Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

ARTICULATA 2006 21 (2): 183–194 BIOLOGIE

Semivoltine Entwicklung der Waldgrille, *Nemobius sylvestris* (Bosc), an ihrem mitteldeutschen Arealrand

Günter Köhler & Jörg Samietz

Abstract

The morphometry, phenology, and activity dynamics of altogether 48 nymphs and 115 adults of *Nemobius sylvestris* were studied with specimen originating from pitfall traps (1986-88) on a limestone slope of the Saale-river valley in Thuringia. A morphometrical determination diagram for the juvenile instars (I-VIII) was established according to GABBUTT (1959a). For the most part the crickets exhibit a semivoltine life cycle in which first instar nymphs occur somewhat earlier (end of July) than the adults are able to start mating and reproduction (from mid-August). From the hibernating eggs (in diapause) of the first year the medium nymphs (III/IV) of the second develop, which hibernate again (in quiescence). The overall activity extends from the end of April till mid-November, with a peak in August/September (VIII, adults). The median ovariole number is 26, and on average 11 (4-22) mature eggs were found per female mainly from mid-August till mid-October. The diet examined in the crops consisted of about one third each of leaves, chitin residues (woodlice, insects) and indeterminable fragments, to a minor part also of mycelium (hyphae) and soil particles.

Zusammenfassung

Es wurden 48 Nymphen und 115 Imagines von *Nemobius sylvestris* aus Bodenfallen (1986-88) an einem Muschelkalkhang des thüringischen Saaletales hinsichtlich ihrer Morphometrie, Phänologie und Aktivitätsdynamik untersucht. Für die Juvenilstadien (I-VIII) wurde in Anlehnung an GABBUTT (1959a) ein morphometrisches Bestimmungsschema erstellt. Das der Imaginalreife ab Mitte August vorhergehende Erscheinen der ersten Nymphen (I/II) ab Ende Juli belegt eine weitgehend semivoltine Entwicklung. Bei dieser überwintern im ersten Jahr die Eier in Diapause und im zweiten die daraus sich entwickelnden mittleren Nymphen (III/IV) in Quieszenz. Die Aktivität reicht mindestens von Ende April bis Mitte November und erreicht ihr Maximum im August/September (VIII, Imagines). Bei einer mittleren Ovariolenzahl von 26 reifen gleichzeitig 11 (4-22) Eier, wobei die Weibchen ablagebereite Eier von Mitte August bis Mitte Oktober enthielten. Die Nahrung (aus Kröpfen) bestand zu je einem Drittel aus Laubblattresten, Chitinteilen (Asseln, Insekten) und Nichtidentifizierbarem, mitunter waren auch Pilzhyphen und Erdklümpchen enthalten.

1 Einleitung

Die west- bis mitteleuropäisch verbreitete Waldgrille (*Nemobius sylvestris*) hat in Deutschland ihre nördliche, vom Westfälischen Tiefland im Westen bis ins süd-

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

liche Brandenburg im Osten (FARTMANN 1997) reichende, regional zersplitterte Arealgrenze, an der auch in einer südwärts gerichteten Einbuchtung die Vorkommen in Thüringen liegen (MAAS et al. 2002, auch Verbreitungskarten). Hier besiedelt sie als Falllaubbewohner vor allem sonnige Waldränder, lichte Wälder (besonders von Waldkiefern) und mehr oder weniger verbuschte Magerrasen an warmen, meist südexponierten Hanglagen (KÖHLER 2001). Diese in Deutschland mit Abstand häufigste Grillenart (MAAS et al. 2002) ist hinsichtlich ihrer Biologie und Ökologie in Mitteleuropa vergleichsweise (etwa zu *Gryllus campestris*) wenig bekannt (zusammenfassende Artbeiträge von DETZEL 1998 und KRACH 2003). So muss zwangsläufig auf die detailreichen Untersuchungsbefunde an englischen und französischen Populationen zurückgegriffen werden (bes. GABBUTT 1959a, b; CAMPAN 1965; BROWN 1978), wobei bislang nicht klar ist, inwieweit sie auch auf hiesige Verhältnisse zutreffen.

Von besonderem Interesse sind hierbei - auch vor dem Hintergrund einer regionalen Klimaerwärmung - der Voltinismus und das breit gestreute jahreszeitliche Auftreten. Nach zweieinhalbjährigen, materialreichen Erhebungen in SO-Devon (U.K.) wies GABBUTT (1959a, b) erstmals an mehreren Populationen gesichert nach, dass sich *N. sylvestris* nach einem semivoltinen, also über zwei Jahre hinziehenden Zyklus entwickelt. Nachfolgend konnte BROWN (1978) experimentell zeigen, dass *Nemobius*-Eier (meist) eine obligatorische Diapause durchmachen, während mittlere Nymphen in Quieszenz über den Winter kommen. Dabei scheint es Übergänge vom obligatorisch semivoltinen Zyklus im Norden (Südengland) zum teilweise fakultativ monovoltinen im Süden (Frankreich - CHOPARD 1951, CAMPAN 1965, BROWN 1978) zu geben, mit überdies lokalen kleinräumigen Unterschieden zwischen den Populationen. Aus Beobachtungen in Nordwest-Deutschland hält sich in der Literatur noch die Angabe von RÖBER (1949), dass sich *N. sylvestris* auch hier (teilweise) monovoltin entwickelt.

Um zur Klärung des Problems beizutragen und gleichzeitig zu weiteren Untersuchungen anzuregen, haben wir uns entschlossen, die diesbezüglichen Ergebnisse aus einer länger zurückliegenden Qualifizierungsarbeit (bisher in der Literatur zitiert als Posterkurzfassung - KUNZE et al. 1994) an Material einer mitteldeutschen Waldgrillen-Population von drei aufeinander folgenden Jahren (1986-88) neu aufzubereiten. Um genaue phänologische Aussagen zu treffen, bedurfte es zunächst anhand des thüringischen Materials einer Stadieneinteilung, welche morphometrisch und in Anlehnung an GABBUTT (1959a) getroffen wurde.

