

Vom Großglockner zum Neusiedler See: Die Vertikalverbreitung der Heuschrecken Österreichs

Armin LANDMANN

Abstract: From the edge of alpine glaciers to the shores of steppe lake Neusiedl: Patterns and causes of the altitudinal distribution of Austrian Orthoptera.

Austria is a truly and predominantly mountainous country at the heart of Central Europe. More than 62 % of its surface is covered by the Eastern Alps which run west to east through the country and can be subdivided into three major ranges – the Northern Calcareous Alps (summits up to 3031 m asl.), the Central Alps (highest summit: Großglockner 3797 m) and the Southern Calcareous Alps (up to 2780 m). About 10 % of Austrias surface is covered by the Bohemian Forest north of the Danube, a lower mountain range rising up to only 1378 m but with harsh weather conditions that change with altitude as well. On the contrary, just about 28 % of the Austrian landscape is moderately hilly or flat. These regions (mostly below 500 m asl.) in the northeastern, eastern and southeastern alpine forelands are inhabited by a diverse, mostly thermophilic lowland fauna. Overall 124 or 89 % of the 140 Austrian Orthoptera species are known to at least locally occur there, with species diversity being highest in the lowest parts (114 below 200 m asl.) which are part of the Pannonian plain around lake Neusiedl. However, the dominance of steep altitudinal gradients and the high variability of environmental and climatic conditions and habitats over short horizontal distances in the Alps and its foothills must be regarded as the most important factors shaping distributional patterns of orthoptera species, of species diversity and of species composition in Austria. This chapter therefore offers an extensive description and analysis of such patterns based on 270.985 altitudinal records of the 140 species. For a deeper and less skewed analysis a smaller number of so called condensed data (n = 157.710) has been used.

Overall in Austria grasshopper habitats extend over an altitudinal range of nearly 2900 m, from 114-116 m (68 species recorded at lowest elevations) up to 2900 m (only *Gomphocerus sibiricus*). A remarkable high number of species (69 = 49 %) reaches at least the subalpine belt (elevations above 1500 m asl.). About 50 species have an overall range of altitudinal distribution of more than 1500 m, and 31 of these species of even more than 2000 m. Such „elevational ubiquests” and other real high altitude species mostly belong to the Caelifera which due to their stronger sclerotization tend to be more cold resistant than the thin-skinned Ensifera. Based on the distribution centers of single species over the different elevational bands (Table 1) all Austrian species roughly can be allocated to six types of altitudinal distribution, from pannonic lowland to alpine species (Fig. 11). Despite of such more general results, our data indicate that species diversity and altitudinal distribution patterns of many single species show sophisticated differentiation within the Alp-regions of Austria. For instance, for most species the mean and maximum altitudes occupied increase from the Northern and the Southern Calcareous Alps to the Central Alps and within the Central Alps from areas north to areas south of the main chain. As we owe sufficient data about altitudinal distributions of grasshoppers from different time periods, our data also allow to test for changes which are possibly due to climate warming. Indeed, there are some indications for an increase of records at very high altitudes, especially for several Ensifera and a few thermophilic Caelifera. Overall, however, there is little evidence for a pronounced upward movement of elevational distribution bands of Orthoptera when data of the two time periods 1980-1999 and 2000 to 2016 are compared. This holds true at least for the regions of the western Central Alps tested. On the contrary, when altitudinal data of all Caelifera and Ensifera species are combined the actual median values are significantly lower than in former time periods (1980-1999, before 1980).

Key words: elevational distribution, species diversity, altitudinal gradients, shifts with climate change

Abkürzungen: B = Burgenland, K = Kärnten, NÖ = Niederösterreich, OÖ = Oberösterreich, S = Salzburg, St = Steiermark, T = Tirol, V = Vorarlberg, W = Wien.

1. Österreich – Land im Herzen Europas und „Herz der Alpen“

Österreich ist wahrlich ein „alpines“ Land. Fast zwei Drittel (62 %) seiner Staatsfläche (83.849 km²) werden von den Ostalpen eingenommen, mehr als ein Drittel der Fläche (38,5 %) liegt höher als 1000 m (s. unten, vgl. Abb. 3). Immer noch beachtliche 9,4 % liegen sogar über 2000 m hoch, und allein die Fläche dieser Lebensräume im Bereich oder über der Waldgrenze ist mit über 7.500 km² größer als jene des Bundeslandes Salzburg (7.156 km²) oder der drei kleinsten Bundeslän-

der Wien, Burgenland und Vorarlberg zusammen (6.968 km²). Der von der Tourismuswerbung des gebirgigsten Bundeslandes Tirol (dort liegen 35,7 % >2000 m hoch) in ermüdender Einfallsslosigkeit ständig wiederholte Slogan: „*Tirol – Herz der Alpen*“, hat also durchaus seine Berechtigung. Die österreichischen Alpen sind von Nord nach Süd nur etwa 150 km breit, erstrecken sich aber über 500 km vom Rätikon im Westen bis an den Rand von Wien und – wenn man so will – sogar noch über die Ausläufer der Buckligen Welt bis in das südliche Burgenland. Die „foothills“ des österreichischen Alpenanteils liegen im Nordosten bei etwa 400 m, die Ausläufer des Leithagebirges im nördlichen Burgenland gar nur bei 200 m und der höchste Punkt (Großglockner – Abb. 1a) im Dreiländereck Salzburg–Kärnten–(Ost)tirol erreicht 3797 m.

Der zentralen Lage Österreichs im „Herzen Europas“ verdanken wir aber neben den Ostalpen auch Anteile an weiteren biogeografischen Hauptprovinzen mit ganz anderen topografischen Bedingungen und Höhenstufenverteilungen. Neben den herzynischen Mittelgebirgen im Norden (Mühl- & Waldviertel) und dem pannonischen Tief- und Hügelland im Osten, mit dem tiefsten Lagen Österreichs bei 114 m Seehöhe nahe dem Neusiedler See (Abb. 1b), ist als Überganszone zum Balkanraum das subillyrische Hügel- und Terrassenland der Grazer Bucht und der Südoststeiermark hervorzuheben (s. auch SAUBERER et al. in diesem Buch).

Die Vielfalt und regionale Differenziertheit der österreichischen Heuschreckenfauna, die Gegenstand dieses Buches ist, profitiert dabei nicht nur von der Lage Österreichs im Schnittpunkt mehrerer Faunenprovinzen und von seinen unterschiedlichsten Großlandschaften (s. Abb. 4 in SAUBERER et al., dieses Buch), sondern mindestens ebenso stark auch von der außerordentlichen Reliefenergie, die in den Alpenregionen unseres Landes entlang des Höhengradienten ein sehr kleinräumiges Nebeneinander unterschiedlichster makro- und mikroklimatischer Bedingungen, Landnutzungsformen, Lebensraumtypen und Heuschreckenhabitate bedingt.

Um die regionalen Dimensionen zu verdeutlichen, dazu einige Daten: Von den fetten, feuchten Talwiesen des Salzkammerguts bei Bad Ischl/OÖ (469 m) bis zum kargen Karstgipfel des Hohen Dachsteins (2995 m) sind es in Luftlinie nur 26,5 km. Von dort nach Süden bis zum moorreichen, inneralpinen Längstal der Enns bei Schladming/St (750 m) sind es nur 11 km, vom Salzburger Stadtrand (420 m) im Alpenvorland erreicht man in weniger als 9 km die Alpinstufe des Hochthron (1853 m) am Rand der Nördlichen Kalkalpen, und vom sonnigen Lienz/Osttirol (670 m), das schon von adriati-



Abb. 1a: Die Gipfelfluren und Gletscherfelder der höchsten Berge Österreichs sind zwar für Heuschrecken nicht mehr besiedelbar, aber einige Extremisten steigen noch bis fast 3000 m, wie hier an den Gratlagen südwestlich des Großglockners (im Hintergrund). Blick von der Kaiser Blauspitze aus (25.5.2002, Foto: A. Landmann).



Abb. 1b: In der östlichsten Ecke Österreichs, im Seewinkel und wie hier im burgenländischen Hanság, liegen zwar die tiefsten Punkte Österreichs (114-115 m), die Gegend ist aber ein Höhepunkt, was die Vielfalt der nationalen Heuschrecken betrifft (24.4.2010, Waasen, Wallern/B; Foto: M. Loner).

schem Klima beeinflusst ist, überwindet man in nur 28 km Luftlinie 3.127 Höhenmeter bis zum Großglockner. Schließlich sind es gar nur fünf Kilometer vom Talboden (770 m) des äußeren Ötztals bei Oetz/T, wo an Trockenhängen am Talfuß noch die mediterrane Italienische Schönschrecke *Calliptamus italicus* vorkommt, bis zum nördlichsten 3000er Österreichs und der Ostalpen, dem Acherkogel (3007 m – Abb. 2), unter dessen Gipflur sich die Sibirische Keulenschrecke *Gomphocerus sibiricus* tummelt, die am höchsten steigende Heuschrecke Österreichs. Diese 2.237 m Höhenunterschied auf so kurzer Distanz sind übrigens österreichischer Rekord! Wie auch immer, die wenigen Beispiele machen klar, dass Muster der Vertikalverbreitung unserer Heuschrecken in vieler Hinsicht besonderes Interesse beanspruchen dürfen, etwa unter biogeografischen, physiologischen, ökologischen oder phänologischen Blickwinkeln.

Das Thema „Höhenverbreitung“ ist allerdings komplex und vielschichtig und sowohl die Darstellung als auch die Interpretation vertikaler Muster sind schwierig.

Dies hat einerseits damit zu tun, dass in Österreich die Grenzen der Höhenstufen (z. B. Montan-, Subalpin-, Alpinstufe), die oft unterschiedliche Lebensraumangebote für Heuschrecken bereitstellen und deren Einteilung ja meist nach pflanzensoziologischen oder klimatischen Gesichtspunkten erfolgt (z. B. KILLIAN et al. 1994), von Ost nach West und von Nord nach Süd aufgrund der unterschiedlichen Massenerhebungen und großklimatischen Verhältnisse stark variieren. So steigt die klimatisch bedingte Waldgrenze in den Zentralalpen von Ost (z. B. Niedere Tauern bei etwa 2000 m) nach West (z. B. Ötztaler Alpen bei etwa 2250 m) und von den Nordalpen bzw. Südalpen von mitunter unter 1800 m bis zum Alpenhauptkamm auf 2000-2300 m. Im kühlen, boreal getönten Klima des nördlichen Granit- und Gneisplateaus wiederum sind die Höhenstufen selbst im Vergleich zu den Randalpen um 100-250 m abgesenkt. Eine absolute Meereshöhe von beispielsweise 1000 m bedeutet also etwa am Viehberg/OÖ (1112 m) im Mühlviertel an der tschechischen Grenze etwas ganz anders als 1000 Höhenmeter an einem Hang der Zentral- oder der Südalpen.

Für eine grafische und analytische Übersicht über die Schwerpunkte der Höhenverbreitung der österreichischen Arten, für deren grobe Klassifizierung in „Höhenverbreitungstypen“ (Tab. 1) und für andere Bilanzen unterscheide ich in der Folge daher – nota bene nur pragmatisch und informell – sechs (natürlich fließend miteinander verbundene) Höhenstufen zu je 500 m (à je 2 Teilstufen zu 250 Höhenmetern).



Abb. 2: Von den Talwiesen und trockenwarmen Böschungen am Eingang des Ötztals sind es nur wenige Kilometer bis zum Gipfel des nördlichsten Dreitausenders der Ostalpen, dem Acherkogel (3007 m) – im Hintergrund. Blick vom Oberinntal bei Karres (820 m) aus – Luftlinie zum Gipfel: 13 km (2.11.2007, Foto: A. Landmann).

Diese Stufen, die unterschiedliche Flächenanteile einnehmen, sind:

- die planare/colline Stufe: 114 bis <500 Höhenmeter – 30,47 % Anteil an der Landesfläche
- die submontane Stufe: 500 bis <1000 m – 30,98 %
- die montane Stufe: 1000 bis <1500 m – 17,65 %
- die subalpine Stufe: 1500 bis <2000 m – 11,53 %
- die alpine Stufe: 2000 bis <2500 m – 6,44 %
- die hochalpine/subnivale Stufe: 2500 bis <3000 m – 2,46 %

Aus Meereshöhen über 3000 m (0,46 % der Landesfläche) liegen aus Österreich derzeit keine gesicherten Nachweise von Heuschrecken vor.

Die vorerwähnten großen topografischen Unterschiede von West nach Ost und Nord nach Süd (s. auch Höhenmodell Abb. 1 in SAUBERER et al., dieses Buch) führen auch dazu, dass die einzelnen neun Bundesländer in ganz unterschiedlichem Ausmaß „gebirgsbetont“ sind. Für grobe Vergleiche kann man fünf eigentliche Alpenbundesländer (V, T, S, K, St), deren Alpenanteil je 80-100 % beträgt, von vier „Voralpenbundesländern“ unterscheiden (B, NÖ, W, OÖ; Alpenanteil <30 % der jeweiligen Fläche). Diese Landesteile unterscheiden sich dementsprechend in der Artenkomposition und den Vertikalverbreitungsmustern ihrer regionalen Heuschreckenfaunen.

Dazu kommt aber, dass auch innerhalb einzelner Gebirgstteile der Einfluss der Höhenlage etwa wegen Unterschieden in der Exposition (z. B. Süd- vs. Nord-

hänge) oder im Mikorelief nochmals zwischen Standorten auch selber Höhenlage stark variieren kann. Auch schwer zu standardisierende Effekte unterschiedlicher Erhebungsaktivitäten und Stichprobengrößen, die schon wegen Differenzen in der Zugänglichkeit und Erreichbarkeit von Höhenlage zu Höhenlage stark schwanken (s. Abb. 3), sind schwer in den Griff zu bekommen und erschweren die Interpretation von Höhenverbreitungsmustern.

Es ist im gegebenen Rahmen leider nicht möglich, den genannten vielfältigen Variablen und methodischen Problemen in einer Übersichtsdarstellung über die Höhenverbreitung österreichischer Heuschrecken ausreichend Rechnung zu tragen. Neben der Präsentation landesweiter grober Muster, Mittel- und Extremwerte der einzelnen Arten und wichtiger ökologischer Gruppen, versuche ich in der Folge aber zumindest exemplarisch einige der spannenden Aspekte, die mit der Darstellung und Analyse der Vertikalverbreitung von Heuschrecken verbunden sind, herauszuarbeiten.

2. Darstellung von Höhenverbreitungsmustern: Probleme & Möglichkeiten

Es ist in größeren Regionalfaunen und Länderübersichten von Gebirgsländern v. a. in der Ornithologie seit langem gute Praxis, in den Artkapiteln eine kurze Behandlung der Höhenverbreitung der jeweiligen Taxa zu geben (z. B. DVORAK et al. 1993, SCHMIED et al. 1999). Bei Vorhandensein größerer Datenstöcke wird dort öfters auch eine zumindest basale Grafik beigegeben, aus der oft nur die Tiefst- und Höchstwerte, seltener auch die Schwerpunkte der Vertikalverbreitung der einzelnen Arten ersichtlich sind (für Heuschrecken auf regionalem Niveau z. B. SMETTAN 1986, NADIG 1987, 1991, ILLICH & WINDING 1998, PRADERVAND et al. 2013; auf Länderebene etwa THORENS & NADIG 1997, DETZEL 1998, SCHLUMPRECHT & WAEBER 2003, BAUR & ROESTI 2006, ILLICH et al. 2010).

Eine zusammenfassende Bilanz über die Artgrenzen hinweg wird aber selbst in nationalen Faunenwerken fast immer kurz gehalten und v. a. eine detaillierte Analyse der Muster unterbleibt ganz oder wird meist nur stiefmütterlich behandelt (ausführlichere Ansätze für Heuschrecken s. etwa NADIG 1991, SCHLUMPRECHT & WAEBER 2003, LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016, für Libellen vgl. auch LANDMANN et al. 2005).

Dies ist angesichts der außerordentlichen Einflüsse, welche die Höhenlage und Reliefenergie auf Vorkommen, Abundanz und Verteilungsmuster von Organismen in Gebirgsräumen haben und angesichts der Vielfalt der damit zusammenhängenden Fragestellungen (s. vorne) bedauerlich und überraschend. Zumindest teil-

weise mögen diese Defizite aber auch mit der Schwierigkeit zusammenhängen, vertikale Muster griffig darzustellen. Es ist daher m. E. angebracht, hier einleitend einige Probleme und Möglichkeiten auszuarbeiten.

