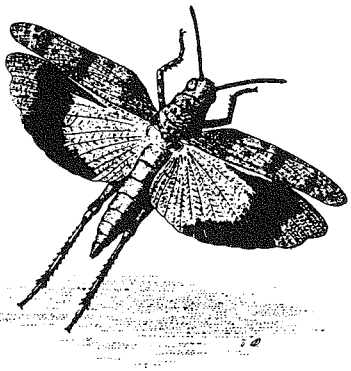
ARTICULATA

Deutsche Gesellschaft für Orthopterologie e.V.

(DGfO)



BEIHEFT 2 1992

Impressum:

ARTICULATA - Beihefte

Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V. DGfO
ISSN 0942 - 7066

Herausgeber

Deutsche Gesellschaft für Orthopterologie e.V.
Sitz:
D-8520 Erlangen

Manuskripte

Redaktionsadresse:
Dr. Peter Detzel
Haußerstr. 140
D-7400 Tübingen

Dr. Heidrun Kleinert
Institut für Angewandte Zoologie
Universität Bonn
An der Immenburg 1
D-5300 Bonn

Bitte unbedingt "Anweisungen für Autoren" beachten!

Mitgliedschaft

Antrag auf Mitgliedschaft in der DGfO kann gestellt werden bei:
Dr. Helmut Kriegbaum
Institut für Zoologie
Staudtstr. 5
D-8520 Erlangen

Jahresbeitrag: DM 40.-
ermäßigt: DM 20.-

Konto

15 04 7 - 857 (BLZ 76 01 00 85)
beim Postgiroamt Nürnberg

Tübingen und Bonn, November 1992

Vorwort

Das Beiheft 2 der ARTICULATA liegt in Ihren Händen. Die Schriftleitung freut sich, daß es so zügig vorwärts geht mit der Publikation umfangreicher Arbeiten.

Privatdozent Dr. Alfred Bruckhaus legt hier seine umfangreiche und für uns Orthopterologen hochinteressante Arbeit vor: "Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz". Die jahrelange intensive Beschäftigung mit der Embryogenese dreier Chorthippus-Arten hat unseres Erachtens einige entscheidende neue Erkenntnisse erbracht. Wie schon der Titel der Arbeit andeutet, werden diese Erkenntnisse - u.a. über die Fähigkeit zur fakultativen Überlagerung bzw. Subitanentwicklung von Embryonen - Auswirkungen auf die Interpretation von Freilandbefunden haben. Pflegemaßnahmen bzw. Gefährdungseinschätzungen von Populationen können jetzt in einem neuen Licht betrachtet werden.

Bereits im Beiheft 1 wurde angemerkt, daß diese Reihe unregelmäßig erscheinen wird. Dies wird ganz davon abhängen, ob und Beiträge vorliegen werden, die sinnvollerweise in ihrer Gesamtheit veröffentlicht werden sollten. Wir werden uns bemühen, die Qualität der ersten beiden Ausgaben zu halten und Ihnen auch weiterhin wichtige, grundlegende Anregungen für die weitere Beschäftigung mit Orthopteren zu vermitteln.

Heidrun Kleinert

Peter Detzel

HABILITATION AN DER
LANDWIRTSCHAFTLICHEN
FAKULTÄT DER RHEIN.
FRIEDR.-WILHELMS
UNIVERSITÄT BONN

INHALT

Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz

1.	Einleitung	4
2.	Ziel und Grundlage der Untersuchung	5
3.	Methodisches Vorgehen	7
4.	Eigewichte aus Laborhaltungen vor der Kühlperiode	15
4.1.	Die durchschnittlichen Eigewichte	15
4.2.	Die Gewichtsklassenverteilung der Eier	19
4.3.	Resumé der Ergebnisse	22
5.	Eigewichte bei der Entnahme aus dem Freiland	22
5.1.	Die durchschnittlichen Eigewichte	22
5.2.	Die Gewichtsklassenverteilung der Eier	26
5.2.1.	Vergleich zwischen den Jahren	28
5.2.2.	Vergleich zwischen den Haltungsvarianten	32
5.3.	Resumé der Ergebnisse	39
6.	Entwicklungsabschluß im Freiland und Labor	40
6.1.	Der Larvenschlupf im Freiland	40
6.2.	Die durchschnittliche Entwicklungsdauer im Labor	47
6.2.1.	Der Jahreseinfluß	54
6.2.2.	Der Vergleich der Haltungsvarianten	56
6.2.3.	Zusammenfassung	64
6.3.	Die Beziehung zwischen Eigewichten und Entwicklungsdauer	65
6.3.1.	Die biometrischen Beschreibungen	65
6.3.2.	Die biologischen Beschreibungen	68
6.3.3.	Zusammenfassende Betrachtung	78
6.4.	Resumé der Ergebnisse	81
7.	Diskussion im Hinblick auf den Biotop- und Artenschutz	84
8.	Literatur	92
9.	Abbildungs- und Tabellen-Anhang	103

ARTICULATA - Beiheft 2 (1992): 1-112 ÖKOLOGIE

Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz

Alfred Bruckhaus

Abstract

The embryonic development of *Chorthippus biguttulus, Chorthippus brunneus* and *Chorthippus parallelus* was investigated under natural conditions and in laboratory breedings. All 3 species show a high correlation between ascending embryonic development and the increasing egg weights. This fact is used to describe subdivisions in the embryonic development of living eggs in biologic and biometric analyses. The results indicate :

- In these 3 species embryonic development starts immediately after oviposition and continuous under the regime of warm summer conditions. In this case the development before winter can reach a high embryonic stage (*Ch. biguttulus, Ch. parallelus*), or hatching may occur without any diapause (*Ch. brunneus*). Otherwise the development is interrupted by diapause or low temperature in an early embryonic stage.

- Not all overwintering embryos will hatch in the following summer period. Under low temperature conditions after oviposition the embryonic development is slow and stops in an early stage. Up to 50 percent of these embryos are unable to hatch after the first winterperiod. Their development obviously is interrupted by a dormancy and hatching occurs after a second overwintering.

- The 3 species show a different ability to continue development after winter under low temperature. *Ch. biguttulus* and *Ch. brunneus* need higher temperature than *Ch. parallelus*. Under natural conditions this is the reason for the typic hatching succession between these species.

- The habitat temperature is farly influenced by the climatic situation of the year and abiotic factors like exposition and biotic and human influences like grassland managements. On the other hand the duration of embryonic development is influenced by the thermic situation in the habitat of these species as well in summer and autumn (before overwintering) as in late winter and spring (after overwintering). Therefore grassland management is a factor which can favour or hinder the embryonic development of grasshoppers.

Zusammenfassung

Die Dauer der Embryonalentwicklung wurde bei univoltinen im Ei überwinternden Insektenarten untersucht, um unter naturnahen Bedingungen Faktoren zu bestimmen, die modifizierend auf das Entwicklungsgeschehen einwirken und für das artverschiedene Auftreten von Bestandesgefährdungen maßgeblich sein können. Die Untersuchungen befaßten sich mit *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus*, drei in Mitteleuropa häufigen Feldheuschrecken-Arten. Im zweijährigen Untersuchungszeitraum erfolgte die Haltung der Tiere im Freiland in Zuchtzelten nach Arten getrennt, die dort in geneigten oder ebenen Lebensraum-Varianten Eier ablegten. Diese Varianten wurden nach den Eiablagezeiträumen in die Bewirtschaftungsvarianten mit oder ohne Mahd aufgespalten. Die Zuchtzelte dienten der Erfassung des Larvenschlupfes direkt im Freiland und der Gewinnung von Eiern zur Gewichtsbestimmung und Bebrütung im Labor. Einige wenige Tiere wurden zur Eigewinnung auch im Labor gehalten.

Die in den Zuchten abgelegten Eier wurden zu verschiedenen Terminen entnommen, gewogen und im Brutschrank bei 15, 20, 25, 30, 35 und 40 °C. gelagert. Ein Teil der Eier mußte im Labor bei 5 °C. überwintert werden, die restlichen überwinterten im Freiland. Tägliche Schlupfkontrollen ermöglichten die Bestimmung der Dauer der embryonalen Entwicklung unter den jeweiligen Brutschranktemperaturen. Nicht geschlüpfte Eier wurden zum Teil nach einer zusätzlichen Kühlperiode erneut bebrütet. Angenommene Zusammenhänge zwischen der Dauer der Embryonalentwicklung im Brutschrank und dem Eigewicht sollten Rückschlüsse auf das Entwicklungsgeschehen in den Eiern ermöglichen. Hierzu wurden für jede Art sechs Eigewichtsklassen definiert, die als Vergleichsbasis für den Entwicklungsstand der Eier dienten. Die Ergebnisse der Untersuchungen zeigen :

- Bei *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* belegen die Eigewichte, daß die Embryonalentwicklung nach der Eiablage unter günstigen Umweltbedingungen sofort beginnt und daß in Abhängigkeit von der Temperatur diese Embryonen noch vor dem Winter ein weit fortgeschrittenes Entwicklungsstadium erreichen können. Unter Freilandbedingungen erwiesen sich anhaltend hohe Temperaturen während der Haltungszeiträume als besonders entwicklungsförderlich. Es wurden starke jahresklimatische Effekte anhand der Eigewichte nachgewiesen. Der geneigte Lebensraum begünstigte das schnellere Fortschreiten der Entwicklung gegenüber dem ebenen Lebensraum. Die Befunde wurden in den nachfolgenden Bebrütungen der Eier anhand der abschließend notwendigen Entwicklungsdauer im Brutschrank bestätigt.

- Bei *Ch. brunneus* kann die Embryonalentwicklung ohne eine Entwicklungsruhe bis zum Larvenschlupf führen, dies wurde an Eiern festgestellt, die im Labor bei 25 °C. abgelegt und nachfolgend im Brutschrank 34 Tage lang bei 25 °C. gelagert wurden. Diapausäre Entwicklungshemmungen treten bei dieser Art daher nur fakultativ in Erscheinung. Hier liegt demnach eine Oligopause vor, nicht aber eine Parapause, wie bislang angenommen wurde.

- Während des Winter- und Frühjahrsverlaufes wiesen die Eigewichte schon zum Teil frühzeitig eine steigende Tendenz auf. Zwischen den Lebensraumvarianten konnten die höheren Eigewichte in den geneigten Varianten festgestellt werden, höhere Eigewichte lagen regelmäßig auch in den gemähten gegenüber den ungemähten Bewirtschaftungsvarianten vor. Aus den höheren Gewichten wurde auf das Vorliegen durchschnittlich höherer embryonaler Entwicklungsstadien in den entsprechenden Varianten rückgeschlossen, was in den nachfolgenden Bebrütungen der Eier durch eine kürzere Entwicklungsdauer bestätigt werden konnte.

- Im Freiland entsprach die ermittelte Schlupfabfolge der Arten der typischen Reihenfolge des Erscheinens determinierbarer Entwicklungsstadien dieser Arten. Jahresklimatische Temperatureinflüsse ließen 1990 den Larvenschlupf deutlich früher beginnen als 1989. In beiden Jahren begann der Schlupf allgemein in gemähten Bewirtschaftungsvarianten wesentlich früher als in den ungemähten. Ebenso erschienen die Larven in den geneigten Lebensraumvarianten frühzeitiger als in den ebenen.

- Im Labor konnten unterschiedliche ökologische Potenzen der Arten hinsichtlich der Temperaturbedingungen während der Embryonalentwicklung ermittelt werden. *Ch. parallelus* ist meso-eurypotent, *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* sind poly-eurypotent. Alle drei Arten bewiesen damit im Verlauf der Embryonalentwicklung im Brutschrank eine ähnliche ökologische Potenz gegenüber dem Umweltfaktor Temperatur, wie sie in den Biotoppräferenzen der Arten zum Ausdruck kommt. Die artverschiedene ökologische Potenz in der Embryonalentwicklung bestimmt einerseits darüber, bei welchen Temperaturen die Entwicklungsvorgänge nach dem Winter wieder aufgenommen werden können. Andererseits ist sie auch für das artspezifisch schnelle Fortschreiten der Embryonalentwicklung unter niedrigen Temperaturen maßgeblich. Beides führt zu der phänologischen Auftretensabfolge der drei Arten im Freiland.

- Zwischen den Eigewichten, ausgedrückt in den Eigewichtsklassen, und der Entwicklungsdauer der Embryonen von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* unter den einzelnen Brutschranktemperaturen besteht eine hoch gesicherte negative Korrelation, was auf den erwarteten entwicklungsabhängigen Gewichtszuwachs durch Wasseraufnahme hinweist. Für die einzelnen Arten wird mit Hilfe multipler Regressionsberechnungen beschrieben, wie sich die embryonale Entwicklungsdauer in Abhängigkeit von der Gewichtsklasse und Brutschranktemperatur verändert. Die Regressionsfunktionen sind gut an die experimentell ermittelten Meßwerte angepaßt.

- *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* sind zu einer mehrjährigen embryonalen Entwicklung befähigt. Bei diesen Arten können

Dormanzerscheinungen den Schlupf der Larven im Jahr nach der Eiablage verhindern, wenn die Entwicklung der Embryonen in einem frühen Entwicklungsstadium durch winterlich niedrige Temperaturen unterbrochen wird. In diesem Fall werden - wie experimentell belegt - nur etwa 50 Prozent der Larven noch im Folgejahr schlüpfen, die restlichen Eier unterliegen einer mehrjährigen Entwicklung.

- Als wesentlicher Grund, warum bei *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* in Mitteleuropa derzeit keine Verbreitungsgefährdung besteht, wird die fakultativ mehrjährige Embryonalentwicklung angesehen. Auch die ökologische Potenz der Arten gegenüber dem Umweltfaktor Temperatur hat daneben eine Bedeutung für das noch häufige Vorkommen der Arten.

Der Weg, der in Mitteleuropa zu Verbreitungsgefährdungen bei den stark wärmebedürftigen Feldheuschrecken-Arten geführt hat, wird abschließend diskutiert. Ähnliche Verbreitungsgefährdungen werden darüber hinaus auch bei allen univoltinen und warm-stenopotenten Insekten-Arten gesehen, die als Ei oder Puppe überwintern.

1. Einleitung

Die embryonale Entwicklung im überwinternden Insektenei besitzt unter mitteleuropäischen Klimagegebenheiten eine zentrale Bedeutung für die Populationserhaltung bei einer Vielzahl von Insektenarten fast aller Ordnungen, weil das Überleben der Larven und erwachsenen Insekten unter den winterlichen Temperaturbedingungen häufig nicht möglich ist. Die dauerhafte Erhaltung der Populationen über die Jahre hinweg wird nur durch einen zeitgerechten Ablauf der embryonalen Entwicklung gesichert, der das Schlüpfen der Larven in Jahreszeiten mit unzuträglichen Lebensbedingungen ausschließt. Als weitere artverschiedene Strategien zur Überdauerung der kalten Jahreszeit sind bei den Insekten auch die Überwinterung im Larven- und Puppenstadium oder als erwachsenes Insekt verbreitet. Bei den eiüberwinternden Insekten wird die Embryonalentwicklung meist über den Winter für eine gewisse Zeit unterbrochen. Zu diesem Zweck haben sich verschiedene Formen von Entwicklungshemmungen herausgebildet (WEBER & WEIDNER 1974).

Speziell in jüngerer Zeit werden häufiger Veröffentlichungen vorgestellt, die Ergebnisse der embryonalen Entwicklungsdauer enthalten. Meist sind dies Arbeiten, die die Embryonalentwicklung einzelner wirtschaftlich schädigender Arten behandeln, um Prognosemodelle für die Schädlingsbekämpfung zu erstellen, und hierzu den Schlupftermin ermitteln müssen (RIEDEL & CROFT 1978; FLÜCKINGER & BENZ 1982; SHAFFER & GOLD 1985; HÜLBERT 1988; BLAGO, HUNDEMER & DICKLER 1990). Arbeiten in diesem Themenkomplex sind darüber hinaus aber auch an nicht wirtschaftlich nachteiligen Arten unter Gesichtspunkten des Naturschutzes von Interesse.

Die "Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen im Bestand gefährdeten Pflanzen und Tiere" (LÖLF 1986) zeigt einen besonders hohen Anteil im Bestand gefährdeter Insekten unter den Arten, die nur in einer Generation im Jahr auftreten und zudem als Ei überwintern. Besonders auffällig tritt dieser Zusammenhang in der Gruppe der "Tagfliegenden Schmetterlinge" in Erscheinung, da hier alle bei uns heimischen Vertreter aufgeführt werden, die einbürtig (univoltin) sind und im Eistadium überwintern (hibernieren). Ähnliches gilt aber auch für weitere Insektengruppen. Diese Zusammenhänge können bei anderen systematischen Ordnungen, wie zum Beispiel den Feldheuschrecken (Orthoptera: Caelifera), nicht so eindeutig gesehen werden, weil die Arten ohnehin vornehmlich nur in einer Generation im Jahr auftreten und als Ei überwintern.

Es scheint sich aber dennoch die Tendenz zu zeigen, daß die von zahlreichen Arten bei uns über lange Zeiträume hinweg erfolgreich genutzte Strategie der Populationserhaltung durch Eiüberwinterung in den letzten Jahrzehnten besonders in der Gruppe der univoltinen Arten nicht mehr die erforderliche Effektivität besitzt und damit der Bestand dieser Arten zum Teil nicht mehr gesichert ist. Im Hinblick auf den Biotop- und Artenschutz wurden daher eigene Untersuchungen zur Erkennung von Wirkungszusammenhängen geplant, die bei eiüberwinternden Insektenarten mit einer Generation im Jahr zu Bestandesgefährdungen führen können.

2. Ziel und Grundlage der Untersuchung

Ziel der Untersuchungen war es, Kenntnisse zur Dauer der embryonalen Entwicklung bei eiüberwinternden Insekten zu gewinnen und dabei in verschiedenen naturnahen Varianten die Faktoren zu bestimmen, die modifizierend auf das Entwicklungsgeschehen einwirken und so zu Bestandesgefährdungen beitragen können.

Der Versuchsplan sah vor, unter möglichst naturnahen Bedingungen diejenigen Faktoren und ihre Variabilität zu überprüfen, die nach bisherigem Kenntnisstand eine wesentliche Bedeutung für das zeit- oder unzeitgerechte Erscheinen von Larven der Folgegeneration haben. Für die Umsetzung wurden neue methodische Ansätze entwickelt, daneben kamen auch schon bekannte Methoden zum Einsatz.

Die Untersuchungen wurden auf Grünland durchgeführt, das sich hinsichtlich der Exposition unterschied (Lebensraumvarianten). Ein Flächentyp war nach Süden geneigt, der andere eben. Auf beiden Lebensraumvarianten wurden wiederum zwei Bewirtschaftungsvarianten - mit Mahd und ohne Mahd - in den Untersuchungen geprüft.

Unter den verschiedenen grünlandtypischen Tierarten wurden zu Untersuchungszwecken drei Arten von Feldheuschrecken (Caelifera : Acrididae) herangezogen. Die als Testorganismen eingesetzten drei Feldheuschreckenarten der Gattung Chorthippus besitzen eine unterschiedliche ökologische Potenz gegenüber den Temperaturbedingungen im Lebens-

raum und damit deutliche Abgrenzungen in den von ihnen besiedelbaren Flächen. Ihr Vorkommen unter mitteleuropäischen Klimabedingungen wird thermisch begrenzt. Die geringste Wärmebedürftigkeit besitzt *Ch. parallelus, Ch. brunneus* die höchste, und *Ch. biguttulus* nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden ein. Auf Grund geeigneter klimatischer Bedingungen im Lebensraum können alle drei Arten miteinander vergesellschaftet sein (OSCHMANN 1973, BROCKSIEPER 1978, INGRISCH 1984b). Als Grund der biotopspezifischen Besiedlung mit Feldheuschrecken werden unter anderem temperaturbedingte Unterschiedlichkeiten der embryonalen Entwicklungsdauer angenommen (HARZ 1964, OSCHMANN 1973, BRUCKHAUS 1988a). In Laboruntersuchungen konnte von mehreren Seiten nachgewiesen werden, daß die Embryonalentwicklung bei verschiedenen Insektenarten in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur unterschiedlich schnell verläuft, je nachdem ob hohe oder niedrige Temperaturen vorliegen und wie die jeweiligen Arten auf steigende oder fallende Temperaturintensität reagieren (WAGNER 1986, KLOFT & GRUSCHWITZ 1988), also wie ihre ökologische Potenz in Bezug auf die Temperatur geartet ist (BICK 1989). Weiterhin weist die Literatur Beispiele für Insektenarten aus, bei denen einzelne Entwicklungsstadien auch eine unterschiedliche ökologische Potenz gegenüber dem Umweltfaktor Temperatur besitzen, was sich zum Beispiel in dem Eintritt in Dormanzstadien äußern kann (INGRISCH 1984c, 1985).

Die Embryonalentwicklung der meisten Feldheuschrecken wird definiert als Abschnitt zwischen der Eiablage und dem Larvenschlupf. Zwischen diesen Eckpunkten erfolgt die embryonale Entwicklung, wobei die Reifungsfortschritte bzw. der jeweilige Entwicklungsstand durch anatomische und histologische Merkmale sicher in verschiedene Teilabschnitte zu gliedern ist (BEIER 1972). So beginnt das Stadium der Anatrepsis mit einer Dorsalkrümmung und Einrollung des Keimes. Bei der Einrollung wird dem Keim Raum für das Längenwachstum gegeben, der Embryo nimmt hierbei stark an Größe zu. Während der Ausbildung der Körpergrundgestalt, solange der Embryo noch von der Serosa, einem zarten häutigen Gewebe, umgeben ist, schwillt das Ei stark an, wobei eine beträchtliche Wasseraufnahme festzustellen ist. Anschließend geben die Eier eine gewisse Zeit lang wieder Wasser ab und beginnen erst dann mit der weiteren Wasseraufnahme. Nachdem in der Dotterhöhle die Ausbildung der Körpergrundgestalt und der ventralen Organe abgeschlossen ist, beginnt das Stadium der Katatrepsis mit der Ausrollung bzw. Umrollung des Keimes. Hier wächst der Embryo zur vollen Eigröße heran, wobei auch die allmähliche Ausformung des gesamten Organsystemes zu beobachten ist (BEIER 1972).

Bei sehr vielen Feldheuschrecken kommt es im Laufe der Embryonalreife im Stadium der Anatrepsis zu einer Dormanz. Während der Zeit des Entwicklungsstillstandes trennt eine Membran den Embryo vom Dotter, wodurch die Embryonalruhe aufrechterhalten wird. Verschiedentlich können darüber hinaus auch in der gleichen oder zu einer späteren Entwicklungsphase weitere Entwicklungsstillstände in Erscheinung treten, so in der Katatrepsis oder kurz vor dem Schlüpfen der Larven (BEIER 1972).
Weiterhin lagen Literaturangaben vor zu den Eigewichten der drei Chorthippus-Arten kurz nach der Eiablage (Ablagegewichte) sowie zu der

Wassermenge, die im Lauf der Embryonalentwicklung von den Eiern aufgenommen wird (Wasseraufnahme) (MORIARTY 1969a, 1969b, 1970; INGRISCH 1983a, 1983b). Das Ablagegewicht wird hauptsächlich durch das Gewicht des Dotters sowie das der Eischale bestimmt. Im Zuge der Entwicklungsvorgänge wird Dottersubstanz in das Körpergewebe des Embryos umgewandelt und geht teilweise durch Atmung verloren (BEIER 1972).
Nach der vorliegenden Literatur tritt bei den zu eigenen Untersuchungen herangezogenen Arten während der Embryonalentwicklung regelmäßig eine Parapause - eine obligate, genetisch festgelegte Entwicklungsruhe (Diapause) - während der Anatrepsis auf (u.a. INGRISCH 1983a, 1983b).

3. Methodisches Vorgehen

Die Versuchsplanung sah vor, die drei Feldheuschreckenarten an einem Freilandstandort Eier in versuchsmäßig angelegten Varianten ablegen zu lassen, um von dieser Grundgesamtheit Eier entweder zu verschiedenen Zeitpunkten für Untersuchungen im Labor zu gewinnen oder die Eier bis zum Abschluß der Embryonalentwicklung in ihrer natürlichen Lagerung zu belassen. Die ins Labor übernommenen Eier wurden in Brutschränke überführt, um angenommene Zusammenhänge zwischen dem Eigewicht einerseits und der Bebrütungsdauer andererseits zu erfassen und so Rückschlüsse auf das Entwicklungsgeschehen der weiterhin in natürlicher Lagerung befindlichen Eier zu gewinnen. Ergänzend wurden Tiere auch kurzfristig im Labor gehalten, um an den dort gewonnenen Eiern die Auswirkungen unterschiedlicher Temperaturen auf das embryonale Entwicklungsgeschehen unter sonst standardisierten Bedingungen zu ermitteln.

Die Methodik zur Untersuchung der Beziehung zwischen Eigewicht und Entwicklungsdauer basiert auf folgenden Überlegungen (Arbeits-hypothese): Wenn im Zuge der einsetzenden Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken die Körperausgestaltung des Keimes durch Wachstumsvorgänge beschrieben wird, dann sind die hier ablaufenden Wachstumsvorgänge vermutlich immer in zwei Abschnitte zu gliedern:

1. Zelldifferenzierungsphase (Differenzierungswachstum), hier werden in charakteristischer Abfolge die zur Körper- und Organausgestaltung benötigten Zellen unter Verbrauch der Dottersubstanz gebildet.
2. Zellvergrößerungsphase (Größenwachstum), hier erfolgt ein Streckungswachstum der ausdifferenzierten Zellen unter Einlagerung von Wasser.

Das von den Eiern aufgenommene Wasser dürfte damit hauptsächlich für das Größenwachstum der Zellen des Keimes genutzt werden. Dies entspricht der Tatsache, daß dem Embryo, dem mit dem Dotter nur beschränkte Nahrungsmengen zur Verfügung stehen, durch Wassereinlagerungen das wichtigste Mittel zur Vergrößerung seines Körpers gegeben ist (WURMBACH 1957). Somit müßte die aufgenommene Wassermenge und die damit verbundene Gewichtsveränderung in den Zellvergrößerungsphasen auf gravimetrischem Weg meßbar sein. Dies bedeutet, daß es

durch Gewichtsermittlungen an Eiern möglich ist, den embryonalen Entwicklungsstand annähernd zu beschreiben, weil die Wasseraufnahme eben zu charakteristischen Entwicklungszeitpunkten erfolgt. Auf diesem Weg ist dann eine vergleichende Beschreibung des Entwicklungsstandes von solchen Eiern der gleichen Art möglich, die nachfolgend, ohne daß es zu Beeinträchtigungen der Embryonen gekommen ist, im Brutschrank noch zum Schlupf gebracht werden können.

Die gravimetrische Beschreibung des Entwicklungsstandes der Embryonen nur durch das mittlere Eigewicht konnte wegen der großen Schwankungsbreite der einzelnen Meßwerte nicht die gewünschte Aussagekraft besitzen. Für die Auswertungen wurden daher zusätzlich sechs Gewichtsklassen für Eier der drei Arten definiert und diesen die einzelnen Eier zugeordnet (Tab. 1).

Tab. 1 : Gewichtsklassen (GWKL) und die zugehörigen Eigewichte (mg) der untersuchten Chorthippus-Arten.

Gewichtsklassen (GWKL)	Eigewichte (mg) der Chorthippus-Arten		
	Ch.biguttulus	Ch.brunneus	Ch.parallelus
1	≤ 2,5	≤ 3,0	≤ 3,0
2	> 2,5 < 3,5	> 3,0 < 4,0	> 3,0 < 4,0
3	> 3,5 < 4,5	> 4,0 < 5,0	> 4,0 < 5,0
4	> 4,5 < 5,5	> 5,0 < 6,0	> 5,0 < 6,0
5	> 5,5 < 6,5	> 6,0 < 7,0	> 6,0 < 7,0
6	≥ 6,5	≥ 7,0	≥ 7,0

Ausgehend von den für die Arten berechneten Gewichtsdifferenzen zwischen Ablage- und Schlupfgewichten wurden die sechs Gewichtsklassen in Schritten von einem Milligramm gebildet. Die Gewichtsklasse 1 umfaßt annäherungsweise die Eier, bei denen es noch zu keiner Wasseraufnahme gekommen sein dürfte.

Haltung der Zuchttiere im Freiland und Labor

Die Haltung der Zuchttiere im Freiland erfolgte in eigens hierfür konstruierten Zuchtzelten (Abb. 1). Diese einer Emergenzfalle (ILLIES 1971) nachempfundenen Zuchtzelte bestanden aus einem hölzernen Bodenteil von 30 cm Breite und 60 cm Länge, in den ein mit Gras bewachsener Bodenabschnitt bündig eingepaßt wurde, und einer dachförmig bis 50 cm darüber gespannten Gazeabdeckung, die mit dem Bodenteil fest und dicht verbunden war. Ein in die Gaze eingearbeiteter Klettverschluß ermöglichte ein einfaches Öffnen und Schließen der Zelte.

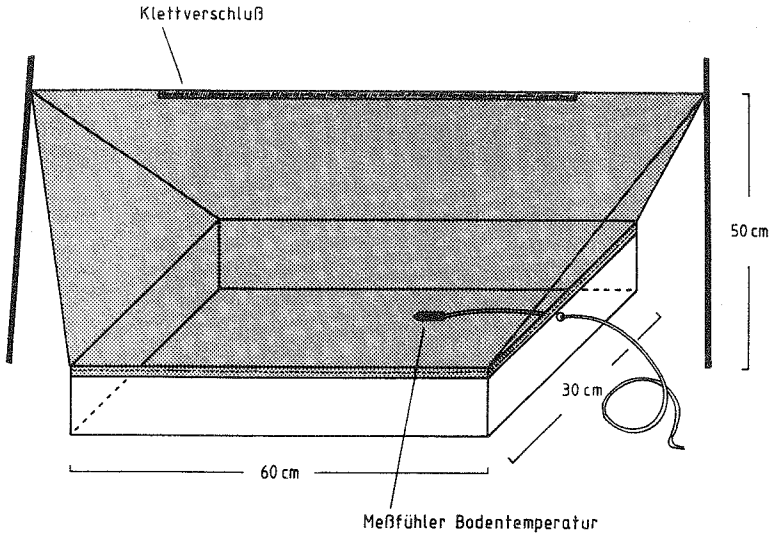


Abb. 1: Zuchtbehälter mit Meßfühler für die Bodentemperatur.

Adulte Feldheuschrecken der Arten *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* konnten 1988 und 1989 sowohl auf dem Freigelände des Institutes für Landwirtschaftliche Zoologie und Bienenkunde der Universität Bonn und zum Teil auch kurzfristig in den dortigen Laborräumen gehalten werden. Zu Beginn der Haltungsperioden wurden die für Zuchtzwecke benötigten Tiere aus verschiedenen Vorkommen der Nordeifel gefangen. Gefangen wurden ausschließlich Imagines. In den beiden Jahren begannen die eigentlichen Haltungszeiträume im Freigelände jeweils am 10. August. Der Abb. 2 ist der schematische Versuchsaufbau beider Haltungszeiträume zu entnehmen.

In der Haltungsperiode 1988 wurden neun Zuchtzelte eben in den Erdboden eingelassen, fünfzehn weitere so, daß sie in einem Neigungswinkel von 45° nach Süden ausgerichtet waren. Im Haltungszeitraum 1989 besaßen alle 24 Zuchtzelte eine 45°-Ausrichtung nach Süden. Zwölf der Zuchtzelte besaßen alljährlich in einem Zentimeter Tiefe unter der Erdbodenoberfläche einen Bodentemperaturmeßfühler (Abb.1). Die Haltung von *Ch. brunneus* erfolgte in beiden Jahren ausschließlich in den geneigten Zuchtzelten. 1988 waren von den ebenen Zuchtzelten sechs mit *Ch. parallelus* und drei mit Individuen von *Ch. biguttulus* besetzt. Auf die ebene Haltungsform wurde bei *Ch. brunneus* grundsätzlich verzichtet, da die Tiere hier wegen ihrer Wärmebedürftigkeit kaum zur Eiablage hätten kommen können. In allen Jahren und für alle Arten gleich wurde jedes Zuchtzelt mit 5 männlichen und 10 weiblichen Tieren belegt.

Während der Haltung konnten sich die Tiere von dem aufwachsenden Grasbestand ernähren. In allen Versuchseinheiten wuchs die Vegetation während der beiden Haltungsperioden abgesehen von der Nahrungsauf-

nahme durch die Heuschrecken ungestört auf. 1988 wurde die Haltung aller Tiere im Freigelände am 15. Oktober beendet, nachdem die Populationen fast vollständig abgestorben waren. Die bis dahin überlebenden weiblichen Tiere, vier *Ch. biguttulus* und neun *Ch. brunneus*, wurden in eine anschließende Laborhaltung überführt. Aus arbeitstechnischen Gründen endete die Freilandhaltung 1989 artverschieden zwischen dem 2. und 9. Oktober (vgl. Tab. 2).

Das 1988 ins Labor überführte weibliche Tiermaterial erfuhr dort noch für drei Tage eine Haltung in Glasbecken im Brutschrank bei 25 °C. Die Glasbecken von 50 x 25 x 30 cm Größe waren mit gazebespannten Holzdeckeln nach oben verschlossen, auf dem Boden befand sich zur Isolierung und Eiablage eine vier Zentimeter hohe Sandschicht. Die Glasbecken enthielten ein ständiges Frischfutterangebot für die Tiere in Form von Gras, das in Wasser eingestellt war. Zur Wasserversorgung der Tiere wurde täglich mit einer Sprühflasche Wasser in die Glasbecken gesprüht. Über den Zuchtbehältern befanden sich zur Belichtung Leuchtstoffröhren, die eine helle und dunkle Tagesperiode von jeweils zwölf Stunden simulierten. In der gleichen Haltungsform wurden 1990 je Art sechs weibliche und 3 männliche Tiere für sechs Tage bei 25 °C. gehalten und anschließend das abgelegte Eimaterial entnommen.

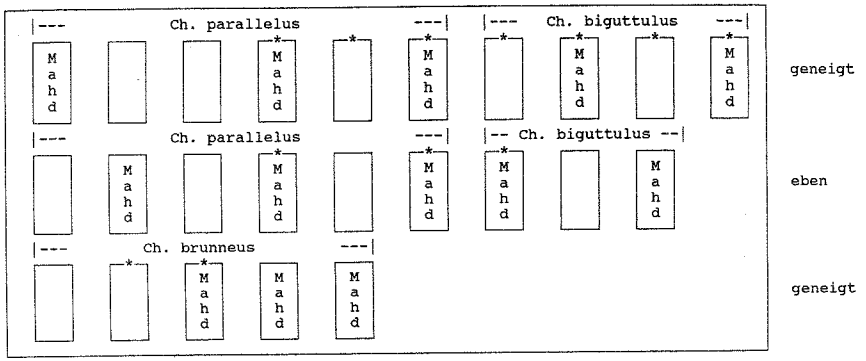
Behandlung der Zuchtzelte nach der Haltungsperiode

Erst nach Abschluß der Haltungsperiode wurde der Grasaufwuchs in den dafür vorgesehenen Varianten (s. Abb.2) mit einer Rasenschere gleichmäßig gekürzt und entfernt. Die Vegetation konnte durch diese Behandlung nach den Haltungsperioden eine maximale Höhe zwischen 5 und 10 Zentimetern erreichen. In den anderen Varianten konnte sich die Vegetation nach der Haltungsperiode völlig ungestört entwickeln. So erreichten die nicht geschnittenen Varianten bis zum Mai des Folgejahres eine maximale Aufwuchshöhe von ca. 40 Zentimetern.

Gewinnung der Eier

Zur Gewinnung der Eier aus den Zuchtzelten wurden die bewachsenen Bodenabschnitte sektorweise entnommen, die Erde im Wasserbad ausgespült und die so freigelegten Eikokons aus dem Wurzelfilz bzw. von der Wasseroberfläche abgesammelt. Ähnlich erfolgte die Auswaschung der Eikokons aus der Laborhaltung, hier konnte die Sandschicht der Glasbecken feucht ausgesiebt werden, womit die Gelege freigelegt waren. Eine Übersicht zu den einzelnen Entnahmeterminen sowie über die späteren Bebrütungen gibt die Tab. 2. Nach der Gewinnung der Eikokons wurden diese sofort anschließend vorsichtig aufgebrochen und die im Kokon gesamt enthaltenen Eier sowie der Anteil letaler Eier registriert, wobei letztere auch ausgesondert wurden. Die vitalen Eier eines Kokons wurden sodann gelegeweise in markierten Petrischalen auf einer Schicht feuchten Sandes und Filterpapier gelagert.

Versuchsanordnung der Zuchtzelte zwischen dem 10.8.1988 und dem 15.7.1989



Versuchsanordnung der Zuchtzelte zwischen dem 10.8.1989 und dem 15.7.1990

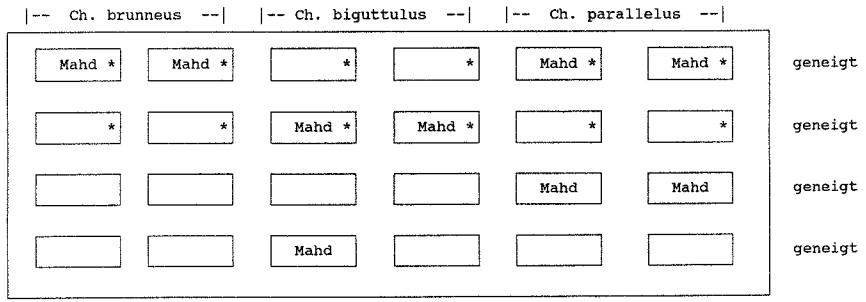


Abb. 2: Schematischer Versuchsaufbau der Freilandhaltung in den Untersuchungsjahren 1988/89 und 1989/90
(* : Variante mit einem Bodentemperaturmeßfühler)

Tab. 2: Tabellarische Übersicht zu den Entnahmeterminen je Art und Haltungsform sowie der Bebrütungstemperaturen. Art = BI: *Ch.biguttulus,* BR: *Ch.brunneus,* PA: *Ch.parallelus.* Haltung = 10: eben ohne Mahd, 11: eben mit Mahd, 20: geneigt ohne Mahd, 21: geneigt mit Mahd, 30: Laborhaltung. * = hier Bebrütung der Eier.

"Obergruppen" Art	Haltung	Termin	Bebrütungstemperaturen 15°	20°	25°	30°	35°	40°
Freilandhaltung								
BI	10	17.10.88	*	*	*	*	*	*
BI	20	17.10.88		*	*	*	*	*
BI	11	28.03.89		*	*	*		
BI	21	28.03.89			*	*		
BI	11	17.05.89		*	*	*		
BI	21	17.05.89		*	*	*		
BI	20	03.10.89	*	*	*	*	*	
BI	20	04.10.89	*	*	*	*	*	
BI	20	05.10.89	*	*	*	*	*	
BI	21	27.02.90			*	*	*	
BI	20	19.04.90			*	*	*	
BR	20	17.10.88	*	*	*	*	*	*
BR	21	17.05.89		*	*	*		
BR	20	05.10.89	*	*	*	*	*	
BR	20	09.10.89	*	*	*	*	*	
BR	20	28.02.90		*	*	*		
BR	21	28.02.90			*	*	*	
BR	20	19.04.90		*	*	*		
BR	21	19.04.90			*	*	*	
PA	10	17.10.88	*	*	*	*	*	*
PA	20	17.10.88	*	*	*	*	*	
PA	11	01.02.89			*	*	*	
PA	21	01.02.89			*	*	*	
PA	10	28.03.89		*	*	*		
PA	11	28.03.89		*	*	*		
PA	20	28.03.89		*	*	*		
PA	21	28.03.89		*	*	*		
PA	10	03.05.89		*	*	*		
PA	20	03.05.89		*	*	*		
PA	10	17.05.89		*	*	*		
PA	20	17.05.89		*	*	*		
PA	20	02.10.89	*	*	*	*	*	
PA	20	27.02.90			*	*	*	
PA	20	18.04.90				*		
PA	21	18.04.90			*	*		
Laborhaltungen								
BI	30	02.11.88			*	*		
BI	30	14.05.90						
BR	30	02.11.88			*	*		
BR	30	14.05.90						
PA	30	14.05.90						

Wägungen der Eier

Alle Eier wurden nach dem Vereinzeln gelegeweise in Gruppen von 5 oder weniger Eiern gewogen und die Meßwerte registriert. Hieraus wurden später die mittleren Eigewichte der Einzelgelege berechnet. Die Eier einer Wägegruppe wurden anschließend in vormarkierten Petrischalen auf einer Schicht feuchten Sandes und Filterpapier gelagert. Wenn die Eier in der weiteren Bearbeitung im Labor erneut gewogen wurden, so geschah dies immer mit den gleichen Eigruppen, die schon zuvor gemeinsam gewogen worden waren. Alle Messungen erfolgten grundsätzlich auf einer Sartorius-Analysenwaage, deren Meßgenauigkeit ± 0,05 mg betrug.

Überwinterung von Eiern

Eier aus der Laborhaltung sowie die bei den Entnahmen im Oktober 1988 und 1989 aus den Freilandhaltungen gewonnenen Eier wurden vor den eigentlichen Bebrütungen noch für 120 Tage im Labor bei 5 °C. gelagert. Die Eier aus allen anderen Entnahmen erhielten keine derartige Kühlperiode im Labor, da diese schon im Freiland eine hinreichend lange Kaltphase erfuhren, die regelmäßig zur Brechung der Embryonalruhe für notwendig erachtet wurde.

Behandlungen von Eiern aus den Laborzuchten

Eier, die 1988 im Labor gewonnen waren, wurden nach der Gewichtsermittlung noch 6 Tage lang bei 25 °C. zwischengelagert. Die Hälfte der Eier kam dann in die Kühlung bei 5 °C., die andere Hälfte verblieb noch für 28 weitere Tage bei 25 °C. und wurde die ganze Zeit über wöchentlich mehrmalig gewogen . Erst dann gelangten diese Eier in die Kühlung und später in Bebrütungen. Weitere Eier, die 1990 aus Laborhaltungen gewonnen waren, wurden für 115 Tage bei 20 °C. gelagert und in dieser Zeit an drei Terminen - dem 1., 65. und 115. Tag - gewogen. Diese Eier wurden nicht in Bebrütungen übernommen.

Bebrütung der Eier

Zur Bebrütung der Eier standen Brutschränke für konstante Temperaturen von 15°, 20°, 25°, 30°, 35° und 40 °C. zur Verfügung. Die tatsächliche Belegung der verschiedenen Brutschränke mit Eiern aus den einzelnen Entnahmeterminen ist der Tab. 2 zu entnehmen. Das Eimaterial wurde bei den Bebrütungen in abgedeckelten Petrischalen auf einer Schicht von ständig feuchtem Sand und Filterpapier gelagert. Für die Bebrütungen waren die Eier eines Eikokons schon bei der ersten Wägung so in Gruppen aufgeteilt worden, daß diese in Kleingruppen von zwei bis fünf Eiern auf mehrere Temperaturbereiche verteilt werden konnten. So konnten Eier eines Geleges beispielsweise sowohl bei 20°, 25° und 30 °C. bebrütet werden. Zweck dieser Versuchsanordnung war es, den Temperatureinfluß auf die Bebrütungsdauer von "Geschwistereiern" zu ermitteln, um so eine möglichst gleichmäßige Verteilung der Eier auf die Temperaturbereiche zu erzielen. Genetisch bedingte Einflüsse sollten möglichst von Einflüssen der Umwelt trennbar bleiben.

