürfen zu ihrer Klärung weiterer Untersuchungen. (In diesem Zusammenhang sei auf die Untersuchungen von DINGLE et al. [1990] an Populationen der nordamerikanischen Heuschreckenart *Melanoplus sanguinipes* [F.] in verschiedenen Höhenlagen hingewiesen. Die Ergebnisse lassen komplexe Anpassungsstrategien an den jährlichen Witterungsverlauf, die Luft- und Bodentemperaturen sowie die Wärmestrahlung erkennen. Es wurden Unterschiede zwischen den Populationen hinsichtlich der Diapause-Frequenzen und der postembryonalen Entwicklungsdauer gefunden, die offenbar überwiegend genetisch bedingt sind.)

Betrachtet man in diesem Zusammenhang das Areal von *M. bicolor*, so bleiben auch hier Fragen offen. Nach HARZ (1969), DREUX (1961/62), VOISIN (1982 a) und HOLST (1986) erstreckt sich dies von Südschweden (Schonen) bis Norditalien und Bosnien/Serbien sowie von Frankreich (Südwestgrenze offenbar Zentralmassiv) bis zum Ural. Bemerkenswert erscheint allgemein die im Vergleich zu anderen Arten enge Begrenzung nach allen Himmelsrichtungen, die mit dem wahrscheinlich mesostenopotenten Verhalten in Bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit in Einklang steht. Zwischen den Vorkommen im hiesigen Mittelgebirgsraum (Rheinland-Pfalz, Nordrhein-Westfalen, Hessen) und denjenigen in Südschweden fehlt die Art offenbar größtenteils oder ganz (keine Nachweise in Niedersachsen und Hamburg - GREIN 1990, MARTENS & GILLANDT 1985 -, ein ehemaliges Vorkommen in Südostholstein gilt als verschollen - HORSTKOTTE et al. 1991). Demnach befindet sich mein Untersuchungsgebiet also in der Nähe der Nordgrenze des geschlossenen Areals, was ein ausgesprochen thermophiles Verhalten erwarten läßt. Davon kann nach den obigen Ausführungen nicht ohne weiteres gesprochen werden. Möglicherweise ist diese Nordgrenze aber weniger vom Wärmemangel als vom Mangel an bergigem Gelände bestimmt (siehe Höhenverbreitung).

Als ursächlich für die ökologischen Potenzen sind wiederum bestimmte Fakten aus dem Bereich der Embryonalentwicklung zu vermuten. INGRISCH (1988) stellte bei *M. bicolor* entsprechend der Xerophilie der Art eine sehr große Trockenheitsresistenz der Eier fest. Die Entwicklung ist fakultativ zweijährig (INGRISCH l.c.). Letzteres kann ihre Fähigkeit zur Besiedlung relativ kühler Standorte erklären, da die Embryonen auch dann noch die Entwicklung zum Abschluß bringen können, wenn die Wärmemenge von einem Sommer bis zum nächsten nicht ausreicht.

Gründe für die oben dargelegte Bevorzugung bestimmter Vegetationsstrukturen könnten im Eiablageverhalten und den Bedürfnissen für die Embryonalentwicklung, sowie im Bewegungs- und Fluchtverhalten der Art liegen. Zur

Eiablage ist zu wenig bekannt, als daß dieser Punkt hier weiter verfolgt werden könnte (HARZ - 1957 - vermutet Pflanzenstengel als Ablageort). Bezüglich des Bewegungsverhaltens kennzeichnet SÄNGER (1977) die Art als geschickten Kletterer, der auf der Flucht in die Vegetation hineinspringt und zwischen den Pflanzen auf den Boden gleitet. Stridulation und Paarung erfolgen nach seinen Angaben meist in deckungsreichem, dichtem Pflanzengewirr. Meine eigenen Beobachtungen können dies teilweise bestätigen: stridulierende Tiere sind meist schwer zu finden, da sie sich mehr oder weniger versteckt zwischen niedrigem Pflanzenwuchs aufhalten und bei Annäherung im Gegensatz zu vielen anderen Arten in der Regel nicht wegspringen, sondern sich dem Blick durch Bewegung nach abwärts in noch dichteren Bewuchs gänzlich entziehen. Diesem Verhalten dürfte eine gut ausgebildete Moos- und Flechtenschicht und eine zumindest größtenteils deckende Gras- und Krautschicht, wie sie im Untersuchungsgebiet offenbar bevorzugt werden, entgegenkommen.

3.3.2 Naturräumliche Differenzierung

Soweit regionale Unterschiede im ökologischen Verhalten von *M. bicolor* als nicht zufallsmäßig erkennbar sind, scheinen diese z.T. nicht dem Prinzip der regionalen Stenotopie zu entsprechen. So treten in der klimatisch ungünstigeren Eifel im Vergleich zum Gesamtgebiet Hänge signifikant zurück und Ebenen signifikant hervor, südliche Expositionen werden hier offenbar nicht oder weniger stark bevorzugt; umgekehrt werden im klimatisch begünstigten Raum Rhein-Ahr signifikant steilere Hänge besiedelt (Abb. 13). Dort ist außerdem der Schwerpunkt bezüglich der Bodenfeuchte offenbar mehr zum trockenen hin verschoben (Abb. 14).

Es sind hier die Beziehungen zum Voltinismus der Art zu prüfen: Wie bereits angesprochen, ist die Entwicklung von *M. bicolor* nach INGRISCH (1988) fakultativ zweijährig. Es ist davon auszugehen, daß der Anteil von Individuen, die eine zweijährige Entwicklung durchlaufen, mit der Ungunst des Klimas wächst (vgl. Ergebnisse zu *M. roeseli* von INGRISCH 1984). Bei zweijähriger Entwicklung besteht aber durch die Übersommerung erhöhte Austrocknungsgefahr für die Eier, die durch das insgesamt kühlere und feuchtere Klima der betreffenden Region nicht zwangsläufig ausgeglichen wird, so daß eine Meidung warm-trockener Standorte in klimatisch benachteiligten Räumen verständlich wird. Derartige Zusammenhänge konnten bisher bei Heuschrecken noch nicht aufgezeigt werden. Es wäre von großem Interesse, sie durch weitere, gezielte Untersuchungen zu überprüfen.

Im Raum Hunsrück-Nahe hingegen lassen einige Fakten Tendenzen vermuten, die mit dem Kühnelt'schen Prinzip in seiner klassischen Erscheinungsform in Einklang stehen. So tritt die Vollform "Kuppe/Hügel", die bei entsprechender Exposition wärmebegünstigt ist, dort signifikant zurück, während die Hohlform "Tal/Einschnitt" anscheinend eine größere Rolle spielt (Abb. 13). Der Schwerpunkt bezüglich der Stickstoffversorgung scheint etwas zu reicheren Böden hin verschoben zu sein, in der Tendenz also ebenfalls zu weniger wärmebegünstigten Standorten (Abb. 14; letzteres entspricht wahrscheinlich dem

bereits im Gelände gewonnenen Eindruck einer größeren "Anspruchslosigkeit" im Süden des Untersuchungsgebiets, vgl. FROELICH 1990). In diesem Zusammenhang sei ebenfalls erwähnt, daß ich in diesem Teilraum die einzigen Feststellungen von *M. bicolor* in Feucht- und Naßwiesen machte. Es handelt sich um drei Funde im Hunsrück in 560-580 m ü.NN in Pfeifengras-, Binsen- und Borstgrasrasen. Ähnliche Einzelvorkommen in Feuchtstandorten werden für einige Regionen auch von anderen Autoren erwähnt: z.B. Brandenburg (ZACHER 1917), Graubünden (NADIG 1933/34, zit. n. KLEINERT 1992).

Aus der Literatur sei schließlich eine Aussage von DREUX (1961/62) zum regional unterschiedlichen ökologischen Verhalten von *M. bicolor* wiedergegeben. Er betont, daß die Art in Frankreich eher thermophob erscheint, während sie in kühleren Teilen ihres Areals erwartungsgemäß mikroklimatisch relativ wärmere Standorte aufsuche.

Es sind also hinsichtlich der regionalen Differenzierung der mikroklimatischen Präferenzen offenbar zwei entgegengesetzte Tendenzen zu beobachten:

1. die Bevorzugung mikroklimatischer Gegebenheiten, die die regionalklimatischen Unterschiede ausgleichen (dies steht mit der klassischen regionalen Stenotopie im Sinne KÜHNELTs in Übereinstimmung),
2. die Bevorzugung mikroklimatischer Gegebenheiten, die die regionalklimatischen Unterschiede "verschärfen" (dies könnte mit dem Voltinismus im Zusammenhang stehen).

Es ist einleuchtend, daß allein schon die Überlagerung dieser beiden entgegengesetzten Tendenzen in der Realität zu komplexen, schwer zu interpretierenden Verhältnissen führen muß.

3.3.3 Zusammenfassung *Metriopectera bicolor* (Abb. 12-16)

Die typischen Habitate von *M. bicolor* im Untersuchungsgebiet können etwa folgendermaßen beschrieben werden: flachgeneigter (sonnenexponierter) Hang, oder Kuppe, halbtrockener, magerer Boden mit Grasland in extensiver oder aufgegebener Nutzung, recht dichte und hohe Moos- und Flechtenschicht, Gras- und Krautschicht hoher, aber nicht vollständiger Deckungsgrade. Besiedelt werden bevorzugt Lagen in größerer Meereshöhe. Die Streubreite für einige Merkmale ist relativ gering, für andere (z.B. die Hangexposition) groß, so daß der Art bezüglich der ökologischen Potenz insgesamt eine Stellung zwischen dem euryptenten und dem stenopotenten Typus zuzuweisen ist.

Der Vergleich der Höhenverbreitung im Regierungsbezirk Koblenz mit Untersuchungsergebnissen aus Gebirgen in Frankreich (Alpen und Zentralmassiv) führt zu dem Ergebnis, daß die jeweiligen Populationen bei ähnlichen sommerlichen Temperaturen die höchsten relativen Häufigkeiten erreichen. *M. bicolor* bevorzugt offenbar sowohl in den französischen Alpen als auch im Regierungsbezirk Koblenz relativ trockenes Klima. Die geographische und die Höhenverbreitung scheint teilweise im Widerspruch zu den ermittelten mikroklimatischen Ansprüchen zu stehen, weshalb der Einfluß weiterer Faktoren

(konkurrierende Arten?) zu vermuten ist. Nach den vorliegenden Ergebnissen wird die Art als mesostenopotent in Bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit eingestuft. Auf die Möglichkeit unterschiedlicher Ansprüche an die durchschnittliche Lufttemperatur einerseits und die Strahlung andererseits wird hingewiesen.

Eine eindeutige Interpretation der Ergebnisse im Zusammenhang mit dem Areal der Art ist nicht möglich, da der genaue Verlauf der Nordgrenze des geschlossenen Areals und deren Ursachen nicht bekannt sind. Als wichtige, das ökologische Verhalten der Art bestimmende Faktoren sind die große Trockenheitsresistenz der Eier und die fakultativ zweijährige Entwicklung anzusehen. Für die Ansprüche an die Raumstruktur der Vegetation sind offenbar das Bewegungs- und Fluchtverhalten (mit)verantwortlich.

Bei naturräumlich differenzierter Betrachtung fallen mehrere Unterschiede in den mikroklimatischen Ansprüchen auf, die dem Prinzip der regionalen Stenotopie zu widersprechen scheinen. Dies wird in den Zusammenhang mit der fakultativ zweijährigen Entwicklung gestellt. Andererseits ist auch eine mit dem Kühnelt'schen Prinzip in seiner klassischen Erscheinungsform übereinstimmende Tendenz nachweisbar.

3.4 *Metrioptera roeseli* (HGB.) 1822

M. roeseli ist im Untersuchungsgebiet eine der häufigsten oder die häufigste Langfühlerschrecke. Da außerdem die Nachweisbarkeit - vor allem anhand der Stridulation - gut ist, konnte ein umfangreiches Datenmaterial gesammelt und den folgenden Ausführungen zugrunde gelegt werden.

Besonderes Augenmerk soll auf den Vergleich mit der zuvor behandelten, verwandten Art *M. bicolor* gerichtet werden.

3.4.1 Ergebnisse

Höhenlage (Abb. 17): Zum Vergleich mit *M. bicolor* wurde auch die Höhenverbreitung von *M. roeseli* einer genaueren Analyse unterzogen, indem die relativen Häufigkeiten für die Höhenstufen berechnet wurden. Noch etwas deutlicher als die zuvor behandelte Art zeigt *M. roeseli* demnach eine Zunahme der relativen Häufigkeiten von den niedrigen zu den hohen Lagen.

Diese ist durch signifikant herabgesetzte Werte in den drei Höhenstufen unter 200 m ü.NN und signifikant erhöhte Werte in 7 Stufen über 250 m ü.NN, so wie durch den nahezu kontinuierlichen Anstieg der Werte zwischen 50 und 500 m ü.NN eindeutig belegt. Allerdings erschien es möglich, daß dieses Ergebnis insofern irreführend sei, als in tieferen Lagen ein größerer Anteil (halb-)trockener Biotope an der Gesamtzahl der Untersuchungsflächen zu erwarten ist, in denen *M. roeseli* als hygrophile Art unterrepräsentiert ist. Deshalb wurde die gleiche Analyse unter Ausschluß der Untersuchungsflächen mit (halb-)trockenen Flächenanteilen durchgeführt, wobei aber praktisch das gleiche Ergebnis erzielt wurde.

Während *M. roeseli* nach diesen Ergebnissen zwischen 50 und 500 m ü.NN die höheren Lagen offensichtlich von Stufe zu Stufe zunehmend bevorzugt, bleibt es mangels ausreichender Stichprobenumfänge unklar, ob in den Stufen oberhalb 500 m ü.NN noch ein weiterer Anstieg erfolgt. Die "optimale" Höhenstufe liegt also sicherlich oberhalb von 450 m ü.NN, kann aber derzeit nicht genauer festgelegt werden.

Geländemorphologie und Bodeneigenschaften (Abb. 18 und 19): *M. roeseli* bevorzugt im Untersuchungsgebiet eindeutig Ebenen und Hohlformen gegenüber Hängen und Vollformen. Sofern Hänge besiedelt werden, werden mehr oder weniger nördliche Expositionen offenbar gegenüber südlichen leicht bevorzugt.

Bevorzugte Bodenarten sind Lehm und Sand, gemieden werden Kies, Steine/Blöcke und Fels. Der Schwerpunkt bezüglich der Bodenfeuchte liegt deutlich im feuchten Bereich. Vergleicht man letzteres Ergebnis mit der noch häufigeren Art *Chorthippus parallelus* (Abb. 52), so erscheint die Hygrophilie bei beiden Arten ähnlich ausgeprägt, wobei aber *C. parallelus* etwas stärker eurypotent ist. Hinsichtlich der Stickstoffversorgung ist die Meidung extrem magerer Böden durch *M. roeseli* nachgewiesen, ansonsten kann diese anscheinend beliebig sein.

Insgesamt kann *M. roeseli* aufgrund dieser Ergebnisse als leicht thermophob und als hygrophil charakterisiert werden.

Biotoptypen (Abb. 20): Bevorzugt werden Grasland-/Heide- und Sumpf-/Moor-Biotope, an zweiter Stelle folgen die Gruppen Gehölz/Feldrain und Bauwerke.

Grasland-/Heide- und Gehölz-/Feldrain-Biotope (Abb. 22): Vergleicht man die Einzelwerte innerhalb dieser Biotoptypen-Gruppen mit den entsprechenden Werten von *M. bicolor* (Abb. 15), so lassen sich die Unterschiede im wesentlichen auf die unterschiedliche Potenz der beiden Arten in Bezug auf die Feuchteverhältnisse und die Stickstoffversorgung des Bodens, die bereits deutlich wurden, zurückführen. So liegt der Schwerpunkt für *M. roeseli* bei Feuchtwiesen (statt bei Wiesen mittlerer Standorte und Halbtrockenrasen); Zwergstrauchheiden und Weinbergsbrachen treten zurück bzw. fallen ganz weg. Während *M. bicolor* geringe oder fehlende Nutzungsintensitäten eindeutig bevorzugt, fällt bei *M. roeseli* das offenbar indifferente Verhalten gegenüber diesem Faktor auf; nur brachgefallene Flächen werden teilweise gemieden. Ähnlich wie bei *M. bicolor* treten auch bei *M. roeseli* relativ hohe Werte für Waldschläge und Feldraine auf, die eine gewisse Mobilität der Art vermuten lassen (auch hier z.T. durch die macropteren Individuen zu erklären?).

Raumstruktur der Vegetation (Abb. 23 und 24): *M. roeseli* bevorzugt bei der Gras- und Krautschicht im Unterschied zu *M. bicolor* ganz eindeutig hohe bis *vollständige* Deckung und hohen Raumwiderstand. Bezüglich der Schichthöhe wird die Klasse "40-80 cm" signifikant, aber schwach bevorzugt, die Streubreite ist hier groß. Auch bei der Moos- und Flechtenschicht sind eindeutige Tendenzen erkennbar, wie hohe Raumwiderstände und große Schichthöhen. Die Bevorzugung von Biotopen ohne Moos- und Flechtenschicht (Deckungsgrad null) ist möglicherweise die Folge des Zurücktretens dieser Schicht in Feucht- und Naßwiesen.

Die **naturräumliche Differenzierung** der Ergebnisse ist bei dieser Art nicht leicht zu interpretieren. Mit dem Kühnelt'schen Prinzip in Übereinstimmung steht die signifikante Bevorzugung geringerer Raumwiderstände der Graschicht im Westerwald (Abb. 23).

3.4.2 Diskussion

Prinzipiell ähnliche Angaben zu den Habitatpräferenzen machen z.B. ZACHER (1917), HARZ (1957), DREUX (1961/62), KALTENBACH (1963), REICHLING & HOFFMANN (1963), OSCHMANN (1969), SCHMIDT & BÜHL (1970), OSCHMANN (1973), INGRISCH (1977), BROCKSIEPER (1978), SCHUMACHER (1980), VOISIN (1982 a), MARTENS & GILLANDT 1985, ADLBAUER (1987), KÖHLER (1987 und 1989), FEDERSCHMIDT (1989), DETZEL (1991), OSCHMANN (1991) und KLEINERT 1992.

In Bezug auf die Höhenverbreitung von *M. roeseli* stehen die Ergebnisse von DREUX (1961/62) in scheinbarem Widerspruch zu meinen Ergebnissen. Dieser fand die Art in den französischen Alpen in niedrigen Lagen (niedriger als *M. bicolor*) und bezeichnet sie als Art der Ebene. Demgegenüber bevorzugt *M. roeseli* im Regierungsbezirk Koblenz, wie oben ausgeführt, noch stärker

die Hochlagen als *M. bicolor*. Entsprechend einem Hinweis von SCHMIDT & BÜHL (1970) kann aber vermutet werden, daß *M. roeseli* in den französischen Alpen die höheren Lagen nicht unmittelbar aus klimatischen Gründen meidet, sondern wegen des dortigen Mangels an dichtwüchsiger Vegetation (vgl. meine Ergebnisse zur Vegetationsstruktur). Dieser begrenzende Faktor tritt im Regierungsbezirk Koblenz nicht auf.

VOISIN (1982 a) fand bei *M. roeseli* im französischen Zentralmassiv zwar das Maximum der relativen Häufigkeit in tieferen Lagen (700 - 900 m ü.NN) als bei *M. bicolor* und stellte insofern ähnliches wie DREUX fest. Unterhalb von 700 m ü.NN verringert sich im Zentralmassiv jedoch die relative Häufigkeit. Möglicherweise ist also die bevorzugte Höhenstufe dort gegenüber meinem Untersuchungsgebiet entsprechend der südlicheren Breitenlage nach oben verschoben.

VOISIN (l.c.) ermittelte auch die relativen Häufigkeiten für die Hangexpositionen. Das Ergebnis kommt meinem insofern nahe, als keine deutliche Tendenz zu bestimmten Expositionen erkennbar wird.

Entsprechend meinen Feststellungen, werden *M. roeseli* allgemein keine hohen Ansprüche an die Wärmeversorgung der Standorte zugesprochen. Wie bei den heimischen Heuschreckenarten allgemein, lassen sich die mikroklimatischen Ansprüche im Freiland nicht mit den im Labor feststellbaren Vorzugstemperaturen in Übereinstimmung bringen. So stellte INGRISCH (1977) mit ca. 32-38 °C hohe Vorzugstemperaturen fest, die denjenigen von *M. bicolor* gleichkommen. Dies entspricht der allgemeinen Schlußfolgerung, die JAKOVLEV & KRÜGER (1954) aus ihren Untersuchungsergebnissen zogen: die heimischen Heuschreckenarten unterscheiden sich nicht wesentlich in Bezug auf ihre Vorzugstemperaturen. Physiologische Unterschiede zwischen den Bewohnern trocken-warmer und kühl-feuchter Biotope finden sich vielmehr in Bezug auf die jeweilige Fähigkeit, die Transpiration bei suboptimaler relativer Luftfeuchtigkeit zu regulieren (JAKOVLEV 1957).

Eine noch größere Bedeutung für die im Gelände beobachtbaren zwischenartigen Unterschiede in den mikroklimatischen Präferenzen dürfte aber den Eigenschaften der Eier und den Erfordernissen während der Embryonalentwicklung zukommen. Hier ist auf die fakultativ zweijährige Entwicklungsdauer von *M. roeseli* zu verweisen (INGRISCH 1984 und 1988), die es der Art ermöglicht, auch bei geringerer Wärmeversorgung die Entwicklung zum Abschluß zu bringen, und ungünstige Jahre zu überdauern. Dieser Faktor dürfte allgemein für das relativ euryöke Verhalten und die weite geographische Verbreitung der Art (s.u.) von großer Bedeutung sein.

Hinsichtlich der bevorzugten Feuchtigkeitsverhältnisse sind sich die meisten Autoren darin einig, daß *M. roeseli* als hygrophile Art einzustufen ist. Eine Erklärung für die stärkere Hygrophilie von *M. roeseli* im Vergleich zu *M. bicolor* liefern Untersuchungsergebnisse von INGRISCH (1988), nach denen die Eier von *M. roeseli* eine geringere Trockenresistenz als die der zweiten Art aufweisen.

Ein vom Mikroklima der Standorte abhängiges jahreszeitlich unterschiedliches Auftreten von *M. roeseli* beobachtete INGRISCH (1977) im Vogelsberg. An

klimatisch begünstigten Standorten traten Imagines früh im Jahr auf, verschwanden hier aber größtenteils bereits im August. An weniger begünstigten Stellen erreichten sie das Imaginalstadium erst später, waren aber noch bis in den Oktober hinein dort zu finden.

Diese Beobachtung kann durch die Daten aus meinem Untersuchungsgebiet in interessanter Weise erhärtet werden. Unterteilt man die hiesigen Funddaten nach dem Fundzeitpunkt in Früh- bzw. Hochsommerdaten einerseits und Spätsommer- bzw. Herbstdaten andererseits, so läßt sich ein unterschiedliches Auftreten in Bezug auf die Bodenfeuchtestufen nachweisen. (Als Stichtag wurde der 21. August gewählt, der die Zahl der Funddaten in etwa halbiert.) Wie Abb. 25 zeigt, ist die aufgrund der frühen Funde ermittelte relative Häufigkeit von *M. roeseli* an frischen Standorten signifikant höher als bei den späten Funden, entsprechendes gilt offenbar für die halbtrockenen und das umgekehrte für die nassen Standorte. Hiermit ist für mein Untersuchungsgebiet eindeutig nachgewiesen, daß bei *M. roeseli* im Laufe des Sommers eine Verschiebung des Auftretensschwerpunkts hin zu feuchteren Standorten stattfindet.

INGRISCH (1977) vermutet zwei Gründe für dieses Phänomen: Zum einen frühere Entwicklung und (nach Begattung und Eiablage) früheres Absterben an den klimatisch begünstigten Standorten, zum anderen ein Abwandern der Tiere in feuchtere Bereiche im Laufe des Sommers. Für letzteres könnten seines Erachtens die Nahrungsansprüche (frische Gräser) von *M. roeseli* maßgeblich sein. (Im Gegensatz hierzu betont OSCHMANN (1973), daß nach seinen Beobachtungen Heuschrecken allgemein Kleinmigrationen nur mit einer Tendenz vom feuchteren zum trockeneren Biotop durchführen.)

Weiterhin spricht INGRISCH (l.c.) die Frage an, inwieweit die Hygrophilie, die *M. roeseli* zugeschrieben wird, auf jahreszeitlich späte Beobachtungszeiträume zurückzuführen ist. Er führt eigene Untersuchungen an, nach denen sich die Art in ihren mikroklimatischen Ansprüchen von Arten wie *Phaneroptera falcata* und *Tettigonia viridissima* nicht unterschied. Betrachtet man die Bodenfeuchte-Werte nur des Früh- und Hochsommers in Abb. 25, so ist *M. roeseli* in meinem Untersuchungsgebiet sicherlich auch in diesem Zeitraum ein - wenn auch abgeschwächt - hygrophiles Auftreten zuzuschreiben. Ein Vergleich mit den Bodenfeuchte-Werten von *P. falcata* (Abb. 25) zeigt, daß *M. roeseli* auch aufgrund der frühen Daten hier noch als sehr viel stärker hygrophil anzusprechen ist als jene Art. Der Unterschied gegenüber *T. viridissima* (Abb. 25) ist weniger deutlich, aber wahrscheinlich ebenfalls gegeben.

Insgesamt kann zu den zuletzt angestellten Überlegungen festgehalten werden, daß *M. roeseli* im Untersuchungsgebiet weiterhin als hygrophile Art anzusprechen ist, deren Hygrophilie aber im Früh- und Hochsommer schwächer zur Ausprägung kommt als im späteren Jahr.

Die in meinem Untersuchungsgebiet getroffenen Feststellungen bezüglich der Ansprüche an die Vegetationsstruktur lassen sich z.T. in ähnlicher Weise erklären wie bei *M. bicolor*. Auch *M. roeseli* dürfte vom gegebenen Bewegungs- und Fluchtverhalten her auf gute Versteckmöglichkeiten angewiesen sein. Die im Vergleich zu *M. bicolor* höheren Deckungsgrade und Raumwiderstände

lassen sich auf den höheren Feuchtigkeitsbedarf von *M. roeseli* zurückführen (ähnliche Aussagen treffen HARZ 1957 und OSCHMANN 1969).

Auch bei dieser Art sei im Zusammenhang mit den bei uns feststellbaren Habitatpräferenzen die Ausdehnung des gesamten Areals angesprochen. Dieses erstreckt sich von Finnland (etwa 65° N.Br.) bis Spanien und Jugoslawien (Herzegowina, Serbien) und von England, Belgien und Frankreich bis Sibirien (HARZ 1969, HOLST 1986). Nach Einbürgerung konnte *M. roeseli* ferner Teile Nordamerikas besiedeln (HARZ 1969 und andere), was die große ökologische Potenz der Art unterstreicht.

M. roeseli dringt also weiter nach Norden vor als *M. bicolor*, was ihren bei uns feststellbaren geringeren Wärmeansprüchen entspricht. Auffällig ist aber, daß aus Norwegen keine und aus Schweden nur eine Provinz angegeben wird, in der *M. roeseli* festgestellt wurde (HOLST 1986). Dabei handelt es sich offenbar nicht um die Folge mangelnder Untersuchungsintensität, da beispielsweise die verwandte Art *M. brachyptera* in zahlreichen Provinzen dieser Länder nachgewiesen wurde. Inwieweit für diese Verbreitungslücken ähnliche Gründe maßgebend sind wie für diejenigen im westlichen Niedersachsen (GREIN 1990) und im Westteil meines Untersuchungsgebiets (FROELICH 1990), muß derzeit offen bleiben.

Offen bleiben muß zunächst auch noch die Erklärung einiger Auffälligkeiten, die sich beim Vergleich der Verbreitungsbilder von *M. roeseli* und *M. bicolor* in meinem Untersuchungsgebiet zeigen: Während große Bereiche im Westen und Südwesten von *M. bicolor* ohne größere Lücken besiedelt werden, fehlt diese Art in anderen Gebieten (vor allem Westerwald und Teile des Hunsrücks) ganz. Das Verbreitungsbild von *M. roeseli* läßt sich teilweise als umgekehrte Entsprechung dieser Verhältnisse beschreiben (FROELICH 1990). Die dargelegte Analyse der Habitatpräferenzen konnte zwar Unterschiede zwischen den beiden Arten aufzeigen. Diese genügen aber nicht zur Erklärung des genannten Sachverhalts.

3.4.2 Zusammenfassung *Metrioptera roeseli* (Abb. 17-25)

Die bevorzugten Habitate von *M. roeseli* im Untersuchungsgebiet lassen sich etwa folgendermaßen beschreiben: ebene Flächen oder Hohlformen, oder flachgeneigte Hänge in tendenziell nördlicher Exposition, lehmiger oder sandiger, feuchter, nicht zu magerer Boden. Grasland in beliebig intensiver, aber nicht aufgegebener Nutzung, oder Sümpfe bzw. Moore. Moos- und Flechtenschicht fehlend oder hoch- und dichtwüchsig, Gras- und Krautschicht vollständig deckend und ebenfalls dichtwüchsig. Lagen in größerer Meereshöhe werden deutlich bevorzugt. Ähnlich wie *M. bicolor*, ist auch dieser Art bezüglich der ökologischen Potenz insgesamt eine Stellung zwischen dem eurypotenten und dem stenopotenten Typus zuzuweisen. Sie ist als leicht thermophil und als hygrophil einzustufen.

Es läßt sich eindeutig nachweisen, daß die Art im Untersuchungsgebiet im frühen Sommer in relativ trockenen Untersuchungsflächen häufiger gefunden wird als im späten Sommer. Über eine entsprechende jahreszeitliche Ver-

schiebung wurde bereits aus dem Vogelsberg berichtet; als Gründe kommen Unterschiede in der Phänologie und/oder Migrationen in Frage. Für den Regierungsbezirk Koblenz läßt sich zeigen, daß *M. roeseli* trotz dieser Verschiebung auch bei isolierter Betrachtung der Daten des frühen Sommers als hygrophile Art anzusprechen ist.

Im Vergleich mit *M. bicolor* sind Unterschiede durch die etwas geringere Thermophilie und die etwas größere Hygrophilie gegeben. Die Bevorzugung nährstoffreicherer Böden und die festgestellten Unterschiede in Bezug auf die Biotoptypen und die Raumstruktur der Vegetation sind wahrscheinlich im wesentlichen hierauf zurückzuführen.

Als wichtiger Faktor, der das relativ euryöke Verhalten der Art erklären kann, ist wiederum der fakultativ zweijährige Entwicklungszyklus anzusehen. Die im Vergleich zu *M. bicolor* geringere Trockenresistenz der Eier dürfte für die bei den beiden Arten unterschiedlich ausgeprägte Hygrophilie maßgeblich sein. Die größere Ausdehnung des Areals von *M. roeseli*, insbesondere nach Norden, entspricht ihren geringeren Wärmeansprüchen und ihrer größeren Eurytopie bei uns.

3.5 *Chorthippus vagans* (EVERSMAN) 1848

C. vagans soll als Beispiel einer stenotopen, xerothermophilen Art behandelt werden. Sie bietet sich insofern an, als trotz ihrer Stenotopie noch ausreichend viele Funde für eine Auswertung vorliegen.

3.5.1 Gesamtes Untersuchungsgebiet

3.5.1.1 Ergebnisse

An **Geländeformen** werden von *C. vagans* extrem steile Hänge in südlichen Expositionen stark und eindeutig bevorzugt (Abb. 26). Die bevorzugten **Böden** sind felsig, ausgesprochen trocken und mager (Abb. 27).

Es handelt sich vornehmlich um **Gesteins-Biotope**, weiterhin spielen **Grasland-/Heide-** und **Gehölz-Biotope** eine nicht unwesentliche Rolle (Abb. 28). Bei den Gesteinsbiotopen stehen verschiedene Felsformationen im Vordergrund, und zwar fast ausschließlich solche natürlichen Ursprungs (möglicherweise infolge einer geringen Vagilität der Art, die eine Besiedlung neuer - künstlicher - Felsbiotope erschwert). Innerhalb der Grasland-/Heide-Biotope sind Trockenrasen am häufigsten besiedelt, gefolgt von Halbtrockenrasen und Zwergstrauchheiden, bevorzugt bei "aufgegebener" (d.h. oft auch fehlender) Nutzung. Bei den Gehölzen handelt es sich überwiegend um kleinflächige Strauchvorkommen, bei den intensiveren Nutzungsformen um (meist brachgefallene) Weinberge und bei den **Bauwerken** um durchlässig befestigte Wege sowie Mauern (Abb. 29).

Die bevorzugte **Raumstruktur der Vegetation** (Abb. 30 und 31) ist folgendermaßen gekennzeichnet: eine Moos- und Flechtenschicht ist fast immer vorhanden, ihr Raumwiderstand und ihre Höhe sind sehr gering. Bei der Gras- und Krautschicht werden mäßig lückige Ausbildungen bei relativ großer Streubreite bevorzugt, vollständige Deckung signifikant gemieden. Der Raumwiderstand und die Höhe sind bevorzugt sehr gering. Ebenfalls gering sind Raumwiderstand und Höhe der Strauchschicht.

Insgesamt kann also von einem stenotopen Verhalten der Art gesprochen werden.

3.5.1.2 Diskussion

ZACHER (1917), FISCHER (1950), HARZ (1957), SCHIEMENZ (1969), BROCKSIEPER (1978), WEITZEL (1986), HEUSINGER (1988), INGRISCH (1987), TREIBER (1990), DETZEL (1991), RÖBBELEN et al. (1993), MESCHÉDE (1994) und andere melden für *C. vagans* größtenteils ähnliche Habitatsprüche, wie sie für das Untersuchungsgebiet festgestellt wurden.

Einen wichtigen Hinweis zur ursächlichen Erklärung der Xerophilie der Art gibt INGRISCH (1983 a). Die Eier von *C. vagans* besitzen nach seiner Untersuchung die größte Trockenresistenz innerhalb der überprüften Acrididae.

Das stenotope, xerothermophile Verhalten der Art in Mitteleuropa entspricht der Tatsache, daß dieser Raum am Nordrand ihres Areals liegt: die nördlichsten europäischen Vorkommen scheinen sich in Dänemark zu befinden, die südlichsten in Südspanien, Süditalien und auf Rhodos (HARZ 1975, HOLST 1986, KÖHLER 1988).

3.5.2 Naturräumliche Differenzierung

Die Abbildungen 27 - 29 und 31 zeigen einige signifikante Abweichungen in den Teilräumen des Untersuchungsgebiets, die aber z.T. derzeit schlecht zu deuten sind. Jedoch erscheint die Art im klimabegünstigten Teilraum Rhein/Ahr weniger xerothermophil als im Gesamttraum (siehe Hangneigung, Bodenart, Bodenfeuchte - in letzterer Kategorie etwas schwächere Bevorzugung trockener Böden -). Dem entspricht auch die schwächere Bevorzugung von Gesteinsbiotopen und die - in den Einzelwerten zwar nicht signifikante, aber im Gesamtbild deutliche - Verschiebung zu höheren Deckungsgraden der Gras- und Krautschicht in diesem Teilraum.

Eine derartige, die regionalklimatischen Unterschiede tendenziell ausgleichende regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen entspricht der regionalen Stenotopie und dem vermutlich einjährigen Entwicklungszyklus der Art (INGRISCH 1983 a, vgl. auch BRUCKHAUS 1992).

Die Meldung eines Vorkommens der Art in einem deutlich andersartigen Lebensraum in der Literatur ist mir nur von ZACHER (1917) bekannt (mooriges Gelände in lichtem Kiefernwald auf der Halbinsel Hela, *C. vagans* hier häufig).

3.5.3 Zusammenfassung *Chorthippus vagans* (Abb. 26-31)

Die Untersuchungsergebnisse bestätigen mit signifikanten Zahlenwerten das stenotope, xerothermophile ökologische Verhalten der Art hinsichtlich der Geländeformen, der Biotoptypen und der Raumstruktur der Vegetation. Dieses Ergebnis wird in den Zusammenhang der nördlich-exzentrischen Lage des Untersuchungsgebiets innerhalb des Areals gestellt. Als ursächlicher Faktor wird die hohe Trockenresistenz der Eier genannt. Die naturräumlich differenzierte Betrachtung der Habitatpräferenzen zeigt einige Abweichungen im Teilraum Rhein-Ahr, die mit dem Prinzip der regionalen Stenotopie im Einklang stehen. Dies entspricht auch dem vermutlich einjährigen Entwicklungszyklus der Art.

3.6 Artengruppe *Chorthippus mollis* (CHARPENTIER) 1825, *Chorthippus biguttulus* (L.) 1758 und *Chorthippus brunneus* (THUNBERG) 1815

Es erscheint sinnvoll, diese drei verwandten, morphologisch sehr nahestehenden und auch ökologisch ähnlichen Arten vergleichend gemeinsam zu behandeln.

Wegen der interessanten Frage nach der ökologischen Sonderung lohnt eine detaillierte Analyse, zumal für *C. biguttulus* und *C. brunneus* recht umfangreiche Stichproben vorliegen.

3.6.1 Gesamtes Untersuchungsgebiet

3.6.1.1 Ergebnisse

Die grafische Darstellung (Abb. 32-39) erfolgt hier synoptisch, indem die Gesamttraum-Ergebnisse der drei Arten übereinander angeordnet werden. Signifikante interspezifische Unterschiede werden durch waagrechte schwarze Balken angezeigt, von denen senkrechte Striche jeweils zu den beiden Arten weisen, zwischen denen der Unterschied nachweisbar ist.

Höhenlage:

Im Untersuchungsgebiet wurde festgestellt, daß *C. brunneus* im Vergleich zu den Funden aller Heuschreckenarten in den Lagen unter 250 m ü.NN unterrepräsentiert und der Schwerpunkt zu den höheren Lagen hin verschoben ist. *C. biguttulus* zeigt eine ähnliche Höhenverbreitung, allerdings im Vergleich mit *C. brunneus* etwas zu den tieferen Lagen verschoben. *C. mollis* schließlich wurde nur in tieferen Lagen (unter 300 m ü.NN) gefunden (FROEHLICH 1990).

Geländemorphologie (Abb. 32):

C. mollis und *C. biguttulus* bevorzugen deutlich hängige Lagen bzw. Vollformen gegenüber ebenen Lagen und Hohlformen. Bei beiden Arten treten mittelsteile Hangneigungen im Vergleich zu den steileren und flacheren Neigungen signifikant hervor, die 0-2° geneigten Flächen sind am schwächsten vertreten (bei *C. biguttulus* signifikant). Demgegenüber ist *C. brunneus* in ebenen Lagen und Hohlformen ähnlich stark wie in den anderen vertreten. Von den verschiedenen Hangneigungen wird bei *C. brunneus* offenbar keine deutlich bevorzugt.

Bezüglich der Hangexposition bevorzugt *C. mollis* signifikant Südlagen (nur diese und SW-Exposition festgestellt), während bei *C. biguttulus* und *C. brunneus* eine größere Streubreite vorliegt. Bei *C. biguttulus* ist noch eine signifikante, wenn auch nicht sehr starke ($CC_{\text{kor}} = 0,14$) Bevorzugung der Gesamtheit der thermisch begünstigten Expositionen (SO, S und SW) nachweisbar. Bei *C. brunneus* schließlich ist eine deutliche Bevorzugung bestimmter Expositionen noch weniger ausgeprägt. Dies gilt, im Gegensatz zu den beiden ande-

ren Arten, insbesondere für die Gesamtheit der SO- S- und SW- Expositionen ($CC_{\text{korr}}=0,02$). Faßt man allerdings die Funde der O-, SO- und S- Expositionen zusammen, so zeigt sich hier eine signifikante, mit $CC_{\text{korr}}=0,07$ allerdings schwach ausgeprägte Bevorzugung. Auffällig ist der hohe Wert für ost-exponierte Hänge, dem ein besonders niedriger bei *C. biguttulus* gegenübersteht. Es wäre durch genauere Untersuchungen zu prüfen, ob sich hier eine sehr feine ökologische Sonderung der beiden Arten andeutet. Dabei könnte die morgendliche Nutzung der Wärmestrahlung der Sonne eine Rolle spielen, genaueres hierzu findet sich in Kap. 3.7.1.2.

Bodeneigenschaften (Abb. 33):

Bei den Bodenarten fällt der von *C. mollis* über *C. biguttulus* zu *C. brunneus* abnehmende Anteil felsiger und sandiger Untergünde auf. Umgekehrt verhält es sich bei der Bodenart "Steine/Blöcke", hier liegt *C. brunneus* signifikant über dem Mittelwert. Die Werte der übrigen Bodenarten sind allerdings nicht in dieser Rangfolge abgestuft.

Hinsichtlich der Bodenfeuchte wird eine Abstufung bei den drei Arten sehr deutlich. *C. mollis* bevorzugt an erster Stelle trockene Böden, an zweiter Stelle wurden habtrockene festgestellt, frische fehlen (jeweils signifikant). Bei *C. biguttulus* liegen trockene Böden zwar noch erkennbar, aber weniger als halbtrockene (und nicht signifikant) über dem Mittelwert, frische Böden signifikant unter dem Mittelwert. *C. brunneus* scheint trockene Böden kaum zu bevorzugen, halbtrockene liegen signifikant über dem Mittelwert, jedoch geringer als bei *C. biguttulus*. Der Wert für frische Böden liegt im Mittelbereich; außerdem wurde *C. brunneus*, im Gegensatz zu *C. biguttulus*, auch auf wechselfeuchten und regelmäßig überschwemmten Böden gefunden.

Ähnliches gilt für die Stickstoffversorgung: extrem magere Böden von *C. mollis* über *C. biguttulus* zu *C. brunneus* hin abnehmend, Böden mit mittlerer Stickstoffversorgung für *C. mollis* nicht festgestellt, bei *C. brunneus* (geringfügig) stärker vertreten als bei *C. biguttulus* (wobei allerdings auch bei *C. brunneus* ein signifikant erhöhter Wert für magere und ein signifikant erniedrigter für reiche Böden nachweisbar ist). Die Bevorzugung magerer Böden läßt nach den Ergebnissen von WINGERDEN et al. (1993) bei *C. biguttulus* auf ein erhöhtes Wärmebedürfnis schließen.

Biotoptypen-Gruppen (Abb. 34):

Bei den Werten für die zu Gruppen zusammengefaßten Biotoptypen ist für alle drei Arten eine Bevorzugung von Gesteinsbiotopen und Grasland-/Heide-Biotopen erkennbar, während Feuchtbioptope und Wald deutlich zurücktreten. Grundsätzliche Unterschiede finden sich unter anderem bei der Gruppe "Gehölz/Feldrain", die bei *C. mollis* am stärksten und bei *C. brunneus* am schwächsten vertreten ist. Da bei allen drei Arten der Schwerpunkt innerhalb dieser Gruppe bei "Strauchbestand < 3 Ar" liegt, sind offenbar vor allem kleinere Gebüschgruppen in den Lebensräumen von *C. mollis* und *C. biguttulus* stärker vertreten als in denen von *C. brunneus*. Dies mag mit einem weite-

ren Unterschied zusammenhängen, der offenbar stärkeren Bevorzugung von "Bauwerken" (hier: Wege, Plätze) durch *C. brunneus*.

Fels- und Gesteinsbiotope (Abb. 35):

Innerhalb der Gruppe der Fels- und Gesteinsbiotope erscheint die Bedeutung von Felswänden für alle drei Arten relativ gering. Hingegen ist bei kleinen offenen Felsflächen, wie sie für Lebensräume mit ausgesprochen dünner und lückenhafter Bodenauflage typisch sind, wieder eine sehr deutliche Abstufung erkennbar: starke Bevorzugung durch *C. mollis*, etwas schwächere durch *C. biguttulus* und keine Bevorzugung durch *C. brunneus*. Eine umgekehrte Abstufung ist beim Anteil der Funde in durch Abbau entstandenen Fels- und Gesteinsbiotopen sowie auf Gesteinshalden zu beobachten: stärkste Bevorzugung durch *C. brunneus*, geringere durch *C. biguttulus*, keine Funde von *C. mollis* in diesen Biotoptypen.

Grasland-/Heide-Biotope (Abb. 36):

Die Verhältnisse bei den nach der Bodenfeuchte unterteilten Graslandtypen entsprechen weitgehend denjenigen bei der Bodenfeuchte selbst (s.o.). Die Bevorzugung von Borstgrasrasen und Zwergstrauchheiden nimmt von *C. mollis* über *C. biguttulus* zu *C. brunneus* hin ab, umgekehrt verhält es sich bei den "Brachen aus offenem Boden" und Wald-Schlägen. Bemerkenswert ist weiterhin die signifikante Bevorzugung von beweideten Flächen und die ebenfalls signifikante relative Meidung von Grasland mit Streuobst durch *C. biguttulus* (letzteres hängt wahrscheinlich mit dem schwerpunktmäßigen Vorkommen von Streuobst auf Frischwiesen zusammen).

Der Wert für "unbewachsenen Boden" ist bei *C. biguttulus* und *C. brunneus* erhöht (bei letzterer Art signifikant). Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß *C. biguttulus* und *C. brunneus* bei der Eiablage, die in die Erde erfolgt, unbewachsene Stellen bevorzugen (RICHARDS & WALOFF 1954, INGRISCH 1983 a). Für *C. mollis* sind mir keine diesbezüglichen Angaben aus der Literatur bekannt.

Die Werte der Nutzungsintensitäten von Grasland- und Heidebiotopen lassen wieder eine Abstufung in der Reihenfolge *C. mollis* - *C. biguttulus* - *C. brunneus* erkennen. *C. mollis* scheint extensiv genutzte und aufgegebene Flächen in etwa gleichem Maße zu bevorzugen, *C. biguttulus* bevorzugt (signifikant) extensive Nutzung, während *C. brunneus* den höchsten Wert bei mittleren Nutzungsintensitäten aufweist. Signifikante zwischenartige Unterschiede sind hier allerdings nicht nachweisbar. Bemerkenswert ist aber noch die signifikante Meidung intensiv genutzten Graslandes durch *C. biguttulus*.

An **intensiveren Nutzungsformen** (Abb. 37) treten als Aufenthaltsorte vor allem Ackerflächen bei *C. brunneus* in Erscheinung (es handelt sich um abgeerntete Felder).

Bauwerke (Abb. 37):

Verwertbare Zahlen liegen nur für *C. biguttulus* und *C. brunneus* vor. Von beiden Arten werden "Plätze" signifikant bevorzugt und Straßen sowie allge-

mein versiegelte Flächen gemieden. Von *C. brunneus* werden allerdings durchlässig befestigte Flächen auch gegenüber unbefestigten signifikant bevorzugt. Möglicherweise hängt dies mit dem höheren Strahlungsgenuß auf den meist geringer bewachsenen Flächen zusammen. Diese kommen so als "Heizfläche", jedoch wohl weniger als eigentlicher Lebensraum in Frage.

Raumstruktur der Vegetation (Abb. 38, 39):

- Moos- und Flechtenschicht

Bei *C. mollis* ergeben die Werte für die Deckungsgrade und den Raumwiderstand ein unklares Bild. Nur bei der Höhe der Moos- und Flechtenschicht ist eine deutliche Tendenz erkennbar, eine (auffallend gleichmäßige) Zunahme von den geringen zu den größeren Schichthöhen.