2 Material und Methode

2.1 Herkunftsgebiet und Fänge

Die Waldgrillen stammten von drei Probeflächen am Gleitz, etwa 3 km südlich von Rudolstadt/Thüringen, einer Muschelkalkkuppe (Abb. 1) über der Ortslage Oberpreilipp im oberen Abschnitt des mittleren Saaletales (50°42'56"N, 11°20'44"O). Die Untersuchungsflächen wiesen Inklinationen von 34°-37° und Expositionen von 260-277 (W) auf und befanden sich in 300-360 m ü.NN. Hier am Prallhang des 1,5 km westlich gelegenen damaligen Chemiefaserkombinats Schwarza untersuchte der Wissenschaftsbereich Ökologie der FSU Jena von

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

1986-1990 ökologische Aspekte der immissionsbeeinflussten Kalkmagerrasen (u.a. PERNER 1993, 1997).

Zur Zeit der Untersuchungen dominierten auf dem zum Saaletal ausgerichteten Hang der Kuppe in der Krautschicht *Sesleria varia* und *Anthericum ramosum*, in der mosaikartig ausgebildeten Strauchschicht *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Crataegus* spec. und *Pinus sylvestris*. Dieser in Verbuschung (und Bewaldung) befindliche Muschelkalkhang (Abb. 1) erwies sich auch als Lebensraum für ein verstreutes Waldgrillen-Vorkommen.

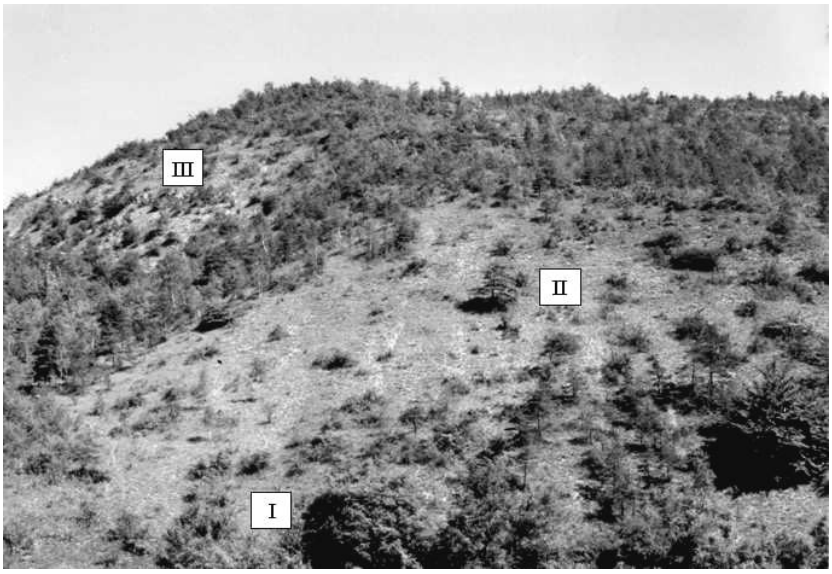

Abb. 1: Muschelkalk-Kuppe des Gleitz bei Rudolstadt/Thüringen im Sommer 1987. Probefläche I: stark verbuschter Hangfuß; Probefläche II: mäßig verbuschter Mittelhang; Probefläche III: Oberhang mit noch weitgehend offenen Trockenrasenpartien. Foto: J. Perner.

In den Jahren 1986, 1987 und 1988 wurden auf drei Probeflächen (Abb. 1 - I, II und III) Bodenfallenfänge durchgeführt (WB Ökologie, in lit.; PERNER 1993). Je Probefläche sind hangparallel 10 Bodenfallen (Ø 4 cm) im Abstand von 2-3 m eingegraben und mit 3%igem Formaldehyd gefüllt worden. Diese 30 Bodenfallen wurden in etwa zweiwöchigen Abständen von Mitte April (ab 15.4.86, 15.4.87, 20.4.88) bis Mitte November (bis 12.11.86, 12.11.87, 17.11.88) geleert. Die ausgelesenen und in 70%igem Ethylalkohol konservierten Waldgrillen bildeten das Material für den vorliegenden Beitrag. In den Jahren 1986-88 fielen so insgesamt 163 Individuen von *Nemobius sylvestris* an, davon etwa die Hälfte allein 1987. Dank des Fehlens von *Gryllus campestris* (PERNER 1997) konnten sämtliche Jungnymphen der Waldgrille zugeordnet werden; die phänologisch etwa zeitgleich auftretenden Jungtiere beider Arten sind in frühen Stadien (und besonders nach Alkoholkonservierung) mitunter selbst morphometrisch kaum zu unterscheiden (vgl. mit WALLASCHEK 1991), eine Erfahrung, die offenbar auch KRACH (2003) machen konnte.

2.2 Morphometrie und Sektion

Die Messungen wurden ausschließlich an kurzzeitig (1-14 Tage in den Fallen) formalinfixierten und langzeitig konservierten Exemplaren vorgenommen, wobei im Messjahr 1993 die Tiere bereits 5-7 Jahre in 70%igem Ethylalkohol gelegen hatten. Von jeder Waldgrille wurden die Kopfbreite (hinter den Augen) sowie die Länge von Pronotum, Flügelanlagen, Postfemur und Ovipositor in einer mit Ethylalkohol gefüllten Petrischale unter dem Stereomikroskop und einem unter

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

die Schale gelegten Streifen eines kopierten Objektmikrometers (0,5 mm Messeinheit) vermessen. Die Auswahl der zu messenden Körperteile orientierte sich an den bei Juvenilstadien von Gryllidae vermessenen Parametern (GABBUTT 1959a, WALLASCHEK 1991). Die Juvenilstadien (Nymphen) sind durchweg als I-VIII (bzw. N-I bis N-VIII) abgekürzt.