Datengrundlagen, Datenverteilung, Datenkorrektur

Ganz Österreich umfasst 2.625 je etwa 34,7 km² große Quadranten (Rasterfelder), welche die Grundlage unserer Darstellung der Verbreitung heimischer Heuschrecken darstellen. Unsere Datenerhebung erfolgte aber basal in Feldern von 1 x 1 Gradminuten (= Minutenfeldern) mit je 1,25 x 1,85 km Seitenlänge oder 2,3 km² Fläche. Jeder Quadrant umgrenzt 15 solche Minutenfelder, womit es in Österreich rein rechnerisch 39.390 Minutenfelder gibt, wobei allerdings in grenznahen Quadranten insgesamt 2.530 Minutenfelder vollständig außerhalb der Staatsfläche liegen. Innerhalb dieser Minutenfelder haben wir aber vielfach an mehreren bis zahlreichen Lokalitäten bzw. in unterschiedlichen Habitaten und Höhenlagen Heuschreckendaten gesammelt und separat verortet und bewertet (= Fundorte). Insgesamt stehen uns von 84.206 Fundorten aus 17.352 Minutenfeldern 270.985 konkrete Höhendatensätze von 140 Heuschreckentaxa (inklusive *Anacridium aegyptium*) zur Auswertung zur Verfügung.

Für eine Darstellung von Vertikalverbreitungsmustern und für eine ökologisch sinnvolle Analyse von Höhenpräferenzen einzelner Arten oder Gruppen ergibt sich aber das Problem, dass die Daten sehr ungleichmäßig über die Bundesländer, Naturräume und die einzelnen Höhenstufen verteilt gesammelt wurden (Abb. 3). Wegen der „ostlastigen“ Verteilung der Heuschreckenkundler und der leichteren Zugänglichkeit und Begehrbarkeit von Tieflagen im Osten und im Alpenvorland, kommt ein überproportional großer Anteil der Höhendaten aus diesen Regionen. Beispielsweise stammen 21,1 % der Höhendatensätze und 18,7 % aller Fundorte allein aus pannonischen Tieflagen unter 200 m, die nur 5,2 % der Landesfläche einnehmen. Insgesamt kommen fast zwei Drittel (64,7 %) der Höhendaten und 59,3 % der Fundorte aus der planar/collinen Stufe (<500m), die aber weniger als ein Drittel (30,1 %) der Fläche Österreichs umfasst.

Dieses Ungleichgewicht kommt u. a. auch daher, dass in den Niederungen häufig in einer Höhenstufe oder an einem Fundort in verschiedenen Jahren, ja dort sogar bei mehreren Begehungen in einem Jahr, mehrere bis viele Daten ein und derselben Art gesammelt wurden, z. B. im Zuge gezielter Monitoring- oder Projektarbeiten. Im Gebirgsraum hingegen gibt es in stark reliefierten Minutenfeldern nicht nur in kurzer Horizontal- distanz Höhendifferenzen von mehreren 100 m, son-

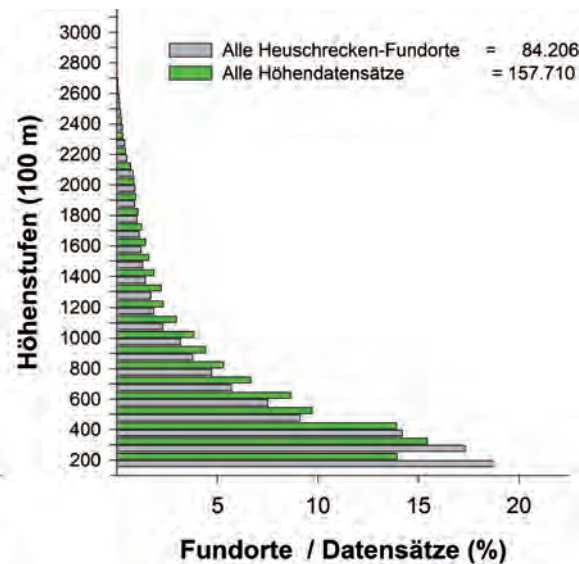
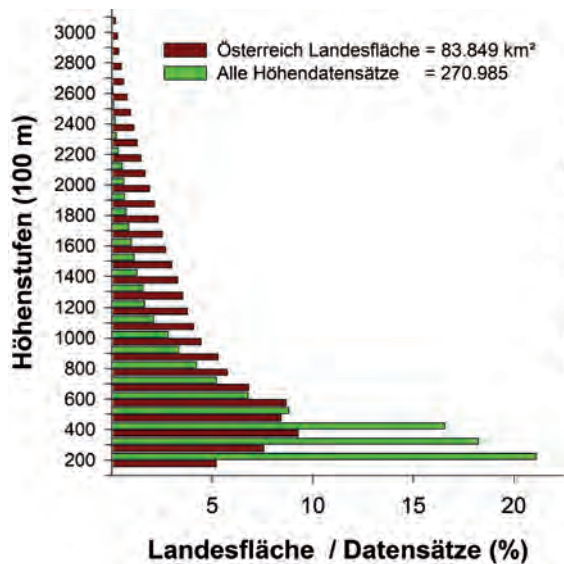


Abb. 3: Verteilung der Landesfläche Österreichs (bis 3100 m) und der in der Datenbank der ARGE Heuschrecken Österreichs vorliegenden exakten Höhendatensätze (links) sowie der höhenverorteten Fundorte und der „kondensierten 100 m-Höhendatensätze“ auf Höhenstufen (Details s. Text).

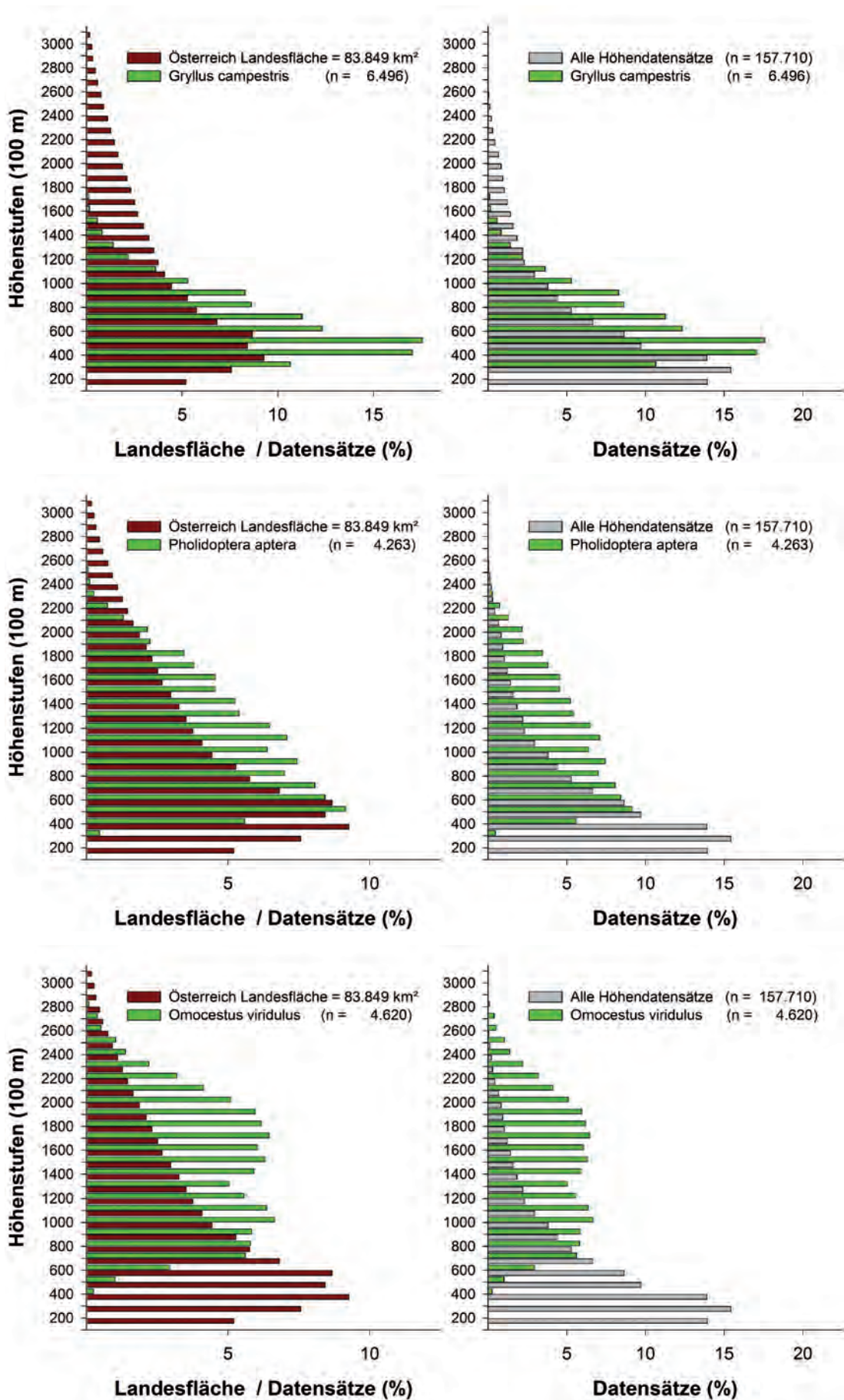
dem sind einzelne Standorte auch viel seltener mehrfach kontrolliert worden. Solch redundante Datensätze sind etwa für die Analyse von Bestandentwicklung oder phänologischer Fragen wertvoll. Eine ungefilterte Übernahme aller 270.985 Höhendatensätze bzw. aller verfügbaren Artdatensätze für einzelne Arten würde aber Muster der Höhenverbreitung und Höhenpräferenzen deutlich „nach unten“ verzerren.

Wir haben mehrere Alternativen geprüft, diese Verzerrungen abzumildern, keine davon ist ideal, jede hat Vor- und Nachteile. Eine am ehesten an die österreichische Geländemorphologie angepasste Stichprobenverteilung ergibt sich bei Bezug zu den begangenen Minutenfeldern, die recht gut über Österreich verteilt sind (s. Kap. Methodik, ZUNA-KRATKY & LANDMANN dieses Buch). Da besonders im Westen in vielen Minutenfeldern beträchtliche Höhendifferenzen zwischen dem tiefsten und höchsten Punkt bestehen und zudem öfters auch aus einem Höhenband von 100 m mehrere Fundorte vorlagen, haben wir die Daten wie folgt „kondensiert“: Für jede Art wurde für jedes begangene Minutenfeld und für jede dort vorhandene (mit Daten belegte) 100 m Höhenstufe nur jeweils ein Höhenwert, nämlich ein arithmetischer Mittelwert der Höhendaten pro 100 m Stufe berücksichtigt. Lagen für eine Art aus mehr als einer der drei Zeitperioden (vor 1980, 1980-1999, 2000-2016) aus einem 100 m-Höhenband eines Minutenfeldes Daten vor, so haben wir für jede Zeitperiode einen Wert oder Mittelwert als diskreten Höhendatensatz verwendet. Dies deshalb, weil die Nutzbarkeit verschiedener Höhenbänder sich für eine Art über die Jahre/Jahrzehnte verschieben kann und damit auch Auswertungen in der Zeitachse möglich sind (s. Kap. 6). Ich nenne diese Höhendatensätze, die in der Folge hauptsächlich für die Analyse herangezogen wurden, „kondensierten Höhendatensätzen“.

Auch mit dieser „Kondensation“, welche die Zahl der Höhendatensätze insgesamt um 42 % reduziert (von 270.985 auf 157.710 Datensätze), gelingt es nicht, die Unterschiede in der Bearbeitungsdichte verschiedener Regionen und Höhenlagen vollständig auszugleichen und deren Flächenanteile an der Staatsfläche ganz repräsentativ abzubilden (Abb. 3). Grobe Verzerrungen werden dadurch aber doch erheblich abgemildert (vgl. Abb. 3 links vs. rechts).

Um die Dimension aufzuzeigen, ein Beispiel für die häufigste Heuschreckenart Österreichs, den Gemeinen Grashüpfer *Pseudochorthippus parallelus*. Allein aus einem einzigen nur 150-160 m hoch gelegenen Minutenfeld am östlichen Stadtrand von Wien (Lobau, Alte & Neue Donau) haben wir 100 separate, mit Höhenangaben versehene Funde, wovon 20 aus der Periode 2 (1980-1999) und 80 aus der Periode 3 (2000-2016) stammen. In unseren kondensierten Datensatz gehen aber statt dieser 100 Einzelwerte zwischen 150 und 160 m nur zwei Höhenwerte ein, nämlich 151 m (= Mittel aus 20 Werten für Periode 2) und 157 m (= Mittel aus 80 Werten für Periode 3). Aus einem anderen Minutenfeld im Ködnitztal bei Kals am Großglockner/T, das Höhen von 1800-2600 m enthält, haben wir z. B. aus mehreren Jahren und verschiedenen Höhen insgesamt 19 Datensätze von *P. parallelus*, vier davon aus Periode 2, 15 aus Periode 3, die aber aus drei verschiedenen 100 m-Bändern stammen. In unseren „kH-DS“ gehen hier statt 19 nur drei Höhendatensätze ein, nämlich 1926 m (Mittel aus 5 Daten zwischen 1900 und 1942 m aus 2000-2016), 2000 m (vier Funddaten jeweils bei 2000 m aus Periode 2) und 2061 m (Mittel aus 10 Daten zwischen 2000 und 2091 m, ebenfalls aus Periode 3). Beim Gemeinen Grashüpfer reduziert sich so die Zahl der für Bilanzen und Analysen verwendeten Datensätze in Österreich zwar fast um die Hälfte von 18.436 auf 9.871

Abb. 4: Eher „traditionelle“ Darstellung der Höhenverbreitung / Höhenpräferenzen durch Vergleich der Verteilung von Höhendatensätzen von Fokusarten mit dem Angebot an Landfläche (jeweils links) oder mit einem Indikator des Erfassungsaufwandes pro 100 m-Höhenstufe (Verteilung sämtlicher – hier jeweils „kondensierter“ – Höhendaten; rechts). S. auch Text. Bei der Interpretation dieser Höhengrafiken ist allgemein zu beachten, dass sich auf der Ordinate (y-Achse) die beiden zusammengehörigen Säulen unter- und oberhalb um die jeweilige 100 m-Höhenstufenmarke gruppieren. Der unterste Skalenstrich (200) steht also z. B. für die Höhenstufe 100 bis 200 m.