C. biguttulus meidet signifikant Flächen ohne Moos- und Flechtenschicht. Der Grund ist wahrscheinlich darin zu suchen, daß es sich hierbei zu einem großen Teil um Feucht- und Naßwiesen handelt. Beim Raumwiderstand ist keine klare Tendenz erkennbar, von den Schichthöhen werden solche von 1-2 cm signifikant gemieden, wofür aber derzeit keine Erklärung möglich ist.

C. brunneus meidet wahrscheinlich ebenfalls Flächen ohne Moos- und Flechtenschicht, wohl aus dem gleichen Grund wie *C. biguttulus*. Die Art bevorzugt signifikant sehr geringen Raumwiderstand und Schichthöhen unter 1 cm.

Möglicherweise spielt die Moos- und Flechtenschicht eine gewisse Rolle als schützender Rückzugsraum bei zu starker Sonnenstrahlung (Austrocknungsgefahr insbesondere für Larven, vgl. LENSINK 1963). Als Deutungsmöglichkeit der beobachteten Verteilung der relativen Häufigkeiten seien daher folgende Überlegungen skizziert, die aber nur bei Richtigkeit der genannten Annahme relevant sind: Für *C. mollis* als Bewohner der trockensten und heißesten Lebensräume ist das Vorhandensein relativ hoher Moospolster wichtig, der Deckungsgrad weniger bedeutsam. *C. biguttulus* kann sich, aufgrund seiner Mittelstellung in Bezug auf den Xerothermie-Grad der Lebensräume, hier vergleichsweise neutral verhalten, während *C. brunneus* als Bewohner der durch Exposition und Neigung thermisch am wenigsten begünstigten Biotope einerseits Verdunstungsschutz nicht so sehr benötigt, andererseits von sich stark aufheizenden Strukturen (z.B. Gesteinshalden oder künstlich befestigte Flächen mit wenig Bewuchs oder einer nur dünnen Moos- bzw Flechtenschicht) profitiert.

Die mögliche Rolle der Moos- und Flechtenschicht für die Ablage und die Entwicklung der Eier läßt sich nicht ausreichend abschätzen, nach den oben angeführten entsprechenden Angaben aus der Literatur sind zumindest für *C. biguttulus* und *C. brunneus* derartige Zusammenhänge aber eher nicht zu erwarten.

- Gras- und Krautschicht

Alle drei Arten meiden signifikant Biotope mit 100 % deckender Gras- und Krautschicht. Im übrigen bevorzugt *C. mollis* signifikant die relativ hohen Deckungsgrade um 70 % und unterscheidet sich damit deutlich von der Art

C. brunneus, die solche um 30 % signifikant bevorzugt. *C. biguttulus* scheint wieder eine Mittelstellung einzunehmen.

Die Werte für den Raumwiderstand lassen zunächst nicht diese Abfolge erkennen. *C. mollis* und *C. brunneus* bevorzugen beide signifikant "sehr geringen" Raumwiderstand, während sich *C. biguttulus* hier neutral verhält. Diese Art hat jedoch einen signifikant erhöhten Wert bei "geringem" Raumwiderstand, und - wie *C. brunneus* - einen signifikant erniedrigten Wert bei mittlerem Raumwiderstand. Wahrscheinlich ist der hohe Wert für "sehr geringen" Raumwiderstand bei *C. mollis* eine für die Art vergleichsweise wenig bedeutende Begleiterscheinung der Bevorzugung stark sonnenexponierter Hänge (schütterer Bewuchs auf sehr trockenen und flachgründigen Böden), während die Art *C. brunneus* im Bereich der von ihr besiedelten flacheren und weniger sonnenexponierten Lagen prinzipiell die Wahl hat zwischen dichterem und weniger dichtem Bewuchs. Der letztere bietet den Vorteil einer besseren Erwärmung am Boden (und eventuell auch der besseren Nutzbarkeit der guten Flugfähigkeit von *C. brunneus*). *C. biguttulus* schließlich besiedelt schwerpunktmäßig Hänge, die zwar thermisch stärker begünstigt sind als bei *C. brunneus*, aber nicht so extrem wie bei *C. mollis*, so daß *C. biguttulus* im Unterschied zu letzterer Art die *Möglichkeit* hat auch etwas dichteren Bewuchs zu besiedeln, und dies im Unterschied zu *C. brunneus* wahrscheinlich auch tut, weil sie nicht so extrem wie diese Art auf zusätzlich erhöhten Strahlungsgenuß angewiesen ist.

Ähnlich können die Ergebnisse bezüglich der Höhe der Gras- und Krautschicht gedeutet werden. Die signifikante "Bevorzugung" geringer Schichthöhen (10-20 cm) durch *C. mollis* könnte wieder eine Begleiterscheinung der Besiedlung besonders xerothermer Gebiete sein. Bei *C. biguttulus* ist diese Erscheinung abgeschwächt, aber noch nachweisbar. Die Verhältnisse bei *C. brunneus* bleiben etwas unklar. Wahrscheinlich ist eine gegenüber *C. biguttulus* noch weiter abgeschwächte Bevorzugung geringer Schichthöhen gegeben, dies würde zum einen dem niedrigeren Anteil xerothermer Biotope bei *C. brunneus* entsprechen, zum anderen dadurch erklärbar sein, daß die Art auf geringe Schichthöhen nicht in dem Maß wie auf geringe Deckungsgrade und Raumwiderstände angewiesen ist, da die Schichthöhe für Strahlungsgenuß und Bewegungsfreiheit nicht so entscheidend sein dürfte. Der Grund für den niedrigen Wert bei "10-20 cm" bleibt aber unklar.

3.6.1.2 Diskussion

Zunächst ist die beschriebene Differenzierung der Habitatpräferenzen der drei Arten insofern zu relativieren, als es sich um die festgestellten Aufenthaltsorte der Imagines handelt, die nicht vollkommen standorttreu sind, sondern (wie auch die Larven, siehe z.B. LENSINK 1963) Migrationsbewegungen verschiedener Art durchführen.

Dabei ist für mein Untersuchungsgebiet *C. brunneus* als die vagilste Art anzusehen. Sie ist am häufigsten auf den kurzfristig entstehenden und z.T. wieder vergehenden Gesteinsabbaustellen, "Brachen aus offenem Boden", abgeernteten Feldern und Waldschlägen anzutreffen, entsprechendes berichten

BROCKSIEPER (1978), HAHN (1991), LAUSSMANN (1993) und andere. (OSCHMANN [1973] stellte auf Schlägen im zeitlichen Auftreten allerdings *C. biguttulus* vor *C. brunneus* fest, KLEINERT [1992] stuft beide als Pionierarten ein.) Weiterhin ist die Flugfähigkeit oder -freudigkeit nach eigenen Beobachtungen bei *C. brunneus* ausgeprägter als bei *C. biguttulus*.

Das teilweise eher eurytope Verhalten von *C. brunneus* in meinem Untersuchungsgebiet ist vermutlich teilweise durch die größere Vagilität bedingt (bzw. vorgetäuscht, insoweit Imagines an nur vorübergehenden Aufenthaltsorten festgestellt wurden). Die festgestellte Bevorzugung thermisch begünstigter Strukturen durch *C. brunneus* entspricht allerdings nicht einer durch große Vagilität bedingten allgemeinen "Durchschnittlichkeit" der Daten. Insofern kann doch davon ausgegangen werden, daß diese einigermaßen zutreffend die tatsächlichen Lebensräume der Art beschreiben.

Wie die voranstehend erläuterten Ergebnisse gezeigt haben, legen die Daten über die im Untersuchungsgebiet festgestellten Habitate der drei Arten die Anordnung in der Reihenfolge *Chorthippus brunneus* - *C. biguttulus* - *C. mollis* nahe. Dabei ist *C. brunneus* schwerpunktmäßig denjenigen Biotopen zuzuordnen, die aufgrund der Geländemorphologie, der edaphischen Faktoren, der Höhenlage (und des Regionalalklimas, FROELICH 1990) vergleichsweise den geringsten Grad an Xerothermie aufweisen, *C. biguttulus* besiedelt vor allem Biotope mit in diesem Sinne höherem, *C. mollis* solche mit dem höchsten Grad an Xerothermie. Interessanterweise findet jedoch offenbar ein Ausgleich statt, indem *C. brunneus* innerhalb der oben grob umrissenen Gesamtheit von ihm besiedelter Biotope stärker als die anderen Arten solche Lebensräume bevorzugt, bzw. innerhalb einzelner Biotope solche Mikrohabitate aufsucht, die einen erhöhten Strahlungsgenuß gewährleisten.

Bemerkenswert ist die Parallelität zur phänologischen Reihenfolge der drei Arten: *C. brunneus* ist die "früheste", *C. mollis* die "späteste" Art. Die Larven von *C. brunneus* schlüpfen - wohl unter gleichen Bedingungen - früher im Jahr als die von *C. biguttulus* (INGRISCH 1983 a), bei meinen eigenen Untersuchungen waren die ersten Imagines von *C. brunneus* ebenfalls früher zu beobachten als die von *C. biguttulus* (1987-1989 durchschnittlich drei Wochen Unterschied). *C. mollis* schließlich erreicht das Imaginalstadium noch später im Jahr (RÖBER 1951). Es ist denkbar, daß eine vorgegebene besonders lange Entwicklungsdauer *C. mollis* an der Besiedlung thermisch weniger begünstigter Gebiete hindert (weil dort das Imaginalstadium erst zu spät erreicht würde), während *C. brunneus* in dieser Beziehung die flexibelste Art ist. Einen Hinweis auf eine begrenzende Wirkung der langsamen Entwicklung von *C. mollis* kann auch die bei FROELICH (1990) erwähnte Beobachtung einer extremen Populationsschwankung bei dieser Art geben (vgl. auch KÖHLER 1988 a). Möglich ist eine starke Abhängigkeit der Art von den jahresweise wechselnden Klimabedingungen.

Schließlich ist noch der Voltinismus in die Überlegungen einzubeziehen. BRUCKHAUS (1992) konnte aufgrund von Laborversuchen für *C. biguttulus* und *C. brunneus* fakultativ mehrjährige Entwicklung wahrscheinlich machen. Die Ergebnisse lassen annehmen, daß im Freiland zumindest die Embryonen aus spät im Jahr abgelegten Eiern teilweise erst im übernächsten Jahr oder

noch später schlüpfen. Dies ermöglicht eine erhebliche Vergrößerung der Flexibilität gegenüber kühleren oder schwankenden klimatischen Bedingungen. BRUCKHAUS (l.c.) sieht hierin einen wesentlichen Grund dafür, daß bei den beiden Arten derzeit keine Verbreitungsgefährdung in Mitteleuropa besteht. Kenntnisse über den Voltinismus anderer, stärker stenotoper Feldheuschreckenarten in Mitteleuropa, wie z.B. *C. mollis*, wären zur Überprüfung dieser Hypothese von großem Interesse.

Beim Vergleich mit Literaturangaben zur ökologischen Differenzierung der drei Arten werden die hiesigen Feststellungen nur teilweise bestätigt.

So wird *C. brunneus* im Vergleich mit *C. biguttulus* von einer Reihe von Autoren eine stärkere Bevorzugung trockener Böden zugesprochen (RÖBER 1951, HARZ 1957, HEMPEL & SCHIEMENZ 1963, SCHMIDT & SCHLAGBAUER 1965; vgl. auch THOMAS et al. 1993). Zur umgekehrten und damit meinen Ergebnissen entsprechenden Einschätzung kommen BROCKSIEPER (1978) und SZIJJ (1985); die Ergebnisse von JAKOVLEV (1959) bleiben in dieser Hinsicht unklar.

Interessant ist dabei ein Ergebnis aus Laborversuchen von INGRISCH und BOEKHOLT (1983): Im Wahlversuch zwischen verschiedenen feuchten Substraten zeigten *C. brunneus*-Weibchen bei der Eiablage eine deutliche Präferenz für trockene Substrate, während *C. biguttulus* sich eher neutral verhielt. Die beiden Autoren ordnen aufgrund des Testergebnisses *C. brunneus* ein stärker xerophiles Verhalten zu als *C. biguttulus*. Nach meinen Untersuchungsergebnissen halte ich es für möglich, daß *C. brunneus* (aus unbekanntem Gründen) die aufgrund der Geländemorphologie und der anderen genannten Faktoren insgesamt besonders xerothermen Biotope nicht in dem Maß wie die beiden anderen Arten besiedeln kann. Es ist dann für die Art notwendig, innerhalb der thermisch nicht so begünstigten Flächen die relativ wärmsten, d.h. meist die trockensten Stellen für die Eiablage auszusuchen, um eine erfolgreiche Entwicklung zu gewährleisten.

INGRISCH (1983 a und b) stellte allerdings auch eine größere Trockenresistenz der Eier bei *C. brunneus* im Vergleich zu *C. biguttulus* fest. Dies ist nach den obigen Überlegungen nicht unbedingt zu erwarten, kann aber auch mit anderen Faktoren zusammenhängen. So kann die genannte interspezifisch unterschiedliche Phänologie, auf die INGRISCH (1983 a) in entsprechendem Zusammenhang auch hinweist, eine Rolle spielen: Weil *C. brunneus* früher im Jahr als *C. biguttulus* das Imaginalstadium erreicht, ist auch mit einer früheren Ablage der Eier zu rechnen, weshalb diese vor der Überwinterung für längere Zeit einer möglichen sommerlichen Austrocknung ausgesetzt sind.

Bezüglich der Raumstruktur der Vegetation macht nur OSCHMANN (1973) eine meinen Feststellungen widersprechende Angabe (auf Kahlschlägen fand er *C. biguttulus* bei Vegetations-Deckungsgraden unter 50 %, *C. brunneus* aber in späteren Sukzessionsstadien in hochgrasigen Partien). RÖBER (1951), BRINKMANN (1991) und KLEINERT (1992) ordnen *C. brunneus* im Vergleich mit *C. biguttulus* entsprechend meinen Ergebnissen vegetationsärmeren Biotope zu, während BROCKSIEPER (1978) in dieser Beziehung für *C. brunneus* ein eurypotentes Verhalten und für *C. biguttulus* ein Optimum im Bereich mittlerer Vegetationsdeckung feststellte. Die Ergebnisse zur Abhängigkeit

von *C. biguttulus* von der Vegetationshöhe, die FEDERSCHMIDT (1989; auf Individuenzahlen bezogen) darstellt, zeigen eine gute Übereinstimmung mit den hier vorgelegten Werten.

JAKOVLEV (1959) diskutiert aufgrund seiner Ergebnisse, die z.T. den hier vorgelegten ähneln, die Rolle der Vegetationsstruktur als Faktor, der die Auswirkungen mikroklimatischer Faktoren modifiziert. So betont er die Bindung von *C. mollis* an Grasvegetation und vermutet, daß die Art aus diesem Grund bei seinen Untersuchungen außer an den trocken-heißen Stellen auch in kühl-feuchteren Bereichen zu finden war. *C. brunneus* bezeichnet er als "Bodentier" mit relativ großer mikroklimatischer Valenz.

BROCKSIEPER (1978) hat bei der Untersuchung von zwei weiteren Faktoren Ergebnisse erhalten, die eine ähnliche ökologische Relation von *C. brunneus* und *C. biguttulus* wie in meinem Untersuchungsgebiet nahelegen: die Sonnenstrahlung und die nächtliche Abkühlung. *C. biguttulus* tendiert dabei stärker zu Lebensräumen mit höherem Strahlungsgenuß und geringerer nächtlicher Abkühlung als *C. brunneus*.

Bezüglich der Einschätzung von *C. mollis* im Vergleich zu den beiden anderen Arten besteht bei den oben genannten Autoren weitgehende Einigkeit. Zumindest wird diese Art allgemein als stenotoper Besiedler sehr xerothermer Biotope angesehen (Ausnahme: RÖBER 1951, z.T. auch JAKOVLEV 1959 - s.o.-). HEMPEL & SCHIEMENZ (1963) sowie OSCHMANN (1973) konnten in den Habitaten von *C. mollis* durch Messung geringere Luftfeuchtwerte (z.T. auch höhere Temperaturen) als in denen von *C. biguttulus* und *C. brunneus* nachweisen. SÄNGER (1977) fand allerdings in der Vegetationsstruktur keine wesentlichen Unterschiede zwischen *C. mollis* und *C. biguttulus*.

Generell kommen für die genannten Abweichungen in der vergleichenden Einschätzung der drei Arten vor allem zwei Gründe in Betracht: Zum einen tatsächliche regionale Unterschiede (es wurden unterschiedlichste Teilräume Mitteleuropas untersucht, siehe dazu auch das folgende Kapitel), zum anderen uneinheitliche Methoden der Biotopbeschreibung bzw. divergierende Verwendung von Begriffen. Insbesondere könnte dies für den Begriff "trocken" gelten. Bei meinen Untersuchungen wurden zur Einschätzung der Bodenfeuchte, wie beschrieben, vor allem die Indikatorwerte der angetroffenen Pflanzenarten herangezogen. Insbesondere in den älteren Arbeiten finden sich hierzu keine Angaben, es ist möglich, daß z.T. aus lückiger Vegetation auf trockenen Boden geschlossen wurde, wobei gerade in den Habitaten von *C. brunneus* häufig mit anderen Faktoren gerechnet werden muß, die zu lückigem Bewuchs führen (z.B. anthropogene Störungen).

Von grundlegender Bedeutung im Zusammenhang mit den ökologischen Unterschieden zwischen den Arten (sowie dem innerhalb einer Art geographisch differenzierten ökologische Verhalten, s.u.) dürfte die Lage der Untersuchungsgebiete im jeweiligen Gesamtareal der Art sein. Die Kenntnisse sind hierüber jedoch bei allen drei Arten noch sehr lückenhaft, hinzu kommen große Unklarheiten in der Systematik (Unterarten, Abtrennung verwandter Arten, s. z.B. SCHMIDT 1987). Bei allen drei Arten umfaßt das Gesamtareal große Teile Europas und Asiens (HARZ 1975). Eindeutig ist, daß die nördliche

Arealgrenze von *C. mollis* in Europa, entsprechend seiner starken Xerothermophilie, sehr viel weiter südlich verläuft als bei den beiden anderen Arten (Dänemark, Raum Leningrad; HOLST 1986). *C. biguttulus* scheint in Skandinavien etwa bis zum Polarkreis und *C. brunneus* noch etwas weiter, etwa bis 68° n.Br., vorzudringen (l.c.) - auch das entspricht den Ergebnissen aus meinem Untersuchungsgebiet, nach denen *C. brunneus* eine etwas geringere Xerothermophilie aufweist als *C. biguttulus*. Entsprechende Aussagen bezüglich der südlichen Verbreitungsgrenzen in Europa erscheinen derzeit kaum möglich, insbesondere wegen des ungeklärten Status dortiger Unterarten bzw. verwandter Arten (HARZ 1975, INGRISCH 1994).

3.6.2 Naturräumliche Differenzierung

Von den drei Arten können hier nur *C. biguttulus* und *C. brunneus* genauer abgehandelt werden. Bei *C. mollis* deutet sich zwar möglicherweise eine Tendenz an (stärker xerothermophiles Verhalten im Mittelrheingebiet, verglichen mit dem Naheraum - weitere Teilräume ohne Nachweise -), doch ist die Datenbasis bei dieser Art zu gering, um weitergehende Aussagen zu ermöglichen.

3.6.2.1 *Chorthippus biguttulus*

Ein Teil der bei der Geländemorphologie (Abb. 40) als signifikant nachgewiesenen regionalen Abweichungen läßt sich nach dem Prinzip der regionalen Stenotopie interpretieren.

So werden im Westerwald, dem klimatisch am stärksten benachteiligten der sechs Teilräume, von *C. biguttulus* Hänge gegenüber anderen Oberflächenformen stärker bevorzugt als im restlichen Untersuchungsgebiet, Hangneigungen unter 7° werden hier stärker gemieden. Da es sich überwiegend um mehr oder weniger südexponierte Hänge handelt, kann auf eine stärkere Bindung an mikroklimatisch begünstigte Standorte in diesem Teilraum geschlossen werden. Dem entsprechen umgekehrt im klimatisch am meisten begünstigten Teilraum, der Region Rhein-Ahr, der höhere Wert für die Gesamtheit der Ebenen und Hohlformen, bei der Hangneigung die gut abgesicherte Verschiebung zu flacheren Hängen und bei der Exposition die relativ stärkere Besiedlung von nicht sonnenexponierten Hängen (signifikant für Nordost-Hänge).

Ähnliches gilt für die Bodeneigenschaften (Abb. 41), wo zumindest im Raum Rhein-Ahr durch die Bevorzugung der vergleichsweise "kalten" und feuchten Lehmböden und die relative Meidung stein- und blockreicher Böden sowie durch die Verschiebung zu feuchteren Bodenfeuchtestufen (signifikant für "halbtrocken") wiederum die oben genannte Interpretation bestätigt wird.

Interessant erscheint die Verschiebung zu besonders mageren Böden im Raum Lahntal/Taunus und das gegenteilige Phänomen im Hunsrück-Nahe-Raum (dem im erstgenannten Raum eine auffallende Bevorzugung und im zweiten Raum Meidung der meist mageren Kuppen bzw. Hügel entspricht). Auch bei der vergleichenden Betrachtung der Werte der Biotoptypen-Gruppen

(Abb. 42) fällt ein Unterschied zwischen diesen beiden Teilräumen auf, der offenbar mit den obigen zusammenhängt: das Zurücktreten von intensiveren Nutzungstypen zusammen mit Bauwerken im Lahn-Taunus-Raum und das gegenteilige Phänomen im Raum Hunsrück-Nahe (hier das gleichzeitige Zurücktreten der Grasland-/Heide-Biotope ebenfalls signifikant). Betrachtet man in diesem Zusammenhang die bei FROELICH (1990) dargestellte geographische Verbreitung der nahestehenden Art *C. mollis*, so fällt ihr verbreitetes Vorkommen im Naheraum und das Fehlen von Nachweisen dieser Art im Lahntal auf. Da *C. mollis* in besonderem Maße die mageren und extrem mageren Biotope besiedelt (s.o., Kap. 3.6.1), erscheint die Möglichkeit der Beteiligung von Konkurrenzerscheinungen zwischen *C. biguttulus* und *C. mollis* nicht ausgeschlossen. So wäre es denkbar, daß *C. biguttulus* im Naheraum von *C. mollis* teilweise aus diesen Magerbiotopen verdrängt wird. Da *C. mollis* im Lahntal und Taunus fehlt (aus klimatischen Gründen?), könnte *C. biguttulus* dort relativ mehr Magerbiotope besiedeln, während im Naheraum für die Art intensivere Nutzungsformen (z.B. Äcker) und Bauwerke (Wege) eine größere Rolle spielen. Zur Klärung dieser Zusammenhänge (beispielsweise auch in Bezug auf die Abweichungen der Werte für Bauwerke in den Räumen Rhein-Ahr und Eifel) sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Innerhalb der Biotypen-Gruppe "Grasland/Heide" (Abb. 43) spiegelt sich in Bezug auf die nach Bodenfeuchte abgestuften Graslandtypen (Naßwiese bis Trockenrasen) im wesentlichen wohl die gleiche Tendenz wider wie bei den Bodenfeuchtestufen selbst, d.h. es deutet sich im Sinne des Kühnelt'schen Prinzips die Bevorzugung trockenerer Graslandtypen in den relativ feucht-kühlen Teilräumen an (signifikant: die stärkere Bevorzugung von Halbtrockenrasen im Westerwald).

Die regionalen Unterschiede bezüglich der Raumstruktur der Vegetation (Abb. 44, 45) lassen sich beim Teilraum Rhein-Ahr ebenfalls im Sinne des Prinzips der regionalen Stenotopie interpretieren: in diesem klimatisch bevorzugten Raum werden, verglichen mit den übrigen Teilräumen, offenbar höhere Deckungsgrade und Raumwiderstände sowohl der Moos- und Flechtenschicht als auch der Gras- und Krautschicht bevorzugt (signifikant für fünf - teils zusammengefaßte - Werte). Es besteht hier also eine geringere Tendenz zu Vegetationsstrukturen, die einerseits einen besonders hohen Strahlungsgenuß ermöglichen, und andererseits weniger Verdunstungsschutz bieten (vgl. WINGERDEN et al. 1993).

3.6.2.2 *Chorthippus brunneus*

Auch bei dieser Art läßt sich ein Teil der als signifikant nachgewiesenen regionalen Abweichungen nach dem Prinzip der regionalen Stenotopie interpretieren.

Dies gilt im Bereich der Geländemorphologie (Abb. 46) und der Bodeneigenschaften (Abb. 47) für die fehlenden Funde auf ebenen Flächen und den geringen Wert für Lehmböden im Westerwald, den erhöhten Wert sowohl für felsige als auch für trockene Böden in der Eifel und den erhöhten Wert für feuchte Böden im Raum Rhein-Ahr. Die anderen fünf signifikanten Abwei-

chungen sind ohne zusätzliche Informationen kaum zu deuten, im Fall der Hangexpositionen im Raum Rhein-Ahr erscheint die Situation widersprüchlich (erhöhte Werte sowohl für Nord- als auch für Südwest-Hänge).

Die vergleichende Betrachtung der Werte der Biotoptypen-Gruppen (Abb. 48) läßt im Fall der Gesteinsbiotope im Westerwald und im Fall der Gehölzbiotope sowohl im Westerwald als auch im Rhein-Ahr-Raum regional stenotopes Verhalten vermuten (verstärkte Besiedlung von sich leicht erwärmenden Gesteinsbiotopen und verringerte Besiedlung von schattigen Gehölzbiotopen im feucht-kühlen Westerwald, umgekehrt verstärkte Besiedlung der letzteren im warm-trockenen Teilraum Rhein-Ahr).

Ähnliches läßt sich bezüglich der Raumstruktur der Vegetation (Abb. 49, 50) im Raum Rhein-Ahr sagen. Hier ist eine signifikante Verschiebung zu größerem Raumwiderstand der Gras- und Krautschicht und zu höheren Moos- und Flechtenschichten festzustellen, also zu Strukturen, die ein weniger warm-trockenes Klima der bodennahen Luftschicht erwarten lassen (ähnliche Tendenzen auch beim Deckungsgrad und Raumwiderstand der Moos- und Flechtenschicht sowie beim Deckungsgrad der Gras- und Krautschicht, hier jedoch nicht signifikant).

Als Informationsquelle für die Frage nach großräumigeren Unterschieden in den ökologischen Ansprüchen der drei Arten sind die oben angeführten Angaben aus der Literatur von Interesse, die sich auf verschiedene Regionen Mitteleuropas beziehen. Ein detaillierter Vergleich untereinander und mit den vorliegenden Ergebnissen ist jedoch mangels einheitlicher Begriffe und Maßstäbe nicht möglich. Als Hinweis kann aber eine Angabe von DETZEL (1991) dienen. Er spricht *C. biguttulus* in Baden-Württemberg nur eine leichte Xerothermophilie zu und weist auf den damit bestehenden Gegensatz zu Niedersachsen hin. Wegen des insgesamt wärmeren und trockeneren Klimas in Baden-Württemberg läßt sich diese Einschätzung im Sinne des Kühnelt'schen Prinzips interpretieren.

3.6.3 Zusammenfassung *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* (Abb. 32-50)

In der Reihenfolge von der stärksten zur schwächsten Bindung an xerotherme Lebensräume im Untersuchungsgebiet sind die drei Arten eindeutig folgendermaßen anzuordnen: *C. mollis* - *C. biguttulus* - *C. brunneus*. Diese Abfolge läßt sich für folgende Faktorenkomplexe nachweisen: Regionalklima, Höhenlage, Geländemorphologie, Bodeneigenschaften sowie für mehrere Typisierungsmerkmale der Biotope. Die Parallelität zur Phänologie und zur Lage der Areale der drei Arten wird aufgezeigt, der Einfluß des Voltinismus diskutiert. Die Interpretation der Ergebnisse zur Raumstruktur der Vegetation ist in dieser Beziehung komplizierter. Es deutet sich aber unter anderem an, daß *C. brunneus* die relative Ungunst seiner Habitats z.T. ausgleicht, indem er stärker als die beiden anderen Arten solche Mikrohabitate aufsucht, die einen erhöhten Strahlungsgehalt gewährleisten.

Eine umgekehrte Abfolge, d.h. *C. brunneus* - *C. biguttulus* - *C. mollis* ergibt sich bezüglich "Brachen aus offenem Boden", Gesteinsabbaustellen und Waldschlägen, also "jungen" Biotoptypen. Da *C. brunneus* auch auf abgeernteten Feldern am häufigsten angetroffen wird und offenbar das beste Flugvermögen besitzt, wird dieser Art im Untersuchungsgebiet die größte Vagilität zugesprochen.

In der Literatur finden sich bezüglich der ökologischen Unterschiede zwischen *C. biguttulus* und *C. brunneus* z.T. abweichende Einschätzungen. Insbesondere werden einige Angaben gemacht, nach denen *C. brunneus* als die stärker xerophile Art erscheint. Mögliche Gründe für diese Abweichungen werden erörtert.

Bei den Arten *C. biguttulus* und *C. brunneus* sind jeweils mehrere naturräumliche Differenzierungen der Habitatpräferenzen nachweisbar, die sich nach dem Prinzip der regionalen Stenotopie erklären lassen. Weitere Unterschiede bei *C. biguttulus* betreffen zwei Teilräume, von denen nur der eine gleichzeitig von der dritten verwandten Art *C. mollis* besiedelt ist. Hier wird deshalb die Möglichkeit der Beteiligung von Konkurrenzerscheinungen erörtert.

3.7 *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) 1821

C. parallelus ist die häufigste Saltatorienart im Untersuchungsgebiet. Entsprechend umfangreich ist das hier zugrundeliegende Datenmaterial. Dies bedeutet für die statistische Prüfung der Ergebnisse, daß im Vergleich zu anderen, seltener gefundenen Arten schon geringere Abweichungen von den Mittelwerten als signifikant nachweisbar sind. Die bei der folgenden Darstellung der Ergebnisse auffallende relativ große Zahl von Nachweisen signifikanter Abweichungen bei *C. parallelus* darf also nicht so interpretiert werden, daß die Art besonders spezialisierte Habitatpräferenzen aufweise!

3.7.1 Gesamtes Untersuchungsgebiet

3.7.1.1 Ergebnisse

Höhenlage:

Die Darstellung der Höhenverbreitung von *C. parallelus* bei FROELICH (1990) läßt eine relativ gleichmäßige Verteilung der Funde auf die Höhenstufen über 150 m ü.NN erkennen, während die niedrigeren Lagen geringer besetzt sind. Letzteres wurde von mir zunächst auf eine nicht zufallsmäßige Auswahl von Stichproben zurückgeführt (größerer Anteil von untersuchten Xerothermbiotopen in den Tieflagen). Die inzwischen mögliche genauere Analyse zeigt jedoch, daß diese geringere relative Häufigkeit in den Lagen unter 150 m ü.NN mit großer Sicherheit eine tatsächlich geringere Repräsentanz in tieferen Lagen anzeigt. Der Unterschied zwischen Hoch- und Tieflagen bleibt nämlich praktisch gleich (und ist in beiden Fällen mit $p < 0,001$ hochsignifikant), wenn nur die Untersuchungsflächen mit frischen, feuchten und nassen Böden zur Berechnung herangezogen, die Xerothermbiotope also ganz ausgeklammert werden.

Geländemorphologie (Abb. 51):

Grundsätzlich werden hängige und ebene Lagen in ähnlich starkem Maße besiedelt. Die steileren Hänge (über 15°) werden jedoch signifikant gemieden, die übrigen signifikant bevorzugt (Neigungen von 2-7° möglicherweise am stärksten). Es handelt sich demnach offenbar um den ökologischen Potentzyp "oligo-mesoeurypotent".

Es werden weder besonnte noch absonnige Hänge insgesamt bevorzugt, jedoch ist die Bevorzugung von SO-Hängen bemerkenswerterweise signifikant und diejenige von O- und NO- Hängen möglicherweise ebenfalls gegeben.

Bodeneigenschaften (Abb. 52):

Signifikant bevorzugt wird die Bodenart Lehm, während drei tendenziell "trockene" Bodenarten (Kies, Steine/Blöcke, Fels) signifikant zurücktreten. Diese Tendenz wird bei der Betrachtung der Bodenfeuchtestufen noch deutlicher: hier zeigt sich eine klare Bevorzugung frischer und feuchter Böden, für

letztere gilt dies offenbar in noch stärkerem Maße. Allerdings ist der Wert für halbtrockene Böden trotz seines signifikanten Zurücktretens keineswegs zu vernachlässigen, und auch trockene Böden werden noch besiedelt, wenn auch in geringem Maße. Die Streubreite ist also groß, es handelt sich offenbar um ein typisch poly-mesoeurypotentes Verhalten gegenüber diesem Faktor.

Ähnliches gilt für die Stickstoffversorgung. Eine große Streubreite von extrem mageren bis reichen Böden wird besiedelt, jedoch nicht gleichförmig: auf mageren Böden wurde die Art signifikant häufiger, schon auf mittleren sowie auf reichen Böden signifikant seltener angetroffen, als es bei neutralem Verhalten gegenüber diesem Faktor zu erwarten wäre (oligo-mesoeurypotentes Verhalten).

Biotoptypen-Gruppen (Abb. 53):

Die einzige Gruppe mit einer über dem zu erwartenden mittleren Wert liegenden relativen Häufigkeit ist die der Grasland-/Heide-Biotope, die Bevorzugung ist signifikant. Besonders stark zurück treten die Biotoptypen aus der Gruppe der Wälder. Die restlichen Gruppen weisen zwar z.T. ebenfalls signifikant verringerte Werte auf, werden jedoch in nicht zu vernachlässigender Weise genutzt, so daß auch hier von einer relativ großen Streubreite gesprochen werden kann.

Feuchtbiotope (Abb. 54):

Zusätzlich zum Gesamtwert der Uferbiotope (eingeschränkt auch dem der Sumpfbiotope) (Abb. 53) können die Einzelwerte der entsprechenden Biototypen und -merkmale als weitere Hinweise auf die relativ große Streubreite der Art verbucht werden.

Fels- und Gesteinsbiotope (Abb. 54):

Innerhalb dieser Gruppe, die insgesamt relativ gering vertreten, aber nicht zu vernachlässigen ist, spielen vor allem kleine Felsflächen eine Rolle, Felswände treten signifikant zurück. Bevorzugt werden Abbaustellen gegenüber natürlichen Felsbiotopen. Beides hängt wahrscheinlich mit der oben dargestellten Meidung sehr steiler Hangneigungen zusammen. Bei den meisten anderen Arten kann die Besiedlung der oft relativ jungen Abbaustellen als Hinweis auf das Ausmaß der Vagilität gedeutet werden. Wegen der ausgeprägten Eurytopie gilt dies für *C. parallelus* nicht: die Wahrscheinlichkeit, daß eine Besiedlung von unmittelbar benachbarten Biotopen her möglich war, ist sehr groß.

Grasland-/Heide-Biotope (Abb. 55):

Innerhalb dieser für die Art bedeutendsten Biotoptypen-Gruppe entspricht die Verteilung auf die nach Feuchtestufen differenzierten Graslandtypen weitgehend derjenigen auf die Bodenfeuchtestufen insgesamt. Die "Sondertypen" aus dieser Gruppe (Borstgrasrasen bis Wald-Schlag) werden ebenfalls in z.T. erheblichem Maß besiedelt, nur Brachen aus offenem Boden und Weinbergsbrachen treten signifikant zurück.

Bezüglich der anthropogenen Nutzung werden beweidete Flächen bevorzugt, die Nutzungsintensität kann offenbar beliebig sein (sowohl extensiv genutzte als auch die Gesamtheit der intensiv und mittel genutzten Flächen werden signifikant bevorzugt), nur der Wert für aufgegebene Nutzung ist signifikant verringert.

Gehölz/Feldrain-Biotope, Wälder, Intensivere Nutzungsformen und Bauwerke (Abb. 53 - 55):

Im Bereich von Gehölzen oder Feldrainen wurde *C. parallelus* mäßig häufig angetroffen (Abb. 53). Im einzelnen handelt es sich vor allem um kleinere Strauchbestände und Feldraine (Abb. 55).

Wälder sind zu vernachlässigen. Auch die Darstellung der Einzelwerte für "intensivere Nutzungsformen" kann hier mangels wesentlicher Aussagen unterbleiben. Es handelt sich dabei vornehmlich um brachgefallene Äcker.

Im Bereich von Bauwerken (Abb. 54) wurde die Art wiederum mäßig häufig angetroffen. Dabei werden Wege und Plätze signifikant bevorzugt, während Straßen und allgemein versiegelte Flächen signifikant gemieden werden.

Raumstruktur der Vegetation (Abb. 56, 57):

- Moos- und Flechtenschicht

Es sind einige deutliche Tendenzen zu erkennen: Der Deckungsgrad spielt offenbar keine große Rolle, nur vollständige Deckung wird signifikant gemieden, während Flächen ohne Moos- und Flechtenschicht (Deckungsgrad null) signifikant etwas bevorzugt werden. Signifikant ist weiterhin die Bevorzugung hoher Raumwiderstände und großer Schichthöhen.

- Gras- und Krautschicht

Nach den vorliegenden Ergebnissen bevorzugt *C. parallelus* eine Gras- und Krautschicht von hohem Deckungsgrad (80-100 %) mit hohem Raumwiderstand und geringer Schichthöhe (unter 10 cm), wobei die Streubreite des Auftretens allerdings wiederum groß ist (eurypotentes Verhalten).

3.7.1.2 Diskussion

In den Grundzügen, z.T. sogar in den Details, werden mit dem oben gesagten die Angaben aus der Literatur bestätigt (z.B. CHOPARD 1951, HARZ 1957, JAKOVLEV 1959, DREUX 1961/62 und 1972, HOFFMANN 1962, SCHIEMENZ 1969, RÖBER 1970, MOISONNIE et al. 1977, STEINHOFF 1982, KÖHLER 1988 a, ILLICH & WINDING 1989, VOISIN 1990, BRUCKHAUS 1992, KLEINERT 1992).

Wegen der Vergleichbarkeit der Methodik und des Datenumfangs sind besonders zwei Untersuchungen aus Frankreich interessant. So ermittelte DREUX (1961/62 und 1972) eine mit dem Ariditätsindex, d.h. mit zunehmender

Feuchtigkeit, ansteigende relative Häufigkeit, also hygrophiles Verhalten. Dies entspricht meinen Feststellungen in Bezug auf die Bodenfeuchtestufen. Die für mein Untersuchungsgebiet sich andeutende relative Meidung ausgesprochen nasser Standorte wiederum wird z.B. von JAKOVLEV (1959) bestätigt.

Bemerkenswert sind die Verhältnisse der relativen Häufigkeiten für die Hangexpositionen, die VOISIN (1990) im französischen Zentralmassiv ermittelte. Diese stimmen mit den von mir gefundenen Verhältnissen bei sechs bis sieben der acht unterschiedenen Expositionen auffallend genau überein (deutliche Abweichung nur bei NO), so daß feine Unterschiede in der Gunst der Hangexpositionen zu vermuten sind, die über große geographische Räume hinweg ähnlich wirken. Die kausalen Zusammenhänge sind größtenteils noch unklar, insbesondere die Bevorzugung m.o.w. östlicher Expositionen erscheint auf den ersten Blick nicht verständlich, da Osthänge gegenüber Westhängen thermisch etwas benachteiligt sind (morgendliche Verdunstung des Taus, GEIGER 1961). Allerdings weist VOISIN (1990) auf einen Zusammenhang hin, der m.E. eine plausible Erklärungsmöglichkeit bietet. *C. parallelus* zeigt, ebenso wie viele andere Orthopteren, bei kühlen Temperaturen ein ausgeprägtes Verhalten zur direkten und effektiven Nutzung der Wärmestrahlung der Sonne ("Sonnenbaden"). Die möglichst rasche Erwärmung des Körpers bei suboptimalen Temperaturen dürfte von wesentlicher Bedeutung für die Arterhaltung sein (vgl. auch DINGLE et al. 1990). Da in den frühen Morgenstunden besonders niedrige Lufttemperaturen bei gleichzeitig oftmals schon intensiver Sonnenstrahlung zu verzeichnen sind, ist die Bedeutung des "Sonnenbadens" um diese Tageszeit vermutlich am größten (eigene Geländebeobachtungen bestätigen dies), was den Bewohnern ostexponierter Hänge einen Vorteil verschaffen dürfte.

EHRLINGER (1991) bestimmte die Abundanzen von *C. parallelus* an den vier Hauptexpositionen einer nahezu kegelförmigen Hügelkuppe. Er fand ebenfalls am Osthang einen höheren Wert als am Westhang. Der von ihm festgestellte vergleichsweise besonders hohe Wert für den Nordhang dürfte durch den insgesamt xerothermen Charakter des Hügels zu erklären sein (vgl. meine Feststellungen zur Bodenfeuchte).

Für die kausale Erklärung des ökologischen Verhaltens der Art dürften die Ansprüche während der Embryonalentwicklung von großer Bedeutung sein. BRUCKHAUS (1990) verglich in Laborversuchen unter verschiedenen Bedingungen die embryonale Entwicklungsdauer von *C. parallelus* mit derjenigen der stärker thermophilen und allgemein stärker stenotopen Art *Gomphocerus rufus* (vgl. Kap. 3.9). Er ermittelte für *C. parallelus* eine bei gleichen Temperaturen raschere Entwicklung der Eier, sowie geringere Vitalitätsverluste sowohl bei besonders hohen als auch niedrigen Temperaturen. Dies dürften wesentliche Faktoren für die große ökologische Valenz und die geringe Thermophilie dieser Art sein. Ähnliches ergaben vergleichende Untersuchungen der Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung der Arten *C. parallelus*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* durch BRUCKHAUS (1992) im Labor. Er stufte *C. parallelus* in dieser Beziehung als meso-eurypotent ein, *C. biguttulus* und *C. brunneus* hingegen als poly-eurypotent.

Weiterhin ist auch hier der Voltinismus in die Überlegungen einzubeziehen. Ebenso wie für *C. biguttulus* und *C. brunneus* konnte BRUCKHAUS (1992) für *C. parallelus* fakultativ mehrjährige Entwicklung aufgrund der Laborergebnisse wahrscheinlich machen. Dies könnte ein wesentlicher Grund für die Eurytopie der Art sein. (Zu weiteren Überlegungen zu diesem Thema vgl. Kap. 3.6.1.2.)

Auch hinsichtlich der Nahrungswahl ist *C. parallelus* wenig anspruchsvoll. Nach BERNAYS (1970 a und b) werden zwar Gräser gegenüber anderen Pflanzen stark bevorzugt, eine Selektion bestimmter Grasarten findet aber nur in geringem Maße statt (vor allem durch Larven), auch harte und behaarte Gräser werden zumindest von den Imagines nicht verschmäht. Ähnliches berichten ILLICH & WINDING (1989). Dieses generalistische Verhalten bei der Nahrungswahl dürfte aber auch für verwandte, eher stenotope Arten gelten, so daß hierin nicht die entscheidenden Gründe für die Eurytopie von *C. parallelus* zu vermuten sind.

3.7.2 Naturräumliche Differenzierung

Vergleicht man die beiden klimatisch am stärksten differierenden Teilräume Westerwald und Mittelrhein-Ahr, so scheinen die Ergebnisse zur Geländemorphologie und den Bodeneigenschaften (Abb. 51 und 52) teilweise dem Prinzip der regionalen Stenotopie zu entsprechen. Dies kann für das Verhältnis von "Hang" und "Ebene" und für die Hangexpositionen vermutet werden (im Westerwald leichte Bevorzugung von Hängen, in der Region Rhein-Ahr Bevorzugung von Ebenen; stärkeres Hervortreten der Expositionen O, SO, S und SW im Westerwald). Auch die Verschiebungen zu feuchteren und intensiver genutzten Graslandtypen (Abb. 55), sowie zu höheren Deckungsgraden, Raumwiderständen und Schichthöhen der Gras- und Krautschicht (Abb. 56, 57) im Raum Rhein-Ahr und zu geringeren Raumwiderständen der Gras- und Krautschicht im Westerwald deuten in diese Richtung, ohne daß eindeutige Aussagen möglich sind. Dem stehen nämlich die stärkere Bevorzugung etwas steilerer Hänge und die insgesamt etwas erhöhten Werte für halbtrockenen und trockenen Boden im Raum Rhein-Ahr gegenüber (z.T. signifikante Unterschiede; ähnliche, aber nicht als signifikant nachweisbare Verschiebungen im Moseltal), was dem o.g. Prinzip widerspricht.

Diesbezüglich ist ein Vergleich mit den Ergebnissen von VOISIN (1990) interessant, der im französischen Zentralmassiv auffallende Unregelmäßigkeiten der relativen Häufigkeiten und der Abundanzen von *C. parallelus* in den Höhenstufen fand und die Hypothese aufstellte, diese seien auf genetische Unterschiede in den Wärmebedürfnissen verschiedener Populationen der Art zurückzuführen. Immerhin konnte nachgewiesen werden, daß die in den dortigen Gipfelregionen lebenden Populationen Besonderheiten in der Färbung aufweisen (Vorherrschen brauner Formen, vermutlich im Zusammenhang mit der besseren Nutzung der Wärmestrahlung, GUERRUCCI & VOISIN 1988).

Insofern erscheint es auch denkbar, daß z.B. in den klimatisch begünstigten Tallagen meines Untersuchungsgebiets Populationen mit besonderer genetischer Anpassung existieren. Entsprechendes könnte für einige Abweichungen in anderen Teilräumen gelten (Zurücktreten der Kuppen/Hügel, besonnten Ex-

positionen und trockenen Böden sowie Verschiebung zu feuchteren Graslandtypen im Raum Hunsrück-Nahe, möglicherweise also hier verstärkte Hygrophilie, umgekehrte Tendenz im Raum Lahn-Taunus). Auf weitere Auffälligkeiten aus dem Raum Hunsrück-Nahe, die der obigen Vermutung z.T. widersprechen, sei hier nur hingewiesen: der erhöhte Wert für Weinbergsbrachen und die Tendenz zu einer weniger üppigen Gras- und Krautschicht.

Neben genetischen Unterschieden ist bei dieser Art auch der Voltinismus als Faktor in Erwägung zu ziehen, der zur Erklärung widersprüchlich erscheinender naturräumlicher Differenzierung der Habitatpräferenzen beitragen kann. Als Art mit wahrscheinlich fakultativ mehrjähriger Entwicklung (s.o.) sind für *C. parallelus* ähnliche Zusammenhänge anzunehmen, wie sie bereits für *Metricoptera bicolor* dargelegt wurden (siehe Kap. 3.3.2).

Beim derzeitigen Stand der Kenntnisse kann nur geschlossen werden, daß die Verhältnisse offenbar sehr komplex sind und weitere Untersuchungen lohnend wären.

Geht man allein von den im Vergleich zu anderen Arten großen Stichproben aus, so wäre bei *C. parallelus* im Untersuchungsgebiet insgesamt eine relativ große Zahl statistisch nachweisbarer naturräumlicher Unterschiede in den Habitatpräferenzen zu erwarten. Unter diesem Aspekt ist die Zahl der nachweisbaren Differenzen eher als gering zu werten, wie es bei einer euryöken Art auch zu erwarten ist, das ökologische Verhalten der Art scheint sich im Untersuchungsgebiet von Naturraum zu Naturraum relativ wenig zu unterscheiden.

Wie oben bereits dargelegt (Kap. 3.7.1.2), werden die Habitatpräferenzen der Art in der Literatur von den verschiedenen Autoren recht einheitlich beschrieben. Da die Angaben der dort genannten Autoren sich auf eine Anzahl recht weit gestreuter geographischer Räume beziehen (Mitteleuropa/ Westfalen/ Mittelrheingebiet/ Luxemburg/ ehemalige DDR/ Thüringen/ Frankreich/ französische Alpen/ französisches Zentralmassiv/ nördliche Pyrenäen/ österreichische Alpen), scheinen sich die Habitatpräferenzen der Art auf größere Distanzen ebenfalls recht wenig zu unterscheiden.