Während der Bebrütungen erfolgten an großen Anteilen der Eier aus den Oktoberentnahmen sowie der aus der Laborhaltung tägliche Gewichtsermittlungen. Hierzu mußten die Petrischalen alle 24 Stunden kurzfristig aus den Brutschränken entnommen werden.

Im Regelfall blieben die Eier so lange im Brutschrank, bis der Larvenschlupf abgeschlossen war. Wenn Eier nicht zum Schlupf gelangten und kein Anzeichen einer weiteren Entwicklung feststellbar war, wurden sie aus den Brutschränken entfernt. Das nicht geschlüpfte Eimaterial aus der Haltungsperiode 1988 wurde verworfen, solches aus der Haltungsperiode 1989 gelangte zu weiteren Untersuchungszwecken nochmals in eine Kühlperiode von 120 Tagen bei 5 °C. und anschließend in den Brutschrank bei 25 °C.

Erfassung des Larvenschlupfes im Labor

Das Schlüpfen von Larven wurde täglich gegen 10 Uhr für die einzelnen Eigruppen kontrolliert, registriert und geschlüpfte Tiere entnommen. Die Dauer der Bebrütung wird als Wärmesumme in Grad Kelvin ausgedrückt, wobei dieser Wert durch die Multiplikation der Bruttemperatur mit der zum Schlupf der Larven benötigten Tage gebildet wird (BRUCKHAUS 1990b).

Erfassung des Larvenschlupfes in den Zuchtzelten

Aus beiden Haltungsperioden sollte der Larvenschlupf auch unter den Jahresbedingungen im Freiland registriert werden. Hierzu konnten Beobachtungen an jeweils 12 Zuchtzelten gemacht werden, die nicht für die Eigewinnung und weitere Bebrütung unter Laborbedingungen vorgesehen waren. Diese Zuchtzelte wurden täglich in den warmen Mittagsstunden auf geschlüpfte Larven überprüft. Nach dem Einsetzen des Larvenschlupfes war jedoch keine quantitative Auswertung des Schlupfes möglich, da einerseits bei den Kontrollen die geschlüpften Larven nicht vollständig zu entnehmen waren und andererseits auch die Larvenmortalität nicht zu erfassen war.

Erfassung der Bodentemperaturen im Freiland

Die Hälfte der 24 Zuchtzelte waren in einem Zentimeter Bodentiefe mit Temperatur-Meßfühlern ausgestattet, um die Temperaturen in dem Bodenbereich zu registrieren, in dem sich die abgelegten Eier befanden. Die Messungen und Erfassungen der Temperaturen erfolgten mit Bodentemperaturgebern und einem Datalogger nach Dr. WEIHOFEN, Vertrieb durch die Adolf Thies GmbH & Co KG, Göttingen.

Biometrische Auswertung der Eigewichte und Bebrütungsdauer

Die statistische Auswertung der Versuchsdaten erfolgte mit Hilfe des Programmpaketes SAS. Der Grunddatenbestand wurde einer Normalitätsprüfung unterzogen, die die angenommene Normalität der Datenstruktur belegte. Häufigkeitsrechnungen erfolgten mit der Prozedur FREQ, Berechnungen von Korrelationen waren mit der Prozedur CORR möglich. Wegen

nicht balancierter Daten wurden Mittelwertvergleiche mit Hilfe einfaktorieller Varianzanalysen nach der Prozedur GLM abgewickelt, wobei die im F-Test (nach SCHEFFE) ermittelten Werte statistisch gesehen bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% als gesichert (*) und bei 1% als hoch gesichert (**) gelten. Im vorliegenden Text wird auf die Darstellung der signifikanten Unterschiede aus technischen Gründen meist verzichtet. Diese werden erst im Tabellenanhang in einer matrixförmigen Art präsentiert. Ebenfalls mit der Prozedur GLM wurden die Berechnungen zur Regression durchgeführt.

4. Eigewichte aus Laborhaltungen vor der Kühlperiode

Die Haltung der Feldheuschrecken-Arten im Labor diente der Gewinnung von Eiern schon kurz nach der Ablage, um daran anschließend anhand der Wasseraufnahme die Entwicklung unter kontrollierten Brutschrankbedingungen bei 20 bzw. 25 °C. zu überprüfen. Weil diese Erhebungen dem besseren Verständnis von Entwicklungsvorgängen in den Feldheuschreckeneiern im Freiland dienten, sollen diese Befunde aus der Laborarbeit auch gesondert am Anfang der Ergebnisbesprechungen dargestellt werden.

4.1. Die durchschnittlichen Eigewichte

Einen Überblick zu den durchschnittlichen Eigewichten der drei Arten im Anschluß an die Haltungsperioden gibt die Tab. 3, zu weiteren durchschnittlichen Gewichtsentwicklungen unter verschiedenen Laborbedingungen informieren später die Abb. 3, 4 und 5.

Tab. 3: Durchschnittliche Eigewichte nach den Laborhaltungen von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* bei 25 °C.. Kürzel "Laborentnahmen" siehe Tab. 2.

Laborentnahmen	Mittleres Eigewicht bei Entnahme (mg)	Anzahl vitaler Eier	Tage Haltung
BI 30 02.11.88	2,50	80	3
BI 30 14.05.90	2,69	143	6
BR 30 02.11.88	3,11	595	3
BR 30 14.05.90	2,79	215	6
PA 30 14.05.90	3,45	97	6

Die festgestellten mittleren Eigewichte entsprechen selbst bei Berücksichtigung unterschiedlich langer Haltungsperioden und damit Entwicklungs- und Wasseraufnahmemöglichkeiten nicht allgemein den vorliegenden Literaturangaben. Gute Übereinstimmungen jedoch ergeben sich zu INGRISCH (1983a, 1983b). Dort liegen folgende Gewichtsangaben vor: *Ch. biguttulus* 2,4 mg, *Ch. brunneus* 3,1 mg und *Ch. parallelus* 3,8 mg. Die Eier wurden hier zweimal wöchentlich entnommen; es muß somit von einer durchschnittlichen Haltungsdauer von 3,5 Tagen ausgegangen werden. MORIARTY (1969a, 1969b, 1970) macht Angaben zum Eigewicht 24 Stunden nach der Eiablage und gibt bei *Ch. brunneus* ein Ablagegewicht von 2,4 mg an, bei *Ch. parallelus* ist das Wiegeergebnis 3,2 mg.

Die Eier aus der sechstägigen Haltungsperiode 1990 (s. Tab. 3) wiesen in der folgenden Lagerung bei 20 °C. am Lagerungstag 65. und 115. deutlich gestiegene Durchschnittsgewichte auf (Abb. 3). Der Anstieg vom 1. Tag auf den 65. bzw. 115. Tag betrug bei *Ch. biguttulus* ca. 1,1 bzw. 1,3 mg. Die entsprechenden Werte für *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* beliefen sich auf ca. 1,4 mg bzw. 1,6 sowie ca. 1,0 bzw. 1,1 mg. Bei allen drei Arten kam es unter diesen Bedingungen offensichtlich zu Gewichtsanstiegen, die in der Anfangsphase der Lagerung stärker ausgeprägt waren als zum Ende. Die steigenden Eigewichte deuten allgemein auf fortschreitende Entwicklungsvorgänge in den Eiern hin.

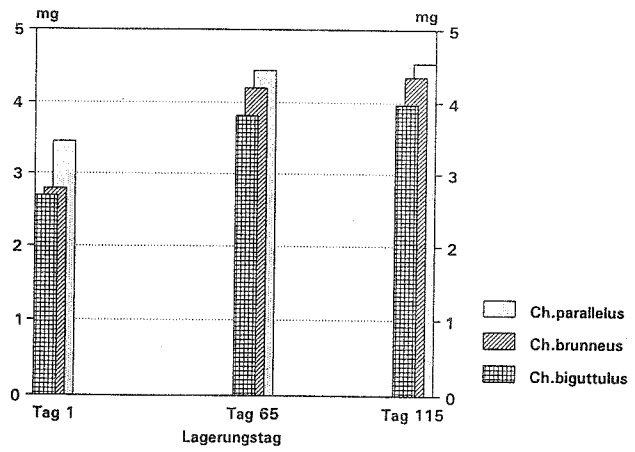


Abb. 3: Durchschnittliche Eigewichte von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* am 1., 65. und 115. Tag der Lagerung bei 20 °C..

Das schnelle Anwachsen der Eigewichte bis zum 65. Tag bietet gute Übereinstimmungen zu bislang bekannten Ergebnissen. MORIARTY (1970) beschreibt bei 20 °C. ein maximales Ansteigen der Durchschnittsgewichte für Eier von *Ch. brunneus* (0,9 mg) und *Ch. parallelus* (0,8 mg) nach 6 Wochen Lagerungsdauer. INGRISCH (1983a) stellte nach einer nur 4-wöchigen Lagerungsdauer ebenfalls erhebliche durchschnittliche Gewichtsanstiege bei *Ch. biguttulus* (0,9 mg), *Ch. brunneus* (1,9 mg) und *Ch. parallelus* (1,0 mg) fest.

An zufällig ausgewählten Eigruppen von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* der dreitägigen Haltungsperiode konnte die Entwicklung der Eigewichte während der 28-tägigen Lagerung bei 25 °C. noch genauer betrachtet werden (Abb. 4 u. 5).

Für beide Arten präsentiert sich der Verlauf der Durchschnittsgewichte mit Abschnitten von stark steigenden, stagnierenden, aber auch abfallenden Gewichten selbst ohne Einbeziehung der fehlenden Meßwerte, die auf Grund von Trendberechnungen eingefügt wurden (gestrichelte Kurvenabschnitte). Im Zeitverlauf erhöhen sich die Eigewichte beider Arten, weil der Gewichtszuwachs den -verlust übersteigt. Die unterschiedliche zeitliche Abfolge der Höhe von Gewichtszuwachs und -verlust ist jedoch artverschieden, wobei der Kurvenverlauf bei *Ch. brunneus* eher gleichmäßig gestuft wirkt, der von *Ch. biguttulus* hingegen größere Schwingungen aufweist.

In den Ergebnissen zeigen sich bei beiden Arten neue Befunde zum Verlauf der Eigewichtsentwicklung im Anschluß an die Eiablage. Bislang wurden in der vorliegenden Literatur zu mitteleuropäischen Feldheuschreckenarten die Eigewichtsanstiege immer als sigmoider Kurvenverlauf dargestellt, der keine zwischenzeitlichen Gewichtsverluste erkennen ließ (MORIARTY 1970; INGRISCH 1983a), obwohl der Lehrbuchauffasung (BEIER 1972) folgend erhebliche Wasserverluste und damit einhergehende Gewichtsrückgänge auch bei den einheimischen Feldheuschreckenarten zu erwarten wären. Denkbar erschiene es, daß die Phasen der Gewichtsverluste durch die Bearbeiter nicht dokumentiert werden konnten, weil diese nur wöchentliche Wägungen durchgeführt hatten und somit in der Zwischenzeit aufgetretene kurzfristige Gewichtsverluste nicht registriert wurden. Untersuchungen mit täglichen Gewichtskontrollen (PARIHAR & PAL 1978) bei Feldheuschreckenarten aus ariden Klimabereichen bestätigen jedoch schwankende Gewichtsverläufe im Anschluß an die Eiablage.

Aus den Ergebnissen ist jedoch nicht zu entnehmen, auf welche Entwicklungsstadien die dargestellten Gewichtsveränderungen entfallen. In den festgestellten Gewichtsschwankungsbereichen kommen aber Grenzen einer genauen gewichtsbezogenen Beschreibung des Entwicklungsstandes zum Ausdruck, da das mehrfache Absinken und Steigen der Durchschnittsgewichte gleiche Werte zu unterschiedlichen Zeitpunkten zur Folge haben kann. Dennoch sind die Resultate als Indiz für die Richtigkeit der oben erläuterten Hypothese (Kap. 3) zu werten.

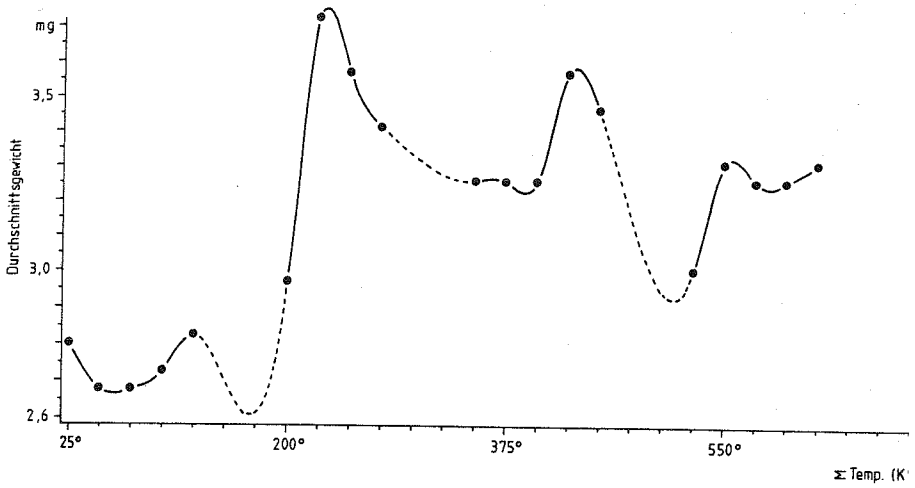


Abb. 4: Durchschnittlicher Gewichtsverlauf bei Eiern von *Ch. biguttulus* aus Laborhaltung während einer 25-tägigen Lagerung bei 25 °C. (Punkte: Durchschnittsgewicht; Strichlinie: Geschätzter Kurvenverlauf bei fehlenden Meßwerten.

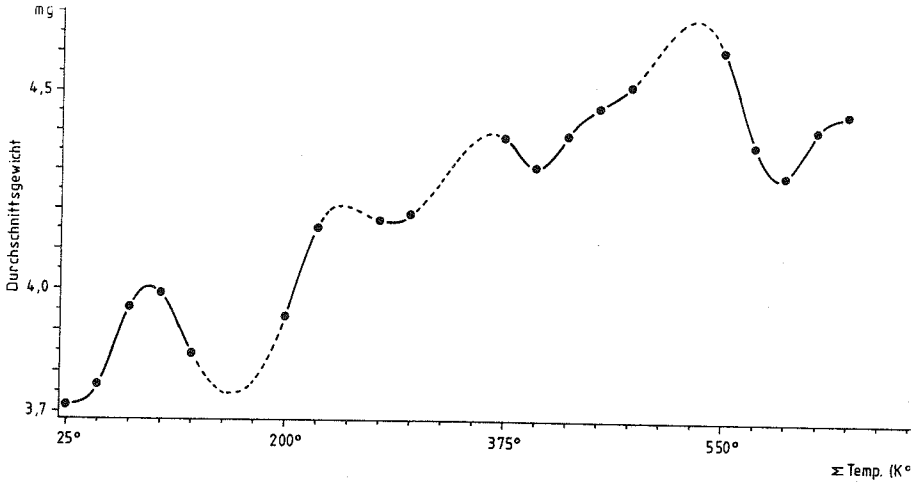


Abb. 5: Durchschnittlicher Gewichtsverlauf bei Eiern von *Ch. brunneus* aus Laborhaltung während einer 26-tägigen Lagerung bei 25 °C. (Punkte: Durchschnittsgewicht; Strichlinie: Geschätzter Kurvenverlauf bei fehlenden Meßwerten.

4.2. Die Gewichtsklassenverteilung der Eier

Die deutlichen Gewichtsanstiege (vgl. Abb. 3) während der 115-tägigen Lagerung hatten auch verschiedene Veränderungen der Gewichtsklassenverteilungen zur Folge (Abb. 6, 7 und 8). Zum Beginn der Lagerung entfielen gut 90 % der Eier von *Ch. biguttulus* auf die Gewichtsklasse 2, die restlichen lagen noch darunter in Gewichtsklasse 1 (Abb. 6). Sie hatten dann bis zum Lagerungstag 65 und 115 offensichtlich nur die Gewichtsklasse 2 erreichen können. Die Eier aber, die am Tag 1 schon in Gewichtsklasse 2 vorgelegen hatten, konnten alle bis zum Tag 65 bzw. 115 wenigstens in die Gewichtsklasse 3 aufsteigen. Zu einem geringen Anteil wurde bei Eiern am Tag 65 und 115 sogar die Gewichtsklasse 4 ermittelt, wobei sich dieser Anteil zwischen beiden Terminen noch vergrößert. Die Ergebnisse belegen bei *Ch. biguttulus* Eigewichtsentwicklungen bis zu den Gewichtsklassen 3 und 4. Bei einem geringen Anteil von Eiern stagniert das Gewicht nach dem Erreichen der Gewichtsklasse 2.

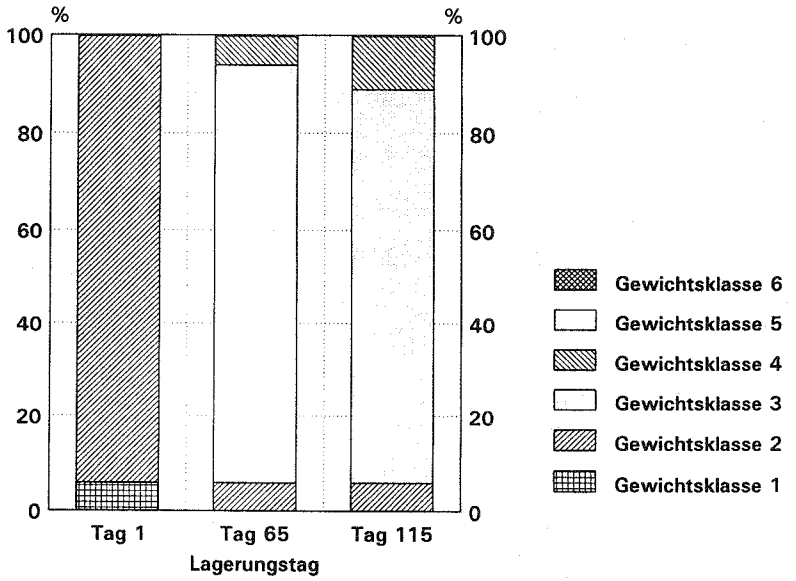


Abb. 6: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. biguttulus* am Tag 1, 65 und 115 der Lagerung bei 20 °C.

Die Eier von *Ch. brunneus* waren am ersten Lagerungstag noch zu rund 80 % der Gewichtsklasse 1 zugeordnet, der Rest hatte schon die Klasse 2 erreicht (Abb. 7). Bis zum Tag 65 entwickelte sich knapp die Hälfte der Eier bis in die Gewichtsklasse 2, ein ähnlich hoher Anteil hatte schon die Gewichtsklasse 3 erreicht und einige Eier konnten sogar in die Gewichtsklasse 4 aufsteigen. Am Ende der Lagerung war das anteilige Aufkommen von Eiern in der Gewichtsklasse 4 noch weiter angestiegen; das der Gewichtsklasse 2 sank annähernd um den gleichen Anteil. Die prozentuale Gewichtsklassenverteilung der Eier läßt bei *Ch. brunneus* während der 115-tägigen Lagerung eine langsame Erhöhung der Eigewichte von Gewichtsklasse 1 nach 4 erkennen.

Bei *Ch. parallelus* verläuft die Entwicklung der Eigewichte in den 115 Tagen Lagerung bei 20 °C. ebenfalls innerhalb der Gewichtsklassen 1 bis 4 (Abb. 8). Nachdem am Tag 1 ca. 90 % der Eier der Gewichtsklasse 2 und ca. 10 % noch der Gewichtsklasse 1 angehörten, stellte sich am Tag 65 die ungefähr gleiche Verteilung jeweils auf eine Gewichtsklasse darüber ein. Bis zum Tag 115 konnten alle Eier ihr Gewicht soweit erhöhen, daß sie die Gewichtsklasse 4 erreicht hatten.

Bei den Eiern der drei Chorthippus-Arten machten sich in den 115 Tagen Lagerung bei 20 °C. keine gleichmäßigen Gewichtsentwicklungen bemerkbar. Eier von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* erwiesen sich in dem Fortschritt der Eigewichtsentwicklung nach 115 Tagen bei 20 °C., im Gegensatz zu denen von *Ch. parallelus*, als sehr unausgeglichen. Zuvor lagen bei allen Arten unterschiedliche Gewichtsklassen vor.

Die Eier von *Ch. biguttulus*, die erst kurz vor der Temperatursenkung abgelegt wurden - also die Vertreter der Gewichtsklasse 1 - erreichen in der Folgezeit auch nur die Gewichtsklasse 2. Hingegen können die schon früher abgelegten Eier, deren Embryonalentwicklung also schon etwas länger bei 25 °C. ablief, trotz der Temperatursenkung auf 20 °C. Lagerungstemperatur in die Gewichtsklassen 3 und 4 gelangen. Ähnliches ist mit veränderten Prozentzahlen auch bei *Ch. brunneus* zu ersehen. Hier scheint also gegenüber *Ch. biguttulus* eine längere Aufenthaltsdauer im höheren Temperaturbereich notwendig zu sein, um später die Gewichtsklassen 3 und 4 zu erreichen.

Vergleichbare Auswirkungen der Temperaturabsenkung sind bei *Ch. parallelus* nur der anfänglichen Gewichtsentwicklung zu entnehmen, am Ende der Untersuchungsreihe hatten alle Eier die Gewichtsklasse 4 erlangt. Offenbar zeigen sich die Biotoppräferenzen der Arten schon hier in Temperaturabhängigkeiten bei Entwicklungsvorgängen. Die Vermutung ist naheliegend, daß die gezeigten Auswirkungen in den Gewichtsklassen 2 und 4 auf der Grundlage von Dormanzerscheinungen aufgetreten sein dürften. Dies läßt sich durch die bisher vorliegenden Gewichtsklassenverteilungen zur Zeit noch nicht belegen.

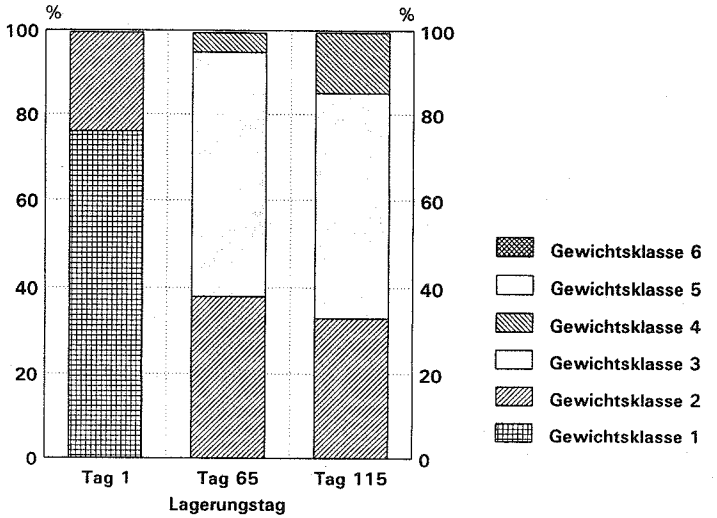


Abb. 7: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. brunneus* am Tag 1, 65 und 115 der Lagerung bei 20 °C.

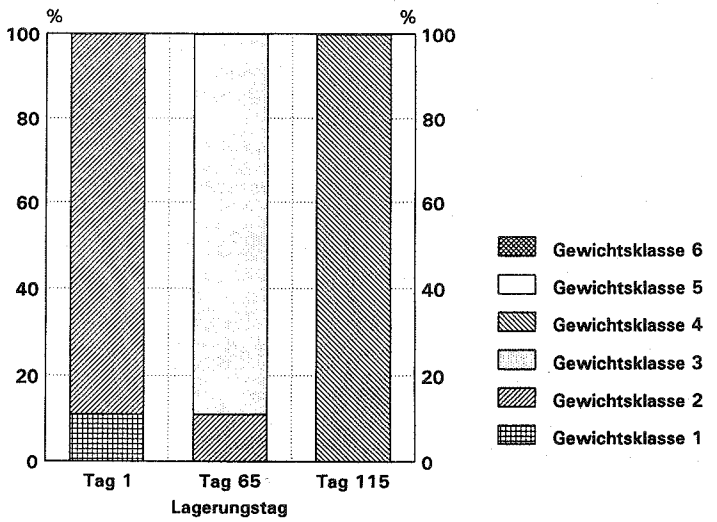


Abb. 8: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. parallelus* am Tag 1, 65 und 115 der Lagerung bei 20 °C.

4.3. Resumé der Ergebnisse

Im Labor gewonnene Eier wiesen bei den Entnahmen und in den sich daran anschließenden Zwischenlagerungen Eigewichte auf, die Rückschlüsse auf das Entwicklungsgeschehen in den Eiern möglich erscheinen lassen. Die Eigewichte von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* wiesen in den 115-tägigen Lagerungen nach der Ablage ein tendenziell steigendes Durchschnittsgewicht auf. In einer zusätzlich durchgeführten Untersuchungsreihe mit den zwei erstgenannten Arten, bei der zum Teil im täglichen Abstand Gewichtsregistrierungen vorgenommen wurden, konnten darüber hinaus auch Zeitabschnitte mit kurzfristig fallenden Eigewichten belegt werden.

Bei einer Aufteilung der Eier auf die zugeordneten Eigewichtsklassen ließen sich zu verschiedenen Zeitpunkten in der 115-tägigen Lagerung erhebliche Gewichtsdifferenzen zwischen den Eiern aufzeigen, die bei der Betrachtung der Durchschnittsgewichte verborgen blieben. In den vorgefundenen Gewichtsklassenverteilungen zeigte sich ein unterschiedliches Vermögen der Arten für Gewichtsentwicklung ihrer Eier nach einer Temperaturabsenkung. Die bisherigen Ergebnisse deuten auf das Vorliegen von Dormanzerscheinungen innerhalb der Gewichtsklassen 2 und 4 hin.

5. Eigewichte bei der Entnahme aus dem Freiland

5.1. Die durchschnittlichen Eigewichte

Die durchschnittlichen Eigewichte sowohl aus den verschiedenen Freilandentnahme-Terminen als auch die Anzahl hierbei gewogener Eier zeigt die Tab. 4. Tab. A1 - A3 im Anhang geben ergänzend Auskunft zu signifikanten Gewichtsdifferenzen bei den einzelnen Arten auch unter Einbeziehung derjenigen im Labor gewonnenen Eier, die später noch bis zum Larvenschlupf bebrütet wurden. Alle Datentabellen sind zur gleichmäßigen Übersicht nach den Arten im Zeitverlauf getrennt aufgebaut.

Im Zeitverlauf der einzelnen Entnahmetermine zeigt sich allgemein die Tendenz steigender Durchschnittsgewichte bei allen Arten unabhängig von den jeweiligen Haltungsformen (Tab. 4). Es steht zu erwarten, daß die Gewichtsanstiege der Eier als Ergebnis einer fortschreitenden embryonalen Entwicklung verstanden werden müssen. Aus den Daten ist ersichtlich, daß bei allen Arten die durchschnittlichen Eigewichte der Entnahmen aus dem Oktober 1988 gesichert niedriger waren als die des Oktobers 1989. Abgesichert sind die Unterschiede zwischen ebener und geneigter Haltung bei den geprüften Arten; hier lagen die höheren Gewichte in der geneigten Variante. Bei keiner Art zeigte sich eine gesicherte Differenz zwischen den Bewirtschaftungsvarianten.

Bei der Betrachtung der Ergebnisse muß jedoch auf die in einigen Fällen unerwartet geringe Anzahl gewonnener Eier (5, 13 bzw. 35) verwiesen werden, da hier die Repräsentanz der Befunde wegen der kleinen Stichprobenumfänge nicht gesichert ist. Allerdings zeigen sich auch teilweise gute Übereinstimmungen zu Literaturangaben selbst bei der nur geringen Stichprobengröße von 35 Eiern (PA 21 vom 01.02.89). So konnte BRUCKHAUS (1990a) an Eiern von *Ch. parallelus*, die aus einer geneigten Freilandfläche zu Anfang Februar entnommen wurden, ein Durchschnittsgewicht von 4,4 mg ermitteln.

Mit Ausnahme einer Chorthippus-brunneus-Entnahmegruppe (BR 20 vom 17.10.88) waren die Gewichte der im Freiland entnommenen Eier immer erheblich höher als bei denen, die den Laborhaltungen entstammten. Dies gilt sowohl für die eigenen Laborhaltungen (vgl. Kap. 4.1) als auch für die aus der Literatur bekannten Angaben (MORIARTY 1969a, 1969b, 1970; INGRISCH 1983a, 1983b; BRUCKHAUS 1990a). Dieses entspricht den Erwartungen einerseits, da in den Eiern nach der Ablage sofort die Embryonalentwicklung beginnt und in der Folge Wasser aufgenommen wird, wenn dies nach Gunst der Umweltbedingungen möglich ist.

Andererseits muß darauf verwiesen werden, daß in den Laborhaltungen zwischen der Eiablage und -entnahme nur ein kurzer Zeitraum von maximal drei Tagen (Entnahmedatum 02.11.88) bzw. sechs Tagen (Entnahmedatum 14.05.90) von den Eiern für Entwicklungs- und Wasseraufnahmevorgänge genutzt werden konnte; im Freiland standen aber maximal rund 2 Monate zwischen der Eiablage und -entnahme für Entwicklungsvorgänge zur Verfügung. Bei anhaltend günstigen Entwicklungsmöglichkeiten im Freiland können sich so Gewichtsunterschiede zwischen den Eiern aus einer langen Freiland-Haltungsperiode gegenüber solchen ergeben, die aus einer kurzen Labor-Haltungsperiode entstammen. In den höheren Eigewichten deuten sich daher regelmäßig höhere durchschnittliche Entwicklungsstände an. Die höheren Gewichte der im Oktober aus Freilandhaltungen gewonnenen Eier gegenüber denen der Laborhaltungen werden folglich als Indikator für einen vergleichsweise höheren embryonalen Entwicklungsstand angesehen.

Dementsprechend sind auch die Gewichtsunterschiede sowohl zwischen den einzelnen Entnahmeterminen als auch -gruppen zu werten. Wesentlich ist an den vorgestellten Daten, daß bei den Eiern jeweils einer Art größere Gewichtsdifferenzen zwischen den Einzeljahren als zwischen den Haltungsvarianten festgestellt wurden.

Bei verschiedenen Laboruntersuchungen mit mehreren für Mitteleuropa typischen Feldheuschreckenarten konnten Abweichungen vom typischen Verlauf der Wasseraufnahme der Arten während der Embryonalentwicklung unter extremen Trockenheitsbedingungen gezeigt werden (MORIARTY 1969a, 1969b, 1970; INGRISCH 1983a, 1983b). Unter den hiesigen klimatischen Bedingungen kann es jedoch unter Freilandbedingungen kaum längerfristig zu derart extremen Trockenstreßsituationen für die Feldheuschreckeneier kommen, weil die oberflächennahe Bodenschicht, in der sich die Eier befinden, regelmäßig wenigstens durch Tau und leichte Niederschläge befeuchtet wird und den Eiern somit im Freiland auch eine Wasseraufnahme möglich ist.

Ein Fortschritt im durchschnittlichen Entwicklungsstand der Embryonen unter winterlich niedrigen Temperaturen konnte nach der Literaturauffassung nicht sicher erwartet werden. Entwicklungsfortschritte werden bei einheimischen Feldheuschreckenarten meist erst nach deutlichen Temperaturerhöhungen beschrieben, nicht aber bei bei Andauer winterlich niedriger Temperaturen (MORIARTY 1969a, 1969b, 1970; INGRISCH 1983a, 1983b). Andere Autoren weisen aber auch bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken auf die Fortsetzung der embryonalen Reifung selbst unter niedrigen Temperaturbedingungen hin (SÄNGER 1974, BRUCKHAUS 1990a).

Die eigenen Gewichtsermittlungen an den Eiern der drei Arten lassen erhebliche jahresbedingte (Temperatur-) Einflüsse zwischen den Eiablagezeiträumen 1988 und 1989 erkennen. Während der späteren Embryonalentwicklung sind weitere Jahreseinflüsse am Eigewicht nicht erkennbar, vermutlich aufgrund der frühzeitig eingetretenen Gewichtsunterschiede. Die Auswirkungen der angewendeten variablen Haltungsbedingungen - ebene/geneigte Haltung - liegen in der Beeinflussungsintensität, meßbar an den durchschnittlichen Eigewichten, für alle Arten unterhalb der des festgestellten Jahreseinflusses.

Tab. 4: Übersicht zu den ermittelten durchschnittlichen Eigewichten bei der Entnahme sowie der für Bebrütungen gewonnenen Eianzahl. Kürzel "Freilandentnahmen" s. Tab. 2.

Freilandentnahmen		mitt. Eigewicht bei Entnahme (mg)	Anzahl vitaler Eier
BI 10	17.10.88	3,63	478
BI 20	17.10.88	3,54	35
BI 11	28.03.89	4,38	35
BI 21	28.03.89	5,20	5
BI 11	17.05.89	5,75	13
BI 21	17.05.89	5,06	56
BI 20	03.10.89	3,59	185
BI 20	04.10.89	4,17	303
BI 20	05.10.89	3,91	68
BI 21	27.02.90	4,78	194
BI 20	19.04.90	5,06	185
BR 20	17.10.88	2,94	86
BR 21	17.05.89	6,01	141
BR 20	05.10.89	4,50	235
BR 20	09.10.89	4,46	524
BR 20	28.02.90	5,32	299
BR 21	28.02.90	4,68	86
BR 20	19.04.90	5,61	294
BR 21	19.04.90	5,60	310
PA 10	17.10.88	4,31	610
PA 20	17.10.88	4,80	312
PA 11	01.02.89	4,43	152
PA 21	01.02.89	4,21	35
PA 10	28.03.89	4,41	109
PA 11	28.03.89	5,14	383
PA 20	28.03.89	5,17	199
PA 21	28.03.89	4,87	252
PA 10	03.05.89	5,07	176
PA 20	03.05.89	5,81	74
PA 10	17.05.89	5,51	90
PA 20	17.05.89	6,36	173
PA 20	02.10.89	4,65	310
PA 20	27.02.90	5,17	142
PA 21	18.04.90	5,97	118

5.2. Die Gewichtsklassenverteilung der Eier

Die Gewichtsklasseneinteilung aller Eier, die später noch in Bebrütungen gelangten, werden in Tab. 5 zusammengefaßt. Gewichtsklasse 1 und 6 sind verglichen mit den Gewichtsklassen 2 bis 5 nur gering vertreten. Die meisten Eier gehören den Gewichtsklassen 3 und 4 an. Das Ergebnis erscheint plausibel, da durch die Entnahmetermine bedingt nur wenige Eier in frühen oder späten Entwicklungsstadien, also sehr leichte und schwere Eier, zu erwarten waren. (vgl. Kap. 5.1.). Das gehäufte Auftreten der Eier in den Gewichtsklassen 2 bis 5 wird ebenso durch die Entnahmetermine bedingt sein.

Tab. 5: Übersicht zur Verteilung der Eier auf die Gewichtsklassen nach den jeweiligen Entnahmegewichten.

ARTEN	Gewichtsklassen (GWKL 1-6) der vitalen Eier bei Entnahme						
Chorthippus	GWKL 1 Anzahl	GWKL 2 Anzahl	GWKL 3 Anzahl	GWKL 4 Anzahl	GWKL 5 Anzahl	GWKL 6 Anzahl	Summe
biguttulus (BI)	16	310	465	627	139	80	1637
brunneus (BR)	81	252	683	1059	346	149	2570
parallelus (PA)	3	354	1230	1137	342	69	3133

Die Ergebnisse der Aufspaltungen nach Gewichtsklassen jeweils für die einzelnen Arten, Haltungsvarianten und Entnahmezeitpunkte sind als absolute Anzahl und in prozentualer Angabe in Tab. 6 aufgelistet.

Tab. 6: Zuordnung der später bebrüteten Eier in die einzelnen Gewichtsklassen je Entnahmegruppe. (Kürzel siehe Tab. 2)

"Obergruppen"	Gewichtsklassen (GWKL) der Eier bei Entnahme												Eier ges.
	GWKL 1		GWKL 2		GWKL 3		GWKL 4		GWKL 5		GWKL 6		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	Σ N
BI 10 17.10.88	2	0,4	159	33,3	181	37,9	136	28,5	-	-	-	-	478
BI 20 17.10.88	5	14,3	15	42,9	13	37,1	2	5,7	-	-	-	-	35
BI 11 28.03.89	-	-	17	48,6	5	14,3	12	34,3	1	2,9	-	-	35
BI 21 28.03.89	-	-	-	-	-	-	5	100,0	-	-	-	-	5
BI 11 17.05.89	-	-	-	-	-	-	1	7,7	12	92,3	-	-	13
BI 21 17.05.89	-	-	-	-	-	-	10	17,9	20	35,7	26	46,4	56
BI 20 03.10.89	9	4,9	30	16,2	101	54,6	42	22,7	3	1,6	-	-	185
BI 20 04.10.89	-	-	43	14,2	67	22,1	137	45,2	32	10,6	24	7,9	303
BI 20 05.10.89	-	-	24	35,3	-	-	32	47,1	4	5,9	8	11,8	68
BI 21 27.02.90	-	-	4	2,1	46	23,7	97	50,0	28	14,4	19	9,8	194
BI 20 19.04.90	-	-	-	-	7	3,8	139	75,1	36	19,5	3	1,6	185
BI 30 02.11.88	-	-	18	22,5	45	56,3	14	17,5	3	3,8	-	-	80
BR 20 17.10.88	35	40,7	42	48,8	9	10,5	-	-	-	-	-	-	86
BR 21 17.05.89	-	-	-	-	7	5,0	55	39,0	60	42,6	19	13,5	141
BR 20 05.10.89	-	-	-	-	71	30,2	70	29,8	72	30,6	22	9,4	235
BR 20 09.10.89	8	1,5	25	4,8	196	37,4	201	38,4	79	15,1	15	2,9	524
BR 20 28.02.90	-	-	17	5,7	69	23,1	114	38,1	49	16,4	50	16,7	299
BR 21 28.02.90	-	-	3	3,5	44	51,2	16	18,6	10	11,6	13	15,1	86
BR 20 19.04.90	-	-	-	-	-	-	256	87,1	26	8,8	12	4,1	294
BR 21 19.04.90	-	-	-	-	9	2,9	255	82,3	34	11,0	12	3,9	310
BR 30 02.11.88	38	6,4	165	27,7	278	46,7	92	15,5	16	2,7	6	1,0	595
PA 10 17.10.88	-	-	111	18,3	420	69,1	76	12,5	1	0,2	-	-	608
PA 20 17.10.88	-	-	31	9,9	147	47,1	127	40,7	7	2,2	-	-	312
PA 11 01.02.89	3	2,0	26	17,1	85	55,9	35	23,0	3	2,0	-	-	152
PA 21 01.02.89	-	-	9	25,7	21	60,0	5	14,3	-	-	-	-	35
PA 10 28.03.89	-	-	40	36,7	53	48,6	16	14,7	-	-	-	-	109
PA 11 28.03.89	-	-	32	8,4	141	36,8	172	44,9	38	9,9	-	-	383
PA 20 28.03.89	-	-	21	10,6	41	20,6	133	66,8	4	2,0	-	-	199
PA 21 28.03.89	-	-	58	23,0	74	29,4	85	33,7	35	13,9	-	-	252
PA 10 03.05.89	-	-	16	9,1	74	42,0	80	45,5	6	3,4	-	-	176
PA 20 03.05.89	-	-	-	-	11	14,9	46	62,2	13	17,6	4	5,4	74
PA 10 17.05.89	-	-	5	5,6	14	15,6	51	56,7	20	22,2	-	-	90
PA 20 17.05.89	-	-	-	-	2	1,2	43	24,9	105	60,7	23	13,3	173
PA 20 02.10.89	-	-	-	-	108	34,8	167	53,9	26	8,4	9	2,9	310
PA 20 27.02.90	-	-	3	2,1	31	21,8	69	48,6	29	20,4	10	7,0	142
PA 21 18.04.90	-	-	2	1,7	6	5,1	32	27,1	55	46,6	23	19,5	118

5.2.1. Vergleich zwischen den Jahren

Der klimatisch bedingte Jahreseinfluß auf die Entwicklung der Eigewichte in den Haltungsperioden der Jahre 1988 und 1989 zeigt sich nicht nur in den oben schon angesprochenen Durchschnittsgewichten bei der Eientnahme, sondern auch in der Verteilung der Eier auf die Gewichtsklassen (Tab. 6, Abb. 9 - 11).

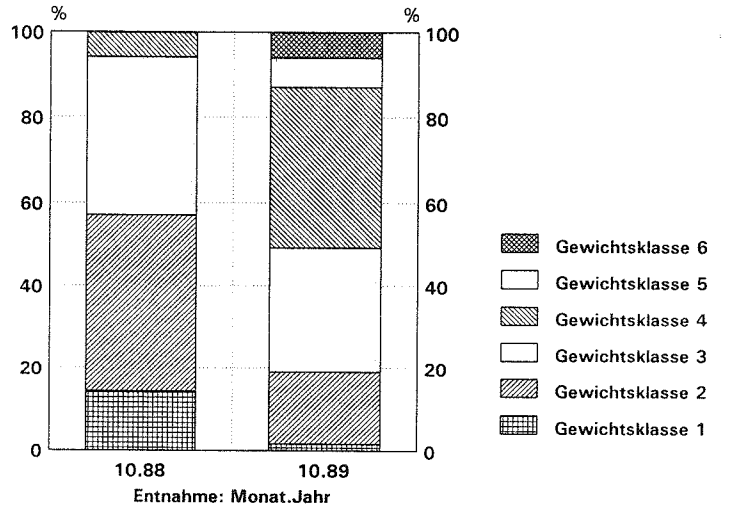


Abb. 9: Prozentuales Vorkommen der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. biguttulus* aus geneigter Haltung; Eientnahmen Oktober 1988 und 1989.

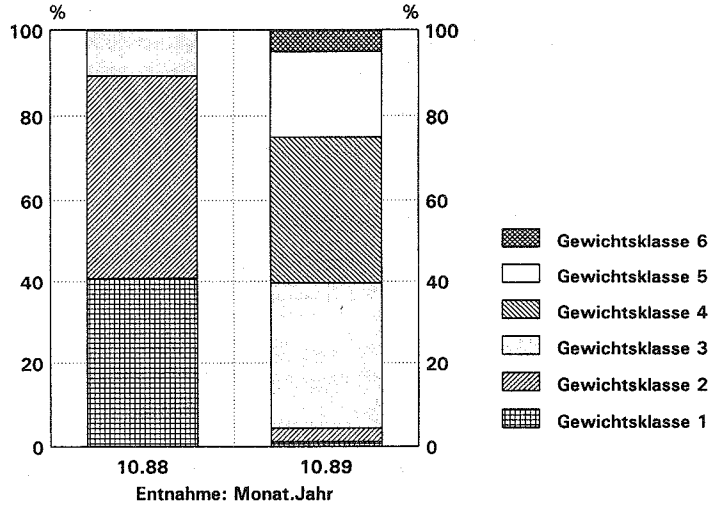


Abb. 10: Prozentuales Vorkommen der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. brunneus* aus geneigter Haltung; Eientnahmen : Oktober 1988 und 1989.