letzter Nachweis

- vor 1980
- 1980 - 1999
- 2000 - 2016

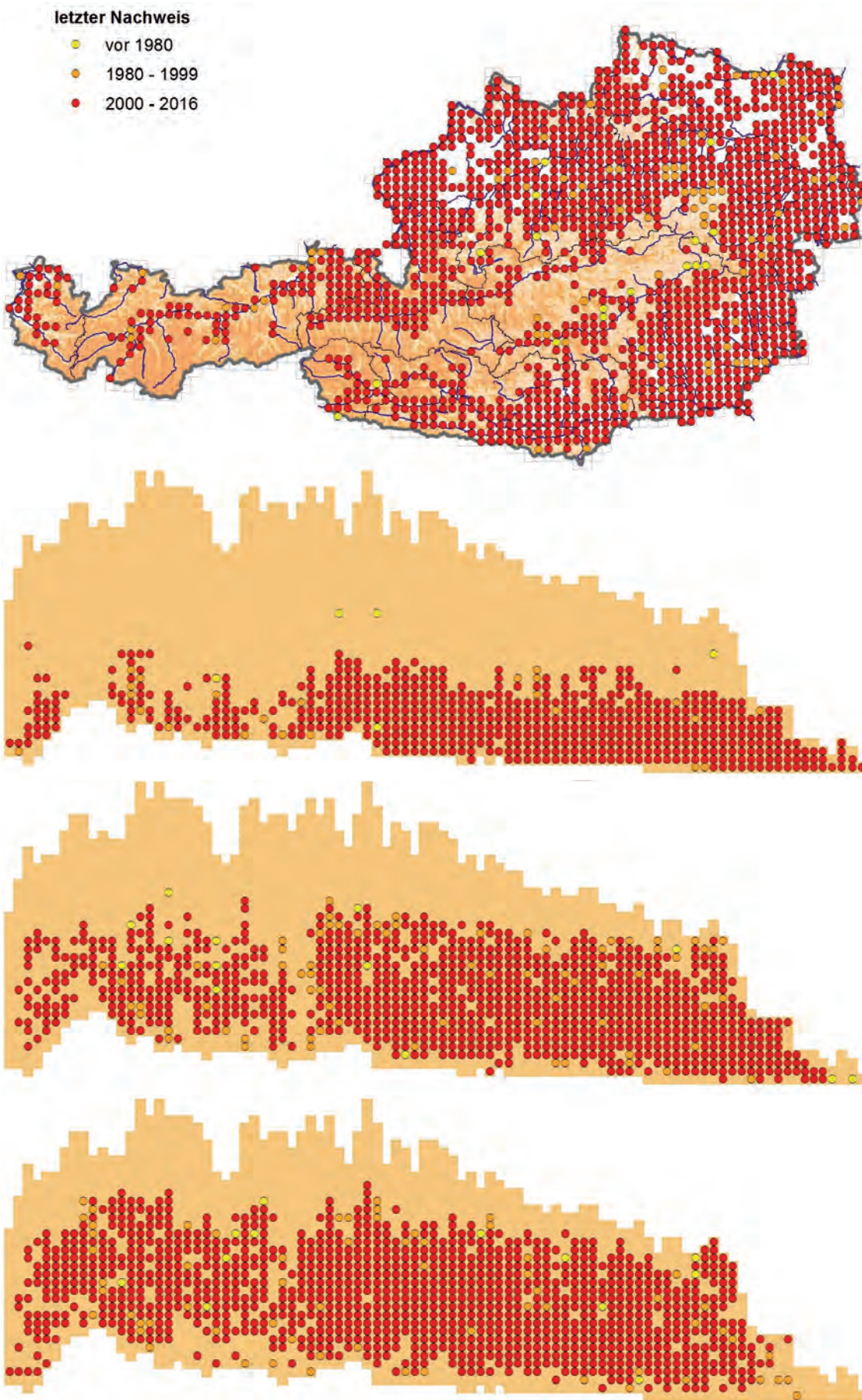


Abb. 5: Höhenverbreitungsmuster dreier in Österreich weit verbreiteter Heuschreckenarten, *Gryllus campestris* (oben), *Pholidoptera aptera* (Mitte) & *Omocestus viridulus* (unten), dargestellt über vertikale Rasterkarten. Die Graphen zeigen einen Längsschnitt durch Österreich von West nach Ost (x-Achse) und die entlang der Schnittebene in den jeweiligen Längengraden vorhandenen bzw. besetzten vertikalen Raumeinheiten (Quadranten à 34,7 km² in je 100 m-Höhenstufen – y-Achse). Zur Orientierung bei der Feldgrille in Kombination mit Flächenrasterkarte (Analyse & Darstellung: T. Zuna-Kratky).

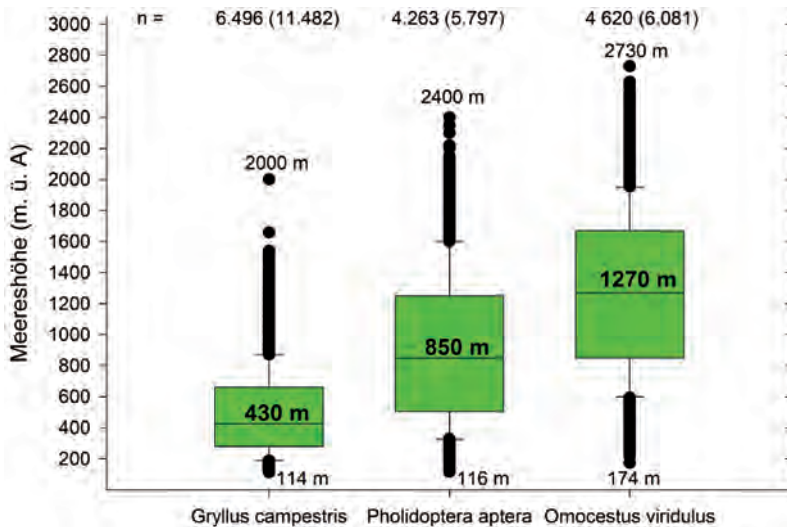


Abb. 6: Höhenverbreitungsmuster und Höhenpräferenzen dreier in Österreich weit verbreiteter Heuschreckenarten. Die Muster der drei Arten unterscheiden sich hochsignifikant (p jeweils $< 0,001$; Man-Whitney Rangsummentests). Die Boxplotdarstellung zeigt in der Box den Medianwert aller (kondensierter) Höhendatensätze. Die Box umgrenzt die 25 %- und 75 %-Perzentilen. Die 10 %- & 90 %-Perzentilen sind durch die „Whisker“, Extremwerte durch Punkte dargestellt. Zahl der jeweiligen kondensierten Datensätze = n (in Klammer: Anzahl sämtlicher vorhandener Höhendaten – beachte die wesentlich geringere Kondensation bei Bergarten). Ebenfalls gezeigt sind die absolut tiefsten und höchsten Nachweise der drei Arten in Österreich.

(= -46,5 %), bei Arten mit Schwerpunkten in Berglagen ist der Datenverlust aber wesentlich geringer (meist nur 20-30 %; vgl. Daten für die Feldgrille vs. *Pholidoptera aptera* & *Omocestus viridulus* in Abb. 4).

Der Datenumfang ist aber auch nach „Kondensation“ bei den meisten Arten mehr als ausreichend, um ein solides und räumlich-zeitlich differenziertes Bild der Höhenpräferenzen und Höhenverbreitung zu zeichnen (s. Abb. 4, 6, 12-15; Tab. 1, 3).

Darstellung von Höhendaten

Unabhängig von derartigen Fragen der Datenauswahl und Gewichtung, ist aber auch das „Zeichnen“ von Höhendaten, also deren grafische Darstellung, immer noch eine Herausforderung, der auf verschiedenem Weg begegnet werden kann. Ziel sollte es ja sein, eine auf den ersten Blick auch für den Außenstehenden transparente und dennoch aussagekräftige Form zu wählen. Im Schrifttum sind mehrere Ansätze zu finden. So etwa einfache Darstellungen der absoluten Verteilung von Art-/Gruppensätzen über die unterschiedlichen Höhenstufen, oder relative Darstellungen, wobei die Verteilung von Artdatensätzen mit dem verfügbaren Flächenanteil (Angebot/Nutzung) oder mit dem Gesamtsummaufwand an/in verschiedenen Höhenstufen in Bezug gesetzt wird. Es gibt aber auch komplexere Darstellungsformen, die entweder topografische Gradienten berücksichtigen (vertikale Verbreitungskarten) oder Streu- und Medianwerte beinhalten (Boxplotdarstellungen).

Jede der genannten Darstellungsformen hat Vor- und Nachteile, was Pragmatik, Übersichtlichkeit, Verständlichkeit und Aussagekraft betrifft. Anhand von drei in Österreich sowohl horizontal als auch vertikal weit verbreiteten Arten verschiedener systematischer und ökologischer Gruppenzugehörigkeit (Gryllidae, Tettigoniidae, Acrididae) sind diese Differenzen in den Abb. 4-6 exemplarisch dargestellt.

Die von BAUMANN & KÜNKELE für Orchideen entwickelte und v. a. durch Jochen HÖLZINGER (1986, u. a.) für Vögel und andere Tiergruppen weiter verbreitete Höhenrasterkarte vereint Informationen über die Topografie eines Untersuchungsraums mit Informationen über vertikale und horizontale Schwerpunkte des Vorkommens einer Fokusart. Dabei wird die Fläche eines Untersuchungsraums in der Vertikalen auf eine Ebene projiziert (Seitenriss), wobei meist die Längenausdehnung eines Untersuchungsraums (in Österreich also etwa vom Bodensee bis zum Neusiedler See) als Schnittebene herangezogen wird (x -Achse), während die auf der y -Achse entlang der Schnittebene in einzelnen Höhenstufen besetzten Raumeinheiten markiert werden (Abb. 5). Diese Darstellung hat erhebliche Aussagekraft, v. a. in Räumen, die entlang geografischer Gradienten infolge großer Unterschiede in der Massenerhebung stark differenzierte Topografie aufweisen. Sie wurde auch in Österreich bereits mit Erfolg für die Darstellung der Verbreitungsmuster von Heuschrecken verwendet (ZUNA-KRATKY et al. 2009), hat allerdings den Nachteil, dass vom Betrachter eine gewisse Abstraktionsfähigkeit und Kenntnisse der zugrunde liegenden Topografie gefordert sind. Wir verzichten daher in diesem Buch weitgehend auf diese Darstellungsform.

Die Präsentation aller relevanten Höhendaten in Form einer Boxplotgrafik (Abb. 6) zeigt auf einen Blick Schwerpunkte und Streuweiten von Höhenverbreitungen (Mediane, Perzentilen, Minima, Maxima) und ermöglicht auch eine vergleichende statistische Behandlung der Höhenpräferenzmuster zwischen Arten oder verschiedenen Räumen und Zeiten. Diese Darstellungsform wird daher in der Folge mehrfach verwendet (Abb. 12-15). Ein Vergleich vorliegender Höhendaten einzelner Arten mit dem Angebot an Fläche oder mit dem gesamten Erhebungsaufwand (Verteilung aller Datensätze Abb. 3, 4) ist dabei aber nicht möglich und außerdem werden bei großen Datenmengen Randdaten (Ausreißer) nur mehr unscharf bzw. summarisch gezeigt.

Eine Grafik, welche die Verteilung von Daten über Höhenstufen mit den jeweiligen Flächenanteilen in Bezug setzt (Abb. 3, Abb. 4 links), ist zwar anschaulich, berücksichtigt aber nicht die Fehlgewichtung der Hochlagenflächen bei Vertikalprojektionen und regional stark unterschiedliche Flächenanteile der Höhenstufen,

was bei Arten mit kleinräumigen Arealen in Österreich (z. B. Südalpenarten, Flachlandarten) Fehlinterpretationen erleichtert.

In den Artkapiteln haben wir daher, so wie in den Graphen der Abb. 4 rechts, die Verteilung der Artendensätze über 100 m-Höhenstufen jeweils der Verteilung sämtlicher Höhendatensätze (aller Arten) gegenübergestellt. Dies bringt u. E. beim Vergleich der Muster verschiedener Arten relative Höhenpräferenzen einfach und aussagekräftig zum Ausdruck. Grundsätzlich haben wir dabei nur die „kondensierten“ Höhendatensätze als Stichproben für diese Grafiken verwendet (s. oben).

3. Artenvielfalt am Höhengradienten

Angesichts der allseits bekannten Tatsache, dass sich entlang des Höhengradienten physikalische Umweltparameter regelhaft ändern (vgl. etwa Abb. 1, 2 – s. Temperatur- & Niederschlagsdaten in SAUBERER et al., dieses Buch), ist es nicht allzu verwunderlich, dass die Vorstellung, die Diversität von Organismen würde konstant und stets mit der Meereshöhe abnehmen, weit verbreitet ist. Sie ist aber ähnlich wie die Vorstellung, dass der Höhengradient sozusagen ein Spiegelbild des latitudinalen Gradienten sei, eine unzulässige Übersimplifizierung (s. z. B. KÖRNER 1995, 1999). Bei näherer Betrachtung stellt sich häufig heraus, dass sich die Rahmenbedingungen entlang von Höhengradienten oft in komplexer Weise und nicht simpel linear verändern und dementsprechend auch lineare Gradienten der Biodiversitätsabnahme selten sind. Häufig sind z. B. Buckelmuster, d. h. in Tieflagen geringere Diversität, Höhepunkte in mittleren Lagen und dann erst, meist steilerer, Abfall in höheren bis höchsten Lagen (z. B. ROSENZWEIG 1995). Scheinbar lineare Muster entstehen

oft, weil in Studien keine Datenkorrektur mit Bezug zum Sammelaufwand (der oft ungleichmäßig über den Gradienten verteilt ist) vorgenommen oder nicht gegen die mit zunehmender Meereshöhe abnehmende Bezugsfläche geeicht wird, sodass Arten-Areal-Beziehungen das Bild altitudinaler Gradienten überformen (s. etwa RAHBECK 1995).

Eine detailliertere Analyse der Veränderungen der Artvielfalt von Heuschrecken mit der Höhenlage ist daher in Österreich interessant. Sie ist aber wegen der Komplexität der Topografie des Landes und der Datenstruktur sowie wegen der kleinräumig wechselnden Muster der Landnutzung, die oft stärkeren Einfluss auf Artenspektren ausüben können als abiotische Einflüsse, schwierig und kann hier nur in Ansätzen erfolgen.

Grundsätzlich ist festzuhalten, dass die meisten Heuschreckenarten thermisch ziemlich anspruchsvoll sind, was an sich keine gute Voraussetzung für die Besiedlung höherer Berglagen ist. So nehmen mit zunehmender Seehöhe die Luft- und Bodentemperaturen und die Länge der Vegetationsperiode ab, was z. B. die Ei- und Larvalentwicklung beeinträchtigt (vgl. z. B. INGRISCH 1979, 1983, 1996, GREEN 1983, INGRISCH & KÖHLER 1998). Zu bedenken ist aber, dass im Gebirge die hohe Einstrahlung in Kombination mit der Vielfalt an kleinräumig verfügbaren Expositionen ein Vorkommen selbst thermisch anspruchsvollerer Arten in geeigneten, mikroklimatisch begünstigten Nischen der Hochlagen ermöglichen kann. Dies führt häufig dazu, dass Heuschrecken in Hochlagen süd-, südost- bis südwestexponierte Lagen bevorzugen. Damit können in entsprechenden Lagen v. a. des Alpenhauptkamms auch thermophile Arten noch beträchtliche Höhen erreichen (s. z. B. ILLICH et al. 2010 für Salzburg, LANDMANN

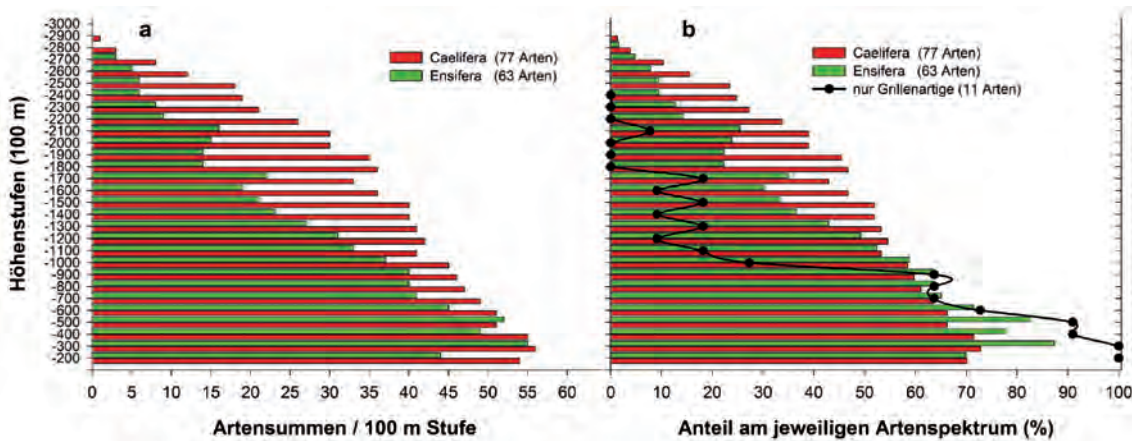


Abb. 7: Veränderungen der absoluten und relativen Artenvielfalt an Heuschrecken entlang des Höhengradienten in Österreich. Abb. 7a: Gesamtzahl der in den einzelnen 100 m-Höhenstufen nachgewiesenen Kurzfühler- (Caelifera) und Langfühlerschrecken (Ensifera). Abb. 7b: Prozentsatz der in den jeweiligen Höhenstufen nachgewiesenen Caelifera und Ensifera (inklusive Grillen). Separat ausgewiesen (Kurve): Die besonders rasche Abnahme der Artenvielfalt von Grillenartigen im weiteren Sinn mit der Meereshöhe. Die Gesamtartenzahl jeder Gruppe ist jeweils als Bezugsgröße (100 %) gewählt.

& ZUNA-KRATKY 2016 für Osttirol; vgl. Artkapitel und nachstehend).

