

**Populationsstruktur und Mobilität von *Bryodema tuberculata*  
(FABRICIUS, 1775) in der Stora Alvaret (Öland, Schweden)**

Heiko Hartmann und Michael Reich

**Abstract**

Population structure and mobility of *Bryodema tuberculata* were studied on the limestone grasslands (Stora Alvaret) of southern Öland (Sweden) in 1995. At four study sites (about 10 hectares) a total of 588 males and 375 females were marked. 55% of the males and 57% of the females were recaptured at least once. Males were observed for a maximum of 58 days and females for a maximum of 62 days. Females were observed significantly longer (median: 18 days) than the males (median: 10 days). In general, males are much more mobile than females with clearly larger median and maximum dispersal ranges. The maximum dispersal range observed was 770 m for a male (median: 60 m). Females never exceeded ranges of 128 m (median: 28 m). Therefore, only males (n=22) dispersed between the four study sites, whereas the females showed a high site fidelity. Generally, these results are very similar to data from the northern Alps (Germany), where *Bryodema tuberculata* occurs on gravel bars along rivers and streams. However, due to different dynamic processes in the landscape, the metapopulation structures on the limestone grasslands of Öland probably represent a different type of metapopulation.

**Zusammenfassung**

In der "Stora Alvaret", einer steppenartigen Landschaft im Südteil der Insel Öland (Schweden), fanden im Jahr 1995 Untersuchungen zur Populationsstruktur und Mobilität von *Bryodema tuberculata* statt. Auf vier Probeflächen von zusammen ca. 10 ha Fläche wurden insgesamt 588 Männchen und 375 Weibchen individuell markiert. 55% der Männchen und 57% der Weibchen konnten mindestens einmal wiedergefangen werden. Der Median der Beobachtungszeit war mit 18 Tagen (Maximum: 62 Tage) bei den Weibchen signifikant höher als bei den Männchen (10 Tage, Maximum: 58 Tage). Die Männchen waren wesentlich mobiler als die Weibchen. Sowohl die maximalen Aktionsdistanzen (770 m bzw. 128 m) als auch die Mediane der Aktionsdistanzen (60 m bzw. 28 m) unterschieden sich höchst signifikant. Entsprechend konnten auch nur bei den Männchen Wechsel zwischen den vier Teilflächen beobachtet werden (n=22). Diese Ergebnisse zeigen eine hohe Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen aus dem bayerischen Alpenraum, wo *Bryodema tuberculata* Kiesbänke in Flußauen besiedelt. Aufgrund der unterschiedlichen Landschaftsdynamik muß für die Steppenlandschaft Ölands aber eine deutlich andere Metapopulationsstruktur angenommen werden.

## Einleitung

Bis etwa 1920 war *Bryodemus tuberculata* in drei Regionen Mitteleuropas anzutreffen: den Heidegebieten Jütlands (Dänemark), der Lüneburger Heide (Deutschland) und auf Kiesbänken an Flüssen und Bächen im Nordalpenraum (Deutschland, Österreich). Seit 1920 ist sie in den Heidegebieten Norddeutschlands und seit 1949 auch in Dänemark ausgestorben. Die Verbreitung entlang der nordalpinen Fließgewässer ist ebenfalls rückläufig (REICH 1990, REICH 1991a,b). Die nächsten Vorkommen liegen heute auf der Insel Öland (Schweden). An den Alpenflüssen besiedelt *B. tuberculata* ausschließlich vegetationsarme Kiesbänke. Es konnte gezeigt werden, daß sie dort als klassische Metapopulation (REICH & GRIMM 1996) überlebt, solange Aussterbe- und Neubesiedlungsprozesse in einem längerfristigen Gleichgewicht stehen (STELTER et al. 1997). Der Hochwasserdynamik kommt dabei eine Schlüsselrolle zu, da nur sie die fortschreitende Sukzession zurücksetzen oder neue Pionierstandorte schaffen kann (REICH 1991b, PLACHTER 1998).