Bei insgesamt 37 adulten Weibchen wurde das Abdomen durch einen dorsalen Längsschnitt vom Pronotum bis zum vorletzten Segment aufgeschnitten und die Zahl der angelegten Eier (wenige auch vermessen) bestimmt. Zur Analyse der Nahrung wurde der Kropf von 17 Imagines mit einer feinen Pinzette herausgezogen, sein Inhalt auf einem Objektträger in einem Alkoholtropfen ausgebreitet und in alkohollöslichem Kunstharz (L2-Harz, Bunawerke Schkopau) unter einem Deckglas zur späteren Untersuchung eingebettet. Mit Hilfe eines Lg-Mikroskops (Fa. Carl Zeiss, Jena) konnten Chitinteile, Laubblattstücke, Pilzhyphen und Erdklümpchen unterschieden und anteilig geschätzt werden. Eine genauere Bestimmung der pflanzlichen und tierischen Bestandteile war aufgrund der Kleinteiligkeit der zerbissenen Nahrungspartikel meist nicht möglich.

3 Ergebnisse

3.1 Morphometrie und Stadieneinteilung

Das von den drei Jahren (1986-88) vorliegende Tiermaterial setzte sich aus 48 juvenilen und 115 adulten Tieren zusammen. Die ungleich vertretenen und deutlich seltener gefangenen Juvenilstadien ermöglichten es jedoch nicht, anhand polymodaler Größenverteilungen eine klare Stadieneinteilung zu treffen. Deshalb gingen wir in Anlehnung an GABBUTT (1959a) von acht Juvenilstadien aus und teilten die Max-Min-Spannen der an den Gleitz-Nymphen gemessenen Kopfbreiten, Postfemur- und Vorderflügellängen durch acht. Die sich daraus ergebenden beiden Schemata erlauben es bei vermessenen (mitunter stadienüberlappenden) Körperteilmaßen, die meisten Individuen einem Juvenilstadium zuzuordnen (Abb. 2).

3.2 Phänologie und semivoltiner Entwicklungszyklus

Fasst man die Fangergebnisse aller drei Jahre (1986-88) zusammen, so ergibt sich das folgende jahreszeitliche Auftreten (Abb. 3). In den ersten Leerungen (15.4. und 20.4.) finden sich noch keine Waldgrillen. Erst ab Ende April (29.4.) kommen die mittleren Nymphen (III, IV, evtl. V) aus dem Winterlager unter der Laubstreu. Sie entwickeln sich von Ende Mai bis Mitte Juli zu den Juvenilstadien (V)VI-VIII. Die Imaginalhäutung beginnt nach Mitte Juli (Weibchen ab Leerung 26.7.) und Anfang August (Männchen ab Leerung 19.8.) und zieht sich - nach dem langen Auftreten von N-VIII (bis 12.11.!) zu urteilen - bis November hin. Folglich finden sich adulte Waldgrillen noch bei den letzten Leerungen der Bodenfallen jeweils Mitte November (bis 17.11.), was sowohl auf langlebige als auch spät gehäutete Imagines deuten kann. Infolgedessen wird sich vermutlich auch die Eiablage (vgl. Ovarienentwicklung) über mindestens zwei Monate (Mitte August bis Ende Oktober) hinziehen. Die ersten Jungtiere (I) finden sich im Juli (22.7.) in den Fallen. Diese entwickeln sich bis Oktober/November zu N-III bis N-IV (evtl. N-V), welche Ende November in die Winterruhe gehen.