Es finden sich immerhin einige wenige Hinweise auf regionale bzw. naturräumliche Unterschiede im ökologischen Verhalten. DREUX (1961/62) fand die Art in den südlichen französischen Alpen als ausgesprochenes Gebirgstier nur in höheren Lagen, während sie weiter nördlich von den tiefsten bis in hohe Lagen vorkommt, wobei der Schwerpunkt unter 1500 m ü.NN liegt. VOISIN (1990) gibt einen Hinweis auf einzelne Vorkommen in der Camargue, d.h. an der Südgrenze des Areals der Art, die dort an besonders geschützten und feuchten Orten zu finden sind - also ganz im Sinne des Kühnelt'schen Prinzips. Die vom gleichen Autor genannten Unterschiede zwischen den Höhenstufen im Zentralmassiv wurden bereits angesprochen.

3.7.3 Zusammenfassung *Chorthippus parallelus* (Abb. 51-57)

Biotope, in denen *C. parallelus* im Untersuchungsgebiet am häufigsten angetroffen wurde, können nach den vorliegenden Ergebnissen zusammenfassend ungefähr folgendermaßen beschrieben werden: Höhenlage über 150 m ü.NN, eben oder schwach geneigt, ggf. (süd-)östliche Expositionen, frischer oder feuchter, magerer Lehmboden, genutzte Weide oder Wiese mittlerer Standorte, Moosschicht nicht flächendeckend, diese aber mit hohem Raumwiderstand und hochwüchsig, oder ganz fehlend, Grasschicht 80-100 % deckend, mit hohem Raumwiderstand und niedrig. Die Streubreite der besiedelten Biotoptypen ist groß, so daß die Art als eurytop zu charakterisieren ist.

Beim Vergleich mit einer Untersuchung aus dem französischen Zentralmassiv fallen die Übereinstimmungen bezüglich der Hangexpositionen auf. Dort wird als Erklärungsmöglichkeit für die Bevorzugung mehr oder weniger östlicher Expositionen auf die morgendliche Nutzung der Sonnenstrahlung hingewiesen. Das gleiche kann für den hiesigen Raum vermutet werden. Ergebnisse vergleichender Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung und zum Voltinismus sowie Kenntnisse über die Nahrungswahl werden als Erklärungsmöglichkeiten für die Eurytopie der Art angesprochen.

Die naturräumlich differenzierte Betrachtung der Habitatpräferenzen läßt aufgrund widersprüchlicher Ergebnisse komplizierte Verhältnisse erkennen. Einige Abweichungen entsprechen dem Prinzip der regionalen Stenotopie, andere scheinen ihm aber entgegengesetzt zu sein. Für die zuletzt genannten Fälle werden zwei Erklärungsmöglichkeiten diskutiert: Zum einen der wahrscheinlich fakultativ mehrjährige Entwicklungszyklus, zum anderen genetische Unterschiede in den klimatischen Ansprüchen verschiedener Populationen. Hierzu existieren Hinweise aus dem französischen Zentralmassiv, wo für Populationen der Gipfelregionen Besonderheiten in der Färbung nachgewiesen werden konnten. Insgesamt sind die regionalen und überregionalen Unterschiede in den Habitatpräferenzen bei *C. parallelus* eher als gering einzustufen.

3.8 *Chorthippus montanus* (CHARPENTIER) 1825

3.8.1 Gesamtes Untersuchungsgebiet

3.8.1.1 Ergebnisse

Höhenlage: *C. montanus* wurde im Untersuchungsgebiet zwar fast ausschließlich in mittleren bis höheren Lagen gefunden, doch geht die Meidung tieferer Lagen möglicherweise auf die dortige Zerstörung von Feuchtbiotopen zurück (siehe FROELICH 1990). Bei den **Geländeformen** werden ebene Flächen eindeutig bevorzugt, oft in Tälern oder Einschnitten gelegen (Abb. 58). An **Bodenarten** treten Lehm und Torf hervor. Charakteristisch ist die sehr deutliche Bevorzugung der Feuchtestufen "naß" und "feucht" bei gleichzeitiger Meidung bereits der frischen Böden (vgl. *C. parallelus*, Abb. 52). Der Schwerpunkt bezüglich der Stickstoffversorgung liegt im mittleren Bereich.

Die am stärksten bevorzugte **Biototypen-Gruppe** ist die der Sümpfe und Moore (dabei vorzugsweise eigentliche Moore), gefolgt von Grasland-/Heide-Biotopen. Gesteinsbiotope und "Bauwerke" werden signifikant gemieden (Abb. 58).

Innerhalb der **Grasland-/Heide-Biotope** werden - entsprechend den Bodenfeuchtestufen - Naß- und Feuchtwiesen sehr deutlich bevorzugt, sowie mittlere und extensive Nutzungsformen. Aufgegebene Nutzung wird signifikant gemieden (Abb. 59).

Die bevorzugte **Raumstruktur der Vegetation** ist durch eine 100 % (bis 80 %) deckende Gras- und Krautschicht mit mittlerem bis hohem Raumwiderstand und offenbar eher geringe Vegetationshöhen (unter 40 cm, gelegentlich aber auch darüber) gekennzeichnet (Abb. 59).

3.8.1.2 Diskussion

Größtenteils wird *C. montanus* auch in andernorts durchgeführten, in der Literatur beschriebenen Untersuchungen als ausgesprochen hygrophiler Bewohner feuchter und nasser Wiesen und von sumpfigen Orten (etwa Randgebiete von Hochmooren) charakterisiert (z.B. ZACHER 1917, WEIDNER 1954, HARZ 1957, SCHMIDT & SCHULZE 1961, HOFFMANN 1962, KALTENBACH 1963, RÖBER 1970, OSCHMANN 1973, SCHMIDT & BAUMGARTEN 1974, BROCKSIEPER 1978, SCHMIDT & SCHLIMM 1984, INGRISCH 1984, LORZ & CLAUSNITZER 1988, KLÄGE 1990).

Die Hygrophilie der Art steht offenbar in ursächlichem Zusammenhang mit dem Feuchtigkeitsbedarf der Eier: Von den von INGRISCH (1983 a) untersuchten Acrididen waren *C. montanus* und *M. grossus* die beiden Arten mit den höchsten Ansprüchen in dieser Beziehung. Dementsprechend zeigten Laborversuche, daß die Weibchen für die Ablage der Eier feuchten bzw. nassen Sand gegenüber trockenem bevorzugen (KORN-KREMER 1963, zit n.

SCHMIDT & BAUMGARTEN 1974; INGRISCH & BOEKHOLT 1983, hier bei Erde weniger deutlich).

3.8.2 Naturräumliche Differenzierung

Zur Frage naturräumlicher Unterschiede innerhalb des Untersuchungsgebiets erlaubt der gegebene Datenumfang keine ausreichend abgesicherten Aussagen.

In der Literatur finden sich einige Hinweise, die regionale Unterschiede im ökologischen Verhalten andeuten. So lebt die Art nach KÜHLHORN (1953, zit. n. SCHMIDT & SCHULZE 1961) im Schwarzwald auch auf trockenen Bergwiesen. DETZEL (1991) bestätigt ähnliches generell für Baden-Württemberg ("In hochgelegenen Wiesen nivelliert sich auch etwas seine in tieferen Lagen so ausgeprägte Hygrophilie"). RÖBER (1970) charakterisiert *C. montanus* für die montan getönten Waldgebiete Westfalens als hygrophil, aber gleichzeitig deutlich wärmeliebend. Es deutet sich also eine Tendenz zu geringerer Hygrophilie und größerer Thermophilie in höheren Lagen an, die mit der Abnahme der Temperatur und der Zunahme der Niederschläge mit der Meereshöhe zu erklären sein dürfte.

Von Interesse wäre, ob eine ähnliche Tendenz im Norden des Areals der Art zu beobachten ist. Dieses Areal umfaßt neben großen Teilen Asiens und Nordeuropas (Finnland bis 68° n.Br.; HOLST 1986) ganz Mitteleuropa, in den Süden dringt *C. montanus* erwartungsgemäß offenbar weniger weit vor als *C. parallelus* und ist dort wohl auf Gebirge beschränkt (Südalpen, franz. Zentralmassiv, spanische Gebirge; HARZ 1975). Mein Untersuchungsgebiet liegt in Bezug auf das Areal also zwar nicht zentrums-, aber auch nicht ausgesprochen randnah.

Die im Untersuchungsgebiet offenbar gegebene Bevorzugung niedriger Vegetationshöhen der Gras- und Krautschicht gilt möglicherweise nicht überall: nach M. BRAUN (mdl.) tritt *C. montanus* in der Westlichen Hocheifel (Schneifel, außerhalb meines Untersuchungsgebiets) in hochwüchsigen Molinia-Beständen auf.

3.8.3 Zusammenfassung *Chorthippus montanus*

(Abb. 58-59)

Die nachgewiesenen Habitatpräferenzen im Untersuchungsgebiet bestätigen *C. montanus* als hygrophile Art, die ebene Lagen oder Hohlformen, Lehm und Torf, nasse und feuchte Böden mit mittlerer Stickstoffversorgung, Moore und Grasland in mittlerer oder extensiver Nutzung mit (fast) vollständig deckender, meist dichtwüchsiger und niedriger Gras- und Krautschicht bevorzugt. Als ursächlich ist der hohe Feuchtigkeitsbedarf der Eier zu nennen. Zur naturräumlichen Differenzierung im Untersuchungsgebiet können keine Aussagen gemacht werden; für andere Gebiete existieren Hinweise, die eine Tendenz zu geringerer Hygrophilie und größerer Thermophilie in höheren Lagen andeuten.

3.9 *Gomphocerus rufus* (L.) 1758

3.9.1 Gesamtes Untersuchungsgebiet

3.9.1.1 Ergebnisse

Höhenlage: *G. rufus* bevorzugt im Untersuchungsgebiet deutlich die tieferen Lagen (unter 250 m ü.NN, FROELICH 1990).

Geländemorphologie (Abb. 60): Die signifikant bevorzugte Oberflächenform sind Hänge. Dabei sind ziemlich steile Hänge (15-35°) am häufigsten besiedelt, die Streubreite ist aber relativ groß (polymesopotentes Verhalten). Das Verhalten gegenüber den Expositionen weist *G. rufus* als wärmeliebende Art aus (signifikante und starke Bevorzugung der besonnten Hänge).

Bodeneigenschaften (Abb. 61): Was die Bodenfeuchte betrifft, ist der Schwerpunkt im Bereich *halbtrockener* Böden auffällig. Im Gegensatz zu einigen anderen Arten mit ähnlichem ökologischem Verhalten treten trockene Böden bereits wieder deutlich zurück. Dem entspricht auch die Bevorzugung relativ "trockener" Bodenarten wie Sand und Kies bei gleichzeitiger Meidung der meist noch trockeneren Felsstandorte. Das Verhalten gegenüber der Stickstoffversorgung des Bodens kann als mesoeurypotent charakterisiert werden.

Biotoptypen (Abb. 62): Signifikant bevorzugte Biotoptypen-Gruppen sind Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope. Weiterhin sind intensivere Nutzungsformen und Bauwerke (Wege, Trockenmauern) zu erwähnen, die restlichen Gruppen treten zurück und werden daher hier z.T. nur kurz textlich abgehandelt.

Bei den **Gesteinsbiotopen** (Abb. 60) handelt es sich hauptsächlich um Sekundärbiotope (Steinbrüche), was als ein Hinweis auf die Vagilität der Art gedeutet werden kann. DETZEL (1991) und KLEINERT (1992) schätzen die Art in entsprechender Weise ein.

Die Bevorzugung von Halbtrockenrasen innerhalb der **Grasland/Heide-Biotope** (Abb. 63) entspricht dem Verhalten gegenüber der Bodenfeuchte. Auffällig ist die große Bedeutung von Weinbergs- und anderen Brachen, dazu paßt auch das häufige Vorhandensein kleinerer **Strauchbestände**. Ein Teil der Weinbergsbrachen wurde auch unter den intensiveren Nutzungsformen erfaßt.

Raumstruktur der Vegetation (Abb. 64, 65): Bevorzugt werden höhere Deckungsgrade der Moos- und der Grasschicht bei relativ großer Streubreite, bei der Mooschicht mittlere und bei der Grasschicht mittlere und hohe Raumwiderstände. Die Höhe der Mooschicht kann anscheinend beliebig sein, während diejenige der Grasschicht offenbar von Bedeutung ist: mittlere Wuchshöhen, vor allem solche von 20-40 cm, werden gegenüber niedrigeren und höheren deutlich und signifikant bevorzugt. Das Hervortreten relativ niedriger Strauch- und Baumhöhen dürfte mit dem geringem Alter der Gehölze auf den Brachflächen zu erklären sein.

3.9.1.2 Diskussion

Prinzipiell ähnliche Angaben zum Habitat von *G. rufus* machen z.B. RÖBER (1951), HARZ (1957), OSCHMANN (1973), BROCKSIEPER (1978), SÄNGER (1977), STEINHOFF (1982), HANDKE & SCHREIBER (1985), BRUCKHAUS (1988), FEDERSCHMIDT (1989), DETZEL (1991) und HESS & KANDEL (1992). Die Ergebnisse zur Abhängigkeit von der Vegetationshöhe, die FEDERSCHMIDT (1989; auf Individuenzahlen bezogen) darstellt, zeigen eine gute Übereinstimmung mit den hier vorgelegten Werten.

Etwas abweichend ist allerdings die Betonung häufigen Vorkommens am oder im Wald bei ZACHER (1917), RÖBER (1951), HARZ (1957), DETZEL (1991), HESS & KANDEL (1992) und anderen.

Zum kausalen Verständnis des ökologischen Verhaltens können wieder Angaben zur Embryonalentwicklung und dem darauf sicherlich abgestimmten Eiablageverhalten beitragen. BRUCKHAUS (1990) stellte im Labor fest, daß die Eier von *G. rufus* sich bei gleichen Temperaturverhältnissen langsamer entwickeln als diejenigen von *C. parallelus*, sie sind gegenüber Abweichungen vom Optimum nach oben oder unten weniger tolerant (die Vitalität geht schneller verloren; vgl. Kap. 3.7).

Bei Auswahlversuchen zum Eiablagesubstrat im Labor bevorzugte *G. rufus* trockene bis feuchte Erde (durchschnittlich feuchter als *Chorthippus brunneus* und *C. biguttulus*) und kurzrasige Bodenbedeckung, während die beiden letztgenannten Arten unbewachsenen Boden bevorzugten (INGRISCH & BOEKHOLT 1983). Die genannten Laborergebnisse entsprechen zumindest in der Relation der Arten *G. rufus*, *C. parallelus*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* untereinander dem ökologischen Verhalten im Freiland, wie es in meinem Untersuchungsgebiet zu beobachten ist.

Die Eiablage erfolgt nach SCHMIDT & BAUMGARTEN (1974) in die oberen Schichten des Bodens, selten in das Pflanzengewirr dicht über dem Erdboden.

Im Zusammenhang mit den festgestellten Daten zur Raumstruktur der Vegetation in den Habitaten von *G. rufus* sind einige Hinweise von SÄNGER (1977) zum Bewegungsverhalten der Art von Interesse: er bescheinigt ihr ein sehr gutes Klettervermögen zwischen den Pflanzen, sie bewege sich auf Halmen weitaus geschickter als einige *Chorthippus*- und *Stenobothrus*-Arten und springe auch von dünnen Strukturen mühelos weg. Diese Aussagen passen gut zur beobachteten Besiedlung relativ dicht und mittelhoch bewachsener Lebensräume in meinem Untersuchungsgebiet.

Insgesamt deutet sich mit der mäßig ausgeprägten Xerothermophilie und der Besiedlung mäßig stickstoffversorgter Standorte mit entsprechendem Bewuchs die Einnischung der Art an: vergleichbare Arten sind entweder weniger xerothermophil oder stärker an magere Standorte mit lückigem Bewuchs gebunden.

3.9.2 Naturräumliche Differenzierung (Abb. 61 - 65)

Tendenzen im Sinne des Prinzips der regionalen Stenotopie sind bezüglich der bevorzugten Bodenarten und der Biotoptypen-Gruppen ablesbar. So wird im

klimatisch ungünstigen Westerwald die eher warm-trockene Bodenart Fels, im Raum Rhein-Ahr dagegen Lehm signifikant stärker bevorzugt als im Gesamt- raum (Abb. 61). Entsprechendes bringt Abb. 62 für die Gesteinsbiotope im Westerwald zum Ausdruck. Das Verhalten gegenüber den Bodenfeuchtestufen im Westerwald bleibt unklar, da die Zahl untersuchter trockener Standorte zu gering ist. Immerhin ist in der gegenüber dem Rhein-Ahr-Raum ebenfalls klimatisch benachteiligten Eifel eine signifikant stärkere Bevorzugung trockener Böden nachweisbar. Ähnliche Verhältnisse zeigen die nach Bodenfeuchte- stufen differenzierten Graslandtypen (Abb. 63).

Beim Vergleich der beiden klimatischen "Extreme" unter den Teilräumen, Westerwald und Rhein-Ahr, können die Ergebnisse zur Vegetationsstruktur ebenfalls im Sinne des Kühnelt'schen Prinzips interpretiert werden (Abb. 64, 65). Recht deutlich wird dies beim Raumwiderstand von Moos- und Flechten- sowie Gras- und Krautschicht. Insbesondere bevorzugt *G. rufus* im Westerwald in signifikanter Abweichung vom Gesamt- raum Gras- und Krautschichten mit sehr geringem Raumwiderstand, ähnlich verhält es sich offenbar bei der Moos- schicht, während für den Raum Rhein-Ahr umgekehrte Tendenzen erkennbar werden. Im klimatisch wesentlich ungünstigeren Westerwald werden also offenbar Habitate mit besserer "Durchsonnung" der unteren Vegetations- schichten und des Bodens benötigt. Die Daten zum Deckungsgrad und zu den Schichthöhen von Moos- und Grasschicht lassen nicht so klare Schlüsse zu, deuten aber auch in diese Richtung. Diese Feststellungen zur regionalen Diffe- renzierung der bevorzugten Vegetationsstruktur können die Interpretation einer Beobachtung von BRUCKHAUS (1988) in einem Untersuchungsgebiet bei Oberwinter bestätigen. Er fand *G. rufus* dort nur selten und nur in zum Teil bodenoffenen Bereichen, was er mit der für die Art in diesem Raum sub- optimalen Wärmeversorgung erklärt.

Einige Hinweise aus der Literatur zeigen ebenfalls deutliche Verschiebungen im ökologischen Verhalten der Art im Sinne des Prinzips der regionalen Ste- notopie. So charakterisiert DETZEL (1991) *G. rufus* für Baden-Württemberg als mesophil und stellt dies ausdrücklich den Angaben für Westfalen gegen- über, wo die Art laut RÖBER (1951) xerotherme Lokalitäten bevorzugt. In Baden-Württemberg wird *G. rufus* außerdem in allen Höhenstufen gefunden (DETZEL l.c.), im nördlicher gelegenen Regierungsbezirk Koblenz aber - wie bereits erwähnt - fast nur in tieferen Lagen.

Weiterhin betonen RICHARDS & WALLOF (1954), daß *G. rufus* in Großbri- tannien in exponierten, offenen Habitaten lebt, in Frankreich und Ungarn aber waldartige Biotope besiedelt. Als Grund werden die geringere Sonnenein- strahlung und höheren Niederschläge in Großbritannien vermutet. Ähnliches deutet Abb. 62 für mein Untersuchungsgebiet an: "Gehölzbiotope" (allerdings nicht Wälder) spielen in den klimatischen Gunsträumen Rhein-Ahr und Mosel die größte, im feucht-kühlen Westerwald die geringste Rolle.

DREUX (1962) schließlich charakterisiert *G. rufus* für die französischen Alpen allgemein als hygrophil, stenotherm und thermophob.

Betrachtet man alle diese Befunde unter dem Aspekt, daß sich die mitteleuro- päischen Populationen weit entfernt von der Nordgrenze des Arealis von

G. rufus befinden (nördlichste Vorkommen in Schweden bei 66° n.Br. [RÖBER 1951], südlichste bei Rom [ZACHER 1917]), so erscheint zunächst die hiesige Xerothermophilie der Art schwer verständlich. Schon RÖBER (l.c.) wies angesichts von großen Verbreitungslücken in Westfalen und ihres Fehlens im nordwestdeutschen Flachland auf dieses Problem hin ("Nach diesen Verbreitungsverhältnissen könnte man eigentlich das Vorkommen dieser Art auch im Münsterländischen Raum vermuten, der alles in allem wohl für das Orthopterenleben günstigere Bedingungen als etwa Norbotten oder Västerbotten in Schweden bieten dürfte."). Er nennt die Möglichkeit, daß die heutige Verbreitung teilweise mit historischen Verbreitungswegen zusammenhängt (die Weser als altes Stromtal). Nach den Ergebnissen aus dem Regierungsbezirk Koblenz kann aber eindeutig festgehalten werden, daß zumindest in diesem Raum eine echte Xerothermophilie vorliegt, die nicht nur durch eine Verbreitung entlang von Stromtälern vorgetäuscht wird.

Demnach liegt die Vermutung bedeutender genetischer Unterschiede zwischen den hiesigen und den nordeuropäischen Populationen nahe. Hierzu findet sich ein Hinweis bei SCHMIDT (1987): er berichtet von einer *G. rufus*-Population im südlichen Norwegen mit fakultativer Diapause in der Embryonalentwicklung, d.h. einer Anpassung an lange Winter und kurze Sommer, die ein Überleben in Mitteleuropa nicht ermöglichen würde. Allerdings sind die Imagines der Art nach HARZ (1957) und anderen, bestätigt durch eigene Beobachtungen, auch in Mitteleuropa recht kältebeständig, so daß sie im Spätherbst oft zu den letzten überlebenden Arten gehören.

3.9.3 Zusammenfassung *Gomphocerus rufus* (Abb. 60-65)

Als charakteristisch für die Art im Untersuchungsgebiet kann eine mäßig ausgeprägte Xerothermophilie und die Besiedlung mäßig stickstoffversorgter Standorte festgehalten werden. Typisch ist *G. rufus* hier für brachgefallene und oft etwas verbuschte Weinberge und Halbtrockenrasen sowie andere Brachflächen. Der Gras- und Krautbewuchs ist meist geschlossen und mittelhoch.

Zum kausalen Verständnis des ökologischen Verhaltens wird unter anderem auf Untersuchungsergebnisse zur Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung und Aussagen zum Bewegungsverhalten der Art verwiesen.

Die im Untersuchungsgebiet nachweisbaren naturräumlichen Unterschiede in den Habitatpräferenzen lassen Tendenzen im Sinne des Prinzips der regionalen Stenotopie deutlich werden. In der Literatur finden sich einige Hinweise auf entsprechende Beobachtungen bei großräumigerem Vergleich. Allerdings wäre angesichts des in Skandinavien weit nach Norden reichenden Areals die im Untersuchungsgebiet nachgewiesene Xerothermophilie nicht zu erwarten. Es werden daher bedeutende genetische Unterschiede zwischen den mittel- und den nordeuropäischen Populationen vermutet, ein entsprechender Hinweis aus der Literatur wird angeführt.

4. Diskussion übergreifender Aspekte

4.1 Diskussion der Methodik

An dieser Stelle sollen zunächst einige Änderungs- und Verbesserungsvorschläge für vergleichbare zukünftige Arbeiten gemacht werden. Anschließend erfolgt eine Gesamteinschätzung der Methodik.

Bei der **Auswahl der Untersuchungsflächen** wäre es bei genügenden Kapazitäten sinnvoll, nicht nur solche Flächen einzubeziehen, auf denen von vorneher ein Heuschreckenvorkommen bemerkt werden. Wenn nämlich die Flächen statt dessen nach dem Zufallsprinzip ausgewählt würden, könnten realistischere Werte für die relativen Häufigkeiten in Bezug auf bestimmte, für Heuschrecken allgemein ungünstige Biotopmerkmale (z.B. Nord-Exposition, intensive Nutzung) ermittelt werden.

Am **Erfassungsblatt** empfiehlt sich aufgrund der gemachten Erfahrungen die Änderung einiger Details. Einzelne Ergänzungen wurden schon zu Anfang der Geländearbeiten vorgenommen und bei der Erfassung der Biotope zur Anwendung gebracht. Notwendige Begründungen wurden im Kap. 2.2.1.2 bereits gegeben. Hier eine Auflistung der Änderungsvorschläge, in der Reihenfolge orientiert am Aufbau des Erfassungsblatts:

- Verwendung des Begriffs "Stickstoffversorgung" statt "Nährstoffgehalt",
- Vorgabe der Werte-Klassen für die Eintragungen im Kasten "Raumstruktur der Vegetation",
- Aufnahme des zusätzlichen Merkmals "unbewachsener Boden" in der Biotoptypen-Gruppe "Grasland/Heide",
- Aufnahme des zusätzlichen Merkmals "Einzelbäume" und des zusammenfassenden Merkmals "Strauchbestand beliebiger Größe" in der Biotoptypen-Gruppe "Feldrain/Gebüsch",
- Aufnahme des zusätzlichen Merkmals "Gesteinshaldenwald", sowie der Möglichkeit zur Notierung der Waldrand-Expositionen (in den vier Himmelsrichtungen zuzüglich der vier Zwischenwerte) in der Biotoptypen-Gruppe "Wälder",
- Zusammenfassung von Merkmalen ("Getreidebau" und "Hackfruchtbau" zu "Ackerbau"; "Zier-/Nutzrasen" etc. zu "Ziergärten"), sowie die Präzisierung des Begriffs "Gartenbau" als "Nutzgartenbau" in der Biotoptypen-Gruppe "Intensivere Nutzungsformen",
- Aufnahme des zusätzlichen Merkmals "Gebäude im Siedlungsbereich" in der Biotoptypen-Gruppe "Bauwerke",
- Verwendung des Begriffs "charakteristische Pflanzenarten" statt "Charakterarten".

Vergleichbare Formulare zur Erfassung der Habitatbindung sind in der Literatur kaum vorhanden. Bei ALTMÜLLER (1980), BRINKMANN (1991) und VOLPERS et al. (1994) stand bzw. steht die Kartierung der Verbreitung im Vordergrund, so daß die entsprechenden Vorgaben nicht ins Detail gehen.

Zur Diskussion der **grafischen Darstellung** der Habitatpräferenzen seien beispielhaft einige andere Ansätze in der Literatur angesprochen. GUEGUEN et al. (1977), SZIJJ (1985) und KÖHLER (1988 a) stellen das Auftreten von Heuschreckenarten entlang von Umweltgradienten zeichnerisch dar. Diese Grafiken ermöglichen jedoch nicht in gleichem Maße wie diejenigen in der

vorliegenden Arbeit die hier erforderliche detaillierte und exakte Darstellung von Untersuchungsergebnissen. Die von BROCKXSIEPER (1978) verwendeten Vielfaktoren-Ökodiagramme bringen zwar sechs Faktoren zur Darstellung, haben aber m.E. den Nachteil der "Hierarchisierung" der Faktoren und der schwierigen Interpretierbarkeit; exakte Werte und statistische Ergebnisse sind schlecht darstellbar.

Auf der anderen Seite sind die hier verwendeten Grafiken zur raschen und leicht verständlichen Veranschaulichung des Sachverhalts weniger geeignet. Für Zwecke der Naturschutzpraxis sind m.E. Darstellungsformen zu entwickeln, die die Anschaulichkeit etwa der Ökogramme von KLEINERT (1990) mit einem möglichst großen Maß an Exaktheit und Nachprüfbarkeit verbinden.

Um zu einer **Gesamteinschätzung** der hier angewandten Methodik zu kommen, soll diese zu anderen Vorgehensweisen in Beziehung gesetzt werden. Es gibt unter den sehr zahlreichen freilandökologischen Arbeiten zur Habitatbindung der heimischen Heuschreckenarten nur wenige, deren Untersuchungsmethodik eine quantitative Analyse der Daten erlaubt (siehe Kap. 1, Einleitung). Diese Arbeiten sind methodisch entweder vorrangig auf die Ermittlung von Daten zum Regional Klima und zur Höhenlage ausgerichtet (DREUX 1961/62, VOISIN 1979 b, 1980, 1982 a, 1982 b, 1990 u.a.) oder auf die Untersuchung eng begrenzter geographischer Räume (BROCKXSIEPER 1978, u.a.). In der vorliegenden Arbeit wurde dagegen die ebenfalls wichtige Zielsetzung verfolgt, quantitativ analysierbare habitatbezogene Daten aus einem größeren, naturräumlich heterogenen Raum zu erhalten. Dementsprechend mußte es die Methodik einerseits ermöglichen, den Aufwand pro Untersuchungsfläche in vertretbarem Rahmen zu halten, andererseits mußten die gewonnenen Daten der Forderung nach Objektivität, Nachprüfbarkeit und Vergleichbarkeit genügen.

Aus der Darstellung und Diskussion der Ergebnisse im speziellen Teil ist bereits deutlich geworden, daß die gewählte Vorgehensweise für diese Zielsetzung geeignet ist und für weitere entsprechende Arbeiten empfohlen werden kann.

4.2 Regionale Stenotopie und Voltinismus

Die Ergebnisse der Arbeit wurden unter artbezogenen Gesichtspunkten bereits im speziellen Teil ausführlich diskutiert. Eine Überlegung soll hier noch einmal aufgegriffen werden, da sie von weitergehendem, allgemein-ökologischem Interesse sein dürfte. Es geht dabei um die Feststellungen naturräumlicher Differenzierungen der Habitatpräferenzen, die dem Kühnelt'schen Prinzip der regionalen Stenotopie zu widersprechen scheinen und bei denen ein Zusammenhang mit dem Voltinismus möglich erscheint. Entsprechende Überlegungen wurden bei *Metrioptera bicolor* (Kap. 3.3.2) und *Chorthippus parallelus* (Kap. 3.7.2) angestellt.

Das wichtige Prinzip der "regionalen Stenökie" in seiner Formulierung durch KÜHNELT (1943) (im heutigen Sinne besser: "regionale Stenotopie", vgl. z.B.

SCHAEFER & TISCHLER 1983) besagt, daß viele Organismen innerhalb des für ihre Entwicklung allgemein günstigen Bereichs weitgehend "euryök" erscheinen. In Gebieten, in denen sich einer der lebenswichtigen Faktoren seinem Grenzwert nähert, sucht die Art diejenigen (wenigen) Stellen auf, an denen ihre Lebensansprüche noch befriedigt werden können, sie wird also "stenök" (bzw. stenotop). Beispielhaft verweist KÜHNELT (l.c.) auf Arten, die an der Nordgrenze ihres Verbreitungsgebiets auf die relativ wärmsten Stellen, an der Südgrenze auf die relativ kühleren beschränkt sind.

Wenn eine Heuschreckenart in einer klimatisch vergleichsweise kühlen und feuchten Region verstärkt an Standorten gefunden wird, die mikroklimatisch wiederum relativ kühl und feucht sind (wie es im Untersuchungsgebiet in mehreren Fällen festgestellt werden konnte), so liegen die Verhältnisse auf den ersten Blick umgekehrt wie in den klassischen Beispielen. Handelt es sich um eine Art mit fakultativ mehrjähriger Entwicklung, so ist für die Eier während der Übersommerung bei mehrjähriger Entwicklung erhöhte Austrocknungsgefahr anzunehmen. Da die Mehrjährigkeit der Entwicklung verstärkt in klimatisch benachteiligten Regionen anzunehmen ist, kann hierin die Erklärung für die Beobachtung liegen. In diesem Fall würde also in Wirklichkeit kein Widerspruch, sondern eine Übereinstimmung mit dem Kühnelt'schen Prinzip vorliegen. Um es entsprechend der o.g. Formulierung auszudrücken: Die Art sucht in einem Gebiet, in dem sich einer der lebenswichtigen Faktoren (z.B. die für die Entwicklung benötigte Wärmemenge) seinem Grenzwert nähert, diejenigen Stellen auf, an denen ihre Lebensansprüche noch befriedigt werden können. Wegen der hier notwendigen Mehrjährigkeit der Entwicklung und der erhöhten Austrocknungsgefahr für übersommernde Eier müssen diese Stellen aber unter Umständen relativ feucht und kühl sein.

Dabei soll allerdings offen gelassen werden, ob sich tatsächlich in der feuchtkühlen Region die benötigte Wärmemenge als lebenswichtiger Faktor seinem Grenzwert nähert, ob sich umgekehrt in der warm-trockenen Region die benötigte Feuchtigkeit ihrem Grenzwert nähert, oder ob beides zutrifft. Im zweiten Fall wäre zu formulieren, daß die Art in der trockenen Region verstärkt auf eine einjährige Entwicklung ausweichen muß, um die sommerliche Austrocknungsgefahr für die Eier zu verringern, und dort auf relativ warme Standorte angewiesen ist, um die Entwicklung rasch genug abschließen zu können.

Weiterhin ist das beschriebene Phänomen für das von BÖHME (1978, 1989) vorgeschlagenen Konzept zum Verständnis des Begriffs der Unterart von Bedeutung. BÖHME (l.c.) regt an, Unterarten als innerartliche Anpassungseinheiten und Evolutionseinheiten aufzufassen, deren Existenz sich nach dem Kühnelt'schen Prinzip durch verschiedene Eurytopiezentren mit zugehörigen Randstenotopien manifestiert. Diese Randstenotopien geben sich im klassischen Fall dadurch zu erkennen, daß der Organismus in den Randbereichen des Areals Biotope bevorzugt, die die hier zu beobachtende allgemeine Veränderung bestimmter Faktoren unmittelbar ausgleichen (Beispiel: südexponierte Hänge am Nordrand des Areals). Nach dem oben Gesagten ist auf die Möglichkeit "versteckter" und auf den ersten Blick dem Kühnelt'schen Prinzip widersprechender Randstenotopien zu achten. Diese dürfen nicht als Hinweise auf andere Eurytopiezentren und damit Unterarten mißdeutet werden.

4.3 Hinweise zur Umsetzung der Ergebnisse für den Naturschutz

Es ist bekannt und wurde in der Einleitung bereits angesprochen, daß präzise, differenzierte Daten über die Habitatpräferenzen von Organismen, wie sie hier für Heuschrecken vorgelegt werden konnten, von großem Interesse für den Naturschutz sind. Solche Kenntnisse werden sowohl für den Schutz der jeweiligen Arten selbst als auch für ihre Verwendung als Bioindikatoren benötigt. An dieser Stelle seien einige Hinweise auf die naturschutzpraktische Bedeutung bestimmter Ergebnisse der Arbeit gegeben.

Im Zusammenhang mit der Bioindikation wird immer wieder die Notwendigkeit eines regional differenzierten Vorgehens betont (z.B. PLACHTER 1991, KLEINERT 1992). Dafür sind vermehrt Untersuchungen wie die hier vorgestellte erforderlich. Zu beachten sind aber neben räumlichen auch zeitliche Differenzierungen, und zwar auch innerhalb der Imaginalzeit. Dies zeigt der Nachweis, daß *Metrioptera roeseli* zu Anfang der Imaginalzeit schwerpunktmäßig an trockeneren Standorten auftritt als gegen Ende (Kap. 3.4.1.2), die Art als Bioindikator also je nach Untersuchungszeitraum etwas unterschiedlich einzuschätzen ist. In diesem Fall sind die Unterschiede zwar nicht erheblich, doch sollten solche Phänomene auch bei anderen Arten überprüft werden.

Die Ergebnisse zum Auftreten der untersuchten Arten in Sekundärbiotopen und kurzfristig bestehenden Lebensräumen sind im Zusammenhang mit der Diskussion über die "Ersetzbarkeit" von Lebensräumen (PLACHTER 1991) von Interesse. Das von Art zu Art unterschiedliche Verhältnis der Werte für natürliche und künstliche Gesteinsbiotope sowie der Wert für Waldschläge geben Hinweise auf die Fähigkeiten der Arten, neu entstandene, d.h. auch neu geschaffene Biotope zu besiedeln. Dabei ist bemerkenswert, daß einige Arten in den durchschnittlich nicht einmal sehr jungen Abbaustellen signifikant seltener angetroffen werden als in natürlichen Gesteinsbiotopen.

5. Ausblick

Zusätzlich zu den Hinweisen in den Artkapiteln auf empfehlenswerte weitere Untersuchungen zu Spezialfragen, sollen hier einige generelle Anregungen für weiterführende Arbeiten gegeben werden.

An erster Stelle sind Untersuchungen mit grundsätzlich gleichartiger Methodik in anderen geographischen Räumen zu nennen. Dabei wären besonders solche Regionen von Interesse, in denen bestimmte, für Mitteleuropa ebenfalls kennzeichnende Klima- und Landschaftstypen sowie Einzelfaktoren auftreten, die in meinem Untersuchungsgebiet fehlen (z.B. stärker kontinentales Klima, ausgedehntes Flachland, größere Moorgebiete).

Weiterhin seien hier beispielhaft folgende Fragestellungen genannt:

- Lassen sich im Hinblick auf die regionale Differenzierung von Habitatpräferenzen genetische Unterschiede zwischen Populationen nachweisen?
- Welche zeitlichen Differenzierungen der Habitatpräferenzen sind nachweisbar durch gezielte Einbeziehung der Aufenthaltsorte der Larvenstadien in großflächige Erhebungen, aber auch durch Prüfung solcher Veränderungen während des Imagoalstadiums?
- Welchen Beitrag zur Klärung in dieser Arbeit angesprochener offener Fragen können Untersuchungen liefern, bei denen eine kontinuierliche Beobachtung von Individuen, Gruppen oder aufeinander folgenden Generationen durch Käfighaltung im Freiland ermöglicht wird?

Danksagung

Ich möchte mich bei allen bedanken, die mir beim Erstellen dieser Arbeit geholfen haben.

Herrn Prof. Dr. G. Kneitz, Bonn, unter dessen Leitung die Arbeit als Dissertation angefertigt wurde, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und die Betreuung. Besonders danke ich auch Herrn PD Dr. W. Böhme, Bonn, für die Übernahme des Coreferates und für fachliche Diskussion, Herrn Prof. Dr. W. Koßwig, Bonn, für die Beratung in statistischen Fragen, Frau Dr. H. Kleinert, Bonn, für fachliche Diskussion und zahlreiche Hinweise sowie Herrn Dr. T. Burkhardt, Bonn, für technische Hilfen beim Druck der Grafiken.

Meine seinerzeitige berufliche Tätigkeit bei der Gesellschaft für Naturschutz und Ornithologie Rheinland-Pfalz (GNOR) beinhaltete ein Kartierungsprojekt, mit dem ich meine Geländeerhebungen für die vorliegende Arbeit in effektiver Weise verbinden konnte. Die zahlreichen Hinweise von Mitarbeitern der GNOR und ihres Vorsitzenden, Herrn M. Braun, Nassau, sowie der Druck des Erfassungsblatts durch diese Organisation konnten so beiden Vorhaben zugute kommen. Dafür danke ich. Ebenso gilt mein Dank den Herren Dr. S. Ingrisch, Frankfurt/M. und Dr. E. Wolfram, Würzburg, für fachliche Diskussion; Frau U. Heck, Nassau, und Herrn G. Pahl, Dausenau, für Hilfen bei der Literaturbeschaffung; Frau M. und Herrn I. Arnott, Peterborough, für Übersetzungshilfe und Herrn Dr. Haverkamp, Bonn, für Hinweise in statistischen Fragen.

Besonders herzlich möchte ich Frau Dipl. Biol. E. Holtzem, Nassau, für fachliche Diskussionen, Mitarbeit bei Exkursionen, zahlreiche Hinweise und für die Durchsicht des Manuskripts danken.

Verfasser:

Dr. Christoph Froehlich
Kaltbachtal 4
D-56377 Nassau

6. Literaturverzeichnis

- ADLBAUER, K. (1987): Untersuchungen zum Rückgang der Heuschreckenfauna im Raum Graz (Insecta, Saltatoria). - Mitt. d. Naturwissensch. Vereins f. Steiermark 117: 111-165. Graz.
- ALTMÜLLER, R. (1989): Faunistische Bestandsaufnahmen als Grundlage für die Naturschutzarbeit am Beispiel Niedersachsens - Möglichkeiten, Grenzen und Probleme. - Schr.R.f.Landschaftspflege u.Naturschutz 29: 65 - 77. Bonn-Bad Godesberg.
- AUTORENKOLLEKTIV (1991): Biotopkartierung Rheinland-Pfalz. Erläuterungen zur Aktualisierung für Nutzer und Kartierer. - Materialien zur Landespflege, Hrsg.: Landesamt für Umweltschutz und Gewerbeaufsicht Rheinland-Pfalz, Oppenheim. 140 S.
- BELLMANN, H. (1985): Heuschrecken: beobachten, bestimmen. Melsungen, 216 S.
- BERNAYS, E.A. & R.F. CHAPMAN (1970 a): Food selection by *Chorthippus parallelus* in the field. - J. Anim. Ecol. 39: 383-394
- BERNAYS, E.A. & R.F. CHAPMAN (1970 b): Experiments to determine the basis of food selection by *Chorthippus parallelus* in the field. - J. Anim. Ecol. 39: 761-775
- BLAB, J. (1986): Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, H. 24. Bonn-Bad Godesberg. 257 S.
- BLAB, J. (1986): Grundlagen des Biotopschutzes für Tiere. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz. Bonn-Bad Godesberg, 257 S.
- BÖHME, W. (1978): Das Kühnelt'sche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. - Z. zool. Syst. Evolutionsf. 16: 256-266. Hamburg.
- BÖHME, W. (1989): Klimafaktoren und Artenrückgang am Beispiel mitteleuropäischer Eidechsen (Reptilia: Lacertidae). - Schr.-R. f. Landschaftspflege und Naturschutz: 195-202. Bonn-Bad Godesberg.
- BRAUN, M. & U. BRAUN (1991): Zum Vorkommen der Laubholz-Säbelschrecke (*Barbitistes serricauda* FABR.) im Regierungsbezirk Trier. - *Dendrocoptes* 18: 104-109. Trier.
- BRINKMANN, R. (1991): Erhebung und Auswertung faunistisch-tierökologischer Grundlagendaten für die Landschaftsplanung, dargestellt am Beispiel der Heuschreckenfauna des Kreises Paderborn. - Unveröff. Diplomarbeit am Fachbereich Landespflege der Universität Hannover, 171 S.

- BROCKSIEPER, R. (1977): Nachweis von *Barbitistes serricauda* (F.) und *Conocephalus discolor* THUNBG. im Naturpark Siebengebirge bei Bonn (Insecta: Saltatoria). - *Decheniana* 130: 127. Bonn.
- BROCKSIEPER, R. (1978): Der Einfluß des Mikroklimas auf die Verbreitung der Laubheuschrecken, Grillen und Feldheuschrecken im Siebengebirge und auf dem Rodderberg bei Bonn. - *Decheniana-Beihefte* 21: 1-141. Bonn.
- BRUCKHAUS, A. (1988): Ökologische Untersuchungen zum Springschrecken-vorkommen im Raume Oberwinter (Mittelrhein). - *Decheniana* 141: 126-144. Bonn.
- BRUCKHAUS, A. (1990): Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einiger einheimischer Feldheuschreckenarten. - *Articulata* 5 (1): 43 - 57. Erlangen.
- BRUCKHAUS, A. (1992): Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz. - *Articulata-Beihefte*: 1-112. Erlangen.
- CHOPARD, L. (1951): Orthopteroides. Faune de France, Bd. 56. Paris, 359 S..
- DETZEL, P. (1991): Ökofaunistische Analyse der Heuschreckenfauna Baden-Württembergs (Orthoptera). - Dissertation Univ. Tübingen, 365 S.
- DETZEL, P. (1992): Heuschrecken als Hilfsmittel in der Landschaftsökologie. In: TRAUTNER, J. (Hrsg.): Arten- und Biotopschutz in der Planung: Methodische Standards zu Erfassung von Tierartengruppen (Ökologie in Forschung und Anwendung 5): 189-194. Weikersheim.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (Hrsg.) (1957): Klima-Atlas von Rheinland-Pfalz. Bad Kissingen.
- DINGLE, H., T.A. MOUSSEAU & S.M. SCOTT (1990): Altitudinal variation in life cycle syndroms of California populations of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.). - *Oecologia* 84: 199-206. Berlin.
- DREUX, P. (1961/62): Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes française. - *Ann. Sci. nat. (Zool.)* 3: 323-766. Paris.
- DREUX, P. (1972): Recherches de Terrain en Auto-écologie des Orthoptères. - *Acrida* 1: 305-330.
- EHLINGER, M. (1991): Kleinräumige Wanderungen der Feldheuschrecke *Stenobothrus lineatus* zwischen unterschiedlich exponierten Halbtrockenrasen. - Unveröff. Diplomarbeit Univ. Würzburg, 112 S.

- ELLENBERG, H., H.E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER & D. PAULIßEN (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Scripta Geobotanica 18: 1-248. Göttingen.
- FEDERSCHMIDT, A. (1989): Zur Koinzidenz von Heuschreckenvorkommen und Pflanzengesellschaften auf den Rasen des NSG Taubergiessen. - Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N.F. 14 (4): 915-926. Freiburg.
- FISCHER, H. (1950): Die klimatische Gliederung Schwabens auf Grund der Heuschreckenverbreitung. - Ber. naturf. Ges. Augsburg 3: 65-69
- FISCHER, H. (1972): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 124 Siegen. Geographische Landesaufnahme 1:200 000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands. Bonn-Bad Godesberg.
- FISCHER, H. (1989): Rheinland-Pfalz und Saarland: eine geographische Landeskunde. Darmstadt, 246 S.
- FISCHER, H. & R. GRAAFEN (1974): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 136/137 Cochem. Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands. Bonn-Bad Godesberg.
- FROEHLICH, C. (1989): Freilanduntersuchungen an Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) mit Hilfe des Fledermausdetektors. Neue Erfahrungen. - Articulata 4: 6-10. Erlangen.
- FROEHLICH, C. (1990): Verbreitung und Gefährdungssituation der Heuschrecken (Insecta: Saltatoria) im Regierungsbezirk Koblenz. - Fauna Flora Rheinland-Pfalz 6: 5-200. Landau.
- FROEHLICH, C. & E. HOLTZEM (1987 a): Bemerkenswerte Funde von Sichel-schrecken (Phaneropterinae, Orthoptera: Tettigoniidae) mit neuer Methodik. - Naturschutz und Ornithologie in Rheinland-Pfalz 4: 902-904. Landau.
- FROEHLICH, C. & E. HOLTZEM (1987 b): Neue Methode zum Auffinden und Bestimmen von Heuschrecken (Saltatoria) im Freiland. - Zeitschrift für angewandte Zoologie 4: 501-503
- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig, 4. Aufl., 640 S.
- GOTTWALD, J. & G. VOGEL (1994): Beitrag zur Biologie und Autökologie von *Barbitistes serricauda* (FABRICIUS, 1798). - Poster auf der Jahrestagung 1994 der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie in Jena (Kurzfassung im Tagungsführer).
- GREIN, G. (1990): Zur Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) in Niedersachsen und Bremen. - Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 10 (6): 133-196. Hannover.