Auf Öland besiedelt die Art vegetationsarme Habitate auf skelettreichen Rohböden in einer steppenartigen Landschaft, der sogenannten "Stora Alvaret" (ANDER 1947). Im Vordergrund dieser Untersuchung stand deshalb die Frage, wie *B. tuberculata* in einem Lebensraum überlebt, der nicht durch dynamische Hochwasserereignisse geprägt ist. Insbesondere sollte geklärt werden, ob sich die individuelle Mobilität in diesem "stabilen" Lebensraum von den "dynamischeren" Lebensraumbedingungen an den Alpenflüssen unterscheidet.

## Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden auf der Insel Öland vor der schwedischen Südostküste durchgeführt. Der Südteil der Insel wird von einer großflächigen, steppenähnlichen Landschaft, der "Stora Alvaret" geprägt. Es handelt sich um ein Kalksteinplateau mit außergewöhnlich geringer Bodenbildung und großflächig anstehendem unverwittertem Gestein oder Gesteinsgrus (KÖNIGSSON 1968). Die "Stora Alvaret" ist durch ein niederschlagsarmes und sonnenscheinreiches Klima gekennzeichnet. So erreichen die Niederschläge nur ein Jahresmittel von ca. 460 mm (BERGSTEN 1955) und die Sonne scheint durchschnittlich 2000 Stunden pro Jahr (LINDHOLM 1955).

Die Vegetation der "Stora Alvaret" setzt sich aufgrund der unterschiedlichen Bodenmächtigkeiten mosaikartig aus verschiedenen Pflanzengesellschaften zusammen. *B. tuberculata* ist dort zwar weit verbreitet, ihre Vorkommen beschränken sich jedoch auf die vegetationsarmen, gebüschfreien Bereiche mit einem hohen Anteil an Rohboden, während magerrasenartige Bereiche mit geschlossener Krautschicht gemieden werden. Für die Untersuchungen zur Populationsstruktur und Mobilität wurde deshalb ein ca. 2 km<sup>2</sup> großes Gebiet in der östlichen Inselhälfte zwischen der Ortschaft Skarpa Alby und dem Hof Ekelunda ausgewählt. Hier besiedelte *B. tuberculata* vier Probeflächen (Ekelunda 1-4). Die Krautschicht aller vier Flächen läßt sich dem *Festucetum alvarense cetrariosum*

und dem *Sedetum tortellosum* zuordnen (ALBERTSON 1950). Die Probeflächen sind durch dichte Gebüsch (überwiegend *Juniperus communis*) gegeneinander abgegrenzt.

Ekelunda 1 ist 1,4 ha groß. Im zentralen Bereich finden sich offener Fels und Felsgrus. Die Vegetation (hauptsächlich *Sedum album*) weist dort nur Deckungsgrade bis 10% auf. Zu den Randbereichen hin nimmt die Deckung zu. Trotzdem tritt an vielen Stellen noch der offene Boden bzw. das Gestein zutage.

Ekelunda 2 ist mit 5 ha die größte Fläche. Große Bereiche sind wie Ekelunda 1 durch offenen Fels gekennzeichnet, in Felsspalten gedeihen einzelne Sträucher (*Juniperus communis*, *Corylus avellana*, *Sorbus aria*).

Ekelunda 3 ist 2,2 ha groß. Der Deckungsgrad der Strauchschicht (*Juniperus communis*) liegt durchweg unter 10% und die Krautschicht ist wie bei den anderen Probeflächen durch ausgedehnte vegetationsfreie Bereiche gekennzeichnet.

Ekelunda 4 ist mit 1,3 ha die kleinste der 4 Probeflächen. Der Wacholder (*Juniperus communis*) erreicht hier die höchsten Deckungsgrade von ca. 30%.

## Methoden

Im Juni 1995 wurden für die vier Probeflächen (zusammen 10,1 ha) Arbeitskarten im Maßstab 1:1000 erstellt. Die Fang-Wiederfang Versuche wurden vom 19. Juli bis 26. September 1995 durchgeführt. Dazu wurden die Probeflächen in einer festen Abfolge im Abstand von wenigen Tagen abgegangen. Die Begehung erfolgte flächendeckend (vgl. REICH 1991a). Bei Erstbegegnungen wurden die Tiere gefangen und mit Lackmalstiften (Edding 780 paint marker extra-fine) individuell auf dem Pronotum markiert (vgl. REICH 1991a). Um Fehler durch Markierungsverluste zu minimieren, wurde die Zahl zusätzlich in Klarschrift auf den linken Vorderflügel geschrieben. Der Fundort wurde in der Arbeitskarte festgehalten und das Tier anschließend dort wieder freigelassen. In der Regel konnte bei den Kontrollen auf einen Wiederfang verzichtet werden, da die Markierung im Felde gut ablesbar war.