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

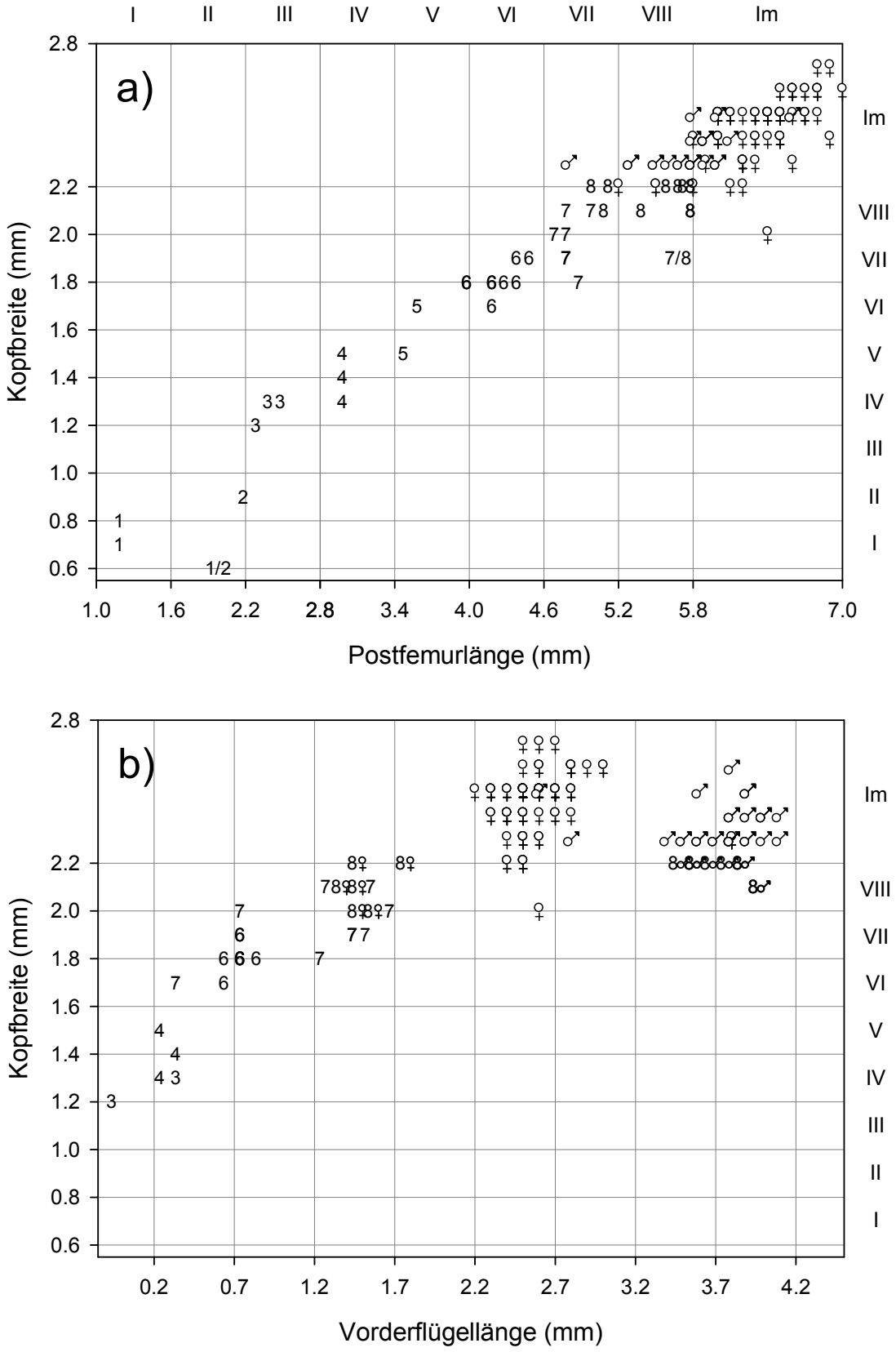

Abb. 2: Einteilungsschemata der Juvenilstadien (I-VIII; Ziffern in der Diagrammfläche) und Imagines (Im; ♂, ♀ in der Diagrammfläche) von *Nemobius sylvestris* nach morphometrischen Daten vom Gleitz/Thüringen, 1986-88.
a) Kopfbreite - Pronotumlänge, b) Kopfbreite - Vorderflügellänge.

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

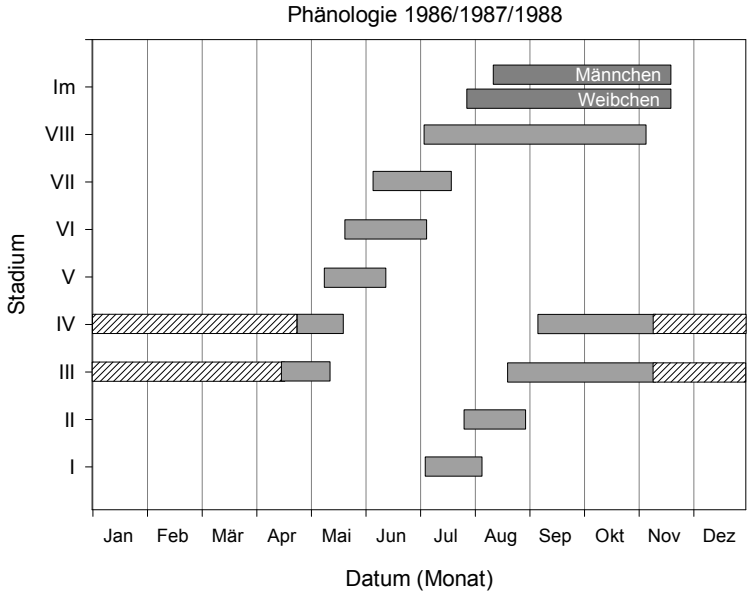

Abb. 3:
Auftreten der Nymphen (n=48) und Imagines (n=115) von *Nemobius sylvestris* am Gleitz/Thüringen im Jahresgang, zusammengefasst aus Bodenfallenfängen 1986-88. Schraffierte Balken: überwinternde Nymphen-Stadien, graue Balken: in Bodenfallen.

Phänologisch kennzeichnend sind dabei die engen Zeiträume der frühen Stadien (I, II), was als Folge einer die Embryonalentwicklung kanalisierenden Eidiapause (BROWN 1978) gedeutet werden kann. Trotzdem sind dann die N-III und N-IV über 2-2,5 Monate lang präsent, bevor sie in Quieszenz (BROWN 1978) überwintern. Daraus resultieren dann im zweiten Jahr die sehr breiten, sich bei N-VIII über vier Monate (Anfang Juli bis Mitte November) und bei Imagines über 3,5 Monate erstreckenden Zeiträume (Abb. 3). Dies wiederum hat zur Folge, dass im Hochsommer sowohl frühe als auch späte Juvenilstadien (und Imagines) gleichzeitig auftreten. Aus Baden-Württemberg (DETZEL 1998) und Bayern (KRACH 2003) sind auch einzelne Winterbeobachtungen von Imagines gemeldet worden.

3.3 Aktivitätsdynamik

Waldgrillen sind bekanntermaßen epigäisch aktive Heuschrecken, was hier aus ihrem vollständigen Fehlen in parallelen Kescherfängen auf denselben Flächen (Vergleichstabellen in PERNER 1993, 1997) bestätigt wird. In den Bodenfallen kamen Waldgrillen durchgehend über 7-8 Monate von April bis Mitte November vor. Die jährliche Aktivitätsdynamik, wenn auch teils auf recht niedrigen Zahlen beruhend, zeigt in allen Jahren zumindest im August/September ein deutliches Maximum (besonders 1987), das sich aus den offenbar recht aktiven N-VIII und Imagines (bes. Weibchen) rekrutiert. Ein zweites im Juni (VI, VII) ist sehr viel schwächer ausgeprägt (Abb. 4).

Die Aktivitätsdichte von *N. sylvestris* war in den drei Probeflächen verschieden (Abb. 5). Während über alle drei Jahre in den Flächen I (vgl. Abb. 1 - stark verbuschter Unterhang, n=39) und III (Trockenrasen am Oberhang, n=43) etwa die gleiche Zahl an Individuen in die Fallen ging, waren es auf Fläche II (mäßig verbuschter Mittelhang, n=80) doppelt so viele. Die drei Jahre unterschieden sich über alle drei Flächen in den Fangzahlen ebenfalls erheblich, mit niedrigen Werten 1986 (n=29) und 1988 (n=26), während 1987 (n=107) das 2-4fache an Individuen in die Fallen ging (Abb. 5).

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

Von den insgesamt 115 Imagines traten in den Bodenfallen durchweg viel mehr adulte Weibchen als Männchen auf. Im Jahre 1986 (n=18) lag das Verhältnis bei 5:1, 1987 (n=80) und 1988 (n=18) bei 2:1.