Dazu kommt, dass Offenhabitats in den Hochlagen oft noch weniger stark anthropogen gestört und damit für eine Reihe von Höhenubiquisten noch gut nutzbar sind. Zudem gewinnen höhere Lagen als Rückzugsräume auch für sensiblere Arten der Feucht- und Magerlebensräume, die im Tiefland stärker unter Druck stehen, zunehmend an Bedeutung (s. z. B. LANDMANN 2009, LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016). Außerdem leben gerade in Österreichs Zentral- und Südalpen nicht nur anspruchsvollere Spezialisten der höheren Subalpin- und Alpinstufe mit oft kleinem Areal, sondern gibt es auch unter den heimischen Heuschrecken endemische bis subendemische Formen (s. BERG & ILLICH 2009), was die potenzielle Artenvielfalt in Berglagen weiter erhöht. Andererseits ist das Artenspektrum Österreichs aber auch von einer erheblichen Zahl thermisch besonders anspruchsvoller pannonischer Tieflandarten beeinflusst, die ausschließlich oder ganz überwiegend in der planaren oder höchstens collinen Stufe auftreten (Tab. 1, Abb. 8, 11). Gemeinsam mit höhenflexiblen Arten und auch gefördert durch die überdurchschnittlich gute Erfassung der Artenspektren in den tieferen Lagen, entsteht dadurch das in den Abb. 7 dargestellte generelle Bild, mit einem doch recht deutlichen Schwerpunkt der Artenvielfalt in den Tieflagen, insbesondere bei den Ensifera.

Ausgeprägter als in gebirgigen Teilregionen des Landes (Salzburg vgl. ILLICH et al. 2010, Tirol s. LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016), nimmt die Artenvielfalt von Heuschrecken in „Gesamt-Österreich“ von den Tieflagen bis in die obere Alpinstufe ab (Abb. 7a). Die Abnahme ist aber auch im österreichischen Gesamtmaterial keineswegs ganz linear oder simpel kontinuierlich.

Bei der Beurteilung von Mustern der Artenvielfalt entlang des Höhengradienten sind außerdem die real verfügbare Fläche und der Erhebungsaufwand pro Höhenstufe in Rechnung zu stellen (s. Abb. 3). Wie erwähnt, stammen fast zwei Drittel unserer Daten aus der planar/collinen Höhenstufe, die etwa 31 % der österreichischen Landesfläche einnimmt. In den 100 m-Höhenbändern dieser Stufe haben wir jeweils um die 100 Heuschreckenarten nachgewiesen (maximal 111 Arten zwischen 200 und 300 m). Insgesamt kommen 124 oder 89 % der österreichischen Arten zumindest vereinzelt auch in der planar/collinen Stufe vor (Tab. 1), die damit bei weitem am artenreichsten ist. Wie aus Abb. 7a ersichtlich ist, bleibt aber die Artenvielfalt an Heuschrecken bis in die obere Submontan- und untere Montanstufe noch hoch und nimmt in Relation zum verfügbaren Datenbestand nur langsam ab. In der Submontanstufe (500-1000 m), die in Österreich

zwar etwa die gleiche Fläche einnimmt wie die planar/colline Stufe, aus der aber nur 22 % der Daten stammen, leben immer noch 80-90 Arten pro 100 m-Stufe und sind insgesamt noch drei Viertel (75 %; 105 Arten) des österreichischen Artenbestandes anzutreffen. Selbst in der tieferen Montanstufe bis etwa 1200 m haben wir in den beiden 100 m-Höhenbändern jeweils noch Daten von mehr als der Hälfte der heimischen Arten. In der höheren Montan- und der Subalpinstufe bis in die Region der Waldgrenze über 2000 m geht zwar die Artenzahl langsam, aber ohne deutliche Zäsur zurück und ist zwischen 1700 und 2100 m mit 46 bis 50 nachgewiesenen Arten pro 100 m-Stufe immer noch verblüffend hoch. Erst darüber folgt ein stärkerer Rückgang (35 Arten zwischen 2100 und 2200 m und nur noch 24 Arten zwischen 2400 und 2500 m), der aber erst in der hochalpinen Stufe über 2500 m wirklich markant ist und sich bis an die Obergrenze der Vorkommen bei 2900 m beschleunigt (Abb. 7a, b). In Summe sind in der Montanstufe noch 86 (61 % des Artbestandes), in der Subalpinstufe noch 67 Arten (48 %), in der Alpinstufe bis 2500 m, aus der wenig mehr als 1 % unserer Daten stammen, noch über ein Drittel aller Arten (48) angetroffen worden. Selbst aus Höhenlagen über 2500 m gibt es zumindest vereinzelte Daten von noch 19 Arten (14 %), obschon wir aus diesen Höhen insgesamt nur 70 konkrete Datensätze haben!

Über oder um 2700 m gibt es, abgesehen von einem Einzelnachweis der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*, zweifelsfreie Daten dann aber nur noch von vier Höhenpionieren: *Anonconotus italoaustriacus*, *Omocetus viridulus*, *Stenobothrus rubicundulus* und *Gomphocerus sibiricus*. Meines Erachtens steigen aber zumindest lokal und vereinzelt auch andere Arten in größere Höhen, auch wenn deren Höchsthöhe bisher nur zwischen 2600 und 2700 m hoch liegen. Zu diesen Arten zählen wohl *Melanoplus frigidus*, *Podisma pedestris* (ältere, leicht fragliche Daten bis 2800 m vorhanden), *Miramella alpina*, *Stenobothrus lineatus*, *Aeropedellus variegatus* und *Pseudochorthippus parallelus* (vgl. dazu Höhendaten aus der Schweiz bei BAUR & ROESTI 2006).

Was die Entwicklung der absoluten Artenzahlen mit der Meereshöhe bzw. die relativen Anteile am jeweiligen Gesamtartenspektrum in einzelnen Höhenstufen betrifft, gibt es erhebliche Unterschiede zwischen Laubheuschrecken, Grillen und Kurzfühlerschrecken (Abb. 7b). Die vorstehend geschilderte hohe Artenzahl bis in mittlere und höhere Lagen und die recht langsame Abnahme der Artenvielfalt entlang des Höhengradienten sind besonders auf die Kurzfühlerschrecken (Caelifera) zurückzuführen. Diese sind noch in jeder der vier 100 m-Höhenstufen im Bereich der Waldgrenze (1800-2200 m) mit 26-35 Arten und insgesamt in diesem

Höhenbereich mit fast der Hälfte der heimischen Arten präsent (Abb. 7b). Allerdings ist anzumerken, dass diese hohen Artenzahlen v. a. den Verhältnissen in den hoch gelegenen westlichen Zentralalpen des Landes, insbesondere Tirols, geschuldet sind (vgl. LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016). Hingegen äußert sich die in der Literatur mehrfach postulierte höhere thermische Sensibilität der weichhäutigeren Langfühlerschrecken (z. B. DETZEL 1985, NADIG 1986, ILLICH et al. 2010), die wegen ihrer schlechteren Sklerotisierung gegenüber Kälteeinbrüchen empfindlicher sind, deutlich in der raschen Abnahme der Artenzahlen mit der Meereshöhe (Abb. 7). Dies ist besonders auffällig bei den besonders thermophilen Grillen (s. auch LANDMANN 2016). Von den 11 österreichischen Grillenartigen (ohne die nur einmal eingeschleppt gefundenen Arten Buschgrille und Mittelmeer-Feldgrille) kommen in jedem 100 m-Band der planar/collinen Stufe 10 bis 11 Arten und noch sieben in der Submontanstufe zwischen 800 und 900 m vor (Tab. 1, Abb. 7b), dann aber sinkt die Zahl der nachgewiesenen Arten plötzlich auf drei ab (Maulwurfs-, Sumpf- & Feldgrille). Aus der Subalpinstufe gibt es schließlich überhaupt nur noch drei Einzelnachweise einer einzigen Art (*Gryllus campestris*).

Erstellt man einen Index der Artenzahlen Ensifera (inklusive Grillen) zu Caelifera, so nimmt dieser von etwa 0,9 in der planar/collinen Stufe auf etwa 0,8 zwischen 1000 und 1100 m ab, beträgt in der unteren Subalpinstufe zwischen 1500 und 1600 m nur mehr 0,53, im oberen Bereich der Waldgrenze zwischen 2000 und 2100 m nur noch 0,35 und erreicht in der höheren Alpinstufe zwischen 2300 und 2400 m mit 0,31 seinen tiefsten Wert. Erwähnenswert ist vielleicht, dass sich ein ähnlicher Trend auch vom Alpenraum gegen Süden, also longitudinal zeigt (Übersicht bei LANDMANN 2016).

4. Muster und Typen der Höhenverbreitung österreichischer Heuschrecken

In der folgenden tabellarisch-grafischen Übersicht (Tab. 1) fasse ich die in den Artkapiteln dieses Buches näher analysierten und mit detaillierten Höhendia-grammen verdeutlichten Informationen über die vertikale Verbreitung aller 140 mehrfach im Freiland gefundener Heuschreckenarten Österreichs grob zusammen.

Aus pragmatischen Gründen habe ich den Status des Vorkommens nur für jeweils 250 Höhenmeter umfassende Bänder dargestellt (also für je 2 Höhenzonen innerhalb der sechs Höhenstufen von der planar/collinen bis zur hochalpin/nivalen Stufe). Präferenzen bzw. das Ausmaß der Meidung einzelner Höhenbänder indiziere ich über eine einfache ordinale Skala.



Abb. 8: Die Grüne Strandschrecke *Aiolopus thalassinus* aus dem Tiefland um den Neusiedler See ist eine häufigere Art des Typs „pannonische Tieflandart“ mit einem Höhenmedian von lediglich 132 m (10.9.2016: Seewinkel, Geißelsteller bei Illmitz/B, 118 m; Foto: M. Loner).



Abb. 9: Die Nordische Gebirgsschrecke *Melanolpus frigidus* lebt in Österreich (fast) nur in der Alpinstufe der Zentralalpen. Mit einem Median der Höhendaten von 2250 m ist sie unsere „Höhenrekordlerin“ (2.9.2010: Platztal, Ötztaler Alpen/T, 2500 m; Foto: A. Koschuh).

Diese reicht von starker Präferenz (oder ausschließlicher Nutzung) bis zu stark unterdurchschnittlicher und nur ausnahmsweiser Nutzung. Dafür habe ich die für jede Art aus den jeweiligen Höhenstufen vorhandenen Höhendaten (Anteil an den Gesamtdaten einer Art) mit dem Wert verglichen und gewertet, der nach der Bearbeitungsintensität (indiziert durch die Datenmenge für alle Heuschreckendaten aus jeder Stufe) dort zu erwarten wäre. Angaben des Medianwertes aller (kondensierten) Höhendaten und der jeweils absolut tiefsten und höchsten Nachweise, die aus Österreich vorliegen, ergänzen die Höhenverbreitungsleisten in Tab. 1.

Abb. 10: Von Riedwiesen am Bodensee über hoch gelegene Bergmähder der Zentralalpen bis in Weiderasen am Neusiedlersee: Fast überall findet man den Höhenubiquisten Warzenbeißer *Decticus verrucivorus* (30.6.2015: Fußach/V, 395 m; Foto: M. Loner).



Nach den in Tab. 1 veranschaulichten Präferenzmustern und nach der Verteilung der Art Daten über die Höhenstufen lassen sich die 140 österreichischen Heuschreckenarten grob sechs Höhenverbreitungstypen zuordnen (Abb. 11):

Typ 1: Pannonische Tieflandarten

Kennzeichen:

Median des Höhennachweise unter 250 m, mindestens drei Viertel aller Daten aus der planaren Stufe, keine oder nur ausnahmsweise Nachweise über 500 m.

Zu dieser Gruppe gehören sechs Ensifera- und 12 Caeliferaarten, also etwa 13 % der heimischen Arten. Im typischen Fall sind diese Arten, wie etwa die Steppengrille *Melanogryllus desertus*, die Pannonische Strandschrecke *Epacromius coeruleipes*, der Südosteuropäische Grashüpfer *Dociostaurus brevicollis* oder die bei-

den Grabschrecken der Gattung *Xya* um den Neusiedler See oder das östliche Niederösterreich konzentriert. Manche Arten strahlen aber teilweise auch noch etwas weiter gegen Westen und Norden in die unteren Hügeltufen aus, wie etwa die beiden Beißschrecken *Platycleis affinis* und *Tessellana veseyli* oder die Grüne Strandschrecke *Aiolopus thalassinus* (Abb. 8).

Typ 2: Charakterarten der (planaren) collinen Stufe

Kennzeichen:

Median der Höhendaten und meist mehr als drei Viertel aller Daten tiefer als 500 m, keine oder wenige Nachweise über 1000 m.

Zu diesem Typ gehören meist thermophile Arten mit weiterer Verbreitung in Südostösterreich und zählt fast die Hälfte der heimischen Arten bzw. 40 % der Caelifera (32 Arten) und 52 % der Ensifera (33 Arten). Typische Vertreter unter den Langfühlerschrecken sind z. B. die Plumpschrecken der Gattung *Isophya*, die Schwertschrecken (*Conocephalus*, *Ruspolia*) oder das Östliche Heupferd *Tettigonia caudata*, unter den Caelifera z. B. die Grünschrecken der Gattung *Odontopodisma* oder einige Heidegrashüpfer der Gattung *Stenobothrus* (*S. crassipes*, *S. eurasius*, *S. nigromaculatus*). Etwa 15 % der diesem Typ zugeordneten Arten strahlen aber auch noch recht stark in die Submontanstufe bis etwa 750 Höhenmeter, in Gunstlagen vereinzelt auch noch deutlich höher aus (z. B. *Meconema thalassinum*, *Tetrix tenuicornis*, *T. subulata*, *T. undulata*, *Calliptamus italicus* u. a.).

Typ 3: Arten mit Schwerpunkten in der submontanen bis unteren montanen Stufe

Kennzeichen:

Median der Höhendaten meist unter 750 m, über 50 % der Datensätze stammen aus Höhen zwischen 500 und 1000 m. Arten dieses Typs steigen selten über 1500 m, sind öfters aber auch noch in tieferen Lagen verbreitet. Zu diesem Typ zähle ich 23 Arten (13 Ensifera, 10 Caelifera), darunter (auch vertikal) weiter ver-

Tab. 1: Höhenpräferenzmuster der 140 österreichischen Heuschreckenarten (inklusive *Anacridium aegyptium* – meist eingeschleppt).

Spalte 1: Artname (+ Anzahl der Höhendatensätze); **Ensifera** = fett, *Caelifera* = kursiv

□: keine Nachweise oder nur wenige Einzeldaten vorliegend (= *)

■: Datendichte in der Höhenstufe in Relation zu allen Daten ist stark unterdurchschnittlich;

■: Datendichte in der Höhenstufe ist unterdurchschnittlich;

■: Datendichte in der Höhenstufe entspricht etwa der Verteilung aller Daten;

■: Datendichte in der Höhenstufe ist überdurchschnittlich;

■: Datendichte in der Höhenstufe ist stark überdurchschnittlich (oder Daten nur dort);

?: ungesicherte Höhenangaben aus der Höhenstufe vorhanden.

Ziffern in Höhenstufen: Meereshöhen des tiefsten, des Medianwerts und des höchsten Funds. Falls mehrere Werte (nur) in einer Höhenstufe liegen, so folgen – aus Platzgründen – dem Tiefstwert in den Kästen der benachbarten Höhenstufen in Klammer der Median- und dann der Höchstwert. Die Arten sind aufsteigend nach Medianwerten gereiht. In der letzten Zeile ist die prozentuale Verteilung aller kondensierten Höhendatensätze über die 250 m-Stufen indiziert.