Insgesamt konnten für alle vier Flächen jeweils 16 Begehungen durchgeführt werden. Als individuelles Mobilitätsmaß wurde die Aktionsdistanz (dispersal range, vgl. SAMIETZ & BERGER 1997) berechnet. Sie gibt die Entfernung zwischen den zwei am weitesten voneinander entfernten Fundpunkten eines Tieres an.

## Ergebnisse

### Phänologie, Fangzahlen, Beobachtungszeiträume

Die ersten Larven von *B. tuberculata* konnten Anfang Juni beobachtet werden. Die ersten Imagines traten am 18. Juli in Ekelunda 3 auf. Fünf Tage später befanden sich auf allen Probeflächen adulte Tiere. Die letzte Larve wurde am 16. August beobachtet. Ab Ende August traten keine unmarkierten Weibchen mehr

auf, während einzelne unmarkierte Männchen auch danach noch beobachtet werden konnten. Insgesamt wurden 963 Individuen (588 Männchen, 375 Weibchen) individuell markiert. Die Summenkurve der markierten Imagines zeigt einen sigmoiden Verlauf. Die meisten Neufänge unmarkierter Tiere wurden Anfang August erreicht, danach sanken die Individuenzahlen schnell ab (Abb. 1).

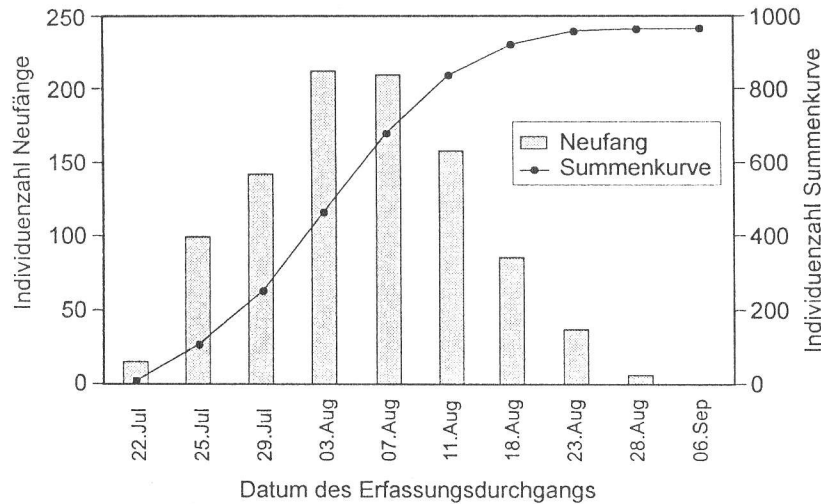


Abb. 1: Neufänge pro Erfassungsdurchgang und Summenkurve aller markierten *Bryodema tuberculata* auf den Probeflächen Ekelunda 1 - 4.

Es konnten insgesamt 1114 Beobachtungen von zuvor markierten Tieren gemacht werden, dabei wurden 55,3% der Männchen und 57,3% der Weibchen mindestens einmal wiedergefangen. Insgesamt lag die Zahl der individuellen Wiederfänge bei den Weibchen deutlich höher als bei den Männchen. So wurden 13% aller Weibchen, aber nur 4,6% aller Männchen mindestens viermal wiedergefangen. Diese Unterschiede sind höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,001$ ). Die maximale Häufigkeit lag bei 10 (Weibchen) bzw. 9 (Männchen) Wiederfängen. Während sich die maximalen Beobachtungszeiträume markierter Männchen (58 Tage) und Weibchen (62 Tage) kaum unterschieden, konnten die Weibchen insgesamt deutlich länger beobachtet werden als die Männchen. 50% der Weibchen wurden länger 18 Tage, 50% der Männchen dagegen nur länger als 10 Tage beobachtet (Abb. 2). Dieser Unterschied ist höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,001$ ).