Die aufgrund des semivoltinen Zyklus getrennten Generationen unterschieden sich bei den adulten Individuen weder in der Kopfbreite (Mann-Whitney-Test, U=2308, P=0.24) noch in der Postfemurlänge (Mann-Whitney-Test, U=1943, P=0.54).

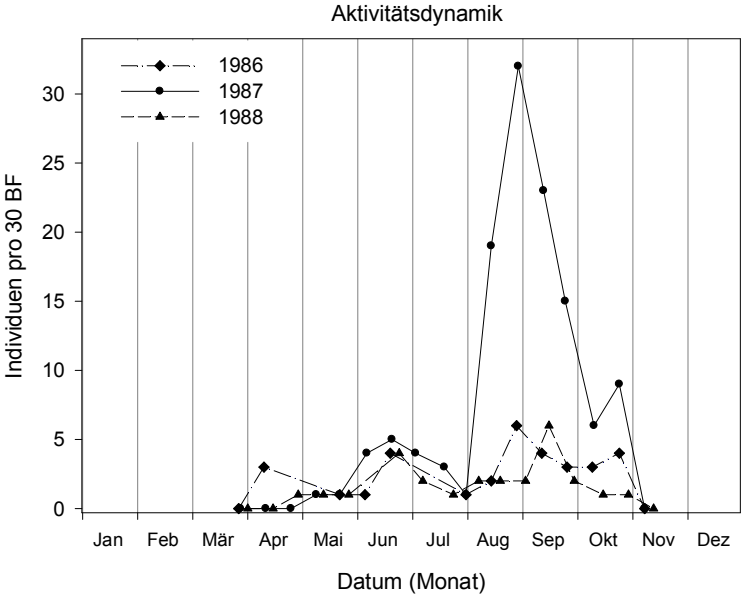

Abb. 4:
Aktivitätsdynamik von *Nemobius sylvestris* am Gleitz/Thüringen, 1986-88. Fangzahlen der Flächen I, II und III zusammengefasst.

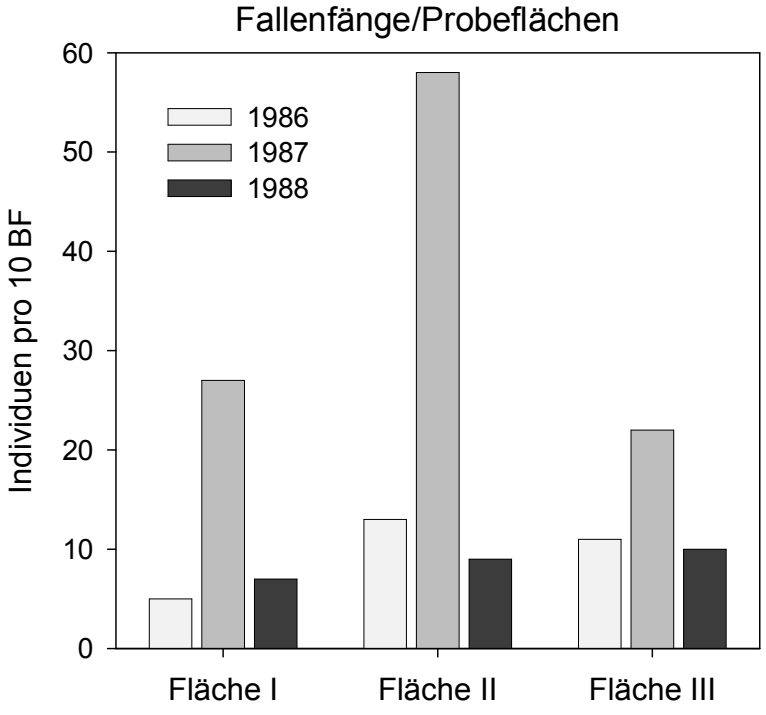

Abb. 5:
Aktivitätsdichten von *Nemobius sylvestris* auf den drei Probeflächen am Gleitz/Thüringen in den Jahren 1986-88.

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

3.4 Ovarienentwicklung

Die Ovariolenzahl bei *N. sylvestris* beträgt im Median 26 (21-30, n=13) (SAMIETZ & KÖHLER, in lit.). In den Weibchen vom Gleitz fanden sich im Median 11 (4-22, n=35) gleichzeitig reife Eier mit einer Länge von knapp 2,0 mm. Daneben traten oft noch mindestens doppelt so viele kleine Eier von 0,5 mm auf. Reife Eier traten in den Weibchen über zwei Monate von Mitte August bis Mitte Oktober auf. Im Juli (26.7.) gefangene Weibchen hatten noch keine sichtbaren Eier ausgebildet. Bei Ende Oktober (28.10.) gefangenen Weibchen waren die Eier auffällig klein und reiften offenbar nicht weiter.

3.5 Nahrung

Die Waldgrille ist eine omnivore Heuschreckenart. Das grobe Nahrungsspektrum der Imagines (n=17) bestand in etwa zu je einem Drittel aus Laubblattresten, Chitinteilen (u.a. 2x Asselbein, Antennenstücke und Flügelrest von Insekten) und nicht weiter identifizierbaren Anteilen, während selten (mit 2%) Pilzhyphen auftraten. Als weitere Mikropartikel befanden sich Sand- und Erdklümpchen in den Kröpfen, die möglicherweise auch zufällig mit aufgenommen wurden. Die Nahrungspartikel maßen 1 µm bis 1 mm (selten bis 2,5 mm), wobei Größen um 0,5 mm häufig waren. Auffallend war, dass adulte Weibchen (anders als Männchen) im September meist prall gefüllte Kröpfe aufwiesen, was auf eine verstärkte Nahrungsaufnahme während der (Ei-)Reifezeit hinweist.