- GREIN, G. (1991): Zum Vorkommen der Laubholz-Säbelschrecke *Barbitistes serricauda* (FABRICIUS, 1794) in Niedersachsen. - *Articulata* 6: 35-45. Erlangen.
- GREIN, G. (1992): Zur Heuschreckenfauna des Großen Hörselberges. - *Abh. Ber. Mus. Nat. Gotha* 17: 45-56
- GUEGUEN, A., F. FORGEARD & J.C. LEFEUVRE (1977): Répartition d'un peuplement orthopterologique en fonction d'unités de végétation dans une séquence de lande. - *Botanica Rhedonica, Ser. A* 15: 19-27
- GUERRUCCI, M.-A. & J.-F. VOISIN (1988): Influence de quelques facteurs du milieu sur les formes de coloration de *Chorthippus parallelus* dans le massif central (Orthoptera: Acrididae). - *Bull. Soc. zool. France* 113: 65-74
- HAHN, W. (1991): Ergebnisse einer Heuschreckenkartierung auf der Montaubauer Höhe. - *Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz, Beiheft* 2: 154-169. Landau.
- HANDKE, K. & K.-F. SCHREIBER (1985): Faunistisch-ökologische Untersuchungen auf unterschiedlich gepflegten Parzellen einer Brachfläche im Taubergebiet. In: SCHREIBER, K.-F.: Sukzession auf Grünlandbrachen. - *Münstersche Geographische Arbeiten* 20: 155-186. Paderborn.
- HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. Jena, 494 S.
- HARZ, K. (1960): Geradflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera). In: Dahl (Hrsg.): *Die Tierwelt Deutschlands* 46. Teil. Jena, 232 S.
- HARZ, K. (1964): Die Eiablage der heimischen Laubheuschrecken. - *Festschrift der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Bayreuth*: 67-70
- HARZ, K. (1969): *Die Orthopteren Europas Vol. I. Series Entomologica*. The Hague.
- HARZ, K. (1975): *Die Orthopteren Europas Vol. II. Series Entomologica*. The Hague.
- HELLER, K.-G. (1988): Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken. Weikersheim, 358 S.
- HEMPEL, W. U. SCHIEMENZ, H. (1963): Ökologische Untersuchungen der Heuschreckenfauna (Saltatoria) einiger xerothermer Biotope im Gebiet von Meißen. - *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung* 3: 117-138. Halle.

- HESS, R. & G. RITSCHEL-KANDEL (1992): Heuschrecken als Zeigerarten des Naturschutzes in Xerothermstandorten des Saaletales bei Machtilshausen (Lkrs. Bad Kissingen). - *Articulata* 7: 77-100. Erlangen.
- HEUSINGER, G. (1986): Geradflügler: Heuschrecken. In: KAULE, G.: Arten- und Biotopschutz: 236-239. Stuttgart.
- HEUSINGER, G. (1988): Heuschreckenschutz im Rahmen des Bayerischen Arten- und Biotopschutzprogrammes - Erläuterungen am Beispiel des Landkreises Weißenburg-Gunzenhausen. - Schriftenreihe Bayerisches Landesamt Umweltschutz 83: 7-31. München.
- HEYDEMANN, B. (1956): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. - Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft: 332-347. Hamburg.
- HOFFMANN, J. (1960): Les Orthoptères du Luxembourg. - Arch. Institut Grand-Ducal de Luxembourg (N.S.) 27: 241-284. Luxembourg.
- HOLST, K.T. (1986): The Saltatoria (Bush-crickets, crickets and grasshoppers) of Northern Europe. - *Fauna Entomologica Scandinavica*, Bd. 16: 1-126. Leiden, Kopenhagen.
- HORSTKOTTE, J., C. LORENZ, A. WENDLER (1991): Heuschrecken. 9. Aufl. Hrsg.: Dt. Jugendbund f. Naturbeob. Hamburg, 97 S.
- ILLICH, I. & N. WINDING (1989): Aut- und Synökologie der Feldheuschrecken (Acrididae: Orthoptera) einer subalpinen/alpinen Almweide (Gasteinertal, Hohe Tauern, Österreich): Habitat und Nahrung. - *Zool. Jb. Syst.* 116 (2): 121-131.
- INGRISCH, S. (1976): Vergleichende Untersuchungen zum Nahrungsspektrum mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Saltatoria: Tettigoniidae). - *Entomologische Zeitschrift* 86: 217-224. Stuttgart.
- INGRISCH, S. (1977): Über die ökologischen Grundlagen der Verbreitung von Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) in einem deutschen Mittelgebirge am Beispiel des Vogelsbergs und die Möglichkeit einer Differentialdiagnose der Larvenstadien. - Dissertation Univ. Gießen, 220 S.
- INGRISCH, S. (1978): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Dauer der postembryonalen Entwicklung einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera Tettigoniidae) und ihre Beeinflussung durch Temperatur und Feuchte. - *Zool. Anz. (Jena)* 200: 309-320.
- INGRISCH, S. (1979 a): Untersuchungen zum Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Embryogenese einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). - *Zoologische Beiträge (Berlin)* 25: 343-364

- INGRISCH, S. (1979 b): Die Orthopteren, Dermapteren und Blattopteren (Insecta: Orthoptera, Dermaptera, Blattoptera) von Hessen. In: Müller, P. (Hrsg.): Fundortkataster der Bundesrepublik Deutschland, Teil 13. Saarbrücken u. Heidelberg, 99 S.
- INGRISCH, S. (1981): Zur Verbreitung der Orthopteren in Hessen. - Mitt. Internat. Entom. Ver. 6: 29-58 .. Frankfurt/M..
- INGRISCH, S. (1983 a): Zum Einfluß der Feuchte auf Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). - Dtsch. Ent. Z. (Berlin) N. F. 30: 1-15
- INGRISCH, S. (1983 b): Veränderungen in der Orthopterenfauna von Hessen. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 10: 193-200
- INGRISCH, S. (1984): The influence of environmental factors on dormancy and duration of egg development in Metrioptera roeseli. - Oecologia (Berlin) 61: 254-258
- INGRISCH, S. (1987): Geradflügler (Orthopteroidea, Dermaptera und Blattaria) des Mainzer Sandes. - Mainzer Naturwiss. Archiv 25: 233-252. Mainz.
- INGRISCH, S. (1988): Wasseraufnahme und Trockenresistenz der Eier europäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). - Zool. Jb. Physiol. 92: 117-170. Jena
- INGRISCH, S. (1994): Stridulationsverhaltens und Evolution der *Chorthippus biguttulus*-Gruppe im Alpenraum (Caelifera: Gomphocerinae). Vortrag auf der 3. Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie am 5.3.94 in Jena. Kurzfassung im Tagungsführer.
- INGRISCH, S. & I. BOEKHOLT (1983): Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria. - Zool. Beitr. N. F. 28: 33-46. Berlin.
- ISSELBÄCHER, T. (1993): Zur Verbreitung der Heuschrecken im Landkreis Daun. - Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz 7 (1): 25-79. Landau.
- JAKOVLEV, V. (1957): Wasserdampfabgabe der Acrididen und Mikroklima ihrer Biotope. - Zool. Anz., Suppl. 20: 136-142. Leipzig.
- JAKOVLEV, V. (1959): Mikroklimatische Untersuchungen in einigen Acrididenbiotopen. - Z. Morph. Ökol. Tiere (Berlin) 48: 89-101
- JAKOVLEV, V. & F. KRÜGER (1954): Untersuchungen über die Vorzugstemperatur einiger Acrididen. - Biol. Zentralbl. 73: 633-650. Leipzig.
- JEDICKE, E. (1994): Ornithologische Punktaufnahmen und Erfassung der Habitatstrukturen im Wald. - Naturschutz und Landschaftsplanung 26 (2): 53-59. Stuttgart.

- KALTENBACH, A. (1963): Milieufeuchtigkeit, Standortsbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonischen Raum Österreichs. - Sitzungsberichte Österr. Akad. d. Wiss. Abt. 1 172: 97-119
- KLÄGE, H.-C. (1990): Zur Heuschreckenfauna der nordwestlichen Niederlausitz. - Biologische Studien Luckau 19: 33-48. Luckau.
- KLAUSNITZER, B. (1988): Verstädterung von Tieren. Die Neue Behm-Bücherei 579. Wittenberg Lutherstadt.
- KLEINERT, H. (1990): Ökogramme von Heuschreckenarten als Hilfsmittel zur Ermittlung von naturräumlich bedeutsamen Indikatorarten. - *Articulata* 5: 67-75. Erlangen.
- KLEINERT, H. (1992): Entwicklung eines Biotopbewertungskonzeptes am Beispiel der Saltatoria (Orthoptera). - *Articulata-Beihefte*: 1-117. Erlangen.
- KNEITZ, G. (1980): Möglichkeiten der Bioindikation in der Landschaftsplanung. - *Waldhygiene* 13: 155-158
- KNEITZ, G. (1983): Aussagefähigkeit und Problematik eines Indikatorkonzeptes. - *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 1983: 117-119. Stuttgart.
- KÖHLER, G. (1987): Die Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) im Mittleren Saaletal um Jena (Thüringen) - Bestandaufnahme und Faunenveränderung in den letzten 50 Jahren. - *Wissensch. Zeitschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Naturwiss. R.* 36: 391-435. Jena.
- KÖHLER, G. (1988 a): Persistenz und Genese von Heuschrecken-Assoziationen (Orthoptera: Acrididae) in zentraleuropäischen Rasenökosystemen. - *Zool. Jb. Syst.* 115: 303-327. Jena.
- KÖHLER, G. (1988 b): Zur Heuschreckenfauna der DDR - Artenspektrum, Arealgrenzen, Faunenveränderungen (Insecta, Orthoptera, Saltatoria). - *Faunistische Abhandlungen Staatl. Museum für Tierkunde Dresden* 16: 1-22. Dresden.
- KÖHLER, G. (1989): Zur Phänologie, Abundanzdynamik und Biotopbindung rasenbewohnender Laubheuschrecken (Saltatoria: Tettigoniodea) im mittleren Saaletal bei Jena (Thüringen). - *Wissensch. Zeitschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Naturwiss. R.* 38 (4/5): 543 - 561.
- KORN-KREMER, H. (1963): Beiträge zur Analyse des Männchen-Gesangs und zur Biologie von *Chorthippus montanus* Charp. 1825 (Orthopt. Acrididae). - *Zeitschr. wiss. Zool. Leipzig (A)* 168: 133-183.
- KÜHLHORN, F. (1953): Süddeutsche Orthopteren. - *Nachr.-Bl. Bayer. Ent.*: 71-72, 75-78 (zit. n. SCHMIDT & SCHULZE 1961).

- KÜHNELT, W. (1943): Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. - *Biologia generalis* 17: 106-146. Wien.
- LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ UND GEWERBEAUF SICHT RHEINLAND-PFALZ (o.J.): Übersichtskarte von Rheinland-Pfalz - Naturräumliche Gliederung, Maßstab 1 : 200 000. Oppenheim (unveröff.).
- LAUSSMANN; H. (1993): Die Besiedlung neu entstandener Windwurfflächen durch Heuschrecken. - *Articulata* 8 (1): 53-59. Erlangen.
- LENSINK, B. M. (1963): Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in de Dunes of Voorne, Netherlands. - *Tijds. Entomol.* 106 Afl. 8: 357-443.
- LORZ, P. & H.-J. CLAUSNITZER (1988): Verbreitung und Ökologie von Sumpfschrecke (*Mecostethus grossus* L.) und Sumpfgrashüpfer (*Chorthippus montanus* Charp.) im Landkreis Celle. - *Beiträge Naturkunde Niedersachsens* 41: 91-98
- MANZKE, U. (1990): Verbreitung von *Leptophyes punctatissima* und *Meconema thalassinum* (Saltatoria: Tettigoniidae) in der Gemeinde Langenhagen bei Hannover (Niedersachsen). - *Göttinger Naturkundliche Schriften* 2: 41-48
- MARTENS, J.M. & L. GILLANDT (1985): Schutzprogramm für Heuschrecken in Hamburg. - *Naturschutz und Landschaftspflege in Hamburg, Schriftenreihe der Umweltbehörde* 10: 1-55. Hamburg.
- MESCHÉDE, A. (1994): Bestandssituation der Heuschrecken im Landkreis Kitzingen (Nordbayern). - *Articulata* 9 (1): 91-116. Erlangen.
- MESSLINGER, U. (1988): Ein Fund von *Barbitistes serricauda* F. in der Holsteinischen Schweiz. - *Articulata* 3: 145. Erlangen.
- MEYER, K.O. (1961): *Barbitistes serricauda* (Fabricius 1794) im Kreis Hamburg. - *Bombus* 2: 89.. Hamburg.
- MEYNEN, E. & J. SCHMITHÜSEN (Hrsg.) (1953-62): *Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands*. Bd. 1. Bad Godesberg.
- MOISSONNIE, J., R. MARTY & A. BOUDOU (1977): Gradients biocénétiques pre-pyrénéens et indicateurs d' action humaine d' apres l' études des groupements d'Orthoptères. - *Acrida* 6: 153-161
- MÜHLENBERG, M. (1989): *Freilandökologie*. Heidelberg/Wiesbaden, 430 S.
- MÜLLER-MINY, H. & M. BÜRGENER (1971): *Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 138 Koblenz. Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*. Bonn-Bad Godesberg.

- NADIG, A. (1930): Zur Orthopteren-Fauna Graubündens. - Jahresb. Naturf. Ges. Graubündens N.F. 69: 3-69. Chur (zit. n. SCHMIDT & DEVKOTA 1989)
- NADIG, A. (1933/34): Zur Orthopterenfauna Graubündens. - Jahresb. d. Nat.forsch. Ges. Graubündens. N.F. 72 (zit. n. KLEINERT 1992)
- NEEF, E. (1977): Das Gesicht der Erde. Thun, Frankfurt/M., 905 S.
- OPPERMANN, R. (1989): Ein Meßinstrument zur Ermittlung der Vegetationsdichte in grasig-krautigen Pflanzenbeständen. - Natur und Landschaft 64: 332-338. Bonn-Bad Godesberg.
- OSCHMANN, M. (1969): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Orthopteren im Raum von Gotha. - Hercynia 6: 115-168
- OSCHMANN, M. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. - Faunistische Abhandlungen Staatl. Museum für Tierkunde Dresden 21: 177-206. Dresden.
- OSCHMANN, M. (1991): Zur Klassifizierung der ökologischen Ansprüche von Schaben (Blattodea) und Heuschrecken (Saltatoria). - Faunistische Abhandlungen Staatl. Museum für Tierkunde Dresden 18: 51-57
- PLACHTER, H. (1991): Naturschutz. Stuttgart, 463 S.
- POLLIG, C. (1986): Vegetationskundlich-ökologische Untersuchungen an Eschen-Ahorn-Schatthangwäldern (Tilio-Acerion) im Ahrtal. Unveröff. Diplomarbeit Univ. Bonn.
- REICHLING, L. & J. HOFFMANN (1963): Supplément à la faune des Orthoptères du Grand-Duché de Luxembourg. - Arch. Institut Grand-Ducal de Luxembourg (N.S.) 29: 129-157. Luxembourg.
- RICHARDS, O.W. & N. WALLOF (1954): Studys on the Biology and Population Dynamics of British Grasshoppers. - Anti-Locust Bulletin 17: 1-182. London.
- RIECKEN, U. & J. BLAB (1989): Biotope der Tiere in Mitteleuropa. Verzeichnis zoologisch bedeutsamer Biotoptypen und Habitatqualitäten in Mitteleuropa einschließlich typischer Tierarten als Grundlage für den Naturschutz. Greven.
- RIECKEN, U. (1989): Symposium "Möglichkeiten und Grenzen der Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen im Rahmen raumrelevanter Planungen". - Natur und Landschaft 64: 474-476. Bonn-Bad Godesberg.
- RIECKEN, U. (1990): Möglichkeiten und Grenzen der Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen im Rahmen raum- und umweltrelevanter Planungen - Eine Einführung. - Schr.-R. f. Landschaftspflege und Naturschutz 32: 9-26. Bonn-Bad Godesberg.

- RIECKEN, U. (1991): Probleme der Raumgliederung aus tierökologischer Sicht. - Löff-Mitteilungen 16 (4): 37-42. Recklinghausen.
- RIECKEN, U. & J. BLAB (1989): Biotope der Tiere in Mitteleuropa. Verzeichnis zoologisch bedeutsamer Biotoptypen und Habitatqualitäten in Mitteleuropa einschließlich typischer Tierarten als Grundlage für den Naturschutz. Greven.
- RÖBBELEN, F., R. BRINKMANN & J. MARTINS (1993): Chorthippus vagans EVERSMANN 1848 im mecklenburgischen Naturpark Elbetal. - Articulata 8 (1): 29-31. Erlangen.
- RÖBER, H. (1951): Die Dermapteren und Orthopteren Westfalens in ökologischer Betrachtung. - Abhandl. Landesmus. Naturkunde Westfalen Münster 14: 3-60. Münster.
- RÖBER, H. (1970): Die Saltatorienfauna montan getönter Waldgebiete Westfalens unter besonderer Berücksichtigung der Ensiferenverbreitung. - Abh. Landesmus. Naturkd. Münster Westf. 32: 1-28
- SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik. 7. Aufl., Berlin, Heidelberg, New York, 846 S.
- SÄNGER, K. (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken und der Raumstruktur ihrer Habitate. - Zool. Jahrb. Syst. 104: 433-488
- SCHAEFER, M. & W. TISCHLER (1983): Ökologie. Stuttgart, 354 S.
- SCHIEMENZ, H. (1969): Die Heuschreckenfauna mitteleuropäischer Trockenrasen. - Faunistische Abhandlungen Staatl. Museum für Tierkunde Dresden 2: 241-258
- SCHMIDT, E. (1991): Das Nischenkonzept für die Bioindikation am Beispiel Libellen. - Beitr. Landespfl. Rheinland-Pfalz 14: 95-117. Oppenheim.
- SCHMIDT, G.H. (1987): Adaption of Saltatoria to various climatic factors with regard to their survival in different geographical regions. - Baccetti, B. (ed.): Evolutionary Biology of Orthopteroid insects. Ellis Horwood Li: 550-565
- SCHMIDT, G.H. (1990): Verbreitung von Leptophyes-Arten (Saltatoptera: Tettigoniidae) in Mittel- und Nordwesteuropa. - Braunschw. Naturkd. Schr. 3 (3): 841-852. Braunschweig.
- SCHMIDT, G.H. & M. BAUMGARTEN (1974): Untersuchungen zur räumlichen Verteilung, Eiablage und Stridulation der Saltatorien am Sperbersee im Naturpark Steigerwald. - Abh. Naturwiss. Verein Würzburg 15: 33-83

- SCHMIDT, G.H. & J. BÜHL (1970): Biotopmäßige Verteilung der Orthopteren-Gemeinschaften in der Umgebung eines französischen Alpensees (Lac du Bourget). - Zool. Beitr. (Berlin) 116: 1-72
- SCHMIDT, G.H. & B. DEVKOTA (1989): Zwei neue Orthopteren-Arten für das Burgenland, *Barbitistes serricauda* (F.) und *Tetrix austriaca* n. sp. - Burgenländische Heimatblätter 51: 160-171. Eisenstadt.
- SCHMIDT, G.H. & A. SCHLAGBAUER (1965): Die Orthopteren-Fauna und Pflanzengesellschaften der Kahlschläge des Arbergebietes im Bayerischen Wald, mit einem Beitrag zum Problem der Makropterie. - Z. Morph. Ökol. Tiere 54: 643-668. Berlin.
- SCHMIDT, G.H. & L. SCHLIMM (1984): Bedeutung der Saltatoria (Insecta) des Naturschutzgebietes Bissendorfer Moor als Bioindikatoren. - Braunschweiger naturkundliche Schriften 2: 145-180. Braunschweig.
- SCHMIDT, G.H. & E.F. SCHULZE (1961): Ökologische Untersuchungen zur Orthopterenfauna des Rhöngebietes. - Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Würzburg 2: 41-60. Würzburg.
- SCHUMACHER, R. (1980): Die einheimischen Laubheuschrecken - Biologie und Feldführer. - Ber. naturhist. Ges. Hannover 123: 193-219. Hannover.
- SMETTAN, H.W. (1989): Die Heuschreckensynusien in den Grünlandgesellschaften der nördlichen Kalkalpen unter Berücksichtigung des menschlichen Einflusses. - Verh. d. Ges. f. Ökologie, Bd. 19 (1): 97-98
- STEINHOFF, G. (1982): Ökologische Freilanduntersuchungen an Geradflüglern (Orthopteroidea) des Bausenberges in der Eifel. - Decheniana-Beihefte 27: 100-173. Bonn.
- SZIJJ, J. (1985): Ökologische Einnischung der Saltatoria im Artland (Niedersachsen) und ihre Verwendung für die naturschützerische Wertanalyse. - Deutsche Entomologische Zeitschrift N.F. 32: 265-273. Berlin (Ost).
- THOMAS, B., P. KOLSHORN & M. STEVENS (1993): Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) im Kreis Viersen und in Krefeld. - Articulata 8 (2): 89-123. Erlangen.
- THOMAS, P. (1980): Wie reagieren Heuschrecken auf die Mahd?. - Naturkundliche Beiträge des DJN 11: 94-99
- THORENS, PH. (1984): Les Orthoptères (Saltatoria) de quelques garides du pied du jura. I. Présentation des milieux et liste faunistique. - Bull. de la Société Neuchateloise des Sciences naturelles 107: 123-132. Neuchatel.

- THORENS, PH. (1986): Les Orthoptères (Saltatoria) de quelques garides du pied sud du Jura. II. Etude des peuplements. - Mitt. der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 59: 159-168
- TREIBER, R. (1990): Der Steppengrashüpfer (*C. vagans*) im Murgtal/Nordschwarzwald - Habitatsprüche, Verbreitung und Vergesellschaftung. - Naturkundliche Beiträge des DJN 21: 46-54. Hamburg.
- UHLIG, H. (1964): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 150 Mainz. Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands. Bonn-Bad Godesberg.
- VOISIN, J.-F. (1979): Forbindelsen mellom temperatur- og fuktighetskraft hos noen Orthoptera-arter i franske fjell. - Ent. Tidskr. 100: 168-171
- VOISIN, J.-F. (1980): Reflexions a propos d'une methode simple d'échantillonnage des peuplements d'Orthoptères en milieu ouvert. - Acrida 9: 159-170
- VOISIN, J.-F. (1982 a): Observations ecologiques et biogeographiques sur les Orthoptères du Massif Central. 3: *Metriopectera bicolor* et *M. roeseli*. - Bull. Soc. entomolog. France 87: 337-345
- VOISIN, J.-F. (1982 b): Observations écologiques et biogeographiques sur les Orthoptères du Massif Central. 2: *Metriopectera brachyptera* (Linné 1761). - Bulletin de la Société entomologique de France 87: 57-61
- VOISIN, J.-F. (1990): Observations sur les Orthoptères du Massif Central. 4. *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt 1821) (Orth. Acrididae). - Bulletin de la Société entomologique de la France 95: 89-95
- VOLPERS, M., K.-J. KONZE, A. KRONSHAGE & J. SCHLEEF (1994): Heuschrecken in Nordrhein-Westfalen. Hrsg.: Arbeitskreis Heuschrecken NRW, Osnabrück. 63 S.
- WAHL, P. (1992): Liste der Pflanzengesellschaften von Rheinland-Pfalz mit Zuordnung zu Biotoptypen und Angaben zum Schutzstatus nach J 24 LPfIG. - Materialien zur Landespflege, Hrsg.: Landesamt für Umweltschutz und Gewerbeaufsicht Rheinland-Pfalz, Oppenheim. 136 S.
- WEIDNER, H. (1941): Die Geradflügler (Orthopteroidea und Blattoidea) des unteren Maintales. - Mitt. münch. ent. Ges. 31: 371-459
- WEIDNER, H. (1954): Die Heuschrecken von Heigenbrücken (Spessart). - Nachr. Naturwissensch. Mus. Aschaffenburg 43: 1-26
- WEITZEL, M. (1986): Zur aktuellen Verbreitung der Kurzfühlerschrecken (Insecta, Caelifera) in Hunsrück, Saargau, Eifel, Westerwald und Bergischem Land. - Dendrocopos 13: 88-103

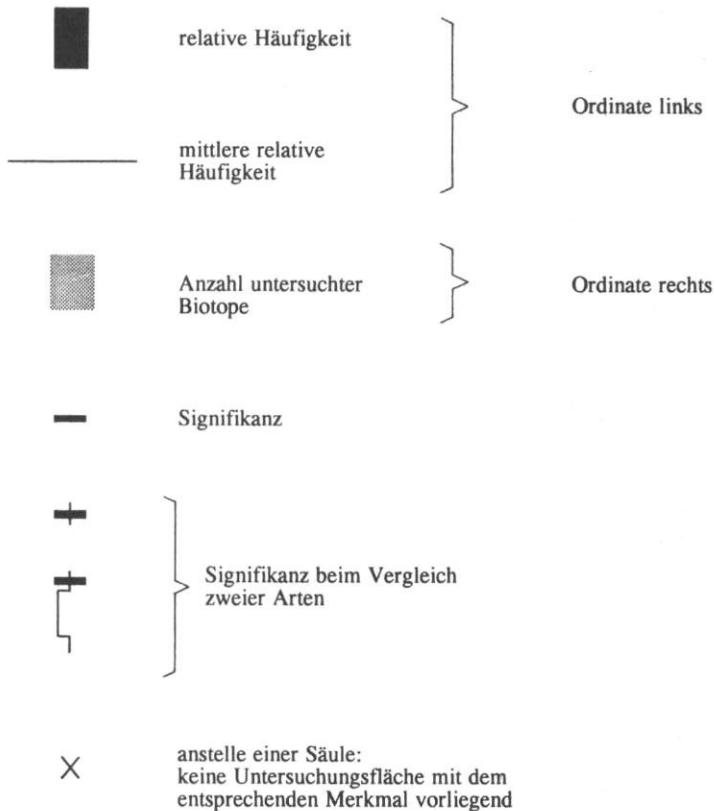
- WERLE, O. (1974): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 148/149 Trier-Mettendorf. Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands. Bonn-Bad Godesberg.
- WINGERDEN, W.K.R.E. van, W. BONGERS, F. CANNEMEIJER & J.C.M. MUSTERS (1993): Zum Einfluß der Temperatur auf den Jahreszyklus von *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) in ungedüngten und schwach gedüngten Grasflächen. - *Articulata* 8 (1): 61-75. Erlangen.
- ZACHER, F. (1917): Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. Jena, 287 S.
- ZIMMERMANN, P. & A. HAFNER (1991): Neufunde der Laubholzsäbelschrecke *Barbitistes serricauda* in Baden-Württemberg. - *Carolinea* 49: 136-138

7. Anhang

7.1 Grafische Darstellung der Habitatpräferenzen

Es folgen hier die Grafiken zur Darstellung der ermittelten Habitatpräferenzen. Nähere Erläuterungen finden sich im Kap. 2.2.2.3.

Legende zu den Grafiken der Habitatpräferenzen



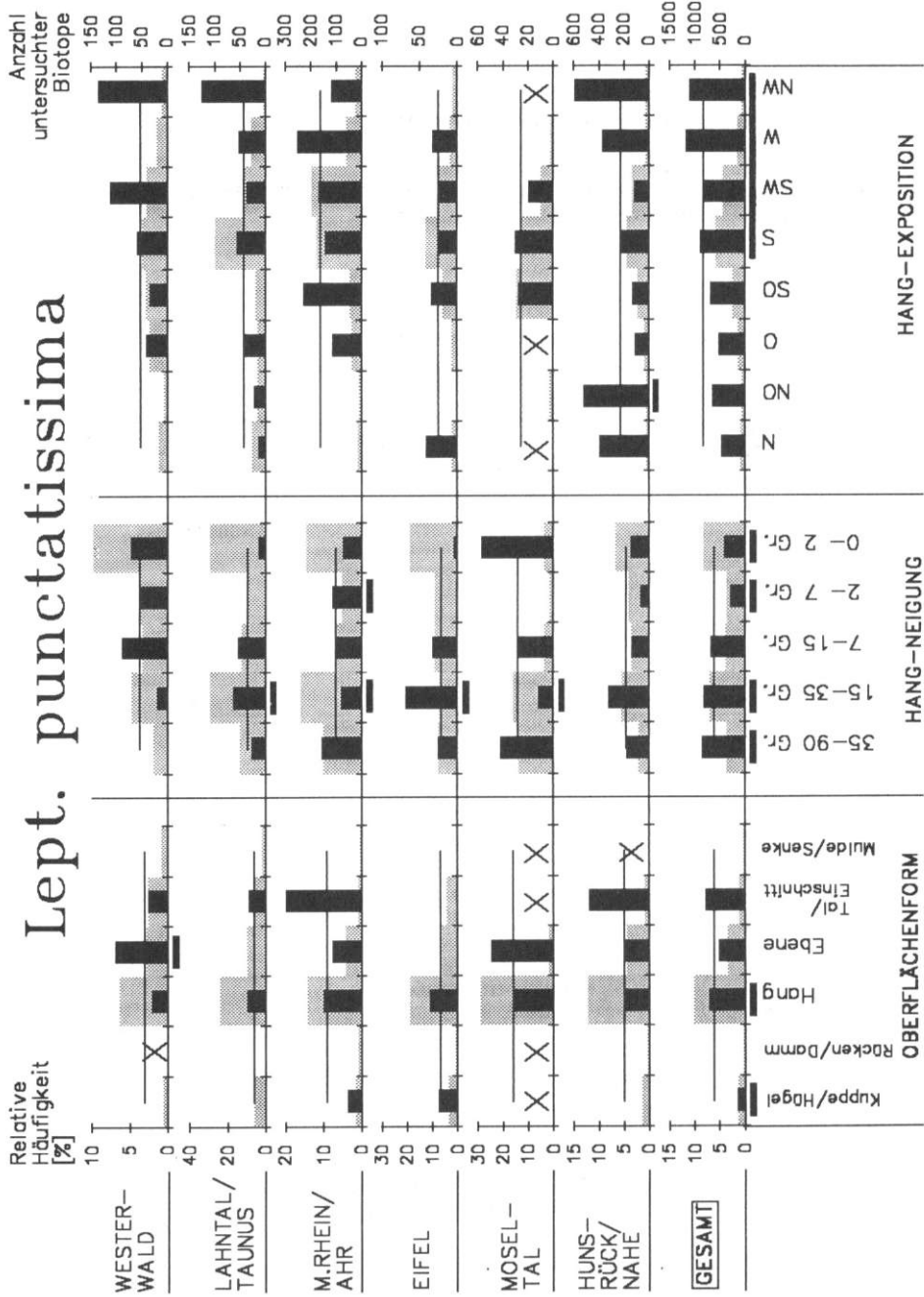


Abb. 4: Habitatpräferenzen von *L. punctatissima*: Geländemorphologie

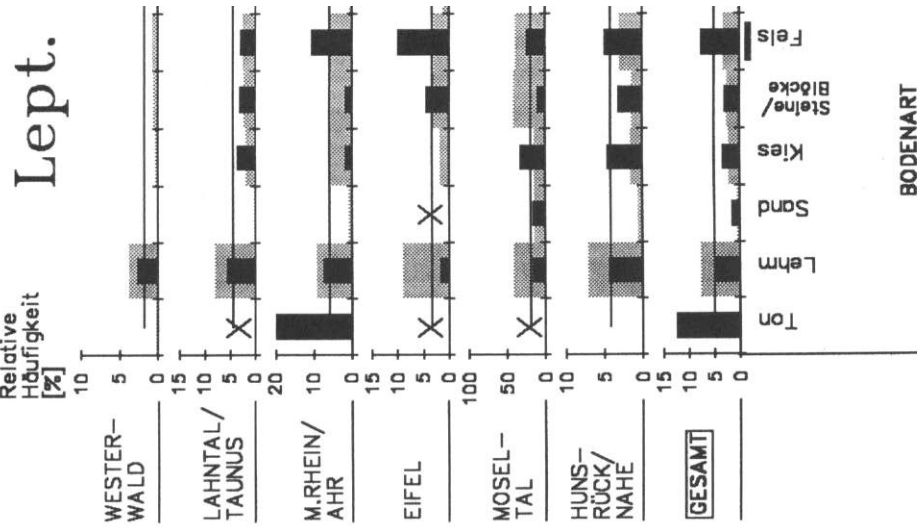
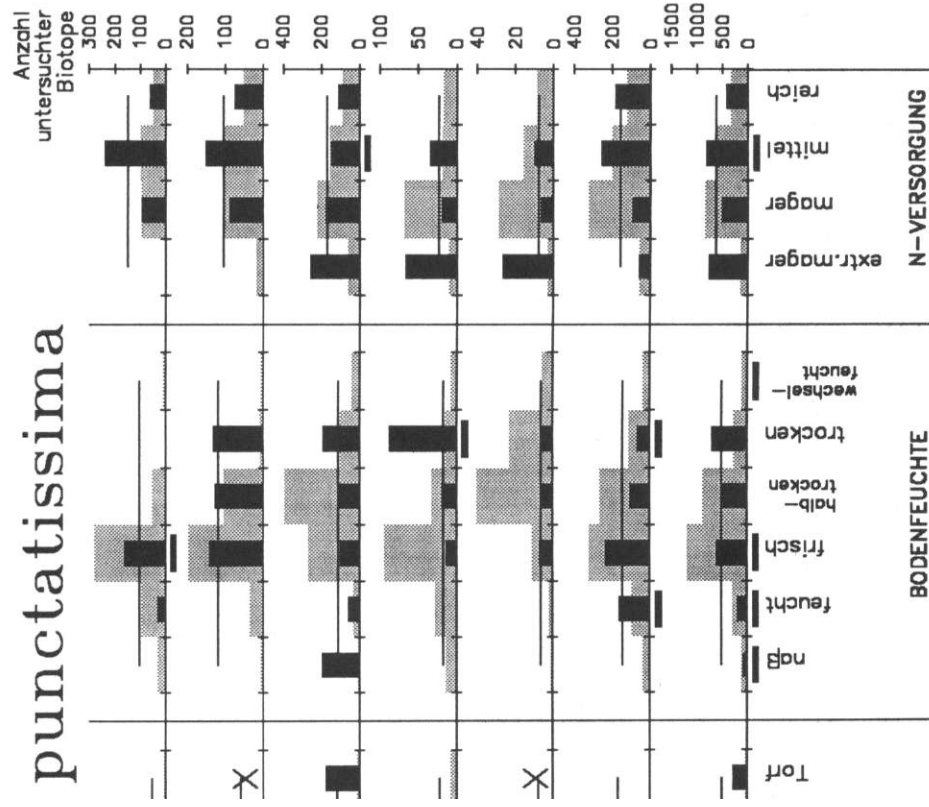


Abb. 5: Habitatpräferenzen von *L. punctatissima*: Bodeneigenschaften

punctatissima



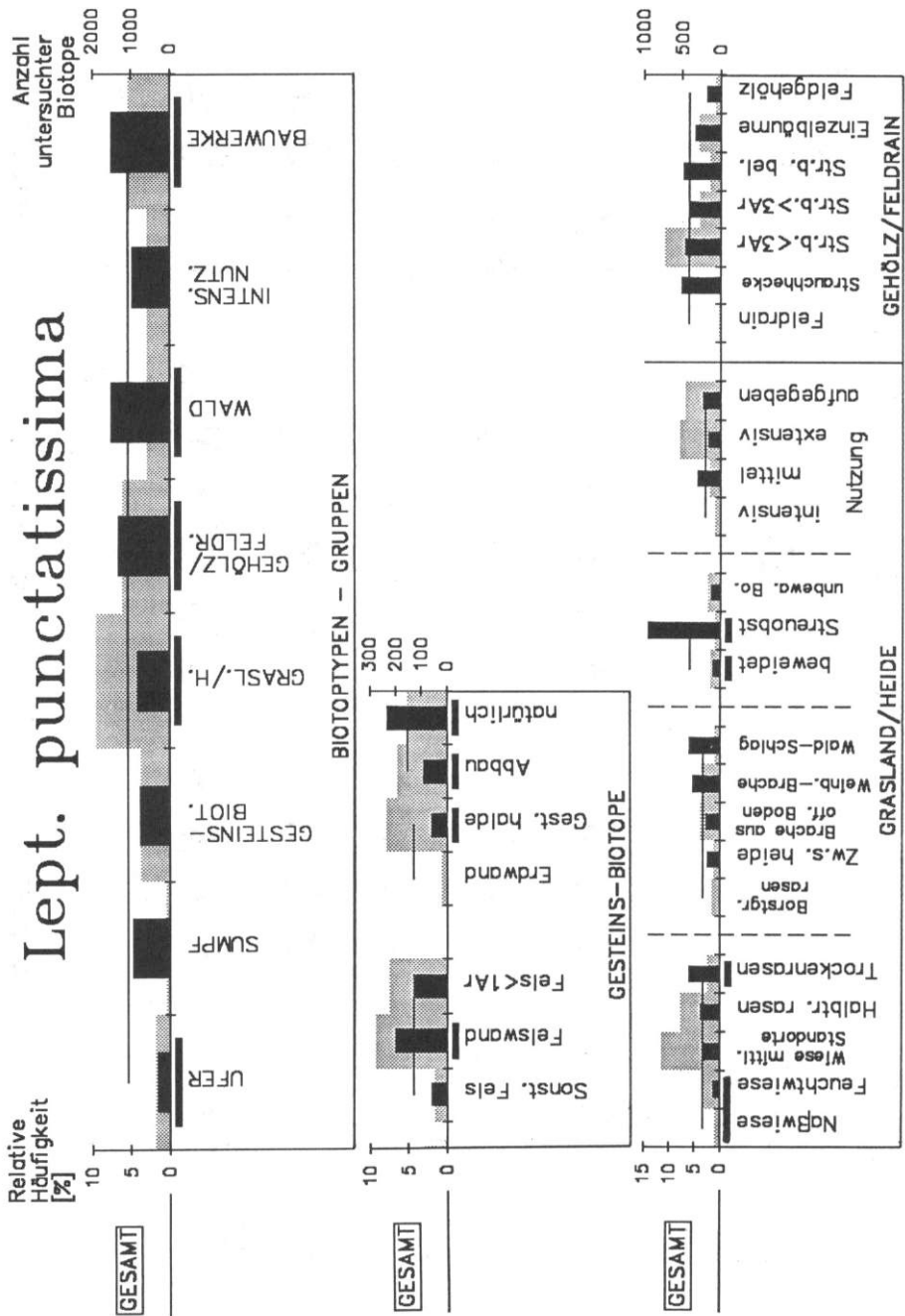


Abb. 6: Habitatpräferenzen von *L. punctatissima*: Biotypen-Gruppen, Ge- steins-, Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope

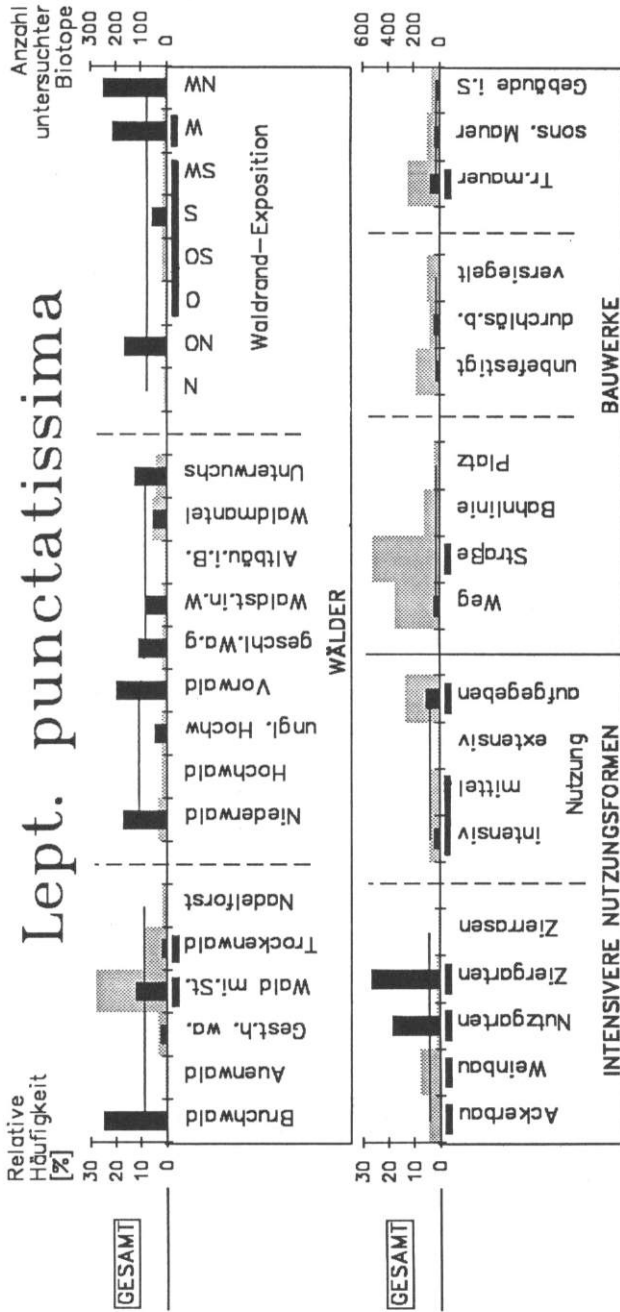


Abb. 7: Habitatpräferenzen von *L. punctatissima*: Waldbiotope, intensivere Nutzungsformen und Bauwerke

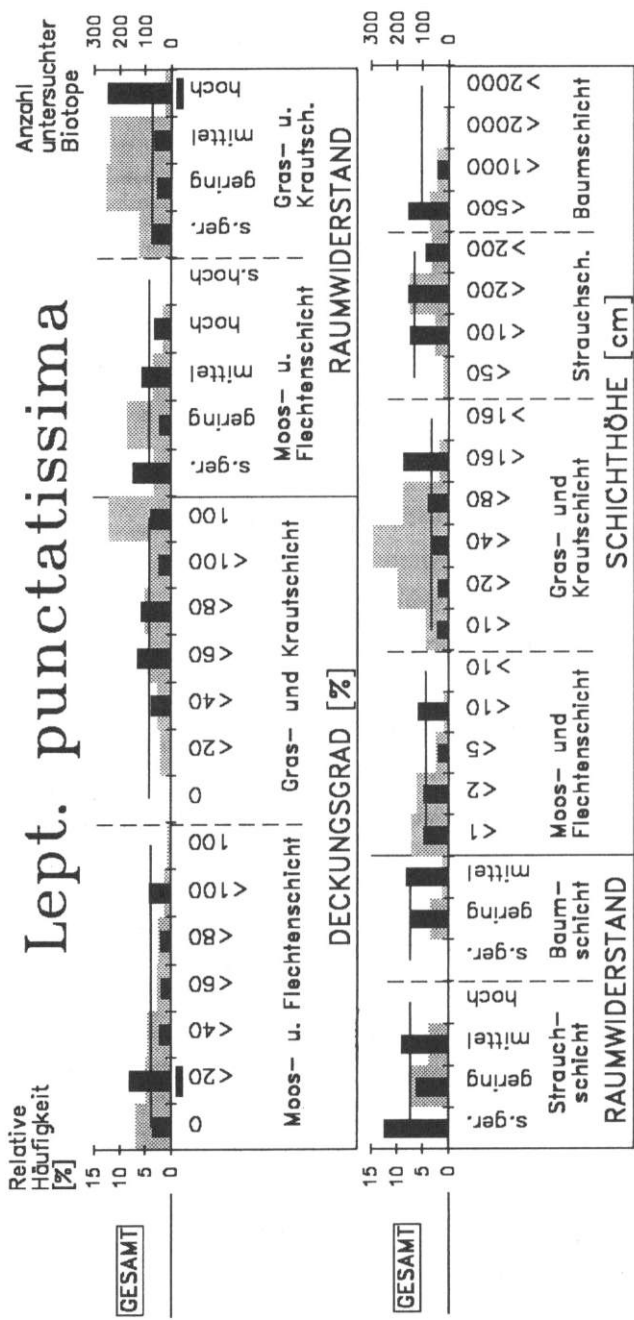


Abb. 8: Habitatpräferenzen von *L. punctatissima*: Raumstruktur der Vegetation

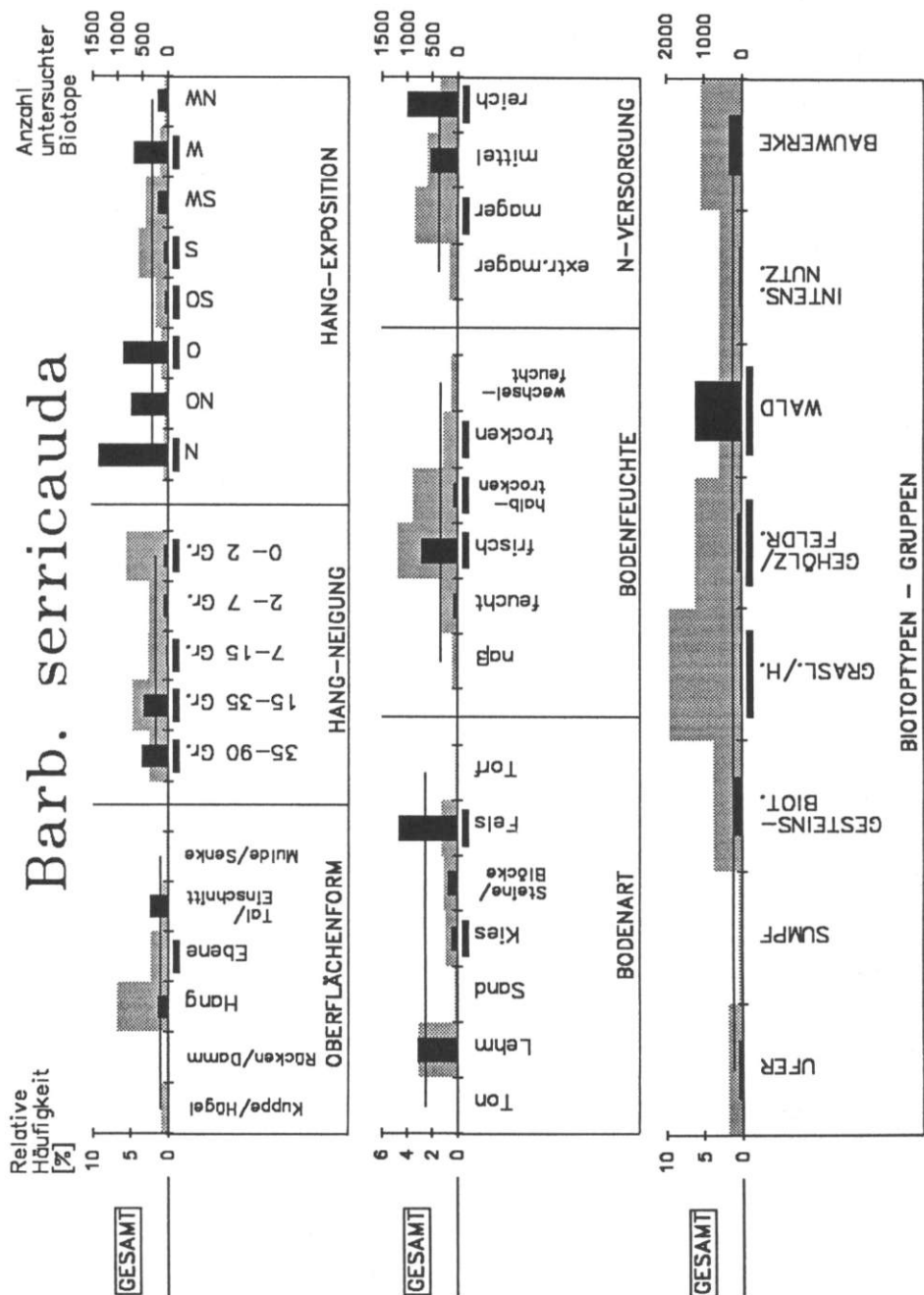


Abb. 9: Habitatpräferenzen von *B. serricauda*: Geländemorphologie, Bodeneigenschaften und Biotoptypen-Gruppen