Art ↓ / Höhenstufe→	<250	-500	-750	-1000	-1250	-1500	-1750	-2000	-2250	-2500	-2750	-3000
<i>Epacromius coerulipes</i> (83)	114	(117)	(134)									
<i>Dociostaurus brevicollis</i> (48)	114	(118)	(180)									
<i>Chorthippus dichrous</i> (112)	114	(118)	(190)									
<i>Acrida ungarica</i> (8)	116	(118)	(200)									
Platycleis affinis (114)	114	(129)	(450)									
<i>Aiolopus thalassinus</i> (291)	114	(135)	732									
<i>Xya variegata</i> (37)	115	•(145)	(285)									
<i>Tetrix bolivari</i> (95)	115	(145)	•624									
<i>Xya pfaendleri</i> (78)	115	(148)	(333)									
<i>Tetrix ceperoi</i> (1)	•148											
<i>Oedaleus decorus</i> (10)	116	•(153)	(340)									
Melanogryllus desertus (127)	114	(157)	(400)									
<i>Stenobothrus fischeri</i> (5)	153	(160)	(160)									
Eumodicogryllus bordigalensis (323)	115	(163)	(455)									
<i>Arcyptera microptera</i> (5)	115	•(165)	(350)									
Tessellana veyseli (115)	115	(168)	(472)									
<i>Sphingonotus caerulans</i> (211)	115	(171)			•1066							
Montana montana (65)	114	(173)	(450)									
Gryllodes sigillatus (5)	162	•(181)	(260)									
Phaneroptera nana (706)	115	(188)	636									
<i>Omocestus petraeus</i> (35)	116	(198)	•(510)									
Conocephalus dorsalis (301)	114	(200)		900								
<i>Euchorthippus declivus</i> (1340)	114	(200)			•1000							
Eupholidoptera schmidti (3)	206	(208)	(223)									
<i>Stenobothrus crassipes</i> (239)	115	(209)		830								
Tettigonia caudata (777)	115	(210)			•1181							
<i>Myrmeleotettix antennatus</i> (4)	•155	•(213)	(275)									
Diestrammena asynamora (8)	180	(217)	•573									
<i>Locusta migratoria</i> (27)	115	(220)			•							•2800
Isophya costata (82)	116	(223)	560									
Oecanthus pellucens (1977)	114	(227)		0,2		•1448						
Gampsocleis glabra (50)	114	(230)	(400)									
Acheta domesticus (325)	115	(230)		•820								
Poecilimon intermedius (4)	•173	•(230)	(298)									
Bicolorana bicolor (2665)	115	(232)							•2076			
Leptophyes punctatissima (188)	152	(234)	660									
Conocephalus fuscus (1682)	114	(240)				•	•1600					
<i>Celes variabilis</i> (18)	133	(243)	(400)									
<i>Chorthippus mollis</i> (2870)	114	252							•2050			
<i>Pezotettix giornae</i> (60)	126	253	(490)									
<i>Chorthippus oschei</i> (114)	114	254		•	•1000							
Ruspolia nitidula (2451)	114	265				•1376						
<i>Calliptamus italicus</i> (1482)	114	268				•	•1740					
Meconema meridionale (364)	120	272		988								
<i>Stenobothrus eurasius</i> (5)	•223	274	(339)									
Pteronemobius heydenii (950)	114	280					•1650					
<i>Paracaloptenus caloptenoides</i> (6)	(275)	292	430									
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (1441)	114	295				0,4	•	•	•2076			

Art ↓ /	Höhenstufe→	<250	-500	-750	-1000	-1250	-1500	-1750	-2000	-2250	-2500	-2750	-3000
Isophya modesta (3)		(268)	297	(298)									
<i>Oedipoda caerulescens</i> (2748)		114	298						•1880				
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (748)		114	300					•		•2200			
Isophya kraussii (114)		165	300		820								
<i>Odontopodisma decipiens</i> (92)		170	300		•850								
<i>Odontopodisma schmidtii</i> (89)		•240	300	(452)									
Tettigonia viridissima (6360)		114	300						•	•2000			
Leptophyes albovittata (1785)		115	302				•1280						
Phaneroptera falcata (1548)		115	306			•1000							
Platycleis grisea (2389)		115	308					1690			•?		
Modicogryllus frontalis (290)		115	310	•540									
Saga pedo (85)		160	320	•540									
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> (351)		115	320		986								
Myrmecophilus acervorum (91)		115	325		•875								
Isophya modestior (81)		145	330	568									
Ephippiger ephippiger (498)		115	330			1200							
<i>Euchorthippus pulvinatus</i> (5)		•115	342	(350)									
Isophya pienensis (22)		168	343	(486)									
<i>Chrysochraon dispar</i> (3464)		114	350							•2000			
Nemobius sylvestris (1129)		150	359		850								
Meconema thalassinum (577)		122	360						•1950				
Gryllus campestris (6478)		114	360							•2000			
Polysarcus denticauda (446)		116	362							2200			
<i>Anacridium aegyptium</i> (32)		150	365			•1100							
<i>Micropodisma salamandra</i> (87)		(250)	370			•1231							
Gryllotalpa gryllotalpa (1068)		115	391			1209							
Isophya camptoxypha (464)		162	398					1690					
<i>Chorthippus apricarius</i> (3239)		115	400							•	•2450		
<i>Mecostethus parapleurus</i> (2036)		114	410						0,3	•	•2460		
<i>Aiolopus strepens</i> (24)		•249	412	600									
<i>Chorthippus vagans</i> (496)		148	428				1400						
<i>Chorthippus dorsatus</i> (5262)		114	430							•2025			
<i>Tetrix undulata</i> (243)		114	435						•1750				
<i>Tetrix subulata</i> (2150)		114	460					1580					
<i>Chorthippus brunneus</i> (5259)		114	470									•2550	
<i>Tetrix tenuicornis</i> (2349)		115	475						1970				
<i>Myrmeleotettix maculatus</i> (280)		114		500						2129			
Roeseliana roeselii (7627)		114		500							•	•2507	
Pholidoptera griseoptera (7950)		114		500						•	•	•2600	
Pachytrachis gracilis (159)			270	510		1084							
<i>Chorthippus biguttulus</i> (8774)		115		511								•2580	
Barbitistes serricauda (1309)		120		521					•1970				
<i>Omocestus rufipes</i> (658)		115		535					•	•2000	•?		
Pholidoptera fallax (432)		•215		540						•	•2300		
<i>Stenobothrus lineatus</i> (3342)		116		545								2650	
Barbitistes constrictus (165)			260	546		•1125							
Troglophilus neglectus (31)		•200		565		•1055							
<i>Stethophyma grossum</i> (1053)		114		578							•2400		

Art ↓ / Höhenstufe→	<250	-500	-750	-1000	-1250	-1500	-1750	-2000	-2250	-2500	-2750	-3000
Troglophilus cavicola (233)	•200		591		1230							
<i>Pseudochorthippus montanus</i> (1789)	114		600							•2300		
<i>Euthystira brachyptera</i> (5169)	115		600								•2500	
Leptophyes boscii (416)	225		620				•1660					
Tettigonia cantans (6187)	130		650						•2140			
<i>Pseudochorthippus parallelus</i> (9836)	114		660								2630	
<i>Tetrix tuerki</i> (69)	145		700			1380						
<i>Gomphocerippus rufus</i> (4128)	117		710							2350		
Decticus verrucivorus (3121)	114			750							•2500	
<i>Epacromius tergestinus</i> (9)		400	•	760	(980)							
<i>Chorthippus pullus</i> (99)		350		760			•	•1827				
Isophya brevicauda (273)		265		801					2071			
<i>Tetrix kraussi</i> (410)	•222			820							•2400	
Platyleis albopunctata (23)		•430		850	•	•1350						
Pholidoptera aptera (4250)	116			850							•2400	
<i>Psophus stridulus</i> (1305)	176			857							•2284	
Antaxius pedestris (23)			674	860		1320						
<i>Stenobothrus stigmaticus</i> (480)	115			885				1880				
<i>Pseudopodisma fieberi</i> (10)			•502	893	•		•1700					
<i>Arcyptera fusca</i> (293)	•224			900					2208			
<i>Oedipoda germanica</i> (66)		•450		913			1725					
<i>Bryodemella tuberculata</i> (60)			•730	965	1150							
Barbitistes obtusus (5)			•700	•	1070	(1120)						
<i>Tetrix bipunctata</i> (220)	?	250			1123				2200	?		
<i>Stauroderus scalaris</i> (456)		•409			1185						•2533	
<i>Chorthippus eisentrauti</i> (46)			560		1194			•	•2040			
<i>Miramella irena</i> (98)		255			1198			1900				
Antaxius difformis (22)			659		1202		•1674					
Metrioptera brachyptera (1855)	•245				1206						2600	
<i>Omocestus viridulus</i> (4603)	•174					1270				2,1	2730	
Poecilimon gracilis (28)		•402	•			1300	1700					
Poecilimon ornatus (40)				•904		1425	1900					
<i>Miramella alpina</i> (1768)	•240					1450					2660	
<i>Stenobothrus rubicundulus</i> (240)		280				1450					•2700	
<i>Podisma pedestris</i> (896)		285					1540				2605	?
<i>Chorthippus alticola</i> (32)					•1112		1559		2130	?		
Metrioptera saussuriana (87)				•980			1594		2150			
<i>Miramella carinthiaca</i> (329)				•901				1850		4,0	•2600	
<i>Podismopsis styriaca</i> (15)							•1743	1885	2124			
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (1397)			•712					1950				•2755
Anonconotus alpinus (20)						•1400		1975		2280		
Anonconotus italoaustriacus (78)						?		1790	2137		2700	
<i>Melanoplus frigidus</i> (147)						?		1850		2250	2682	
<i>Aeropedellus variegatus</i> (2)									(2450)	•2458	(2473)	
Alle Arten n = 157.710 (%)	20,46	32,50	18,17	10,65	6,50	4,39	3,22	2,26	1,30	0,45	0,11	0,003

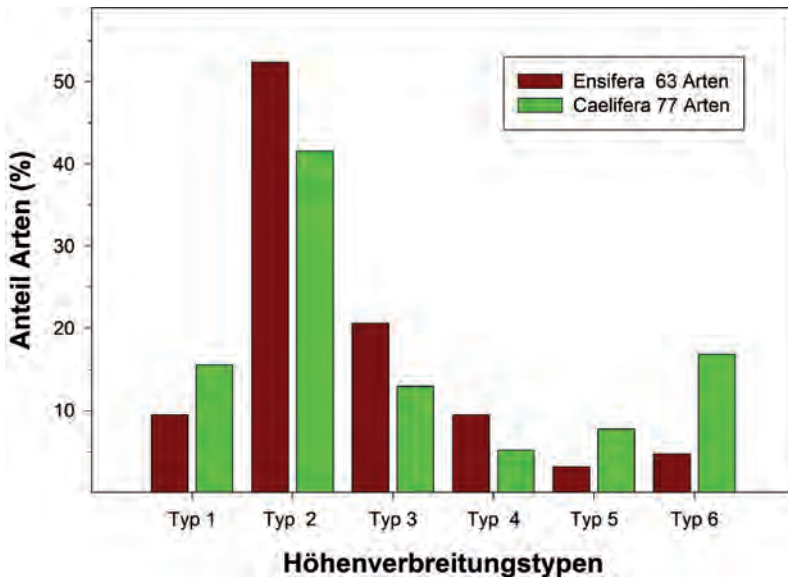


Abb. 11: Verteilung der österreichischen Ensifera und Caelifera (63 bzw. 77 Arten = je 100 %) auf sechs Hauptverbreitungstypen. Definition der Typen siehe Text.

breitete Arten wie die Laubholz-Säbelschrecke *Barbitistes serricauda*, das Zwitscher-Heupferd *Tettigonia cantans* oder die Feldgrille *Gryllus campestris*. Überproportional stark vertreten sind in dieser Gruppe aber Lebensraumspezialisten, etwa Arten der Fels- & Magerrasen (z. B. *Omocestus rufipes*, *Stenobothrus stigmaticus*, *Oedipoda germanica*, *Antaxius pedestris*) oder der Flussufer (*Tetrix tuerki*, *Bryodemella tuberculata*, *Chorthippus pullus*), die zum Teil erst durch den Landschaftswandel der letzten Jahrzehnte auf Habitats in diesen weniger intensiv genutzten Höhenlagen verdrängt wurden.

Typ 4: Montan- bis Subalpinarten

Kennzeichen:

Arten mit überproportional starkem Auftreten in der Montanstufe und unteren Subalpinstufe sowie unterdurchschnittlichen Funddichten in Tieflagen, die aber kaum über der Waldgrenze vorkommen. Median der Höhendaten über 800 m, meist bei 1000-1500 m. Zu den 10 Arten (6 Ensifera, 4 Caelifera) dieser Gruppe zählen v. a. thermophile Bergarten, die ihre Verbreitungsschwerpunkte südlich des Alpenhauptkamms oder in den Südalpen haben. Typische Beispiele sind die Südalpen-Säbelschrecke *Barbitistes obtusus*, die beiden Buntschrecken *Poecilimon gracilis* und *P. ornatus*, die Beißschrecken *Metrioptera saussuriana* und *Antaxius difformis* sowie die Südliche Gebirgsschrecke *Miramella*

irena oder die Grashüpfer *Stauroderus scalaris* und *Chorthippus eisentrauti*.

Typ 5: Hochsubalpine bis alpine Arten

Kennzeichen:

Median der Höhendatensätze über 1500 m, nicht oder kaum in die tiefere Montan- oder Submontanstufe Stufe vordringend. Zu den acht Arten dieser Gruppe gehören nur zwei Ensifera, die beiden Alpenschrecken der Gattung *Anonconotus*, ansonsten nur arkt-alpine bis boreo-alpine Arten wie *Melanoplus frigidus* (Abb. 9), *Aeropedellus variegatus* und *Gomphoceris sibiricus* sowie (Semi-)Endemiten der Ostalpen: *Miramella carinthiaca*, *Podisomopsis styriaca* und *Chorthippus alticola rammei*.

Typ 6: Höhenubiquisten

Ein überraschend große Zahl heimischer Arten nutzt ein weites Spektrum von Höhenlagen (und meist auch Habitats) von den Tieflagen bis in die Alpinstufe (Tab. 1, 2 – s. unten).

Von den über 30 Arten, von denen wir Nachweise mit einer Höhendifferenz von über 2000 m haben (Tab. 2), bezeichne ich hier aber nur 16 Arten als „Höhenubiquisten“.

Kennzeichen:

Arten, die mindestens in fünf Höhenstufen (meist von der collinen bis in die alpine Stufe) und dort an mehreren Stellen autochthon oder/und in weiten Teilen des österreichischen Alpenbogens vorkommen. Zu diesen 16 Arten zählen nur drei Laubheuschrecken aus der Unterfamilie der Decticinae (*Decticus verrucivorus* – Abb. 11, *Pholidoptera aptera* – vgl. Abb. 6, *Metrioptera brachyptera*). Obwohl auch *Tettigonia cantans*, *Roeseliana roeselii* und *Pholidoptera griseoptera* eine Höhenamplitude von über 2000 m aufweisen (Tab. 1), haben diese Arten doch deutliche Schwerpunkte in der collinen bis montanen Stufe und werden ab der höheren Montanstufe rasch seltener. Unter den 13 Kurzfühlerschrecken, die ich hier als „Höhenubiquisten“ bezeichne, finden sich neben in ganz Österreich verbreiteten und meist häufigen kleinen Grashüpfern wie *Euthystira brachyptera*, *Stenobothrus lineatus*, *Omocestus viridulus* (vgl. Abb. 6), *Chorthippus biguttulus*, *Ch. brunneus*, *Pseudochorthippus parallelus* oder *Tetrix bipunctata* und *T. kraussi* auch anspruchsvollere Lebensraumspezialisten. Dazu zählen *Podisma pedestris*, *Stethophyma grossum* oder *Stenobothrus rubicundulus*, deren Höhenverbreitung kaum

Tab. 2: Höhenamplitude von 63 Langfühler- und 77 Kurzfühlerschrecken in Österreich. Höhendifferenzen zwischen tiefstem und höchstem Nachweis: Artenzahlen + (Prozentwerte).

