

**Kryptische Reliktpopulationen des Gemeinen Grashüpfers,
Chorthippus parallelus (Zetterstedt), im Erzgebirge? –
Genetische und waldgeschichtliche Argumente¹**

Günter Köhler & Kerstin R. Wiesner

Abstract

Three populations of the meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), were collected from meadows at three different elevations (520, 705, 975 m a.s.l.) of the Central Ore Mountains (Erzgebirge/Saxony). From 95 individuals (right postfemora) the genetic variability was examined using six microsatellite markers. A higher level of observed heterozygosity than expected was found, obviously reflecting an isolation pattern, and the populations show no significant differences in allelic richness and allelic diversity. In contrast to, the genetic differentiation (F_{ST} -values) between the populations is partly significant, and the phylogram shows three distinctly different clusters (also visualized by GENELAND). This pattern of the philopatric species is explained by the existence of cryptic relict populations within Holocenic mountain refuges. Here they should have survived, considering the forest and settlement history, thousands of years around boggy meadows isolated by a dense deciduous/coniferous forest. At the earliest during the late colonization beginning in the 12th century with its clearings and settlements, the grasshopper was able to disperse southwards into the mountains, where it locally mixed with the dispersing relict populations.

Zusammenfassung

Im Mittleren Erzgebirge (Sachsen) wurden im August 2008 drei Populationen des Gemeinen Grashüpfers, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), von Wirtschaftswiesen in drei Höhenlagen (520, 705, 975 m ü.NN) besammelt. Bei insgesamt 95 Individuen (rechte Hinterschlenkel) sind als genetische Marker jeweils sechs Mikrosatelliten analysiert worden. Die in allen Fällen deutlich höhere erwartete gegenüber der festgestellten Heterozygotie ist ein Hinweis auf Isolation der Populationen, die sich aber nicht signifikant in Allelzahl und Alleldiversität unterscheiden. Demgegenüber ist die genetische Differenzierung zwischen den Populationen teils hoch signifikant verschieden, und sie gruppieren sich in ihrer genetischen Distanz in drei deutlich getrennte Cluster (Phylogramm, visualisiert in GENELAND). Dieses Muster wird durch die Existenz kryptischer Reliktpopulationen der philopatrischen Art in holozänen erzgebirgischen Refugien erklärt. In jenen muss *Ch. parallelus*, berücksichtigt man die Wald- und Siedlungsgeschichte, jahrtausendlang im Umfeld anmooriger Wiesenstellen und isoliert durch einen dichten Laub-/Nadelwald überlebt haben. Erst mit der späten Kolonisierung des

¹ Hugh D. Loxdale M.Sc., Ph.D., former President of the Royal Entomological Society, and as Marie Curie Senior Research Fellow our temporary colleague and teacher, dedicated to his 60th birthday.

Gebietes seit dem 12. Jh. und den begleitenden Rodungen und Siedlungen konnte die Art auch von Norden her ein Stück weit ins Gebirge vordringen und sich lokal mit den sich ebenfalls ausbreitenden Reliktpopulationen vermischen.

1 Einleitung

Der Gemeine Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), ist in Sachsen einschließlich des Erzgebirges, und dort bis in die Kammlagen, mit sehr unterschiedlicher lokaler Häufigkeit flächendeckend verbreitet (Abb. 1). Aufgrund seiner geringen Mobilität ist die vollständige Besiedlung des Erzgebirges nicht erklärbar, war es doch über viele Jahrtausende bewaldet, und erst mit der Kolonisierung im 12.-14. Jh. wurde jenes Mosaik an Wiesenflächen geschaffen, welches diese Art bis heute besiedelt (HEMPEL 2009). Folglich kann sich diese philopatrische Heuschreckenart aus ökologischen und waldgeschichtlichen Gründen in diesen wenigen Jahrhunderten nicht lückenlos im Erzgebirge verbreitet haben. Dieser offenkundige Widerspruch ist nur durch die Annahme aufzulösen, dass *Ch. parallelus* bereits während der Bewaldungsphase auf Offenlandinseln im oberen Erzgebirge vorgekommen sein muss (KÖHLER 2007). Dabei könnte die bewaldungsbedingte, jahrtausendelange Isolation seiner Populationen sowohl eine selektive Verschiebung von Merkmalen als auch Veränderungen in der genetischen Struktur bewirkt haben.