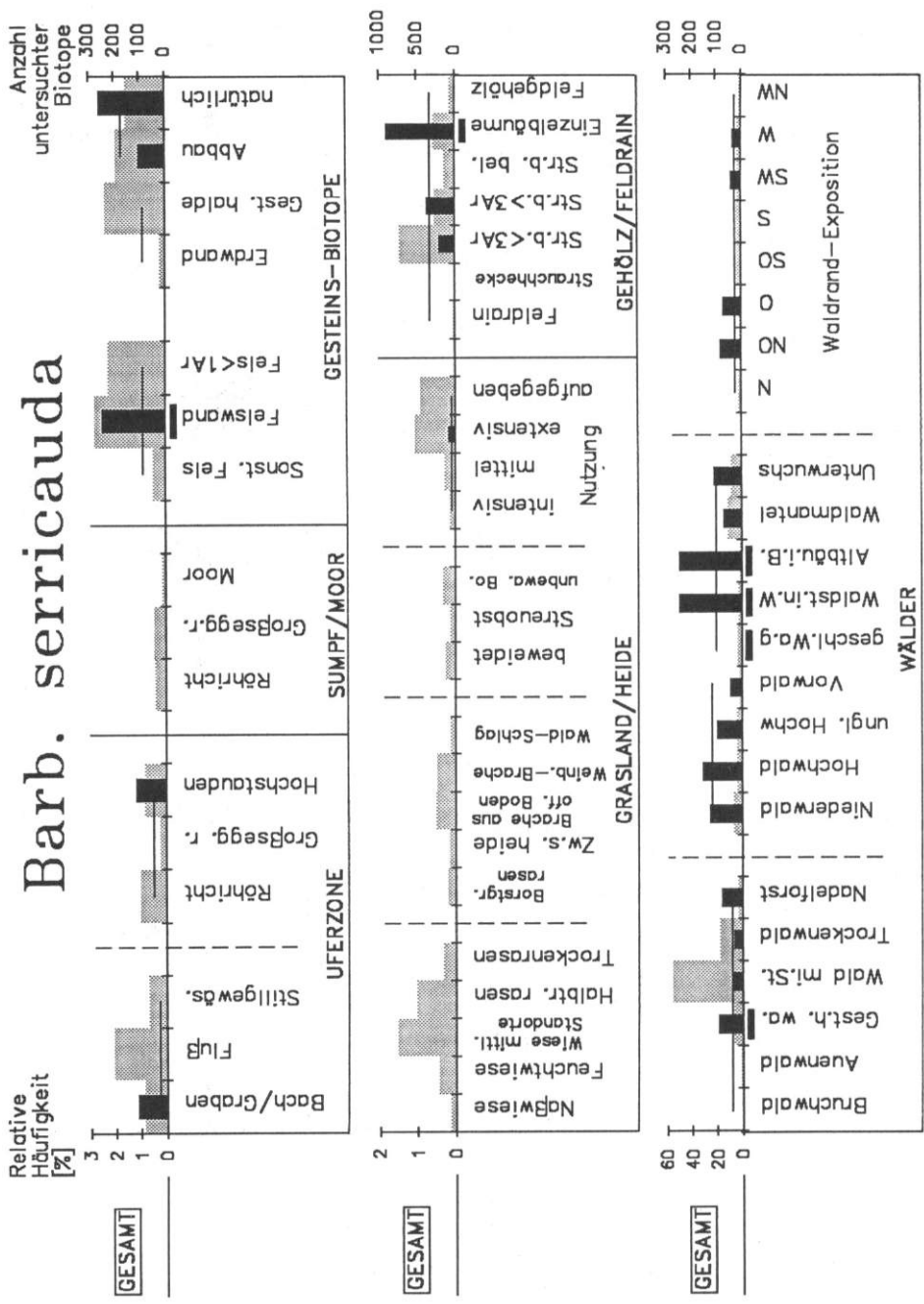


Abb. 10: Habitatpräferenzen von *B. serricauda*: Ufer-, Sumpf-, Gesteins-, Gehölz- und Wald-Biotope

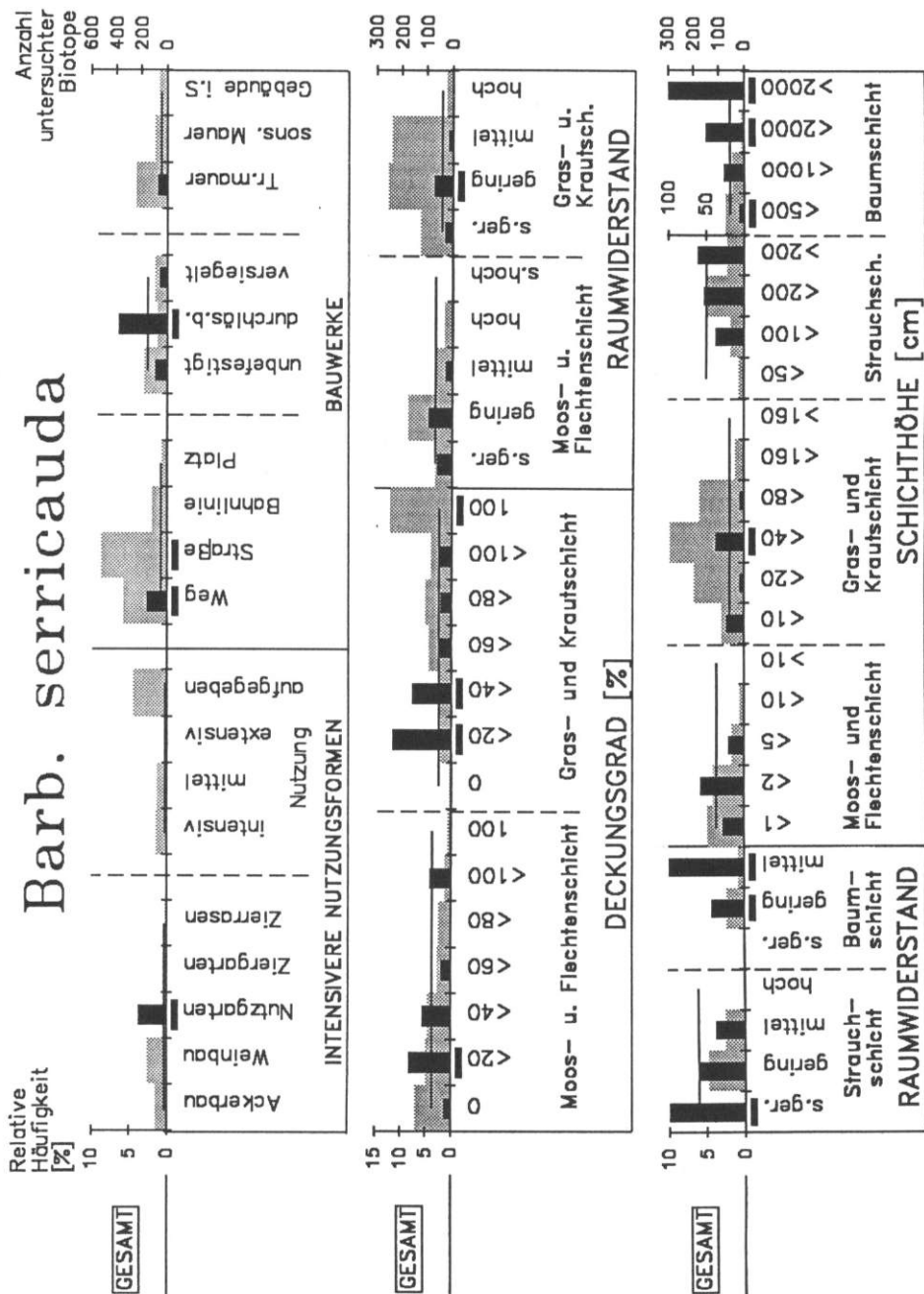


Abb. 11: Habitatpräferenzen von *B. serricauda*: Intensivere Nutzungsformen, Bauwerke, Raumstruktur der Vegetation

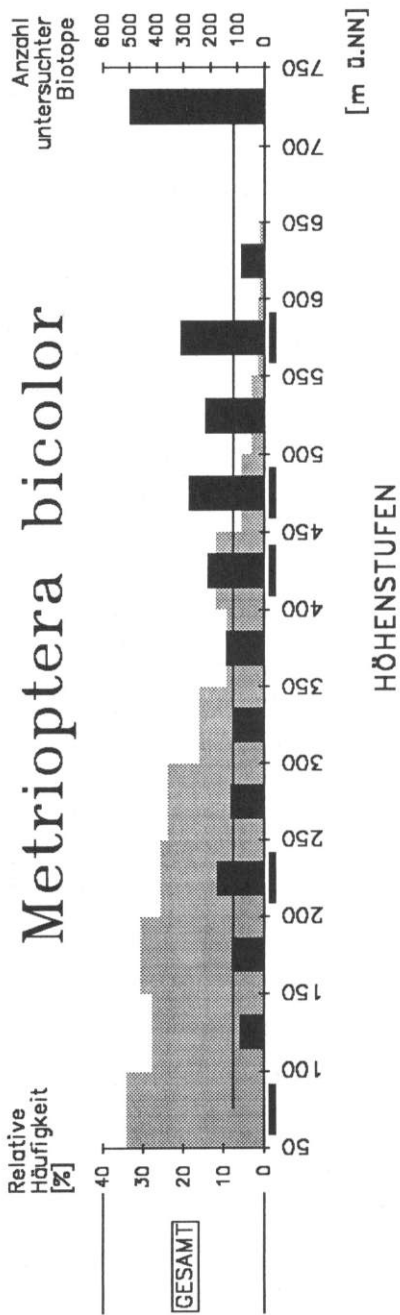


Abb. 12: Relative Häufigkeit von von *M. bicolor* in den Höhenstufen

Metrioptera bicolor

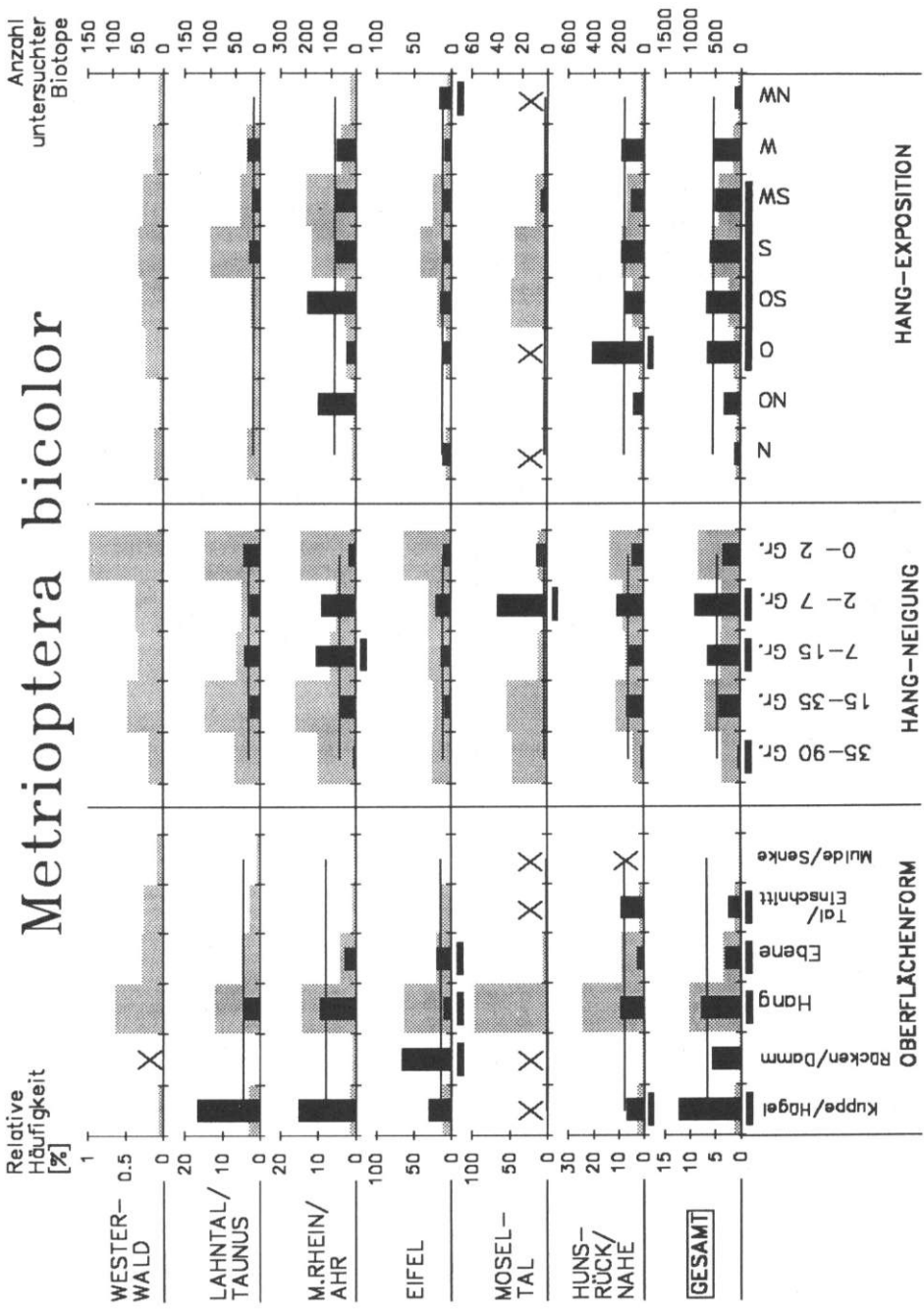


Abb. 13: Habitatpräferenzen von *M. bicolor*: Geländemorphologie

Metriona bicolor

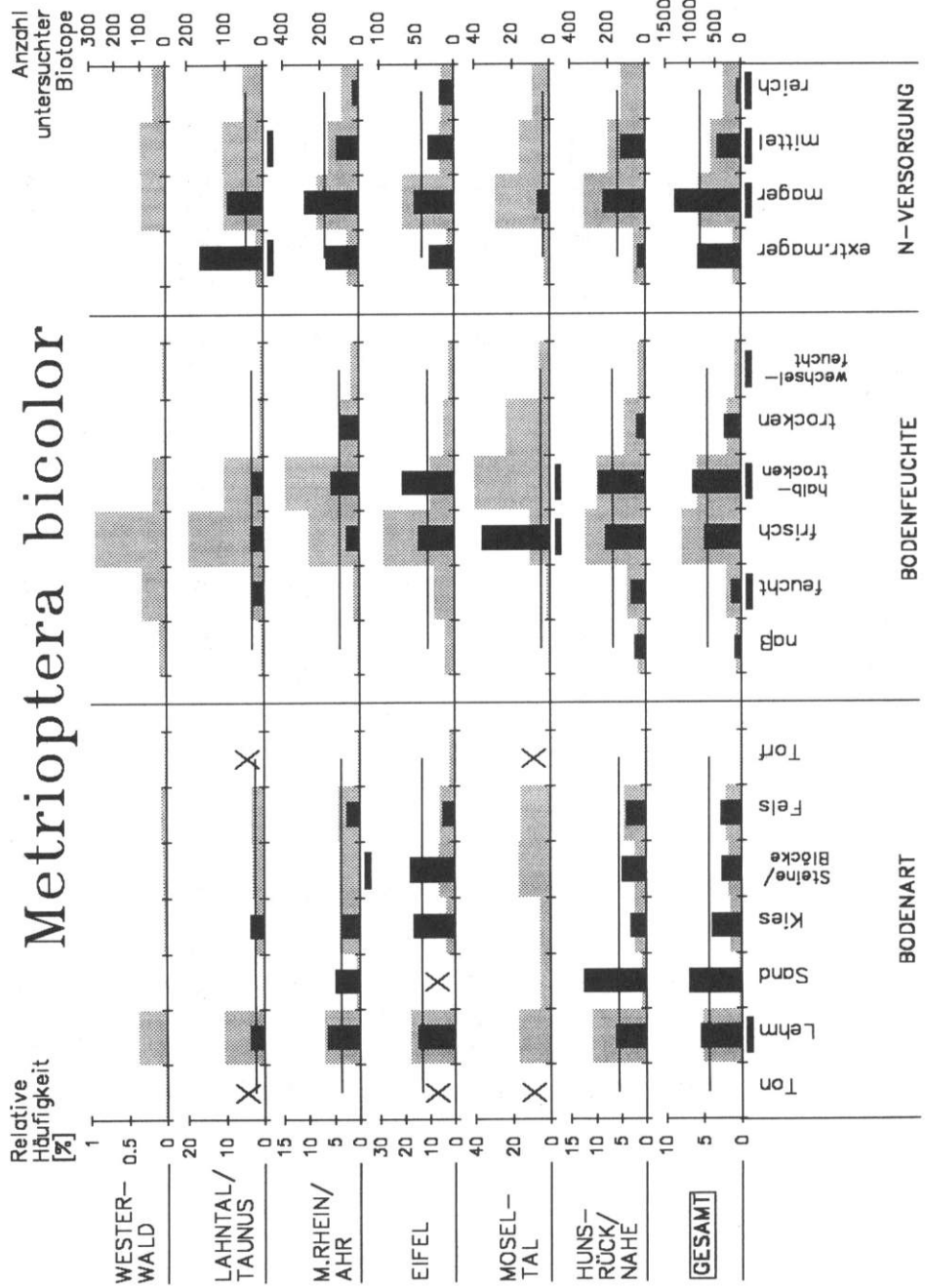


Abb. 14: Habitatpräferenzen von *M. bicolor*: Bodeneigenschaften

Metriopectera bicolor

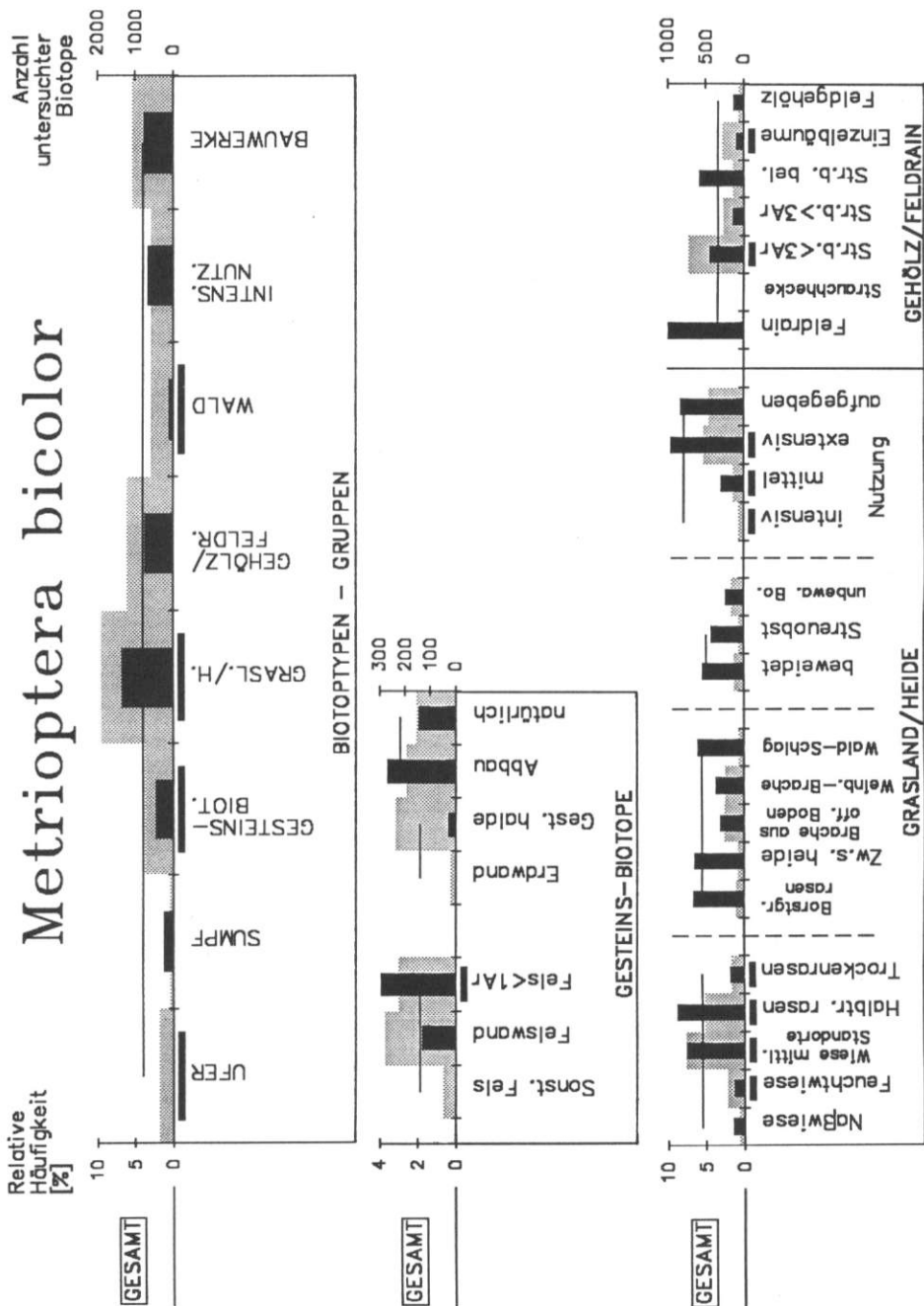


Abb. 15: Habitatpräferenzen von *M. bicolor*: Biotypen-Gruppen, Gesteins-, Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope

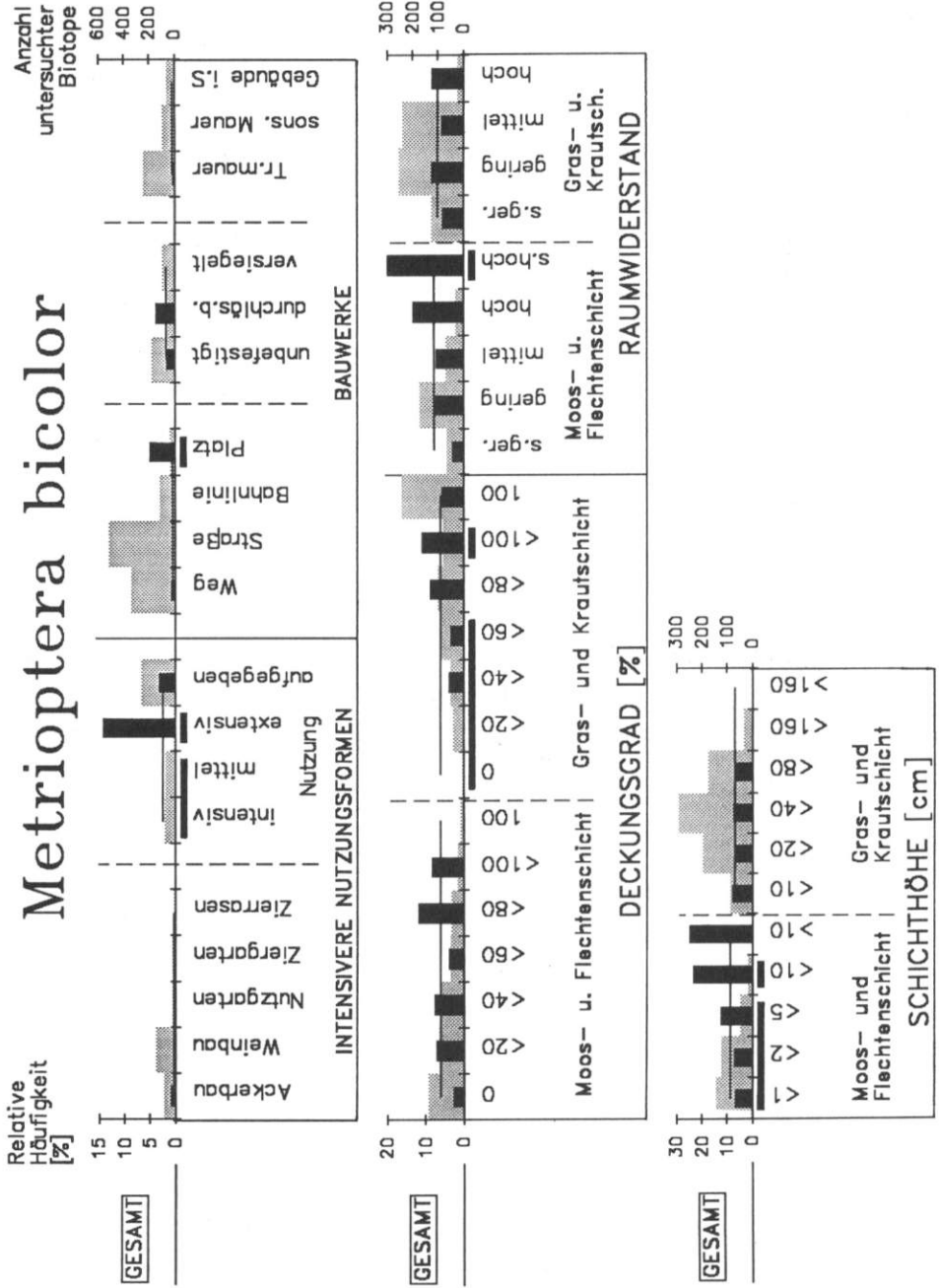


Abb. 16: Habitatpräferenzen von *M. bicolor*: intensivere Nutzungsformen, Bauwerke und Raumstruktur der Vegetation

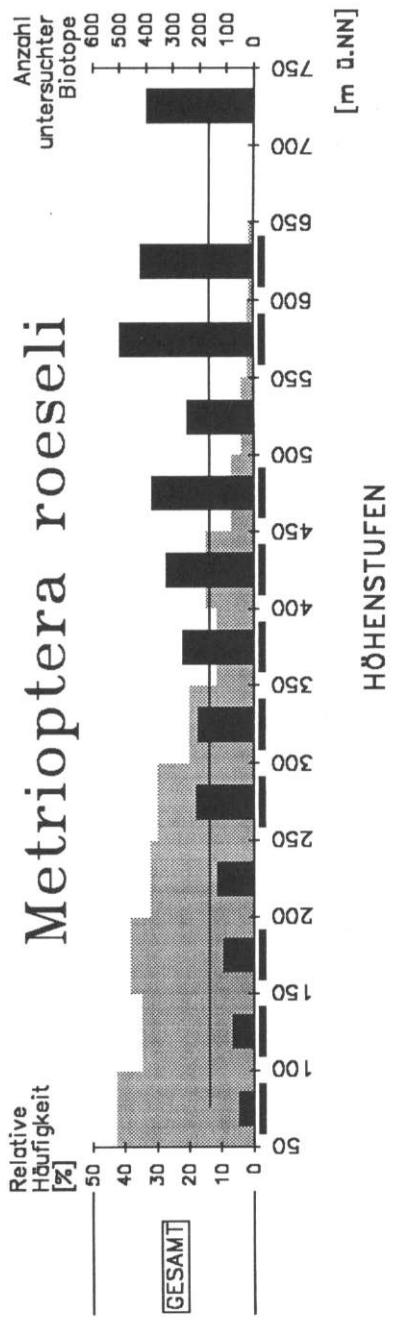


Abb. 17: Relative Häufigkeit von von *M. roeseli* in den Höhenstufen

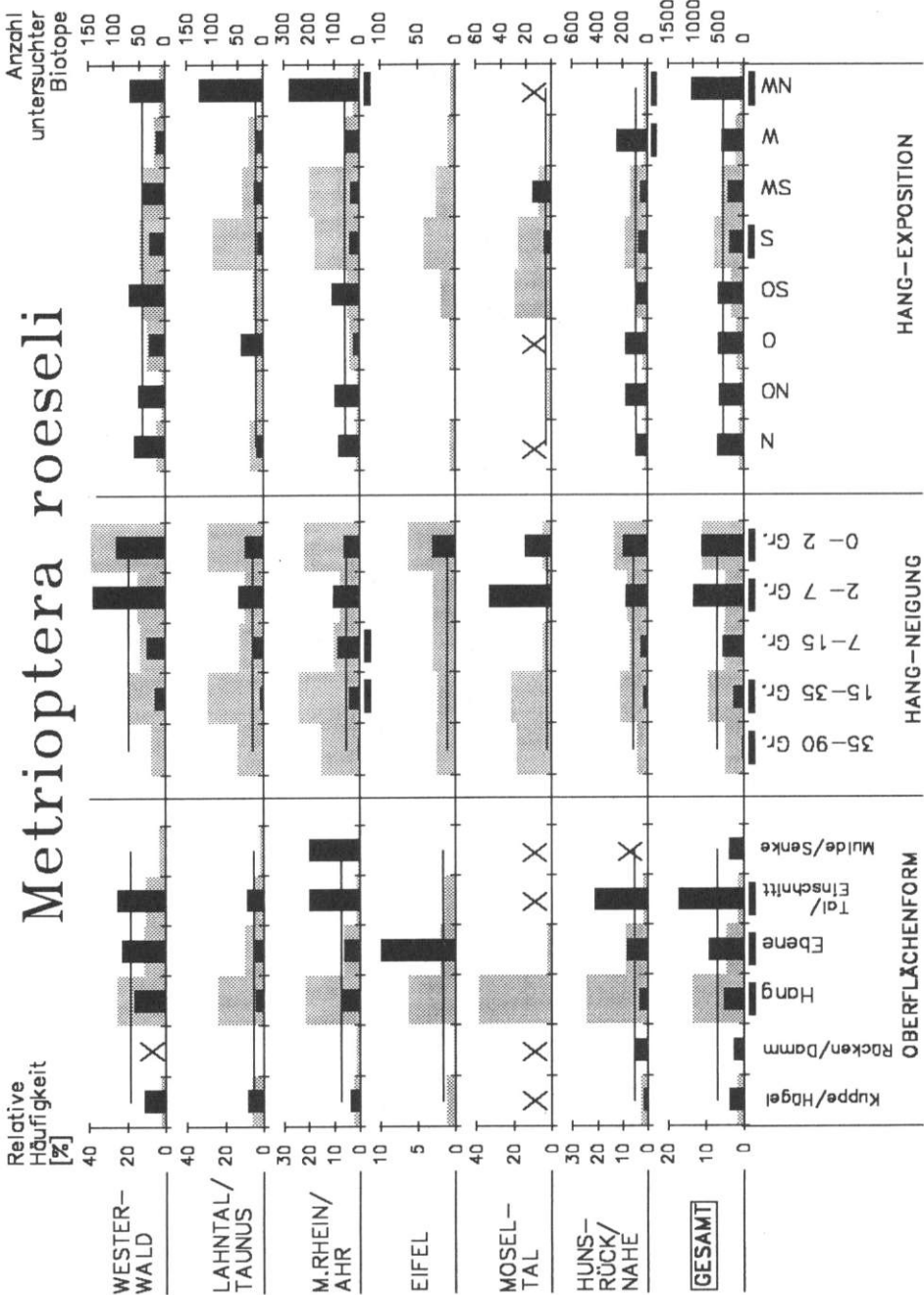


Abb. 18: Habitatpräferenzen von *M. roeseli*: Geländemorphologie

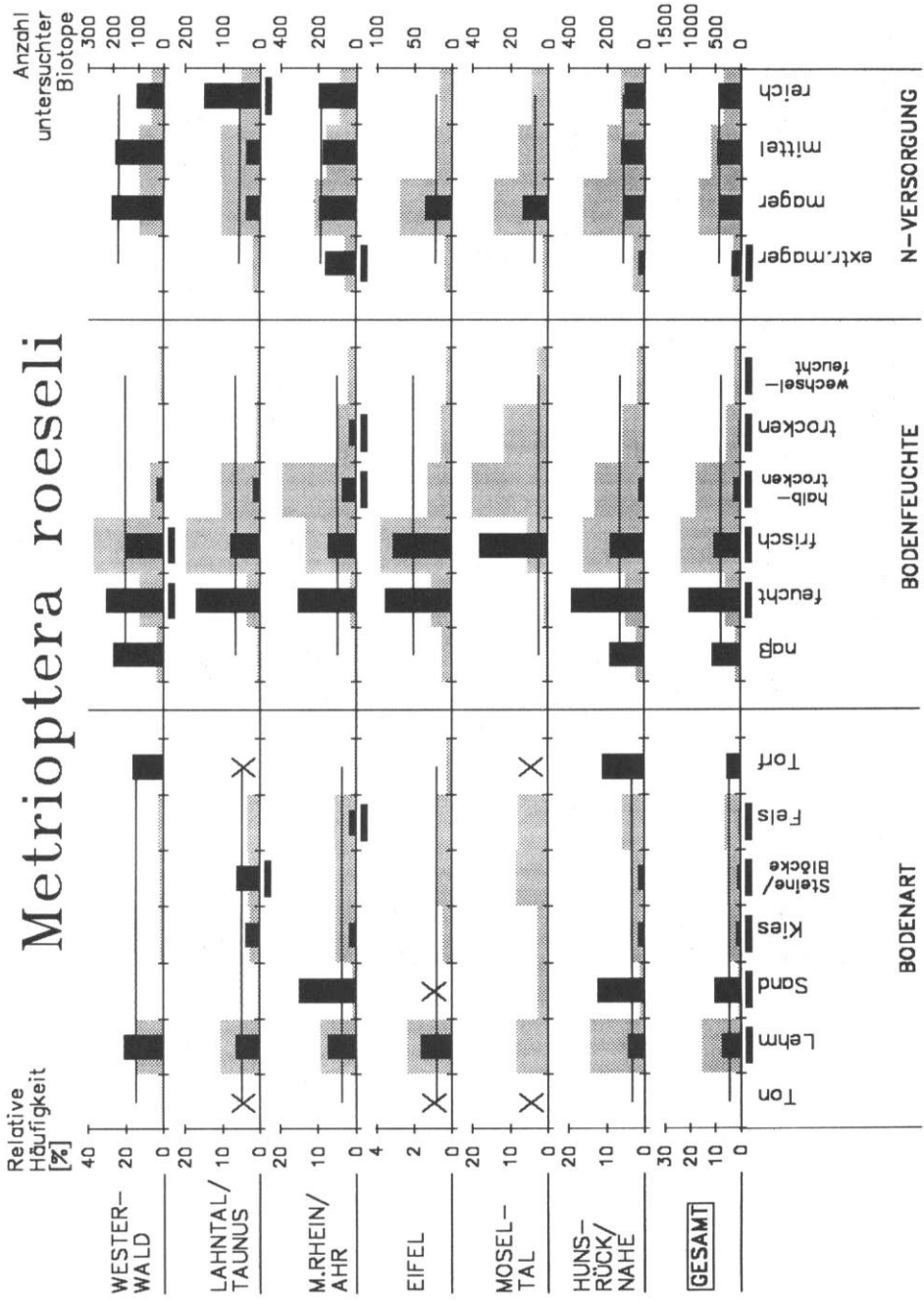


Abb. 19: Habitatpräferenzen von *M. roeseli*: Bodeneigenschaften

Metrioptera roeseli

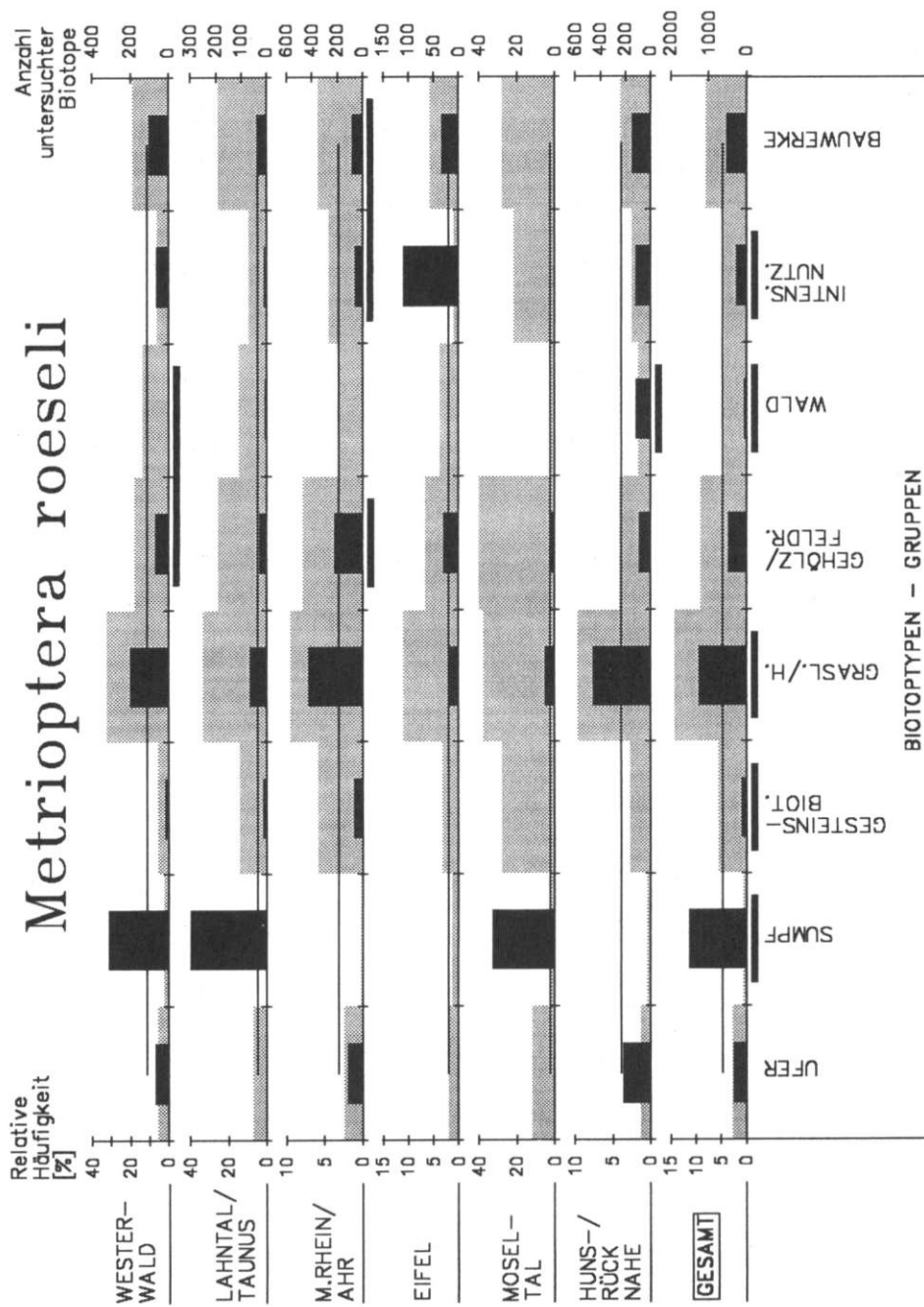


Abb. 20: Habitatpräferenzen von *M. roeseli*: Biotypen-Gruppen

Anzahl
untersuchter
Biotope

Metrioptera roeseli

Relative
Häufigkeit
[%]

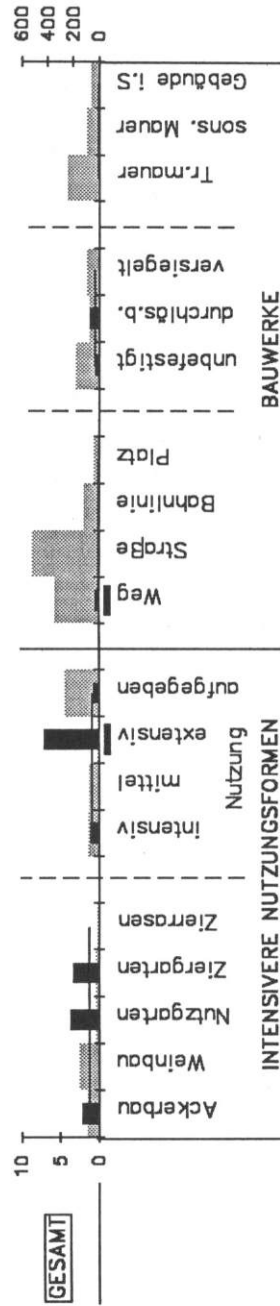
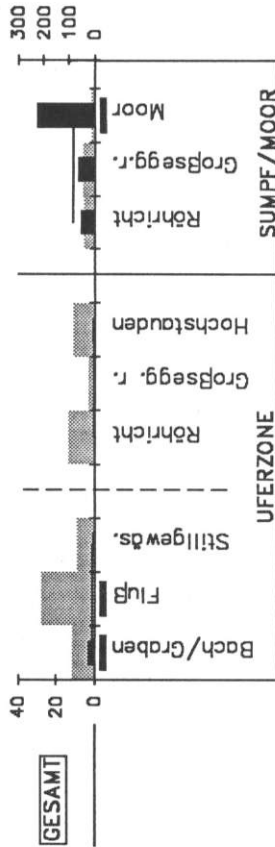


Abb. 21: Habitatpräferenzen von *M. roeseli*: Ufer- und Sumpf-Biotope, Intensivere Nutzungsformen und Bauwerke

Metrioptera roeseli

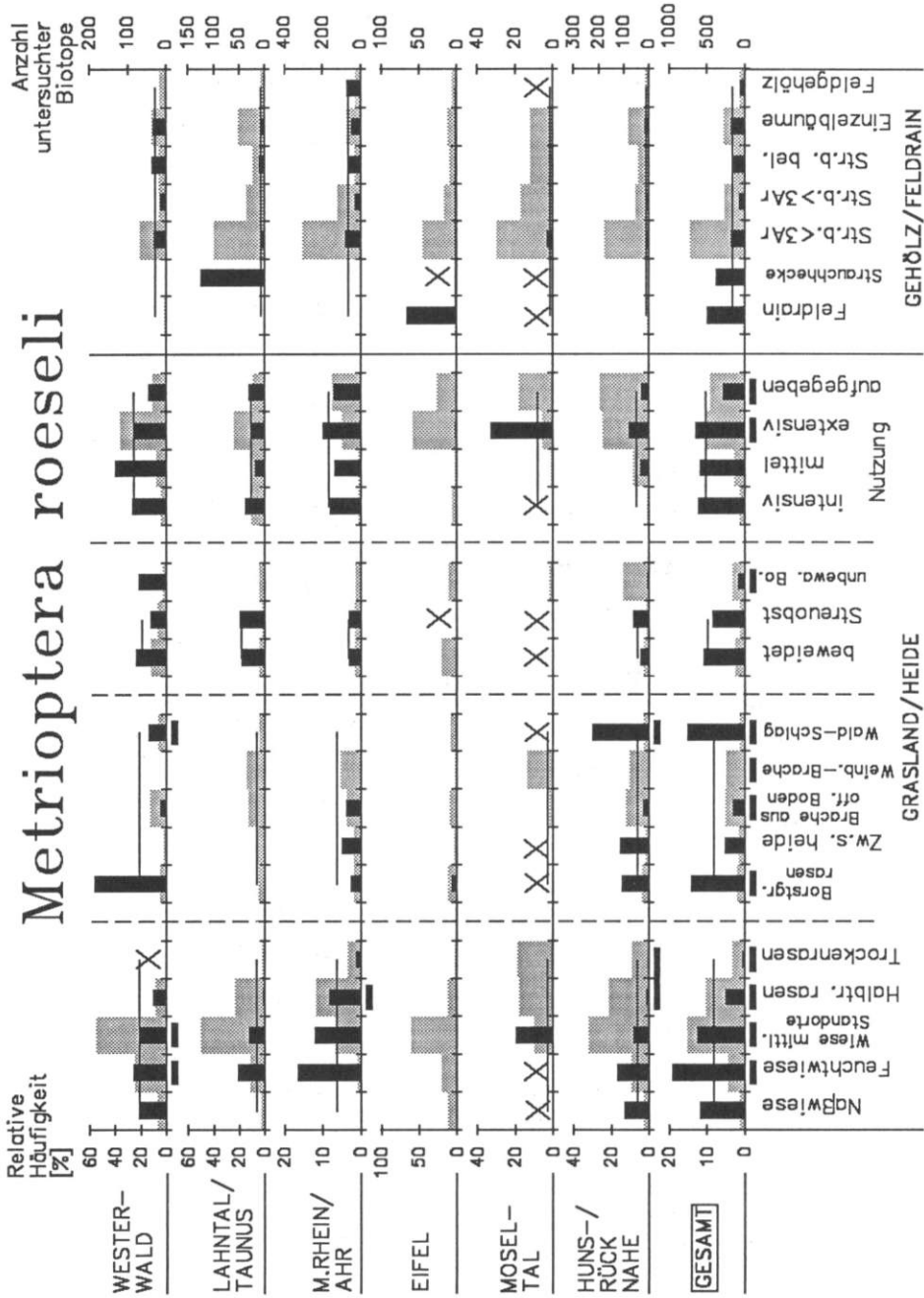


Abb. 22: Habitatpräferenzen von *M. roeseli*: Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope

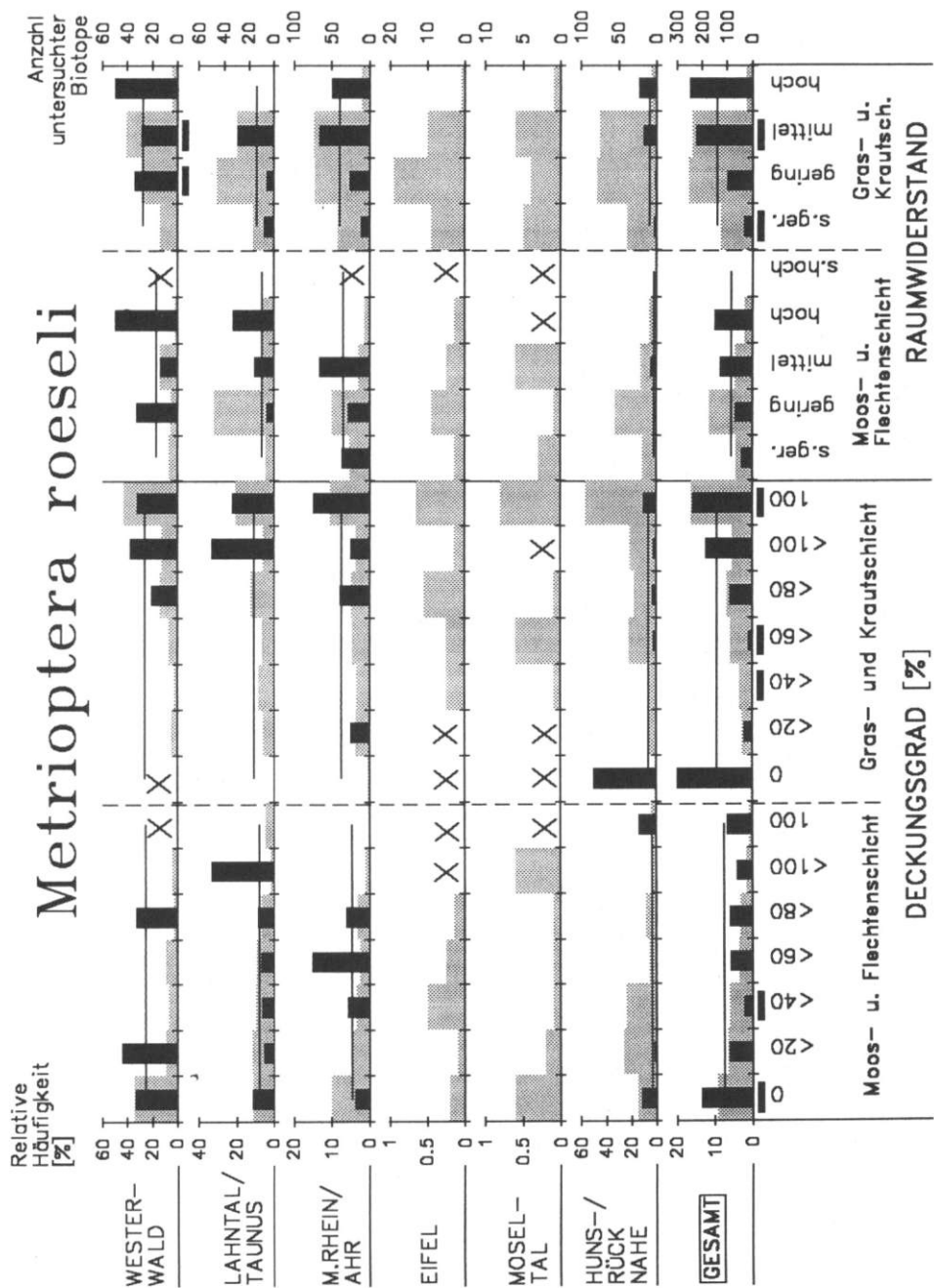


Abb. 23: Habitatpräferenzen von *M. roeseli*: Raumstruktur der Vegetation I

Metrionoptera roeseli

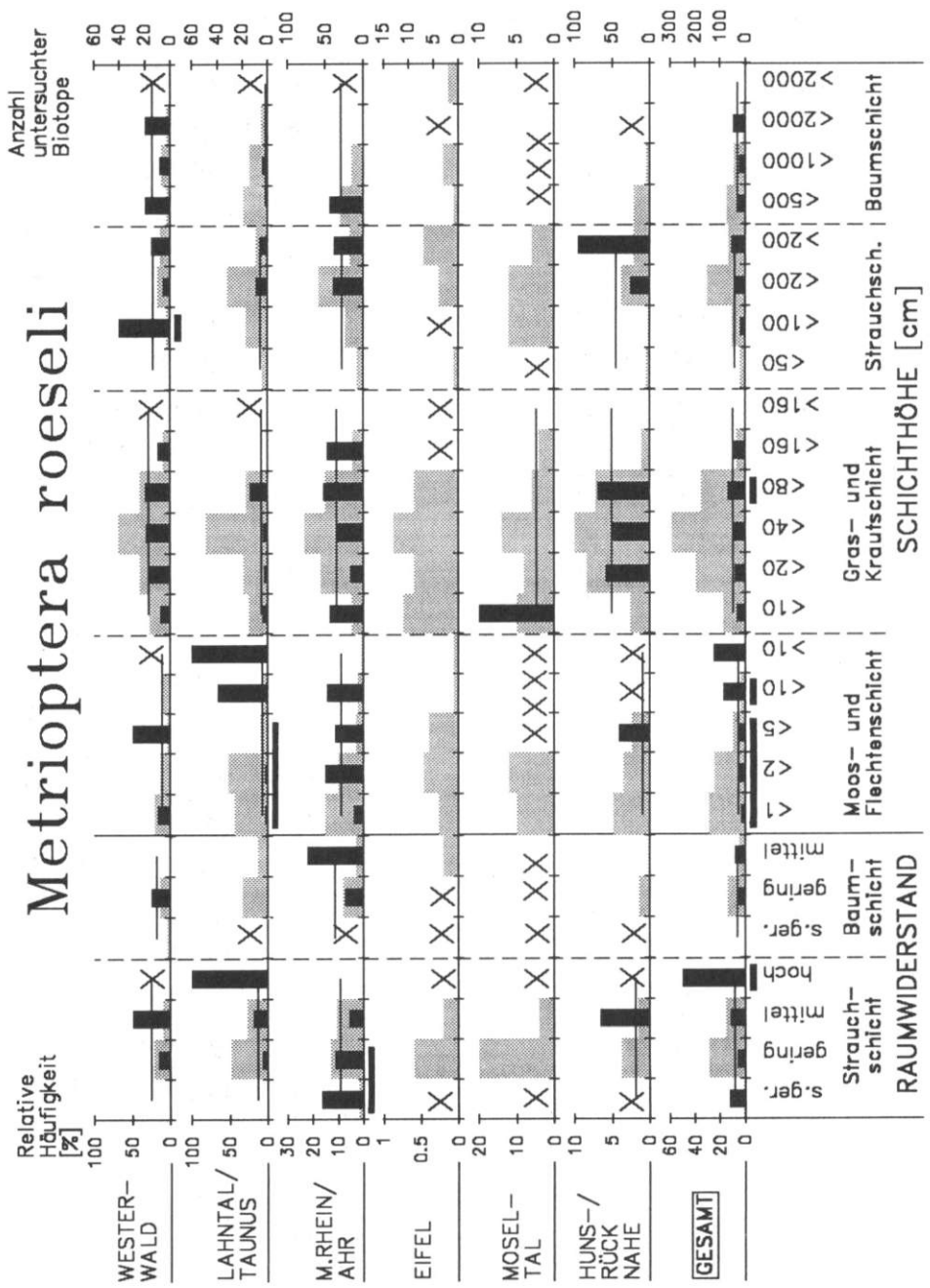
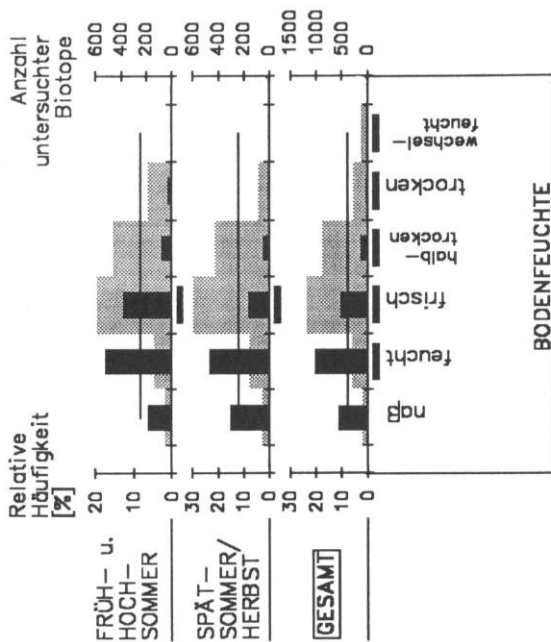
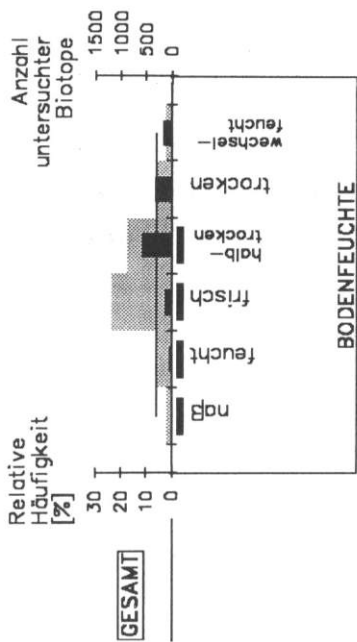


Abb. 24: Habitatpräferenzen von *M. roeseli*: Raumstruktur der Vegetation II

Metrioptera roeseli



Phaneroptera falc.