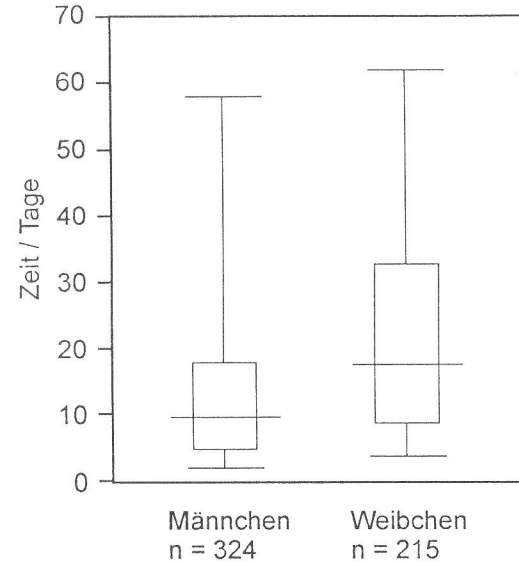


Abb. 2: Individuelle Beobachtungszeiträume aller wiedergefundenen Individuen von *Bryodema tuberculata* (Minimum, Maximum, Median, 1. und 3. Quartil).

### Populationsdynamik und maximale Populationsgrößen

Nach dem Auftreten der ersten Imagines (Mitte Juli) wurden die Lokalpopulationen rasch größer und erreichten ihre maximalen Populationsgrößen (Jolly-Index) Anfang bis Mitte August (Tab. 1).

Tab. 1: Anzahl markierter Tiere und geschätzte maximale Populationsgrößen (Jolly-Index) für die Probeflächen Ekelunda 1-4.

Fläche	Max. Populationsgröße (Jolly-Index)	Datum	Insgesamt markierte Individuen
Ekelunda 1	169	19.08.95	165
Ekelunda 2	410	02.08.95	305
Ekelunda 3	535	07.08.95	352
Ekelunda 4	202	08.08.95	141
Gesamt	1316		963

Der Verlauf der Tagesfangkurven entsprach weitgehend dem Verlauf der geschätzten Populationsentwicklung (Abb. 3). Die gute Übereinstimmung zwischen der geschätzten maximalen Populationsgröße und der Summe der markierten

Individuen bestätigt den hohen Erfassungsgrad des Markierungsexperimentes (Abb. 3, Tab. 1).

Bezogen auf die geschätzten, maximalen Populationsgrößen (Jolly-Index) lag die mittlere maximale Abundanz bei 13,3 Ind./1000 m<sup>2</sup>. Die höchsten Dichten wies Ekelunda 3 (24,8 Ind./1000 m<sup>2</sup>), gefolgt von Ekelunda 4, 1 und 2 (14,9 bzw. 12,8 und 8,3 Ind./1000 m<sup>2</sup>) auf. Punktuell können jedoch auch deutlich höhere Dichten auftreten. So wurden am 7. August in Ekelunda 3 auf einer Fläche von 400 m<sup>2</sup> insgesamt 34 markierte Individuen nachgewiesen, was einer Dichte von 85 Ind./1000 m<sup>2</sup> entspricht.

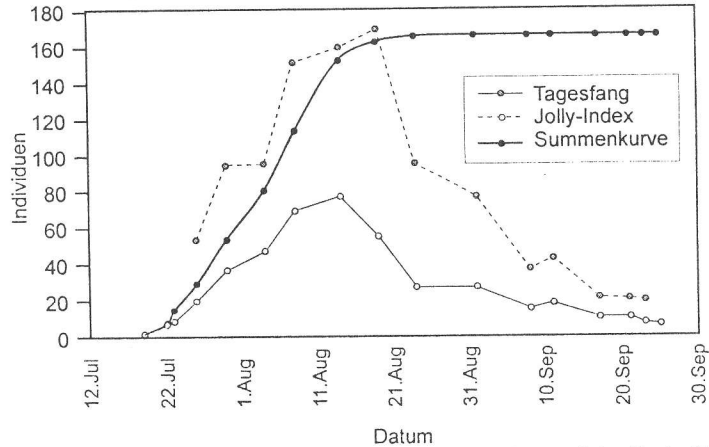


Abb. 3: Populationsentwicklung von *Bryodema tuberculata* auf der Probefläche Ekelunda 1. Dargestellt sind die Tagesfänge, die geschätzte Populationsgröße (Jolly-Index) und die Summenkurve der markierten Imagines.