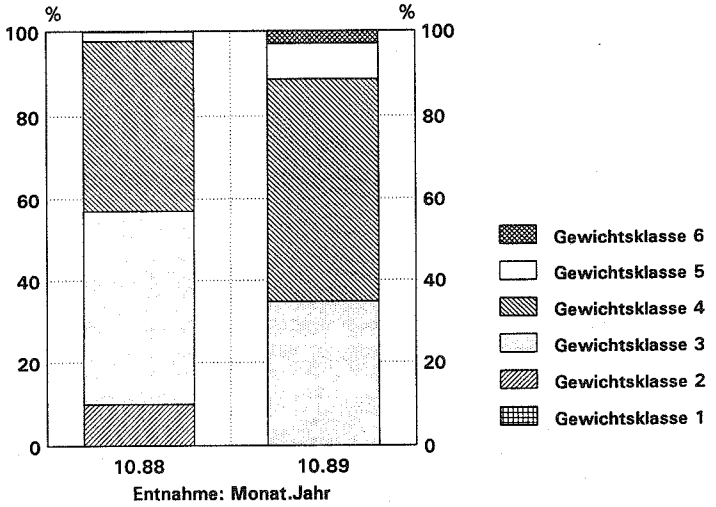


Abb. 11: Prozentuales Vorkommen der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. parallelus* aus geneigter Haltung; Eientnahmen Oktober 1988 und 1989.

Die Gewichtsklassenverteilung der Eier verdeutlicht die Auswirkungen der klimatischen Jahresbedingungen auf die Eigewichte. Die sofort nach den Haltungszeiträumen gewonnenen Eier sind in verschiedenem Umfang auf die Gewichtsklassen verteilt, was durch das Vorliegen unterschiedlich weit entwickelter Embryonen erklärt werden kann.

Bei allen drei Arten lagen die Eier nach der Haltungsperiode 1988 zu über 90 % in den Gewichtsklassen 1 bis 3, nach der Haltungsperiode 1989 hingegen zu über 80 % in den Gewichtsklassen 3 bis 6 - *Ch. biguttulus* (Abb. 9) und auch *Ch. brunneus* (Abb. 10) - oder sogar zu 100 % in den Gewichtsklassen 3 bis 6 - *Ch. parallelus* (Abb. 11). Nach dem ersten Jahr war die Entwicklung weniger weit fortgeschritten als nach dem zweiten Jahr.

Die Befunde sind mit den verschiedenen Temperaturbedingungen während der Eiablage- und Haltungsphasen erklärbar, wie die Registrierungen des Deutschen Wetterdienstes im Anhang veranschaulichen können (Abb. A 1). Der Haltungszeitraum 1989 besaß erheblich höhere Durchschnittstemperaturen als der in 1988, wobei diese insbesondere durch günstige Witterungsbedingungen im September 1989 in Erscheinung traten. Die Anzahl der von Feldheuschrecken abgelegten Eier wird bekanntlich durch warme Temperaturen positiv beeinflußt (REMMERT 1985). Zudem kann die Embryonalentwicklung im abgelegten Ei bei hohen Temperaturen schneller fortschreiten als unter niedrigen (MORIARTY 1970). Der weiten Spanne bei den vorkommenden Gewichtsklassen von Eiern der Oktoberentnahme 1989 ist zu entnehmen, daß eine relativ kontinuierliche Eiablage sowie embryonale Weiterentwicklung bei allen Arten über einen längeren Zeitraum hinweg möglich war. Gerade den warmen Tagen im September 1989 ist dabei eine positive Wirkung auf das Eiablage- und embryonale Entwicklungsgeschehen beizumessen. Daß immerhin rund 10 % der je Art abgelegten Eier den Gewichtsklassen 5 und 6 zuzuordnen sind, kann möglicherweise auf einen früheren, gesonderten Ablagezeitpunkt in den warmen Tagen Mitte August zurückgeführt werden. Bei den Oktoberentnahmen 1988 weisen die festgestellten Eigewichtsklassen auf andere Eiablagezeiträume hin. Der hohe prozentuale Anteil der Gewichtsklassen 1 und 2 bei Eiern von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* belegt, daß hier kaum Wasser aufgenommen wurde. Demzufolge dürften die meisten Eier erst sehr spät, in den warmen Tagen zum Ende September oder Anfang Oktober, abgelegt worden sein. Das geringe Vorkommen der Gewichtsklassen 3 - bei allen Arten - und 4 - nur *Ch. biguttulus* und *Ch. parallelus* - mag auf einen weiteren Ablagezeitpunkt hinweisen, denkbar erschienen die Tage mit hohen Temperaturen Ende August 1988.

Ein Vergleich der Gewichtsklassen innerhalb der 115-tägigen Lagerung bei 20 °C. (Kap. 4.2., Abb. 6 - 8) mit den Gewichtsklassenverteilungen direkt im Anschluß an die beiden Freilandhaltungsperioden (Abb. 9 -11) zeigt die entscheidende Bedeutung der Temperaturen für die Entwicklungsmöglichkeiten der Eier nach der Eiablage auf. Unter den Lagerungsbedingungen im Labor konnten die Eier von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* nur zu einem geringen Prozentsatz die Gewichtsklasse 4 nach dem

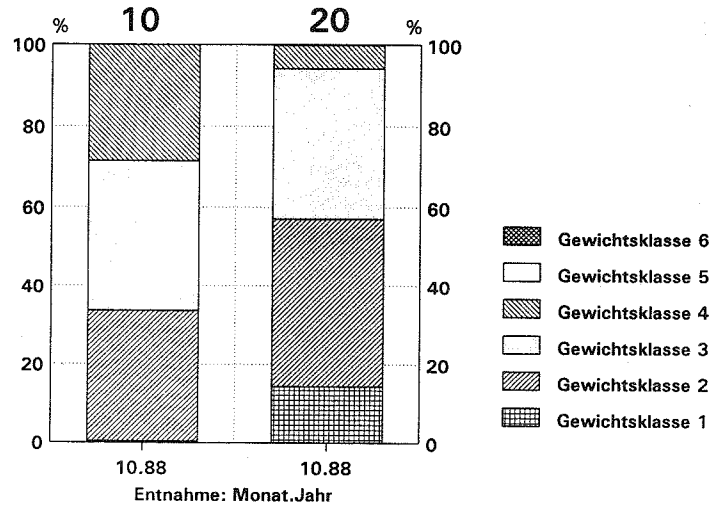
Lagerungstag 65 bzw. 115 erreichen; die restlichen Eier entfielen auf die niedrigeren Klassen. Durch die Temperaturbedingungen im Freiland ergeben sich hierzu wesentliche Abweichungen insbesondere in der Haltungsperiode 1989. Dort wurden die Gewichtsklassen 4 und darüber von rund 50 % (*Ch. biguttulus*) bzw. ca. 60 % (*Ch. brunneus*) der Eier in weniger als 60 Tagen erreicht. In der gleichen Weise werden auch bei *Ch. parallelus* sogar im Anschluß an beide Haltungszeiträume unter den Freilandbedingungen weit höhere Gewichtsklassen bei den Eiern erkennbar als bei den im Labor gelagerten am Tag 65.

Ein weiteres wesentliches Ergebnis im Vergleich zwischen den Freilandbefunden und den Laborbefunden zeigt sich bei allen Arten im Erreichen der Gewichtsklassen 5 und 6 unter den Klimaverhältnissen des Jahres 1989. Die Laborbefunde wiesen ja auf das Vorliegen von Dormanzerscheinungen in den Gewichtsklassen 2 und 4 hin. Nun zeigten die Freilandbefunde, daß die Eier unter günstigen Umweltbedingungen sogar bis in die Gewichtsklassen 5 und 6 gelangen können. Infolgedessen muß das Fehlen einer genetisch bedingten Entwicklungshemmung angenommen werden. Anderenfalls wäre die Annahme falsch, daß die Wasseraufnahme eng an spezielle Entwicklungsabschnitte gekoppelt ist.

Die Ergebnisse aus der Bildung von Eigewichtsklassen lassen somit in beiden Jahren Unterbrechungen der Eiablage während der Haltungszeiträume bzw. Verzögerungen der Embryonalentwicklung in den schon abgelegten Eiern erkennen. In beiden Jahren konnten nicht die vollen Haltungszeiträume zu einer kontinuierlichen Eiablage und Gewichtsentwicklung genutzt werden. Die vorgefundene Verteilung der Eigewichtsklassen deutet darauf hin, daß den Temperaturbedingungen von Mitte August bis Anfang Oktober eine zentrale Bedeutung für die Eiablage und das Fortschreiten der embryonalen Entwicklung der drei Chorthippus-Arten beigemessen werden muß. Letztendlich kann an dieser Stelle noch nicht sicher geklärt werden, ob die Embryonalentwicklung, durch günstige Umweltbedingungen ausgelöst, ohne eine ausgeprägte Entwicklungshemmung bis zu einem hohen Entwicklungsstand fortschreiten kann, wie dies das Erreichen der Gewichtsklassen 5 und 6 anzeigt.

5.2.2. Vergleich zwischen den Haltungsvarianten

In verschiedenen Haltungsvarianten konnten die Auswirkungen ebener und geneigter Haltung auf das Entwicklungsgeschehen ebenso geprüft werden wie die von unbeeinträchtigt aufwachsenden Vegetationsbeständen gegenüber gemähten Varianten. In den Abb. 12 bis 17 werden Ergebnisse zu den prozentualen Gewichtsklassenverteilungen von Eiern aus den verschiedenen Haltungsvarianten vorgestellt (vgl. Tab. 6).

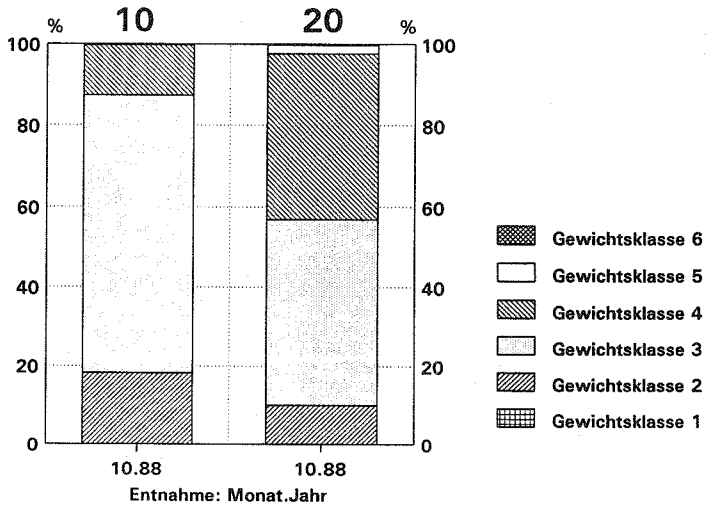


10: Haltung eben
20: Haltung geneigt

Abb. 12: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. biguttulus* aus ebener bzw. geneigter Haltung nach der Entnahme im Oktober 1988.

Die Eientnahmen bei *Ch. biguttulus* aus der Haltungsperiode 1988 ermöglichen einen direkten Vergleich zwischen ebener und geneigter Haltung (Abb. 12). In der prozentualen Verteilung auf die Gewichtsklassen unterscheiden sich die Haltungsformen. Jeweils zu rund einem Drittel liegen die Eigewichte aus der ebenen Haltung relativ gleichmäßig verteilt in den Gewichtsklassen 2 bis 4 vor. Die aus der geneigten Haltung verteilen sich hingegen wesentlich ungleichmäßiger auf die Gewichtsklassen 1 bis 4. Weiter oben wurde die geneigte Haltung schon unter jahresklimatischen Aspekten ausführlicher besprochen, so daß an dieser Stelle nur die Andersartigkeit der ebenen Haltung kurz skizziert wird. Die gleichförmige Verteilung auf die Gewichtsklassen 2 bis 4 läßt den Schluß zu, daß die Eier schon längere Zeit vor der Entnahme abgelegt wurden (vgl. Abb. 6). In

der ebenen Haltung war der Wärmegenuß zum Ende der Haltungsperiode vermutlich zu gering, um den Tieren eine weitere Eiablage zu ermöglichen. Die Ergebnisse bei *Ch. parallelus* gestatten weitere Vergleiche zwischen den Gewichtsklassen der Eier aus ebener und geneigter Haltung (Abb. 13 und 14). Bei diesen Eientnahmen ist zu berücksichtigen, daß hier im Gegensatz zu vorgenannter Art in beiden Lebensraumvarianten keine weiblichen Tiere mehr lebten.



10: Haltung eben
20: Haltung geneigt

Abb. 13: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. parallelus* aus ebener bzw. geneigter Haltung nach der Entnahme im Oktober 1988.

Das Verteilungsmuster der Gewichtsklassen der Eier aus den beiden Lebensraumvarianten unterscheidet sich bei den Oktoberentnahmen sowohl in der Anzahl der vorkommenden Klassen als auch in der prozentualen Verteilung (Abb. 13). Eier aus der ebenen Haltungsform lagen nur in den Gewichtsklassen 2 bis 4 vor (vgl. Abbildung 8); die der geneigten Haltung entstammenden Eier erreichten die Klassen 2 bis 5. Der geringe Anteil von Eiern im Gewichtsklassenbereich 5 aus der geneigten Haltung sollte zwar nicht überbewertet werden, jedoch belegen auch die prozentual höheren Anteile der Gewichtsklassen 2 und 3 einen weniger weit fortgeschrittenen Entwicklungsstand der Eier aus ebener Haltung. Gerade letzteres deutet darauf hin, daß zwar der größte Teil der Eier annähernd im gleichen Zeitraum abgelegt wurde, sich aber erst nach der Eiablage die festgestellten Differenzen ausprägen konnten, nämlich in der Geschwindigkeit der ablaufenden embryonalen Entwicklung. Erwartungsgemäß müßten sich ebene und geneigte Haltungsformen durch die Einstrahlungs-

höhe in der Bodentemperatur und damit in dem Tempo der fortschreitenden Embryonalentwicklung unterscheiden, wobei mit dem höheren Wärmegenuß und somit der schnelleren Entwicklung in der geneigten Variante zu rechnen ist. Dem entsprechen die vorgefundenen Verteilungen der Eigewichtsklassen bei der Oktoberentnahme.

Die nachfolgenden Abbildungen zeigen die Gewichtsklassen der Eier von *Ch. parallelus* im anschließenden Frühjahrsverlauf 1989. Dabei werden die Gewichtsklassen der Eier aus der ebenen Haltungsvariante (Abb. 14) sowie aus der geneigten Variante (Abb. 15) für jeweils drei Entnahmetermine gegenübergestellt. Aus den Verschiebungen der Gewichtklassen ist das Fortschreiten der Wasseraufnahme zwischen Ende März und Anfang sowie Mitte Mai gut erkennbar. In diesem Zeitraum stieg der prozentuale Anteil der Gewichtsklassen ≥ 4 auf Kosten der unteren Gewichtsklassen stark an. Neben dieser Gemeinsamkeit zeigt der Vergleich beider Abbildungen jedoch erhebliche Unterschiede zwischen den Eigewichten aus beiden Haltungs- bzw. Lagerungsformen.

Es erweist sich einerseits, daß das Ansteigen der Eigewichte in der ebenen Variante deutlich langsamer erfolgte als in der geneigten. So ließ sich beispielsweise Mitte Mai bei Eiern aus der ebenen Haltung noch nicht das Erreichen der Gewichtsklasse 6 ermitteln. Bei den Eiern aus der geneigten Haltung ist dies aber schon Anfang Mai dokumentiert. Andererseits kann man einen weiteren wesentlichen Unterschied zwischen den Eiern der beiden Haltungsformen an dem Vorkommen der Gewichtsklasse 2 ablesen. Diese war in der ebenen Variante bis Mitte Mai noch immerhin bei rund 6 % der Eier vertreten, in der geneigten Haltungsvariante ab Anfang Mai jedoch nicht mehr. Dort war selbst die Gewichtsklasse 3 nur noch zu einem verschwindend geringen Prozentsatz belegt; zeitgleich lagen in der ebenen Variante noch rund 20 % der Eier in den Gewichtsklassen 2 und 3 vor.

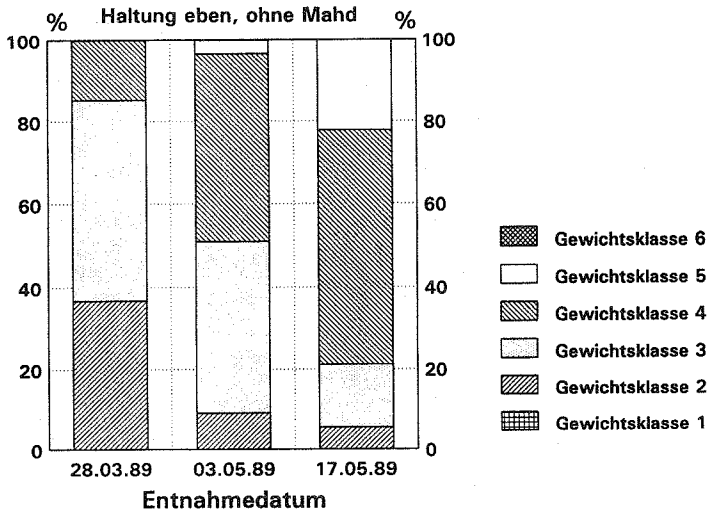


Abb. 14: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. parallelus* aus ebener Haltung ohne Mahd zu drei Entnahmeterminen im Frühjahr 1989.

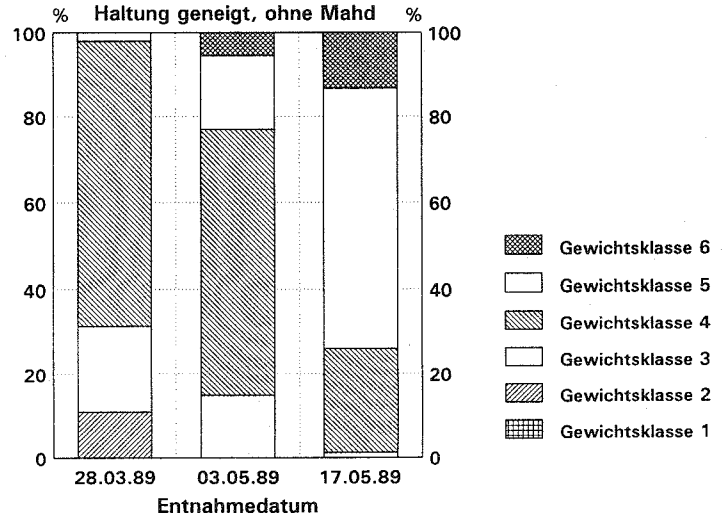


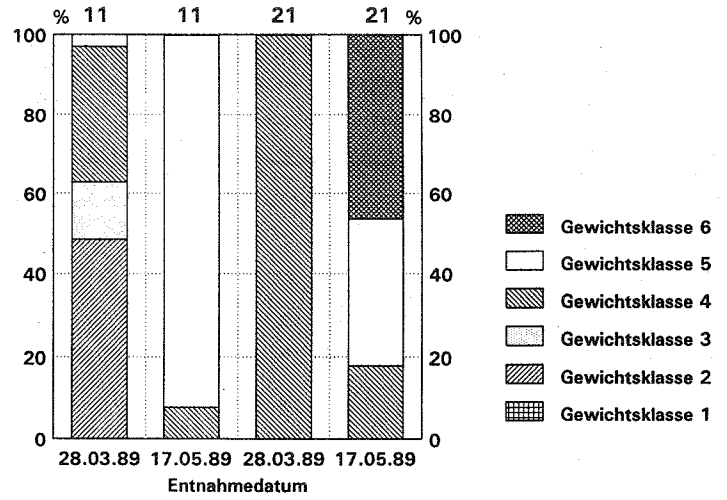
Abb. 15: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. parallelus* aus geneigter Haltung ohne Mahd zu drei Entnahmeterminen im Frühjahr 1989.

Expositionsbedingte Unterschiede der Eigewichte bzw. Eigewichtsklassen finden sich auch bei den Entnahmen von *Ch. biguttulus*-Eiern aus ebener bzw. geneigter Haltung mit Mahd (Abb. 16). Zu den beiden Entnahmeterminen Ende März und Mitte Mai wiesen die Eier aus der geneigten Haltung durchweg wesentlich höhere Eigewichtsklassen auf als die der ebenen Haltungsform. Daneben ist das grundsätzliche Ansteigen der Eigewichtsklassen im Zeitverlauf bei beiden Varianten gut zu erkennen. Ende März verteilten sich die Eier aus der ebenen Haltung noch auf die Gewichtsklassen 3 bis 5, Mitte Mai wurden hier nur noch Eier der Gewichtsklassen 4 und 5 festgestellt. Der geneigten Variante entnommene Eier gehörten Ende März ausschließlich der Gewichtsklasse 4 an. Mitte Mai war dieser ausgeglichene Zustand nicht mehr gegeben. Knapp die Hälfte der Eier hatte inzwischen die Gewichtsklasse 6 erreicht; der Rest lag in den Gewichtsklassen 5 und 4 vor.

Die vorgestellten Ergebnisse weisen somit einen Einfluß verschieden exponierter Lebensräume auf die Eigewichtsentwicklung nach. Die Eigewichtsklassen erlauben dabei eine gut differenzierende Aufspaltung der Eier in verschiedene Gruppen, die sich hinsichtlich der Wasseraufnahmemenge unterscheiden. In der geneigten Haltungsform abgelegte Eier von *Ch. biguttulus* und *Ch. parallelus* weisen im Frühjahrsverlauf ein schnelleres Aufsteigen in den Eigewichtsklassen auf als die Eier aus der ebenen Haltung.

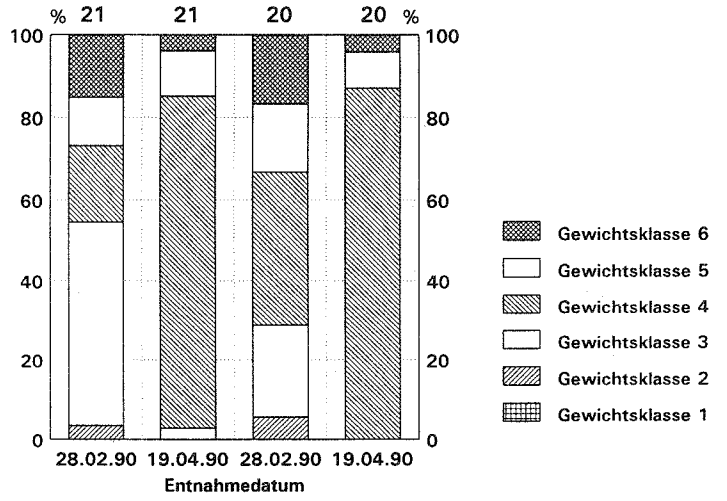
Zur Überprüfung, inwiefern sich das Entwicklungsgeschehen in gemähten und ungemähten Varianten unterscheidet, werden in weiteren Vergleichspaaren Ergebnisse der Eigewichtsklassenverteilungen am Beispiel von *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* vorgestellt (Abb. 17 u. 18).

Zwischen beiden Varianten zeigen sich im Betrachtungszeitraum einige Unterschiede. So war Ende Februar der prozentuale Anteil von Eiern der Gewichtsklasse 3 in der gemähten Variante etwa doppelt so hoch wie in der ungemähten. Auch entfiel bei letzterer ein fast doppelt so hoher Anteil von Eiern auf die Gewichtsklasse 4. Zum ersten Vergleichstermin ließ sich somit die Tendenz einer weiter fortgeschrittenen Wasseraufnahme an den Eiern der ungemähten Probefläche ablesen. Am nächsten Entnahmetermin (19.04.90) zeigte sich dieser Unterschied jedoch kaum mehr, da zwischenzeitlich nahezu alle Eier der Gewichtsklassen 2 und 3 zusätzlich Wasser aufgenommen und damit die Gewichtsklasse 4 erreicht hatten. Bemerkenswert ist, daß nun eine fast gleiche prozentuale Gewichtsklassenverteilung der Eier vorlag.
Da auch die durchschnittlichen Eigewichte (Tab. 3) keine gesicherten Unterschiede ausweisen (Tab. A2), läßt sich hier nicht entscheiden, ob die ausgeglichenen Gewichtsklassenverteilungen am 19.04.90 auf die Auswirkungen der "Mahd" zurückzuführen sind.



11: Haltung eben, mit Mahd
21: Haltung geneigt, mit Mahd

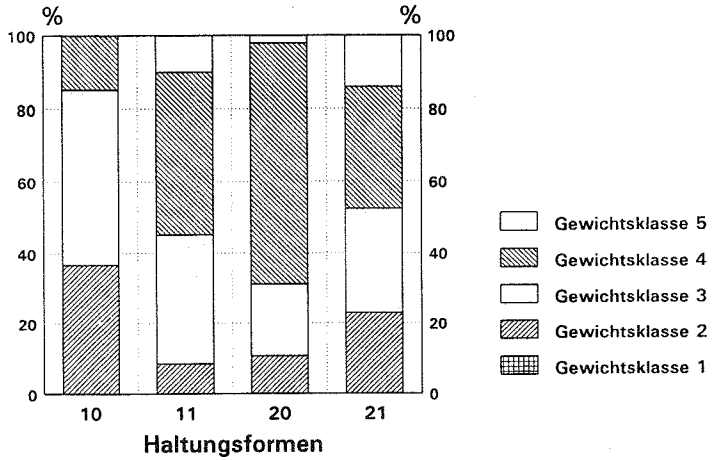
Abb. 16: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. biguttulus* aus ebener bzw. geneigter Haltung (beide mit Mahd).



20: Haltung geneigt, ohne Mahd
21: Haltung geneigt, mit Mahd

Abb. 17: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. brunneus* aus geneigter Haltung mit und ohne Mahd.

Ein entwicklungsförderlicher Einfluß der gemähten Bewirtschaftungsvarianten gegenüber den nicht gemähten ist hingegen bei *Ch. parallelus* in beiden Lebensraumvarianten erkennbar (Abb. 18). Die Eier hatten die Gewichtsklasse 5 nicht oder nur zu einem fast unbedeutenden Anteil erreicht, sofern sie den nicht gemähten Probeflächen entstammten. Der Vergleich zeigt aber auch, daß das unerwartet geringe Durchschnittsgewicht in der geneigten Fläche mit Mahd (Tab. 4) gegenüber der ungemähten durch höhere Eianteile in den Gewichtsklassen 2 und 3 bedingt war. Dieser Unterschied dürfte durch eine vergleichsweise größere Anzahl von spät im Haltungszeitraum abgelegten Eier begründet sein. Die Ergebnisse zeigen daher in der gemähten Variante einen von der Mahd unabhängigen hohen Anteil spät abgelegter Eier sowie ein von der Mahd abhängiges vermehrtes Auftreten der Gewichtsklasse 5.



Haltung eben ohne/mit (10/11) Mahd
Haltung geneigt ohne/mit (20/21) Mahd
Entnahmedatum 28.03.89

Abb. 18: Vergleich des prozentualen Vorkommens der Gewichtsklassen bei Eiern von *Ch. parallelus* aus ebener bzw. geneigter Haltung mit bzw. ohne Mahd aus Eigewinnungen vom 28.03.1989.

In Abb. 14 - 17 kommt unabhängig von den Haltungsbedingungen immer eine Veränderung der Gewichtsklassenverteilung zum Ausdruck, die auf die Weiterentwicklung der Embryonen im Zeitverlauf zwischen den einzelnen Eientnahmeterminen hinweist. Das Ansteigen der Eigewichte ist im jeweiligen Vergleichszeitraum bei allen drei Arten durch das vermehrte Vorkommens hoher Gewichtsklassen auf Kosten der niedrigen Gewichtsklassen beschrieben. Besonders deutlich werden diese Verschiebungen in den Abb. 14 und 15, da dort ein direkter Vergleich von drei Terminen möglich ist. Des weiteren zeigt sich, daß die Geschwindigkeit der Zunahmen offenbar in den meisten Fällen durch die Haltungsvarianten beeinflußt wird. Schnellere Gewichtsanstiege waren regelmäßig bei den geneigten sowie den gemähten Varianten gegenüber den ebenen oder nicht gemähten Varianten zu verzeichnen. Der schnellere Gewichtszuwachs wird als Indiz für raschere Entwicklungsfortschritte der Feldheuschreckenembryonen gewertet.

5.3. Resumé der Ergebnisse

Das Eimaterial, das zu verschiedenen Zeitpunkten nach den Freilandhaltungsperioden 1988 und 1989 gewonnen wurde, zeigt zwischen den Entnahmen der einzelnen Arten häufig gesichert unterschiedliche Durchschnittsgewichte (Tab. A1 - A3). Nach Aufteilung der jeweiligen Eigewichte in die Eigewichtsklassen können die Eigewichtsdifferenzen und ihren Ursachen genauer analysiert werden als es mit den Durchschnittsgewichten möglich ist.

Nach den Haltungsperioden steigen die Eigewichte zwischen den einzelnen Entnahmeterminen an, obwohl hier zunächst winterlich kalte Bedingungen vorlagen (Tab. 4 u. 6). Die Ergebnisse zeigen erhebliche jahresklimatische Einflüsse der Haltungsperioden. Nach dem ersten Haltungsjahr liegen niedrigere Durchschnittsgewichte vor als nach dem zweiten Jahr, was mittels der Tagesdurchschnittstemperaturen erklärbar ist. Die ermittelten Eigewichtsunterschiede belegen die besondere Bedeutung hoher Tagestemperaturen für die Eiablage und das schnelle Fortschreiten der anfänglichen Embryonalentwicklung bei den drei Feldheuschreckenarten.

Neben den starken jahresklimatischen Einflüssen werden auch Auswirkungen der verschiedenen Expositionen an den unterschiedlichen Eigewichten erkennbar. Der Vergleich beider Einflußgrößen weist das Jahresklima jedoch als den bedeutsameren Faktor aus.
Im späten Winterhalbjahr gewonnene Eier belegen weiterhin fortschreitende Gewichtsanstiege der Eier, die als Indiz für Fortdauer der Entwicklungsvorgänge gewertet werden. Höhere Eigewichte und damit vermutlich ein höherer Reifungsgrad werden in den geneigten Probeflächen festgestellt. Zwischen den Bewirtschaftungsvarianten ließ insbesondere *Ch. parallelus* eine schnellere Fortentwicklung in der gemähten Untersuchungsfläche erkennen.

6. Entwicklungsabschluß im Freiland und Labor

6.1. Der Larvenschlupf im Freiland

Verschiedene Zuchtzelte, die nicht zu Eientnahmen vorgesehen waren, dienten der Erfassung des Larvenschlupfes im Hinblick auf den Einfluß der Haltungsvarianten und der jahresklimatischen Bedingungen. Hier wurden die Bodentemperaturen registriert, um Informationen über die Temperaturverhältnisse zu erhalten, die in den Zuchtzelten während der vermuteten Hauptentwicklungsphase im Frühjahrsverlauf vorlagen. Über das Beginnen des Larvenschlupfes der in beiden Haltungsperioden abgelegten Eier informiert die Tab. 7.

Tab. 7: Erster Larvenschlupf der drei Chorthippus-Arten in Zuchtzelten im Freiland. /: keine Haltung

	Chorthippus-Arten		
	biguttulus	brunneus	parallelus
Frühjahr 1989			
Haltung : geneigt			
mit Mahd	02.06.	26.05.	16.05.
ohne Mahd	12.06.	08.06.	29.05.
Haltung : eben			
mit Mahd	15.06.	/	01.06.
ohne Mahd	20.06.	/	12.06.
Frühjahr 1990			
Haltung : geneigt			
mit Mahd	10.05.	08.05.	02.05.
ohne Mahd	18.05.	16.05.	14.05.

Das beginnende Schlüpfen der Chorthippus-Larven wurde in den Zuchtzelten, getrennt für die einzelnen Arten, beobachtet. Damit wurde eine Ermittlung der Schlupfabfolge zwischen den Arten möglich, die sonst unter Freilandbedingungen nicht praktikabel ist, weil die frisch geschlüpften Larven dieser Arten nicht voneinander zu unterscheiden sind. Die Arten schlüpften zeitversetzt in Abhängigkeit von den beiden Lebensraum- bzw. Bewirtschaftungsvarianten. Das erste Auftreten der Arten konnte jeweils

in der geneigten Haltungsvariante mit Mahd festgestellt werden. Als erste schlüpfte *Ch. parallelus*. Mit zeitlichen Abständen folgten *Ch. brunneus* und *Ch. biguttulus*. In der gleichen Reihenfolge der Arten schlüpften später die Larven in den geneigten Haltungsvarianten ohne Mahd. Fast zeitgleich konnte 1989 auch der Larvenschlupf in der ebenen Haltungsvariante mit Mahd beobachtet werden. Dem folgte ebenfalls wieder mit deutlichem zeitlichem Abstand der Schlupf in der ebenen Haltungsvariante ohne Mahd. Da *Ch. brunneus* nicht in der ebenen Lebensraumvariante gehalten wurde, fehlen hier die Schlupfangaben. 1990 begann der Larvenschlupf allgemein viel früher als 1989. Die Schlupfabfolge blieb unverändert, wobei sich die Abstände im Auftreten der Arten jedoch verkürzten.

Die festgestellte Schlupfabfolge zwischen den Arten entspricht dem typischen phänologischen Verlauf des Erscheinens erwachsener Tiere im Freiland (SÄNGER 1980). Zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren ist die vorgefundene Schlupfabfolge teilweise mit den regionalklimatischen Temperaturbedingungen erklärbar. Die Bodentemperaturen der einzelnen Varianten zeigen entsprechende Unterschiede (Abb. 19 - 24, A2, Tab. 8).

Durch die Registrierungen des Deutschen Wetterdienstes in Bonn-Friesdorf liegt eine exakte Dokumentation zum regionalklimatischen Temperaturverlauf in den Einzeljahren vor (DEUTSCHER WETTERDIENST). Auszugsweise, für die Zeiträume 01.01. bis 30.04. 1989 und 01.01. bis 30.04. 1990, werden diese Daten zur allgemeinen Beschreibung der anfänglichen jahresklimatischen Unterschiede herangezogen (Abb. A2). 1990 lagen die regionalen Temperaturen etwa ab Mitte Januar meist deutlich über den Werten von 1989. Beide Zeiträume unterschieden sich also in klimatischer Hinsicht erheblich; 1990 war das zeitige Frühjahr wärmer als 1989. Dieser Unterschied ist auch den eigenen Erhebungen zur Bodentemperatur in den Zuchtzelten zu entnehmen (Abb. 19 - 24, Tab. 8).

Die Abb. 19 und 20 erlauben eine vergleichende Betrachtung der Bodentemperaturen der geneigten Lebensraumvarianten in den Jahren 1989 und 1990. In den durchweg höheren Bodentemperaturen des Jahres 1990 gegenüber denen des Jahres 1989 zeigt sich, daß die oben schon angesprochenen günstigeren klimatischen Rahmenbedingungen des zweiten Jahres dort dann auch zu vergleichsweise höheren Bodentemperaturen beitrugen. Der Erdboden erwärmte sich 1989 langsamer als im darauffolgenden Jahr. Ähnliche Ergebnisse, jedoch auf einem höheren Temperaturniveau, wurden auch für die gemähten Varianten ermittelt.

In den Abb. 21 bis 24 kommen zwischen den Bewirtschaftungsvarianten unterschiedlich hohe Temperaturdifferenzen zum Ausdruck, die regelmäßig mit dem weiteren Fortschreiten des Frühjahres anwachsen. Ursache für diese ansteigenden Differenzen der Bodentemperaturen ist die wachsende Vegetation in den ungemähten Varianten. Die den Boden erwärmende Sonneneinstrahlung erreicht die Bodenoberfläche immer weniger, je dichter und höher die Vegetationsdecke wird. Auf derartige Zusammenhänge weisen beispielsweise auch GEIGER (1961) und FLEMMING (1990) hin.

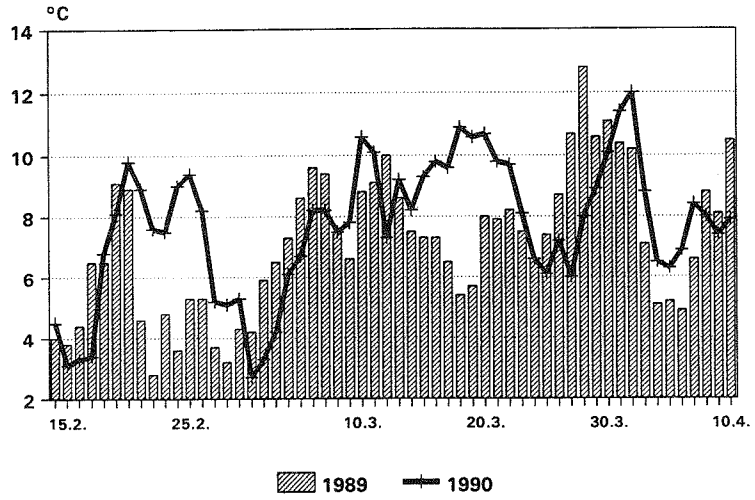


Abb. 19: Verlauf der Bodentemperaturen in 1989 und 1990: Lebensraum geneigt ohne Mahd. Meßzeitraum: 14.02. bis 10.04.

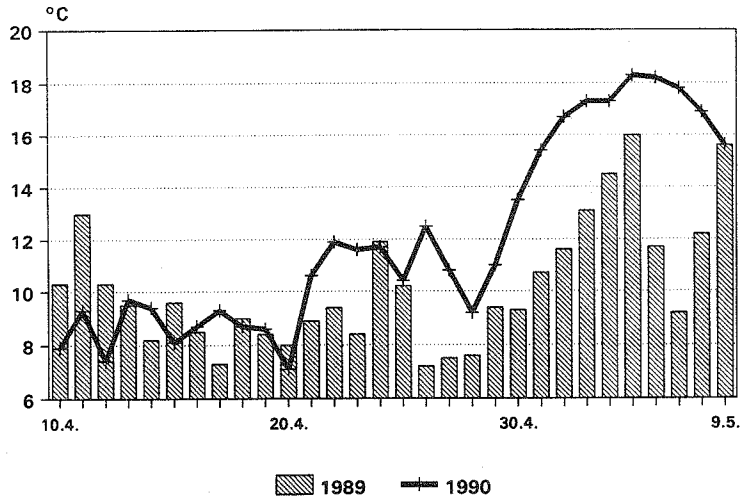


Abb. 20: Verlauf der Bodentemperaturen in 1989 und 1990: Lebensraum geneigt ohne Mahd. Meßzeitraum: 10.04. bis 09.05.

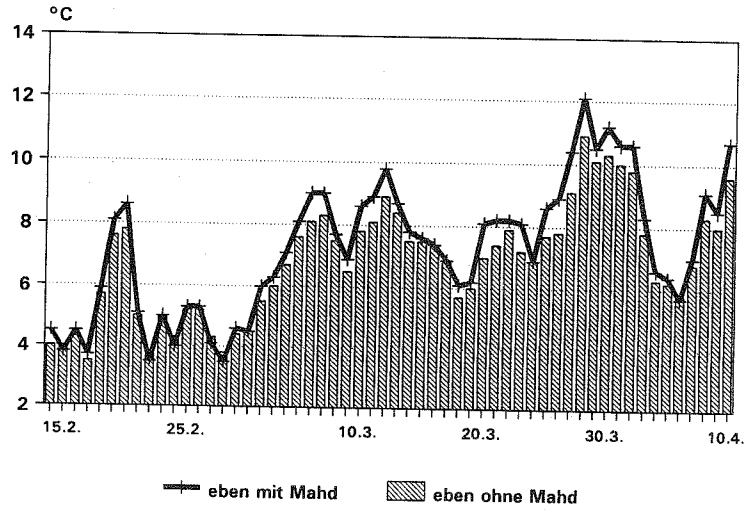


Abb. 21: Verlauf der Bodentemperaturen im Vergleich der Bewirtschaftungsvarianten mit oder ohne Mahd. Lebensraum eben; Meßzeitraum: 14.02. bis 10.04. 1989.

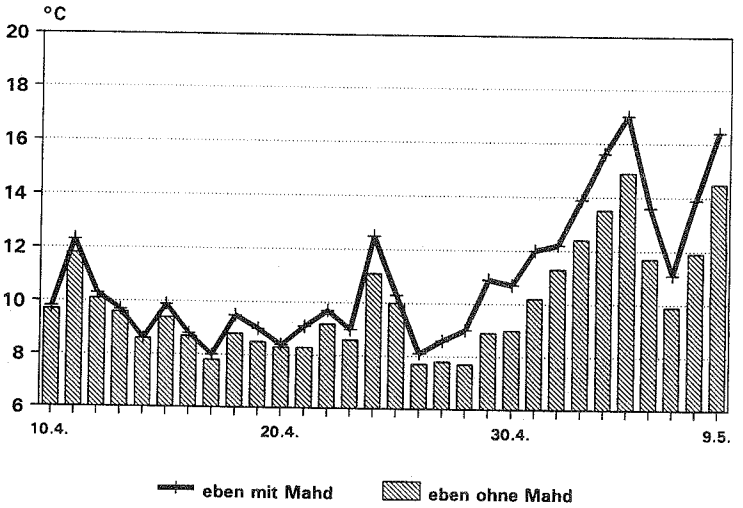


Abb. 22: Verlauf der Bodentemperaturen im Vergleich der Bewirtschaftungsvarianten mit oder ohne Mahd. Lebensraum eben; Meßzeitraum: 10.04. bis 09.05. 1989.

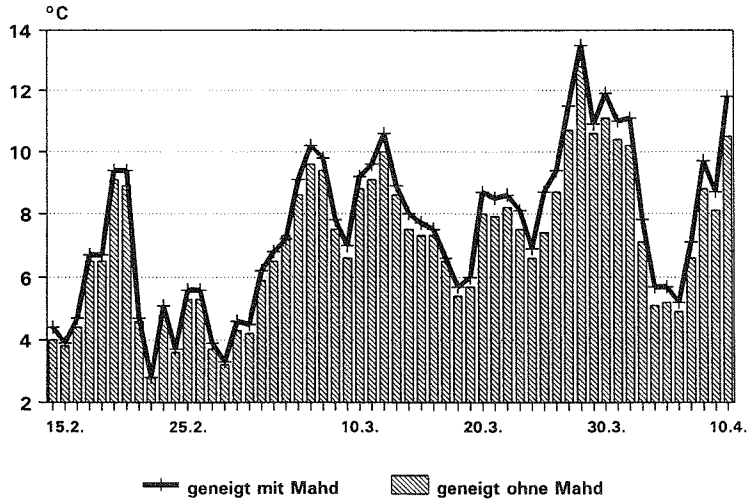


Abb. 23: Verlauf der Bodentemperaturen im Vergleich der Bewirtschaftungsvarianten mit oder ohne Mahd. Lebensraum geneigt; Meßzeitraum: 14.02. bis 10.04. 1989.