Tettig. viridissima

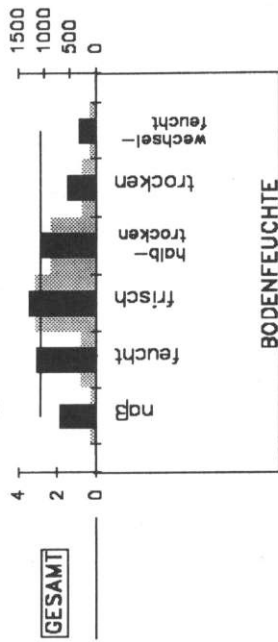


Abb. 25: Relative Häufigkeit von *M. roeseli*, *P. falcata* und *T. viridissima* in Bezug auf die Bodenfeuchtestufen, bei *M. roeseli* differenziert nach der Jahreszeit der Feststellung (Stichtag: 21. August)

Chorthippus vagans

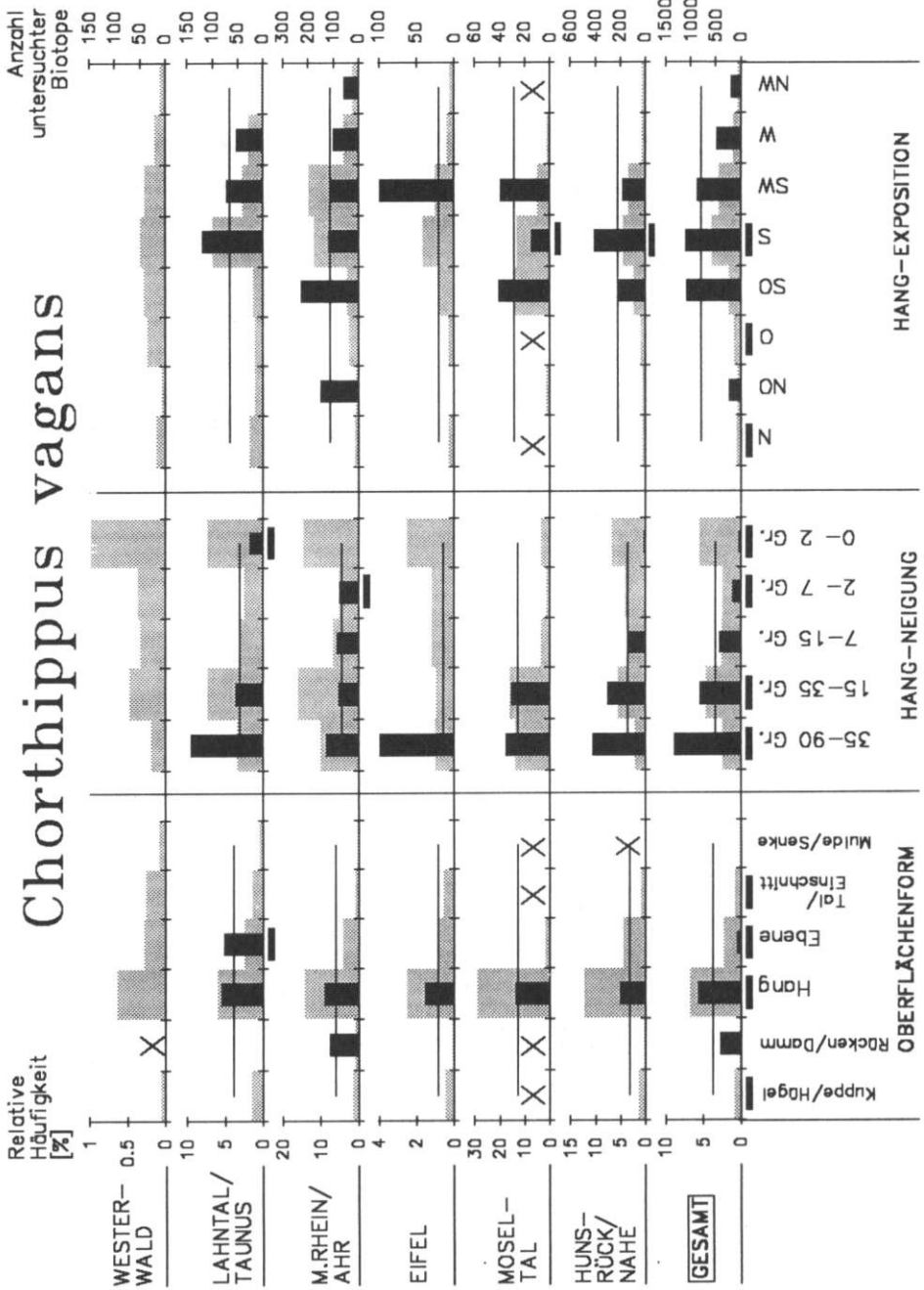


Abb. 26: Habitatpräferenzen von *C. vagans*: Geländemorphologie

Chorthippus vagans

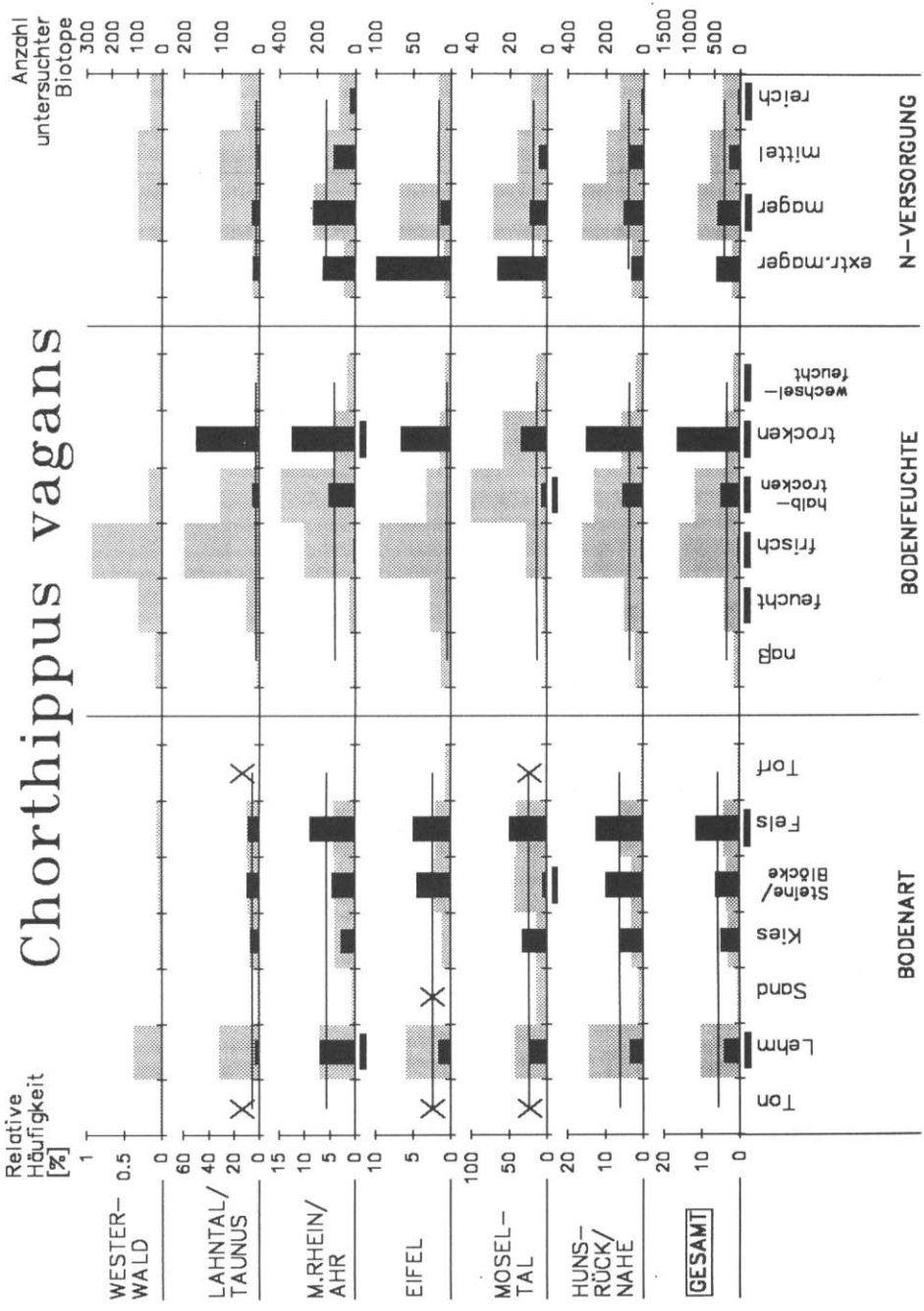


Abb. 27: Habitatpräferenzen von *C. vagans*: Bodeneigenschaften

Chorthippus vagans

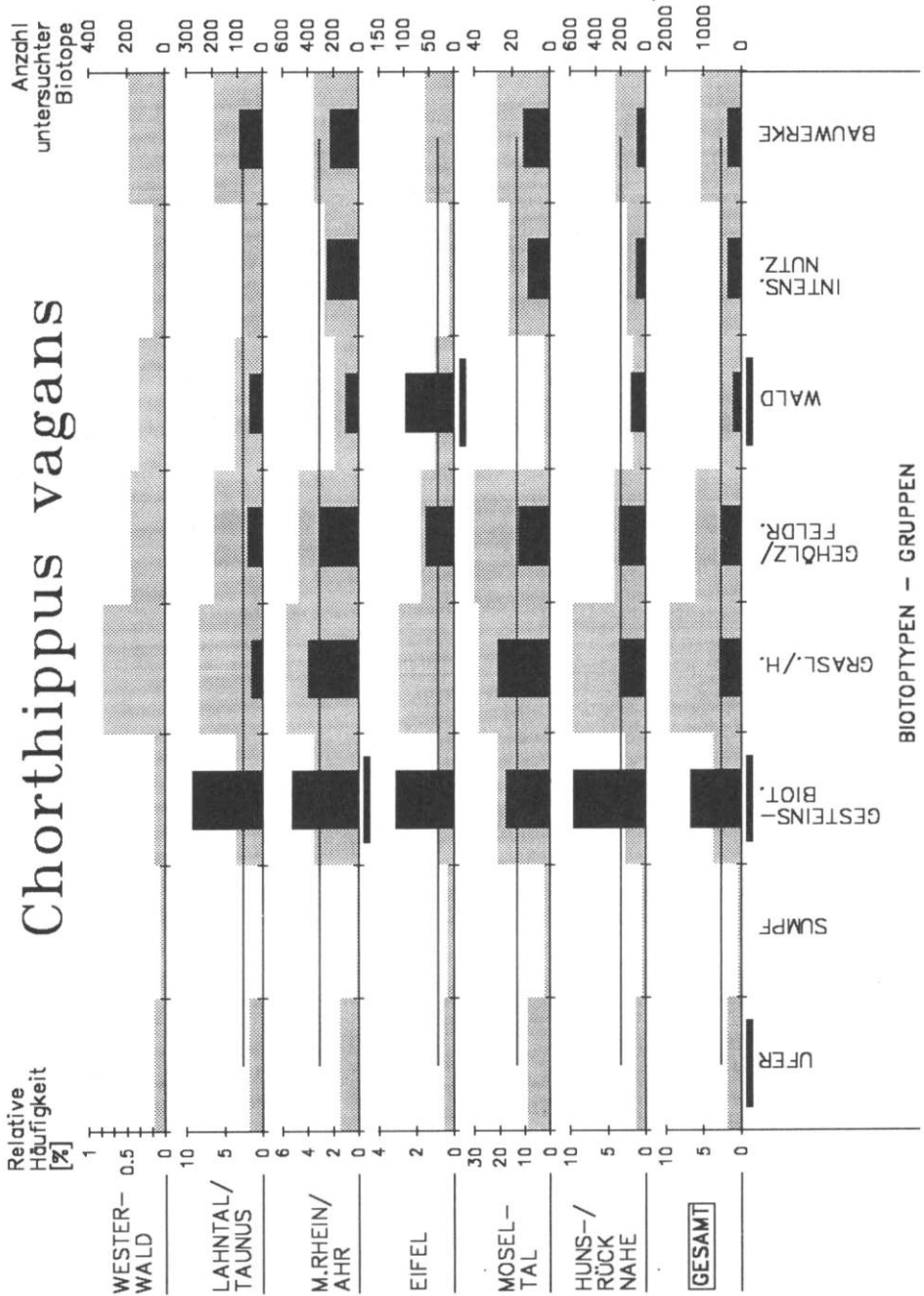


Abb. 28: Habitatpräferenzen von *C. vagans*: Biotypen-Gruppen

Anzahl
untersuchter
Biotope

Chorthippus vagans

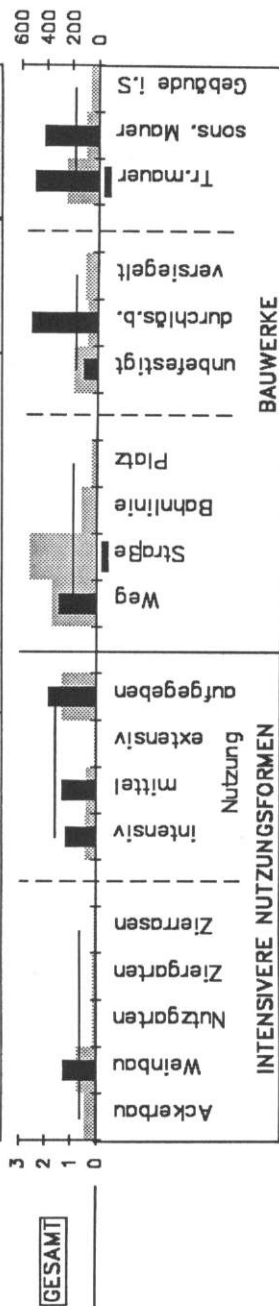
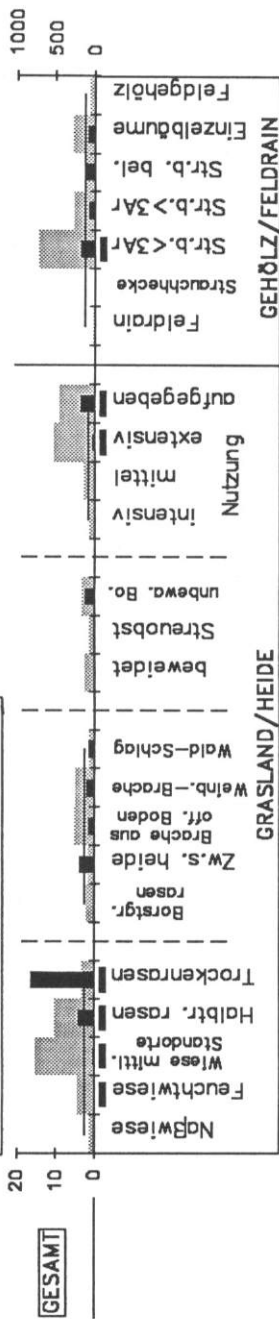
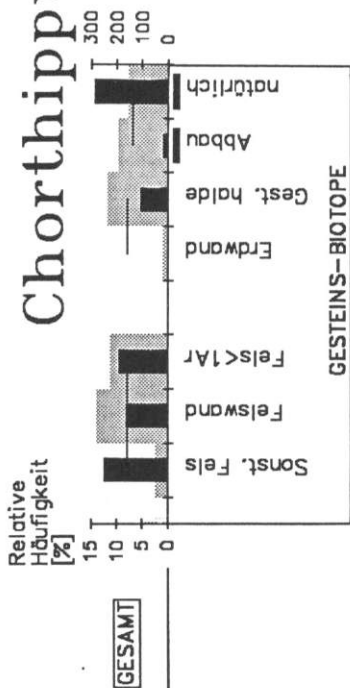


Abb. 29: Habitatpräferenzen von *C. vagans*: Gesteins-, Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope, intensivere Nutzungsformen und Bauwerke

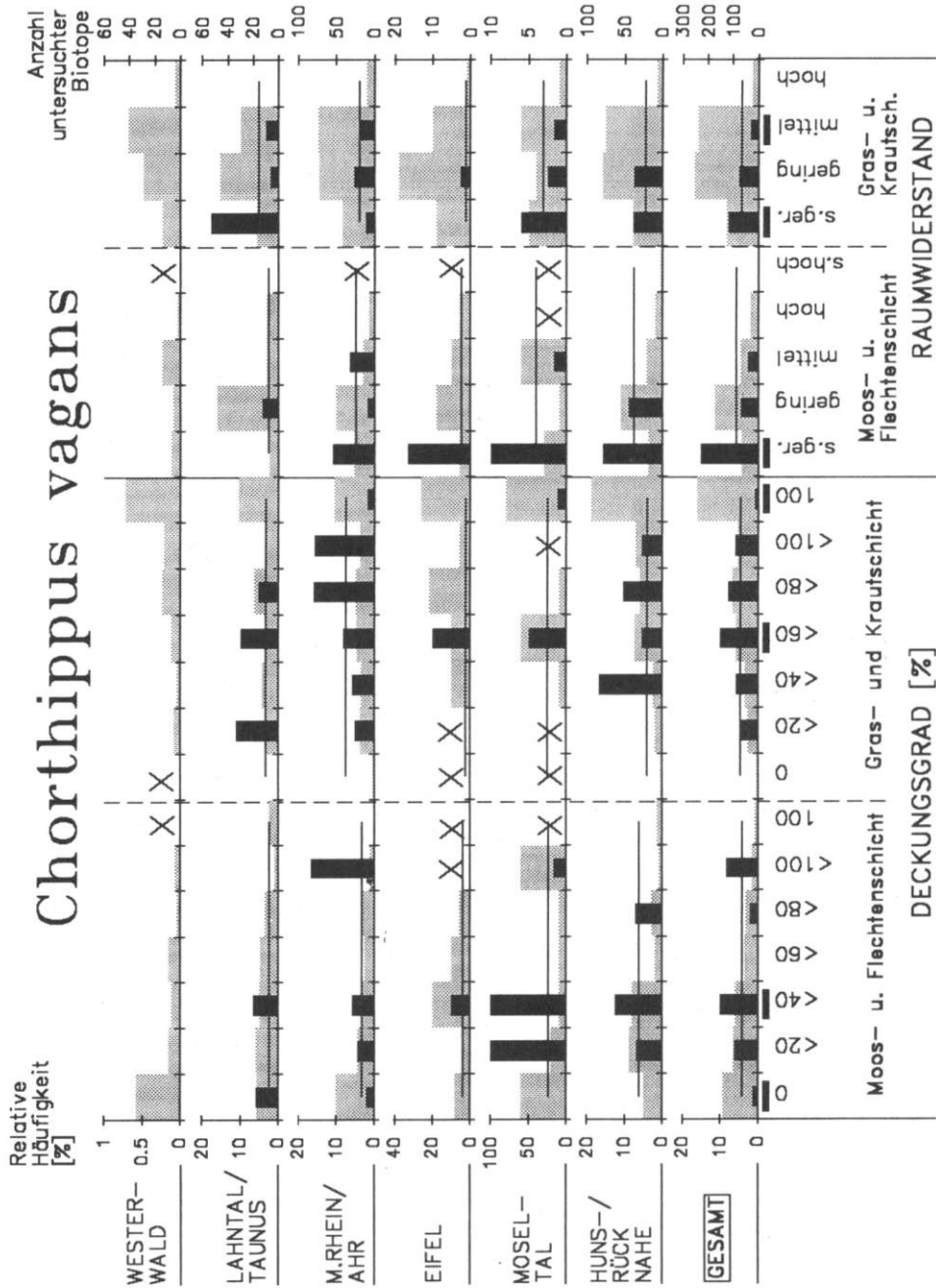


Abb. 30: Habitatpräferenzen von *C. vagans*: Raumstruktur der Vegetation I

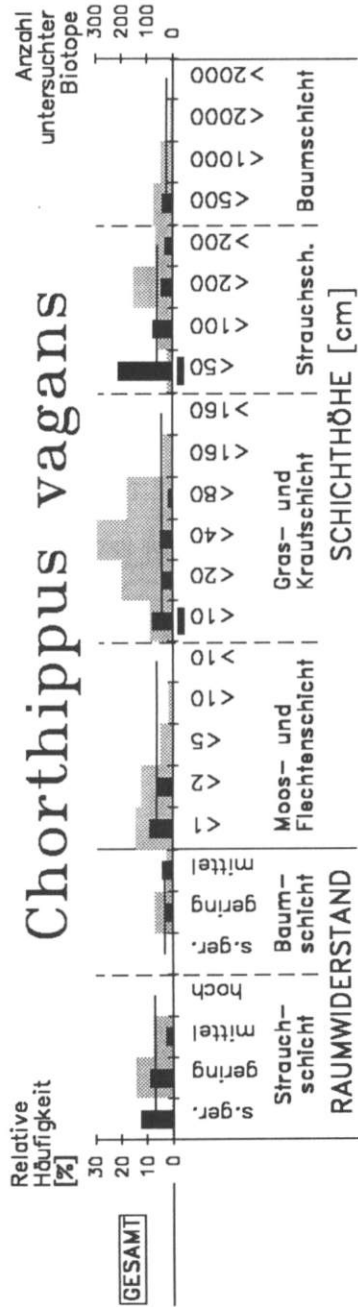
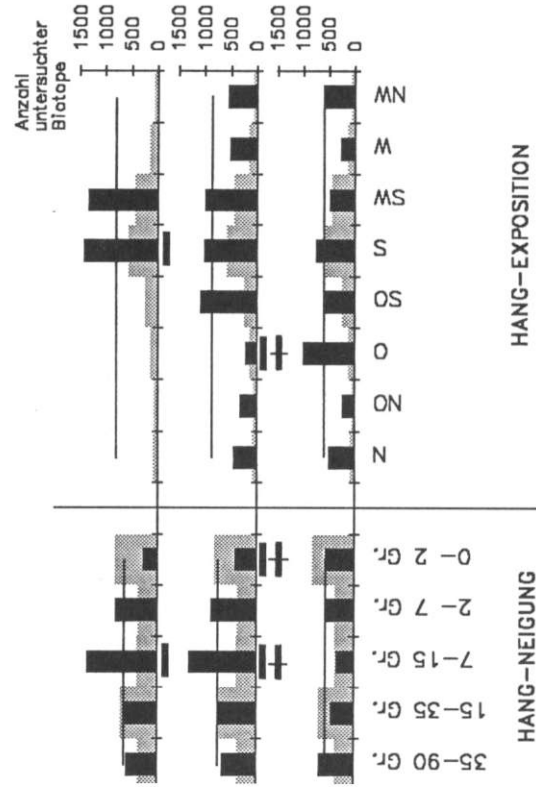


Abb. 31: Habitatpräferenzen von *C. vagans*: Raumstruktur der Vegetation II



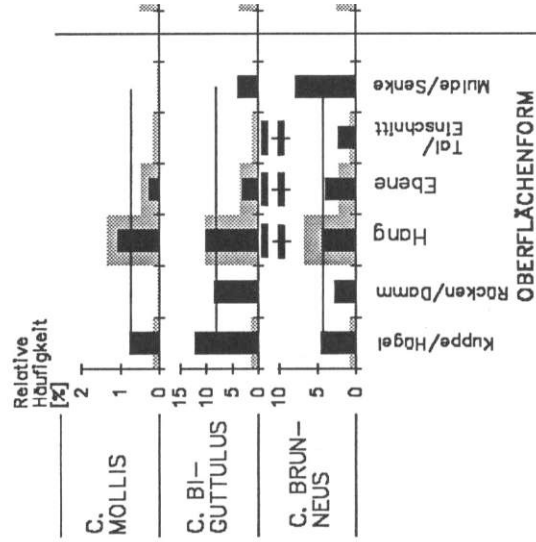


Abb. 32: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: Geländemorphologie

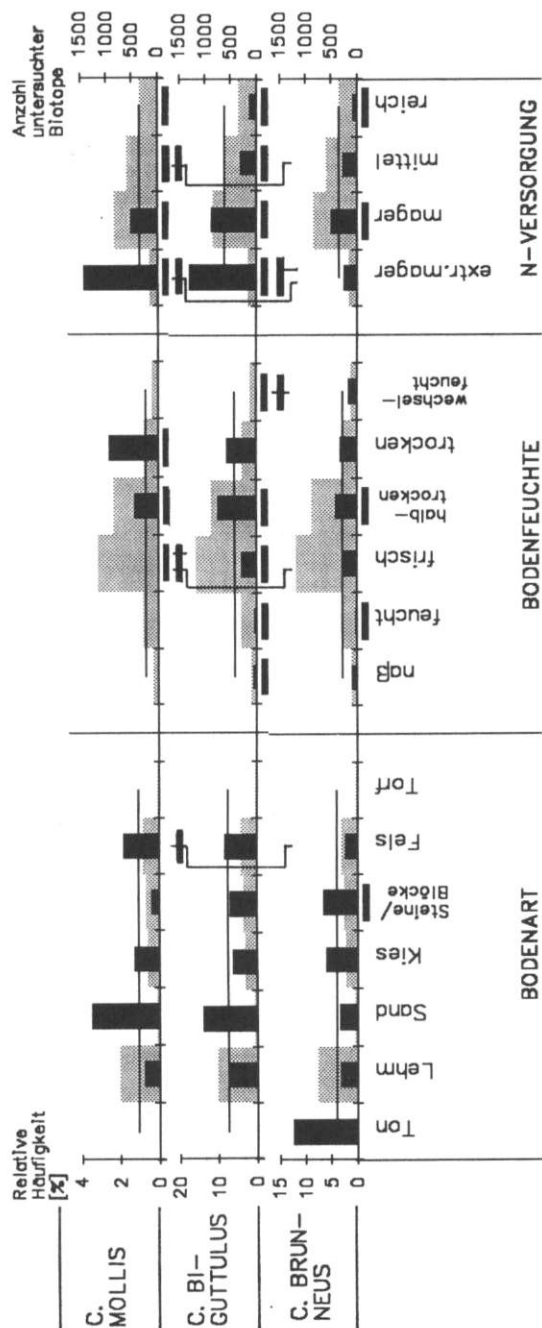
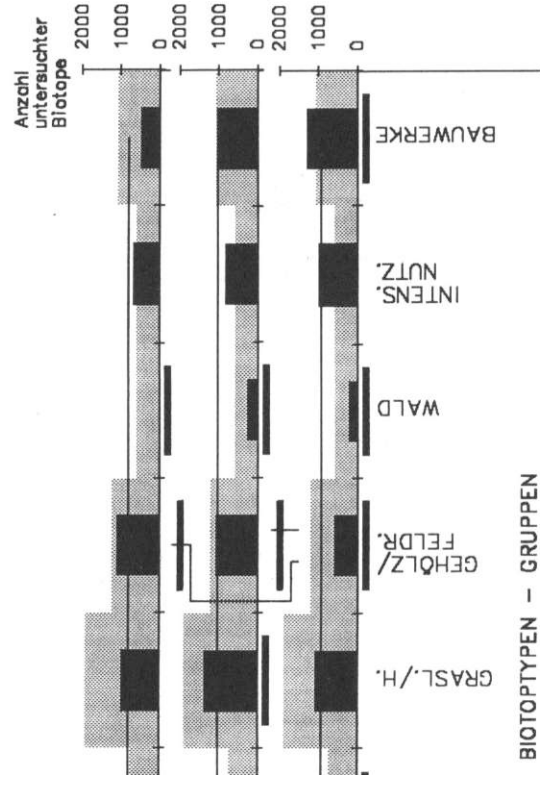


Abb. 33: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: Bodeneigenschaften



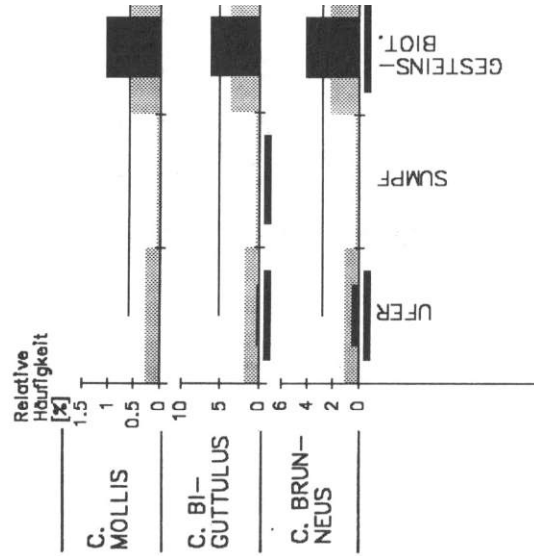


Abb. 34: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: Biotoptypen-Gruppen

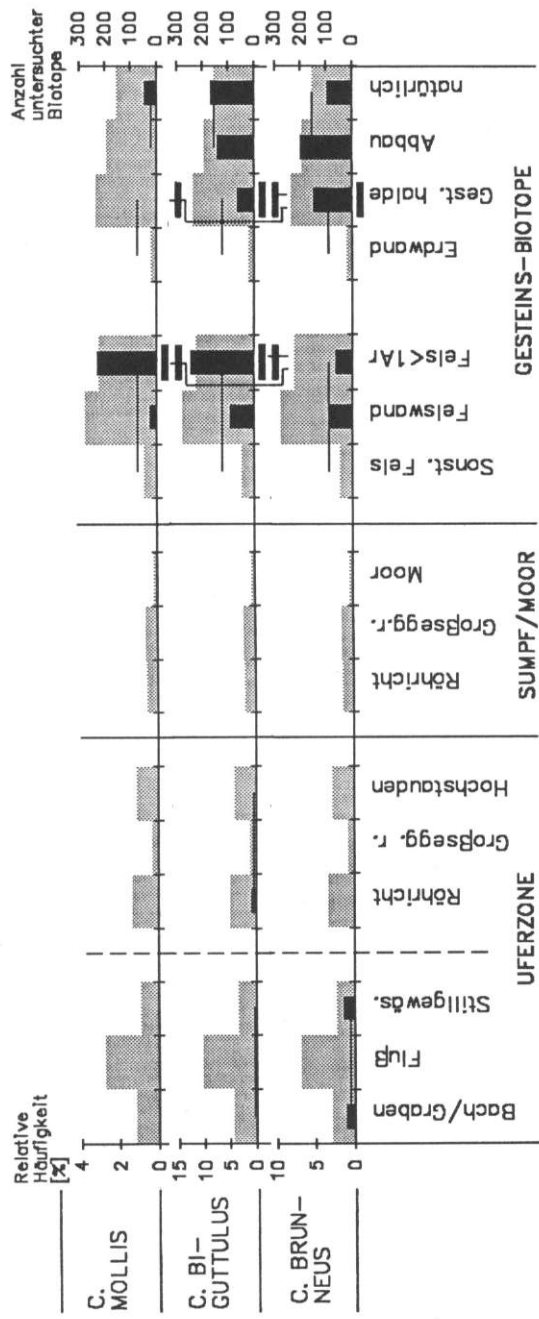


Abb. 35: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: Ufer-, Sumpf- und Gesteinsbiotope

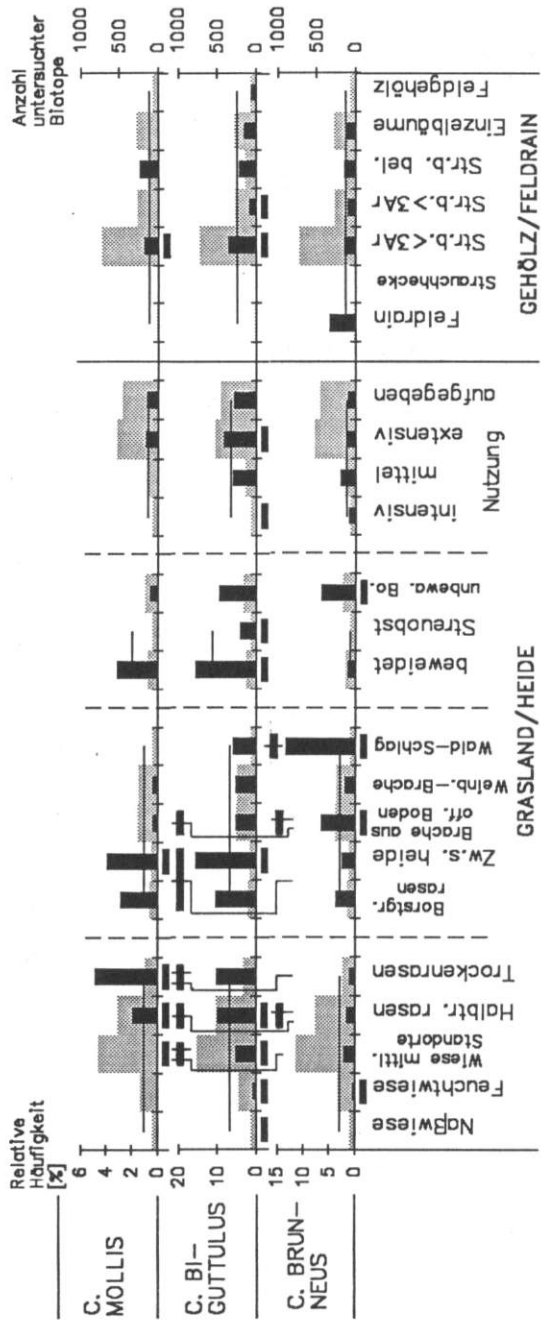


Abb. 36: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: Grasland-/Heide- und Gehölzbiotope

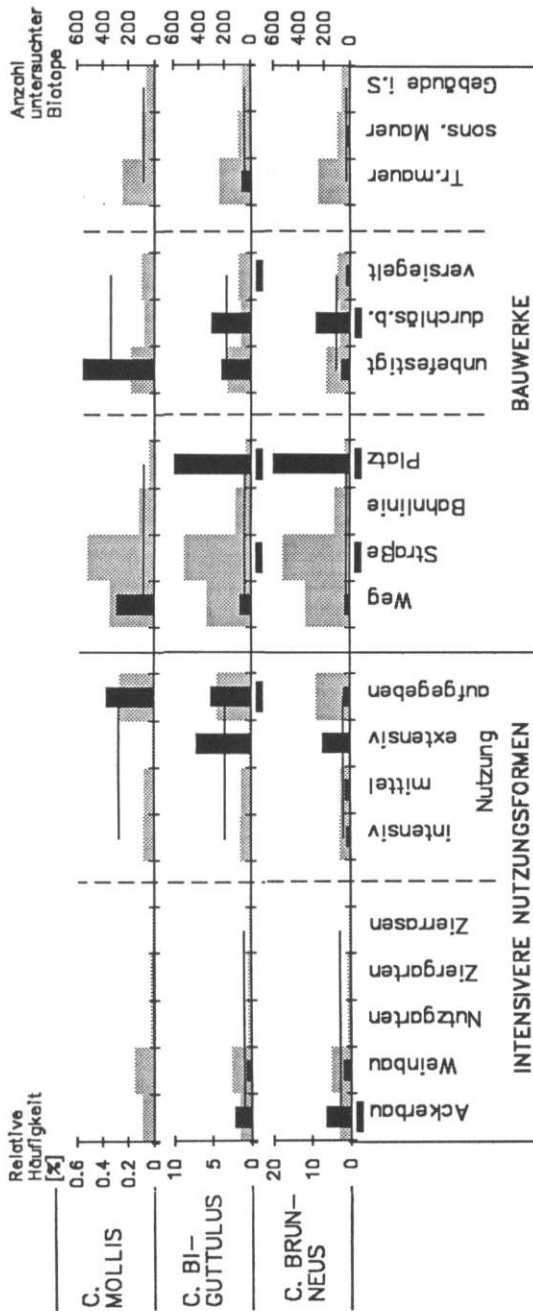


Abb. 37: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: intensivere Nutzungsformen und Bauwerke

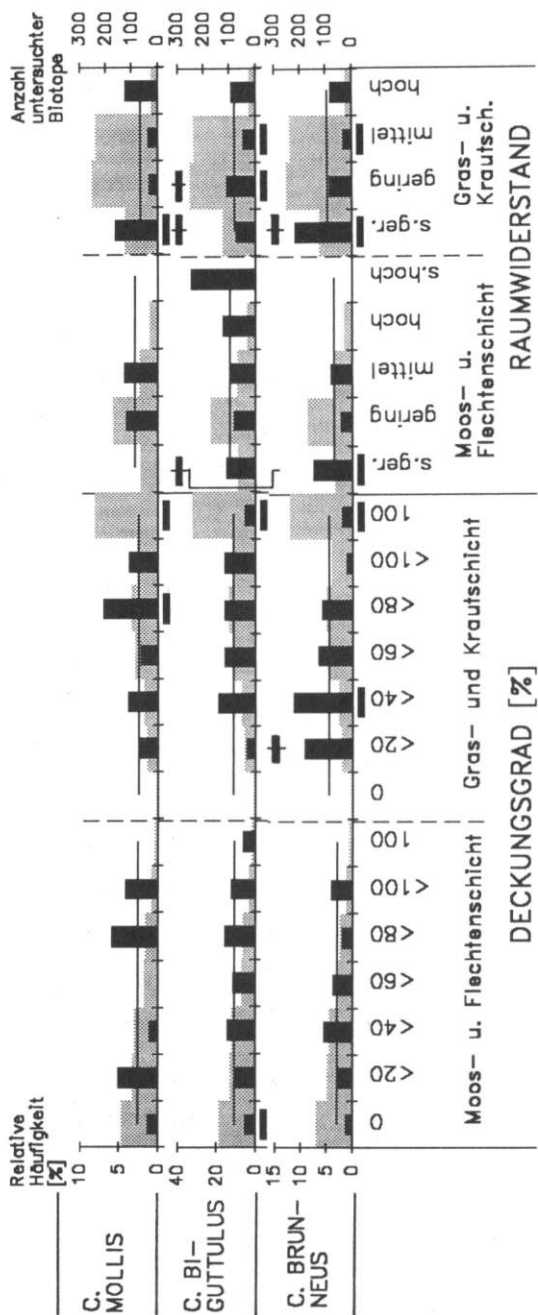


Abb. 38: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: Raumstruktur der Vegetation I

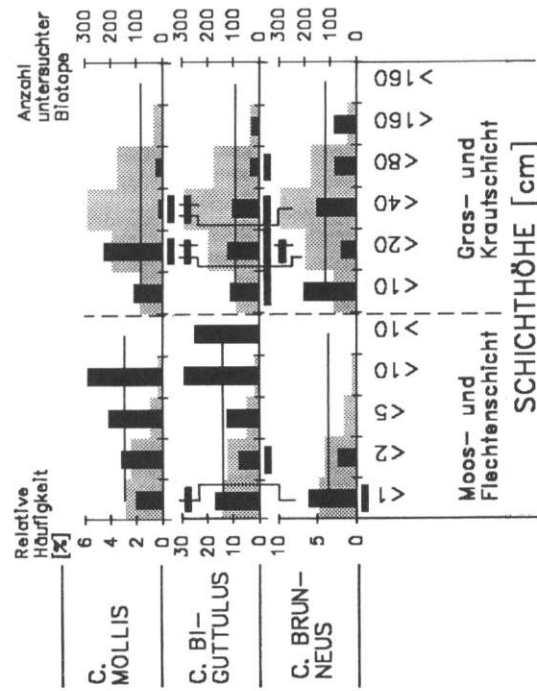


Abb. 39: Habitatpräferenzen von *Chorthippus mollis*, *C. biguttulus* und *C. brunneus* im Gesamttraum: Raumstruktur der Vegetation II