### Geschlechterverhältnis

Zu Beginn der Erfassung dominierten die Männchen, die drei- bis viermal so häufig anzutreffen waren als die Weibchen. Anfang bis Mitte August war das Geschlechterverhältnis ausgeglichen, danach dominierten die Weibchen, die dann ab Mitte September etwa viermal so häufig waren als die Männchen.

### Mobilität

324 Männchen und 215 Weibchen wurden mindestens einmal wiedergefangen. Die Maximale Aktionsdistanz der Männchen lag bei 770 m, während die Weibchen nur maximal 128 m erreichten. Auch die Mediane lagen bei den Männchen (60 m) wesentlich höher als bei den Weibchen (28 m) (Abb. 4). Der Unterschied zwischen den Geschlechtern ist höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,001$ ).

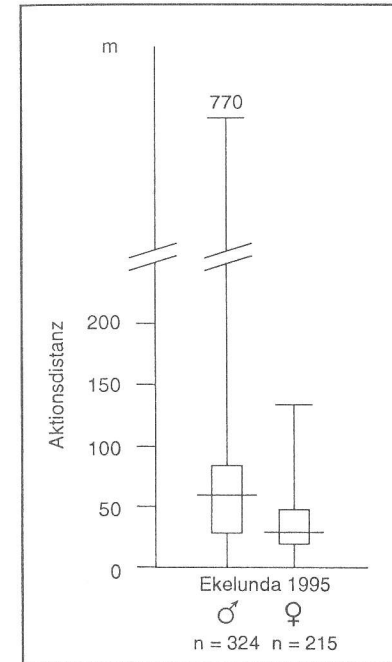


Abb. 4: Aktionsdistanzen aller wiedergefangenen Individuen von *Bryodema tuberculata* (Minimum, Maximum, Median, 1. und 3. Quartil).

Nur 22 Individuen wechselten während der 70-tägigen Untersuchung die Probefläche (Abb. 5). Es handelte sich dabei ausschließlich um Männchen und fast alle Wanderungen erfolgten zwischen den eng benachbarten Flächen. Nur zwei Männchen überwandern die ca. 540 m Wacholdergebüsch zwischen den Flächen Ekelunda 2 und 3. Wanderungen erfolgten jeweils in beide Richtungen, Hin- und Rückwanderungen desselben Individuums traten jedoch nicht auf.

### Weitere Heuschreckenarten

Neben *Bryodema tuberculata* traten auf den Probeflächen drei Laubheuschreckenarten (*Leptophyes punctatissima*, *Decticus verrucivorus* und *Platycleis albopunctata*) und sechs Feldheuschreckenarten (*Sphingonotus caeruleus*, *Omocestus haemorrhoidalis*, *Myrmeleotettix maculatus*, *Chorthippus biguttulus*, *Chorthippus brunneus* und *Chorthippus parallelus*) auf. Wobei nur *S. caeruleus* mit hoher Stetigkeit gemeinsam mit *B. tuberculata* anzutreffen war, während die übrigen Arten die etwas dichter bewachsenen Bereiche und die Randzonen der Gebüsche besiedelten.

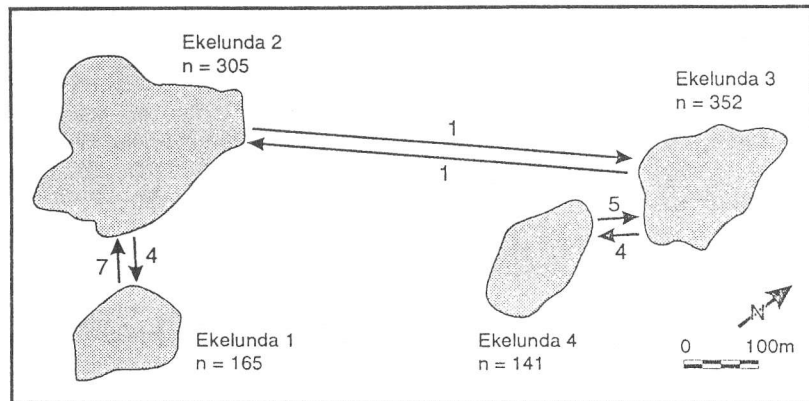


Abb. 5: Wanderungen markierter Männchen von *Bryodemta tuberculata* zwischen den Probeflächen Ekelunda 1 - 4.