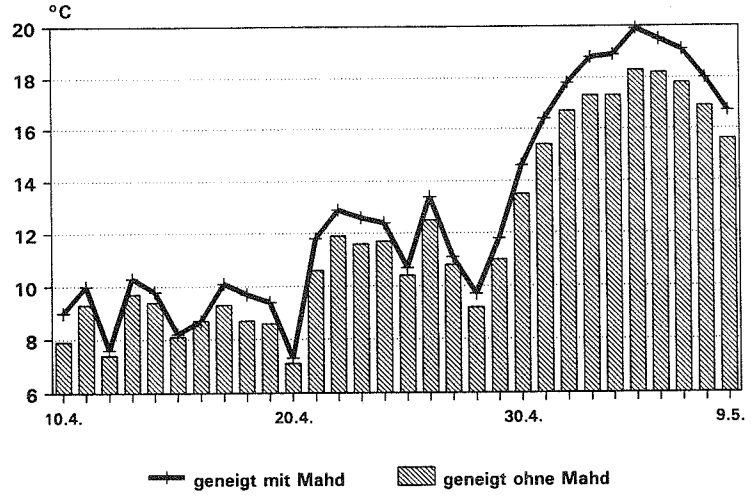


Abb. 24: Verlauf der Bodentemperaturen im Vergleich der Bewirtschaftungsvarianten mit oder ohne Mahd. Lebensraum geneigt; Meßzeitraum: 10.04. bis 09.05. 1989.

In Tab. 8 werden die festgestellten Temperaturdifferenzen summarisch dargestellt. Hierzu werden für die Lebensraum- und Bewirtschaftungsvarianten die Anzahl der Tage mit Durchschnittstemperaturen < 5 bis > 16 °C. (in Schritten von einem Grad C.) und deren mittlere Tagesdurchschnittstemperaturen sowie Temperatursummen berechnet.

Die Temperatursummen beschreiben die ermittelten Wärmesummen in den einzelnen Varianten für die jeweils angesetzten Schwellenwerte der Durchschnittstemperatur. Es leuchtet ein, daß in Tab. 8 von oben nach unten die Anzahl der Tage und ihrer Temperatursummen ansteigen, womit ein Absinken der mittleren Durchschnittstemperaturen verbunden ist. Untereinander können alle ermittelten Wärmewerte verglichen werden, alle geben einen Anhalt zu den insgesamt aufgetretenen Temperaturdifferenzen.

Desweiteren ist Tab. 8 zu entnehmen, daß die Wärmesummen in 1990 die des Jahres 1989 allgemein übertrafen. Der höchste Wert wurde 1990 in der geneigten Haltung mit Mahd festgestellt. In der Abfolge der sinkenden Werte schließen sich dann an 1990: geneigte Haltung ohne Mahd, 1989: geneigte Haltung mit Mahd, 1989: ebene Haltung mit Mahd, 1989: geneigte Haltung ohne Mahd und letztlich 1989: ebene Haltung ohne Mahd. Der festgestellten Rangfolge entspricht mit einer Ausnahme die Abfolge des ersten Schlupfes bei den einzelnen Chorthippus-Arten. Eine Ausnahme ist 1989 in dem früheren Schlüpfen in der geneigten Haltung ohne Mahd gegenüber der ebenen Haltung mit Mahd zu sehen. Aus den Temperatursummen läßt sich auch besser die Erklärung für den früheren Larvenschlupf in 1990 entnehmen. Der oben schon angesprochene höhere Wärmegenuß wird nun genauer quantifizierbar. Die Ergebnisse belegen daher für den beginnenden Larvenschlupf das Vorhandensein einer grundsätzlichen Abhängigkeit von den jahresklimatischen Bedingungen wie auch von den vorliegenden Untersuchungsvarianten Lebensraum geneigt oder eben, Bewirtschaftung mit oder ohne Mahd. Die angesprochene Ausnahme verdeutlicht aber, daß die Abhängigkeiten offenbar nicht ausschließlich aufgrund der dokumentierten Verhältnisse erklärbar werden. Daher können die vorgestellten Werte nicht als allgemeine Vergleichsgrundlage herangezogen werden.

Der wesentliche Grund, warum die erwartete vollständige Übereinstimmung zwischen der Rangfolge der Temperatursummen und der festgestellten Schlupfabfolge der einzelnen Varianten nicht vorliegt, wird sicher in dem vergleichsweise nur kurzen Zeitraum der hier besprochenen Klimadaten begründet sein. Mit dem eingesetzten Meß- und Registratur-System konnte nicht der gesamte Zeitraum zwischen Eiablage und Larvenschlupf erfaßt werden, weil einige kurzfristige Ausfälle eine kontinuierliche Meßwerterfassung verhinderten. In der vorgestellten Auswertung wurden identische Zeiträume zweier Jahre ohne fehlende Meßwerte herangezogen, die Auswahl war nicht nach biologisch sinnvollen Kriterien erfolgt, sondern mußte sich nach technisch vorgegebenen Gesichtspunkten ausrichten. Vermutlich würde eine vollständige Registrierung der Bodentemperaturen vom Anbeginn der Eiablage bis zum Larvenschlupf keine Abweichungen der Temperatursummen von den Schlupfdaten mehr aufweisen.

Tab. 8: Vergleichende Darstellung der Bodentemperaturwerte in den verschiedenen Haltungsvarianten für die Jahre 1989 und 1990. Berechnete Daten jeweils für Anzahl der Tage mit ϕ Bodentemperaturen von > 16 bis < 5 °C., hier für mittlere Durchschn.temp. (ϕ Temp.) sowie Temp.summe in ° Kelvin (Σ Temp.). Meßzeitraum 14.02. - 09.05. 1989 und 1990.

Jahr :	1989				1990	
Haltung:	geneigt		eben		geneigt	
Mahd :	mit	ohne	mit	ohne	mit	ohne
Tage ≥16°	3	1	2	0	8	8
0/ Temp.	17,3	16	16,7	-	18,6	17,3
Σ Temp.	52	16	33,4	-	149	138
Tage ≤15°	3	2	3	0	8	9
0/ Temp.	17,3	15,8	16,3	-	18,6	17,1
Σ Temp.	52	32	49	-	149	154
Tage ≤14°	6	3	3	2	9	9
0/ Temp.	15,8	15,4	16,3	14,7	18,1	17,1
Σ Temp.	95	46	49	29	163	154
Tage ≤13°	9	5	6	3	10	10
0/ Temp.	15,1	14,4	15,1	14,3	17,7	16,7
Σ Temp.	136	72	91	43	177	167
Tage ≤12°	11	7	11	4	15	12
0/ Temp.	14,6	13,9	13,8	13,8	16,0	16,0
Σ Temp.	161	97	152	55	240	192
Tage ≤11°	18	11	13	9	21	17
0/ Temp.	13,4	13,0	13,4	12,6	14,7	14,7
Σ Temp.	241	143	174	113	309	250
Tage ≤10°	27	21	22	16	33	26
0/ Temp.	12,4	11,8	12,2	11,5	13,1	13,2
Σ Temp.	335	248	268	184	432	343
Tage ≤ 9°	40	32	35	25	47	40
0/ Temp.	11,5	10,9	11,2	10,8	12,1	11,9
Σ Temp.	460	349	392	270	569	476
Tage ≤ 8°	52	47	55	39	59	56
0/ Temp.	10,8	10,2	10,2	10,1	11,3	10,9
Σ Temp.	562	479	561	394	667	610
Tage ≤ 7°	61	60	61	58	68	66
0/ Temp.	10,3	9,6	9,9	9,2	10,8	10,5
Σ Temp.	628	576	604	534	734	693
Tage ≤ 6°	68	67	70	67	74	75
0/ Temp.	9,9	9,2	9,5	8,8	10,5	9,9
Σ Temp.	673	616	665	590	777	743
Tage ≤ 5°	74	73	75	74	77	78
0/ Temp.	9,6	8,9	9,2	8,6	10,3	9,7
Σ Temp.	710	650	690	636	793	757
Tage < 5°	85	85	85	85	85	85
0/ Temp.	8,9	8,3	8,6	7,9	9,7	9,2
Σ Temp.	756	706	731	672	825	782

Zusammenfassung

Die beginnende Schlupfabfolge entspricht der typischen Reihenfolge im Auftreten der Arten. Die erwarteten mikroklimatischen Unterschiede der verschiedenen Lebensraum- und Bewirtschaftungs-Varianten finden ihre in entwicklungsbiologischer Hinsicht vermutete Ausprägung. Darauf deuteten zuvor schon die durchschnittlichen Eigewichte sowie die Gewichtsklassenverteilungen der Eier hin. Dies ließ auch vermuten, daß der Larvenschlupf 1990 früher beginnen würde als 1989, was sich gleichfalls bestätigte. Teilweise werden die höheren Durchschnittstemperaturen im Frühjahrsverlauf 1990 für das frühere Erscheinen der Larven verantwortlich sein.

6.2. Die durchschnittliche Entwicklungsdauer im Labor

Den Abschluß der Embryonalentwicklung erreichten die Eier der Freilandentnahmen sowie die der Laborgewinnungen vom 02.11.88 unter konstanten Temperaturbedingungen in unterschiedlich temperierten Brutschränken (vgl. Kap. 3). Die durchschnittliche Dauer, die sich bei den Eiern der verschiedenen Entnahmegruppen für die abschließende Entwicklung in den Brutschränken ergab, ist in Tab. 9 dargestellt. In der Tabelle sind für jede Entnahmegruppe gesondert die jeweiligen Durchschnittswerte unter verschiedenen Bruttemperaturen aufgeführt, wobei gesicherte Differenzen zwischen den aufeinander folgenden Bruttemperaturen gekennzeichnet sind. Gegliedert nach den einzelnen Bruttemperaturen geben die Tab. A4 bis A15 im Anhang Auskunft über signifikant differierende Ergebnisse zwischen den verschiedenen Entnahmegruppen. In je einer Abbildung pro Art werden die grundsätzlichen Temperaturauswirkungen für die abschließende Entwicklungsdauer graphisch dargestellt (Abb. 25 - 27), Grundlage hierfür sind Einzeldaten aus Tab. 9.

Die embryonale Entwicklungsdauer der drei Chorthippus-Arten weist deutliche Temperaturabhängigkeiten innerhalb der verschiedenen Entnahmegruppen auf (Tab. 9, Abb. 25 - 27). Die betrachteten Arten haben immer die längste Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 15 °C., wobei sowohl zwischen den Arten differierende Ergebnisse ermittelt wurden als auch innerhalb der Arten Unterschiede auftreten bezogen auf die einzelnen Entnahmetermine und Haltungsformen. Angaben zur Signifikanz der Resultate finden sich in Tab. A1. Gegenüber der Brutschranktemperatur von 15 °C. werden bei 20 und 25 °C. immer signifikant kürzer werdende Entwicklungszeiten festgestellt. Die schnellste Entwicklungsmöglichkeit finden die Arten bei 30 und 35 °C. (Tab. 9, A4 - A8, Abb. 25 -27). Gegenüber diesem Optimalbereich werden im Brutschrank bei 40 °C. von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* wieder längere Entwicklungszeiten verzeichnet, diese sind jedoch nicht statistisch gesichert.

Tab. 9: Dauer der abschließenden Embryonalentwicklung der einzelnen Entnahmegruppen in °Kelvin bei verschiedenen Brutschranktemperaturen. Kürzel: siehe Tab. 2. Kennzeichnung gesicherter Differenzen: * = 95 %, ** = 99,9 % Niveau. Weitere Erklärungen im Text.

Kürzel der "Entnahmegruppen"			Bebrütungstemperaturen					
			15°	20°	25°	30°	35°	40°
BI	10	17.10.88	1538	**755	**468	**410	408	492
BI	20	17.10.88		720	**465	**383	350	-
BI	11	28.03.89		800	**481	407		
BI	21	28.03.89			400	320		
BI	11	17.05.89		776	**358	360		
BI	21	17.05.89		560	**258	246		
BI	20	03.10.89	1408	**678	**458	405	347	
BI	20	04.10.89	1451	**708	**493	429	345	
BI	20	05.10.89	1513	**762	**535	425	355	
BI	21	27.02.90			419	**331	306	
BI	20	19.04.90			342	**306	**266	
BR	20	17.10.88	1517	**789	**563	**488	*417	460
BR	21	17.05.89		449	**206	189		
BR	20	05.10.89	1122	**524	**366	307	273	
BR	20	09.10.89	1072	**512	**358	*308	274	
BR	20	28.02.90			369	**297	*266	
BR	21	28.02.90			374	**278	**240	
BR	20	19.04.90			287	**243	**216	
BR	21	19.04.90			242	**207	**183	
PA	10	17.10.88	1119	**697	**505	449	411	-
PA	20	17.10.88	960	**560	458	*413	386	-
PA	11	01.02.89			461	408	363	
PA	21	01.02.89			358	304	327	
PA	10	28.03.89		828	**553	489		
PA	11	28.03.89		602	**420	379		
PA	20	28.03.89		600	**381	333		
PA	21	28.03.89		514	**382	381		
PA	10	03.05.89		674	**439	*375		
PA	20	03.05.89		479	**305	309		
PA	10	17.05.89		690	**385	349		
PA	20	17.05.89		521	**272	276		
PA	20	02.10.89	848	**497	**376	349	313	
PA	20	27.02.90			374	322	269	
PA	21	18.04.90			325	285	249	
BI	33	02.11.88			450	**390		
BR	33	02.11.88			462	**388		
BR	34	02.11.88			371	**295		

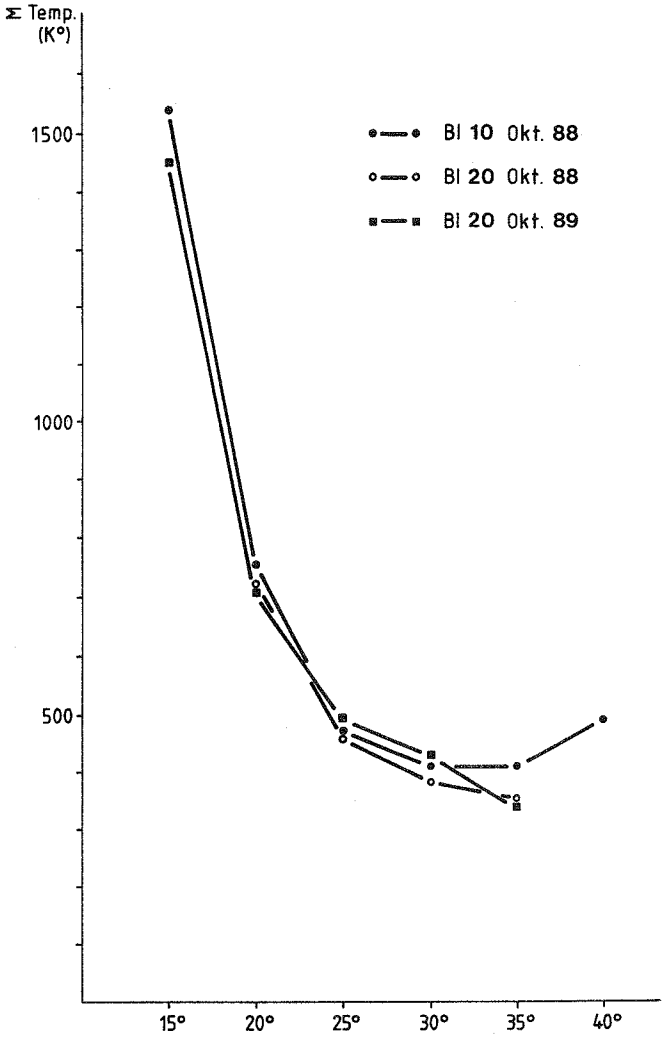


Abb. 25: Die durchschnittliche Entwicklungsdauer der Eiern von *Ch. biguttulus* aus Oktoberentnahmen 1988 und 1989 unter verschiedenen Brutschranktemperaturen.

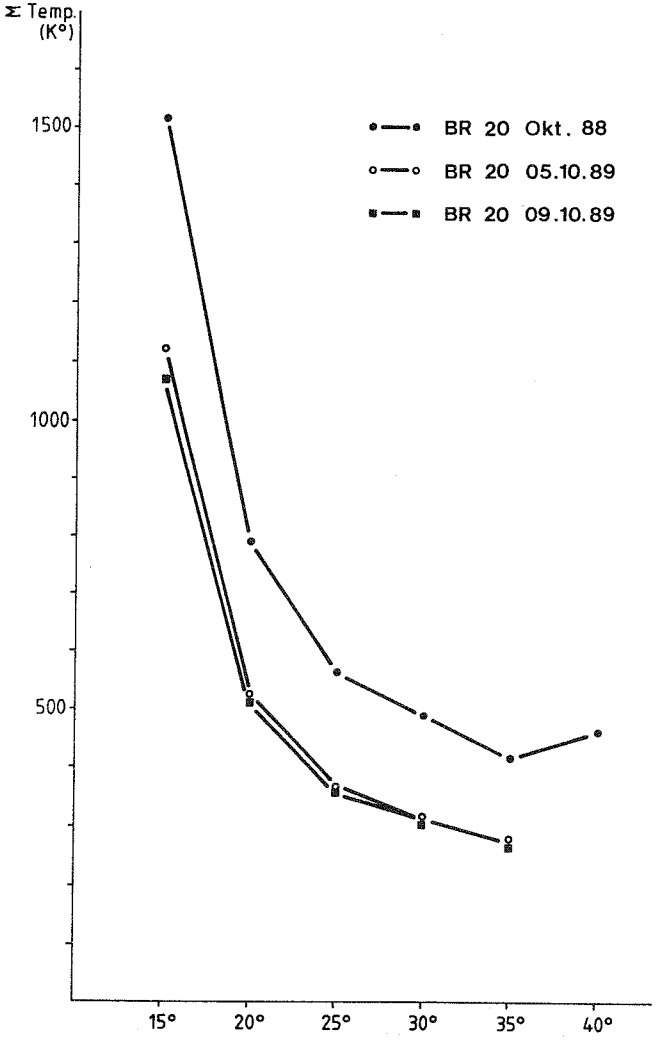


Abb. 26: Die durchschnittliche Entwicklungsdauer der Eier von *Ch. brunneus* aus Oktoberentnahmen 1988 und 1989 unter verschiedenen Brutschranktemperaturen.

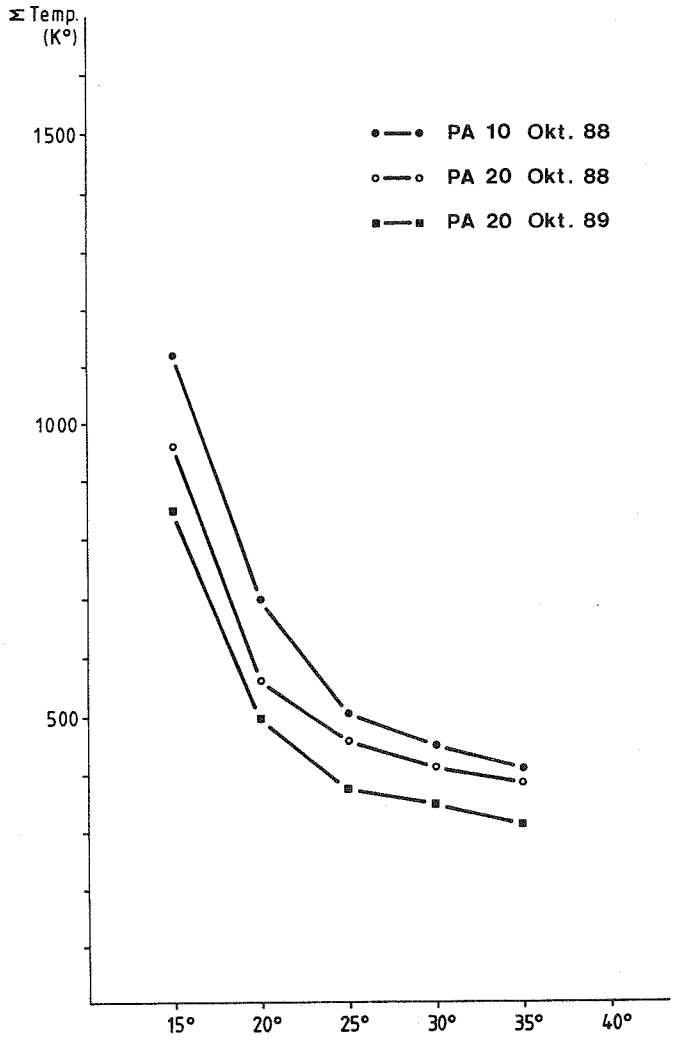


Abb. 27: Die durchschnittliche Entwicklungsdauer der Eier von *Ch. parallelus* aus Oktoberentnahmen 1988 und 1989 unter verschiedenen Brutschranktemperaturen.

Ch. parallelus ist nicht in der Lage, im Brutschrank bei 40 °C. die Embryonalentwicklung abzuschließen; es schlüpften keine Larven. Aus diesen Ergebnissen heraus sind zunächst zwei grundsätzliche biologische Erscheinungen erkennbar, die kurz erklärt werden.

1. Die Steigerung der Intensität des Umweltfaktors Temperatur noch innerhalb artverschieden erträglicher Grenzen fördert die Intensität von Stoffwechselvorgängen. Diese basieren vielfach auf chemischen Abläufen, auf die sich daher näherungsweise die Vant'Hoffsche Regel anwenden läßt, wonach eine Temperaturerhöhung von 10 °C. die anfängliche Reaktionsgeschwindigkeit einer einfachen chemischen Reaktion um das 2-3fache beschleunigt (KLOFT & GRUSCHWITZ 1988). Bei den drei Arten beschreibt dieser Zusammenhang die festgestellten Verkürzungen der Entwicklungsdauer zwischen den auf 15 und 25 °C. temperierten Brutschränken offenbar sehr gut (Abb. 25 - 27).

2. Die meßbaren Reaktionen eines Organismus auf die Intensität einzelner Umweltfaktoren, die aufgrund vergleichender Untersuchungen ermittelt wurden (hier Temperatur), können in Form der Wachstumskurve beschrieben werden. Innerhalb eines vom Organismus ertragbaren Intensitätsbereiches zeigt der Organismus positive oder negative Reaktionen auf die ansteigende Faktorenintensität. Die artspezifische Ausgestaltung der Kurve mit Lage und Breite des Optimalbereiches dient der Beschreibung der ökologischen Potenz des Organismus und gibt so Auskunft zu der Toleranzbreite gegenüber dem Faktor. Der genauen Kennzeichnung der jeweiligen Toleranzbreite dienen zusätzliche Begriffe. Eurypotent bezeichnet eine weite ökologische Potenz, stenopotent dagegen eine enge. Zusätzlich wird unterschieden, ob das Optimum im Bereich geringer (oligo-), mittlerer (meso-) oder hoher (poly-) Intensität des Faktors angetroffen wird (BICK 1980, 1989).

Die Abb. 25 bis 27 repräsentieren dementsprechend Wachstumskurven für die embryonalen Entwicklungsstadien der drei Chorthippus-Arten im Intensitätsbereich von Temperaturen zwischen 15 und 40 °C.. Der weiten Temperaturspanne folgend, unter der die Embryonalentwicklung dieser Arten erfolgreich verläuft, müssen alle als eurypotent angesprochen werden. Der Vergleich der Abbildungen verdeutlicht, daß die Embryonen von zwei der drei untersuchten Feldheuschrecken-Arten ihr Optimum im höheren Temperaturbereich haben, also poly-eurypotent sind. *Ch. parallelus* muß hingegen eher dem meso-eurypotenten Typus zugeordnet werden, da sie im Vergleich zu den Embryonen von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* in den unteren Temperaturen bei 15 und 20 °C. eine kürzere Entwicklungsdauer aufweist und zudem im Brutschrank bei 40 °C. die Entwicklung nicht mehr abschließen kann. *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* entwickeln sich in den unteren Temperaturstufen im Vergleich langsamer, kommen aber auch bei 40 °C. noch zum Schlupf und sind daher eindeutig als poly-eurypotent zu bezeichnen.

Die Ergebnisse (Abb. 25 - 27, Tab. 9) belegen damit schon bei den Embryonen der drei Chorthippus-Arten eine ähnliche ökologische Potenz

gegenüber dem Umweltfaktor Temperatur wie sie in den Biotoppräferenzen der erwachsenen Tiere zum Ausdruck kommt (vgl. OSCHMANN 1969, SÄNGER 1977, BROCKSIEPER 1978, INGRISCH 1984b).

Am Beispiel von Eiern von *Ch. parallelus*, die im Oktober 1988 aus den Freilandhaltungen ins Labor überführt, dort über drei Monate bei 5 °C. gelagert und daran anschließend bei Brutschranktemperaturen zwischen 15 und 40 °C. bebrütet wurden, wird die beschränkte Vergleichbarkeit zwischen Befunden aus Labor- und Freilanduntersuchungen deutlich. So ist bemerkenswert, daß nach den Eientnahmen noch im Labor bei 5 °C. gelagerte Eier von *Ch. parallelus* in den späteren Bebrütungen regelmäßig eine kürzere durchschnittliche Entwicklungsdauer benötigten als die Eier, die zu Anfang Februar 1989 aus dem Freiland entnommen, in Brutschränke überführt und dort zum Schlupf gebracht werden konnten. Bei dieser Art deuten ebenfalls die Ergebnisse zur Entwicklungsdauer der Entnahmetermine 02.10.89 und 27.02.90 auf einen ähnlichen Befund hin. Die Kürze der Entwicklungsdauer der Eier, die im Labor noch für drei Monate bei 5 °C. gelagert wurden, kann nur als Indiz für eine bessere Möglichkeit zur Weiterentwicklung der Eier unter diesen Temperaturbedingungen gewertet werden, die die Eier im Freiland unter den dortigen Temperaturverhältnissen nicht vorfanden. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch INGRISCH (1983b) und BRUCKHAUS (1990a, 1990b). Die Literaturangaben zur Entwicklungsdauer bei *Ch. parallelus* aus Laborhaltungen zeigen ebenfalls den entsprechenden Unterschied zwischen den hier vorgestellten Daten. Die Entwicklungsdauer ist unter gleichen Temperaturbedingungen im Labor zumeist kürzer, wenngleich die grundsätzlichen Kurvenverläufe und Optimalbereiche einander entsprechen.

In ausschließlichen Laborarbeiten unter verschiedenen Feuchtebedingungen wurden auch bei den beiden anderen Arten im Brutschrank bei 24 °C. kürzere Entwicklungszeiten festgestellt (INGRISCH 1983b) als in den eigenen Bebrütungen bei 25 °C. Es ist davon auszugehen, daß die Embryonen der drei Chorthippus-Arten unter den Laborbedingungen der genannten Arbeiten einen höheren Entwicklungsstand erreicht hatten, als sie in den Brutschrank gelangten, gegenüber denen, die hier aus Freilandhaltungen in die Brutschränke überführt wurden. Hierfür sprechen auch die jeweiligen Angaben zu den durchschnittlichen Eigewichten (INGRISCH 1983a, BRUCKHAUS 1990b). Ob ein solcher unterschiedlicher Entwicklungsstand ausschließlich durch die Lagerungstemperatur 5 °C. in den Kühlperioden ausgelöst werden kann oder ob hierauf auch andere Umweltbedingungen zwischen der Eiablage und dem abschließenden Brutschrankaufenthalt maßgeblichen Einfluß nehmen konnten, kann an dieser Stelle nicht allgemeingültig beantwortet werden, da die Literaturangaben zur Methodik anderer Autoren nicht hinreichend Auskunft geben. In den eigenen Untersuchungen muß allerdings die immer wieder festgestellte Weiterentwicklung von *Ch. parallelus* nach der Kühlperiode als Anzeichen einer entwicklungsförderlichen Wirkung der Kühlperiode bei 5 °C. angesehen werden. Diese konnte immer nur bei *Ch. parallelus* ermittelt werden, wodurch deutlich wird, daß diese Art auf Grund ihrer hohen ökologischen Potenz zur Embryonalentwicklung selbst bei 5 °C. befähigt sein muß und

die Weiterentwicklungsvorgänge erst durch eine von noch niedrigeren Temperaturen ausgelöste Dormanz wirklich unterbrochen werden (Entwicklungsnullpunkt). Aus diesem Grund können die Kühlperiode im Labor bei konstant 5 °C. und die Überwinterung im Freiland bei unbekannt niedrigen Temperaturen nicht gleichgesetzt werden, so daß auch die Signifikanzen für beide Gruppen getrennt dargestellt werden.

6.2.1. Der Jahreseinfluß

In Kap. 5. konnte gezeigt werden, daß die durchschnittlichen Eigewichte sowie die Gewichtsklassenverteilungen der Eier direkt im Anschluß an die Haltungsperioden zwischen den beiden Einzeljahren Unterschiede aufwiesen. Diese Unterschiede kommen teilweise auch in der Dauer der abschließenden Embryonalentwicklung in Brutschränken zum Ausdruck, allerdings treten hier Verschiedenheiten zwischen den Arten in Erscheinung (Tab. 9, Abb. 25 - 27).

Unter den verschiedenen Brutschranktemperaturen ist die Entwicklungsdauer der Eier von *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus*, die direkt im Anschluß an die Haltungszeiträume gewonnen werden konnten, im Jahresvergleich immer kürzer, wenn sie der Haltungsperiode 1989 entstammen. Zwischen den Jahren differieren die Ergebnisse beachtlich; sie sind allerdings in der Mehrzahl der Bruttemperaturen nur bei *Ch. brunneus* statistisch abgesichert (Tab. A4 - A9). Wenn deutlich verschiedene Durchschnittswerte statistisch nicht abzusichern sind, dann ist, wie in den vorliegenden Fällen, die Varianz der Einzelwerte einer oder beider Vergleichsgruppen zu groß. Innerhalb der Einzeljahre zeigten die Eier aus den geneigten Freilandhaltungen sofort im Anschluß an die Haltungsperioden beachtlich variierende Gewichtsklassenverteilungen, die als Folge des Vorliegens sehr unterschiedlicher Entwicklungsstände interpretiert werden (vgl. Kap. 5.2.1.). Die statistischen Testverfahren können bei *Ch. parallelus* wegen der inhomogenen Entwicklungsstände der Einzelgruppen keine gesicherten Differenzen ausweisen. Dennoch muß für beide Arten auch aus der Dauer der abschließenden Entwicklung das Vorliegen jahresklimatischer Effekte in den Haltungsperioden angenommen werden, die aber zwischen den Arten verschieden stark ausgeprägt erscheinen.

Bei *Ch. biguttulus* erscheint die Entwicklungsdauer der Eier aus den einzelnen Haltungsjahren insgesamt nicht unterschiedlich. In den Brutschränken bei 25 und 30 °C. wurden teilweise kürzere Entwicklungszeiten für das Haltungsjahr 1988 ermittelt. Die bei dieser Art für die Entwicklungsdauer in den Brutschränken ermittelten Einzeldifferenzen sind nie statistisch abgesichert und weisen im Gegensatz zu den beiden anderen Arten keine einheitliche Tendenz auf. Für *Ch. biguttulus* ist anhand der Entwicklungsdauer im Brutschrank kein klimatischer Jahreseffekt aus den Haltungszeiträumen feststellbar, auch wenn sich Entwicklungsdifferenzen in den Gewichtsklassenverteilungen andeuten (vgl. Kap. 5.2.1.).

Untersuchungen zu jahresklimatischen Einflüssen auf die Embryonalentwicklungsdauer der mitteleuropäischen Feldheuschreckenarten sind bislang in der Literatur nicht bekannt. Das Fehlen derartiger Untersuchungen ist vermutlich teilweise in der bisherigen Literaturauffassung begründet, wonach die Embryonen der Arten spätestens mit dem Erreichen eines genetisch vorbestimmten Entwicklungsstadiums die Entwicklung (Diapause im Stadium der Anatrepsis) unterbrechen (UVAROV 1966; BEIER 1972; INGRISCH 1983a, 1983b). In der Literatur werden allerdings häufiger Angaben über das phänologische Erscheinen der Arten und jahresbedingte Unterschiedlichkeiten gemacht, wobei der Witterung ein erheblicher Einfluß auf Zeitpunkt und Häufigkeit des Auftretens der Arten beigemessen wird (RICHARDS & WALOFF 1954; HARZ 1959, 1960; SÄNGER 1980; BRUCKHAUS 1990a). Diesbezüglich wurden bislang immer nur die klimatischen Bedingungen im Jahr des Larvenschlupfes zur Erklärung der Phänologie herangezogen. Der Zeitpunkt der Eiablage sowie die darauf folgenden Witterungsverhältnisse wurden in den phänologischen Erklärungsansätzen generell nicht beachtet.

Für die den Feldheuschrecken nahe verwandten Laubheuschrecken (Ensifera: Tettigoniidae) belegen aber Untersuchungen (INGRISCH 1984a, 1984c, 1985), daß unter anderem die Temperaturbedingungen während und nach der Eiablage modifizierend auf das weitere Entwicklungsgeschehen in den Eiern einwirken können. Diese Ergebnisse weisen die Abhängigkeit des grundsätzlichen Auftretens von Dormanzerscheinungen von der Temperatur nach, wobei hohe Temperaturen vielfach das schnellere Erreichen des Entwicklungsabschlusses zur Folge haben, weil die Weiterentwicklung nicht durch Dormanzzustände unterbrochen wird. Diese Ergebnisse bestätigen offenbar die eigenen Befunde zur Entwicklung der Eigewichte und Gewichtsklassenverteilung. Dies gilt sowohl für die 115-tägige Laborlagerung bei 20 °C. im Anschluß an die Haltung und Eiablage in 25 °C. als auch für die Freilandhaltungen (vgl. Kap. 4.).

Auf Grund der eigenen Befunde und unter Berücksichtigung der neueren Erkenntnisse zur Ausprägungsvariabilität von Dormanzerscheinungen in Eiern von Laubheuschrecken kann folglich angenommen werden, daß Dormanzerscheinungen bei Embryonen von *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* in Abhängigkeit von den Temperaturverhältnissen bei und nach der Eiablage auftreten können, aber nicht grundsätzlich auftreten müssen. Somit sind die festgestellten Differenzen der Entwicklungsdauer als Jahreseinfluß aus den jeweiligen Haltungszeiträumen zu verstehen. Die Resultate über die durchschnittliche Entwicklungsdauer lassen hingegen bei *Ch. biguttulus* keinen Jahreseinfluß der Haltungsperioden erkennen, obwohl dieses aus den Gewichtsklassenverteilungen für alle drei Chorthippus-Arten erwartet wurde.

Die abschließende Embryonalentwicklung in Brutschränken verkürzt sich bei *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* nahezu kontinuierlich zwischen den einzelnen Eientnahmeterminen im Jahresverlauf (Tab. 9). Diese erkennbaren Verkürzungen in der Terminabfolge waren nicht statistisch abgesichert, wenn die Entnahme vor dem Monat Mai erfolgte (Tab. A10 - A12). Die Ursache der sinkenden Entwicklungszeiten ist in zwischenzeitlich

erfolgter Weiterentwicklung der Embryonen zu sehen, ähnlich wie dies auch in anderen Untersuchungen bei *Ch. parallelus* nachgewiesen wurde (BRUCKHAUS 1990b). Der Entwicklungsfortschritt im Verlauf des zeitigen Frühjahres wurde zwar offenbar durch die Temperaturbedingungen ermöglicht, war aber zu gering, um schon frühzeitig eine statistische Absicherung der Daten möglich zu machen. Allerdings weisen die Daten bei *Ch. parallelus* gegenüber denen von *Ch. brunneus* auf stärkere Entwicklungsfortschritte hin, die im Sinne der oben schon angesprochenen artverschiedenen ökologischen Potenzen der Embryonen hinsichtlich der Temperaturverhältnisse verständlich erscheinen.

Aus den Daten zur Entwicklungsdauer sind bei *Ch. biguttulus* auch Tendenzen für Entwicklungsfortschritte im frühzeitigen Jahresverlauf erkennbar (Tab. 9). Diese sind aber im Vergleich zu den vorgenannten Arten geringer und führen in keinem Fall zu statistischen Absicherungen. Hier scheinen die Embryonen eine noch höhere Wärmebedürftigkeit und somit eine geringere ökologische Potenz bei niedrigen Temperaturen zu besitzen als die beiden anderen Chorthippus-Arten. Die phänologische Auftretensabfolge der Arten im Freiland (u.a. BROCKSIEPER 1978, SÄNGER 1980, STEINHOFF 1982, INGRISCH 1984b) entspricht den hier ermittelten artverschiedenen ökologischen Potenzen. Für den Larvenschlupf können allerdings bei Freilandarbeit hierzu keine Aussagen getroffen werden, da die Jugendstadien nicht bestimmbar sind.

6.2.2. Der Vergleich der Haltungsvarianten

In Freilandhaltungen wurden erwartete Einflüsse der zwei Lebensraumvarianten eben und geneigt sowie der Haltungsvarianten mit und ohne Mahd (vgl. Kapitel 6.1.) auf das embryonale Entwicklungsgeschehen der drei Feldheuschrecken-Arten an Hand der Entwicklungsdauer von Eiern nach ihrer Überführung in Brutschränke überprüft. Zusätzlich konnten Vergleiche zwischen den in Freilandhaltungen abgelegten Eiern und denen, die dem Labor entstammen, angestellt werden.

Der Einfluß der zwei Lebensraumvarianten eben und geneigt auf die Dauer der Embryonalentwicklung ist aufgrund des Versuchsaufbaues nur an den Eiern von *Ch. biguttulus* und *Ch. parallelus* der Haltungsperiode 1988 durchführbar. Die Vergleiche zur Entwicklungsdauer der Embryonen beider Arten in den Brutschränken belegen für beide Arten die grundsätzlich kürzeren Entwicklungszeiten bei Eiern aus den geneigten Lebensräumen (Tab. 9).

Wie aus den durchschnittlichen Eigewichten und den Gewichtsklassenverteilungen der Eier zu erwarten war, traten die festgestellten Unterschiede von Anfang an bei beiden Arten in Erscheinung. Sie waren bereits schon an der Entwicklungsdauer im Brutschrank bei den Eiern erkennbar, die direkt im Anschluß an die Haltungsperiode 1988 ins Labor überführt wurden. Im Zeitverlauf zwischen den folgenden Entnahmeterminen wuchsen die anfänglich nur sehr geringen Differenzen mit dem Fortschreiten der Embryonalentwicklung immer weiter an. Obwohl die Entwicklungsdauer

von *Ch. biguttulus* bei den letzten Vergleichsgruppen (Entnahmedatum 17.05.89) in allen Temperaturbereichen mittlerweile einen Unterschied von mindestens 100 °Kelvin aufwies, sind die Ergebnisse gegeneinander bei dieser Art nicht statistisch abgesichert (Tab. A10 - A12).

Die statistische Absicherung der Befunde ist dagegen bei *Ch. parallelus* teilweise möglich. Anders als bei *Ch. biguttulus* konnten bei *Ch. parallelus* in den Bebrütungen der ersten Vergleichsgruppen (Entnahmedatum 17.10.88) schon deutliche Abweichungen der mittleren Entwicklungsdauer festgestellt werden. Im Zeitverlauf der späteren Entnahmetermine wuchsen die Differenzen der Entwicklungsdauer in den Brutschränken auch bei dieser Art immer weiter an. Bei dem letzten Vergleichspaar (Entnahmedatum 17.05.89) wurde eine maximal um knapp 170 °C. geringere Entwicklungsdauer bei der geneigten gegenüber der ebenen Variante im Brutschrank bei 20 °C. ermittelt. Statistisch gesichert waren die Abweichungen zu der Entwicklungsdauer von *Ch. parallelus* aus ebenen oder geneigten Lebensraumvarianten aber erst bei den verschiedenen Eientnahmen im Mai. Hier hatten die Embryonen schon fast die Schlupfreife erreicht; es war somit nur noch eine vergleichsweise kurze Restentwicklung im Brutschrank erforderlich.

Es wurde bereits gezeigt, daß *Ch. parallelus* gegenüber den beiden anderen Arten über eine höhere ökologische Potenz für die Embryonalentwicklung unter niedrigen Temperaturbedingungen verfügt. Dieses Ergebnis erklärte die zwischen den Arten festgestellten Unterschiede der durchschnittlichen Entwicklungsdauer, die nur hinsichtlich niedriger, nicht aber bei optimalen Brutschranktemperaturen ermittelt wurden. Gerade diese höhere ökologische Potenz der Embryonen von *Ch. parallelus* ist auch der Grund, warum die Eier von *Ch. parallelus* einen höheren durchschnittlichen Entwicklungsstand in der geneigten Variante gegenüber der ebenen schon kurz nach dem Eiablagezeitraum erreichten und ein entsprechender Unterschied zwischen den Lebensraumvarianten bei den Eiern von *Ch. biguttulus* nur wesentlich geringfügiger bleiben mußte. Die höheren Temperaturen in den geneigten Haltungsvarianten konnten die Eier von *Ch. parallelus* von Anfang an in stärkerem Maß zum Fortschreiten der Embryonalentwicklung nutzen als die Eier von *Ch. biguttulus*. Auch unter niedrigen Temperaturbedingungen der folgenden Winter- und Frühjahrsmonate schritt die Embryonalentwicklung der Arten entsprechend ihrer jeweiligen ökologischen Potenz mehr oder weniger langsam fort. Der geringfügig höhere Wärmegenuß in der geneigten gegenüber der ebenen Lebensraumvariante führte dann bei beiden Arten kontinuierlich zu dem beobachteten Ansteigen der Entwicklungsstandsdifferenzen zwischen beiden Lebensraumvarianten. Weiterentwicklungen, und damit die Ausprägung von Unterschieden im durchschnittlichen Entwicklungsstand zwischen den Vergleichsgruppen, können wegen der niedrigen Temperaturbedingungen im Freiland nur langsam fortschreiten. Erst gegen Ende der embryonalen Entwicklung im Freiland können die meßbaren Unterschiede im durchschnittlichen Entwicklungsstand generell so weit fortgeschritten sein, daß sie statistisch abzusichern sind. Der jahreszeitlich frühe Larvenschlupf bei *Ch. parallelus* ermöglichte dann auch eine statistische Absicherung der Ergebnisse bei den letzten Eientnahmen zu Anfang und Mitte Mai (05.05. und 17.05.89).

Dies war bei *Ch. biguttulus* zu diesem Zeitpunkt nicht möglich, weil die Embryonen bis dahin noch nicht entsprechend weit entwickelt waren.

In den vorgestellten Befunden, insbesondere bei *Ch. parallelus*, kommt die grundsätzliche Bedeutung der beiden Lebensraumvarianten für die embryonale Entwicklungsgeschwindigkeit zum Ausdruck. Schon kurze Zeit nach der Eiablage der weiblichen Tiere lassen sich in Abhängigkeit von den Lebensraumverhältnissen (Exposition) und den ökologischen Potenzen der Arten Unterschiede im Entwicklungsstand der Eier feststellen. Im Laufe des weiteren Entwicklungzeitraumes werden die Abweichungen des Entwicklungsstandes immer größer. Eine statistische Absicherung ist aber erst kurz vor dem Entwicklungsabschluß gegeben.