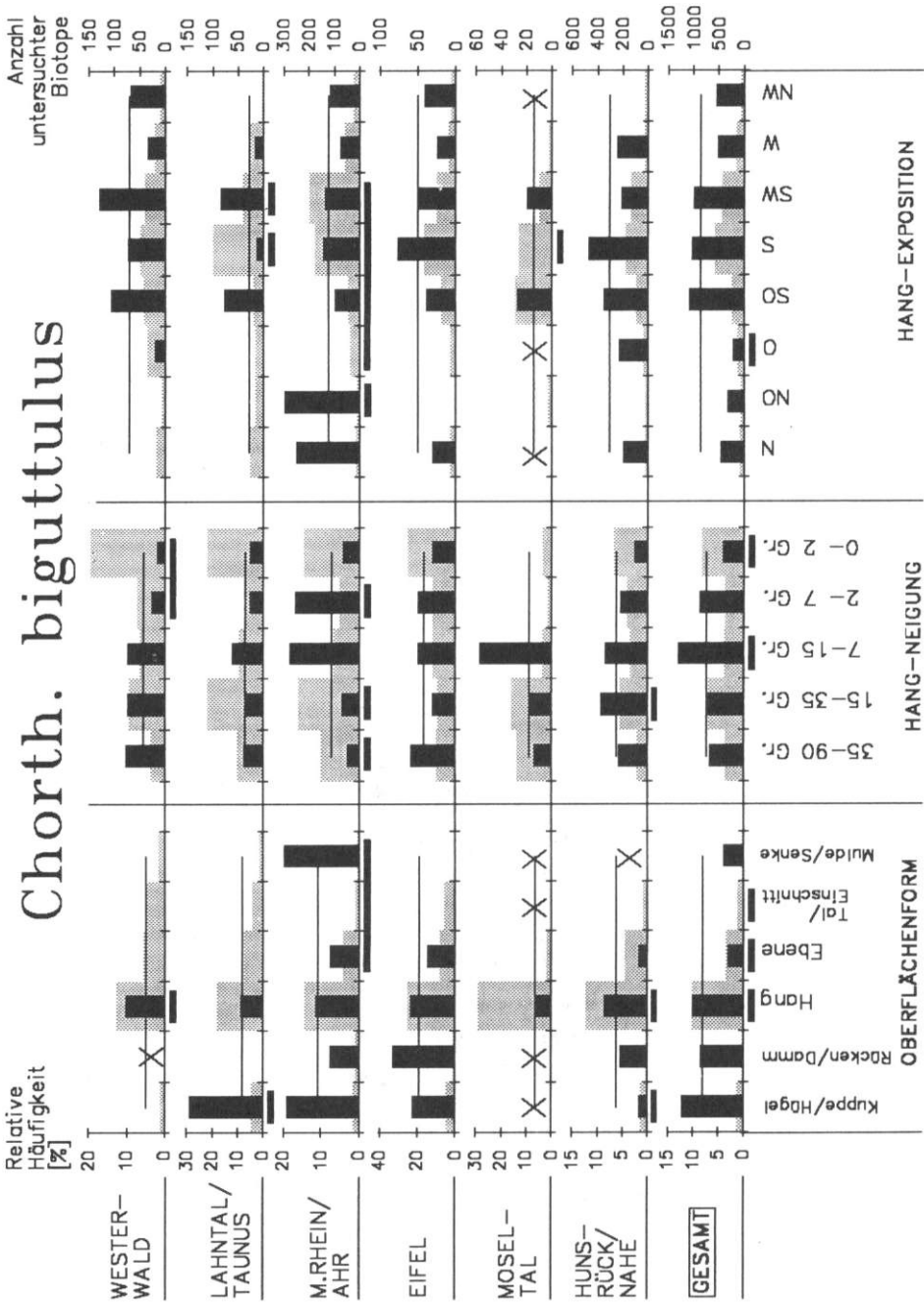
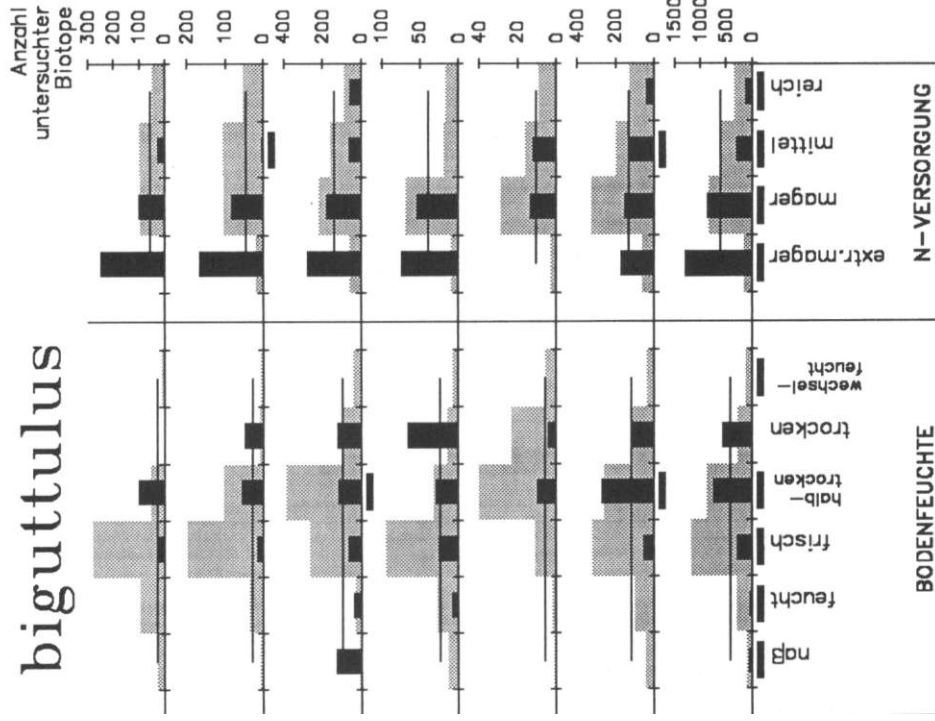


Abb. 40: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. biguttulus*: Geländemorphologie

biguttulus



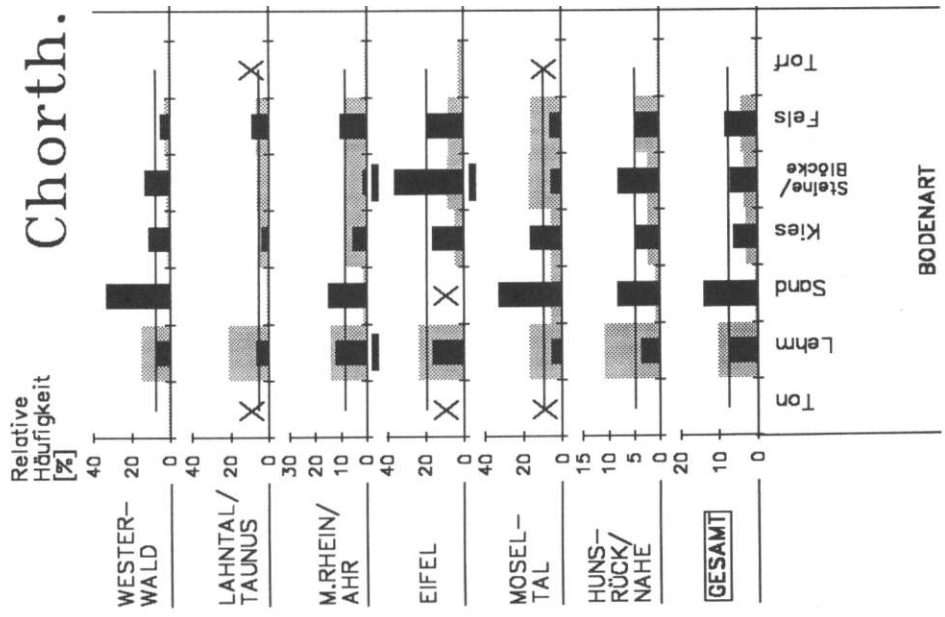


Abb. 41: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. biguttulus*: Bodeneigenschaften

Chorth. biguttulus

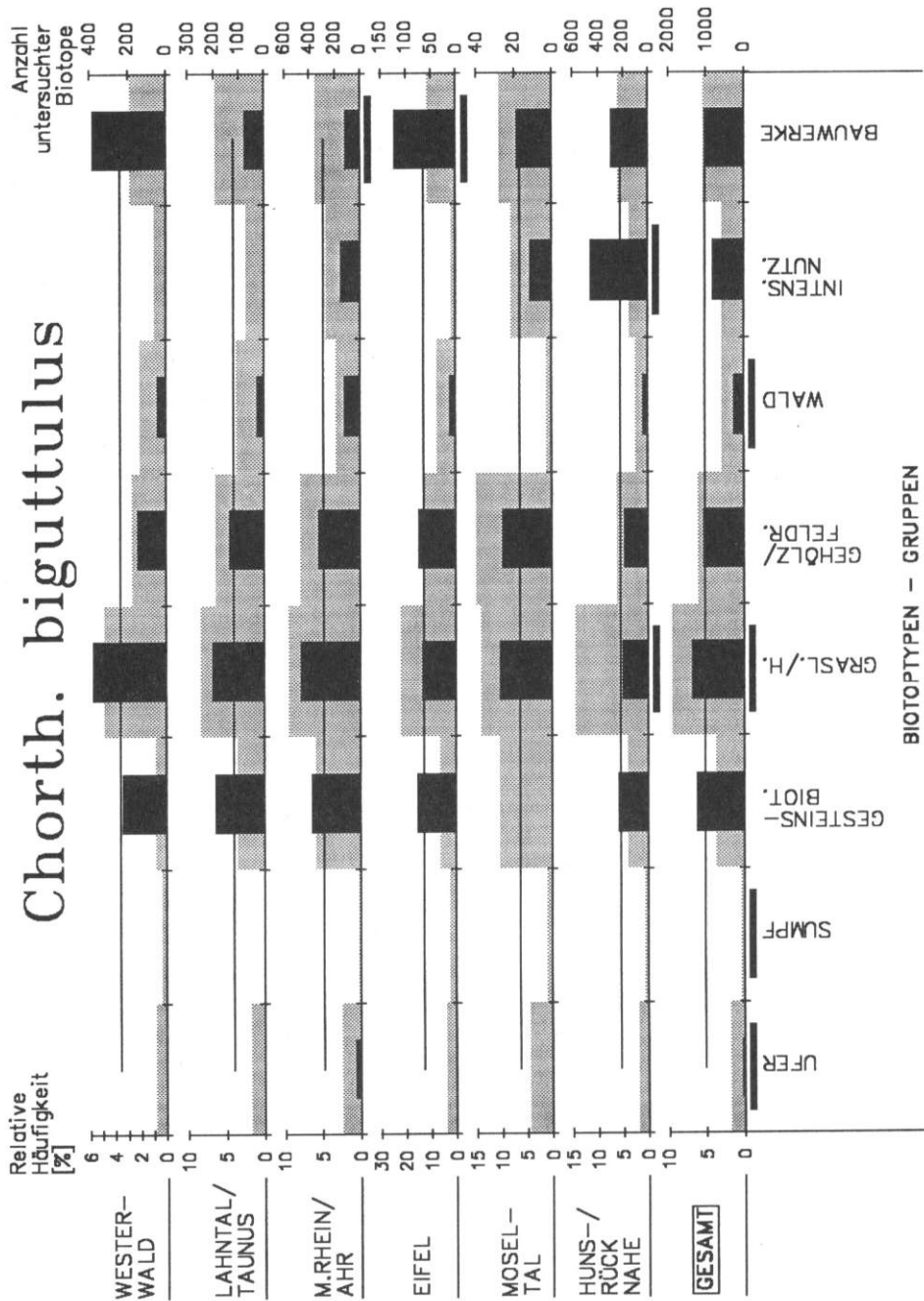


Abb. 42: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. biguttulus*: Biotypen-Gruppen

Chorth. biguttulus

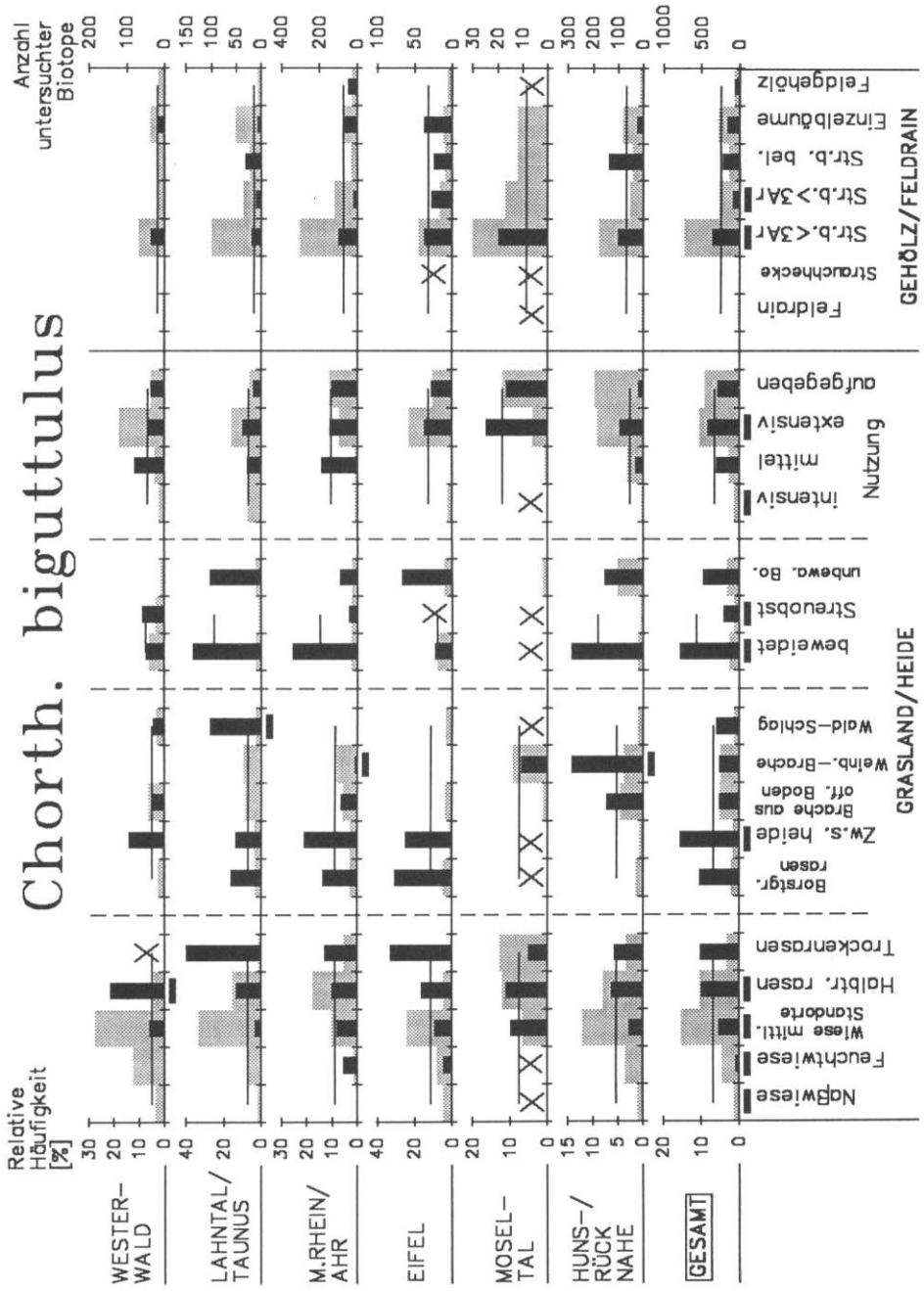


Abb. 43: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. biguttulus*: Grasland-/Heide-Biotope

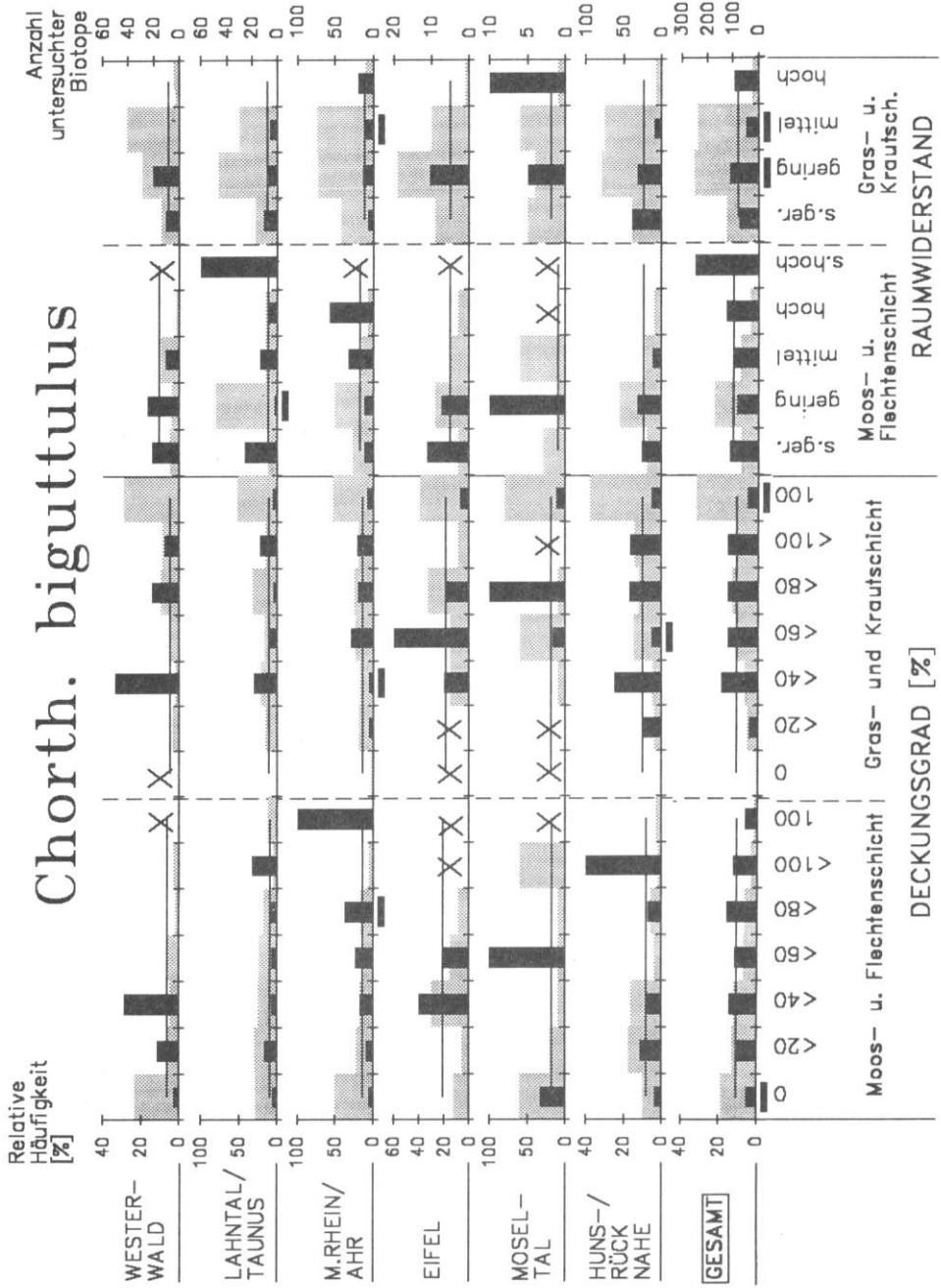


Abb. 44: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. biguttulus*: Raumstruktur der Vegetation I

Chorth. biguttulus

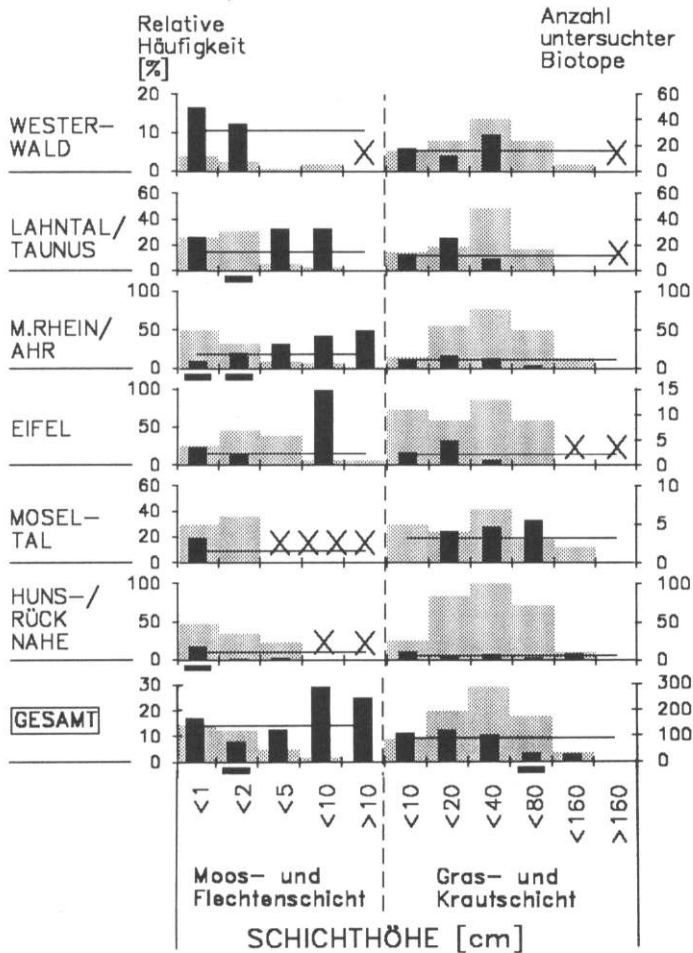


Abb. 45: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. biguttulus*: Raumstruktur der Vegetation II

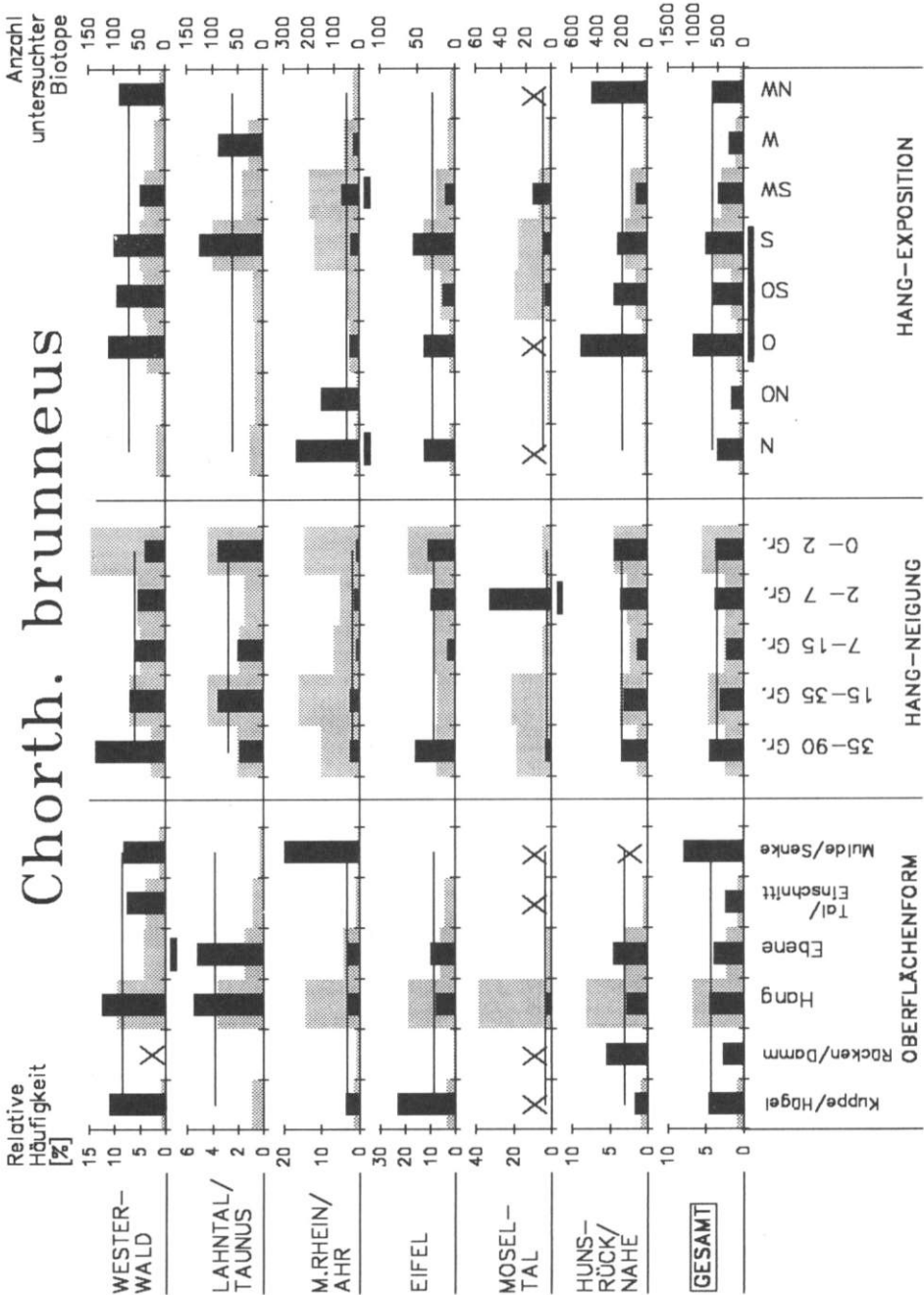
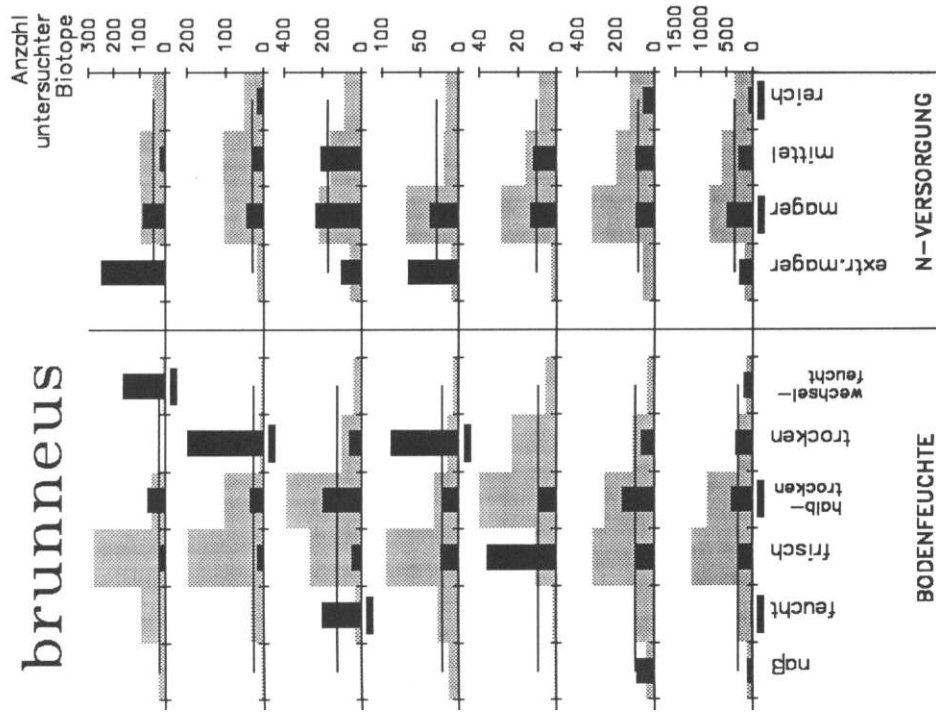


Abb. 46: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. brunneus*: Geländemorphologie

brunneus



BODENFEUCHTE

N-VERSORGUNG

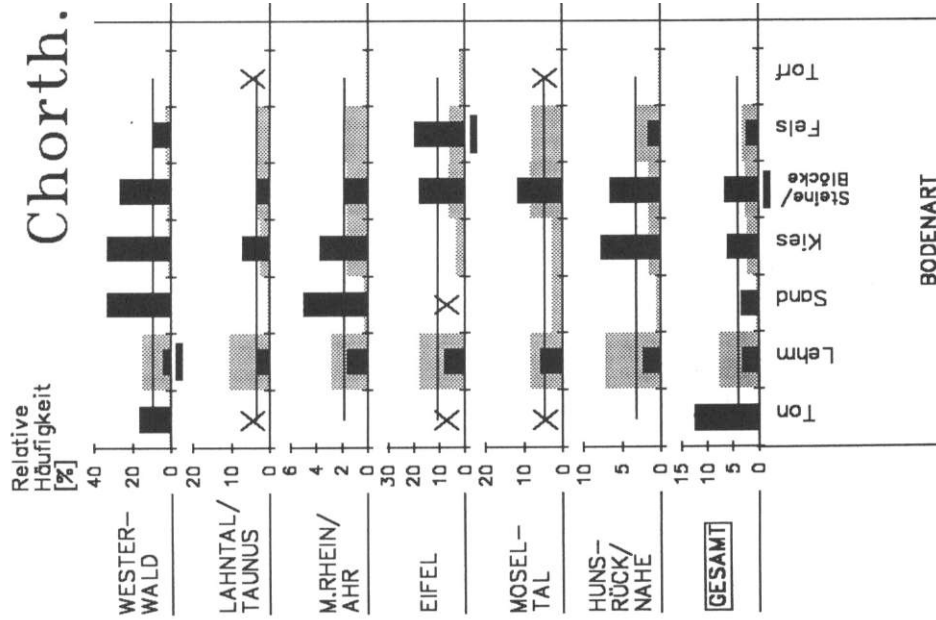


Abb. 47: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. brunneus*: Bodeneigenschaften

Chorth. brunneus

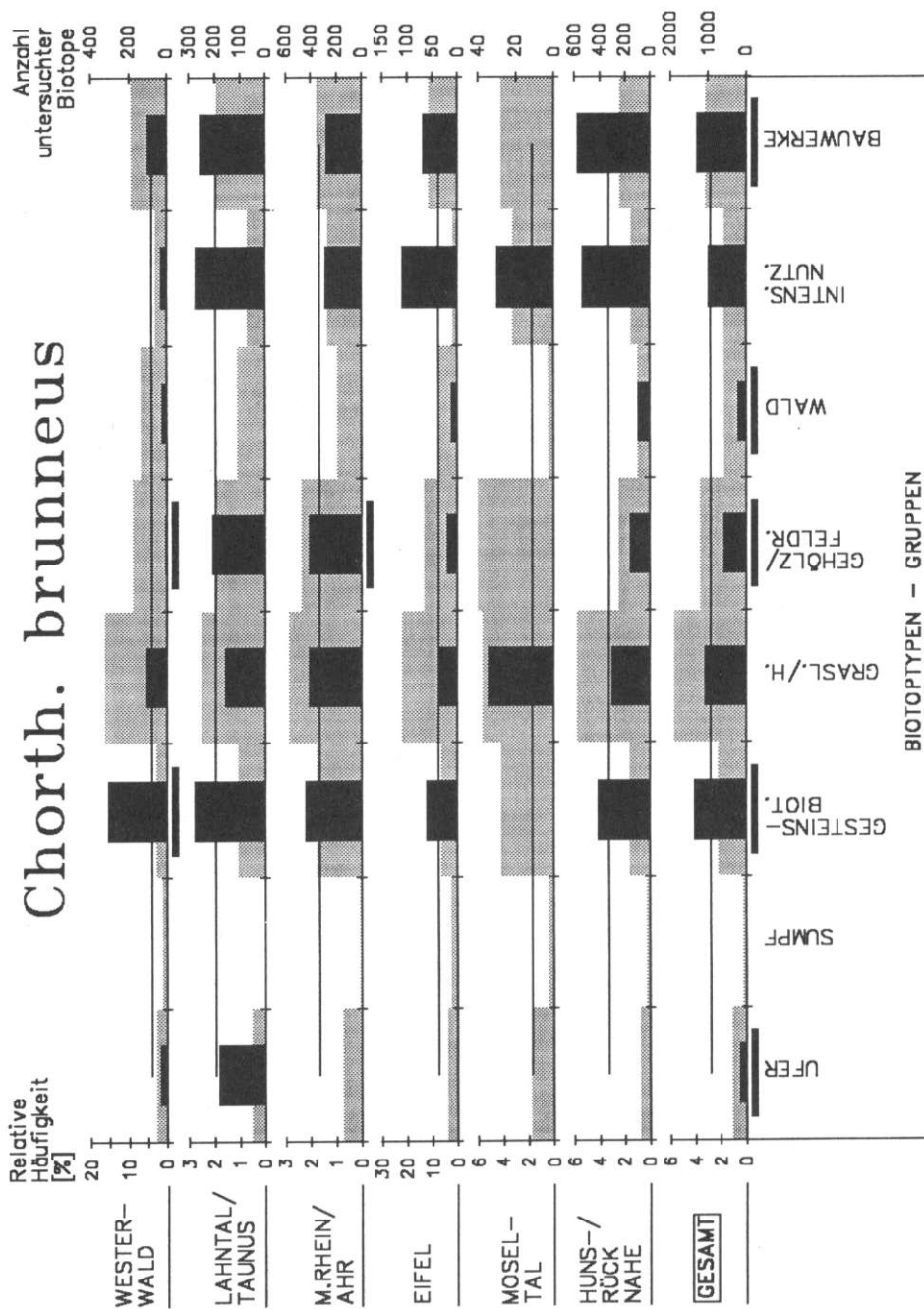


Abb. 48: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. brunneus*: Biotoptypen-Gruppen

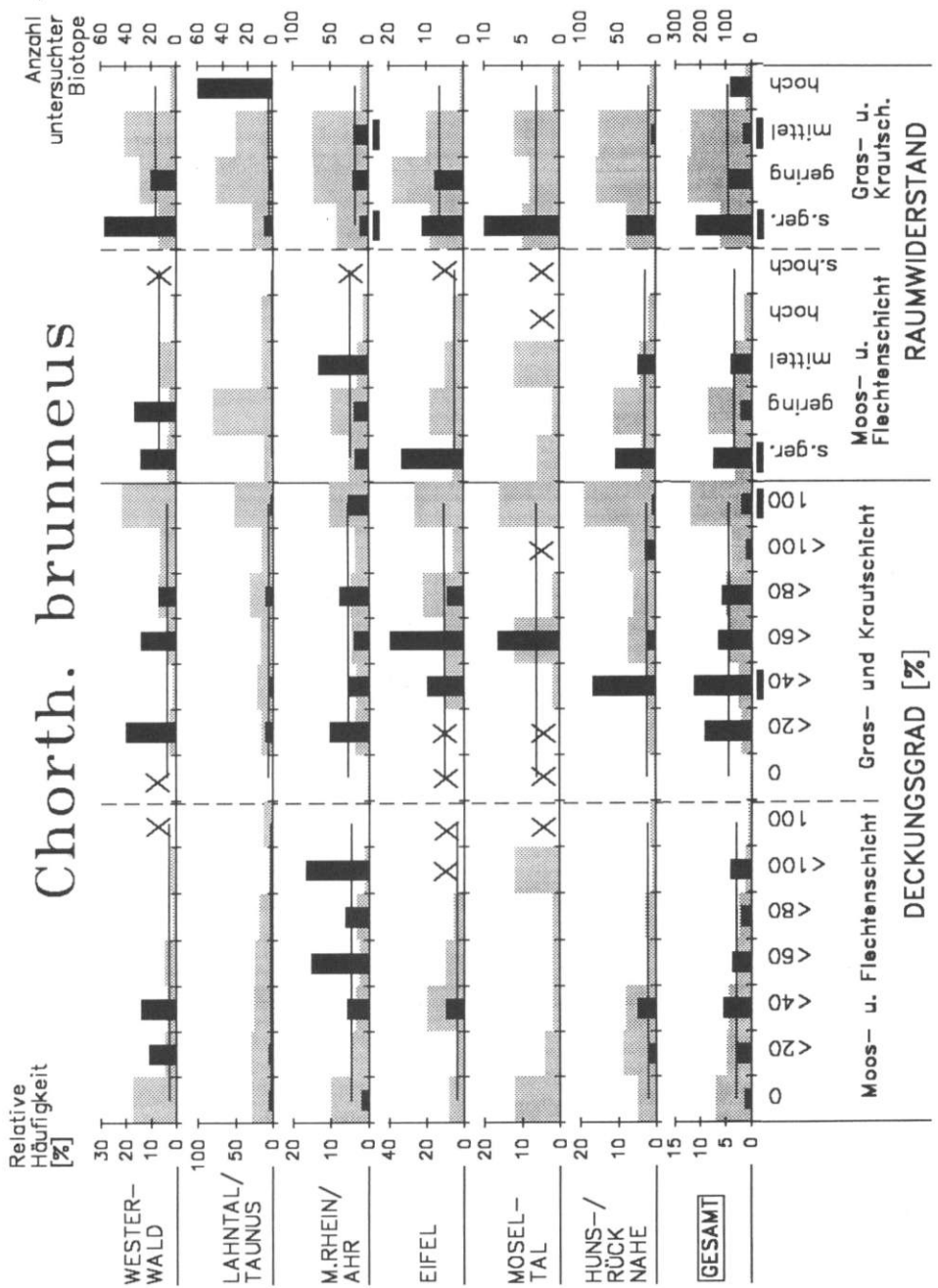


Abb. 49: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. brunneus*: Raumstruktur der Vegetation I

Chorth. brunneus

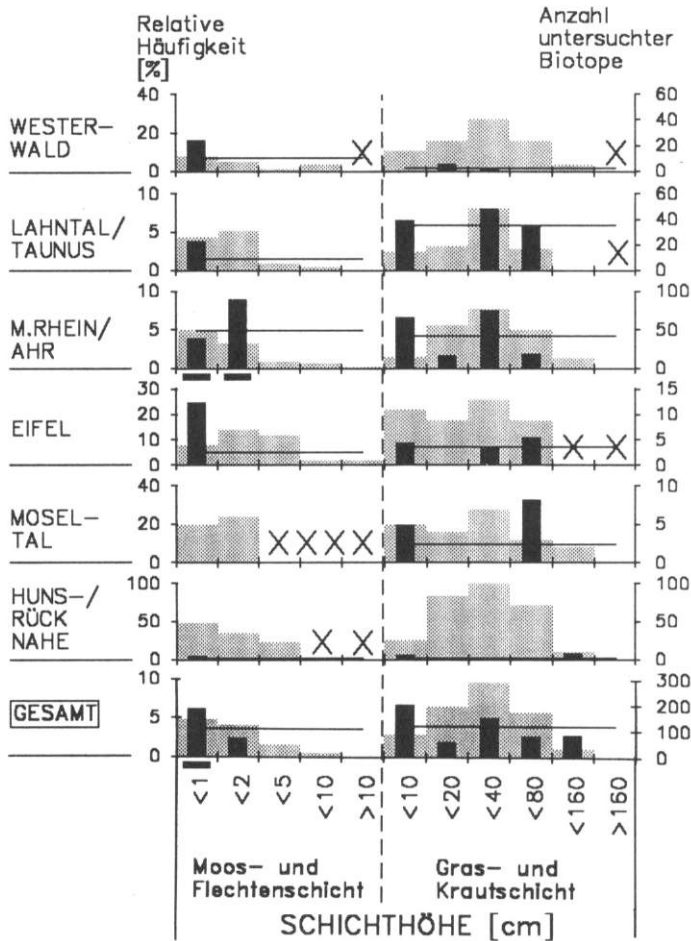


Abb. 50: Regionale Differenzierung der Habitatpräferenzen von *C. brunneus*: Raumstruktur der Vegetation II

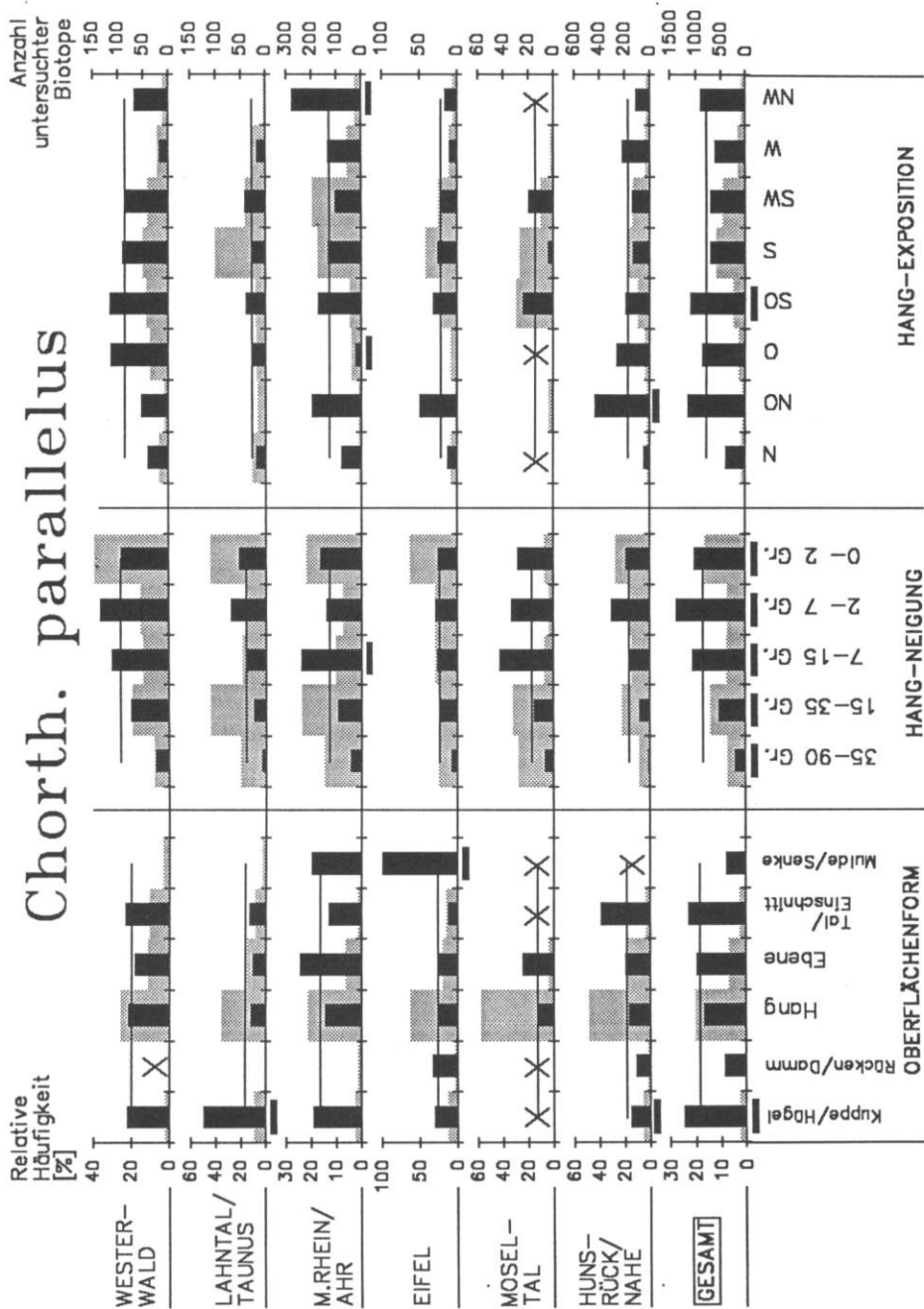
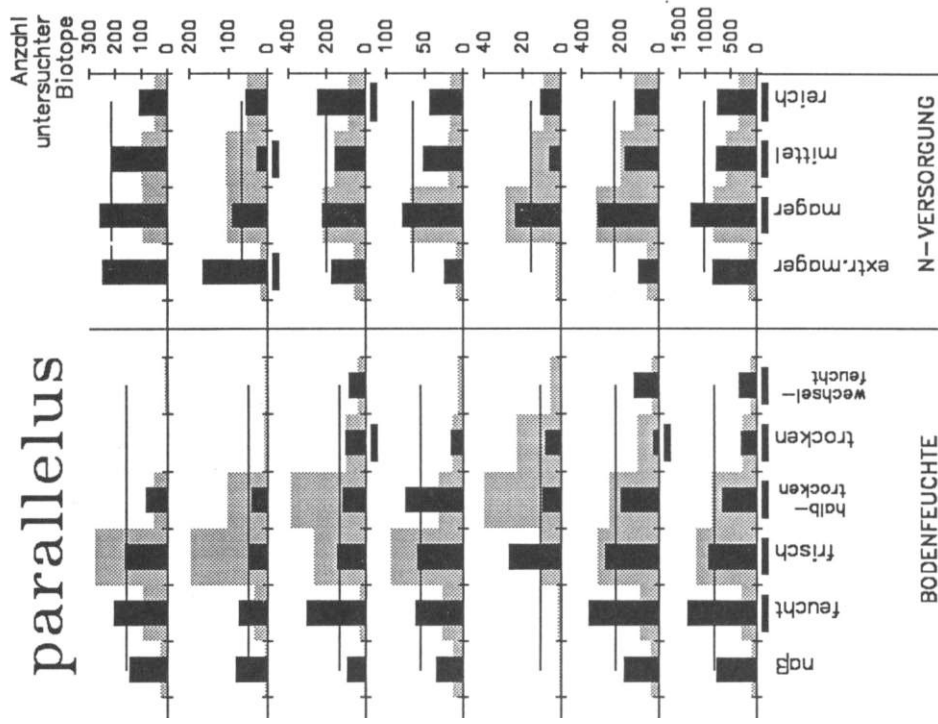