## Diskussion

Ein Vergleich der Ergebnisse von Öland mit den Untersuchungen von REICH (1991a,b) aus dem bayerischen Alpenraum zeigt einige Unterschiede, aber auch viele Gemeinsamkeiten. So traten die ersten Imagines 1995 auf Öland nur ca. 1-2 Wochen früher auf als an der Oberen Isar in den Jahren 1987 und 1988. Auch auf Öland zog sich die Imaginalhäutung jedoch über einen Zeitraum von 4-5 Wochen hin. Die Wiederfangrate der Weibchen war mit 57% auf Öland wesentlich geringer als an der Oberen Isar (1987: 90%, 1988: 86%). Die Gründe dürften in den unterschiedlichen Habitaten liegen. Die vegetationsarmen Kiesbänke der Oberen Isar sind offen und gut einsehbar, wegspringende Tiere sind zwischen den hellgrauen Kieselsteinen noch vergleichsweise gut verfolgbar. Auf Öland wechseln sich vegetationsarme und bewachsene Bereiche oft kleinräumig ab, der Untergrund ist zudem häufig mit Flechten bedeckt. Flüchtende Tiere sind hier sehr viel schwieriger zu verfolgen. Dies schlägt sich auch im Erfassungsgrad nieder. Während an der Isar bei jedem Kontrollgang in der Regel über 80% der markierten Tiere gefunden wurden, lag dieser Erfassungsgrad auf Öland nur bei etwa 40%.

Die Populationsentwicklung und das Geschlechterverhältnis verhielten sich auf Öland ähnlich wie an der Oberen Isar. Auch die maximalen Abundanzen lagen in der gleichen Größenordnung (Öland: 8,3 - 24,8 Ind./1000 m<sup>2</sup>, Isar: 17,3 - 19,4 Ind./1000 m<sup>2</sup>). Die individuellen Beobachtungszeiträume waren dagegen auf Öland etwas kürzer als an der Oberen Isar, allerdings waren die signifikant kürzeren Beobachtungszeiträume der Männchen in beiden Gebieten zu beobachten.

Die Ergebnisse zur Mobilität sind nicht direkt vergleichbar, da REICH (1991a) in seinen Untersuchungen als Mobilitätsmaß statt der Aktionsdistanz den Aktionsraum benutzte. Die geschlechtsspezifischen Unterschiede der Aktionsräume liegen jedoch in der gleichen Größenordnung. Danach zeigten an der Isar, wie

auch auf Öland, die Männchen eine deutlich höhere individuelle Mobilität als die Weibchen. Charakteristisch ist für Öland und die Obere Isar, daß der größte Teil der Weibchen sehr ortstreu ist und nur ein kleiner Teil der Population größere Mobilitäten zeigt. Dies deckt sich mit den Befunden von vielen anderen mitteleuropäischen Oedipodinen (BUCHWEITZ 1993, MALKUS et al. 1996, WAGNER 1995, WEIDEMANN & REICH 1995, ZÖLLER 1995).