4 Diskussion

Stadientrennung

Die Juvenilstadien von *N. sylvestris* sind in den 1950er Jahren aus Südengland beschrieben worden. Während RICHARDS (1952) zunächst die N-VI bis N-VIII morphologisch und nach Geschlechtern getrennt beschrieb, gelang es GABBUTT (1959a, b), sämtliche Entwicklungsstadien morphometrisch (I-VIII) und morphologisch (V-VIII, Imagines) zu trennen. In einer Voruntersuchung stellte er fest, dass die vier gemessenen Parameter (Kopfbreite, innerer Augenabstand, Pronotumlänge und -breite) polymodal gleich verliefen, so dass er in der Folge an einem umfangreicheren Material nur noch die Kopfbreite bestimmte. Trotz Überlappungen ließen sich anhand der Kopfbreite (in Verbindung mit der Zahl der Antennensegmente) die meisten *Nemobius*-Nymphen einem Stadium zuordnen. Diese Einteilung von GABBUTT (1959a) sollte aufgrund möglicher geographischer Größenunterschiede nicht direkt übernommen werden, sondern neu für das thüringische Material getroffen werden. Da aufgrund viel zu weniger Nymphen von vornherein keine polymodalen Verteilungen zu erwarten waren, wurde eine rechnerische Lösung gewählt. Diese erschien insofern brauchbar, als die von GABBUTT (1959a) polymodal bestimmten Größenunterschiede (Kopfbreiten) zwischen den Stadien in etwa gleich sind, und geschlechtsspezifische Differenzen frühestens ab dem siebten bzw. achten Nymphenstadium sichtbar werden. Es zeigte sich, dass die stadienspezifischen Kopfbreiten von englischen (GABBUTT 1959a) und thüringischen Nymphen (vgl. Abb. 2) recht ähnlich sind. Ein genauer Vergleich ist insofern nicht möglich, als GABBUTT (1959a) die Kopfbreite außen mit den leicht vorstehenden Augen maß, wir sie aber hinter den Augen gemessen haben.

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

Neue REM-Untersuchungen an den Cerci von (französischen) *sylvestris*-Nymphen (II-VIII) ergaben auch eine Zunahme der Zahl und Länge der Cercihaare sowie deren veränderte Verteilung von Stadium zu Stadium (DANGLES et al. 2006).

Entwicklungszyklus

Nach den experimentellen Befunden von BROWN (1978) entwickeln sich abgelegte *Nemobius*-Eier aus südenglischen Populationen in Wärme nicht weiter, solange sie keiner (die Embryonaldiapause brechenden) Kühlephase, also dem Winter, ausgesetzt waren. Träfe dies auch auf mitteldeutsche Populationen zu, würden die im Sommer/Herbst abgelegten Eier überwintern, um sich im Frühjahr embryonal weiterzuentwickeln und aus ihnen dann im Sommer die N-I der neuen Generation schlüpfen zu lassen (Abb. 6). Bei südfranzösischen Populationen fand BROWN (1978) aber auch einen geringen Anteil an Eiern (ca. 11%), die sich ohne Diapause weiterentwickelten. Für das Pariser Becken gibt CHOPARD (1951) pauschal sogar an, dass hier die Imagines überwintern und die Ei-Nymphen (I) noch im September des Ablagejahres schlüpfen.