Der vorgestellte Einfluß der Lebensraumvarianten auf die Dauer der Embryonalentwicklung der Feldheuschrecken muß auch grundsätzlich auf die Bewirtschaftungsvarianten mit oder ohne Mahd übertragen werden. Die Bewirtschaftung setzte erst im Anschluß an die vorgegebenen Eiablagezeiträume ein, daher ist ein Einfluß auf die Embryonalentwicklung der Feldheuschrecken erst im Winterhalbjahr möglich. Insofern unterscheiden sich die Einflüsse von Lebensraum und Bewirtschaftung hinsichtlich des Zeitpunktes, ab dem Auswirkungen auf die Embryonalentwicklung zu erwarten sind. Infolgedessen müssen die frühzeitig eingetretenen Wirkungen des Lebensraumes auf die embryonalen Entwicklungsvorgänge auch im anfänglichen Zeitverlauf der Eientnahmetermine die Bewirtschaftungseinflüsse dominierend überlagern. Erst im späteren Zeitverlauf kann dann eine Modifikation der Lebensraumwirkungen durch die Bewirtschaftungsform eintreten.

Ein Einfluß der Bewirtschaftungsvarianten konnte aus den verschiedenen Eigewichtsergebnissen bislang bei *Ch. parallelus* (Entnahmedatum 28.03.89), nicht aber bei *Ch. brunneus* (Vergleichstermine 28.02. und 19.04.90) festgestellt werden. Für den weiteren Vergleich dieser Bewirtschaftungsvarianten werden die verschiedenen Vergleichspaare von *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* herangezogen, die schon der Besprechung der Eigewichtsklassenverteilungen in Kap. 5.2.2. dienten. Als Vergleichsgrundlage dienen wiederum die Ergebnisse zur abschließenden Entwicklungsdauer nach den verschiedenen Eigewinnungen (Tab. 9).

Die Bewirtschaftungsformen haben Auswirkungen auf die embryonale Entwicklungsgeschwindigkeit bei *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus*. Dies zeigten die Ergebnisse der abschließenden Entwicklungsdauer im Brutschrank. Wegen der hohen ökologischen Potenz von *Ch. parallelus* konnten schon frühzeitig statistisch abgesicherte Entwicklungsstandsdifferenzen zwischen einzelnen Untersuchungsvarianten festgestellt werden. Den geringsten Entwicklungsfortschritt zeigte erwartungsgemäß die ebene Lebensraumvariante ohne Mahd. Die durchschnittliche Entwicklungsdauer der Eier war beispielsweise bei 25 °C. hoch signifikant länger als bei den Eiern, die der ebenen Haltung mit Mahd sowie den geneigten Haltungsformen mit oder ohne Mahd entstammten (Tab. A10). Auf Grund der Expositions- und Bewirtschaftungsunterschiede erfährt der ebene Lebensraum ohne Mahd offenbar nicht die zur Weiterentwicklung notwendige

Wärmezufuhr, die es den Eiern in der gemähten Bewirtschaftungsvariante sowie denen der geneigten Lebensraumformen ermöglichte, weitere Entwicklungsfortschritte zu erzielen. Zwischen den drei anderen Bewirtschaftungs- und Haltungsformen - ebener Lebensraum mit Mahd, geneigter Lebensraum mit oder ohne Mahd - konnten keine gesichert verschiedenen Entwicklungsstände gefunden werden. Trotzdem deuten auch dort die Ergebnisse darauf hin, daß Eier des gemähten ebenen Lebensraumes gegenüber denen der geneigten Varianten eine tendenziell längere Entwicklungsdauer im Brutschrank benötigen. Die in Brutschränken ermittelten Daten zur durchschnittlichen Entwicklungsdauer von *Ch. parallelus* bestätigen damit auch die Ergebnisse der verschiedenen Gewichtsklassenverteilungen, die bei dieser Art im Anschluß an die Eigewinnungen aus den einzelnen Haltungsformen festgestellt wurden.

Nach den Eientnahmen am 28.02.90 wies die Entwicklungsdauer von *Ch. brunneus* in den Brutschränken auf keine Entwicklungsdifferenz zwischen den beiden Bewirtschaftungsvarianten hin. Bis zu diesem Zeitpunkt waren in der Entwicklungsdauer bei dieser Art, die auch in der Embryonalentwicklung gegenüber *Ch. parallelus* durch eine stärkere Wärmebedürftigkeit ausgezeichnet ist, noch keine dokumentierbaren Verschiebungen des durchschnittlichen Entwicklungsstandes zwischen den beiden Bewirtschaftungsformen eingetreten. Die Wärmezufuhr war in der gemähten Variante gegenüber der ungemähten nicht ausreichend erhöht, um von den Eiern zur Ausprägung eines Entwicklungsvorsprunges genutzt werden zu können. Bei der zweiten, später erfolgten Eientnahme (Entnahmedatum 19.04.90) zeigte das Vergleichspaar, daß die abschließende durchschnittliche Entwicklungsdauer von Eiern aus der gemähten Variante unter allen drei Brutschranktemperaturen kürzer war als bei den Eiern der ungemähten. Mittlerweile hatte die erwartete Differenz der embryonalen Entwicklungsstände zwischen den Bewirtschaftungsformen eine deutliche Ausprägung erlangen können, vermutlich auf Grund der zwischenzeitlich insgesamt weiter angestiegenen Temperaturwerte im Freiland. Auch zu diesem Zeitpunkt waren die Unterschiede nicht statistisch abgesichert (Tab. A10 - A12). Dieses wäre aber wegen der im Ablauf der Embryonalentwicklung immer weiter anwachsenden Differenzen sicher zu einem späteren Termin möglich geworden, spätestens kurz vor der Schlupfreife der Embryonen im gemähten Lebensraum.

Bei *Ch. brunneus* zeigen die Ergebnisse der Eigewichtsklassenverteilung aus den Bewirtschaftungsvarianten keine befriedigende Übereinstimmung mit den Daten zur Entwicklungsdauer im Brutschrank. Die Ursachen dafür sind nicht zu klären; sie dürften aber kaum in den Gewichtsschwankungen der Einzeleier zu sehen sein, weil diese durch die großen Eizahlen vermutlich ausgeglichen werden.

Thermische Auswirkungen verschiedener Bewirtschaftungen für die embryonale Entwicklungsdauer von *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* werden auch allgemein für weitere Feldheuschreckenarten in der jüngeren Literatur diskutiert (BRUCKHAUS 1988a, 1988b, 1992a; WINGERDEN, MUSTERS, KLEUKERS, BONGERS & BIEZEN 1991). Diese Arbeiten kommen zu Schlüssen, die den eigenen experimentell belegten Ergebnissen

zu Bewirtschaftungseinflüssen bei *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* entsprechen. Solche Resultate sind jedoch im Regelfall in Freilanderhebungen nicht zu erzielen, da verschiedene Standorteinflüsse, ein wenig ortsstetes Verhalten der Larven sowie die schwierige Artansprache bei vielen frisch geschlüpften Feldheuschreckenlarven der Ermittlung sicherer Befunde zumeist entgegenstehen. Daher können die vorgestellten Ergebnisse nicht in einem größeren Literaturrahmen beprochen werden.

In den eigenen Untersuchungen ergaben sich gute Übereinstimmungen zwischen der Entwicklungsdauer der Eier, die aus den verschiedenen Haltungsvarianten in das Labor überführt wurden, und dem beginnenden Larvenschlupf, der in den Haltungsvarianten in Zuchtzelten im Freiland festgestellt wurde (vgl. Kap. 6.1.).

Neben den bislang besprochenen Ergebnissen zur Entwicklungsdauer der drei Feldheuschrecken-Arten aus den verschiedenen Freilandhaltungen finden sich in der Tab. 9 Angaben zur Entwicklungsdauer von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* aus der Laborhaltung. Wie in Kapitel 3 näher beschrieben, werden hier Ergebnisse zur Entwicklungsdauer von Eiern dargestellt, die von überlebenden weiblichen Tieren der Freilandhaltungsperiode 1988 anschließend noch im Labor abgelegt wurden. Die Eier blieben nach der Eigewinnung noch für 6 (BI 33 und BR 33) bzw. 34 Tage (BR 34) bei 25 °C. Anschließend wurden sie 3 Monate bei 5 °C. kühl gelagert. Erst dann wurden sie für die abschließende Entwicklung in die Brutschränke mit 25 und 30 °C. überführt. Die Eier von *Ch. biguttulus* (BI 33) benötigten eine vergleichbare Entwicklungsdauer im Brutschrank wie die der Freilandentnahmen vom 17.10.1988, was wiederum auch auf einen ähnlichen durchschnittlichen Entwicklungsstand der Embryonen schließen läßt. Dieses Ergebnis bestätigt die Resultate der Gewichtsklassenverteilungen (vgl. Kap. 5.2.2.), wonach die Eier von *Ch. biguttulus* nach der Haltungsperiode 1988 nur einen sehr geringen embryonalen Entwicklungsstand erreicht haben konnten.

Entsprechend der anfänglich unterschiedlichen Lagerungsdauer bei 25 °C. war auch die spätere Entwicklungsdauer der Eier von *Ch. brunneus* aus der Laborhaltung im Brutschrank statistisch gesichert verschieden. Die frühzeitige Embryonalentwicklung wurde durch die längere Einwirkung hoher Temperaturen erwartungsgemäß gefördert, wodurch bei den Eiern (BR 34) in dem abschließenden Brutschrankaufenthalt folglich eine kürzere Entwicklungsdauer festgestellt wurde als bei den Eiern, die nach der Ablage nur noch kurze Zeit weiter bei 25 °C. gelagert wurden (BR 33). Bei *Ch. brunneus* verlief die embryonale Weiterentwicklung in der Zwischenlagerung bei 25 °C. so unerwartet rasch, daß am Ende der 34-tägigen Lagerung schon die ersten zwei geschlüpften Larven vorlagen.

Dieses Ergebnis ist von grundsätzlicher Bedeutung, da die Embryonalentwicklung in diesen Fällen - im Widerspruch zur vorherrschenden Literaturmeinung - offensichtlich ohne jegliche Dormanz kontinuierlich bis einschließlich zum Larvenschlupf ablaufen konnte. Der Literatur folgend (RICHARDS & WALOFF 1954; UVAROV 1966; BEIER 1972; INGRISCH 1983a, 1983b) hätten die Embryonen von *Ch. brunneus* die Entwicklung

noch vor dem Abschluß der Anatrepsis durch eine Parapause unterbrechen müssen.

Die Feststellung, daß die Embryonalentwicklung von *Ch. brunneus* nicht durch eine Parapause unterbrochen wird, steht allerdings nicht in einem absoluten Widerspruch zur vorliegenden Literaturauffassung. Einen wesentlichen Hinweis für die Möglichkeit einer kontinuierlichen Embryonalentwicklung bei Chorthippus-Arten gibt SÄNGER (1980). Bei phänologischen Untersuchungen konnte er im pannonischen Raum Österreichs bis in die Spätherbstmonate Oktober und November immer wieder einzelne Larven, zum Teil auch frühe Larvenstadien, feststellen, was SÄNGER (1980) mit einer möglichen Subitanentwicklung zu erklären sucht. Seine Erklärung erscheint auch aufgrund der hier vorgestellten Ergebnisse als sehr wahrscheinlich. Da die Temperaturbedingungen im pannonischen Raum deutlich günstiger sind als im hiesigen Bereich und dadurch der Fortpflanzungszeitraum wesentlich länger ist, können die Eier dort einen längeren Zeitraum unter optimalen Temperaturen für die Weiterentwicklung nutzen. Damit müßten ähnlich gute und lange Entwicklungsbedingungen im pannonischen Raum gegeben sein, wie sie den Eiern von *Ch. brunneus* unter Laborbedingungen geboten wurden. Folglich konnte die Embryonalentwicklung hier wie dort ohne eine obligatorische Entwicklungshemmung bis zum Larvenschlupf fortschreiten.

Die eigenen Ergebnisse zu den Durchschnittsgewichten und den berechneten Gewichtsklassenverteilungen im Zusammenhang mit den Resultaten zum durchschnittlichen Abschluß der Entwicklung (Entwicklungsdauer) bei den drei Chorthippus-Arten werden auch als Bestätigung dafür gewertet, daß die drei Chorthippus-Arten nicht - wie bislang angenommen - während der Embryonalentwicklung eine Parapause durchlaufen müssen.

Weiterhin liefert die Literatur einige Beispiele für Feldheuschreckenarten - die allerdings derzeit nicht in Mitteleuropa beheimatet sind -, bei denen ebenfalls eine direkte Entwicklung ohne Diapause bekannt ist. So nennt BEIER (1972) mehrere Untersuchungen und Arten, bei denen Subitanentwicklungen auftreten können. Unter anderem trifft dies auch auf Locusta migratoria migratoria zu, die in Nordrhein-Westfalen als sogenannter "Vermehrungsgast" in der "Rote Liste" aufgeführt ist (LÖLF 1986). Der Begriff "Vermehrungsgast" deutet schon auf das Fehlen einer Diapause hin, weil entsprechende Arten im Sommerhalbjahr nach Mitteleuropa einwandern und zur Vermehrung gelangen können. Bei ungünstigen Witterungsbedingungen muß diese Art jedoch wieder abwandern oder aber absterben. Die in Frankreich beheimatete Rasse Locusta migratoria gallica bringt Eier hervor, die entweder mit oder ohne Diapause zum Entwicklungsabschluß befähigt sind oder als dritte Möglichkeit ein nicht näher definiertes Ruhestadium im Zuge der Entwicklung durchlaufen müssen (BEIER 1972).

Die aufgezeigten Zusammenhänge zwischen den eigenen Befunden in Bezug auf den unerwarteten Larvenschlupf von *Ch. brunneus* und denen der vorgestellten Literatur erlauben den Schluß, daß die Embryonalentwicklung von *Ch. brunneus* nicht - wie bislang angenommen wurde -

grundsätzlich durch eine obligatorische Ruhephase in einem genetisch fixierten Entwicklungsstadium unterbrochen werden muß (Parapause), sondern fakultativ, aufgrund der Temperaturverhältnisse, unterbrochen werden kann. Die bei *Ch. brunneus* vorliegende Quieszenzerscheinung entspricht somit einer Oligopause im Sinne von MÜLLER (1970). Die bisher vorgelegten Wäge- und Schlupfergebnisse an Eiern von *Ch. biguttulus* und *Ch. parallelus* weisen darüber hinaus auch bei diesen Arten nicht auf das Vorhandensein einer Parapause hin.

Verschiedentlich konnten darüber hinaus weitere Dormanzerscheinungen im Verlauf der Bebrütungen bei den drei Chorthippus-Arten festgestellt werden, die ein Schlüpfen der Larven verhinderten. Bei einem nicht näher registrierten Anteil von Eiern unterblieb der Schlupf regelmäßig während der Bebrütungen, obwohl die Eier vom optischen Erscheinungsbild absolut vital wirkten. Im Gegensatz zu den normal entwickelnden Eiern ließen sie auch nie ein Anzeichen der Fortentwicklung erkennen, wie dies sonst beispielsweise am Anschwellen der Eier immer ersichtlich ist. Um wenigstens ansatzweise mögliche Gründe für das wiederkehrende Ausbleiben der Entwicklung ermitteln zu können, wurde eine Zusatzuntersuchung durchgeführt. Von den verschiedenen Eientnahmeterminen aus dem Oktober 1989 wurden die nicht geschlüpften und vital wirkenden Eier aus den Brutschränken in eine Kühlung bei 5 °C. überführt, blieben dort für 12 Wochen und gelangten anschließend in den Brutschrank bei 25 °C.. Durch diese Behandlung, die als Simulation erneuter winterlicher Bedingungen nach sommerlichen Verhältnissen konzipiert war, sollte die vermutete Dormanz gebrochen und der Larvenschlupf ermöglicht werden.

Tab. 10: Schlupfergebnisse von Eiern der Chorthippus-Arten im Brutschrank bei 25 °C. nach einer zusätzlichen Kühlperiode. Die Eier waren in vormaligen Bebrütungen bei 15, 20, 25, 30 und 35 °C. nicht geschlüpft.

	Larvenschlupf/Anzahl Eier aus vormaliger Bebrütung bei					Σ	°K Entw.dauer bei abschl. Bebrütung 25°C
	15°	20°	>25°	30°	35°	15°-35°	
Ch.biguttulus	0/2	0/4	6/12	6/10	8/13	20/41	431
Ch.brunneus	0/0	0/4	1/13	0/5	4/7	5/29	510
Ch.parallelus	0/0	0/0	0/3	0/0	12/13	12/16	510
Σ der Arten	0/2	0/8	7/28	6/15	24/33	37/86	-

In Tab. 10 wird das Schlupfergebnis bei 25 °C. Brutschranktemperatur ausgehend von den Temperaturen, bei denen die Eier der einzelnen Arten in den früheren Bebrütungen nicht schlüpften, dargestellt. Hier wird die Anzahl der nun geschlüpften Larven bezogen auf die Gesamtmenge der nochmals bebrüteten Eier aufgeführt. Die °K Entw.dauer gibt Auskunft über die durchschnittliche Entwicklungsdauer der jetzt geschlüpften Larven. Aus den Zahlen ist zu entnehmen, daß ca. die Hälfte der vormals nicht geschlüpften Eier auf *Ch. biguttulus* entfielen; solche von *Ch. parallelus* stellten mit nur rund 20 % den geringsten Anteil. Auch lagen von den Arten unterschiedliche Eizahlen bezogen auf die vormaligen Brutschranktemperaturen vor. Die Aufschlüsselung der Eizahlen aufgrund ihrer Vorgeschichte geschieht zur Information, wegen mangelnder Repräsentanz - ungleiche Eizahlen in den vormaligen Bebrütungen - ist es nicht statthaft, hieraus verallgemeinernde Schlüsse zu ziehen, auch wenn diese zutreffend sein könnten.

In der abschließenden Bebrütung konnten 43 % der Eier zum Schlupf gebracht werden, wobei die prozentuale Schlupfrate der Eier artverschieden war. Die wenigsten Larven schlüpften bei *Ch. brunneus* (17,2 %), *Ch. biguttulus* hatte eine fast 50 %-ige Schlupfrate, und bei *Ch. parallelus* waren es 75 % der Eier, die in der abschließenden Bebrütung zum Entwicklungsabschluß gelangten. Die durchschnittliche Entwicklungsdauer der Larven, berechnet nur nach der abschließenden Bebrütung bei 25 °C., war bei *Ch. biguttulus* kürzer als bei *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus*. Im Vergleich mit den jeweiligen Durchschnittsergebnissen der vormaligen Bebrütungen bei 25 °C. - alle Eientnahmegruppen mit Datum des Oktober 1989 - erreichte *Ch. biguttulus* den Entwicklungsabschluß früher, *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* hingegen erst später (vgl. Tab. 9).

Das wesentliche Ergebnis der Zusatzuntersuchung ist, daß ein unterschiedlich hoher Prozentsatz von Eiern erst nach der Simulation eines zweiten Winters im Brutschrank schlüpften. Dieses Ergebnis muß als Beleg dafür gewertet werden, daß das in allen Bebrütungen wiederkehrende Ausbleiben des Schlupfes bei optisch vital wirkenden Eier durch Dormanzerscheinungen ausgelöst wurde. Folglich ist nicht eine mangelnde Vitalität der Eier, sondern das Vorliegen einer Dormanz als die wesentliche Ursache für das Ausbleiben des Larvenschlupfes in den Bebrütungen anzusehen. Dies gilt darüber hinaus ebenfalls für die Eier, die im Verlauf des zweiten Brutschrankaufenthaltes (Zusatzuntersuchung) nicht schlüpften. Sie wirkten am Versuchsende weiterhin optisch vital.

Das Ausbleiben des Larvenschlupfes bei mittel- und zentraleuropäischen Laubheuschrecken (Ensifera: Tettigoniidae) ist unter Freilandbedingungen im Jahr nach der Eiablage sowie unter Laborbedingungen im Anschluß an die erste Kühlperiode nach der Eiablage vielfach beschrieben worden (HARTLEY & WARNE 1972, 1973; INGRISCH 1979, 1984a, 1985, 1986a, 1986b, 1986c; HELFERT 1980b; DEURA & HARTLEY 1982) und damit wesentlich genauer untersucht als bei Feldheuschrecken. Die verschiedenen Ursachen, die bei Laubheuschrecken häufig zu mehrjährigen Entwicklungen führen, werden insbesondere von INGRISCH (1984a, 1985, 1986a, 1986b, 1986c) beschrieben. Er zeigte, daß die Embryonen der

meisten Laubheuschrecken-Arten noch vor der winterlichen Temperaturabsenkung ein Entwicklungsstadium im Anschluß an die Katatrepsis erreicht haben müssen, um noch im folgenden Frühjahr schlüpfen zu können. Bei Arten mit einer schnellen Entwicklung war ein entsprechender embryonaler Entwicklungsstand, der den Schlupf fast aller Eier im anschließenden Frühjahr ermöglichte, durch eine vierwöchige Einwirkung von 24 °C. nach der Eiablage erreicht. Arten mit einer langsamen Entwicklung benötigten hierzu unter den gleichen Bedingungen zwischen 8 und 12 Wochen. Verhindern jedoch Umwelteinflüsse wie Temperaturbedingungen, photoperiodische Verhältnisse oder unzureichende Wasserversorgung das Erreichen des notwendigen embryonalen Entwicklungsstadiums noch vor der winterlichen Abkühlung, so hat dies eine mehrjährige embryonale Entwicklungsdauer zur Folge. Die Embryonalentwicklung wird in diesem Falle einmal oder mehrfach durch Dormanzerscheinungen unterbrochen, nachdem der Embryo bestimmte, genetisch fixierte Entwicklungsstadien erreicht hat (INGRISCH 1984a, 1985, 1986a, 1986b, 1986c).

Die angesprochenen Untersuchungsergebnisse können eine Erklärung für die eigenen neuen Befunde zur Embryonalentwicklung der drei Chorthippus-Arten liefern. Danach muß bei diesen Arten mit einer potentiell mehrjährigen embryonalen Entwicklungsdauer gerechnet werden, ähnlich wie dies bei den Laubheuschrecken der Fall ist.

6.2.3. Zusammenfassung

Die eigenen experimentellen Untersuchungen weisen den Einfluß der Temperatur auf die embryonale Entwicklungsgeschwindigkeit der drei Chorthippus-Arten nach. Zwischen den Embryonen der Arten können unterschiedliche ökologische Potenzen hinsichtlich niedriger und sehr hoher Temperaturen belegt werden. Die Embryonen der drei Arten besitzen eine sehr ähnliche ökologische Potenz gegenüber der Temperatur, wie sie auch in den Temperaturpräferenzen der erwachsenen Tiere zum Ausdruck kommt. Bezüglich der niedrigen Temperaturen besitzt *Ch. parallelus* die höchste ökologische Potenz. Seine Entwicklung kann offenbar noch bei 5 °C. fortgeführt werden. Bei hohen Temperaturen zeigen *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* die größere ökologische Potenz.

Durch die Untersuchungen kann erstmals der Einfluß der Temperaturbedingungen während der Eiablageperiode auf den Ablauf der Embryonalentwicklung bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken nachgewiesen werden. Hohe spätsommerliche Temperaturen bei und nach der Eiablage erlauben im Gegensatz zu niedrigen eine schnellere und weitere Entwicklung, wodurch die Eier temperaturabhängig einen sehr unterschiedlichen Entwicklungsstand am Ende der elterlichen Populationszeit erreicht haben können. Im Winter- und Frühjahrsverlauf wird die Embryonalentwicklung fortgesetzt, wobei die Entwicklungsfortschritte der drei Arten in Abhängigkeit von der Temperatur und den artverschiedenen ökologischen Potenzen unterschiedlich schnell erzielt werden. Hierbei kann erstmalig ein in der Literatur vermuteter Einfluß von Expositionverhältnissen sowie von Bewirtschaftungsformen experimentell sowohl im Labor wie auch im Freiland

nachgewiesen werden (vgl. Kap. 6.1.). Es wird gezeigt, daß mit Hilfe der Eigewichte und Eigewichtsklassen Entwicklungsfortschritte abgelesen werden können. Weiterhin wird bei Eiern von *Ch. brunneus*, nach der Ablage im Labor und nachfolgender Lagerung im Brutschrank bei 25 °C., der Larvenschlupf festgestellt, ohne daß die Embryonalentwicklung durch eine Quieszenz unterbrochen worden war. Dieser Befund sowie weitere Ergebnisse bei den drei Chorthippus-Arten erfordern die Revision zur Literaturmeinung über die Dormanzform bei *Ch. brunneus*, die möglicherweise darüber hinaus auch für die beiden anderen Arten notwendig ist. Es liegt hier keine Parapause, sondern eine Oligopause vor.

In den Brutschränken unterbleibt der Larvenschlupf regelmäßig bei verschiedenen Eiern, obwohl deren optisches Erscheinungsbild nicht auf eine mangelnde Vitalität schließen läßt. Ein Teil dieser Eier kann nach einer weiteren dreimonatigen Kühlperiode und erneuter Bebrütung zum Schlupf gebracht werden. Es schlüpft ein artverschieden großer Anteil der Eier, womit nachgewiesen werden kann, daß der Schlupf aufgrund einer Entwicklungshemmung bis dahin unterblieben war. Diese Befunde bei den drei Chorthippus-Arten weisen daher auf eine potentiell mehrjährige embryonale Entwicklungsdauer hin.

6.3. Die Beziehung zwischen Eigewichten und Entwicklungsdauer

6.3.1. Die biometrischen Beschreibungen

Entsprechend den Ausführungen in Kap. 3. wurde im Verlauf der Besprechungen von Teilergebnissen der Kap. 4. und 5. die Richtigkeit der Arbeitshypothese unterstellt, daß es durch Gewichtsermittlungen an Eiern möglich ist, den embryonalen Entwicklungsstand annähernd zu beschreiben, da die Wasseraufnahme zu charakteristischen Entwicklungszeitpunkten erfolgt. Zur gravimetrischen Beschreibung der embryonalen Entwicklung wurden jeweils sechs Gewichtsklassen für die verschiedenen Arten definiert und in den Ergebnisdarstellungen verwendet. Die Richtigkeit der Arbeitshypothese ist nun, nachdem die Ergebnisse der durchschnittlichen abschließenden Entwicklungsdauer der Eier bei verschiedenen Brutschranktemperaturen vorgestellt sind, zu überprüfen.

Die Prüfung des Vorliegens von Zusammenhängen und ihrer Stärke ist zwischen den artspezifischen Gewichtsklassen einerseits und den temperaturabhängigen Daten zur Entwicklungsdauer der Arten andererseits auf biometrischem Weg durch die Korrelationsanalyse möglich. In den vorliegenden Untersuchungen wurden einseitige lineare Abhängigkeiten unterstellt. Da die Arbeitshypothese vom grundsätzlichen Vorliegen dieser Zusammenhänge ausging, somit den jeweiligen Eientnahmeterminen und Haltungsformen keine Bedeutung für Korrelationen zukommen darf, wurden im Weiteren alle gewogenen und geschlüpften Eier für die Analyse herangezogen. Die Tab. 11 informiert über die daraufhin vorliegende Datenbasis.

Tab. 11: Die Verteilung aller bei der Entnahme gewogenen und im anschließenden Brutschrankaufenthalt geschlüpften Eier in die artverschiedenen Gewichtsklassen (GWKL).

ARTEN	Gewichtsklassen 1-6 (GWKL) der Eier mit Schlupf												
	GWKL 1		GWKL 2		GWKL 3		GWKL 4		GWKL 5		GWKL 6		Schlupf
Chorthippus	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	Σ N
biguttulus (BI)	8	0,6	149	10,5	441	31,1	606	42,7	136	9,6	78	5,5	1418
brunneus (BR)	54	2,2	225	9,2	660	27,0	1042	42,6	319	13,0	146	6,0	2446
parallelus (PA)	2	0,1	135	5,3	949	37,1	1077	42,1	328	12,8	70	2,7	2561

Die Tab. 11 belegt, daß ca. 70 % der für die Korrelationsrechnungen verwerteten Eier den Gewichtsklassen 3 und 4 angehörten. Nur eine sehr geringe absolute Anzahl lag in der Gewichtsklasse 1 vor. Im Vergleich zu dieser waren die Gewichtsklassen 2, 5 und 6 bezogen auf die absoluten Zahlen auch relativ gut belegt. Es stand somit zwar eine breite Datenbasis zur Verfügung, diese wurde aber insbesondere durch die Eier der Gewichtsklassen 3 und 4 gebildet. Ergebnisse der Korrelationsanalyse zeigt die Tab. 12.

Tab. 12: Daten der Korrelationen zwischen den Eigewichtsklassen der Eier bei der Entnahme und der Entwicklungsdauer unter den einzelnen Brutschranktemperaturen. * : Signifikanz > 95 % , ** : Signifikanz > 99,9 %

ARTEN Chorthippus je Temp.-stufe	Korrelations-koeffizient r	Bestimmt-heitsmaß B = r²	Standardab-weichung Dauer(°K)	Mittel-wert Dauer(°K)
- biguttulus				
15°	-0,75428**	0,60	292	1455
20°	-0,57144**	0,33	157	719
25°	-0,54866**	0,30	110	439
30°	-0,57703**	0,33	893	73
35°	-0,65493**	0,43	833	32
40°	-0,82804*	0,69	714	92
- brunneus				
15°	-0,61092**	0,37	242	1118
20°	-0,54780**	0,30	141	523
25°	-0,68129**	0,46	903	48
30°	-0,65353**	0,43	752	87
35°	-0,64443**	0,42	652	41
40°	-0,44721	0,20	374	60
- parallelus				
15°	-0,37225**	0,14	265	996
20°	-0,49733**	0,25	182	605
25°	-0,62925**	0,40	129	410
30°	-0,62824**	0,40	122	377
35°	-0,50423**	0,25	106	334
40°	-	-	-	-

Die Signifikanzen der Korrelationskoeffizienten belegen allgemein, daß, mit einer Ausnahme - *Ch. brunneus* bei 40 °C. -, bei allen drei Arten die Entwicklungsdauer unter den verschiedenen Brutschranktemperaturen mit den vorliegenden Gewichtsklassen negativ korreliert ist. Das Vorliegen negativer Korrelationen bestätigt den erwarteten Zusammenhang, daß Eier einer hohen Gewichtsklasse eine vergleichsweise kürzere Entwicklungsdauer im Brutschrank benötigen als die Eier, die einer niedrigen Gewichtsklasse angehören. Aufgrund dieser biometrischen Befunde können die Untersuchungsergebnisse zur Bestätigung der nämlichen Arbeitshypothese herangezogen werden.
Die vorgelegten Berechnungsergebnisse weisen auf eine art- und temperaturspezifisch mehr oder minder hohe Beteiligung weiterer Einflußfaktoren hin, die - da unbekannt - in den Untersuchungen nicht annähernd konstant gehalten werden konnten.

Derartige methodische Probleme sind einerseits aus den sehr ungleichen Eizahlen der einzelnen vorkommenden Gewichtsklassen vorgegeben. Andererseits hat sicherlich auch die gewählte Breite der Gewichtsklassen eine nicht zu unterschätzende Bedeutung für die in Bezug auf die Korrelationsanalyse zutreffende methodische Problematik. Auf diese Punkte kann erst später, nach der Vorstellung weiterer Berechnungsergebnisse, bei der Beschreibung der biologischen Zusammenhänge in Kap. 6.3.2. näher eingegangen werden.
Nachdem die negativen Korrelationen zwischen der Entwicklungsdauer in Abhängigkeit von der Gewichtsklasse und der Brutschranktemperatur je Art vorgestellt wurden, wird nun gefragt, wie sich die Entwicklungsdauer in Abhängigkeit von der Gewichtsklasse und Brutschranktemperatur für die einzelnen Chorthippus-Arten ändert. Derartige Fragestellungen werden mit Hilfe multipler Regressionsberechnungen bearbeitet (SACHS 1978).

Den durchgeführten Regressionsberechnungen lagen die gleichen Ausgangsdaten zugrunde, die auch schon für die Korrelationsberechnungen herangezogen wurden; es sei an dieser Stelle nur auf die entsprechenden Angaben verwiesen (vgl. Tab. 11, weitere Angaben siehe auch Tab. 15 - 17). Die wesentlichen Ergebnisse der multiplen Regressionen werden in der Tab. 13 aufgeführt.

Die Angaben in Tab. 13 zeigen, daß in den Berechnungen für alle Arten hoch gesicherte Ergebnisse sowohl für das eigentliche Rechenmodell wie auch für die einzelnen Koeffizienten a, b_1x_1 (Gewichtsklassen) und b_2x_2 (Brutschranktemperaturen) ermittelt wurden. Die artspezifisch nur geringfügig voneinander abweichenden r^2-Werte belegen, als Maß zur Beschreibung der Güte von Anpassungen der Regressionsfunktionen an die experimentell ermittelten Meßwerte, eine gute Anpassung an die Meßwerte; es werden jeweils über 50 % der Varianz von y (Entwicklungsdauer) durch die Regressionen erklärt.

Tab. 13: Ergebnisse der multiplen Regressionen (Formel $y = a + b_1x_1 + b_2x_2$) zur Schätzung der Entwicklungsdauer y nach Gewichtsklassen (x_1) und Brutschranktemperaturen (x_2). Weitere Erläuterungen siehe Tab. 12 und Text.

Berechnete Werte der Regression	Chorthippus biguttulus	Chorthippus brunneus	Chorthippus parallelus
F Wert	959,6	1473,2	1488,1
Signifikanz	**	**	**
r^2 Wert	0,58	0,55	0,54
Koeff. a	1742,6	1261,9	1467,7
T H0 = 0	59,1	74,8	78,3
Signifikanz	**	**	**
Koeff. b1x1	-70,7	-43,1	-108,9
T H0 = 0	-13,5	-17,5	-32,0
Signifikanz	**	**	**
Koeff. b2x2	-37,4	-27,7	-24,0
T H0 = 0	-40,4	-49,3	-42,2
Signifikanz	**	**	**

Durch die Absicherung des Rechenmodelles sowie die der einzelnen Koeffizienten kann belegt werden, daß die Entwicklungsdauer der einzelnen Arten in einem hohen Maß durch die Variable "Gewichtsklasse der Eier", also einem gravimetrischen Merkmal zum Entwicklungsstand der Embryonen, und durch die Variable "Brutschranktemperatur", einem ökologisch wirksamen Faktor, der die Geschwindigkeit der ablaufenden Embryonalentwicklung maßgeblich beeinflußt, vorbestimmt wird. Die berechneten Koeffizienten erlauben damit eine recht genaue Abschätzung der Entwicklungsdauer nach den Vorgaben der definierten Gewichtsklassen und Brutschranktemperaturen.

6.3.2. Die biologischen Beschreibungen

Die Zusammenhänge zwischen den artspezifischen Gewichtsklassen einerseits und der temperaturabhängigen Entwicklungsdauer andererseits, die durch die biometrische Auswertung der Untersuchungsergebnisse schon bestätigt wurden, können und müssen sich auch durch Umrechnungen der bislang vorgestellten experimentellen Ergebnisse nachweisen lassen. Zu diesem Zweck wurde die Entwicklungsdauer getrennt für die einzelnen Arten, Gewichtsklassen und Brutschranktemperaturen ermittelt. Die Datenbasis stellte die Gesamtheit der in die Brutschränke gelangten Eier dar (vgl. Tab. 4). Aufgrund der wenigen Eier, die in der Gewichtsklasse 1 vorlagen, konnten diese nicht auf alle Temperaturen verteilt werden (Tab. 14). Darüber hinaus fehlen die Gewichtsklassen 5 und 6 teilweise in der Belegung des 15 °C.-Brutschrankes. Dies ergab sich aus einer

statistischen Voraussetzung, nämlich der zufälligen Verteilung der Eier auf die verschieden temperierten Brutschränke. Somit ergab sich das methodische Problem, daß nicht alle Brutschranktemperaturen vollständig mit Eiern aller Gewichtsklassen belegt waren.

Die Daten der Tab. 14 belegen, wie die Entwicklungsdauer der drei Chorthippus-Arten im Brutschrank aufgrund sowohl ansteigender Temperaturen als auch mit dem Ansteigen der Gewichtsklassen verringert wird. Bei 15 °C. Brutschranktemperatur wurden für die Gewichtsklassen 1, 2 und 3 regelmäßig die höchsten Werte der Entwicklungsdauer, also die längste Entwicklungsdauer, ermittelt. Die kürzeste Entwicklungsdauer war immer im Brutschrank bei 35 °C. für die Gewichtsklassen 5 bzw. 6 festgestellt worden. Zu den Signifikanzen der ermittelten Differenzen zwischen den einzelnen Gewichtsklassen der Arten unter den verschiedenen Brutschranktemperaturen informieren die Tab. A13 bis A15 im Anhang.

Tab. 14: Entwicklungsdauer der Eier von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* bezogen auf die einzelnen Gewichtsklassen und Brutschranktemperaturen. -: nicht belegt; /: hier kein Schlupf.

Art und Gewichtsklasse	Bebrütungstemperaturen 15°	20°	25°	30°	35°	40°
Ch. biguttulus						
1	2050	1100	625	-	-	-
2	1923	900	589	471	490	/
3	1423	716	440	387	337	528
4	1336	655	415	351	312	456
5	1357	638	358	356	292	-
6	-	684	469	331	268	-
Ch. brunneus						
1	/	793	529	482	420	480
2	1564	789	433	387	406	460
3	1121	536	377	305	265	400
4	1007	471	300	257	222	-
5	1007	464	311	244	239	-
6	1665	540	335	256	258	-
Ch. parallelus						
1	-	-	838	-	-	-
2	1511	925	636	612	665	/
3	1022	679	473	425	385	-
4	860	503	378	328	302	-
5	-	522	306	291	245	-
6	-	492	285	472	337	-

In den Ergebnissen zur Entwicklungsdauer je Art, Gewichtsklasse und Brutschranktemperatur kommen die verschiedenen grundsätzlichen Befunde zu Temperatur-abhängigkeiten der embryonalen Entwicklung und den unterschiedlichen ökologischen Potenzen der Arten detaillierter zum Ausdruck als in den vorweg besprochenen Durchschnittswerten (vgl. Kap. 6.2.). Über die Bestätigung dieser Grundsatzergebnisse hinaus werden in den nun vorgestellten Daten noch genauere Befunde zur Entwicklungsdauer in Abhängigkeit der Gewichtsklassen - also des Entwicklungsstandes- und der Brutschranktemperaturen deutlich, auf die näher eingegangen werden muß.
Bei allen drei Arten weisen die Resultate verschiedentlich in Abhängigkeit von den Gewichtsklassen und Brutschranktemperaturen auf das Vorliegen einer längeren Entwicklungsdauer hin, die weder als entwicklungsphysiologische Notwendigkeit noch als Temperaturabhängigkeit in dem bislang besprochenen Sinn aufgefaßt werden kann. Die Ergebnisse deuten alle auf das Vorliegen von Dormanzerscheinungen hin.

Bei *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* wurde meist in den Brutschränken bei 15 bis 25 °C. eine langsamere Entwicklung von Eiern der Gewichtsklasse 6 gegenüber denen der Gewichtsklassen 4 und 5 nachgewiesen. Der Unterschied ist häufig statistisch gesichert (Tab. A13, A14). Dieses Ergebnis ist so zu interpretieren, daß Eier der Gewichtsklasse 6 im Brutschrank bei 15 bis 25 °C. noch vor dem Schlupf eine kurze Entwicklungsruhe durchlaufen mußten. Bei Eiern der gleichen Gewichtsklasse unter höheren Temperaturen sowie bei Eiern der niedrigeren Gewichtsklassen unter den gleichen Temperaturen konnte das nicht festgestellt werden. Unklar ist, ob dies auf alle Eier der Gewichtsklasse 6 im unteren Temperaturbereich zutrifft oder ob dies nur einen unbekannten Anteil dieser Eier betraf.

Ein ähnlicher Befund wurde auch für Eier der Gewichtsklasse 6 von *Ch. parallelus* ermittelt. Hier war die kurzfristige Entwicklungsruhe oder -hemmung der Eier allerdings nur im oberen Temperaturbereich bei 30 und 35 °C. festzustellen, nicht aber bei den niedrigeren Temperaturen. Auch trat bei dieser Art eine höhere Entwicklungsdauer bei Eiern der Gewichtsklasse 2 im Brutschrank mit 35 °C. gegenüber denen mit 25 und 30 °C. in Erscheinung.

Weiterhin wurde bei den Eiern von *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* in der höchsten Brutschranktemperatur 40 °C., unabhängig von den vertretenen Gewichtsklassen, das Vorliegen einer weiteren Entwicklungshemmung deutlich, die in der Entwicklungsdauer Ausdruck findet. Dieser Befund wurde auch schon in den Ergebnissen in Kap. 6.2. angedeutet (vgl. Abb. 25, 26).

Bemerkenswert ist weiterhin, daß Eier der Gewichtsklasse 1 von *Ch. brunneus* bei 15 °C. nicht schlüpften, wohl aber zwischen 20 und 40 °C.. Ebenfalls konnte kein Schlupf bei Eiern von *Ch. biguttulus* und *Ch. parallelus* der Gewichtsklasse 2 bei 40 °C. festgestellt werden, obwohl dort die Eier von *Ch. biguttulus* der Gewichtsklassen 3 und 4 nach der oben schon angesprochenen Verzögerung dennoch schlüpften.

In den vorgestellten Ergebnissen kommen in Abhängigkeit von der Brutschranktemperatur und dem embryonalen Entwicklungsstadium (Gewichtsklasse) allgemein Entwicklungshemmungen zum Ausdruck. Während sich hier die Dormanzerscheinungen hauptsächlich nur als kurzfristige Entwicklungshemmung - d.h. Verzögerung der Embryonalentwicklung - bemerkbar machten, können sie in anderen Fällen die Ursache für das schon angesprochene verschiedentliche Ausbleiben des Larvenschlupfes in den Untersuchungen sein (vgl. Kap. 6.2.2.). Nachfolgend werden nun die in den Standardbebrütungen nicht geschlüpften Eier einer genaueren Betrachtung unterzogen (Tab. 15 - 17). Die Tab. 15 bis 17 dienen der Übersicht zur Datenbasis und schlüsseln für die drei Chorthippus-Arten die absolute und prozentuale Anzahl nicht geschlüpfter Eier je Brutschranktemperatur und Gewichtsklasse auf. Darüber hinaus können den Tabellen die jeweiligen Anzahlen bebrüteter Eier entnommen werden. Allgemein lag die höchste Anzahl nicht geschlüpfter Eier in den unteren Gewichtsklassen vor, obwohl für diese nur erheblich geringere Eizahlen zur Verfügung standen. Der prozentuale Anteil nicht geschlüpfter Eier der einzelnen Arten erwies sich zwischen den Gewichtsklassen und Brutschranktemperaturen als uneinheitlich.

Bei *Ch. biguttulus* verringerte sich der Anteil nicht geschlüpfter Eier fast grundsätzlich mit steigender Brutschranktemperatur von 15 bis 35 °C., die höchsten Ausfallraten wurden aber in 40 °C. festgestellt (Tab. 15). Die Eier mit wenig weit entwickelten Embryonen - Gewichtsklassen 1 und 2 - hatten nur eine rund 50 %-ige Schlupfrate in den Temperaturen 15 bis 35 °C., in 40 °C. schlüpften gar keine Larven. In dieser hohen Temperatur unterblieb der Schlupf auch bei den Eiern mit einem höheren Entwicklungsstand zu einem hohen Anteil von fast 30 %. Weiterhin bemerkenswert ist der große Prozentsatz nicht geschlüpfter Eier bei 20 °C..