Gruppe	< 250 m	250–500	500–1000	1000-1500	1500-2000	2000-2500	>2500 m
Ensifera	8 (12,7)	11 (17,5)	16 (25,4)	12 (19,0)	9 (14,3)	8 (12,7)	0 (0,0)
Caelifera	17 (22,1)	6 (7,8)	12 (15,6)	9 (11,7)	10 (13,0)	19 (24,7)	4 (5,2)

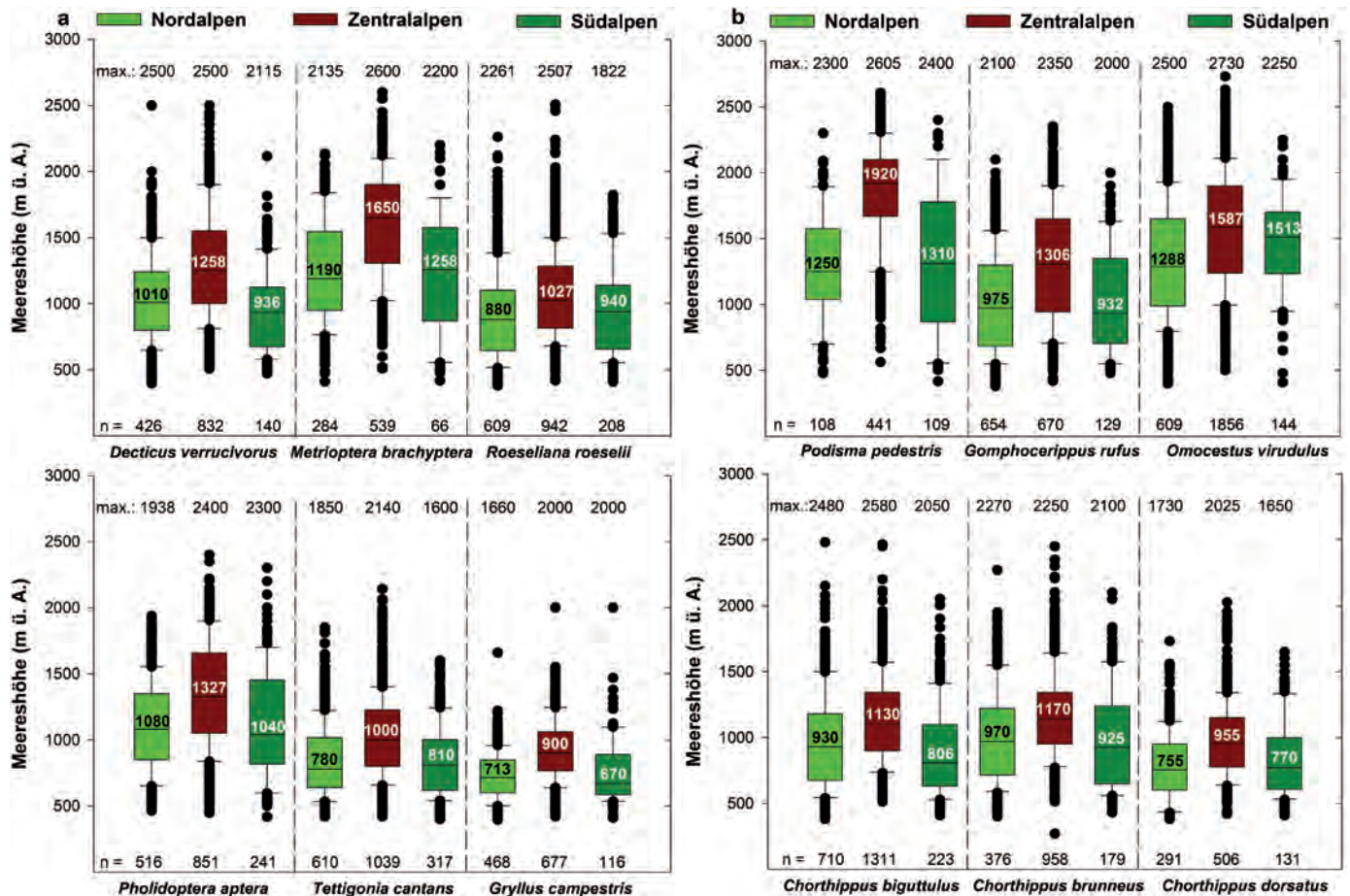


Abb. 12: Höhenverbreitungsmuster ausgewählter höhenflexibler und weiter verbreiteter Langfühlerschrecken (Ensiifera – Abb. 12a) und Kurzfühlerschrecken (Caelifera – Abb. 12b) in den zu den Naturräumen „Nordalpen“, „Zentralalpen“ und „Südalpen“ zählenden Bundesländern Westösterreichs (Vorarlberg, Tirol, Salzburg, Kärnten). Verteilung von n „kondensierten“ Höhendatensätzen mit Angabe der in den Naturräumen maximal erreichten Höhen. Abgrenzung der Naturräume siehe SAUBERER et al., dieses Buch, Erklärung der Boxplotdarstellung sowie des Signifikanzniveaus der Unterschiede vgl. Text bzw. auch Legende zur Abb. 6.

durch physiologische Schranken limitiert, deren Vorkommen aber wegen spezieller Ansprüche regionale Dichtezentren zeigen. Auffällig viele dieser „Höhenubiquisten“ weisen übrigens Nachweisschwerpunkte bzw. überproportional große Fundortdichten in der oberen collinen bis unteren montanen Stufe und Mediane ihrer Höhenverbreitung zwischen 500 und 1500 m auf (vgl. Tab. 1).

Was die **Höhenamplitude** der österreichischen Heuschrecken angeht, so ist generell festzuhalten, dass diese bei vielen Arten überraschend groß ist (Tab. 1, 2; vgl. z. B. für Tirol Angaben in LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016).

Immerhin besiedeln 71 von 140 Arten, also über die Hälfte, ein Spektrum von 1000 oder mehr Höhenmetern. Dabei nutzt ein Großteil (124 oder 89 %) der heimischen Arten zumindest vereinzelt auch die planar/collinen Tieflagen unter 500 m und fast die Hälfte der Arten (69 = 49 %) erreicht zumindest vereinzelt die Subalpinstufe über 1500 m.

Was ihre Höhenflexibilität betrifft, sind wiederum die Caelifera plastischer als die Ensiifera. So ist auffällig, dass wir von fast 30 % der heimischen Kurzfühlerschrecken Nachweise über eine Höhenamplitude von mehr als 2000 m haben. Neben historischen Einzelfunden der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*, die im 19. Jahrhundert sogar auf dem Gurgler Gletscher (Ötztal, Tirol) in 2800 m gefunden wurde (s. DALLA TORRE 1882), erstrecken sich Funde von drei verbreiteten Arten, nämlich von *Pseudochorthippus parallelus*, *Stenobothrus lineatus* und *Omocestus viridulus* sogar über mehr als 2500 Höhenmeter. Rekordhalter ist dabei der Bunte Grashüpfer mit Nachweisen zwischen 174 m auf Kuhweiden im pannonischen Flach- und Hügelland (Mannersdorf am Leithagebirge/N 1998, 1999; J. Frühauf, G. Wichmann) und 2730 m auf zentralalpinen Rasen am Figerhorn bei Kals am Großglockner/T (August 2013; T. Zuna-Kratky – vgl. auch Abb. 6).

Hingegen weisen unter den Ensiifera nur acht Arten (13 %) Höhenamplituden über 2000 m und 55 % eine

5. Beziehung der Höhenverbreitung zur Massenerhebung und Exposition

Der Einfluss der Massenerhebung auf die Obergrenze der Verbreitung von Heuschrecken lässt sich schon bei einem groben Vergleich der Höchstnacheise zwischen der Schweiz (nach BAUR & ROESTI 2006) und Österreich zeigen. Von jenen Arten, die in beiden Ländern in die höhere Alpenstufe vordringen, erreichen in den Ostalpen – wie erwähnt – nur vier Höhenlagen von 2700 m (dabei *Anonconotus italoaustriacus* und *Stenobothrus rubicundulus* nur knapp – genau 2700 m). In den Schweizer Alpen dringen aber neben *Omocestus viridulus* und *Gomphocerus sibiricus* (*A. italoaustriacus* kommt dort nicht vor, *S. rubicundulus* ist in der Schweiz nur bis 2560 m nachgewiesen!) noch weitere acht Arten über 2700 m und insgesamt sieben sogar über 2900 m vor. Es ist daher von Interesse, am österreichischen Material zu prüfen, ob und inwieweit es Unterschiede etwa zwischen Nord-, Zentral- und Südalpen oder zwischen Gebirgslagen nördlich oder südlich des zentralalpiner Alpenhauptkamms oder von Westen nach Osten gibt. Interessanter als absolute Höchstwerte sind dabei Median- bzw. Durchschnittswerte, weil ja manche Höchstwerte wegen der in Randzonen generell geringeren Massenerhebungen dort kaum erreicht werden können.

In den Graphen der Abb. 12a & 12b und Abb. 13 sind derartige Muster für ausgewählte höhenflexible Arten verglichen, also für Arten, die grundsätzlich in Österreich ein weites Spektrum an Meereshöhen (vom Talboden bis über 2000 m) nutzen können und daher als recht höhenrobust angesehen werden können.

Da es dort klarere topografische Gradienten und Raumzuordnungen gibt, beschränke ich die Analysen und Vergleiche auf (jeweils „kondensierte“ – s. vorne) Höhendaten aus den vier westlichen, stark „alpinen“ Bundesländern Vorarlberg, Tirol, Salzburg und Kärnten.

Die westlichen österreichischen Nordalpen, Zentralalpen und Südalpen (Karnische Alpen und Karawanken in Osttirol bzw. Kärnten) unterschieden sich nicht nur in Klima, Geologie und Landnutzung (vgl. SAUBERER et al., dieses Buch), sondern auch in ihren Massenerhebungen. In den Nordalpen liegen die oberen Gipfelhöhen zwischen 2650 und 3036 m (Mittel der höchsten Gipfel etwa 2800 m), in den Zentralalpen zwischen 2800 und 3798 m (Mittel etwa 3400 m) und in den Südalpen zwischen 2200 und 2780 m (Mittel etwa 2575 m).

Vergleicht man die Höhendaten von Heuschrecken zwischen diesen Naturräumen, so ergeben sich eindeutige Muster. Sowohl für das Gesamtmaterial (alle Arten – Mediane Nordalpen: 990 m, Zentralalpen: 1213 m,

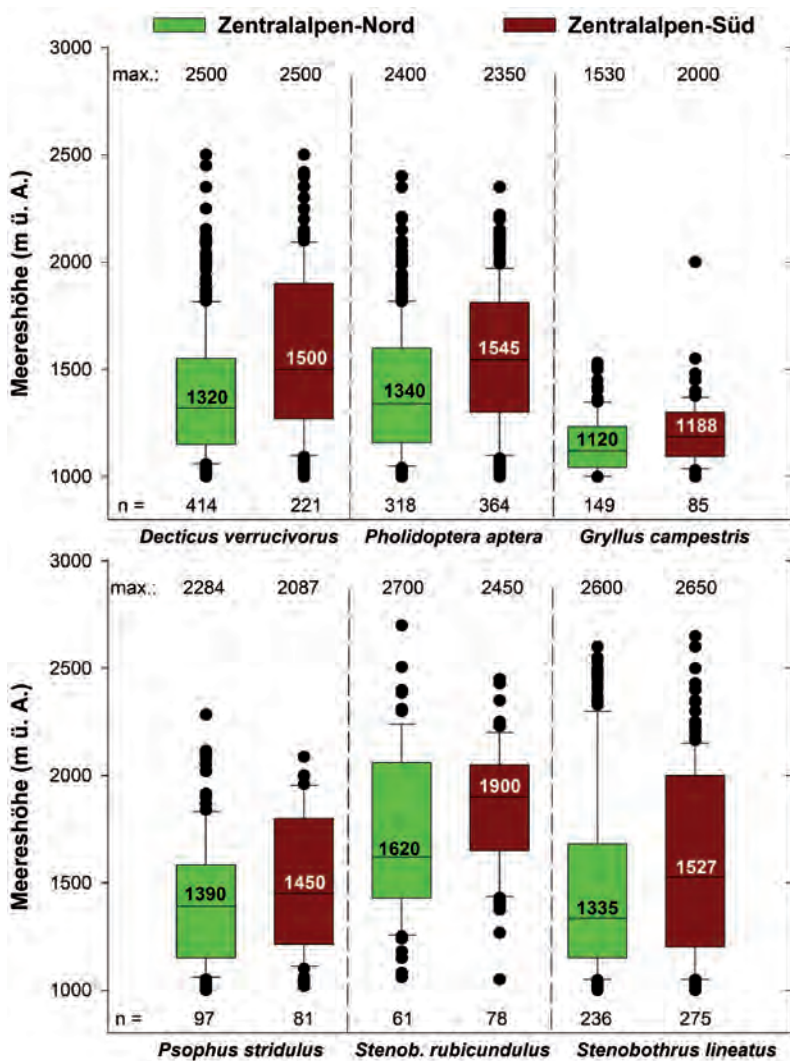


Abb. 13: Höhenverbreitungsmuster ausgewählter höhenflexibler und weiter verbreiteter Langfühlerschrecken (Ensifera – oben) und Kurzfühlerschrecken (Caelifera – unten) in den höheren Lagen (>1000 m) der Zentralalpen Westösterreichs. Jeweils n „kondensierte“ Höhendatensätze aus Vorarlberg, Tirol, Salzburg und Kärnten mit Angabe der maximal im Norden bzw. Süden erreichten Höhen. Zentralalpen-Nord/Süd = Fundorte nördlich/südlich des Alpenhauptkamms. Erklärung der Boxplotdarstellung sowie des Signifikanzniveaus der Unterschiede vgl. Text bzw. auch Legende zur Abb. 6.

von weniger als 1000 m auf (Tab. 2). Unter den Langfühlerschrecken hat Roesels Beißschrecke mit fast 2500 m (2486 m) die größte Höhenamplitude (s. Tab. 1).

Dementsprechend liegen auch die Mediane der Höhenverbreitung bei den Ensifera tendenziell niedriger (bei 83 % der Arten unter 750 m, bei 5 % über 1500 m) als bei den Caelifera (73 % bzw. 9 %). Die schon früher angesprochene größere Kälteempfindlichkeit der weichhäutigen Langfühlerschrecken lässt sich also auch an diesen Bilanzen zeigen (Tab. 2; s. auch Abb. 7, 11).

Südalpen: 860 m) als auch für alle ausgewählten Ensi-fera (Abb. 12a) und Caelifera (Abb. 12b) liegen die Mediane der Höhendaten in den Zentralalpen (21.181 Datensätze) hochsignifikant höher (p immer $<0,001$; Mann-Whitney-Rangsummentests) als in den Nord- und Südalpen (oft Differenzen zwischen 150 und 350 m). Die Unterschiede zwischen Nord- und Südalpen sind viel geringer und gehen nicht immer in dieselbe Richtung. Für das umfangreiche Gesamtmaterial (10.648 Datensätze Nordalpen vs. 4.549 Datensätze Südalpen) und für drei geprüfte Arten (*Decticus verrucivorus*, *Chorthippus biguttulus* & *Pseudochorthippus parallelus* – Abb. 12 bzw. nicht dargestellt) errechnet sich ein signifikant ($2x p < 0,001$, $2x p < 0,01$) höherer Median in den Nord- als Südalpen, allerdings sind die Differenzen mit nur 40-120 Höhenmetern recht gering. Umgekehrt aber liegt der Median für *Pholidoptera griseoptera* ($p < 0,001$; nicht dargestellt) und für *Omocestus viridulus* ($p < 0,001$; s. Abb. 12b) in den Südalpen signifikant höher als in den Nordalpen. Bei *Roeseliana roeselii*, *Tetigonia cantans*, *Metrioptera brachyptera* und *Chorthippus dorsatus* sind die Unterschiede zwar (z. T. nur knapp) nicht signifikant, gehen aber im Trend in dieselbe Richtung. Es ist m. E. kein Zufall, dass gerade diese eher mesophilen bis leicht hygrophilen Arten im Süden tendenziell größere Höhen bevorzugen als im ohnehin bis in tiefere Lagen feuchten Norden (Abb. 12).

Hervorzuheben ist auch, dass die höchsten Nachweise zwar tendenziell ein ähnliches Muster zeigen wie die Mediane, dass aber diesbezüglich etwa zwischen Nord- und Zentralalpen viel geringere Unterschiede bestehen. Die gezeigten Differenzen sind also nicht unbedingt darauf zurückzuführen, dass in den Randgebirgen gegenüber den Zentralalpen keine geeigneten Habitate in höheren Lagen vorhanden wären. Wenn es auch für Rasenarten sicher ein erhöhtes Angebot in der Alpinstufe der Zentralalpen gibt und dieses teilweise für die Muster verantwortlich sein dürfte, so spiegelt sich in den Mustern wohl auch ein allgemeiner Effekt der Massenerhebung wider. Dies indiziert beispielsweise das Höhenpräferenzmuster von *Podisma pedestris*, die im Gebirge v. a. auf vegetationsarme Schuttfluren und Felsrasen spezialisiert ist (welche ja besonders in den Kalkalpen bis in Gipfellagen besonders reich vorhanden sind), deren Median (nicht Höchstwerte!) aber in den Zentralalpen besonders deutlich höher liegt als in den Randalpen (Abb. 12b).

Ein Effekt der Massenerhebung ist übrigens exemplarisch auch für *Gryllus campestris*, *Pholidoptera aptera* und *Omocestus viridulus* im West-Ost-Längsschnitt durch Österreich ersichtlich (vgl. vertikale Rasterkarten der Höhenverbreitung, Abb. 5).