An den nordalpinen Alpenflüssen lebt *B. tuberculata* in einer hochdynamischen Landschaft (PLACHTER 1998, REICH 1991a,b; STELTER et al. 1997). Auf der einen Seite verringert die fortschreitende Sukzession ihren Lebensraum, auf der anderen Seite schaffen seltene Hochwasserereignisse immer wieder neue vegetationsfreie Schotterflächen. Sie stellen damit einerseits Katastrophenereignisse dar, die zum lokalen Aussterben führen können, sind andererseits aber zwingend notwendig, damit *B. tuberculata* langfristig überleben kann. Es handelt sich damit um das typische Bild einer Metapopulation in einem störungsgeprägten Lebensraum (REICH & GRIMM 1996). Die beobachtete Mobilität reicht in diesem Lebensraum offensichtlich aus, um neuentstandene Habitate rechtzeitig wiederzubesiedeln. Im Gegenteil dazu weist der Lebensraum "Stora Alvaret" zumindest vordergründig eine geringere Dynamik auf. Zwar gab es in den letzten 5000 Jahren durchaus erhebliche Veränderungen der Vegetation, doch beschränkten sich diese weitgehend auf Gebiete mit tiefgründigeren Böden. Wie die systematischen Untersuchungen von Pollenprofilen zeigten, waren diese Flächen vor den Eingriffen des Menschen deutlich walddreicher. In Bereichen mit hohem Rohbodenanteil bzw. anstehendem Fels kann jedoch davon ausgegangen werden, daß der Charakter der offenen, baumarmen Landschaft durch die Jahrtausende erhalten blieb (KÖNIGSSON 1968).

Erst neuerdings konnte nachgewiesen werden, daß auch die Vegetation auf geringmächtigen Rohböden gewissen Veränderungen unterworfen ist (ROSÉN 1987, 1988). Eine Schlüsselrolle spielt dabei der Wacholder (*Juniperus communis*). In feuchteren Jahren können sich Jungpflanzen etablieren und sich die Sträucher dadurch ausbreiten, sehr trockene Jahre führen dagegen zum Absterben selbst älterer Sträucher. Anzeichen für diese Dynamik lassen sich auch auf der Probefläche Ekelunda 1 beobachten. Zwar finden sich zwischen vitalen Sträuchern immer wieder dürre Exemplare, es gibt aber größere Bereiche auf der Probefläche, wo abgestorbene Wacholder gehäuft auftreten. Bezogen auf *B. tuberculata* ist es denkbar, daß die Expansion von Wacholderbüschen zum Rückgang einzelner Lokalpopulationen, bis hin zum lokalen Aussterben führen kann. Stirbt der Wacholder in extremen Trockenjahren großflächig ab, könnten diese Flächen in den Folgejahren wiederbesiedelt werden. Das langfristige Überleben wird in diesen Metapopulationen aber durch Gebiete gewährleistet, die aufgrund extremer Standortbedingungen dieser Gehölzdynamik nicht unterliegen (STERNER 1986). Die Ergebnisse aus Ekelunda legen nahe, daß die individuelle Mobilität hierfür ausreichend ist. Eine weitere Ursache für lokales Aussterben könnten extreme Niederschlagsereignisse im Frühjahr sein, die zu großflächigen und anhaltenden Überschwemmungen potentieller *B. tuberculata*

Habitats führen (ROSÉN 1982, STERNER 1986). Im Gegensatz zur klassischen Metapopulationsstruktur (Levins-Typ) an der Oberen Isar dürfte es sich deshalb auf Öland eher um ein "mainland-island" Szenario (REICH & GRIMM 1996) handeln, bei dem optimale Kernbereiche dauerhaft besiedelt sind, während in den suboptimalen Bereichen eine Fluktuation der Lokalpopulationen zu beobachten ist.

### Danksagung

Wir danken den Mitarbeitern der Ecological Research Station der Universität Uppsala in Skogsby/Öland, insbesondere Lennart AGREN, Kathy und Steve JOHNSON, Robert PAXTON, Eje ROSÉN, Jan TENGÖ und Lars WESTERBERG für ihre Unterstützung. Die Untersuchungen erfolgten mit finanzieller Unterstützung durch den Stifterverband für die Deutsche Wissenschaft e.V.