Auch bei *Ch. brunneus* war ein auffallend hoher Anteil von Eiern in 20 °C. nicht geschlüpft (Tab. 16). Hier wurde die geringste Schlupfrate bei Eiern mit einem wenig fortgeschrittenen embryonalen Entwicklungsstand ermittelt. Der frühe embryonale Entwicklungsstand bei Eiern der Gewichtsklassen 1 und 2 führte auch bei dieser Art regelmäßig zu einem häufigeren Ausbleiben des Larvenschlupfes in Brutschranktemperaturen von 15 bis 35 °C., wenngleich die Ausfallraten hier meist weitaus niedriger waren als bei den beiden anderen Chorthippus-Arten.

Bei 35 °C. hatten die Eier von *Ch. parallelus* die geringste Schlupfrate (Tab. 17), der Schlupf unterblieb bei 40 °C. völlig. Die Eier mit den am wenigsten fortentwickelten Embryonen, also die Gewichtsklassen 1 und 2, wiesen unter allen Temperaturen die geringsten Schlupfraten auf. Interessanterweise entfielen bei der Art erheblich höhere Ausfallraten auf die Brutschranktemperaturen 20, 25 und 30 °C. (jeweils knapp 60 %) als bei 15 °C. (nur 20 %). Für alle Arten zeigte das Ausbleiben des Schlupfereignisses in starkem Maße Abhängigkeiten zwischen dem embryonalen Entwicklungsstand und der Bebrütungstemperatur. Dies weist wie bereits oben schon angesprochen auf Dormanzerscheinungen hin, die das Schlüpfen von mehr oder weniger vielen Eiern verhinderten.

Tab. 15: Absolute Anzahl und prozentualer Anteil der Eier von *Ch. biguttulus* ohne Schlupf je Brutschranktemperatur und Gewichtsklasse. -: Hier keine Belegung.

Ch. biguttulus Temperaturstufen und Gewichtsklassen	Anzahl von Eiern insgesamt bebrütet	ohne Schlupf	Prozent ohne Schlupf
15 °C			
Gewichtsklasse 1	5	2	40,0
Gewichtsklasse 2	23	13	56,5
Gewichtsklasse 3	35	4	11,4
Gewichtsklasse 4	37	0	0
Gewichtsklasse 5	12	1	8,3
Gewichtsklasse 6	-	-	-
20 °C			
Gewichtsklasse 1	5	3	60,0
Gewichtsklasse 2	56	28	50,0
Gewichtsklasse 3	68	5	7,4
Gewichtsklasse 4	54	3	5,6
Gewichtsklasse 5	26	2	7,7
Gewichtsklasse 6	12	2	16,7
25 °C			
Gewichtsklasse 1	6	3	50,0
Gewichtsklasse 2	94	47	50,0
Gewichtsklasse 3	165	8	4,8
Gewichtsklasse 4	227	8	3,5
Gewichtsklasse 5	40	0	0
Gewichtsklasse 6	22	0	0
30 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	73	36	49,3
Gewichtsklasse 3	113	3	2,7
Gewichtsklasse 4	177	5	2,8
Gewichtsklasse 5	42	0	0
Gewichtsklasse 6	22	0	0
35 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	51	24	47,1
Gewichtsklasse 3	78	3	3,8
Gewichtsklasse 4	124	2	1,6
Gewichtsklasse 5	19	0	0
Gewichtsklasse 6	24	0	0
40 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	13	13	100,0
Gewichtsklasse 3	6	1	16,7
Gewichtsklasse 4	8	3	37,5
Gewichtsklasse 5	-	-	-
Gewichtsklasse 6	-	-	-

Tab. 16: Absolute Anzahl und prozentualer Anteil der Eier von *Ch. brunneus* ohne Schlupf je Brutschranktemperatur und Gewichtsklasse. -: Hier keine Belegung.

Ch. brunneus Temperaturstufen und Gewichtsklassen	Anzahl von Eiern insgesamt bebrütet	ohne Schlupf	Prozent ohne Schlupf
15 °C			
Gewichtsklasse 1	2	2	100,0
Gewichtsklasse 2	16	2	12,5
Gewichtsklasse 3	38	1	2,6
Gewichtsklasse 4	57	1	1,8
Gewichtsklasse 5	19	2	10,5
Gewichtsklasse 6	3	0	0
20 °C			
Gewichtsklasse 1	6	3	50,0
Gewichtsklasse 2	14	3	21,4
Gewichtsklasse 3	52	2	3,8
Gewichtsklasse 4	62	5	8,1
Gewichtsklasse 5	38	8	21,1
Gewichtsklasse 6	17	2	11,8
25 °C			
Gewichtsklasse 1	35	14	40,0
Gewichtsklasse 2	124	8	6,5
Gewichtsklasse 3	280	8	2,9
Gewichtsklasse 4	342	5	1,5
Gewichtsklasse 5	118	8	6,8
Gewichtsklasse 6	65	0	0
30 °C			
Gewichtsklasse 1	25	6	24,0
Gewichtsklasse 2	80	10	12,5
Gewichtsklasse 3	243	11	4,5
Gewichtsklasse 4	337	5	1,5
Gewichtsklasse 5	97	5	5,2
Gewichtsklasse 6	25	1	4,0
35 °C			
Gewichtsklasse 1	8	0	0
Gewichtsklasse 2	14	4	28,6
Gewichtsklasse 3	68	0	0
Gewichtsklasse 4	261	1	<0,1
Gewichtsklasse 5	74	4	5,4
Gewichtsklasse 6	39	0	0
40 °C			
Gewichtsklasse 1	5	2	40,0
Gewichtsklasse 2	4	0	0
Gewichtsklasse 3	2	1	50,0
Gewichtsklasse 4	-	-	-
Gewichtsklasse 5	-	-	-
Gewichtsklasse 6	-	-	-

Tab. 17: Absolute Anzahl und prozentualer Anteil der Eier von *Ch. parallelus* ohne Schlupf je Brutschranktemperatur und Gewichtsklasse. -: Hier keine Belegung.

Ch.parallelus Temperaturstufen und Gewichtsklassen	Anzahl von Eiern insgesamt bebrütet	ohne Schlupf	Prozent ohne Schlupf
15 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	10	2	20,0
Gewichtsklasse 3	71	9	12,7
Gewichtsklasse 4	42	0	0
Gewichtsklasse 5	-	-	-
Gewichtsklasse 6	-	-	-
20 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	88	52	59,1
Gewichtsklasse 3	226	36	15,9
Gewichtsklasse 4	185	6	3,2
Gewichtsklasse 5	70	1	1,4
Gewichtsklasse 6	11	0	0
25 °C			
Gewichtsklasse 1	3	1	33,3
Gewichtsklasse 2	121	72	59,5
Gewichtsklasse 3	434	93	21,4
Gewichtsklasse 4	473	19	4,0
Gewichtsklasse 5	147	5	3,4
Gewichtsklasse 6	31	0	0
30 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	90	50	55,6
Gewichtsklasse 3	335	61	18,2
Gewichtsklasse 4	342	13	3,8
Gewichtsklasse 5	92	3	3,3
Gewichtsklasse 6	9	0	0
35 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	45	43	95,6
Gewichtsklasse 3	162	80	49,4
Gewichtsklasse 4	95	22	23,2
Gewichtsklasse 5	30	2	6,7
Gewichtsklasse 6	21	2	9,5
40 °C			
Gewichtsklasse 1	-	-	-
Gewichtsklasse 2	2	0	100,0
Gewichtsklasse 3	-	-	-
Gewichtsklasse 4	-	-	-
Gewichtsklasse 5	-	-	-
Gewichtsklasse 6	-	-	-

In den Untersuchungen besaßen die Eier der drei Chorthippus-Arten allgemein eine Neigung zu unterschiedlich stark ausgeprägten Dormanzerscheinungen, wodurch das Schlüpfen der Larven erst nach Verzögerungen erfolgte (vgl. Tab. 14) oder, insbesondere bei dem Vorliegen eines frühen embryonalen Entwicklungsstadiums (Gewichtsklassen 1 und 2), in einem erheblichen prozentualen Umfang ganz unterblieb. Dies konnte auch bei höheren Entwicklungsstadien festgestellt werden (vgl. Tab. 15 - 17). Dieses Ergebnis war unerwartet, da alle Eier vor den Bebrütungen entweder im Freiland oder aber im Labor über einen längeren Zeitraum der Einwirkung niedriger Temperaturen ausgesetzt waren und daher in den Bebrütungen mit keiner Entwicklungshemmung gerechnet werden konnte.

Die Gründe, die zu den kurzfristigen Entwicklungshemmungen führen oder zu ihrer Beseitigung beitragen, sind unklar. Diese an der höheren Entwicklungsdauer erkennbare Entwicklungsverzögerung kann einerseits keiner quieszentären Entwicklungsruhe zugeordnet werden, weil in den Untersuchungen keine erkennbare Veränderung eines Umweltfaktors eingetreten war, dies aber notwendigerweise für die Beseitigung einer Quieszenz erforderlich wäre (WEBER & WEIDNER 1974). Andererseits müssen auch diapausäre Entwicklungshemmungen ausgeschlossen werden. Die höhere Entwicklungsdauer tritt ausschließlich in den Gruppen in Erscheinung, die schon ein weit fortgeschrittenes Entwicklungsstadium erreicht haben. Bei den Eiern, die dieses Entwicklungsstadium erst während des Brutschrankaufenthaltes erreichen, ist das nicht der Fall. Der Sinn kurzfristiger Entwicklungshemmungen in einem späten Entwicklungsstadium ist als Schutz vor einem zu frühzeitigen Larvenschlupf zu verstehen. Hierdurch wird das Schlüpfen von Larven in Zeitbereichen mit normalerweise kühlen Temperaturen unterbunden.

Das vorgestellte Ausbleiben des Larvenschlupfes in den Bebrütungen muß in ursächlichem Zusammenhang zu einer potentiell mehrjährigen embryonalen Entwicklungdauer gesehen werden (vgl. Kap. 6.2.2.). Die in der Literatur gebräuchlichen Definitionen zu den verschiedenen Dormanzerscheinungen bieten hier keine hinreichenden Typisierungen für Formen der festgestellten mehrjährigen Embryonalentwicklung. Es können allerdings Einflüsse erkannt werden, die bei den drei Chorthippus-Arten zur Ausprägung einer mehrjährigen Embryonalentwicklung beigetragen haben.

Eine wesentliche Bedeutung für die in unterschiedlicher Häufigkeit eingetretenen Unterbrechungen der Embryonalentwicklung hatten offenbar die embryonalen Entwicklungsstadien der einzelnen Arten, die durch die verschiedenen Gewichtsklassen beschrieben wurden. Diesbezüglich traten sehr häufig bei den Embryonen, die in einem frühen Entwicklungsstadium - Gewichtsklassen 1 und 2 - in die Brutschränke gelangten, Entwicklungshemmungen auf. Auf der Grundlage der angewendeten Untersuchungsmethodik, bei der keine histologisch/morphologischen Merkmale erfaßt wurden, ist für die Arten nicht zu entscheiden, in welchem histologisch/morphologischen Entwicklungsstadium die Dormanz eintrat. Eine Entwicklungsruhe wurde in geringerem Umfang auch bei Eiern späterer Entwicklungsstadien festgestellt. Zu geringe Häufigkeit dieses Ereignisses

verhindert jedoch das Erkennen von Ursachen dieser Dormanzerscheinungen.

Bei *Ch. biguttulus* weisen die Einzelergebnisse der Brutschranktemperaturen 15 bis 35 °C. sowohl für die Gewichtsklasse 1 als auch für die Gewichtsklasse 2 jeweils sehr übereinstimmende Prozentsätze von nicht geschlüpften Eiern aus, die aber ihrerseits deutlich verschieden von denen der Gewichtsklasse 3 sind (vgl. Tab. 15). Dies ist als Hinweis aufzufassen, daß das Eigewicht bei Eintritt in das sensible Entwicklungsstadium, in dem die Dormanz festgelegt wird, ungefähr 4,5 Milligramm betragen haben dürfte, weil die gewählte Gewichtsklasseneinteilung mit dem Wechsel der Gewichtsklasse 2 nach 3 auch zufällig recht genau den Eintritt in das sensible Entwicklungsstadium erfaßt hatte. Daraus läßt sich bei *Ch. biguttulus* ableiten, daß offenbar nur ca. 50 % der Eier mit dem Erreichen der Gewichtsklasse 3 nach der Überwinterung in die Dormanz eintreten müssen. Anderenfalls hätte auch die Möglichkeit bestanden, daß das sensible Entwicklungsstadium, in dem die Dormanz festgeschrieben wird, zufällig schon von 50 % der Eier aus der Gewichtsklasse 2 überschritten worden war. Weshalb die Entwicklungsruhe aber nur bei etwa der Hälfte der Eier wirksam wurde und nicht, wie in 40 °C., bei allen Eiern der Gewichtsklasse 2, bleibt dennoch unklar.

Die Befunde bei den zwei anderen Arten weisen ebenfalls in den Gewichtsklassen 1 und 2 auf das Vorliegen von sensiblen Entwicklungsstadien hin, auf deren Grundlage die weitere Entwicklung durch eine Dormanz unterbrochen werden kann. Anders als bei *Ch. biguttulus* konnten bei *Ch. brunneus* jedoch bei dem Vergleich der Gewichtsklassen 1 und 2 allgemein oder bei diesen in den verschiedenen Brutschranktemperaturen keine gleichförmigen prozentualen Anteile von Eiern ohne Schlupf ermittelt werden. Beispielsweise vergrößerte sich die Schlupfrate der Eier in Gewichtsklasse 1 bei *Ch. brunneus* von keinem Schlupf bei 15 °C. bis zu einer 100 %-igen Schlupfrate bei 35 °C. (vgl. Tab. 16). Sehr uneinheitlich waren auch die Schlupfraten der Eier in Gewichtsklasse 2, diese lassen jedoch keine Ähnlichkeiten mit dem Ausbleiben des Schlupfes in der Gewichtsklasse 1 erkennen. Diese Befunde können ein Hinweis dafür sein, daß bei *Ch. brunneus* mehrere sensible Entwicklungsstadien vorliegen könnten, die sowohl in der Gewichtsklasse 1 als auch in der Gewichtsklasse 2 erreicht werden und zu den festgestellten Dormanzerscheinungen während der folgenden Entwicklung im Anschluß an die Überwinterung führten. Das Vorliegen von mehreren sensiblen Entwicklungsstadien bzw. das wiederholte Auftreten von Dormanzerscheinungen würde auch eine Erklärung für das häufige Ausbleiben des Larvenschlupfes bei der erneuten Bebrütung von nicht geschlüpften Eiern geben können (vgl. Kap. 6.2.2., Tab. 10). In der zusätzlichen Kühlperiode und Bebrütung wurde bei den Eiern von *Ch. brunneus* nur eine Dormanz von möglicherweise zwei aufeinanderfolgenden aufgehoben. Die Eier schlüpften ausschließlich dann, wenn nur noch eine Dormanz vorlag. Sie schlüpften noch nicht, wenn nur die erste der beiden Dormanzen durch die Zusatzbehandlung beendet wurde.

Bei *Ch. parallelus* macht das fast vollständige Fehlen von Eiern in der Gewichtsklasse 1 eine vergleichende Betrachtung der Schlupfraten in den

Gewichtsklassen 1 und 2 unmöglich, die bei den vorgenannten Arten zu aufschlußreichen Befunden geführt hatte. Der hohe prozentuale Anteil nicht geschlüpfter Eier in den Gewichtsklassen 2 und 3 wird aber als Hinweis angesehen, daß ein sensibles Entwicklungsstadium nicht wie bei *Ch. biguttulus* zufällig genau mit dem Übergang von der Gewichtsklasse 2 nach 3 angetroffen wurde. Aus dem Prozentsatz nicht geschlüpfter Eier von *Ch. parallelus* in der Gewichtsklasse 3 kann aber abgeleitet werden, daß dieses Entwicklungsstadium nur geringfügig oberhalb der Gewichtsklassengrenze, wahrscheinlich etwa bei einem Eigewicht von 5,2 bis 5,3 Milligramm, erreicht wird. Der relativ gleichbleibend hohe Anteil nicht geschlüpfter Eier der Gewichtsklasse 2 unter den Brutschranktemperaturen 20, 25 und 30 °C. legt den Schluß nahe, daß auch bei *Ch. parallelus* wenigstens die Hälfte aller dieser Eier im Brutschrank bei Temperaturen über 20 °C. generell nicht schlüpften, wenn sie vor der Überwinterung das für die Einschaltung einer Dormanz sensible Entwicklungsstadium noch nicht überschritten hatten.

Untersuchungen, die zur Embryonalentwicklung mitteleuropäischer Feldheuschrecken durchgeführt wurden, schenkten dem Ausbleiben des Larvenschlupfes nur selten eine weitere Beachtung und hinterfragten bislang nie das Schicksal der nicht geschlüpften Eier unter natürlichen Lebensraumbedingungen. Dies ist vermutlich ein Grund, warum in der Literatur bislang die Möglichkeit einer potentiell mehrjährigen embryonalen Entwicklungsdauer einheimischer Feldheuschrecken-Arten nicht angesprochen wird. Den Ergebnisdarstellungen und statistischen Auswertungen ist allerdings zu entnehmen, daß in den Untersuchungen zum Teil nur sehr geringe Schlupfraten ermittelt wurden (MORIARTY 1969a, 1969b, 1970; INGRISCH 1983a, 1983b; BRUCKHAUS 1990b).

Teilweise war das Ausbleiben des Larvenschlupfes jedoch offenbar mit dem Vorliegen von frühen embryonalen Entwicklungsstadien verbunden. Durch Simulation von Trockenstreßsituationen vor der Überwinterung gelang es INGRISCH (1983a, 1983b), die Entwicklungsdauer bei Eiern von Feldheuschreckenarten zu verlängern. Gleichzeitig wurden auf diesem Wege die Schlupfraten erheblich verringert. Nachdem in der vorliegenden Untersuchung nachgewiesen wurde, daß bei gleichen Temperaturbedingungen die Dauer der embryonalen Entwicklung durch den Entwicklungsstand der Embryonen bestimmt wird, sind die Ergebnisse von INGRISCH nur so zu verstehen, daß aufgrund der Trockenstreßsituationen eine Unterbrechung der Embryonalentwicklung erfolgte (hygrische Quieszenz) und niedrige Schlupfraten, wie in den eigenen Untersuchungen, als Folge von Dormanzerscheinungen bei Embryonen in einem frühen Entwicklungsstadium auftraten.

MORIARTY (1970) untersuchte die Wasseraufnahme und Embryonalentwicklung von Eiern verschiedener mitteleuropäischer Feldheuschrecken bei einer Temperatur von 20 °C. An nicht geschlüpften Eiern stellte er den vorliegenden embryonalen Entwicklungsstand fest. Es zeigte sich, daß die nicht geschlüpften Eier in unterschiedlicher Anzahl sowohl vollentwickelte als auch nicht vollständig entwickelte Embryonen enthielten. Letztere wurden von ihm noch genauer in Gruppen von Eiern mit Embryonen eines

prä-diapausären, diapausären oder post-diapausären Entwicklungsstandes aufgeschlüsselt (MORIARTY 1970). Diese Ergebnisse bestätigen grundsätzlich die eigenen Resultate zur Entwicklungsruhe bei verschieden weit entwickelten Embryonen in den Bebrütungen nach einer Kühlperiode, auch wenn MORIARTY das Vorliegen einer potentiell mehrjährigen Embryonalentwicklung nicht in Betracht zieht. Auch spätere Autoren gingen auf diese Möglichkeit bisher nicht ein.

Die mehrjährige Embryonalentwicklung wurde bei Laubheuschrecken schon vor geraumer Zeit erkannt. In jüngerer Zeit lieferten einige Arbeiten nähere Erkenntnisse zu verschiedenen Faktoren, die sowohl allein als auch gemeinsam an der Ausprägung mehrjähriger Entwicklungen bei Laubheuschrecken beteiligt sind. Die nun vorliegenden Befunde zu einer potentiell mehrjährigen Entwicklung bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken zeigen dabei entwicklungsbiologische Parallelen zu den Resultaten bei Laubheuschrecken.

Unter den verschiedenen untersuchten mittel- und zentraleuropäischen Laubheuschrecken-Arten müssen die meisten Arten noch vor der winterlichen Temperaturabsenkung ein Entwicklungsstadium nach der Katatrepsis erreicht haben, damit die Larven im Folgejahr schlüpfen können. Anderenfalls wird sich die Entwicklung grundsätzlich über mehrere Jahre hinziehen, weil sie durch Dormanzerscheinungen unterbrochen wird. Daneben können Dormanzen verschiedentlich durch photoperiodische Einflüsse und aufgrund ungünstiger Feuchtebedingungen in Erscheinung treten (HELFERT 1980a, 1980b; INGRISCH 1984a, 1984b, 1986a, 1986b, 1986c).

6.3.3. Zusammenfassende Betrachtung

Die biometrischen Befunde zeigen bei den drei mitteleuropäischen Feldheuschrecken *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus*, daß zwischen der Embryonalentwicklungsdauer aller drei Arten und den jeweiligen Gewichtsklassen und Bebrütungstemperaturen eine hoch gesicherte negative Korrelation besteht. Diese Zusammenhänge sind zur Beschreibung und Abschätzung der embryonalen Entwicklungsdauer durch ein multiples Regressionsmodell gut darstellbar.

Nachdem die mitteleuropäischen Feldheuschrecken-Arten unter sommerlich warmen Temperaturbedingungen zur Eiablage gekommen sind, schreitet die embryonale Entwicklung in den Eiern so lange fort, wie dies durch günstige Umweltbedingungen und die entsprechenden ökologischen Potenzen der Embryonen ermöglicht wird. Falls die Eier hohe Temperaturen vorfinden und alle weiteren Umweltfaktoren in einer günstigen Konstellation vorliegen, sind die Embryonen zu einer schnell ablaufenden Embryonalentwicklung befähigt. Hier entscheidet die jeweilige artverschiedene ökologische Potenz der Embryonen darüber, welche Temperaturbedingungen unter der vorliegenden Konstellation aller Umweltbedingungen eine schnelle oder nur langsame Entwicklung ermöglichen und wann die

Fortentwicklung aufgrund unzureichender Temperaturverhältnisse unterbrochen werden muß. Dies ist sowohl den eigenen Befunden zu entnehmen (vgl. Kap. 4 und 5) wie auch Laboruntersuchungen an Laubheuschrecken, die neben den direkten Temperaturbeeinflussungen teilweise auch Auswirkungen der photoperiodischen Bedingungen während der Eiablage und der nachfolgenden Feuchtigkeitsverhältnisse belegen (HELFERT 1980b; INGRISCH 1984a, 1984c, 1986a, 1986b, 1986c).

Laboruntersuchungen an Eiern verschiedener mitteleuropäischer Feldheuschrecken-Arten zeigen ebenfalls Beeinflussungen des embryonalen Entwicklungsgeschehens aufgrund der Feuchtebedingungen während der Embryogenese, die in der Schlupfrate und Entwicklungsdauer erkennbar werden (INGRISCH 1983a, 1983b). Daß photoperiodische Bedingungen oder weitere abiotische Umweltfaktoren darüber hinaus die Embryonalentwicklung der einheimischen Feldheuschrecken beeinflussen können, ist sehr wahrscheinlich, wurde aber bislang nicht nachgewiesen.

Unter den hiesigen klimatischen Bedingungen wird die Embryonalentwicklung der mitteleuropäischen Feldheuschrecken vor dem Wintereinbruch aufgrund einer vermutlich meist geringen ökologischen Potenz der Arten gegenüber niedrigen Temperaturverhältnissen mehr oder weniger frühzeitig verlangsamt und dann ganz unterbrochen. In den eigenen Laboruntersuchungen (vgl. Kap. 4.) zeigen die Eier der drei Chorthippus-Arten bei 20 °C. Lagerungstemperatur nur ein langsames Fortschreiten der Embryonalentwicklung. Die Befunde weisen für *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* sogar auf die spätere Ausprägung einer Entwicklungsruhe hin. Unter den gleichen Bedingungen wird auch bei einigen anderen mitteleuropäischen Feldheuschrecken-Arten nur eine langsame Entwicklung der Embryonen ermittelt (MORIARTY 1970). Sie kann aber unter günstigen Umständen auch direkt bis zum Schlupf der Larven führen, wie in einigen Fällen in den eigenen Laboruntersuchungen bei *Ch. brunneus* beobachtet wird. Deren Eier schlüpfen teilweise schon während der Lagerung bei konstant hohen Temperaturen von 25 °C. (vgl. Kap. 6.2.2.). Dies scheint aber auch unter besonders günstigen klimatischen Bedingungen im Freiland möglich zu sein. Die nicht näher determinierten Larvenfunde aus der Gattung Chorthippus, die im pannonischen Raum Österreichs noch vor Winter häufiger angetroffen und als mögliche Subitanentwickler angesprochen wurden (SÄNGER 1980), lassen dies vermuten. Das für *Ch. brunneus* nachgewiesene Schlüpfen, ohne daß die Embryonalentwicklung zuvor durch eine merkliche Dormanz unterbrochen wurde, belegte für diese Art die oben angesprochene Fähigkeit zu einer direkten Entwicklung unter günstigen Voraussetzungen. Weitere mitteleuropäische Feldheuschrecken-Arten lassen ein ähnliches Verhalten erwarten, der Nachweis steht aber bislang noch aus.

Das mehrfach bestätigte frühzeitige Schlüpfen der *Ch. brunneus*-Larven weist aber nicht darauf hin, daß selbst unter optimalen Umweltbedingungen alle Embryonen ohne eine Entwicklungsruhe schlüpfen würden. In Anlehnung an Befunde bei *Locusta migratoria migratoria* (BEIER 1972) ist eher zu erwarten, daß nur ein gewisser Prozentsatz der Embryonen zu einer Subitanentwicklung befähigt sein dürfte und daß bei den restlichen

Embryonen noch eine Entwicklungsruhe vor dem Schlüpfen der Larven grundsätzlich in Erscheinung tritt. Die Dormanz wird erst durch die Einwirkung winterlich kühler Temperaturen aufgehoben, worauf die Larven im folgenden Frühjahrsverlauf unter günstigen Umweltbedingungen mehrheitlich schlüpfen können.

Nach dem Winter werden aber nicht grundsätzlich alle Larven der einheimischen Feldheuschrecken-Arten den vorjährig abgelegten Eiern entschlüpfen. Auf verschiedene Zusammenhänge, die das Schlüpfen der Arten im Frühjahr nach der Eiablage teilweise verhindern, weisen die eigenen Untersuchungsbefunde hin, die im Einklang mit Ergebnissen bei einigen Arten von Laubheuschrecken stehen. Aufgrund vielfach vorherrschender suboptimaler Umweltverhältnisse, insbesondere durch unzulängliche Temperaturbedingungen, schreitet die Embryonalentwicklung im Anschluß an die Eiablage nur mehr oder weniger langsam fort und kann auch ganz unterbrochen werden. Durch den jahreszeitlich bedingten Übergang zu winterlich tiefen Temperaturen, unter denen keine Entwicklungsfortschritte mehr möglich sind, werden dem Andauern der Embryonalentwicklung und damit dem erreichbaren embryonalen Entwicklungsstadium meist Grenzen vorgegeben. In diesem Sinne ist die "Entwicklungsdauer" nicht als kalendarische Maßeinheit zwischen Eiablage, Entwicklungsstillstand und Schlupf zu bemessen. Sie beschreibt eher entwicklungsbiologisch nutzbare Zeiträume, in denen die Temperaturverhältnisse als Zeitgeber fungieren, da die Entwicklungsgeschwindigkeit temperaturabhängig ist, und Dormanzen zusätzlich modifizierend wirken. Steht ein - in diesem Sinne - "längerer Zeitraum" nach der Eiablage zur Verfügung, so erreichen die Embryonen ein spätes Entwicklungsstadium vor Winter, bei einem "geringen Zeitraum" entsprechend nur ein frühes. In den eigenen Ergebnissen wird dies durch das Vorliegen von Eiern einer hohen oder niedrigen Gewichtsklasse im Anschluß an die Haltungszeiträume beschrieben. Später zeigt sich, daß die Embryonen, die in einem frühen Entwicklungsstadium - Gewichtsklasse 1 und 2 - in winterlich niedrige Temperaturen gelangten, in Bebrütungen zu hohen Prozentsätzen nicht schlüpfen. Der Prozentsatz ist temperaturabhängig und artverschieden. Demgegenüber schlüpfen die Embryonen in späteren Entwicklungsstadien - Gewichtsklassen 3 bis 6 - unter optimalen Brutschranktemperaturen weit häufiger. Es zeigt sich, daß das Ausbleiben des Schlupfes die Folge einer mehrjährigen Embryonalentwicklung dieser Eier ist.

Als Grund, warum die Embryonen die mehrjährige Entwicklung durchlaufen müssen und nicht schon im Jahr nach der Eiablage schlüpfen, können nur Dormanzerscheinungen in Frage kommen. Die Einschaltung einer Dormanz ist demnach am häufigsten mit dem Vorliegen früher Entwicklungsstadien verbunden. Auch bei späteren Entwicklungsstadien sind Dormanzen zu beobachten, jedoch weniger häufig. Unklar bleiben aber die Ursachen, die nur bei einem Anteil der Eier zur Ausprägung oder zur Aufhebung der Dormanz führen. In Abhängigkeit von Art und Temperatur können die Anteile unterschiedlich hoch ausfallen.

Unter mitteleuropäischen Klimabedingungen ist es aus populationsbiologischen Gesichtspunkten äußerst sinnvoll und günstig, wenn, wie bei *Ch.*

biguttulus, Ch. brunneus und *Ch. parallelus* festgestellt, sowohl eine einals auch mehrjährige Entwicklungsdauer bei den Embryonen auftritt, die in einem frühen Entwicklungsstadium zur Überwinterung gezwungen werden. Bei diesen schlüpft artverschieden etwa die Hälfte der Larven zu einem späten Zeitpunkt noch im Folgejahr. Im Freiland werden solche Tiere unter normalen jahresklimatischen Bedingungen zwar noch geschlechtsreif, können aber nur kurze Zeit am Reproduktionsgeschehen teilnehmen. Somit werden auch weniger Eier abgelegt, als das in einem längeren zur Verfügung stehenden Zeitraum möglich wäre. Auf die Gesamtpopulation bezogen kommt es zu einer Senkung der Reproduktionsrate, was für die Populationserhaltung grundsätzlich ungünstig ist. Absolut gesehen ist jedoch die Anzahl abgelegter Eier höher als ohne den Beitrag der spät geschlüpften Tiere. Im Falle eines klimatisch sehr günstigen Jahres mit zeitigem warmen Frühjahrsverlauf und bis in den Herbst anhaltenden hohen Sommertemperaturen werden aber auch die später schlüpfenden Tiere noch relativ frühzeitig fortpflanzungsfähig und können einen langen Reproduktionszeitraum nutzen. Insgesamt kann das spätere Schlüpfen von Anteilen der zu Beginn des Winters noch wenig weit entwickelten Embryonen effektiv für die Gesamtpopulation sein.

Der andere Anteil der Larven wird - wie oben angesprochen - erst im übernächsten Jahr schlüpfen, also eine mehrjährige Entwicklung durchlaufen. Die neu erscheinende Population des zweiten Jahres erfährt so einen Ausgleich für die im Vorjahr weniger geschlüpften Larven und die daher geringere Anzahl von Tieren, die dort zur Reproduktion befähigt waren. Einem Absinken der Populationsdichte und Reproduktionsrate wird also entgegenwirkt und eine stabile Gesamtpopulation erhalten. So kommt es dazu, daß die jährlichen Populationen von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* unter unseren Klimabedingungen ein Gemisch aus mehreren Nachkommen-Generationen darstellen. Auf diesem Weg können allzu große Dichteschwankungen der Populationen vermieden werden, die sonst nach klimatisch ungünstigen Jahren zu bedenklichen Verringerungen der Nachkommen-Generationen führen und damit den Fortbestand der Populationen schnell gefährden können. Die Fähigkeit, die Embryonalentwicklung sowohl nach einer ein- oder mehrjährigen Entwicklungsdauer zeitgerecht abzuschließen, macht die drei Chorthippus-Arten flexibel und anpassungsfähig an sich verändernde Umweltbedingungen und dürfte zusammen mit der ökologischen Potenz in Bezug auf die Temperatur die Ursache dafür sein, daß diese Arten nicht im Bestand gefährdet sind. Entsprechendes wird auch für einige weitere bei uns heimische Feldheuschrecken-Arten zutreffen.

6.4. Resumé der Ergebnisse

An der Abfolge des Larvenschlupfes der drei Chorthippus-Arten können in den Untersuchungsvarianten im Freiland ursächliche Zusammenhänge von Temperatureinflüssen und dem Zeitpunkt des ersten Erscheinens der Larven aufgezeigt werden. Aufgrund der jahresklimatischen Rahmenbedingungen wird der Boden in den Lebensraum- und Bewirtschaftungs-Varianten unterschiedlich schnell und stark erwärmt, wobei auch die Bedin-

gungen in den Varianten ihrerseits das Ansteigen der Bodentemperaturen beeinflussen. Die umgerechneten Meßwerte der Bodentemperaturen aus zwei Registrierungszeiträumen sind eine Bemessungsgrundlage, um Unterschiede quantitativ zu beschreiben. Hiermit wird gezeigt, daß die zeitliche Abfolge des Larvenschlupfes zwischen den Haltungsvarianten in Abhängigkeit von den Bodentemperaturen zu verstehen ist.

Laboruntersuchungen weisen den Einfluß der Temperatur auf die embryonale Entwicklungsgeschwindigkeit der drei Chorthippus-Arten nach. Die Embryonen der drei Arten entwickeln sich bei niedrigen und sehr hohen Brutschranktemperaturen - 15 bzw. 40 °C. - unterschiedlich schnell. Unter niedrigen Temperaturen wird die Entwicklung bei *Ch. parallelus* nur weniger verlangsamt als bei den beiden anderen Arten, und sie kann offenbar selbst bei 5 °C die Entwicklung fortführen. *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* beweisen hingegen ein besseres Entwicklungsvermögen unter hohen Temperaturen.

Erstmals wird nachgewiesen, daß die Temperaturbedingungen noch während der Eiablageperiode eine wesentliche Bedeutung für den Ablauf der Embryonalentwicklung dieser Arten haben. Die Entwicklung verläuft unter der Einwirkung hoher Temperaturen bei und nach der Eiablage erheblich schneller als bei niedrigen. Embryonen, die nach der Ablage länger hohe Temperaturen vorfinden, können einen wesentlich höheren Entwicklungsstand am Ende der elterlichen Populationszeit erreichen als dies unter dem Einfluß niedriger Temperaturen möglich ist. Unter entwicklungsbiologisch sehr günstigen Bedingungen kann dann sogar noch vor dem Winter das Schlüpfen von *Ch. brunneus*-Larven erfolgen, wie unter den Laborbedingungen festgestellt - was vermutlich auch bei anderen Arten nachweisbar sein dürfte.

Das Schlüpfen der Larven ohne Unterbrechung der Entwicklung durch eine Dormanz macht eine Revision der gängigen Literaruraufassung notwendig. Es liegt hier keine Parapause vor, die eine Entwicklung grundsätzlich immer unterbrechen würde, sondern eine Oligopause, die nur eine fakultative Entwicklungshemmung beschreibt. Im Regelfall wird die Embryonalentwicklung unter Freilandbedingungen durch die Einwirkung niedriger Temperaturen und einer daraufhin eintretenden Entwicklungshemmung noch vor dem Larvenschlupf unterbrochen und erst später, mit dem Ansteigen der Temperaturen, weitergeführt.

Die Temperaturverhältnisse sowie die ökologische Potenz der Arten gegenüber diesen Temperaturbedingungen bestimmen den Zeitpunkt, an dem die Entwicklung wieder aufgenommen wird, und die Geschwindigkeit, mit der sie im Frühjahrsverlauf voranschreitet. Die unterschiedlichen ökologische Potenzen der Arten gegenüber den Temperaturen sind die Urache der festgestellten phänologischen Schlupfabfolge zwischen den Arten. Dagegen ist der embryonale Entwicklungsabschluß bei den drei Chorthippus-Arten vom Stand der Entwicklung zu Beginn des Winters und dem Temperaturverlauf im Frühjahr abhängig. Beide Einflußgrößen können zu einem kalendarisch unterschiedlichen Schlupftermin der Larven einer Art führen.

Bei allen drei Chorthippus-Arten wird eine Abhängigkeit zwischen der Entwicklungsdauer im Brutschrank und der ermittelten Gewichtsklasse der Eier nachgewiesen. Auf diesem Weg kann belegt werden, daß die Eigewichte und der embryonale Entwicklungsstand Zusammenhänge aufweisen und daß die Eigewichte, bzw. die einzelnen Eigewichtsklassen, zu einer näherungsweisen Beschreibung der vorliegenden Entwicklungsstadien genutzt werden können.

Diese Befunde sind durch Korrelationsberechnungen auch statistisch belegt. Mit Hilfe der multiplen Regression gelingt es, die Abhängigkeit der embryonalen Entwicklungsdauer anhand eines Rechenmodells erneut zu belegen und dabei abzuschätzen, wie sich die Entwicklungsdauer in Abhängigkeit von der Gewichtsklasse und der Brutschranktemperatur verändert. Die neu eingeführten Gewichtsklassen - und auch die Brutschranktemperaturen - erweisen sich als gutes Maß bei der Anpassung der Regressionsfunktion an die experimentellen Meßwerte.

Die drei Chorthippus-Arten können im Verlauf der Embryonalentwicklung verschiedentlich einer Entwicklungshemmung oder -ruhe unterliegen. Diese in den Laboruntersuchungen ermittelten Befunde gehen aber nicht in die biometrischen Berechnungen ein. Es wird jedoch gezeigt, daß alle drei Arten zu einer potentiell mehrjährigen embryonalen Entwicklung befähigt sind. Dieser Fall kann bei einem besonders hohen Anteil von Eiern beobachtet werden, die niedrigen Temperaturen ausgesetzt sind und noch einer der unteren Gewichtsklassen angehörten, d.h. wenn sie in einem sehr frühen Entwicklungsstadium überwintern müssen. Hier schlüpft häufig nur etwa die Hälfte dieser Eier, die restlichen müssen die Entwicklung noch vor dem Larvenschlupf offenbar wegen einer Dormanz unterbrechen. Der embryonale Entwicklungsabschluß, der Larvenschlupf, wurde erst nach der erneuten Einwirkung niedriger winterlicher Temperaturen ermöglicht.

Aufgrund der Umweltbedingungen kann der Larvenschlupf bei *Ch. brunneus* auch im Freiland zu einem gewissen Umfang noch im Jahr der Eiablage erwartet werden. Regelmäßig wird der überwiegende Teil der Eier von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* erst nach einer Überwinterung im anschließenden Frühjahr schlüpfen. Ein geringerer Anteil von Eiern dieser drei Arten wird allerdings erst nach mehrfacher Überwinterung unter folgenden Frühjahrsbedingungen schlüpfen können.

Der biologische Grund, warum die untersuchten Chorthippus-Arten derzeit im Freiland nicht im Bestand gefährdet sind, wird neben der weiten ökologischen Potenz gegenüber den Temperaturen hauptsächlich in der potentiell mehrjährigen Entwicklungsdauer dieser Arten gesehen.

7. Diskussion im Hinblick auf den Biotop- und Artenschutz

Die Ziele des Biotop- und Artenschutzes machen es verständlich, daß unter dem Eindruck ständig wachsender Zahlen von Arten in der "Rote Liste" (BLAB, NOWAK, TRAUTMANN & SUKOPP 1984) wirksamere Möglichkeiten gesucht werden, um der Gefährdung von Arten und ihrer Lebensräume effektiver begegnen zu können. Hierzu bedarf es weitreichenderer Kenntnisse über die Wirkungszusammenhänge zwischen dem menschlichen Tun einerseits und den Reaktionen seiner belebten Umwelt auf dieses Handeln andererseits. Meist sind es anthropogene Einflüsse, die die Gefährdung von Tier- und Pflanzenarten einschließlich ihrer Lebensräume herbeiführen (BICK, HANSMEYER, OLSCHOWY & SCHMOOCK 1984; BLAB & NOWAK 1986; LÖLF 1986). Die biologischen Grundlagen, die nicht selten zu negativen Reaktionen von Organismen auf den menschlichen Einfluß führen, teilweise aber auch zu indifferenten oder sogar positiven Reaktionen (GROSS 1971), sind meist unbekannt und benötigen zur Klärung genauer Grundlagenforschungen (LÖLF 1982). Im folgenden soll die Frage diskutiert werden, ob und inwieweit die zuvor dargestellten Resultate im Hinblick auf den Biotop- und Artenschutz von Bedeutung sind.

Die hier untersuchten Feldheuschrecken-Arten *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* können unter günstig warmen Klimabedingungen weiter südlich regelmäßig zusammen mit einer erheblichen Anzahl von anderen Feldheuschrecken-Arten angetroffen werden (KROMP, HÖRANDL & GEORGIOU 1989; SMETTAN 1989; SÄNGER 1977, 1980), die bei uns derzeit zu den im Bestand gefährdeten Arten gerechnet werden müssen. Aber auch dort, wo solche "Rote-Liste-Arten" bei uns in jüngerer Zeit noch bestätigt werden konnten (KALTENBACH 1963, HEMPEL & SCHIEMENZ 1963, OSCHMANN 1973, BROCKSIEPER 1978, STEINHOFF 1982, INGRISCH 1984b, HEUSINGER 1988, DETZEL & DÖLER 1990, BRUCKHAUS 1992b), sind sie häufig mit den genannten drei Chorthippus-Arten anzutreffen. Ebenfalls belegt die ältere Literatur vielfach ein früheres gemeinsames Feldheuschrecken-Vorkommen der heutigen "Rote-Liste-Arten" mit den drei Chorthippus-Arten (STROHM 1925, FRANZ 1933, RABLER 1955). Neuere Erhebungen zeigten nur selten ähnliche Feldheuschrecken-Vorkommen (HARZ 1980; INGRISCH 1984b; MARTENS & GILLANDT 1984; KÖHLER 1987, 1988, 1990; PRASSE, MACHATZKI & RISTOW 1991). Gegenüber früher fehlen nun vielfach die "Rote Liste-Arten", hingegen bleiben die drei Chorthippus-Arten wesentlich häufiger in den Fundortangaben erhalten.

Der Grund, warum allgemein Arten gleichzeitig an dem einen Ort unter den selben Umweltbedingungen nebeneinander stabile Populationen bilden, an anderen Orten aber einige - seltene - Arten fehlen, obwohl diese früher auch dort vergesellschaftet waren, also hier das lokale Erlöschen von Populationen nur einzelner Feldheuschrecken-Arten, bedarf einer näheren Klärung. Grundlage hierfür sind die nun erzielten Befunde zur Embryonalentwicklung von *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus*. Insbesondere die Erkenntnisse der unterschiedlichen ökologischen Potenzen und der potentiell mehrjährigen Entwicklungsdauer liefern wesentliche

Erklärungsgrundlagen. Es sei an dieser Stelle kurz darauf verwiesen, daß bei unseren Feldheuschrecken-Arten enge Nahrungsbeziehungen zu speziellen Futterpflanzen ausgeschlossen werden (KAUFMANN 1965).