Einflüsse der Exposition

Neben der allgemeinen Massenerhebung sind auch innerhalb einer Gebirgszone und natürlich auch an einzelnen Bergstöcken erhebliche Einflüsse der vorherrschenden Expositionen auf Muster der Höhenverbreitung zu erwarten. Für kleinere Teilgebiete sind v. a. Effekte regionaler Expositionsunterschiede in der Literatur diskutiert und dargestellt worden (s. NADIG 1986, 1991, ILLICH et al. 2010), großflächigere Datenauswertungen fehlen aber offenbar. Zwar verfügen auch wir für viele Arten über umfangreiche Angaben zur Exposition ihrer spezifischen Fundhabitats. Diese Daten sind aber nicht immer und in allen Höhenlagen gleich konsequent protokolliert worden und eine detaillierte Auswertung dieser lokalen Aspekte würde den Rahmen dieser Übersicht sprengen (vgl. aber Angaben in einzelnen Artkapiteln). Ich beschränke mich daher darauf, die Rolle derartiger Effekte aufzuzeigen, indem ich Muster der Höhenverbreitung nördlich und südlich des Alpenhauptkamms der Zentralalpen vergleiche. Um allfällige Einflüsse ungleicher Verteilung von Talboden- und Vorlanddaten auf die Datenverteilung zu verringern, habe ich in Abb. 13 zudem nur die Datenverteilung für höhere zentralalpine Gebiete ab der Montanstufe (über 1000 m) verglichen und dies wieder nur für die vier westlichen Bundesländer, in denen der Verlauf des Alpenhauptkamms einigermaßen klar definierbar ist. Ich stelle also in Abb. 13 Daten für höher gelegene Bereiche der Zentralalpen Vorarlbergs, Nordtirols und Salzburgs (ohne Lungau) Daten aus Osttirol, Kärnten und dem Salzburger Lungau gegenüber. Letzterer nimmt zwar als intramontanes Becken eine gewisse Sonderstellung ein, liegt aber südlich des Tauernkamms und ist wegen seines sommertrockenen Klimas ökologisch viel besser der „Südzone“ der Zentralalpen zuzurechnen, welche generell gegenüber der Nordseite klimatisch begünstigt ist (z. B. TROLLNER 1969, ILLICH & WINDING 1998, ZAMG 2015).

Unabhängig aber davon, ob man für die Zentralalpen Daten aus allen Höhenstufen oder nur aus der Stufe über 1000 m vergleicht, ergeben sich für das Gesamtmaterial signifikante Unterschiede zwischen den Teilen nördlich (Heuschrecken-Höhendaten von 500-2800 m) und südlich des Alpenhauptkamms (270-2900 m). In den meisten Fällen liegen die Mediane (nicht aber die Höchstwerte) der Höhenverbreitung südlich des Alpenhauptkamms 50-200 m höher als im Norden. Für die gepoolten Daten aller Heuschreckenarten sind diese Unterschiede hochsignifikant ($p < 0,001$ mit Medianen von 1180 vs. 1270 m für alle Höhendaten, bzw. Mediane bei 1400 vs. 1550 m für Daten nur aus Höhen über 1000 m). Auf Artniveau haben wir unter jenen Arten, für die von beiden Gebirgsseiten ausreichend Daten

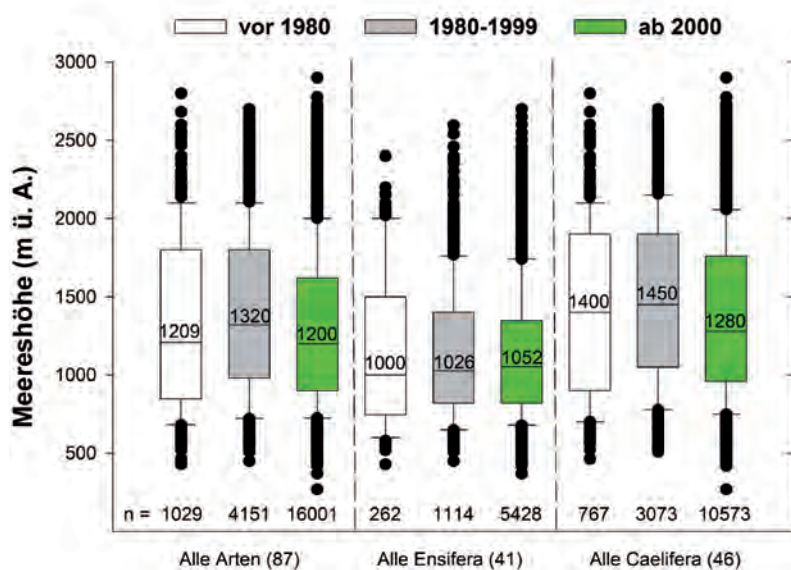


Abb. 14: Verteilung der „kondensierten Höhendatensätze“ für alle in den Zentralalpen Österreichs in drei Perioden nachgewiesene Heuschreckenarten bzw. für alle Vertreter der beiden Unterordnungen. Der Median der Höhendaten der Periode 2 (1980-1999) liegt für alle Arten und für die Caelifera gegenüber P1 (vor 1980) und P3 (2000-2016) sehr signifikant ($p = 0,004$ bzw. $p < 0,001$) höher und ist für alle Arten selbst in P1 gegenüber P3 knapp signifikant ($p = 0,046$) höher. Bei den Ensifera gibt es keine signifikanten Unterschiede.

vorliegen, besonders thermophile und ökologisch anspruchsvollere Magerrasenbewohner wie *Psophus stridulus* ($p = 0,05$), *Stenobothrus rubicundulus* ($p = 0,028$), *S. lineatus* ($p = 0,005$), *Gryllus campestris* ($p = 0,001$) oder *Decticus verrucivorus* ($p < 0,001$) auf der Südabdachung signifikant höher nachgewiesen (Abb. 13). Aber auch ökologisch plastischere Arten wie *Pholidoptera aptera* ($p < 0,001$ – vgl. Abb. 13) oder *Chorthippus biguttulus* ($p = 0,05$) und *Pseudochorthippus parallelus* ($p < 0,001$; Arten nicht dargestellt) zeigen gleiche Tendenzen, auch wenn die Höchstnachweise bei diesen und anderen Arten vielfach nördlich des Alpenhauptkamms liegen (Abb. 13; s. dazu auch LANDMANN & ZUNAKRATKY 2016).

Einen zwar geringen, aber signifikanten ($p = 0,005$) Unterschied gibt es auch in den Mustern der Charakterart der Alpinstufe in den Zentralalpen: *Gomphocerus sibiricus* (Median nördlich des Alpenhauptkamms = 2000 m, südlich = 2040 m; $n = 467$ vs. 509 „kondensierte“ Datensätze). Insgesamt dürften für die aufgezeigten Unterschiede bei Rasenarten nicht nur klein-klimatische Differenzen verantwortlich sein. Allerdings spielen die stark unterschiedliche Bewölkungsdauer und Niederschlagsmenge und damit einhergehend auch die im Süden höhere Sonnenscheindauer eine bedeutende Rolle beim Höherrücken v. a. der Magerrasenarten. Darüber hinaus ist aber auch das größere und bessere Angebot von Magerrasen in den höheren Berglagen südlich des Alpenhauptkamms zu beachten. Beispielsweise zählen extensiv bewirtschaftete Bergmähder auf der Südabdachung der Hohen Tauern, die teilweise in Höhenlagen von weit über 2000 m zu finden sind, zu

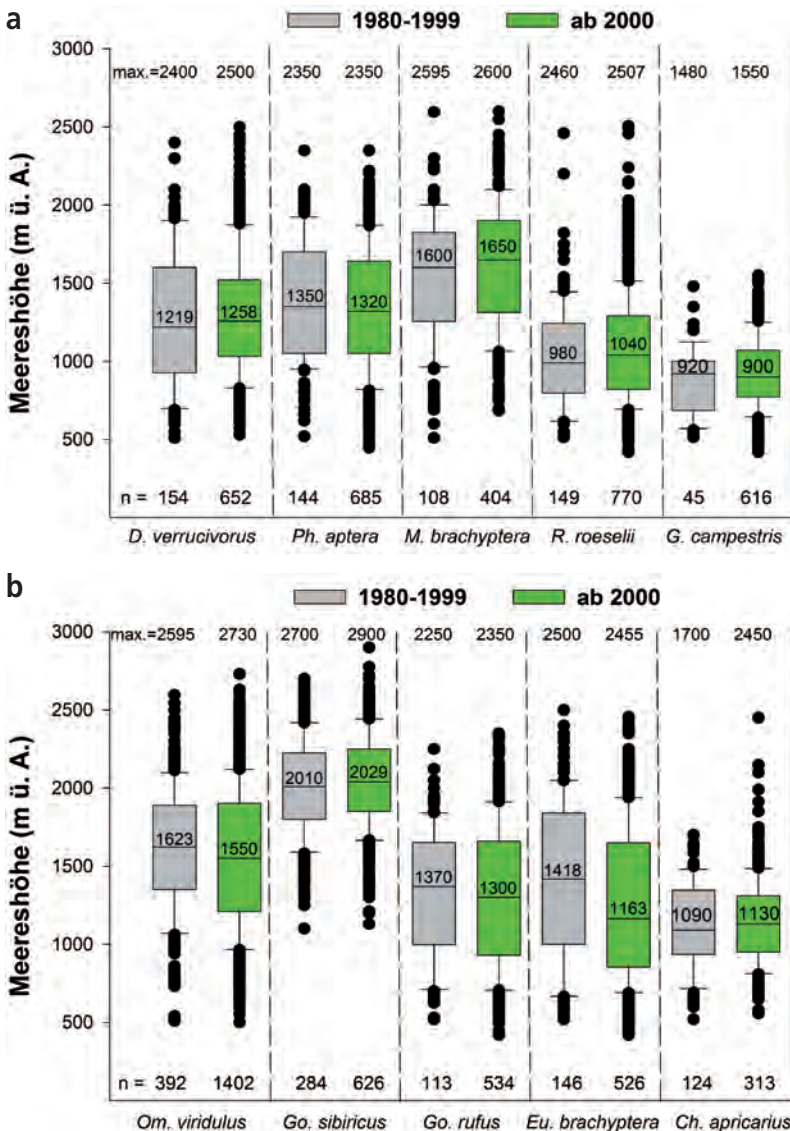


Abb. 15: Entwicklung der Höhenverteilung zwischen Periode 2 (1980-1999) und Periode 3 (2000-2016) in den Zentralalpen Österreichs für je fünf dort häufige Ensifera (Abb. 15a – oben) und Caelifera (Abb. 15b – unten). Die Muster unterscheiden sich bei den fünf abgebildeten Arten der Ensifera und bei *Gomphocerus sibiricus*, *Gomphocerippus rufus* sowie *Chorthippus apicarius* nicht signifikant. *Omocestus viridulus* ($p < 0,001$) und *Euthystira brachyptera* ($p = 0,003$) wurden aber in Periode 2 signifikant höher als in Periode 3 nachgewiesen.

den artenreichsten Heuschreckenbiotopen im österreichischen Alpenraum, die z. T. auch hohe Individuendichten aufweisen (s. ILLICH & WINDING 1998, LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016).

Die Mediane der Höhendaten meso- bis hygrophiler Arten wie *Metrioptera brachyptera*, *Gomphocerippus rufus* oder *Chorthippus dorsatus* (nicht abgebildet), unterscheiden sich hingegen zwischen der Nord- und Südseite der Zentralalpen nicht signifikant, ja liegen im Norden tendenziell sogar höher.

6. Höhenverbreitung und Klimawandel: Effekte oder Effekthascherei?

Es ist hier nicht Raum und Ort, allfällige Auswirkungen klimatischer Entwicklungen auf die Höhenverbreitungsmuster österreichischer Heuschrecken einer ausreichenden tiefen Analyse zu unterziehen. Effekte der im Alpenraum als besonders dramatisch angesehene Klimaerwärmung auf vertikale Vorkommensmuster von Organismen wurden nachvollziehbar bislang vor allem an Gebirgspflanzen demonstriert, v. a. im Zuge des auch in Österreich laufenden globalen GLORIA-Programms (z. B. PAULI et al. 2007, 2014, PAROLO & ROSSI 2008, u. v. a.). Allerdings sind auch diesbezüglich die Befunde nicht für alle Höhenstufen und Regionen konsistent. So ist z. B. eine Verschiebung der Höhenvorkommen für Hochgebirgspflanzen in der subnivalen bis nivalen Stufe belegbar, nicht durchgehend jedoch für tiefer gelegene Vegetationsgürtel (PAULI et al. 2014). Immerhin darf das Thema breiteres Interesse beanspruchen. Folgt man simpler Logik, so sollten sich Effekte der Klimaerwärmung gerade im Alpenraum und bei thermisch sensiblen Organismen wie es Heuschrecken sind, eindeutig bemerkbar machen. Denkbar ist z. B., dass sich die Mediane oder Höchstwerte der Höhenvorkommen nach oben verschieben oder, wenn man dramatische Szenarien liebt, auch, dass sich alpine, kälteangepasste Arten (etwa arкто-alpine oder boreo-montane Elemente) zunehmend in höhere Lagen zurückziehen oder gar bereits dorthin abgedrängt werden.

Grundsätzlich erlaubt unser umfangreiches Datenmaterial die Analyse solcher Fragen. Allerdings wurden die zugrunde liegenden Daten unsystematisch über einen großen (Zeit-)Raum gesammelt und sind die Stichprobengrößen ungleichmäßig über die einzelnen Zeitperioden und Höhenstufen verteilt. Beispielsweise sind höhere Lagen in den letzten Jahren und Jahrzehnten gegenüber früheren Zeitperioden in vielen Regionen der Alpen wesentlich leichter und schneller zugänglich und Hochlagendaten damit leichter zu sammeln. Andererseits ist aber der Datenstock aus der letzten Periode generell überproportional groß und stammt nach wie vor

besonders aus mittleren bis tieferen Lagen. So kommen z. B. in den Zentralalpen neuerdings (Periode 3, 2000-2016) 69,5 % der kondensierten Höhendatensätze aus Lagen unter 1500 m, in Periode 1 (vor 1980) und Periode 2 (1980-1999) waren das aber nur 57,5 % bzw. 59,1 %, was v. a. die Medianwerte beeinflussen dürfte. Ein gewisser verzerrender Einfluss dieser von Periode zu Periode unterschiedlichen faunistischen Aktivitäten auf die Muster unserer Höhenverbreitungsdaten ist daher wahrscheinlich, aber schwer zu korrigieren.

Da Effekte am ehesten in den Hochalpen zu erwarten sind, beschränke ich mich in der Folge auf die Region „Zentralalpen“ und insbesondere auf einen Vergleich der Höhendaten aus der subrezentem Periode (1980-1999) mit jenen der aktuellen Periode (2000-2016), die beide durch Daten einigermaßen gut abgedeckt sind.

Für alle Arten bzw. für die Arten der beiden Unterordnungen Ensifera und Caelifera gemeinsam, ist aber das Material aus jeder Periode groß genug, um Vergleiche anstellen zu können (Abb. 14). Hierbei gibt es – zumindest für die Zentralalpen – keine belastbaren Hinweise auf ein „Höherrücken“ der Verbreitungsgrenzen der heimischen Heuschrecken, eher ist das Gegenteil der Fall. Denn v. a. für Kurzfühlerschrecken liegen die Mediane der Höhendaten in Periode 1 (vor 1980) 120 m, und in Periode 2 sogar 170 m höher als in der aktuellen Periode (s. Abb. 14 mit Signifikanzangaben).

Dieser Befund ist allerdings auch vor der Entwicklung der Klimawerte nicht unbedingt überraschend. Auch wenn in den Medien – z. T. auch in Teilen der Wissenschaftsgemeinde – unreflektiert von einer steten linearen Klimaerwärmung ausgegangen wird: Seit etwa 2000 (also in Periode 3) sind – wie global s. IPCC 2014 – auch im Alpenraum die Durchschnittstemperaturen nicht mehr auffällig stark gestiegen, sondern stagnieren nach einem raschen Anstieg v. a. in den letzten beiden Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (also in Periode 2) – allerdings auf hohem Niveau (vgl. z. B. Daten und Befunde in APCC 2014, ZAMG 2015; weitere Details siehe LANDMANN, Kap. Phänologie, dieses Buch).