Abb. 51: Habitatpräferenzen von *C. parallelus*: Geländemorphologie

parallelus



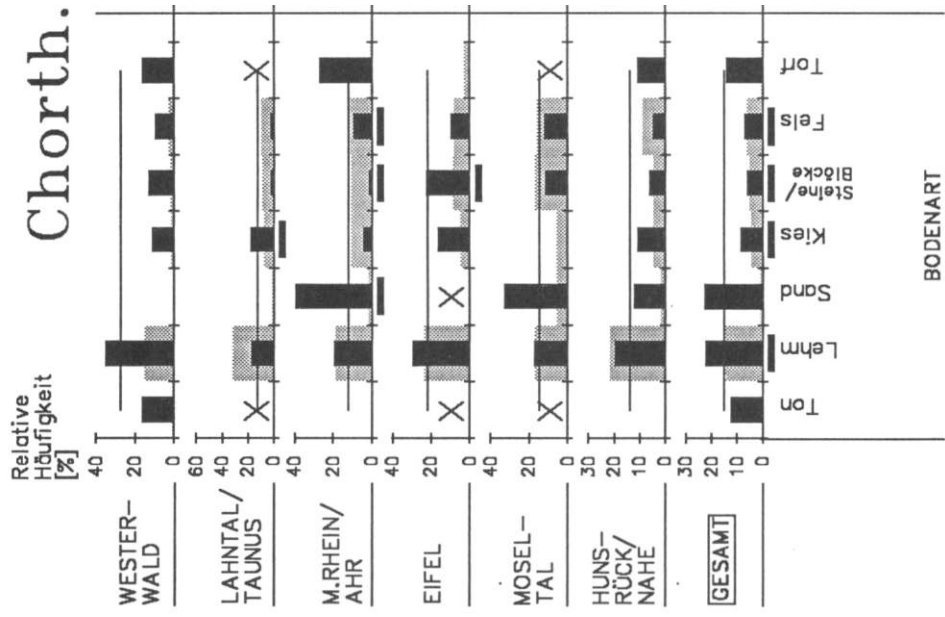


Abb. 52: Habitatpräferenzen von *C. parallelus*: Bodeneigenschaften

Chorth. parallelus

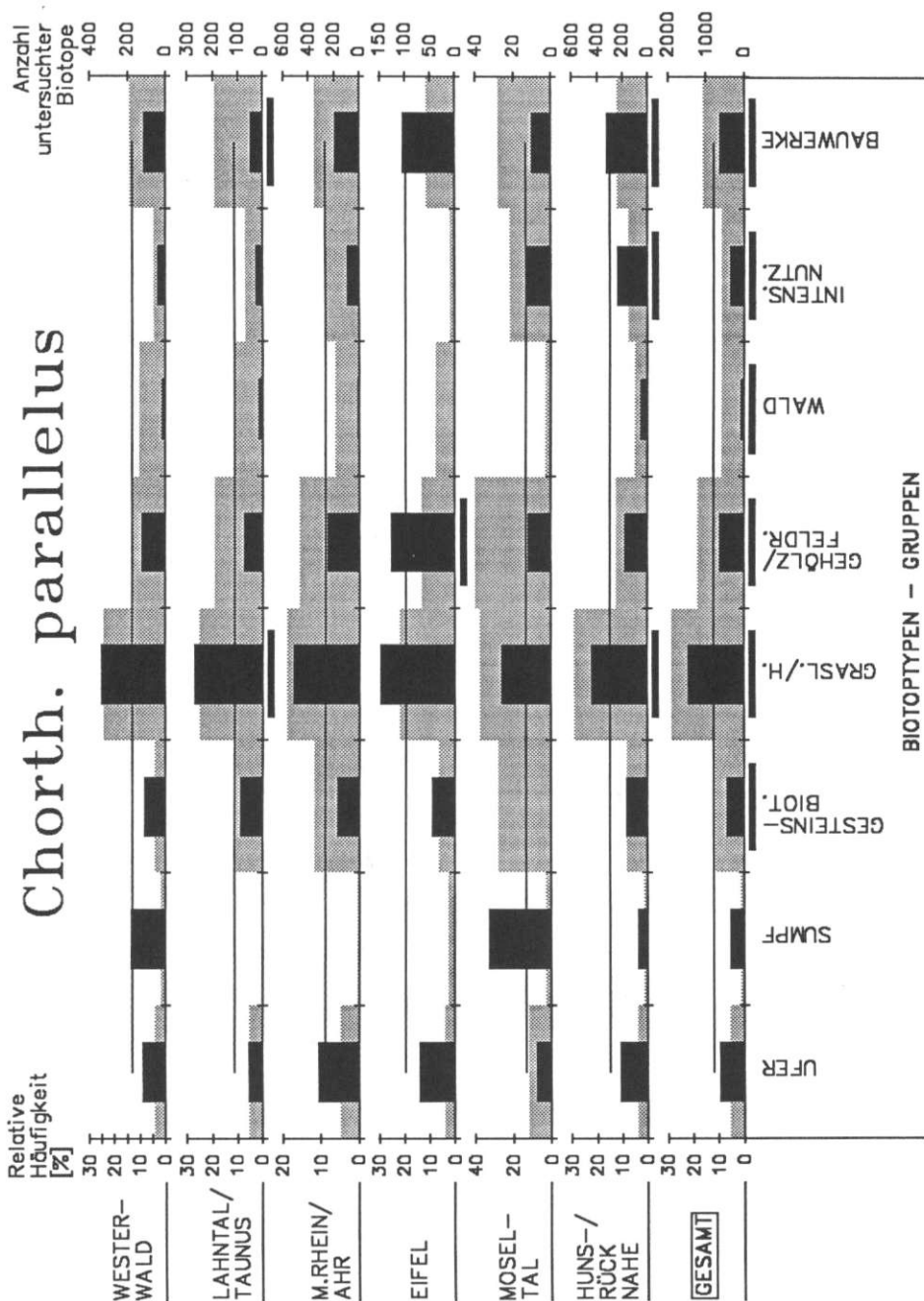


Abb. 53: Habitatpräferenzen von *C. parallelus*: Biototypen-Gruppen

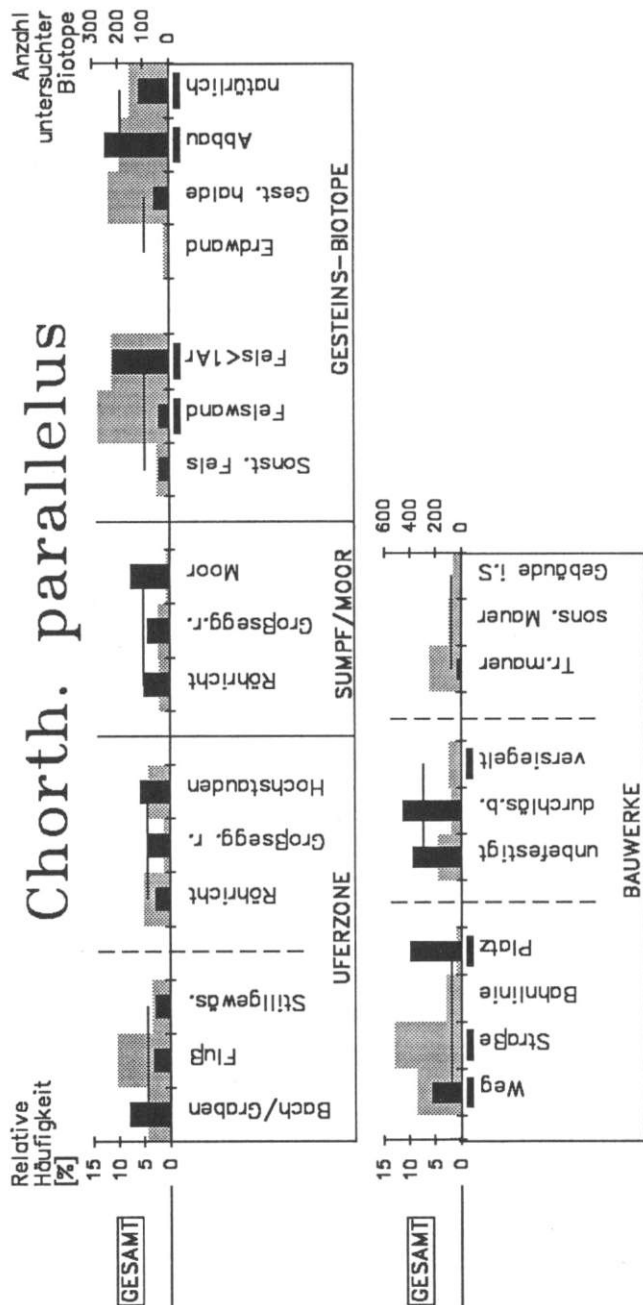


Abb. 54: Habitatpräferenzen von *C. parallelus*: Ufer-, Sumpf-, Ge- steins-Biotope und Bauwerke

Chorth. parallelus

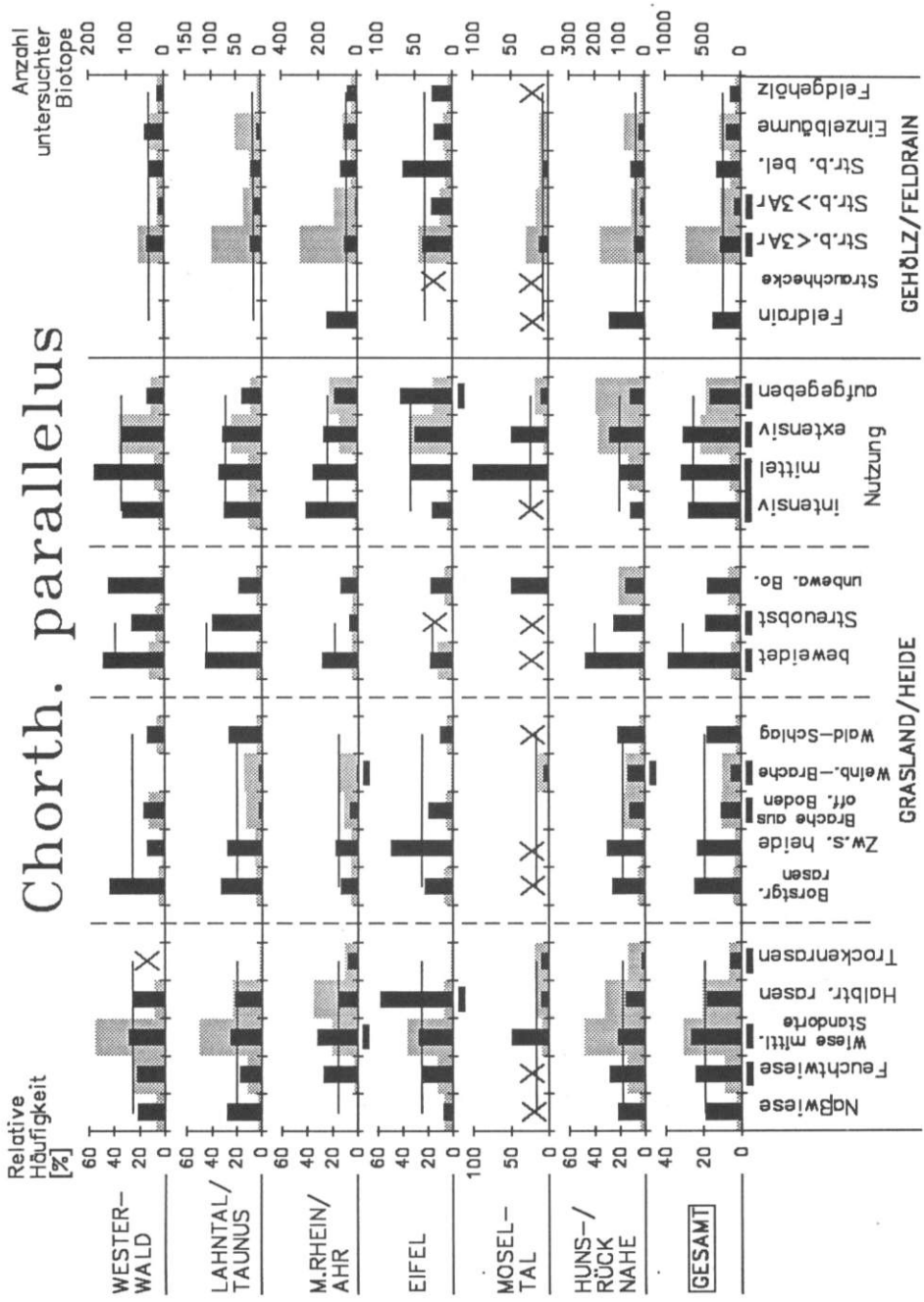


Abb. 55: Habitatpräferenzen von *C. parallelus*: Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope

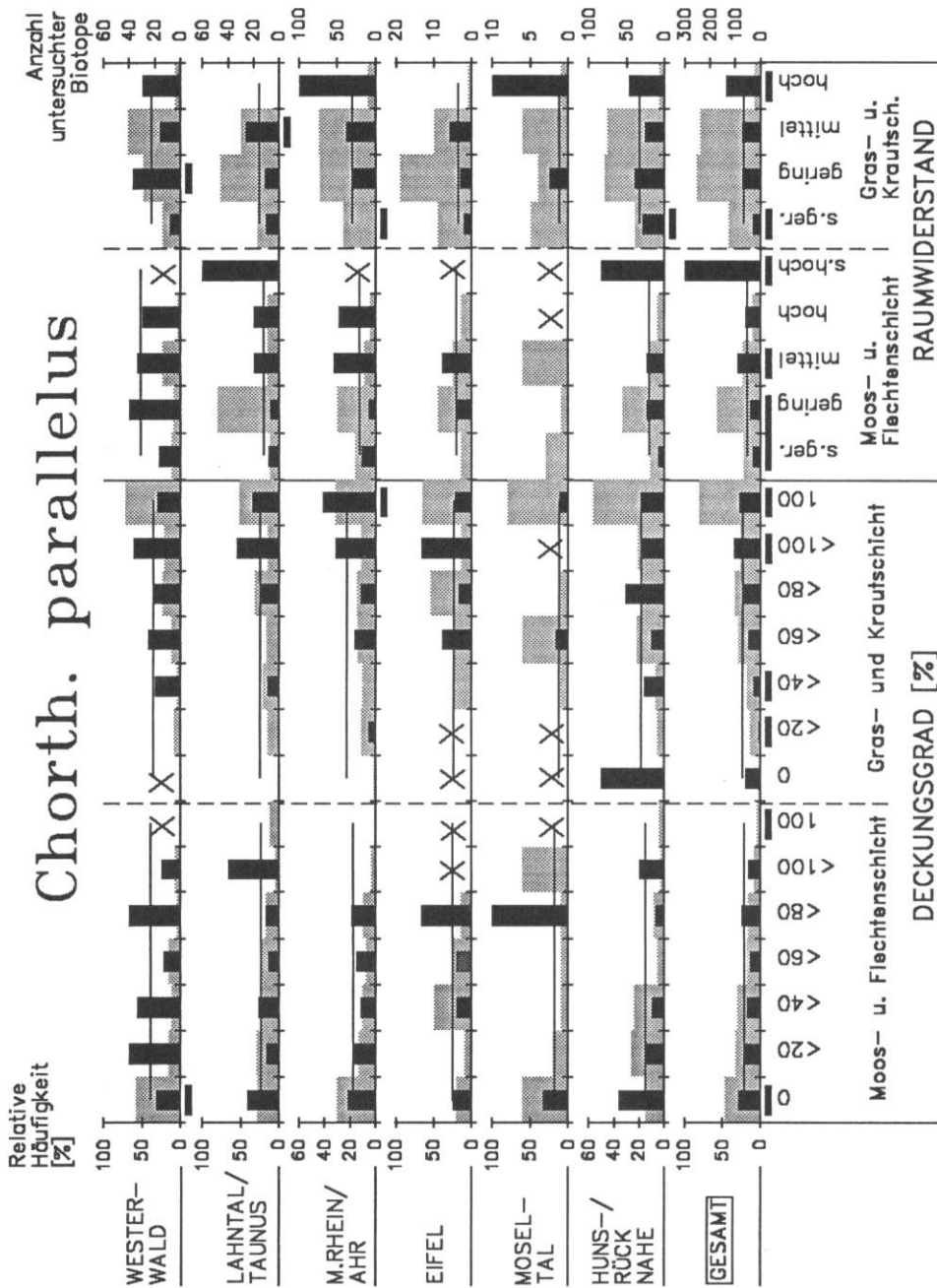


Abb. 56: Habitatpräferenzen von *C. parallelus*: Raumstruktur der Vegetation I

Chorth. parallelus

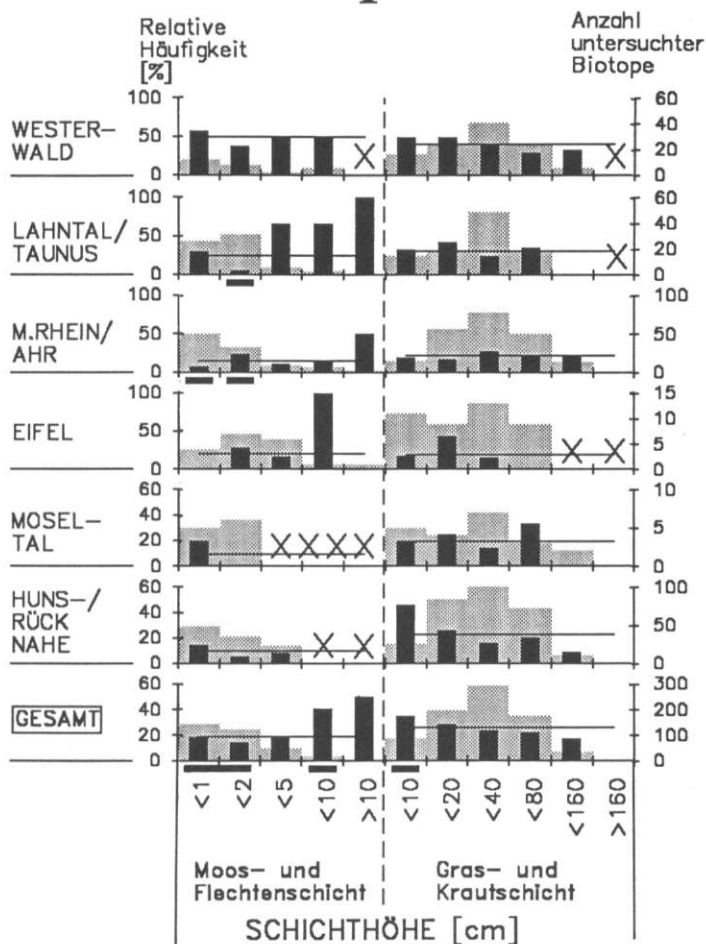


Abb. 57: Habitatpräferenzen von *C. parallelus*: Raumstruktur der Vegetation II

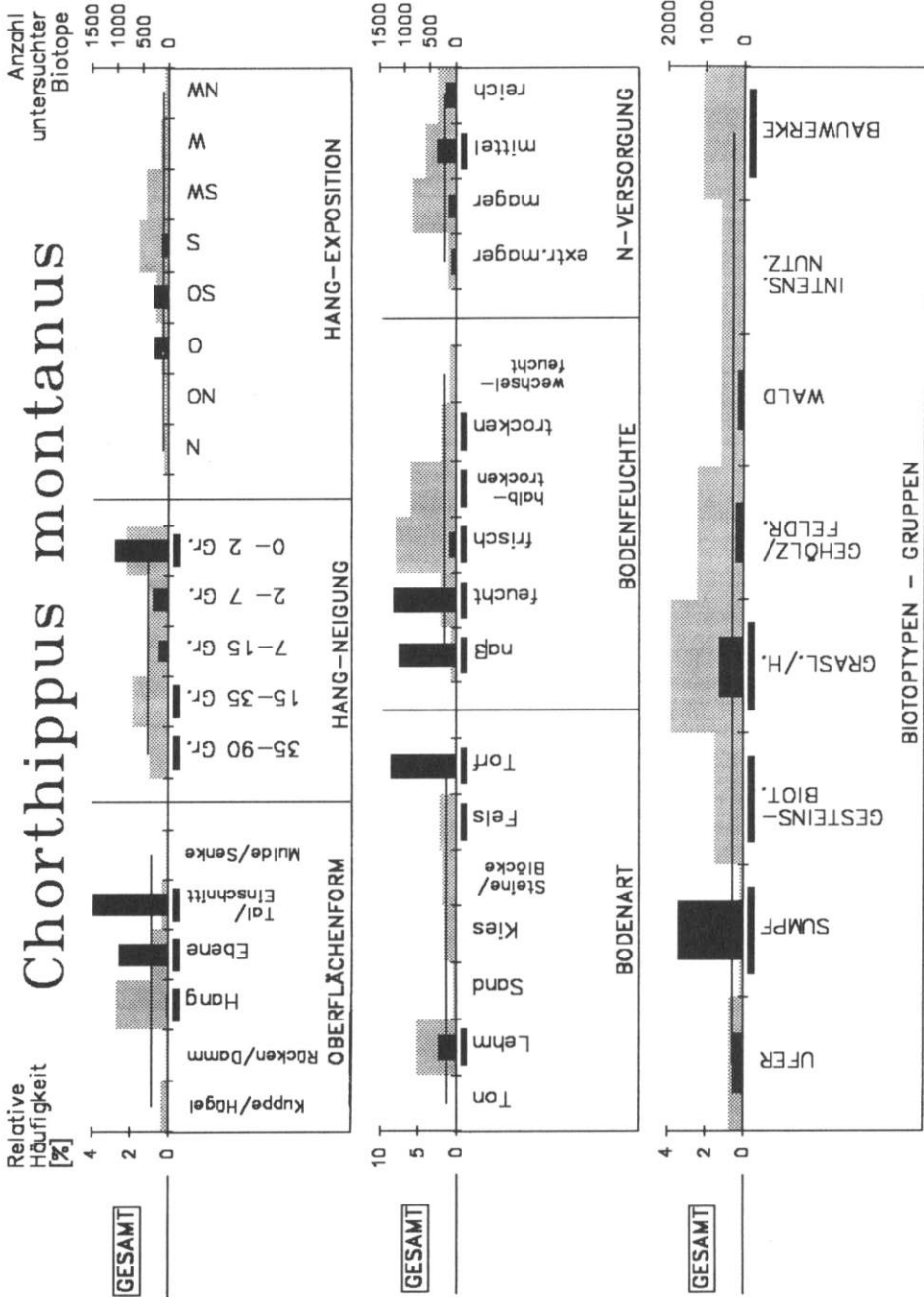


Abb. 58: Habitatpräferenzen von *C. montanus*: Geländemorphologie, Bodeneigenschaften, Biotypen-Gruppen

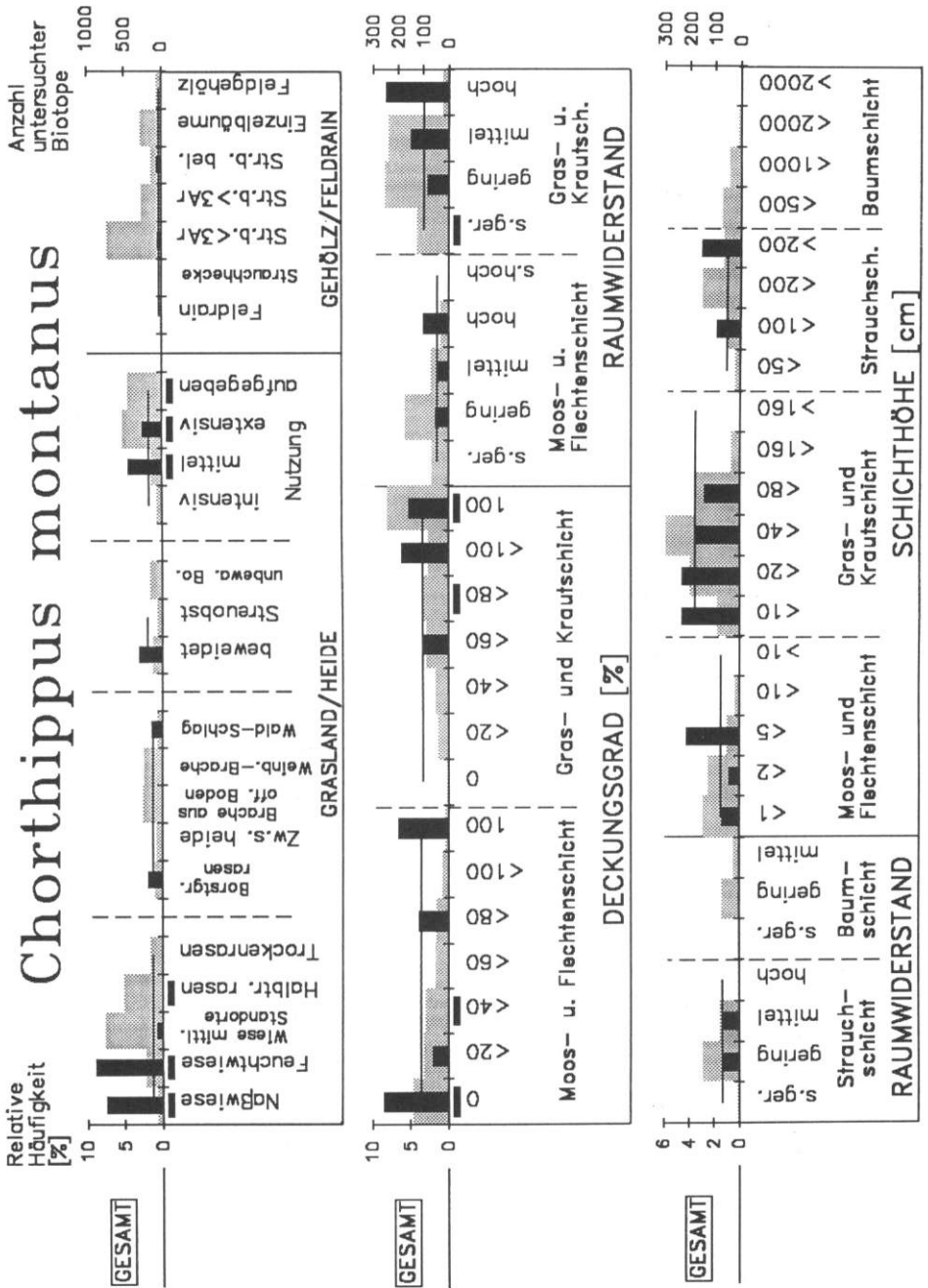


Abb. 59: Habitatpräferenzen von *C. montanus*: Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope, Raumstruktur der Vegetation

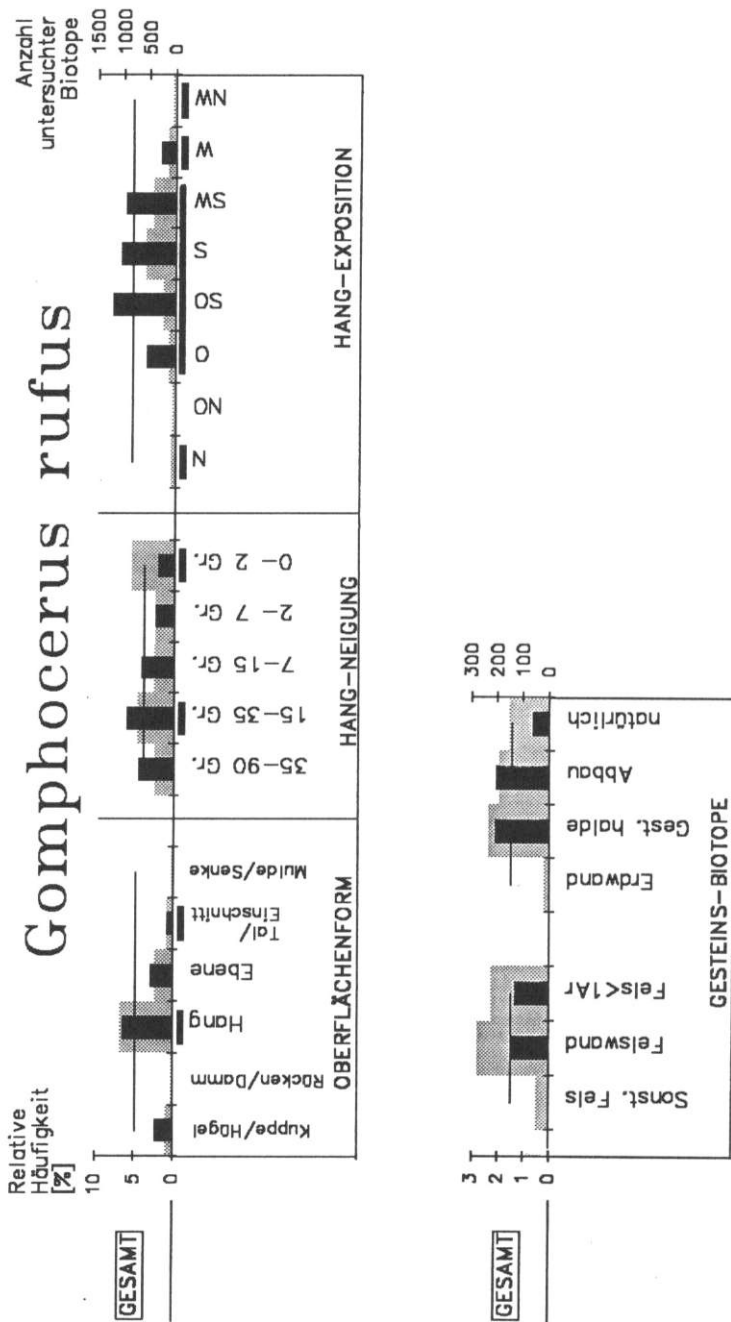


Abb. 60: Habitatpräferenzen von *G. rufus*: Geländemorphologie und Gesteins-Biotope

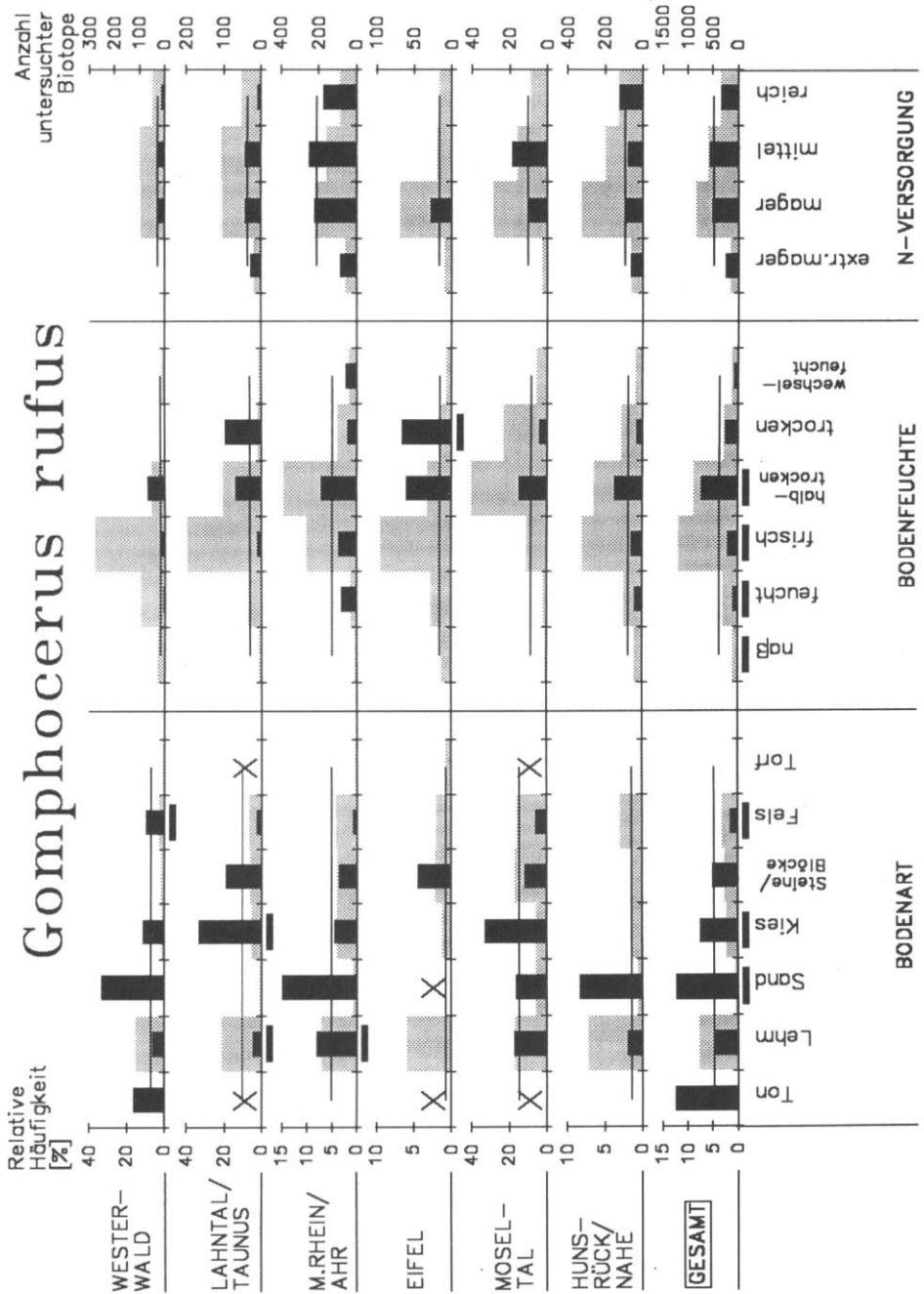


Abb. 61: Habitatpräferenzen von *G. rufus*: Bodeneigenschaften

Gomphoceris rufus

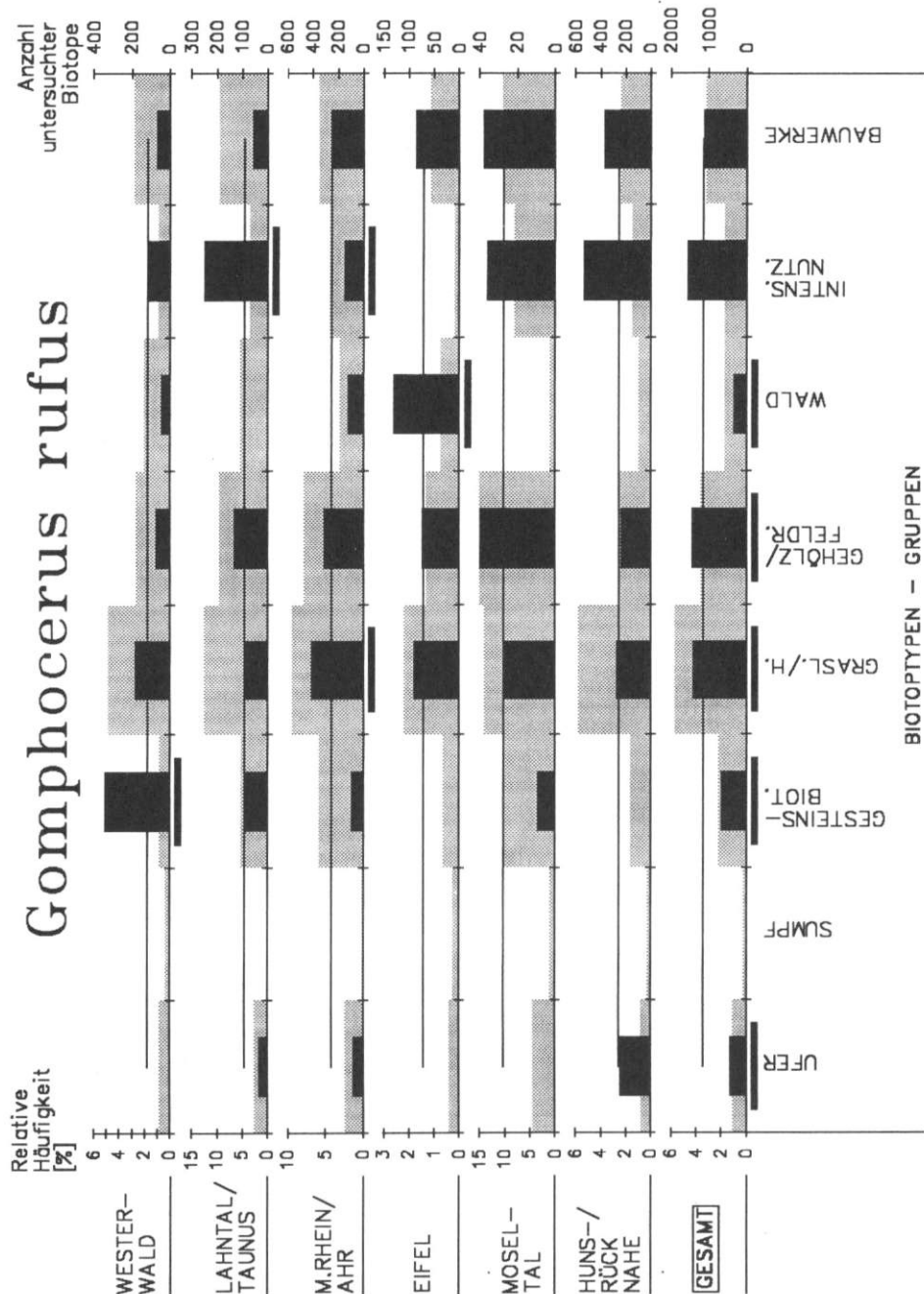


Abb. 62: Habitatpräferenzen von *G. rufus*: Biotoptypen-Gruppen

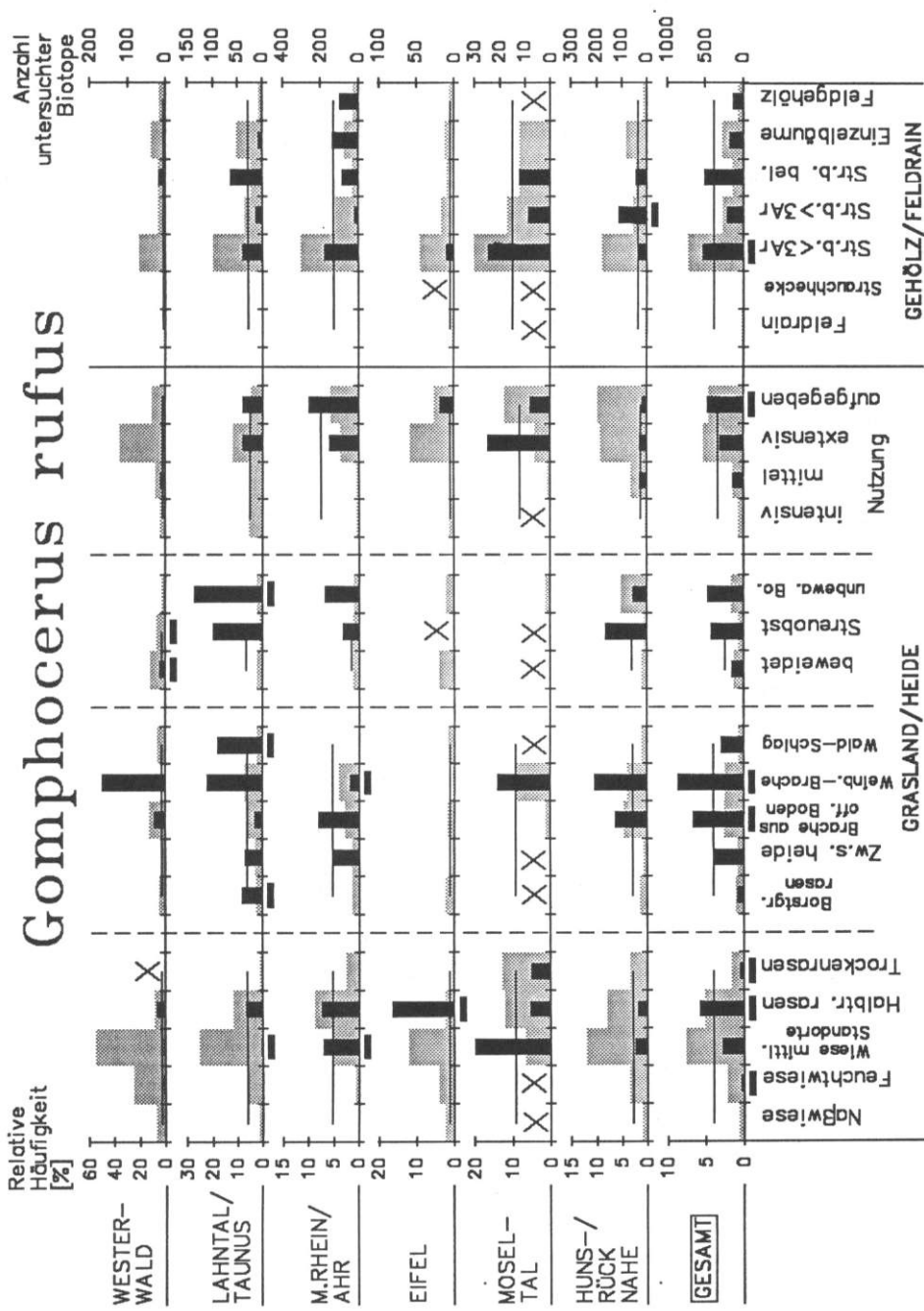


Abb. 63: Habitatpräferenzen von *G. rufus*: Grasland-/Heide- und Gehölz-Biotope

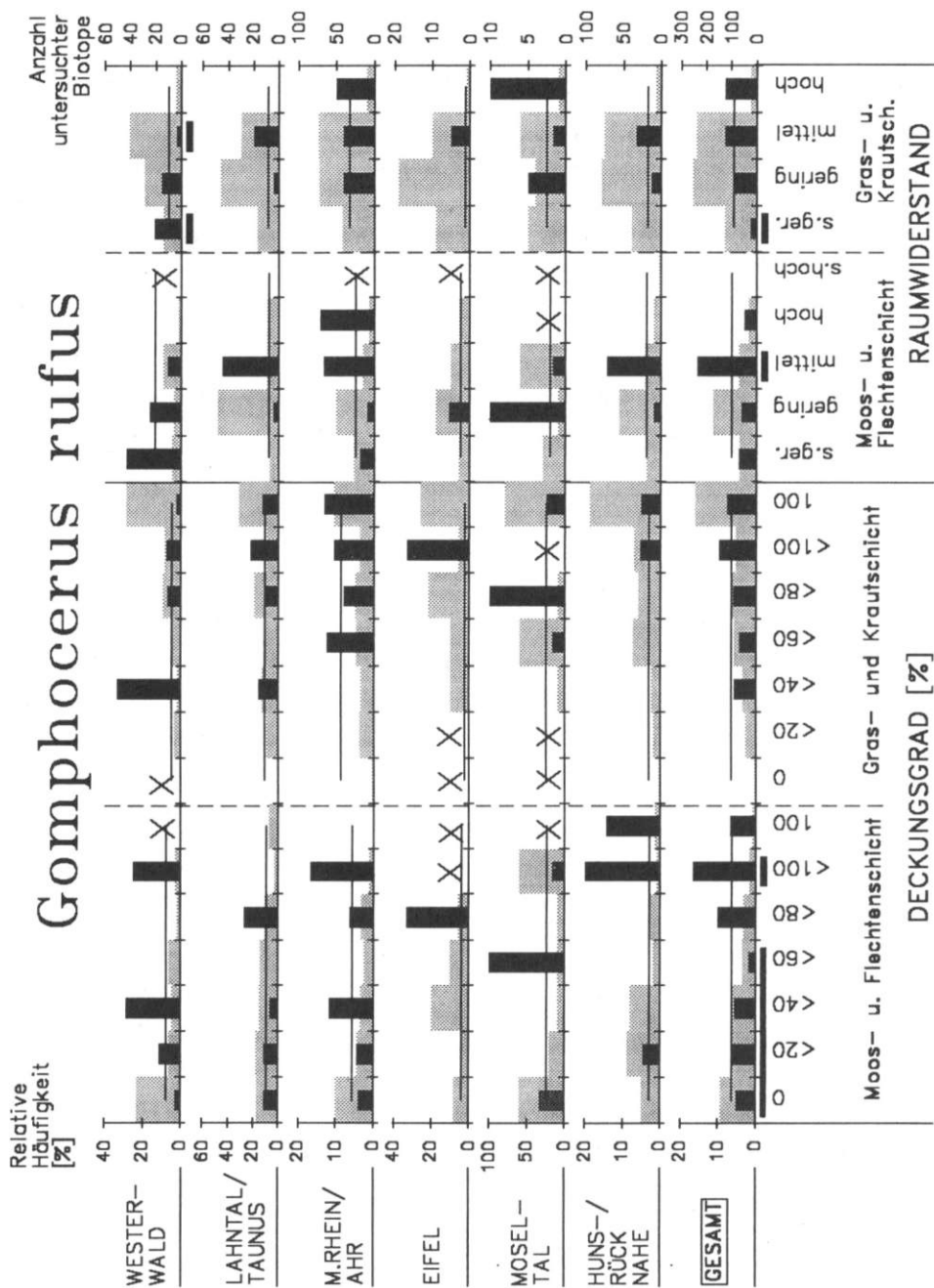


Abb. 64: Habitatpräferenzen von *G. rufus*: Raumstruktur der Vegetation I

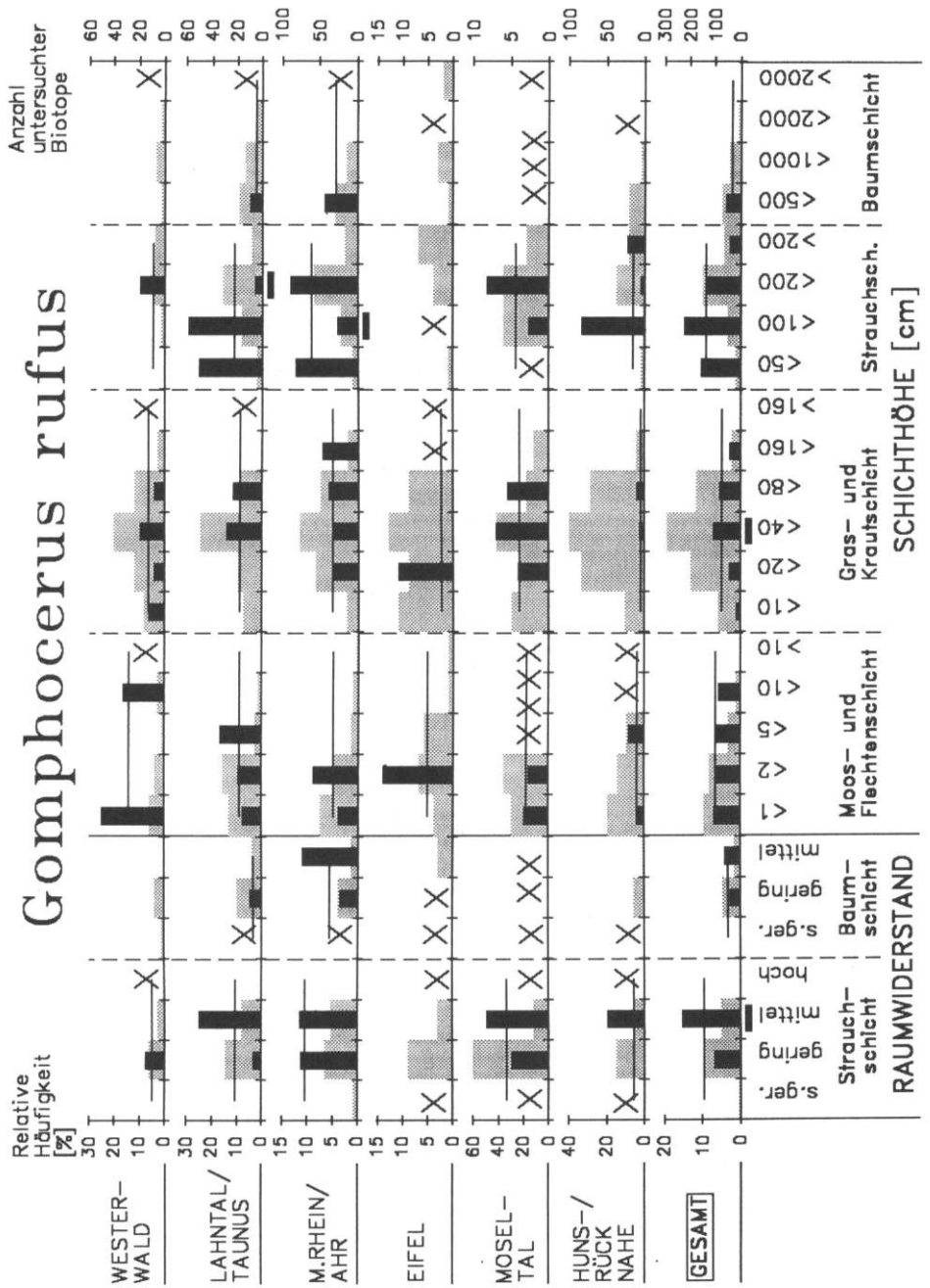


Abb. 65: Habitatpräferenzen von *G. rufus*: Raumstruktur der Vegetation II

7.2 Abkürzungsverzeichnis

Im Text verwendete Abkürzungen:

N	Nord
O	Ost
S	Süd
TK 25	Topografische Karte 1 : 25 000
W	West

Im Erfassungsblatt und in den Grafiken zusätzlich verwendete Abkürzungen:

Altbäu. i. B.	Altbäume im Bestand.
Brache a.o.B.	Brache aus offenem Boden
ext.	extensiv
extr.	extrem
Gebäude i. S.	Gebäude im Siedlungsbereich
geschl. Wa(ld)g.	geschlossenes Waldgebiet
Gest.h. wa.	Gesteinsaldenwald
Gr.	(Winkel-)Grad
Grasl./H.	Grasland/Heide
Höhe ü. B.	Höhe über dem Boden
int.	intensiv
Intens. Nutz.	Intensivere Nutzungsformen
M. rhein	Mittelrhein
mi. St.	mittlere Standorte
mitt.	mittel
MTB	Meßtischblatt (Topografische Karte 1:25 000)
N-Versorgung	Stickstoff-Versorgung
Randb.	Randbereich
Ras.-Kart.	Raster-Kartierung
s. ger.	sehr gering
s. hoch.	sehr hoch
Schl.-Nr.	Schlüssel-Nummer
Str'b. <i>oder</i>	
Strauchb.	Strauchbestand
Str.b. bel.	Strauchbestand beliebiger Größe
Tr. mauer	Trockenmauer
unbewa. Bo.	unbewachsener Boden
ungl. Hochwald	ungleichaltriger Hochwald
Wald mi. St.	Wald mittlerer Standorte,
Waldst. in. W.	Waldstück innerhalb von Wald
we'feucht	wechselfeucht
Zw. s. heide	Zwergstrauchheide