Die Mehrzahl der Feldheuschrecken-Arten der "Rote Liste" sind bekanntlich stark trockenliebend und wärmebedürftig (xero-thermophil) und entstammen geographisch meist verschiedenen Verbreitungsschwerpunkten (HARZ 1957), die sich grundsätzlich gegenüber den mitteleuropäischen Bedingungen durch hohe Frühjahrs- und Sommertemperaturen auszeichnen (MÜLLER 1980). Daher besteht für die xero-thermophilen Arten dort keine Notwendigkeit zu einer mehrjährigen Embryonalentwicklung, wie sie unter unseren Klimabedingungen nicht nur für die drei genannten Chorthippus-Arten sinnvoll zur Erhaltung der Populationen ist (vgl. Kap. 6.3.3.). Bei Berücksichtigung der klimatischen Bedingungen typischer Verbreitungsräume darf überdies damit gerechnet werden, daß die wärmebedürftigen Arten auch im Zeitraum der Embryonalentwicklung eine niedrige ökologische Potenz gegenüber niedrigen Temperaturen besitzen und unter diesen Bedingungen keine oder nur sehr langsame Entwicklungsfortschritte erfolgen können. Diese Arten werden als warm-stenopotente Tiere nur in einem hohen und engen Temperaturbereich zu einer zügigen Embryonalentwicklung befähigt sein. Vermutlich sind die xero-thermophilen Arten tatsächlich nicht zu einer mehrjährigen Embryonalentwicklung befähigt, wie dies auch der bisherigen Literaturauffassung zum Vorliegen einer einjährigen embryonalen Entwicklungsdauer bei allen in Mitteleuropa vorkommenden Feldheuschrecken-Arten entspricht (INGRISCH 1983a, 1983b). Die eigenen Resultate bei *Ch. biguttulus, Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* machen bislang auch nur für diese Arten die Ergänzung nötig, daß neben dieser Standard-Entwicklungsdauer zusätzlich die mehrjährige embryonale Entwicklung auftreten kann und *Ch. brunneus* darüber hinaus zur Subitanentwicklung befähigt ist. Dieser Unterschied verdeutlicht auch, warum xero-thermophile Arten unter den hiesigen Klimabedingungen ausgestorben oder stark bestandsgefährdet sind. Xero-thermophile Arten fanden bei uns früher häufig ihnen zusagende Lebensräume vor; daher muß nun der Weg erläutert werden, der zu unterschiedlichen Vorkommenssituationen führen konnte.

In den eigenen Untersuchungen kann eine einstrahlungsbedingte, die Bodentemperatur erhöhende Wirkung sowohl bei günstiger südlicher Exposition als auch bei der ständig erfolgenden Kürzung einer sonst abschirmenden Pflanzendecke nachgewiesen werden. In diesen Fällen werden die wärmenden Sonnenstrahlen die Bodenoberfläche besser erreichen und führen so zu einer stärkeren Erwärmung des Erdbodens als in ebenen sowie ungemähten Untersuchungsvarianten. Dieser klimatologisch bekannte Umstand (FILZER 1936, GEIGER 1961) führt in den eigenen Untersuchungen bei den drei Chorthippus-Arten zu deutlichen Auswirkungen auf die Geschwindigkeit der embryonalen Entwicklungsvorgänge und damit auf das kalendarische Erscheinen der Larven. Es wird so auf experimentellem Weg die entwicklungsbiologisch relevante Bedeutung guter Insolationsbedingungen in den südlich exponierten Untersuchungsvarianten ebenso nachgewiesen wie in den Varianten, in denen die aufwachsende Vegetation im Winter- und Frühjahrsverlauf ständig kurz gemäht wird. In

der Literatur werden zwar derartige nicht nur auf die Feldheuschrecken bezogene Zusammenhänge schon häufiger angesprochen (WEIDEMANN 1986, 1988; BRUCKHAUS 1988a, 1988b, 1992a, 1992b), bisher jedoch noch nicht experimentell belegt.

Wie gezeigt, werden die drei Chorthippus-Arten zu einem hohen Prozentsatz erst nach einer mehrjährigen Embryonalentwicklung schlüpfen, wenn die Embryonen zum Zeitpunkt der winterlichen Abkühlung noch in einem frühen Entwicklungsstadium vorliegen. Diese Besonderheit ist von erheblichem biologischem Nutzen für die Populationserhaltung unter mitteleuropäischen Klimabedingungen. Wenig weit entwickelte Embryonen schlüpfen im folgenden Jahr kalendarisch erst wesentlich später als weit entwickelte. Erstere erreichen dadurch die Geschlechtsreife später, haben damit regelmäßig eine deutlich kürzere Reproduktionsperiode und besitzen folglich meist eine erheblich geringere Reproduktionsleistung als zeitgerecht geschlüpfte Tiere. Nicht nur die sinkende Anzahl abgelegter Eier, sondern darüber hinaus auch die Eiablage ausschließlich zu einem vergleichsweise späten Zeitabschnitt im Sommerhalbjahr wird die Folgegeneration in verschiedener Hinsicht stark belasten, wenn nicht die bei den drei Chorthippus-Arten festgestellte Einschaltung einer mehrjährigen Embryonalentwicklung möglich ist (vgl. Kap. 6.3.3.). Dies betrifft verständlicherweise einerseits den zahlenmäßigen Umfang der nächsten Generation - weniger Eier bedeuten weniger Tiere im Folgejahr. Andererseits hat die späte Eiablage die Konsequenz, daß die vorwinterliche Embryonalentwicklung in den spät abgelegten Eiern vermehrt in einem frühen Entwicklungsstadium unterbrochen wird und die Larven aus diesen Eiern daher im nächsten Jahr auch spät schlüpfen werden. Dies bedingt insgesamt also weniger Tiere in der nächsten Generation, von denen ein größerer Prozentsatz erst spät schlüpft. Einzelne klimatisch ungünstige Jahre werden stabile Populationen so nicht gefährden können (REMMERT 1980). Unter lang anhaltend ungünstigen Klimabedingungen wird auf diesem Weg aber die zur Populationserhaltung notwendige Tierdichte und Reproduktionsrate allmählich unterschritten, d.h. die Stabilität der Population wird gefährdet und die Population kann in der Folge erlöschen. Nur in den einzelnen klimatisch sehr günstigen Jahren mit zeitigem warmen Frühjahrsverlauf und bis in den Herbst anhaltenden hohen Sommertemperaturen können die hier geschilderten Auswirkungen gemäßigt werden und damit auch zu einer kurzfristigen Populationsstabilisierung führen. Die populationsbiologische Bedeutung solcher Ausnahmejahre ist in der Literatur bekannt (REMMERT 1980, 1985; SMOLIS & GERKEN 1987), wird aber langfristig, da zu selten, nicht das langsame Erlöschen von gefährdeten Populationen verhindern, wenn eben langfristig schlechte klimatische Voraussetzungen vorliegen.

Auf der Grundlage dieser Befunde und in Kenntnis der ökologischen Auswirkungen früherer Landbauformen (BICK, HANSMEYER, OLSCHOWY & SCHMOOCK 1984) kann nun das frühere Vorkommen extrem wärmebedürftiger Feldheuschrecken-Arten und das später festgestellte Aussterben vieler Populationen erklärt werden. Die Landbauformen in den vergangenen Jahrhunderten hatten häufig die Verwüstung ("Devastierung") ganzer Landstriche und der dort angesiedelten Pflanzenbestände zur Folge,

weil z.B. die Pflanzendecke in den Weidegründen weitgehend durch das frei umherlaufende Weidevieh beseitigt wurde. Nicht selten wurde eine klimatisch wirksame Abschirmung von Pflanzenbeständen in landwirtschaftlich genutzten Flächen fast vollständig beseitigt. Nicht nur stark nach Süden geneigte Hanglagen, sondern auch ebene Flächen boten unter regionalklimatisch günstigen Voraussetzungen daraufhin häufig die Bedingungen, die xero-thermophile Tierarten zum Vorkommen benötigen. Derartige Flächen wurden in der Folge von wärmebedürftigen Tierarten besiedelt. Dies ist, nachdem ein starker Wandel gegenüber den früheren Landbauformen eingetreten ist, auch heute teilweise noch am Vorkommen von vereinzelten Restpopulationen entsprechender Arten nachzuvollziehen (DUNGER 1963; KARAFIAT 1970; BASTIAN, BERNT & BASTIAN 1990; DETZEL & DÖLER 1990).

Die anfängliche Zuwanderung solcher Arten war im Sinne des heutigen Biotop-Verbundsystems (SUKOPP 1986) durch das großräumige und - flächige Vorhandensein devastierter Flächen gewährleistet. Dies förderte damit die Einwanderung von Arten aus unterschiedlichen geographischen Verbreitungsschwerpunkten nach Mitteleuropa.

Der Wandel von den sogenannten extensiven hin zu den intensiven Landwirtschaftsformen heutiger Ausprägung ist hinreichend unter dem Begriff "Intensivierung der Landwirtschaft" bekannt (ANT 1982, RAT VON SACHVERSTÄNDIGEN FÜR UMWELTFRAGEN 1985, HABER 1988) und benötigt an dieser Stelle keiner näheren Darstellung mehr. Hier reicht zum Verständnis die zusammenfassende Feststellung, daß es aufgrund der "Intensivierung der Landwirtschaft" nicht nur für xerothermophile Arten zu großflächigen Lebensraumverlusten kam. Das Vorkommen xerothermophiler Arten war nun fast vollständig auf Extremstandorte beschränkt, die sich hauptsächlich wegen zu starker Hangneigung, schlechtester Versorgung mit Pflanzennährstoffen, ungünstiger Wasserversorgung oder anderer unzuträglicher Standortbedingungen einer Intensivierung durch die Landwirtschaft entzogen. Auf solchen Flächen kam kaum eine andere landwirtschaftliche Nutzung in Betracht als die bisherige. Solange diese Bewirtschaftung fortdauerte, blieb der Boden dort weiterhin nur spärlich, meist mit niederwüchsigen Pflanzen bewachsen. Die klimatischen Umweltbedingungen verschlechterten sich für die dort vorkommenden wärmebedürftigen Arten nicht weiter, weil durch die Bewirtschaftung mehr oder weniger ständig ein höheres Aufwachsen der Pflanzen verhindert wurde und keine wesentlichen Veränderungen in der Pflanzenarten-Zusammensetzung eintraten (SCHÜTTLER 1939, PAFFEN 1940, RITTER 1984, MÖSELER 1989).

Die Lebensbedingungen auf derartigen Extremstandorten blieben für die stark wärmebedürftigen Arten nahezu unverändert günstig, vorausgesetzt der verbleibende Lebensraum wies eine hinreichende Größe auf, da Lebensraumverkleinerungen zum Unterschreiten einer kritischen Populationsdichte und damit zum Erlöschen der Populationen führen können (HEYDEMANN 1981, BANSE & BEZZEL 1984). Als ungünstig erwiesen sich allerdings die räumlichen Trennungen zwischen den Populationen der einzelnen Arten mit nur noch lokaler Verbreitung, die sich aus der fort-

schreitenden Intensivierung der landwirtschaftlichen Produktionsverfahren ergaben. Das früher großräumige Vorkommen devastierter Flächen verschwand, die ehemals für Wanderungsbewegungen der xero-thermophilen Arten eine günstige Ausgangsbasis im Sinne des heutigen Begriffes "Biotop-Verbund" hatten darstellen können. Extremstandorte waren nun für zu- und abwandernde Tiere nur noch schlecht oder gar nicht erreichbar, weil die räumlichen Verbindungen mittlerweile meist unzureichend wurden (SUKOPP 1986).

Die "inselartigen Verbreitungsmuster" (BICK 1989) dieser "Extremstandorte", die heute als "naturnahe Ökosysteme" (BICK 1989) oder "naturnahe Biotope" (PLACHTER 1991) eingestuft werden, führen bei den dort isolierten Populationen zu bekannten negativen populationsbiologischen Erscheinungen, die den Fortbestand der einzelnen Art gefährden können. So kann aufgrund zu großer räumlicher Distanzen der genetische Austausch zwischen benachbarten Populationen ausbleiben, was unter Umständen in Form degenerativer Inzuchterscheinungen zum Erlöschen einzelner Populationen führen kann (SUKOPP 1986; WEHNER, MÜLLER & KIERDORF 1991). Auch wird die Zuwanderung, die nach katastrophalen Populations-Ereignissen ein weiteres Absinken der Populationsdichte verhindern oder im Falle des vollständigen Populationszusammenbruches auch zur Neubesiedlung beitragen kann, bei zu starker räumlicher Isolation der einzelnen Populationen regelmäßig auszuschließen sein (REMMERT 1980, HARZ 1990). Infolgedessen werden solche Arten grundsätzlich wenigstens in der Gefährdungskategorie 4 : "Potentiell gefährdet" in der "Rote Liste" (BLAB, NOWAK, TRAUTMANN & SUKOPP 1984) aufgeführt.

Die Fortführung der Bewirtschaftung solcher naturnaher Ökosysteme unterblieb im weiteren Zeitverlauf allmählich wegen einer mangelnden Rentabilität dieser inzwischen "überkommenen" bäuerlichen Nutzungsformen. Daraufhin wurden diese Flächen meist in andere Nutzungsformen überführt (z.B. Aufforstung), wodurch die Populationen extrem wärmebedürftiger Arten dort nach kurzer Zeit ausstarben. Unter diesen oder ähnlichen Umständen erloschen zahlreiche Populationen seltener und wärmeliebender Arten, nachdem ihr Lebensraum einer geänderten Nutzungsform unterlag (DETZEL & DÖLER 1990). Eine ausführliche Aufstellung hierzu bieten BLAB & KUDRNA (1982).

Unrentable Flächen wurden teilweise auch nach Aufgabe der früheren Nutzungsformen sich selbst überlassen, worauf sich eine mehr oder minder schnelle Sukzession von Waldformationen einstellte. Die extremen Standortbedingungen im Lebensraum der xero-thermophilen Feldheuschrecken-Arten verhinderten zunächst meist eine schnelle Veränderung in den vorherrschenden Pflanzengesellschaften der Standorte. In pflanzensoziologischen Erhebungen können häufig noch Jahrzehnte nach der Bewirtschaftungsaufgabe die früheren Pflanzengesellschaften in kleinräumigen Flächenbereichen festgestellt werden, großflächig aber sind deutliche Veränderungen wie die Ausbreitung von Gehölzformationen (Verbuschung) und das immer weiter fortschreitende Eindringen von typischen Saumpflanzen (Versaumung) nicht zu übersehen, gleich ob es sich hier im einzelnen um Trocken-, Halbtrocken- oder Magerrasen handelt (SCHIEFER

1981, WILMANNS & KRATOCHWIL 1983, REICHHOFF 1985, MÖSELER 1989). Neben der Nutzungsaufgabe werden zusätzlich weitere Ursachenkomplexe für die Ausprägung von Vegetationsveränderungen diskutiert, wobei hauptsächlich der Eintrag von Pflanzennährstoffen oder Schadstoffen auf dem Luftpfad angesprochen wird (ARNDT & KOHLER 1984; MAYER 1984; ELLENBERG 1985, 1986). Diese Arbeiten sprechen auch teilweise den Einfluß der Immissionen auf die Tierwelt an, der darüber hinaus auch speziell für Feldheuschrecken diskutiert wurde (KÖHLER 1984). Dennoch erscheint die Nutzungsaufgabe in den meisten Fällen die wesentlichste Ursache für Faunenveränderungen der Trocken-, Halbtrocken- und Magerrasen zu sein.

Ein fehlender Entzug der aufwachsenden Pflanzensubstanz führte zu einem vermehrten Anfallen von toter organischer Substanz, deren Abbau wegen der trocken-warmen Standortbedingungen auch nur sehr langsam erfolgen kann - in natürlichen Graslandgesellschaften kommt daher dem Feuer eine wesentliche Funktion beim Abbau zu (BICK 1980). Die somit anfallende Streuschicht, aber auch die nicht entzogene lebende Pflanzensubstanz führen zu einer Abmilderung der klimatischen Extreme auf der Erdbodenoberfläche, der Boden wird nicht mehr in einem solch starken Maß aufgeheizt, wie es unter der Fortdauer der Bewirtschaftung der Fall ist. Dies zeigen Untersuchungen in entsprechenden brachgefallenen Flächen (MÜLLER-STOLL & FREITAG 1957, BERNKAMM 1958, LIETH 1989) ebenso wie dies auch in den eigenen nicht gemähten Bewirtschaftungs-Varianten festgestellt wird. Schon eine leichte Absenkung der Bodentemperatur hat, wie in der vorliegenden Arbeit gezeigt, einen entwicklungsbiologisch bedeutenden Einfluß auf das kalendarische Erscheinen der Feldheuschreckenlarven (vgl. Kap. 6.1.). Daher hatte das höhere Aufwachsen der sich selbst überlassenen Vegetation sowie der damit verbundene größere Anfall toter organischer Substanz eine langfristig wirksame mikroklimatische Veränderung im Lebensraum der stark wärmebedürftigen Feldheuschrecken-Arten zur Folge. Durch die Veränderungen kann es zum allmählichen Aussterben xero-thermophiler Feldheuschrecken-Arten kommen. Darüber hinaus bewirkt die Schicht toter organischer Substanz eine stärkere Isolierung im Sommer und damit insgesamt niedrigere Bodentemperaturen, die sicherlich auch hier die embryonale Entwicklung nur langsamer voranschreiten lassen, ähnlich wie dies als jahresklimatischer Einfluß bei den Eientnahmen im Anschluß an die Haltungszeiträume in den eigenen Untersuchungen nachgewiesen wird (vgl. Kap. 6.2.). Letztendlich führte die Aufgabe der Bewirtschaftung und damit einhergehende mikroklimatische Effekte bei den xero-thermophilen Arten inzwischen häufig zum Verlust zahlreicher Populationen. Ähnliche Zusammenhänge werden in der Literatur gleichfalls hinter dem lokalen Erlöschen von Populationen xero-thermophiler Schmetterlings-Arten vermutet (WEIDEMANN 1986, 1988; BRYNER 1987). Dies muß als grundlegende Bestätigung der eigenen Befunde gewertet werden und leitet zu einer Verallgemeinerung über die Bedeutung der bewirtschaftungsabhängigen Temperaturbedingungen des Lebensraumes über, gerade weil dort eine in vieler Hinsicht systematisch andersartige Tiergruppe angesprochen wird.

Die Dauer der embryonalen Entwicklungsvorgänge wird bei Insekten grundsätzlich durch die Umgebungstemperatur vorbestimmt (WEBER & WEIDNER 1974). Im Einzelfall entscheidet die artverschiedene ökologische Potenz (BICK 1980) darüber, in welchem Temperaturbereich die Entwicklungsvorgänge erfolgen können, wo also der Entwicklungsnullpunkt und die Obergrenze der erträglichen Temperaturen erreicht ist, und wie die Lage und Breite des Optimalbereichs ist. Die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt ebenfalls für alle Entwicklungsstadien der Insekten, wenn auch hier zum Teil unterschiedliche ökologische Potenzen in den einzelnen Entwicklungsstadien - Ei, Larve, so vorhanden Puppe sowie erwachsenes Tier - vorliegen können (WEBER & WEIDNER 1974). Dies zeigt sowohl im experimentellen Ansatz das Auftreten einzelner Generationen (BREHMER 1929, BREHMER & STAPEL 1959, BONESS 1963) wie auch das phänologische Erscheinen der einzelnen Arten im kalendarischen Jahresverlauf. Zusätzlich können regulierende und modifizierende Wirkungen von den Licht- und Feuchteverhältnissen ausgehen (WEBER & WEIDNER 1974).

Die Vorkommensgefährdungen aller stark wärmebedürftigen Insektenarten, die im Ei überwintern und nur mit einer Generation im Jahr bei uns auftreten, werden daher auf dem gleichen oder einem sehr ähnlichen Wirkungsmechanismus beruhen, der oben für die Gesamtheit der in Mitteleuropa gefährdeten oder ausgestorbenen xero-thermophilen Feldheuschrecken-Arten geschildert wurde, sofern nicht der Verlust des Lebensraumes oder spezieller Lebensraumbestandteile als direkte Aussterbensursache auftraten. Allgemein hat das Ausbleiben der Nutzung langfristig eine Abmilderung der Temperaturextreme zur Folge. Die hohen Temperaturen, die zur Entwicklung und zum zeitgerechten Entwicklungsabschluß bei warm-stenothermen Arten benötigt werden, werden nicht mehr in dem erforderlichen Umfang wirksam; die Larven schlüpfen verspätet. Dadurch kommt es zu einer allmählichen Unterschreitung der Populationsdichte, die für die Arterhaltung erforderlich wäre. Die Art stirbt folglich aus.

Ähnliches wird weiterhin auch für die gefährdeten oder schon ausgestorbenen stark wärmebedürftigen (warm-stenothermen) Insekten-Arten gelten, die im Jahr mit einer Generation (univoltin) auftreten und im Entwicklungsstadium der Puppe überwintern. In diesen Fällen wird die Abmilderung der Temperaturverhältnisse im Lebensraum eine verlangsamte Embryonal- und Larvalentwicklung auslösen. Dadurch können nicht genügend Larven vor dem Winter das zur Überwinterung befähigte Entwicklungsstadium der Puppe erreichen und werden somit während der kalten Jahreszeit zugrunde gehen. Eine so ausgelöste hohe Larven-Mortalität muß zum Unterschreiten einer kritischen Populationsdichte und damit zum Erlöschen der Populationen führen.

Die hier dargestellten Wirkungsursachen und -mechanismen haben bei uns inzwischen in einem großen Umfang zur Vernichtung von Populationen sehr wärmebedürftiger Insekten-Arten beigetragen. Sie können insbesondere das Verschwinden von zoologisch-systematisch sehr verschiedenen Arten erklären, wenn diese sehr ähnliche Temperaturansprüche in der Entwicklung besitzen (warm-stenopotent), eine gleiche Generationszahl im

Jahr besitzen (univoltin) und weiterhin im Verlauf der Embryonalentwicklung noch im Ei oder aber während der Metamorphose als Puppe Überwintern müssen (Hibernationstyp), also in diesen Punkten autökologisch wenig verschieden sind. Die Insekten-Arten, die unter diesem Gliederungsschema zusammengefaßt werden können, sind in Mitteleuropa derzeit im Vorkommen stark gefährdet, wenn in ihren anthropogen geschaffenen Lebensräumen die frühere Bewirtschaftung ausbleibt und sich daraufhin klimatische Verschlechterungen ergeben.

Es dauerte geraume Zeit, bis im Naturschutz die Einsicht erwuchs, daß Artenschutz allgemein am sinnvollsten durch einen umfassenden Biotopschutz erfolgen kann und sollte. Auch die Erkenntnis, daß dieser Schutz im Falle von den Biotop-Typen, die ihre Entstehung und Erhaltung bis dahin einer bestimmten landwirtschaftlichen Nutzungsform verdankten, diese Nutzung auch weiterhin benötigen, setzte sich inzwischen durch (MÜLLER 1972, LÖLF 1982, KAULE 1986, BRUCKHAUS 1988b). Zuvor wurde auch häufig versucht, die Pflege von Brachflächen durch kontrolliertes Brennen zu erzielen (SCHIEFER 1982). Mittlerweile mehren sich nun die Beispiele, in denen eine Umsetzung der Schutzvorstellungen durch traditionelle Bewirtschaftungsverfahren in der Praxis erprobt wird (MATTERN 1985, WOIKE 1988, LÜTTMANN 1989, JOGER 1989, SCHUMACHER 1989, MÜNZEL & SCHUMACHER 1991, PLACHTER 1991). Es bleibt im Sinne des Biotop- und Artenschutzes zu hoffen, daß die Biotoppflege in brachgefallenen Flächen in Anlehnung an die historischen Nutzungsformen schon bald eine allgemein übliche Praxis darstellen wird und so dem Erhalt der derzeit noch existierenden Populationen stark wärmebedürftiger Insektenarten gedient werden kann. Möglicherweise wird dann auch eine erneute Zuwanderung von zwischenzeitlich bei uns ausgestorbenen xero-thermophilen Arten zu beobachten sein. Ein ausreichender Biotopverbund, in den die erneut nach den historischen Nutzungsformen bewirtschafteten Flächen im Sinne von Trittsteinbiotopen eingehen können (BICK, HANSMEYER, OLSCHOWY & SCHMOOCK 1984; SUKOPP 1986; LÜTTMANN 1989), wird hierzu sicher einen Beitrag liefern können.

Der zeitgemäß sinnvolle Arten- und Biotopschutz erfordert aber mittel- und langfristig eine Anpassung der Schutzkonzepte an die sich auch in Mitteleuropa ändernden Klimabedingungen. Die festgestellten "Globalen Klimaveränderungen" werden nach derzeitigem Kenntnisstand nur bei einer Begrenzung der atmosphärischen Erwärmung auf 1 °Celsius pro Jahrhundert das Absterben ganzer Wälder und Ökosysteme noch in erträglich erscheinenden Grenzen halten können (ENQUETEKOMMISSION "VORSORGE ZUM SCHUTZ DER ERDATMOSPHÄRE" 1990). Im Falle einer schnelleren Erwärmung werden die vorhandenen Pflanzengesellschaften immer geringere Erfolgsaussicht haben, in Richtung der Pole auszuweichen (ENQUETEKOMMISSION "VORSORGE ZUM SCHUTZ DER ERDATMOSPHÄRE" 1990), was natürlich auch das globale Aussterben vieler Tierarten zur Folge haben dürfte.
Es ist schon jetzt unschwer zu erkennen, daß gerade die "Globalen Klimaveränderungen" mit ihren gravierenden Auswirkungen auf den gesamten Naturhaushalt mittelfristig in Mitteleuropa weniger Anstrengungen zum Schutz der Vorkommen stark wärmebedürftiger Arten erforderlich machen

werden, als dies für Arten, die im Vorkommen auf niedrige Temperaturen angewiesen sind, nötig sein wird. Langfristig werden die absehbaren Wanderbewegungen ganzer Pflanzen-und Tiergesellschaften auch einer Unterstützung durch den Biotop- und Artenschutz bedürfen, um sie in wesentlichen Anteilen global erhalten zu können.

Nachgedanken

Nun, am Ende dieser Arbeit möchte ich mich bei allen, die mir bis zur Drucklegung dieser Arbeit mit Rat und Tat zur Seite gestanden haben, bedanken:
Herrn Professor Dr. H. Bick danke ich für manchen eingehenden Gedankenaustausch und hilfreichen Diskussionsbeitrag. Danken möchte ich auch den Mitarbeitern am Institut für Landwirtschaftliche Zoologie und Bienenkunde, die mir manche tatkräftige Unterstützung bei der Arbeit geleistet haben. Der besondere Dank gilt hier meiner technischen Assistentin Frau M. Kipper, die mich bei der Betreuung der Zuchten und der hier anfallenden Arbeiten unterstützte. Für tatkräftige Unterstützung bei der Drucklegung danke ich ebenfalls Frau Dr. H. Kleinert. Ganz besonders danke ich meiner Frau Gisela für die von ihr übernommene Korrekturlesung des Textes.

Verfasser:

PD Dr. Alfred Bruckhaus
Institut für Landwirtschaftliche Zoologie
und Bienenkunde der Universität
Melbweg 42
D-5300 Bonn

8. Literatur

ANT, H. (1972): Ökologische Auswirkungen des Wechsels landwirtschaftlicher Nutzungen auf die Tierwelt. - Ber. Landw. 50, 90-99.

ARNDT, U. & KOHLER, A. (1984): Belastung naturnaher Ökosysteme durch importierte Schadstoffe. - Daten u. Dokum. z. Umweltschutz 36, 15-30.

BANSE, G. & BEZZEL, E. (1984): Artenzahl und Flächengröße am Beispiel der Brutvögel Mitteleuropas. - J. Ornith. 125, 291-305.

BASTIAN, A., BERNT,A. & BASTIAN, H.V. (1990): Zur Orthopteren-Fauna des Standortübungsplatzes "Hainberg" (Fürth) - erste Ergebnisse. - Articulata 5(1), 23-29.

BEIER, M. (1972): Saltatoria (Grillen und Heuschrecken) - in: HELMCKE, J.G., STARCK, D. & WERMUTH, H.: Handbuch der Zoologie, IV. Band: Arthropoda, 2. Hälfte: Insecta, 2. Teil: Spezielles, 217 S., Berlin.

BICK, H. (1980): Ökologie, in: SIEWING, R. (Hrsg.): Lehrbuch der Zoologie; Bd. 1 Allgemeine Zoologie, 3. Aufl., 687-803. -Stuttgart (Fischer).

- (1989): Ökologie: Grundlagen, terrestrische und aquatische Ökosysteme, angewandte Aspekte. - Stuttgart, New York (Fischer).

BICK, H., HANSMEYER, K.H., OLSCHOWY, G. & SCHMOOCK, P. (1984): Angewandte Ökologie - Mensch und Umwelt, Band I und II. -Stuttgart (Fischer).

BLAB, J. (1983): Entwicklung von Artenhilfsprogrammen am Beispiel der Tagfalter- und Widderchenfauna der Bundesrepublik Deutschland. - Jb. f. Naturschutz und Landschaftspflege (Bonn) 34, 87-113.

BLAB, J. & KUDRNA, O. (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. - Naturschutz aktuell 6, 135 S. - Greven (Kilda).

BLAB, J. & NOWAK, E. (1986): Die Gefährdungskategorien der Roten Liste bestandsbedrohter Arten, ihre Wechselbeziehungen und ihre Anwendung. - Schr. R. Vegetationskde. 18, 89-96.

BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W. & SUKOPP, H. (1984): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland, 4. Aufl., 270 S. - Greven (Kilda).

BLAGO, N., HUNDEMER, L. & DICKLER, E. (1990): Anpassung des amerikanischen Prognosemodells "Bugoff 2" für *Cydia pomonella* L. (Lep., Tortricidae) an mitteleuropäische Bedingungen. - Symposium "EDV-Anwendungen und Biometrie in der Phytomedizin". 7.-9. März 1990, Universität Hohenheim.

BONESS, M. (1963): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Exolygus WAGNER (Heteroptera, Miridae). - Z. wiss. Zool. 168, 376-420.

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 (Bonn) 21, 1-141.

BRUCKHAUS, A. (1988a): Ökologische Untersuchungen zum Springschreckenvorkommen im Raume Oberwinter (Mittelrhein). - Decheniana (Bonn) 141, 126-144.

- (1988b): Biotopschutz durch extensive Beweidung am Beispiel der Enzian-Schillergrasrasen. - Schr.R. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz, München, Heft 84, 125-133.

Die Dauer der embryonalen Entwicklungsvorgänge wird bei Insekten grundsätzlich durch die Umgebungstemperatur vorbestimmt (WEBER & WEIDNER 1974). Im Einzelfall entscheidet die artverschiedene ökologische Potenz (BICK 1980) darüber, in welchem Temperaturbereich die Entwicklungsvorgänge erfolgen können, wo also der Entwicklungsnullpunkt und die Obergrenze der erträglichen Temperaturen erreicht ist, und wie die Lage und Breite des Optimalbereichs ist. Die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt ebenfalls für alle Entwicklungsstadien der Insekten, wenn auch hier zum Teil unterschiedliche ökologische Potenzen in den einzelnen Entwicklungsstadien - Ei, Larve, so vorhanden Puppe sowie erwachsenes Tier - vorliegen können (WEBER & WEIDNER 1974). Dies zeigt sowohl im experimentellen Ansatz das Auftreten einzelner Generationen (BREHMER 1929, BREHMER & STAPEL 1959, BONESS 1963) wie auch das phänologische Erscheinen der einzelnen Arten im kalendarischen Jahresverlauf. Zusätzlich können regulierende und modifizierende Wirkungen von den Licht- und Feuchteverhältnissen ausgehen (WEBER & WEIDNER 1974).

Die Vorkommensgefährdungen aller stark wärmebedürftigen Insektenarten, die im Ei überwintern und nur mit einer Generation im Jahr bei uns auftreten, werden daher auf dem gleichen oder einem sehr ähnlichen Wirkungsmechanismus beruhen, der oben für die Gesamtheit der in Mitteleuropa gefährdeten oder ausgestorbenen xero-thermophilen Feldheuschrecken-Arten geschildert wurde, sofern nicht der Verlust des Lebensraumes oder spezieller Lebensraumbestandteile als direkte Aussterbensursache auftraten. Allgemein hat das Ausbleiben der Nutzung langfristig eine Abmilderung der Temperaturextreme zur Folge. Die hohen Temperaturen, die zur Entwicklung und zum zeitgerechten Entwicklungsabschluß bei warmstenothermen Arten benötigt werden, werden nicht mehr in dem erforderlichen Umfang wirksam; die Larven schlüpfen verspätet. Dadurch kommt es zu einer allmählichen Unterschreitung der Populationsdichte, die für die Arterhaltung erforderlich wäre. Die Art stirbt folglich aus.

Ähnliches wird weiterhin auch für die gefährdeten oder schon ausgestorbenen stark wärmebedürftigen (warm-stenothermen) Insekten-Arten gelten, die im Jahr mit einer Generation (univoltin) auftreten und im Entwicklungsstadium der Puppe überwintern. In diesen Fällen wird die Abmilderung der Temperaturverhältnisse im Lebensraum eine verlangsamte Embryonal- und Larvalentwicklung auslösen. Dadurch können nicht genügend Larven vor dem Winter das zur Überwinterung befähigte Entwicklungsstadium der Puppe erreichen und werden somit während der kalten Jahreszeit zugrunde gehen. Eine so ausgelöste hohe Larven-Mortalität muß zum Unterschreiten einer kritischen Populationsdichte und damit zum Erlöschen der Populationen führen.

Die hier dargestellten Wirkungsursachen und -mechanismen haben bei uns inzwischen in einem großen Umfang zur Vernichtung von Populationen sehr wärmebedürftiger Insekten-Arten beigetragen. Sie können insbesondere das Verschwinden von zoologisch-systematisch sehr verschiedenen Arten erklären, wenn diese sehr ähnliche Temperaturansprüche in der Entwicklung besitzen (warm-stenopotent), eine gleiche Generationszahl im

Jahr besitzen (univoltin) und weiterhin im Verlauf der Embryonalentwicklung noch im Ei oder aber während der Metamorphose als Puppe Überwintern müssen (Hibernationstyp), also in diesen Punkten autökologisch wenig verschieden sind. Die Insekten-Arten, die unter diesem Gliederungsschema zusammengefaßt werden können, sind in Mitteleuropa derzeit im Vorkommen stark gefährdet, wenn in ihren anthropogen geschaffenen Lebensräumen die frühere Bewirtschaftung ausbleibt und sich daraufhin klimatische Verschlechterungen ergeben.

Es dauerte geraume Zeit, bis im Naturschutz die Einsicht erwuchs, daß Artenschutz allgemein am sinnvollsten durch einen umfassenden Biotopschutz erfolgen kann und sollte. Auch die Erkenntnis, daß dieser Schutz im Falle von den Biotop-Typen, die ihre Entstehung und Erhaltung bis dahin einer bestimmten landwirtschaftlichen Nutzungsform verdankten, diese Nutzung auch weiterhin benötigen, setzte sich inzwischen durch (MÜLLER 1972, LÖLF 1982, KAULE 1986, BRUCKHAUS 1988b). Zuvor wurde auch häufig versucht, die Pflege von Brachflächen durch kontrolliertes Brennen zu erzielen (SCHIEFER 1982). Mittlerweile mehren sich nun die Beispiele, in denen eine Umsetzung der Schutzvorstellungen durch traditionelle Bewirtschaftungsverfahren in der Praxis erprobt wird (MATTERN 1985, WOIKE 1988, LÜTTMANN 1989, JOGER 1989, SCHUMACHER 1989, MÜNZEL & SCHUMACHER 1991, PLACHTER 1991). Es bleibt im Sinne des Biotop- und Artenschutzes zu hoffen, daß die Biotoppflege in brachgefallenen Flächen in Anlehnung an die historischen Nutzungsformen schon bald eine allgemein übliche Praxis darstellen wird und so dem Erhalt der derzeit noch existierenden Populationen stark wärmebedürftiger Insektenarten gedient werden kann. Möglicherweise wird dann auch eine erneute Zuwanderung von zwischenzeitlich bei uns ausgestorbenen xero-thermophilen Arten zu beobachten sein. Ein ausreichender Biotopverbund, in den die erneut nach den historischen Nutzungsformen bewirtschafteten Flächen im Sinne von Trittsteinbiotopen eingehen können (BICK, HANSMEYER, OLSCHOWY & SCHMOOCK 1984; SUKOPP 1986; LÜTTMANN 1989), wird hierzu sicher einen Beitrag liefern können.

Der zeitgemäß sinnvolle Arten- und Biotopschutz erfordert aber mittel- und langfristig eine Anpassung der Schutzkonzepte an die sich auch in Mitteleuropa ändernden Klimabedingungen. Die festgestellten "Globalen Klimaveränderungen" werden nach derzeitigem Kenntnisstand nur bei einer Begrenzung der atmosphärischen Erwärmung auf 1 °Celsius pro Jahrhundert das Absterben ganzer Wälder und Ökosysteme noch in erträglich erscheinenden Grenzen halten können (ENQUETEKOMMISSION "VORSORGE ZUM SCHUTZ DER ERDATMOSPHÄRE" 1990). Im Falle einer schnelleren Erwärmung werden die vorhandenen Pflanzengesellschaften immer geringere Erfolgsaussicht haben, in Richtung der Pole auszuweichen (ENQUETEKOMMISSION "VORSORGE ZUM SCHUTZ DER ERDATMOSPHÄRE" 1990), was natürlich auch das globale Aussterben vieler Tierarten zur Folge haben dürfte.
Es ist schon jetzt unschwer zu erkennen, daß gerade die "Globalen Klimaveränderungen" mit ihren gravierenden Auswirkungen auf den gesamten Naturhaushalt mittelfristig in Mitteleuropa weniger Anstrengungen zum Schutz der Vorkommen stark wärmebedürftiger Arten erforderlich machen

werden, als dies für Arten, die im Vorkommen auf niedrige Temperaturen angewiesen sind, nötig sein wird. Langfristig werden die absehbaren Wanderbewegungen ganzer Pflanzen-und Tiergesellschaften auch einer Unterstützung durch den Biotop- und Artenschutz bedürfen, um sie in wesentlichen Anteilen global erhalten zu können.

Nachgedanken

Nun, am Ende dieser Arbeit möchte ich mich bei allen, die mir bis zur Drucklegung dieser Arbeit mit Rat und Tat zur Seite gestanden haben, bedanken:
Herrn Professor Dr. H. Bick danke ich für manchen eingehenden Gedankenaustausch und hilfreichen Diskussionsbeitrag. Danken möchte ich auch den Mitarbeitern am Institut für Landwirtschaftliche Zoologie und Bienenkunde, die mir manche tatkräftige Unterstützung bei der Arbeit geleistet haben. Der besondere Dank gilt hier meiner technischen Assistentin Frau M. Kipper, die mich bei der Betreuung der Zuchten und der hier anfallenden Arbeiten unterstützte. Für tatkräftige Unterstützung bei der Drucklegung danke ich ebenfalls Frau Dr. H. Kleinert. Ganz besonders danke ich meiner Frau Gisela für die von ihr übernommene Korrekturlesung des Textes.

Verfasser:

PD Dr. Alfred Bruckhaus
Institut für Landwirtschaftliche Zoologie
und Bienenkunde der Universität
Melbweg 42
D-5300 Bonn

8. Literatur

ANT, H. (1972): Ökologische Auswirkungen des Wechsels landwirtschaftlicher Nutzungen auf die Tierwelt. - Ber. Landw. 50, 90-99.

ARNDT, U. & KOHLER, A. (1984): Belastung naturnaher Ökosysteme durch importierte Schadstoffe. - Daten u. Dokum. z. Umweltschutz 36, 15-30.

BANSE, G. & BEZZEL, E. (1984): Artenzahl und Flächengröße am Beispiel der Brutvögel Mitteleuropas. - J. Ornith. 125, 291-305.

BASTIAN, A., BERNT,A. & BASTIAN, H.V. (1990): Zur Orthopteren-Fauna des Standortübungsplatzes "Hainberg" (Fürth) - erste Ergebnisse. - Articulata 5(1), 23-29.

BEIER, M. (1972): Saltatoria (Grillen und Heuschrecken) - in: HELMCKE, J.G., STARCK, D. & WERMUTH, H.: Handbuch der Zoologie, IV. Band: Arthropoda, 2. Hälfte: Insecta, 2. Teil: Spezielles, 217 S., Berlin.

BICK, H. (1980): Ökologie, in: SIEWING, R. (Hrsg.): Lehrbuch der Zoologie; Bd. 1 Allgemeine Zoologie, 3. Aufl., 687-803. -Stuttgart (Fischer).

- (1989): Ökologie: Grundlagen, terrestrische und aquatische Ökosysteme, angewandte Aspekte. - Stuttgart, New York (Fischer).

BICK, H., HANSMEYER, K.H., OLSCHOWY, G. & SCHMOOCK, P. (1984): Angewandte Ökologie - Mensch und Umwelt, Band I und II. -Stuttgart (Fischer).

BLAB, J. (1983): Entwicklung von Artenhilfsprogrammen am Beispiel der Tagfalter- und Widderchenfauna der Bundesrepublik Deutschland. - Jb. f. Naturschutz und Landschaftspflege (Bonn) 34, 87-113.

BLAB, J. & KUDRNA, O. (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. - Naturschutz aktuell 6, 135 S. - Greven (Kilda).

BLAB, J. & NOWAK, E. (1986): Die Gefährdungskategorien der Roten Liste bestandsbedrohter Arten, ihre Wechselbeziehungen und ihre Anwendung. - Schr. R. Vegetationskde. 18, 89-96.

BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W. & SUKOPP, H. (1984): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland, 4. Aufl., 270 S. - Greven (Kilda).

BLAGO, N., HUNDEMER, L. & DICKLER, E. (1990): Anpassung des amerikanischen Prognosemodells "Bugoff 2" für *Cydia pomonella* L. (Lep., Tortricidae) an mitteleuropäische Bedingungen. - Symposium "EDV-Anwendungen und Biometrie in der Phytomedizin". 7.-9. März 1990, Universität Hohenheim.

BONESS, M. (1963): Biologisch-ökologische Untersuchungen an Exolygus WAGNER (Heteroptera, Miridae). - Z. wiss. Zool. 168, 376-420.

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 (Bonn) 21, 1-141.

BRUCKHAUS, A. (1988a): Ökologische Untersuchungen zum Springschreckenvorkommen im Raume Oberwinter (Mittelrhein). - Decheniana (Bonn) 141, 126-144.

- (1988b): Biotopschutz durch extensive Beweidung am Beispiel der Enzian-Schillergrasrasen. - Schr.R. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz, München, Heft 84, 125-133.

- (1990a): Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einiger einheimischer Feldheuschrecken-Arten. - Articulata 5(1), 43-57.