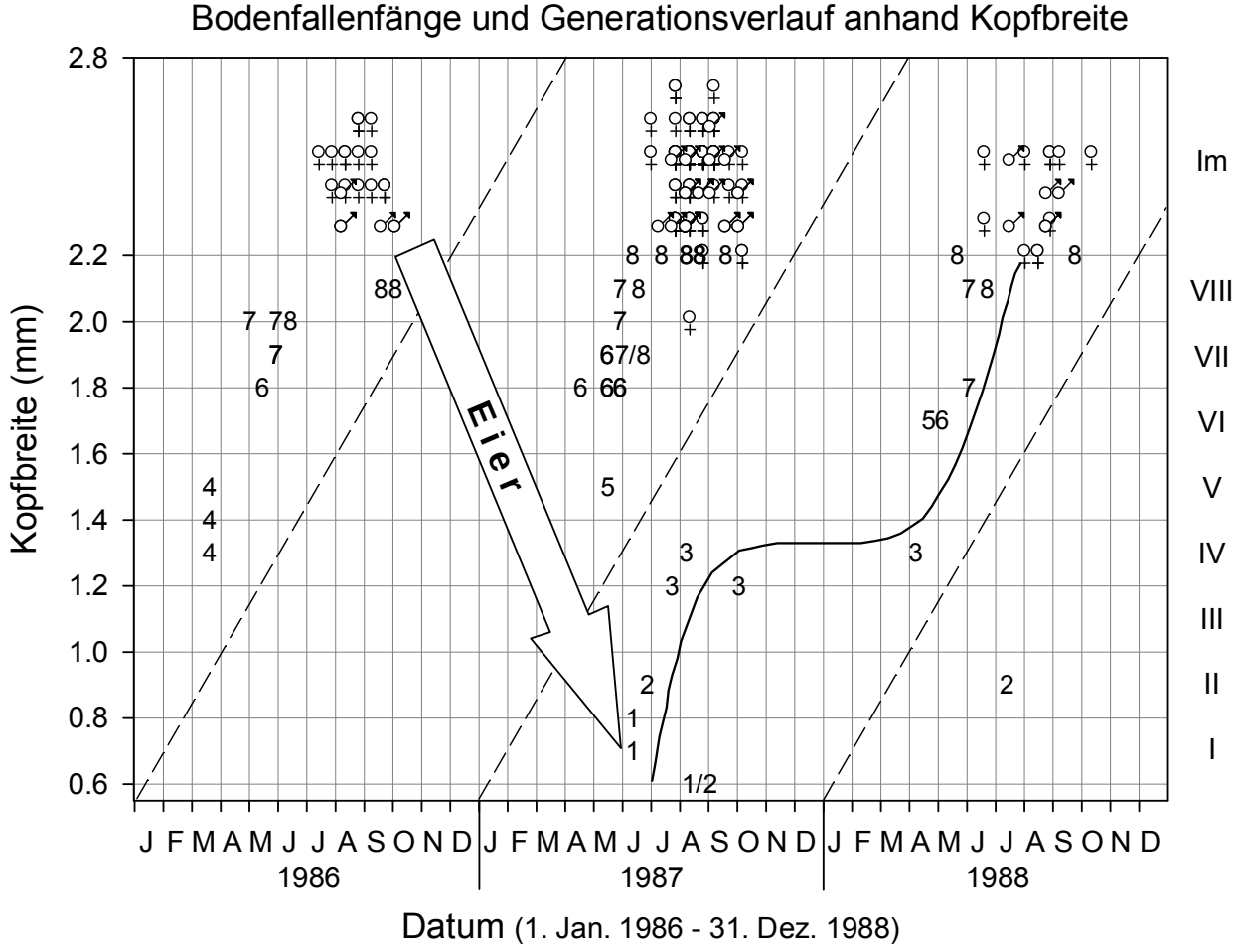

Abb. 6: Generationsverlauf bei *Nemobius sylvestris* mit Juvenilstadien (I-VIII; Ziffern), Imagines (Im; ♂, ♀) und rekonstruierter Ei-Phänologie (Pfeil) in den Jahren 1986-88 am Gleitz/Thüringen sowie mittlere Wachstumskurve der Nymphen (I-VIII) für 1987-88, mit einer quieszenzbedingten Stagnation von Spätherbst bis Frühjahr. Semivoltine Generation durch schräge Strichlinien getrennt.

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

Auch RÖBER (1949) schloss bei westfälischen Waldgrillen aus Nymphenfängen auf eine solche ununterbrochene Entwicklung. Es wäre also durchaus möglich, dass sich ein gewisser Prozentsatz an Eiern nondiapausär entwickelt und schlüpfende Junggrillen dann etwa zeitgleich mit solchen aus Diapause-Eiern erscheinen, von denen sie nicht zu unterscheiden sind.

An der zusammengefassten Phänologiefolge aus Bodenfallenfängen (vgl. Abb. 3) lässt sich bereits erkennen, dass es sich hier um einen semivoltinen Entwicklungszyklus handelt. Eine Betrachtung der genauen Erscheinungstermine am Gleitz/Thüringen (in Bodenfallen mit ca. 1-14 Tagen Verzögerung) im individuenreichen Jahr 1987 zeigt, dass die N-I am 22.7. auftraten, dem die N-II frühestens am 7.8. folgten. Die ersten adulten Weibchen traten am 7.8. auf, so dass frühestens erst im August (wo die ersten adulten Männchen folgten) befruchtete Eier gelegt werden konnten. Rechnet man weitere 3-4 Wochen für eine Nondiapause-Entwicklung (BROWN 1978), kommt man frühestens auf einen Schlupf im September. Folglich kann es sich bei den oben genannten N-I nur um solche aus einem semivoltinen Zyklus handeln (Abb. 6). Nur einmal, am 1.10.87, trat noch eine N-I/II in einer Falle auf, die einen Ei-Schlupf im selben Jahr nahe legt und zumindest die Möglichkeit für einen monovoltinen Zyklus (für einzelne Waldgrillen) eröffnet.

Aktivität

Die Folgen für eine Bewertung der jahrweisen Aktivitätsdynamik sind verwirrend, was bereits GABBUTT (1959b) genau erkannte. Ausgehend von einem semivoltinen Zyklus entwickeln sich am Gleitz aus den Eiern der 1986er Elterngeneration die mittleren Nymphenstadien 1987 und die Imagines der nächsten Generation 1988, während die Imagines 1987 aus bereits 1985 abgelegten Eiern stammen (Abb. 6). Den jahrweisen (Unterschieden in den) Fangzahlen liegt also eine Durchmischung von Entwicklungsstadien zweier phänologisch getrennter und offensichtlich unterschiedlich großer Populationen auf derselben Fläche zugrunde. Dies erklärt teilweise die ähnlich niedrigen Fangzahlen (auf allen Probeflächen) 1986 und 1988, da es sich hier um reproduktiv aufeinander folgende Generationen handelt (vgl. Abb. 5). Diese seltene Entwicklungsform, bei der in einem Jahr und an derselben Stelle zwei Generationen (von reproduktiv isolierten Populationen) gleichzeitig vorkommen, ist phänologisch und experimentell nur in wenigen Fällen sicher aufgeklärt, so bei der Waldschabe *Ectobius pallidus* (BROWN 1980) und bei der Dornzikade *Centrotus cornutus* (MÜLLER 1984), hier mit einer ökologischen Bewertung mehrjähriger Ontogenesen. Gäbe es nun dazu auch noch einige Direktentwickler, so würde die Verwirrung noch größer. Aufgrund des jährlichen Auftretens von Waldgrillen im selben Gebiet spricht Vieles dafür, dass es (hin und wieder) auch monovoltine, die phänologisch getrennten Populationen reproduktiv wieder verbindende Waldgrillen gibt. Die Aktivitäts dynamik selbst (vgl. Abb. 4) erweist sich geradezu als gegenläufig zur eigentlichen Populationsdynamik. Diese nämlich erfasste GABBUTT (1959b) bei südenglischen Populationen mit einer in die Krautschicht gedrückten quadratischen Metallvorrichtung von 0,1 m^2 Grundfläche, und stellte erhebliche Individuenverluste von der N-I über die N-VIII bis zur Imago fest. Mit Bodenfallen hingegen wird die ohnehin geringe, nur wenige Meter betragende Bewegungsaktivität der

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

Waldgrillen (BEUGNON 1980) registriert, welche mit den Stadien - und witterungsbedingt modifiziert - etwas zunimmt, dann aber in der N-VIII und Imago einen Aktivitätsschub erfährt. Bemerkenswert ist hierbei die offenbar viel größere Aktivität der adulten Weibchen (vielleicht aufgrund verstärkter Nahrungssuche), was sich auch im verschobenen Geschlechterverhältnis ausdrückt, welches aber nach GABBUTT (1959b) in den Populationen ungefähr gleich ist.