#### Verfasser:

Heiko Hartmann & Dr. Michael Reich  
Philipps-Universität Marburg  
Fachbereich Biologie, Fachgebiet Naturschutz  
D-35032 Marburg

### Literatur

- ALBERTSON, N. (1950): Das große südliche Alvar der Insel Öland. - Svensk Botanisk Tidskrift 44: 269-331.
- ANDER, K. (1947): Om Ölands insektvärld. - Öland 1: 291-298.
- BERGSTEN, K. E. (1955): Ölands klimat. In: STERNER, R. & CURRY-LINDAHL, K. (Hrsg.): Natur på Öland. (Almquist & Wiksell), Uppsala: 36-41.
- BUCHWEITZ, M. (1993): Zur Ökologie der Rotflügeligen Schnarrschrecke (*Psophus stridulus* L. 1758) unter besonderer Berücksichtigung der Mobilität, Populationsstruktur und Habitatwahl. - Articulata 8: 39-62.
- KÖNIGSSON, L.-K. (1968): The holocene history of the Great Alvar of Öland. - Acta phytogeographica suecica 55: 1-172.
- LINDHOLM, F. (1955): Sunshine and cloudiness in Sweden 1901-1930. - Geogr. Ann. 37: 1-50.
- MALKUS, J., REICH, M. & PLACHTER, H. (1996): Ausbreitungsdynamik und Habitatwahl von *Mecostethus grossus* (L., 1758) (Orthoptera, Acrididae). - Verh. Ges. Ökol. 26: 253-258.
- PLACHTER, H. (1998): Die Auen alpiner Wildflüsse als Modelle störungsgeprägter ökologischer Systeme. - Schr.-R. Landschaftspf. Naturschutz: im Druck.
- REICH, M. (1990): Verbreitung, Lebensweise und Gefährdungsursachen von *Bryodema tuberculata* (F.) (Gefleckte Schnarrschrecke) als Grundlagen eines Schutzkonzeptes. - Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltschutz 99: 49-54.
- REICH, M. (1991a): Struktur und Dynamik einer Population von *Bryodema tuberculata* (Fabricius, 1775) (Saltatoria, Acrididae). - 105 pp.; Dissertation Universität Ulm.
- REICH, M. (1991b): Grasshoppers (Orthoptera, Saltatoria) on alpine and dealpine riverbanks and their use as indicators for natural floodplain dynamics. - Regulated Rivers 6: 333-339.
- REICH, M. & GRIMM, V. (1996): Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme. - Z. Ökologie u. Naturschutz 5: 123-139.
- ROSÉN, E. (1982): Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of South-Öland, Sweden. - Acta phytogeographica suecica 72: 1-94.
- ROSÉN, E. (1987): Växtekologisk Naturvårdsforskning på Ölands Stora Alvaret. - Acta Univ. Ups. 53: 53-65.
- ROSÉN, E. (1988): Shrub expansion in alvar grasslands on Öland. - Acta phytogeographica suecica 76: 87-100.
- SAMIETZ, J. & BERGER, U. (1997): Evaluation of movement parameters in insects - bias and robustness with regard to resight numbers. - Oecologia 110: 40-49.
- STELTER, C., REICH, M., GRIMM, V. & WISSEL, C. (1997): Modelling persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryodema tuberculata*. - J. Anim. Ecol. 66: 508-518.
- STERNER, R. (1986): Ölands kärlväxtflora. (Forskningsradens Förlagstjänst), Stockholm; 400 S.
- WAGNER, G. (1995): Populationsökologische Untersuchungen an der Rotflügeligen Ödlandsschrecke, *Oedipoda germanica* (LATR.) (Saltatoria, Acrididae). - Verh. Ges. Ökol. 24: 227-230.
- WEIDEMANN, G. & REICH, M. (1995): Zur Wirkung von Straßen auf die Tierwelt der Kalkmagerasen unter besonderer Berücksichtigung der Rotflügeligen Schnarrschrecke (*Psophus stridulus*) und des Schachbretts (*Melanargia galathea*) (Saltatoria, Acrididae und Lepidoptera, Satyridae). - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 83: 407-424.
- ZÖLLER, S. (1995): Untersuchungen zur Ökologie von *Oedipoda germanica* (LATREILLE, 1804) unter besonderer Berücksichtigung der Populationsstruktur und Mobilität. - Articulata 10: 21-59.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Articulata - Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V. DGfO](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [13\\_1998](#)

Autor(en)/Author(s): Hartmann Heiko, Reich Michael

Artikel/Article: [Populationsstruktur und Mobilität von \*Bryodemella bicolorata\* \(FABRICIUS, 1775\) in der Stora Alvaret \(Öland, Schweden\)](#)  
[109-119](#)