- (1990b): Resultate zur Embryonalentwicklungsdauer von *Chorthippus parallelus* (Saltatoria: Caelifera), in: PFANNENSTIEL, H.-D. (Hrsg.): Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 83. Jahresversammlung 1990 in Frankfurt am Main, 446. - Stuttgart, New York (Fischer).

- (1992a): Zur Faunenbeeinflussung von Trockenrasen durch Pflege- und Bewirtschaftungsmaßnahmen. - Schr.R. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz, München 119.

- (1992b): Das Springschreckenvorkommen von bewirtschafteten und unbewirtschafteten Kalkmagerrasen der Nordeifel. - Schr.R. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz, München 119.

- (1991): Ergebnisse aus Laboruntersuchungen zur embryonalen Entwicklungsdauer bei *Conocephalus discolor*. - Articulata 6 (1): 17-30

BRYNER, R. (1987): Dokumentation über den Rückgang der Schmetterlingsfauna in der Region Biel-Seeland-Chasseral - Ergebnisse einer Bestandesaufnahme der Schmetterlinge 1976-1985. - Beiträge zum Naturschutz in der Schweiz 9, 92 S.

DETZEL, P. & DÖLER, H.-P. (1990): Heuschreckenvorkommen im Oberen Donautal, Verbreitung - Bewertung - Schutz. - Articulata 5(2), 13-29.

DEUTSCHER WETTERDIENST (1988-90): Wöchentlicher Witterungsbericht für Nordrhein-Westfalen, Jahrgang 14-16. - Deutscher Wetterdienst, Wetteramt Essen.

DEURA, K. & HARTLEY, J.C. (1982): Initial diapause and embryonic development in the speckled bush-cricket, *L. punctatissima*. - Physiol. Entomology 7, 253-262.

DUNGER, W. (1963): Tiere im Boden. - Wittenberg Lutherstadt(Ziemsen).

ELLENBERG, H. (sen.) (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, 2. Auflage. - Stuttgart (Ulmer).

ELLENBERG. H. (jun.) (1985): Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluß von Düngung und Immissionen. - Schweiz. Z. Forstwesen 136, 19-39.

- (1986): Immissionen - Produktivität der Krautschicht - Populationsdynamik des Rehwilds: ein Versuch zum Verständnis ökologischer Zusammenhänge. - Natur und Landschaft 61(9), 335-340.

FILZER, P. (1936): Untersuchungen über das Mikroklima in niederwüchsigen Pflanzengesellschaften. - Bot. Cent.blatt, Beihefte, Abt. B., 55, 301-346.

FLEMMING, G. (1990): Klima - Umwelt - Mensch, 2. Aufl. - Jena(Fischer).

FLÜCKINGER, C.R. & BENZ, G. (1982): A temperature-driven model to simulate the population development of the summerfruit tortrix, *Adoxophyes orana*. - Entomol. exp. appl. 32, 161-172.

FRANZ, H. (1933): Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren. - Zoogeographica (Jena) 1, 551-565.

GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. -V. Abschnitt: Die bodennahe Luftschicht bei pflanzenbedecktem Boden. - Braunschweig.

GROSS, F.J. (1971): Zum Problem des biologischen Gleichgewichts in Naturschutzgebieten. Naturschutz in vierdimensionaler Sicht. - Schr.R. Institut f. Naturschutz, Heft 2, 90-104.

HABER, W. (1988): Von extensiver zu intensiver Nutzung, Wandlungen in der agrarischen Landnutzung aus ökologischer Sicht. - Schr.R. Deutsch. Rat f. Landespflege 54, 265-268.

HARTLEY, J.C. & WARNE, A.C. (1972): The developmental biology of the egg stage of Western European Tettigoniidae (Orthoptera). - J. Zool. Land. 168, 267-298.

- (1973): The distribution of *Ph. griseoaptera* in England and Wales related to accumulated temperatures. - J. Anim. Ecol. 42, 531-537.

HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. - Jena.

- (1959): Orthopterologische Beiträge II - Spätes Auftreten von Feldheuschreckenlarven. - Nachr. Blatt Bayer. Entom. 8, 70-72 u. 76-80.

- (1960): Geradflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera), in: DAHL, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Bd. 46. - Jena.

- (1964): Die Eiablage der heimischen Laubheuschrecken. - Festschr. d. Nat.-Wiss.-Ges. Bayreuth, 67-70.

- (1980): Zum Hilfsprogramm für einheimische Kerbtiere, insbesondere Heuschrecken. - Natur und Landschaft 55(1), 32-33.

- (1990): Dichteschwankungen bei Orthopteren. - Articulata 5 (2), 76.

HELFERT, B. (1980a): Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten (Orthoptera: Saltatoria). 1. Teil: Larvalentwicklung, Reproduktion und Lebensdauer der Parentalgeneration. - Zool. Jb. Syst. 107, 159-182.

- (1980b): Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten (Orthoptera: Saltatoria). 2. Teil: Embryogenese und Dormanz der Filialgeneration. -Zool. Jb. Syst. 107, 449-500.

HEMPEL, W. & SCHIEMENZ, H. (1963): Ökologische Untersuchungen der Heuschreckenfauna (Saltatoria) einiger xerothermer Biotope im Gebiet von Meißen. - Arch. Natursch. und Landsch.forsch. 3, 117-138.

HEUSINGER, G. (1988): Heuschreckenschutz im Rahmen des Bayerischen Arten- und Biotopschutzprogrammes - Erläuterungen am Beispiel des Landkreises Weißenburg-Gunzenhausen. - Schr.R. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz, München, Heft 83, 7-31.

HEYDEMANN, B. (1981): Wie groß müssen Flächen für den Arten- und Ökosystemschutz sein? - Jb. Naturschutz Landschaftspfl. ABN 31, 21-51.

HÜLBERT, D. (1988): Erfahrungen bei der Nutzung des Prognoseverfahrens Wintersaateule seit 1982 in der DDR. - Nachrichtenblatt Pflanzenschutz DDR 1/1988, 7-8.

ILLIES, J. (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. - Arch. Hydrobiol. 69, 14-59.

INGRISCH, S. (1979): Untersuchungen zum Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Embryogenese einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). - Zoologische Beiträge 25(3), 343-364.

- (1981): Zur Verbreitung der Orthopteren in Hessen. - Mitt. Int. Entomol. Ver. (Frankfurt) 6(2-3).

- (1983a): Zum Einfluß der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Größe des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken. - Zool. Anz. (Jena) 210(5/6), 357-368.

- (1983b): Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken. - Dtsch. Entomol. Z. 30(1-3).

- (1984a): The influence of environmental factors on dormancy and duration of egg development in *Metrioptera roeseli*. - Oecologia (Berlin) 61, 254-258.

- (1984b): Zur Verbreitung und Vergesellschaftung der Orthopteren in der Nordeifel. - Decheniana (Bonn) 137, 79-104.

- (1984c): Embryonic development of *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). - Entomol. Gener. 10(1), 1-9.

- (1985): Effect of hibernation length on termination of diapause in European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). - Oecologia (Berlin) 65, 376-381.

- (1986a): The plurennial life cycles of the European Tettigoniidae. 1. The effect of temperature on embryonic development and hatching. - Oecologia (Berlin) 70, 606-616.

- (1986b): The plurennial life cycles of the European Tettigoniidae. 2. The effect of photoperiod on the induction of an initial diapause.- Oecologia (Berlin) 70, 617-623.

- (1986c): The plurennial life cycles of the European Tettigoniidae. 3. The effect of drought and the variable duration of the initial diapause. - Oecologia (Berlin) 70, 624-630.

JOERN, A. (1982): Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers. - Southwestern Naturalist 27, 197-209.

JOGER, H.G. (1989): Untersuchungen zur Heuschreckenfauna von südniedersächsischen Kalkmagerrasen, insbesondere unter dem Aspekt der Wiedereinführung der Schafbeweidung. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band XIX/I -Ökologie und Naturschutz im Agrarraum, 81.

KALTENBACH, A. (1963): Milieufeuchtigkeit, Standortbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonischen Raum Österreichs. - Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., Abt. I, 172, 97-119.

KARAFIAT, H. (1970): Die Tiergemeinschaften in den obersten Bodenschichten schutzwürdiger Pflanzengesellschaften des Darmstädter Flugsandgebietes. - Schr.R. Inst. f. Naturschutz Darmstadt 9(4), 128 S.

KAULE, G. (1986): Arten- und Biotopschutz. - Stuttgart (Ulmer).

KLOFT, W. & GRUSCHWITZ, M. (1988): Ökologie der Tiere. - 2. Aufl. - Stuttgart (Ulmer).

KÖHLER, G. (1984): Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme - VI. Untersuchungen zur Einwirkung von Industriestaub

auf Feldheuschrecken. - Wiss. Zeitschr. Friedr.-Schiller-Univ. Jena, Naturwiss. R., 33(3), 321-327.

- (1987): Die Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) im Mittleren Saaletal um Jena (Thüringen) - Bestandsaufnahme und Faunenveränderung in den letzten 50 Jahren. - Wiss. Zeitschr. Friedr.-Schiller-Univ. Jena, Naturwiss. R. 36(3), 391-435.

- (1988): Zur Heuschreckenfauna der DDR - Artenspektrum, Arealgrenzen, Faunenveränderung. - Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden 16(1), 1-21.

- (1990): Biogeographisch-ökologische Hintergründe der Faunenveränderung bei Heuschrecken (Saltatoria). - Articulata 5(1), 3-22.

KROMP, B., HÖRANDL, F. & GEORGIOU, H. (1989): Rüsselkäfer und Heuschrecken im Kulturland der Parndorfer Platte: Zur Bewertung einer österreichischen Trockenlandschaft. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band XIX/I -Ökologie und Naturschutz im Agrarraum, 86.

LIETH, H. (1989): Energiefluß und Temperaturdifferenz als Eckwerte für die Evolution von Ökosystemen. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band XIX/I - Ökologie und Naturschutz im Agrarraum, 206.

LÖLF (LANDESANSTALT FÜR ÖKOLOGIE, LANDSCHAFTSENTWICKLUNG UNDFORSTPLANUNG) (1982): Naturschutz praktisch - Beiträge zum Artenschutzprogramm Nordrhein-Westfalen. - Grundlage des Biotop- und Artenschutzes Nr. 23, ASP-NW I.D.01-01 bis ASP-NW I.D. 01-15, in: MINISTER FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN DES LANDES NORDRHEIN-WESTFALEN (Hrsg.): Artenschutzprogramm - Loseblattsammlung.

- (Hrsg.) (1986): Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen im Bestand gefährdeten Pflanzen und Tiere 2. Fassung. - Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen, Bd. 4. - Recklinghausen.

LÜTTMANN, J. (1989): Zustandserfassungen an Schmetterlings-Zönosen von Magerrasen-Biotopen als Grundlage für die Pflege- und Vernetzungsplanung. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band XIX/I - Ökologie und Naturschutz im Agrarraum, 88.

MARTENS, J.M. & GILLANDT, L. (1984): Schutzprogramm für Heuschrecken in Hamburg. - Schr.-Reihe Umweltbehörde 10.

MATTERN, H. (1985): Zwei Jahrzehnte Landschaftspflege im Regierungsbezirk Stuttgart (Nordwürttemberg) - Maßnahmen, Erfolge, Probleme. - Veröff. Nat.sch. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 59/60, 7-56.

MATTERN, H., WOLF, R. & MAUK, J. (1979): Die Bedeutung der Wacholderheiden im Regierungsbezirk Stuttgart sowie Möglichkeiten zu ihrer Erhaltung. - Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ. 49/50, 9-29.

MINISTERIUM FÜR UMWELT UND GESUNDHEIT RHEINLAND-PFALZ (Hrsg.) (1986): Arten- und Biotopschutz, Aufbau eines vernetzten Biotopsystems. - Fachtagung 1984 - Ergebnis, 3. Aufl.

MÖSELER, B.M. (1989): Die Kalkmagerrasen der Eifel. - Decheniana-Beihefte (Bonn) 29, 1-79.

MORIARTY, F. (1969a): Egg diapause and water absorption in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. - J. Insect Physiol. 15, 2069-2074.

- (1969b): Water uptake and embryonic development in eggs of *Chorthippus brunneus*. - J. Exp. Biol. 50, 327-333.

MORIARTY, F. (1970): The significance of water absorption by the developing eggs of five British Acrididae. - Comp. Biochem. Physiol. 34, 657-669.

MÜLLER, H.J. (1970): Formen der Dormanz bei Insekten. - Nova Acta Leopoldina 191 (35), 1-27.

MÜLLER, P. (1980): Biogeographie. - Stuttgart (Ulmer).

MÜLLER, Th. (1972): Möglichkeiten des botanischen Artenschutzes in Schutzgebieten. - Schr.R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 7, 81-85.

MÜNZEL, M. & SCHUMACHER, W. (1991): Regeneration und Erhaltung von Kalkmagerrasen durch Schafbeweidung am Beispiel der "Alendorfer Kalktriften" bei Blankenheim/Eifel. - Aus Forschung und Beratung, Reihe B, Heft 41, 27-48.

OSCHMANN, M. (1969): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Orthopteren im Raum von Gotha. - Hercynia 6, 115-168.

- (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. - Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden 21 (4), 177-206.

PAFFEN, Kh. (1940): Heidevegetation und Ödlandwirtschaft der Eifel.- Dissertation Bonn, 272 S.

PARIHAR, D.R. & PAL, S.K. (1978): Weight and moisture content in developing eggs of surface grasshoppers. - Z. angew. Zool. 65, 139-149.

PLACHTER, H. (1991): Naturschutz. - Stuttgart (Fischer).

PRASSE, R., MACHATZKI, B. & RISTOW, M. (1991): Liste der Heuschrecken- und Grillenarten des Westteils der Stadt Berlin mit Kennzeichnung der ausgestorbenen und gefährdeten Arten. -Articulata 6(1), 62-90.

RABLER, F. (1955): Zur Ökologie und Systematik von Heuschreckenbeständen nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften. - Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 5, 184-192.

RAT VON SACHVERSTÄNDIGEN FÜR UMWELTFRAGEN (1985): Umweltprobleme der Landwirtschaft. - Stuttgart, Mainz (Kohlhammer).

REICHHOFF, L. (1985): Vegetationsdynamik und Sukzession in Xerothermrasen. - Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch., Berlin, 25(3), 115-124.

REMMERT, H. (1980): Ökologie, 2. Aufl. - Berlin, Heidelberg, New York (Springer).

- (1985): Crickets in sunshine. - Oecologia (Berlin) 68, 29-33.

RICHARDS, O.W. & WALOFF, N. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. - Anti-Locust Bulletin 17.

RIEDEL, H. & CROFT, B.A. (1978): Management of the codling moth in Michigan. - Res. Rep. No. 337, Michigan State University Agricultural Experiment Station, 19 S.

RITTER, M. (1984): Trockenvegetation im Grünland des Kantons Jura - Pflanzengesellschaften, Bewirtschaftung, Pflegevorschläge. - Beiträge zum Naturschutz in der Schweiz 6, 85 S.

RÖBER, H. (1949): Insekten als Indikatoren des Mikroklimas. -Nat.wiss. Rundschau 11, 496-499.

SÄNGER, K. (1974): Beobachtungen über die Schlupfrate einiger Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). - Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 114, 21-27.

- (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken und der Raumstruktur ihrer Habitate. - Zool. Jb. Syst. 104, 433-488.

- (1980): Zur Phänologie einiger Saltatorien (Insecta, Orthoptera) im pannonischen Raum Österreichs. - Zool. Anz. (Jena) 204(3/4), 165-176.

SCHIEFER, J. (1981): Vegetationsentwicklung und Pflegemaßnahmen auf Brachflächen in Baden-Württemberg. - Natur und Landschaft 56(7/8), 263-268.

– (1982): Kontrolliertes Brennen als Landschaftspflegemaßnahme? - Natur und Landschaft 57(7/8), 264-268.

SCHÜTTLER, A. (1939): Kulturgeographie der mitteldevonischen Eifelkalkgebiete. - Beitr. Landesk. Rhld. 3. Reihe, Heft 1, 197 S.

SCHUMACHER, W. (1977): Flora und Vegetation der Sötenicher Kalkmulde (Eifel). - Decheniana-Beihefte (Bonn) 19, 1-215.

- (1989): Pflege oder extensive Nutzung halbnatürlicher, anthropogener Ökosysteme? - Erfahrungen aus dem Pilotprojekt (1985-1987) des Landes NRW "Pflege schutzwürdiger Biotope durch Landwirte". - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band XIX/I - Ökologie und Naturschutz im Agrarraum, 144.

SHAFFER, PH. & GOLD, H.J. (1985): A simulation model of population dynamics of the codling moth, *Cydia pomonella*. - Ecological Modelling 30, 247-274.

SMETTAN, H.W. (1989): Die Heuschreckensynusien in den Grünlandgesellschaften der nördlichen Kalkalpen unter Berücksichtigung des menschlichen Einflusses. - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band XIX/I - Ökologie und Naturschutz im Agrarraum, 97.

SMOLIS, M. & GERKEN, B. (1987): Zur Frage der Populationsgröße und der intrapopularen Mobilität von tagfliegenden Schmetterlingen, untersucht am Beispiel der Zygaenidenarten (Lepidoptera: Zygaenidae) eines Halbtrockenrasens. - Decheniana (Bonn) 140, 102-117.

SUKOPP, H. (1986): Vernetzte Biotopsysteme. Aufgaben, Zielsetzung, Problematik, in: MINISTERIUM FÜR UMWELT UND GESUNDHEIT RHEINLAND-PFALZ (Hrsg.): Arten- und Biotopschutz, Aufbau eines vernetzten Biotopsystems. - Fachtagung 1984 - Ergebnis, 3. Auflage, 10-20.

STEINHOFF, G. (1982): Ökologische Freilanduntersuchungen an Geradflüglern (Orthopteroidea) des Bausenberges in der Eifel. - Decheniana-Beihefte (Bonn) 27, 100-173.

STROHM, K. (1925): Die Heuschreckenfauna von Baden. - Mitt. bad.entom. Ver. Freiburg/Br., Band 1, 51-64 u. 87-103.

UVAROV, B. (1966): Grasshoppers and Locust. I. Anatomy, physiology, development, phase polymorphism, introduction to taxonomy. - Cambridge.

WAGNER, R. (1986): Egg development and life cycle of *Chaetopteryx villosa* (Trichoptera). - Holarctic Ecology 9, 294-300.

WEBER, H. & WEIDNER, H. (1974): Grundriß der Insektenkunde. - Stuttgart, New York (Fischer).

WEHNER, J., MÜLLER, H.P. & KIERDORF, H. (1991): Untersuchungen zur genetischen Situation ausgewählter rheinischer Rehwild-Populationen unter besonderer Berücksichtigung isolationsbedingter Veränderungen. - Z. Jagdwiss. 37, 40-48.

WEIDEMANN, H.-J. (1986): Tagfalter. Band 1: Entwicklung - Lebensweise. - Melsungen (Neumann-Neudamm).

- (1988): Tagfalter. Band 2: Biologie, Ökologie, Biotopschutz. - Melsungen (Neumann-Neudamm).

WILMANNS, O. & KRATOCHWIL, A. (1983): Naturschutz-bezogene Grundlagen-Untersuchungen im Kaiserstuhl. - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 34, 39-56.

WINGERDEN, W.K.R.E. van, MUSTERS, J.C.M., KLEUKERS, R.M.J.C.,BONGERS, W. & BIEZEN, J.B. van (1991): The influence of cattle grazing intensity on grasshopper abundance (Orthoptera: Acrididae). - Proc. Exper. & Appl. Entomol., N.E.V. Amsterdam, 2, 28-34.

WOIKE, M. (1988): Biotope pflegen mit Schafen. - AID 1197, 32 S.

WURMBACH, H. (1957): Lehrbuch der Zoologie; Band I Allgemeine Zoologie und Ökologie. - Stuttgart (Fischer).

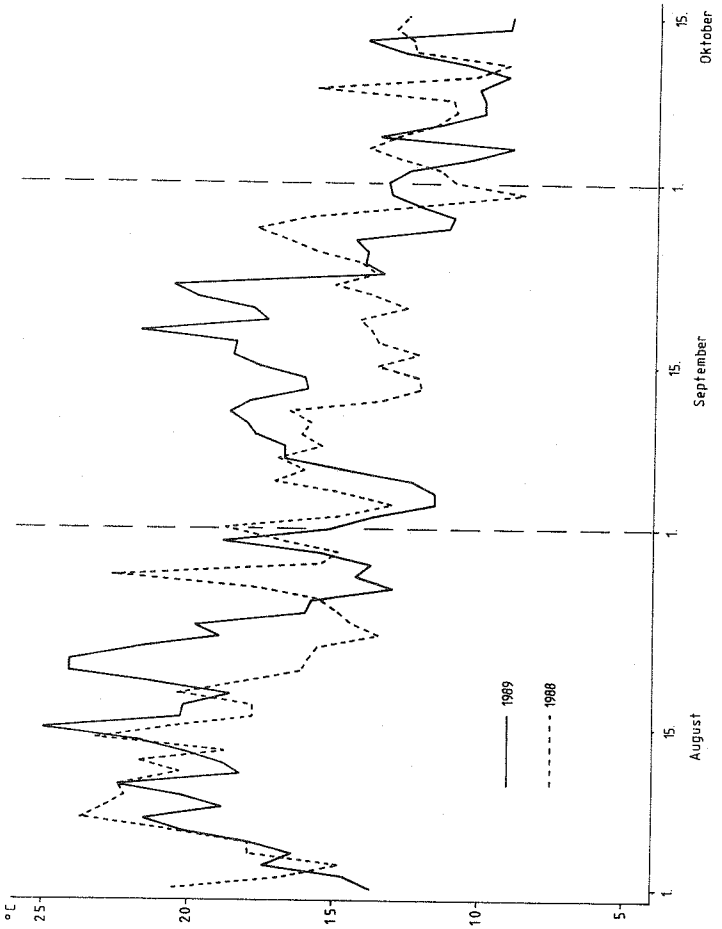


Abb. A1: Verlauf der täglichen Durchschnittstemperaturen in 2 Meter Höhe über dem Erdboden nach den Aufzeichnungen des Deutschen Wetterdienstes in Bonn-Friesdorf für die Zeiträume 01.08. bis 15.10. der Jahre 1988 und 1989 (DEUTSCHER WETTERDIENST).

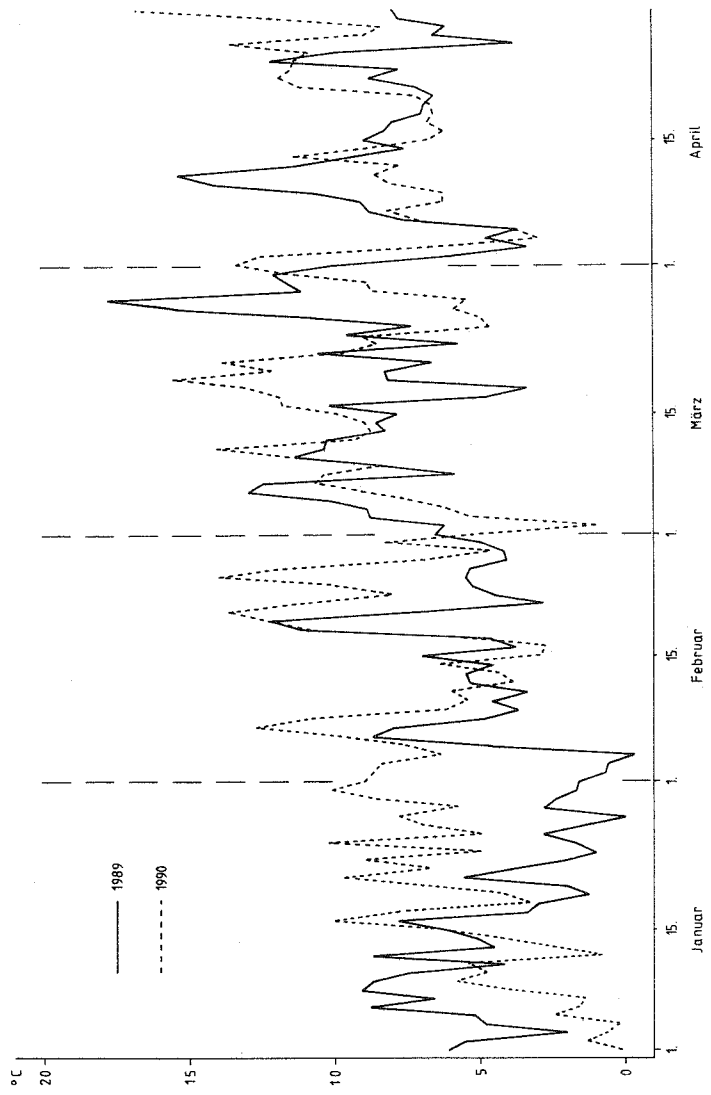


Abb. A2: Verlauf der täglichen Durchschnittstemperaturen in 2 Meter Höhe über dem Erdboden nach den Aufzeichnungen des Deutschen Wetterdienstes in Bonn-Friesdorf für die Zeiträume 01.01. bis 30.04. der Jahre 1989 und 1990 (DEUTSCHER WETTERDIENST).

Darstellung signifikanter Unterschiede allgemein: * = 95% Niveau
** = 99,9% Niveau

Tab. A1: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Eigewichte bei der Eientnahme, hier Chorthippus biguttulus. Zahlenwerte: Kürzel der Haltungsvarianten sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	10 17 10 88	11 28 03 89	11 17 05 89	20 17 10 88	20 03 10 89	20 04 10 89	20 05 10 89	20 19 04 90	21 28 03 89	21 17 05 89	21 27 02 90	30 02 11 88
10 17.10.88												
11 28.03.89												
11 17.05.89	**	**										
20 17.10.88			**									
20 03.10.89			**									
20 04.10.89	**		**	**	**							
20 05.10.89			**									
20 19.04.90	**	**		**	**	**	**					
21 28.03.89												
21 17.05.89	**	**		**	**	**	**	**				
21 27.02.90	**			**	**	**	**			**		
30 02.11.88	**	**	**		**	**	**	**	**	**	**	

Tab. A2: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Eigewichte bei der Eientnahme, hier Chorthippus brunneus. Zahlenwerte: Kürzel der Haltungsvarianten sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	20 17 10 88	20 05 10 89	20 09 10 89	20 28 02 90	20 19 04 90	21 17 05 89	21 28 02 90	21 19 04 90	30 02 11 88
20 17.10.88									
20 05.10.89	**								
20 09.10.89	**								
20 28.02.90	**	**	**						
20 19.04.90	**	**	**						
21 17.05.89	**	**	**	**	**				
21 28.02.90	**			**	**	**			
21 19.04.90	**	**	**			**	**		
30 02.11.88		**	**	**	**	**	**	**	

Tab. A3: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Eigewichte bei der Eientnahme, hier Chorthippus parallelus. Zahlenwerte: Kürzel der Haltungsvarianten sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	10 17 10 88	10 28 03 89	10 03 05 89	10 17 05 89	11 01 02 89	11 28 03 89	20 17 10 89	20 28 03 89	20 03 05 89	20 17 05 89	20 02 10 89	20 27 02 90	21 01 02 89	21 28 03 89	21 18 04 90
10 17.10.88															
10 28.03.89	**														
10 03.05.89	**	**													
10 17.05.89		**													
11 01.02.89	**		*	**											
11 28.03.89	**	**			**										
20 17.10.88	**			**											
20 28.03.89	**	**			**										
20 03.05.89	**	**	**		**	**	**								
20 17.05.89	**	**	**	**	**	**	**	**	*						
20 02.10.89	**			**		*		**	**	**					
20 27.02.90	**	**			**		*			**	**				
21 01.02.89			*	**		**		*	**	**		**			
21 28.03.89	**			**				*	**	**					
21 18.04.90	**	**	**		**	**	**	**			**	**	**	**	

Tab. A4: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 15 °C. nach Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	BI 10 17 10 88	BI 20 03 10 89	BI 20 04 10 89	BI 20 05 10 89	BR 20 17 10 88	BR 20 05 10 89	BR 20 09 10 89	PA 10 17 10 88	PA 20 17 10 88	PA 20 02 10 89
BI 10 17.10.88										
BI 20 03.10.89										
BI 20 04.10.89										
BI 20 05.10.89										
BR 20 17.10.88										
BR 20 05.10.89	**	*	**		*					
BR 20 09.10.89	**	**	**	*	**					
PA 10 17.10.88	**	**	**		*					
PA 20 17.10.88	**	*	**	**	*					
PA 20 02.10.89	**	*	**	*	**	**	**	**		

Tab. A5: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 20 °C. nach Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	BI 10 17 10 88	BI 20 17 10 88	BI 20 03 10 89	BI 20 04 10 89	BI 20 05 10 89	BR 20 17 10 88	BR 20 05 10 89	BR 20 09 10 89	PA 10 17 10 88	PA 20 17 10 88	PA 20 02 10 89
BI 10 17.10.88											
BI 20 17.10.88											
BI 20 03.10.89											
BI 20 04.10.89											
BI 20 05.10.89											
BR 20 17.10.88											
BR 20 05.10.89	**					**					
BR 20 09.10.89	**			**		**					
PA 10 17.10.88							*	**			
PA 20 17.10.88											
PA 20 02.10.89	**			**		*			**		

Tab. A6: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 25 °C. nach Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	BI 10 17 10 88	BI 20 17 10 88	BI 20 03 10 89	BI 20 04 10 89	BI 20 05 10 89	BI 33 02 11 88	BR 20 17 10 88	BR 20 05 10 89	BR 20 09 10 89	BR 33 02 11 88	BR 34 02 11 88	PA 10 17 10 88	PA 20 17 10 88	PA 20 02 10 89
BI 10 17.10.88														
BI 20 17.10.88														
BI 20 03.10.89														
BI 20 04.10.89														
BI 20 05.10.89														
BI 33 02.11.88														
BR 20 17.10.88														
BR 20 05.10.89	**			**			**							
BR 20 09.10.89	**		*	**	*		**							
BR 33 02.11.88											**			
BR 34 02.11.88	**			**			**			**				
PA 10 17.10.88								**	**		**			
PA 20 17.10.88									**					
PA 20 02.10.89	*			**			*					**		

Tab. A7: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 30 °C. nach Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	BI 10 17 10 88	BI 20 17 10 88	BI 20 03 10 89	BI 20 04 10 89	BI 20 05 10 89	BI 33 02 11 88	BR 20 17 10 88	BR 20 05 10 89	BR 20 09 10 89	BR 33 02 11 88	BR 34 02 11 88	PA 10 17 10 88	PA 20 17 10 88	PA 20 02 10 89
BI 10 17.10.88														
BI 20 17.10.88														
BI 20 03.10.89														
BI 20 04.10.89														
BI 20 05.10.89														
BI 33 02.11.88														
BR 20 17.10.88														
BR 20 05.10.89							*							
BR 20 09.10.89	**			**			**							
BR 33 02.11.88														
BR 34 02.11.88	**			**			**			**				
PA 10 17.10.88								**	**		**			
PA 20 17.10.88								**	**		**			
PA 20 02.10.89												*		

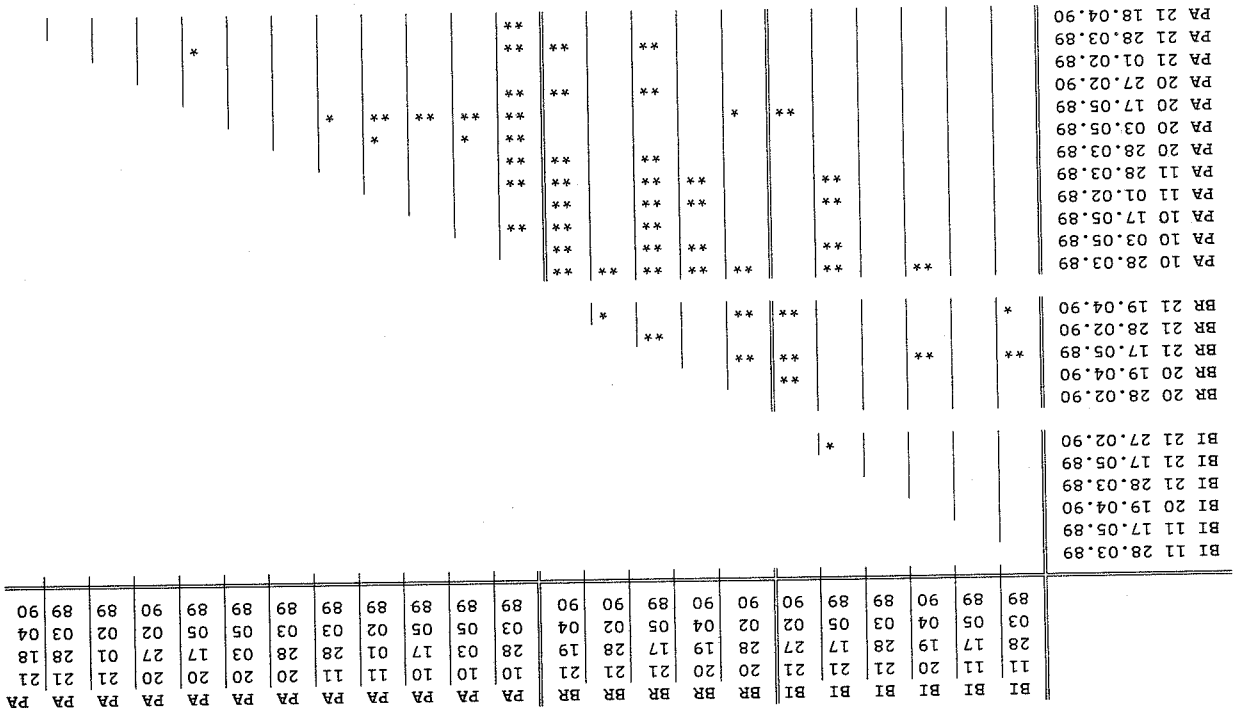
Tab. A8: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 35 °C. nach Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	BI 10 17 10 88	BI 20 17 10 88	BI 20 03 10 89	BI 20 04 10 89	BI 20 05 10 89	BR 20 17 10 88	BR 20 05 10 89	BR 20 09 10 89	PA 10 17 10 88	PA 20 17 10 88	PA 20 02 10 89
BI 10 17.10.88											
BI 20 17.10.88											
BI 20 03.10.89											
BI 20 04.10.89											
BI 20 05.10.89											
BR 20 17.10.88											
BR 20 05.10.89	**			*		**					
BR 20 09.10.89	**					**					
PA 10 17.10.88							**	**			
PA 20 17.10.88							**	**	**		
PA 20 02.10.89	**										

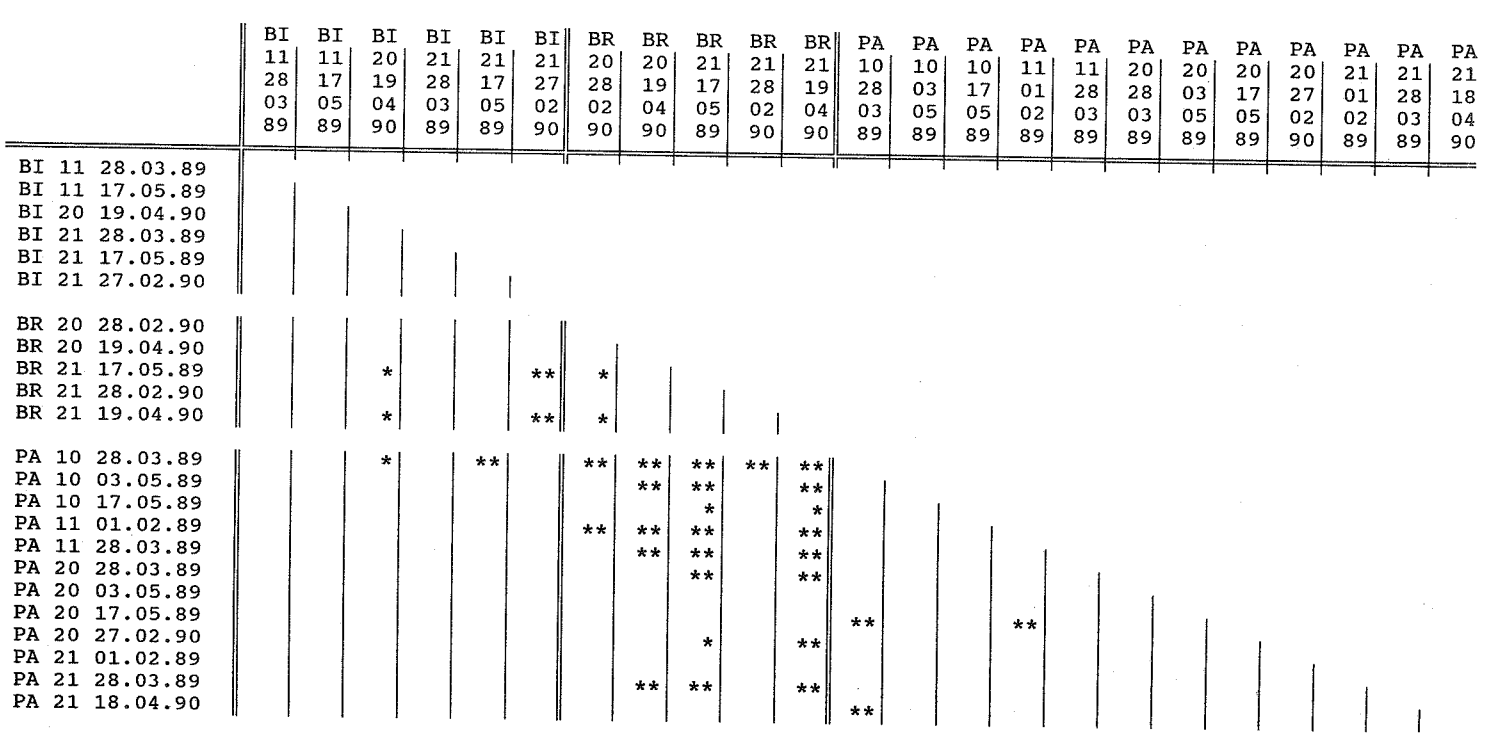
Tab. A9: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 40 °C. nach Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	BI 11 28 03 89	BI 11 17 05 89	BI 21 17 05 89	BR 21 17 05 89	PA 10 28 03 89	PA 10 03 05 89	PA 10 17 05 89	PA 11 28 03 89	PA 20 28 03 89	PA 20 03 05 89	PA 20 17 05 89	PA 21 28 03 90
BI 11 28.03.89												
BI 11 17.05.89												
BI 21 17.05.89												
BR 21 17.05.89												
PA 10 28.03.89												
PA 10 03.05.89					**							
PA 10 17.05.89					**							
PA 11 28.03.89												
PA 20 28.03.89												
PA 20 03.05.89												
PA 20 17.05.89									**			
PA 21 28.03.90									**			

Tab. A10: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 25 °C. ohne Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.



Tab. A11: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 30 °C. ohne Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.



Tab. A12: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der durchschnittlichen Entwicklungsdauer im Brutschrank bei 35 °C. ohne Kühlperiode im Labor. Kürzel: Art, Haltungsvariante sowie Entnahmedatum, vgl. Tab. 2.

	BI 20 19.04.90	BI 21 27.02.90	BR 20 28.02.90	BR 20 19.04.90	BR 21 28.02.90	BR 21 19.04.90	PA 11 01.02.89	PA 20 27.02.90	PA 21 01.02.89	PA 21 18.04.90
BI 20 19.04.90										
BI 21 27.02.90										
BR 20 28.02.90										
BR 20 19.04.90		**								
BR 21 28.02.90		**								
BR 21 19.04.90	**	**	**							
PA 11 01.02.89	**		**	**	**	**				
PA 20 27.02.90						**	*			
PA 21 01.02.89							*			
PA 21 18.04.90										

Tab. A13: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der Entwicklungsdauer von Eiern unterschiedlicher Gewichtsklassen (GWKL 1-6) in verschiedenen Brutschranktemperaturen, hier Ch.biguttulus. nb: nicht belegt;

15°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2						
GWKL 3	**	**				
GWKL 4	**	**				
GWKL 5	**	**				
GWKL 6	nb	nb	nb	nb	nb	

20°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2						
GWKL 3	**	**				
GWKL 4	**	**				
GWKL 5	**	**				
GWKL 6	**	**				

25°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2						
GWKL 3	*	**				
GWKL 4	*	**				
GWKL 5	**	**	**	*		
GWKL 6		**			**	

30°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	**				
GWKL 4	nb	**	*			
GWKL 5	nb	**				
GWKL 6	nb	**				

35°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	**				
GWKL 4	nb	**				
GWKL 5	nb	**				
GWKL 6	nb	**	**	*		

40°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb					
GWKL 4	nb					
GWKL 5	nb	nb	nb	nb		
GWKL 6	nb	nb	nb	nb	nb	

Tab. A14 : Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der Entwicklungsdauer von Eiern unterschiedlicher Gewichtsklassen (GWKL1-6) in verschiedenen Brutschranktemperaturen, hier Ch.brunneus.
nb : nicht belegt;

15°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	**				
GWKL 4	nb	**	*			
GWKL 5	nb	**	**	**	**	
GWKL 6	nb					

20°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2						
GWKL 3	*	**				
GWKL 4	**	**				
GWKL 5	**	**				
GWKL 6		**				

25°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	**					
GWKL 3	**	**				
GWKL 4	**	**	**			
GWKL 5	**	**	**	*		
GWKL 6	**	**	**			

30°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	**					
GWKL 3	**	**				
GWKL 4	**	**	**			
GWKL 5	**	**	**			
GWKL 6	**	**	**			

35°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2						
GWKL 3	**	**				
GWKL 4	**	**	**			
GWKL 5	**	**				
GWKL 6	**	**				

40°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2						
GWKL 3						
GWKL 4	nb	nb	nb			
GWKL 5	nb	nb	nb	nb		
GWKL 6	nb	nb	nb	nb	nb	

Tab. A15: Übersicht zur Signifikanz von Unterschieden der Entwicklungsdauer von Eiern unterschiedlicher Gewichtsklassen (GWKL1-6) in verschiedenen Brutschranktemperaturen, hier Ch.parallelus.
nb : nicht belegt;

15°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	**				
GWKL 4	nb	**	**			
GWKL 5	nb	nb	nb	nb		
GWKL 6	nb	nb	nb	nb	nb	

20°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	**				
GWKL 4	nb	**	**			
GWKL 5	nb	**	**			
GWKL 6	nb	**	**			

25°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2						
GWKL 3	**	**				
GWKL 4	**	**	**			
GWKL 5	**	**	**	**		
GWKL 6	**	**	**	**		

30°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	**				
GWKL 4	nb	**	**			
GWKL 5	nb	**	**	*		
GWKL 6	nb	**		**	**	

35°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	**				
GWKL 4	nb	**	**			
GWKL 5	nb	**	**			
GWKL 6	nb	**			*	

40°	GWKL 1	GWKL 2	GWKL 3	GWKL 4	GWKL 5	GWKL 6
GWKL 1						
GWKL 2	nb					
GWKL 3	nb	nb				
GWKL 4	nb	nb	nb			
GWKL 5	nb	nb	nb	nb		
GWKL 6	nb	nb	nb	nb	nb	

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Articulata Beihefte - Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V. DGfO

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: Articulata Beihefte - Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V. DGfO BH 2 1-115