Danksagung

Die Individuenserien von 1986-88 am Gleitz stammen aus Bodenfallenmaterial des Wissenschaftsbereichs Ökologie (FSU Jena) und vor allem aus den Untersuchungen von Jörg Perner im Rahmen seiner Dissertation. PD Dr. habil. J. Perner (Jena) war auch so freundlich, sehr kurzfristig mehrere Habitatfotos aus jener Zeit (zur Auswahl) einzuscannen und die Probeflächen kenntlich zu machen. Frau Yvonne Kunze (vormals Jena) übernahm in ihrer damaligen Hausarbeit (1994, Lehramt) die Vermessung des Tiermaterials und eine erste Zusammenstellung der Ergebnisse. In Frau Prof. Dr. Valerie K. Brown (zuletzt University of Reading, U.K.) fanden wird eine stets anregende Gesprächspartnerin. Prof. Dr. Andrew Davis (MPI, Jena) beschaffte kurzfristig einen älteren Zeitschriftenbeitrag und machte uns auf einen brandneuen aufmerksam. Allen Genannten gilt unser herzlicher Dank.

Verfasser:
Dr. Günter Köhler
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Ökologie
Dornburger Str. 159
D-07743 Jena
E-Mail: Guenter.Koehler@uni-jena.de

Dr. Jörg Samietz
Forschungsanstalt Agroscope Changins-Wädenswil
Postfach 185
CH-8820 Wädenswil
Schweiz
E-Mail: joerg.samietz@acw.admin.ch

5 Literatur

BEUGNON, G. (1980): Daily migrations of the wood cricket *Nemobius sylvestris* (BOSC). - Environm. Ent. 9: 801-805.

BROWN, V.K. (1978): Variations in voltinism and diapause intensity in *Nemobius sylvestris* (Bosc.[sic]) (Orthoptera: Gryllidae). - J. nat. Hist. 12: 461-472.

BROWN, V.K. (1980): Developmental strategies in *Ectobius pallidus* (Dictyoptera: Blattidae). - Int. J. Invertebrate Reproduction 2: 85-93.

Deutschen Gesellschaft für Orthopterologie e.V.; download http://www.dgfo-articulata.de/

CAMPAN, R. (1965): Étude du cycle biologique du grillon *Nemobius sylvestris* dans la region Toulousaine. - Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 100: 372-378.

CHOPARD, L. (1951): Faune de France 56. Orthoptéroïdes. - Paul Lechevalier, Paris:189-190.

DANGLES, O., PIERRE, D., MAGAL, C., VANNIER, F. & CASAS, J. (2006): Ontogeny of air-motion sensing in cricket. - J. Exp. Biol. 209: 4363-4370.

DETZEL, P. (1998): *Nemobius sylvestris* (Bosc, 1792). Waldgrille. - In DETZEL, P. (Hrsg.): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. - Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart: 303-307.

FARTMANN, T. (1997): Zur Verbreitung von *Tettigonia caudata* (Charpentier, 1825) und *Nemobius sylvestris* (Bosc, 1792) in Berlin und Brandenburg. - Articulata 12 (1): 59-74.

GABBUTT, P.D. (1959a): The instars of the wood cricket, *Nemobius sylvestris* (Orth., Gryllidae). - Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 34: 37-43.

GABBUTT, P.D. (1959b): The bionomics of the wood cricket, *Nemobius sylvestris* (Orthoptera: Gryllidae). - J. anim. Ecol. 28: 15-42.

KÖHLER, G. (2001): Fauna der Heuschrecken (Ensifera et Caelifera) des Freistaates Thüringen. - Naturschutzreport, Jena 17, 377 S.

KRACH, J.E. (2003): Waldgrille. *Nemobius sylvestris* (Bosc, 1792). - In SCHLUMPRECHT, H. & WAEBER, G. (Bearb.): Heuschrecken in Bayern. - Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 154-156.

KUNZE, Y., KÖHLER, G. & SAMIETZ, J. (1994): Zur Morphometrie, Phänologie und Biologie einer Waldgrille-Population in Thüringen. - Tagungsführer 3. Jahresvers. DGfO 04.-06.März 1994, Jena (Poster-Kurzfassung): 34-35.

MAAS, S., DETZEL, P. & STAUDT, A. (2002): Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands. Verbreitungsatlas, Gefährdungseinstufung und Schutzkonzepte. - Bundesamt für Naturschutz, Bonn - Bad Godesberg, 401 S.

MÜLLER, H.J. (1984): Über den Voltinismus der Dornzikade *Centrotus cornutus* (L.) (Homoptera Auchenorrhyncha: Membracidae) und die Einnischung mehrjähriger Insekten. - Zool. Jb. Syst. 111: 321-337.

PERNER, J. (1993): Zur räumlichen und zeitlichen Variabilität ausgewählter Arthropodengemeinschaften in Trockenrasen des mittleren Saaletals. - Inaugural-Diss., Institut f. Ökologie, FSU Jena, 148 S., Anhang.

PERNER, J. (1997): Zur Arthropodenfauna der Kalktrockenrasen im Mittleren Saaletal (Ostthüringen). Teil 1: Coleoptera, Diptera, Auchenorrhyncha, Saltatoria, Araneae (Insecta et Arachnida). - Faun. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 21(3): 53-90.

RICHARDS, T.J. (1952): *Nemobius sylvestris* in S.E. Devon. - Entomologist 85: 83-87, 108-111, 136-141, 161-166.

RÖBER, H. (1949): Beobachtungen über die Biologie und Ökologie der Waldgrille *Nemobius sylvestris* Fbr. - Natur und Heimat, Münster 9: 16-22.

WALLASCHEK, M. (1991): Zur Larvalentwicklung von *Gryllus campestris* L. 1758 (Orthoptera: Saltatoria: Gryllidae). - Articulata 6 (2): 163-170.

ZOBODAT - 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: 2006

Band/Volume: 21_2006

Autor(en)/Author(s): Köhler Günter, Samietz Jörg

Artikel/Article: Semivoltine Entwicklung der Waldgrille, Nemobius sylvestris (Bosc), an ihrem mitteldeutschen Arealrand 183-194