Im Detail gibt es aber bei einzelnen Arten, insbesondere bei den thermisch sensibleren Langfühlerschrecken, aber auch bei einigen thermophilen Caelifera (etwa *Chorthippus apricarius*), durchaus auch Hinweise auf eine aktuelle Verschiebung der Areale nach oben (Abb. 15, Tab. 3).

Dies äußert sich weniger anhand der Verteilung aller Höhendatensätze einzelner Arten (Abb. 15), stärker aber, wenn man die Entwicklung der Höchnachweise betrachtet (Tab. 3). Da bei erhöhter Sammelaktivität (in Periode 3) auch die Wahrscheinlichkeit steigt,

Tab. 3: Entwicklung der Obergrenzen der Höhenverbreitung in den österreichischen Zentralalpen bei 30 Heuschreckenarten, für die aus der Periode 2 (P2: 1980-1999) mindestens 40 und aus der Periode 3 (P3: 2000-2016) mindestens 80 (meist >100) „kondensierte Höhendatensätze“ vorliegen. Angegeben sind jeweils die Mittelwerte der 10 höchsten und danach (/) der höchsten 10 % der vorhandenen Datensätze (in m ü. Adria). Die Bewertung der Entwicklung der oberen Höhenverbreitungsgrenzen von P2 auf P3 nehme ich v. a. nach den Mittelwerten der höchsten 10 % vor, bei kleinen Stichproben sind auch die Top 10-Werte stärker berücksichtigt. Ich unterscheide folgende Kategorien: ±: keine deutliche Änderung von P2 auf P3 ($\Delta H = <50$ Höhenmeter); + oder -: Maximalhöhen in P3 (etwas) größer/kleiner als in P2 ($\Delta H >50 <150$ Hm); ++ oder =: Maximalhöhen in P3 deutlich größer/kleiner als in P2 ($\Delta H >150$ Hm). Werte in (Klammer): nicht eindeutige Tendenzen. Spalte (max. P1-3) = absolut höchste Einzelnachweise in den österreichischen Zentralalpen (m ü. A.) mit Angabe der Periode (P1-P3), in der dieser erbracht wurde (P1 = vor 1980).

Heuschreckenart	n P2	n P3	P2 Top 10/10%	P3 Top 10/10%	P3+	P3•	P 3 –	Max P1–3
<i>Tettigonia cantans</i>	161	840	1628 / 1551	1933/1549		•		2140 P3
<i>Tettigonia viridissima</i>	74	146	1325 / 1379	1351/1343		•		2000 P1
<i>Decticus verrucivorus</i>	154	652	2170 / 2059	2411/2099	(+)	•		2500 P3
<i>Metrioptera brachyptera</i>	108	404	2204 / 2204	2458/2265	+			2600 P3
<i>Roeseliana roeselii</i>	149	770	1793 / 1687	2197/1748	+			2507 P3
<i>Pholidoptera aptera</i>	144	685	2077 / 2043	2165/1998		•		2400 P1
<i>Pholidoptera griseoptera</i>	106	684	1409 / 1409	2185/1595	++			2600 P3
<i>Platycleis grisea</i>	62	117	1359 / 1423	1433/1433		•		1690 P3
<i>Gryllus campestris</i>	45	616	1172 / 1318	1485/1343	(+)	•		2000 P1
ENSIFERA – Bilanz					3 (+2)	6	0	3 : 0 : 6
<i>Tetrix bipunctata</i> agg.	88	221	2119 / 2144	2123/2089			(-)	2400 P1
<i>Melanoplus frigidus</i>	43	84	2500 / 2567	2581/2595		•		2682 P1
<i>Miramella alpina</i>	90	273	2331 / 2341	2508/2393	+			2660 P3
<i>Miramella carinthiaca</i>	42	133	2197 / 2303	2342/2282	(+)	•		2600 P3
<i>Podisma pedestris</i>	123	263	2379 / 2379	2527/2437	(+)	•		2800 P1
<i>Psophus stridulus</i>	56	141	1822 / 1943	2068/2019	+			2284 P3
<i>Stethophyma grossum</i>	48	143	1775 / 1862	2087/2050	++			2400 P1
<i>Euthystira brachyptera</i>	146	526	2283 / 2217	2360/2120			-	2500 P2
<i>Gomphocerippus rufus</i>	113	534	1997 / 1983	2271/2070	+			2350 P3
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	284	626	2615 / 2542	2693/2548		•		2900 P3
<i>Omocestus rufipes</i>	41	101	1666 / 2025	1565/1565			=	2300 P2
<i>Omocestus viridulus</i>	392	1402	2377 / 2337	2587/2301		•		2730 P3
<i>Stenobothrus lineatus</i>	173	506	2434 / 2372	2522/2250			-	2650 P3
<i>Stenobothrus rubicundulus</i>	45	83	2188 / 2328	2382/2444	+			2700 P3
<i>Stauroderus scalaris</i>	77	214	2119 / 2199	2098/1973			=	2533 P2
<i>Chorthippus apricarius</i>	124	313	1585 / 1569	1950/1686	+			2450 P3
<i>Chorthippus biguttulus</i>	220	1056	2116 / 1946	2204/1846			-	2580 P2
<i>Chorthippus brunneus</i>	158	786	1957 / 1840	2385/2000	++			2550 P3
<i>Chorthippus dorsatus</i>	71	415	1331 / 1364	1858/1545	++			2025 P3
<i>Pseudochorthippus montanus</i>	52	235	1953 / 2034	1962/1813			-	2300 P2
<i>Pseudochorthippus parallelus</i>	417	1359	2482 / 2304	2492/2201			-	2630 P3
CAELIFERA – Bilanz					8 (+2)	5	8	4 : 5 : 12
ALLE 30 ARTEN – Bilanz					11(+4)	11	8	7 : 5 : 18

einzelne Extremwerte (Höchstnachweis-„Ausreißer“) zu registrieren, habe ich in Tab. 3 für jene Arten, für die ausreichendes Datenmaterial aus den letzten beiden Perioden vorliegt, die Mittelwerte der höchsten 10 Nachweise (Top 10) und die Mittelwerte der höchsten 10 % aller Nachweise berechnet (jeweils Mittelwerte der kondensierten Höhendatensätze).

Die Bilanz für die 30 Arten, für die der Datenstand einen solideren Vergleich erlaubt, ist zwar widersprüch-

lich, es gibt aber doch einen recht deutlichen Trend dahingehend, dass die Höchstnachweise bei einer Mehrzahl der verglichenen Arten aktuell (seit 2000) höher liegen als noch vor 20 Jahren. Es ist dabei wohl kein Zufall, dass besonders die Ensifera und unter den Caelifera auch manche stärker thermophile Arten neuerdings tendenziell vermehrt in höheren Lagen nachgewiesen wurden als früher, während meso- bis hygrophile Spezies eher umgekehrte Trends zeigen. Allerdings gibt

es auch gegenteilige Beispiele wie *Stethophyma grossum*, *Stauroderus scalaris* oder *Omocestus rufipes*, die nicht einfach zu erklären sind und bei denen möglicherweise auch überregionale Bestandsentwicklungen auf die Muster einwirken.

Keine belastbaren Hinweise für ein „Ausweichen“ in höhere Lagen gibt es hingegen bei eigentlichen Alpinarten wie *Gomphocerus sibiricus* oder *Melanoplus frigidus* (vgl. Abb. 15b und Tab. 3).

Mit diesen exemplarischen Analysen für den Zentralalpenraum ist allerdings das komplexe aber hochaktuelle Thema Heuschrecken und Klimawandel naturgemäß nicht annähernd erschöpft. Weitere Auswertungen sind, was den Aspekt Höhenverbreitung betrifft, für weitere Arten, für andere Regionen der Alpen Österreichs und für andere Landesteile Spezialpublikationen vorbehalten. Dies gilt zum Teil auch für andere Aspekte, wengleich etwa im Kapitel Phänologie versucht wird, der spannenden Frage nachzugehen, ob und inwieweit sich in den letzten Jahrzehnten Verschiebungen im jahreszeitlichen Auftreten unserer Heuschrecken zeigen lassen, ein Effekt, der ja z. B. im Zusammenhang mit der Klimaerwärmung etwa für Zugvögel evident ist, grundsätzlich aber natürlich auch für thermophile Heuschrecken zu erwarten ist (siehe LANDMANN, Kap. Phänologie, dieses Buch).

Darüber hinaus gibt es auch in Österreich auffällige Verschiebungen von Arealen und Abundanzen südlicher und anderer Arten, die reiches Material für Spekulationen bieten und in den diversen Artkapiteln angesprochen sind. Wie erwähnt, finden sich dort bei allen Arten jeweils auch kurze bis längere Abhandlungen zur Höhenverbreitung und wird standardisiert auch ein Höhenverbreitungsdiagramm beigegeben.

Literatur

- APCC (2014): Österreichischer Sachstandsbericht Klimawandel 2014 (AAR14). — Austrian Panel on Climate Change (APCC), Österr. Akademie der Wissenschaften, Wien, Österreich, 1096 pp.
- BAUR B., BAUR H., ROESTI C. & D. ROESTI (2006): Die Heuschrecken der Schweiz. — Haupt, Bern. 352 pp.
- BERG H.-M. & I. ILLICH (2009): Orthoptera (Heuschrecken). — In: RABITSCH W. & F. ESSL (eds), Endemiten – Kostbarkeiten in Österreichs Pflanzen und Tierwelt. Naturwiss. Ver. Kärnten und Umweltbundesamt Klagenfurt & Wien: 595-602.
- DALLA TORRE K.W. (1882): Beiträge zur Arthropoden-Fauna Tirols. — Ber. nat. med. Ver. Innsbruck **12**: 32-73.
- DETZEL P. (1985): Die Auswirkungen der Mahd auf die Heuschreckenfauna von Niedermoorwiesen. — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg **59/60**: 345-360.
- DETZEL P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. — Eugen Ulmer, Stuttgart: 580 pp.
- DVORAK M., RANNER A. & H.-M. BERG (1993): Atlas der Brutvögel Österreichs. — Umweltbundesamt Wien: 521 pp.
- GREEN K. (1983): Alternative strategies in the life cycles of alpine grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea). — Proc. Ecol. Soc. Aust. **12**: 125-133.
- HÖLZINGER J. (1986): Rasterkarten für die Darstellung der vertikalen Verbreitung. — Ökol. Vögel **8**: 121-132.
- ILLICH I. & N. WINDING (1998): Die Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) der Hohen Tauern: Verbreitung, Ökologie, Gemeinschaftsstruktur und Gefährdung. — Wiss. Mitt. aus dem Nationalpark Hohe Tauern **4**: 57-158.
- ILLICH I., WERNER S., WITTMANN H. & R. LINDNER (2010): Die Heuschrecken Salzburgs. — Verlag Haus der Natur, Salzburger Natur-Monographien **1**: 256 pp.
- INGRISCH S. (1979): Untersuchungen zum Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Embryogenese einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). — Zool. Beitr. NF **25**: 343-364.
- INGRISCH S. (1983): Zum Einfluß der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Größe des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). — Zool. Anz. Jena **210**: 357-368.
- INGRISCH S. (1996): Fekundität und Entwicklung alpiner Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). — Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. **69**: 441-455.
- INGRISCH S. & G. KÖHLER (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. — Neue Brehm-Bücherei, Bd. 629. Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 460 pp.
- IPCC (2014): Climate Change 2014: — Synthesis report. Intergovernmental Panel on climate Change 27. October–2nd November 2014, Copenhagen.
- KILIAN W., MÜLLER F. & F. STARLINGER (1994): Die forstlichen Wuchsgebiete Österreichs. Eine Naturraumgliederung nach walddölogischen Gesichtspunkten. — FBVA-Ber. **82**: 1-60.
- KÖRNER C. (1995): Alpine plant diversity. A global survey and functional interpretations. — In: CHAPIN FS III, & C. KÖRNER (eds), Arctic and alpine biodiversity patterns, causes and ecosystem consequences. Ecol. studies 113: Springer, Berlin, pp.: 45-62.
- KÖRNER C. (1999): Alpine plant life. – Functional Plant ecology of High Mountain Ecosystems. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 338 pp.
- LANDMANN A. (2009): Die Höhenverbreitung als Indikator der Gefährdung von Insekten im Alpenraum. — Contributions to Natural History **12**: 829-856.
- LANDMANN A. (2016b): Die Heuschreckenfaunen des Bundeslandes Tirol (Österreich) und Südtirols (Italien): ein Vergleich. — Gredleriana **16**: 93-112.
- LANDMANN A., LEHMANN G., MÜNGENAST F. & H. SONNTAG (2005): Die Libellen Tirols. — Berenkamp, Innsbruck: 324 pp.
- LANDMANN A. & T. ZUNA-KRATKY (2016): Die Heuschrecken Tirols. — Berenkamp, Innsbruck: 330 pp.
- NADIG A. (1986): Ökologische Untersuchungen im Unterengadin: Heuschrecken (Orthoptera). Ergebnisse wiss. Unters. Schweizerischer Nationalpark **12**: 10. Lief. 103-167.
- NADIG A. (1987): Saltatoria (Insecta) der Süd- und Südostabdachung der Alpen zwischen der Provence im W, dem pannonischen Raum im NE und Istrien im SE (mit Verzeichnissen der Fundorte und Tiere meiner Sammlung). — Revue suisse Zool. **94** (2): 257-356.

- NADIG A. (1991): Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen (Inntal-Maloja-Bregaglia-Lago di Como-Furche). — *Jahresber. Naturforsch. Ges. Graubünden* **106/2**: 1-380.
- PAROLO G. & G. ROSSI (2008): Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. — *Basic & Appl. Ecology* **9**: 100-107.
- PAULI H., GOTTFRIED M., REITER K., KLETTNER C. & G. GRABHERR (2007): Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. — *Global Change Biology* **13**: 147-156.
- PAULI H., GOTTFRIED M. & G. GRABHERR (2014): Effects of climate change on the alpine and nival vegetation of the alps. — *J. Mountain Ecology* **7**: 9-12.
- PRADERVAND J.N. et al. (2013): Quels facteurs influencent la richesse en orthoptères des Préalpes vaudoises? — *Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles* **93** (3): 155-173.
- RAHBECK C. (1995): The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? — *Ecography* **18**: 200-205.
- ROSENZWEIG M.L. (1995): *Species diversity in space and time.* — Cambridge Univ. Press, Cambridge, GB: 436 pp.
- SCHLUMPRECHT H. & G. WAEBER (2003): *Heuschrecken in Bayern.* — Ulmer, Stuttgart: 515 pp.
- SCHMID H., LUDER R., NAEF-DANZER B., GRAF R. & N. ZBINDEN (1998): *Schweizer Brutvogelatlas.* — Schweiz. Vogelwarte Sempach: 574 pp.
- SMETTAN H.W. (1986): Die Heuschrecken, Ohrwürmer und Schaben des Kaisergebirges/Tirol (Insecta: Saltatoria, Dermaptera, Blattaria). — *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* **79**: 1-93.
- THORENS P. & A. NADIG (1997): Atlas de distribution des Orthopteres de Suisse. — *Documenta Faunistica Helvetiae* **16**: 1-236.
- TOLLNER H. (1969): Klima, Witterung und Wetter in der Großglocknergruppe. — In: BÜDEL J. & U. GLASER (Hrsg.), *Neue Forschungen im Umkreis der Glocknergruppe.* Wiss. Alpenvereins. **21**: 83-94, DAV München.
- ZAMG u.a. (2015): *Das Klima von Tirol-Südtirol-Belluno. Vergangenheit-Gegenwart-Zukunft.* — Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Abt. Brand- und Zivilschutz Autonome Provinz Bozen & ARPAV, Veneto. 102 pp & CD mit Klimadaten.
- ZUNA-KRATKY T., KÄRNER-RANNER E., LEDERER E., BRAUN B., BERG H.-M., DENNER M., BIERINGER G., RANNER A. & L. ZECHNER (2009): *Verbreitungsatlas der Heuschrecken und Fangschrecken Ostösterreichs.* — Verlag Naturhistorisches Museum Wien, Wien. 304 pp.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Doz. Mag. Dr. Armin LANDMANN
 Karl Kapfererstr. 3
 A-6020 Innsbruck
 E-Mail: armin.landmann@uibk.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denisia](#)

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: [0039](#)

Autor(en)/Author(s): Landmann Armin

Artikel/Article: [Vom Großglockner zum Neusiedler See: Die Vertikalverbreitung der Heuschrecken Österreichs 87-110](#)