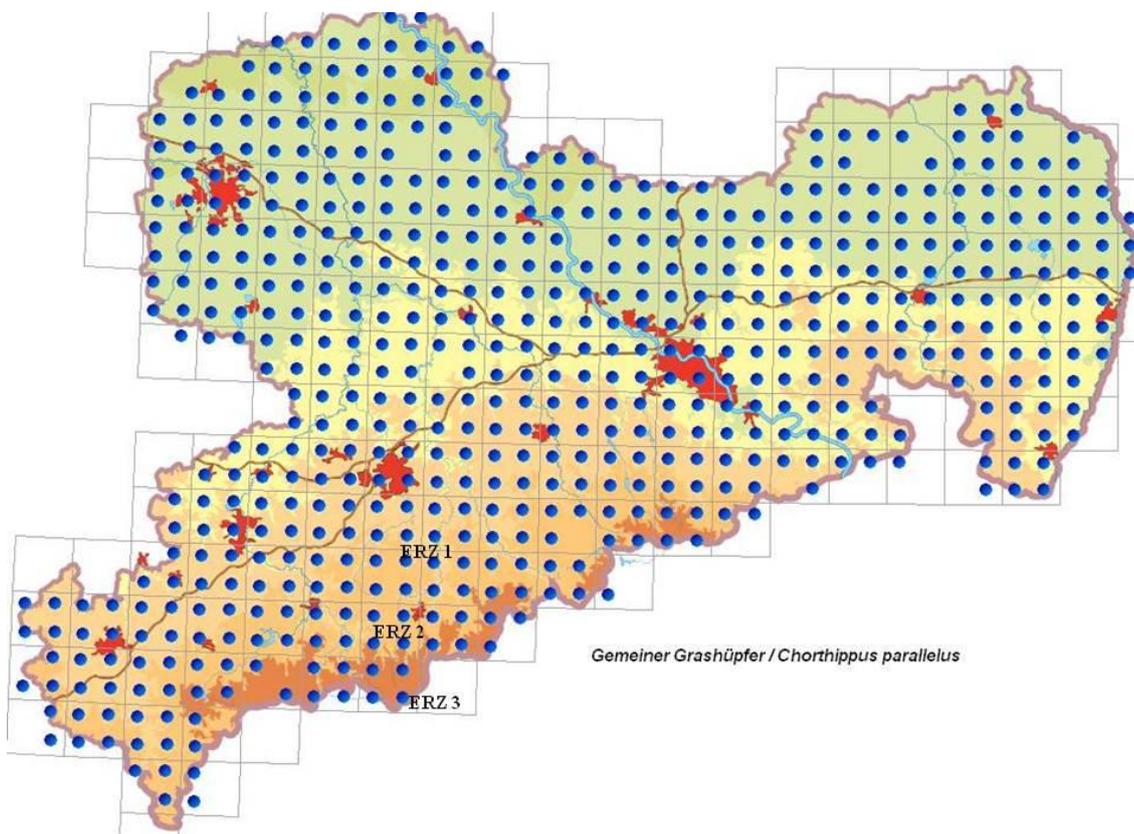


Abb. 1: Aktuelle Verbreitung (Stand: 2010) von *Ch. parallelus* in Sachsen mit Lage der Probestellen. Leere Messtischblattquadranten wurden noch nicht kartiert. Datenbank des Landesverbandes Sachsen der Entomofaunistischen Gesellschaft e.V. (www.efgsachsen.de, aktualisiert von D. Klaus).

Bisherige ökologische Studien an erzgebirgischen Populationen von *Ch. parallelus* entlang eines Höhentransekts (250-1040 m ü.NN) lassen zwar morphometrisch-phänologische Adaptationen an zunehmende Höhen erkennen, doch überlagern hierbei klimatisch-habitatbedingte untrennbar isolationsbedingt-genetische Muster. Demnach sind die Grashüpfer mit zunehmender Höhe etwas kleiner, ihr Braunmorphen-Anteil in den Populationen steigt ab 500-600 m ü.NN sprunghaft an und die Phänologie verspätet sich um ein bis zwei Wochen (KÖHLER 2008).

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse zur Genetik von *Ch. parallelus* liefern nunmehr separate Belege zu möglichen isolationsbedingten strukturellen Abweichungen in den wenigen ausgewählten Populationen. Diese Befunde, unterlegt mit landschaftsgeschichtlichen Aspekten, stützen die von KÖHLER (2007) vorgebrachten Hypothesen zur nacheiszeitlichen Besiedlung und Ausbreitung von Heuschrecken im Erzgebirge.

2 Untersuchungsgebiet und Probeflächen

2.1 Das Erzgebirge

Dieses sächsisch-böhmische Mittelgebirge, aufgrund seines Erzreichtums seit dem 15./16. Jh. als Erzgebirge bezeichnet, erstreckt sich als eine Ost-Nordost ausgerichtete Bruchstufe (in variszischer oder erzgebirgischer Streichrichtung) über eine Länge von 130 km bei 30-45 km Breite. Während es im Süden aus dem nordböhmischen Graben (Eger-Riftzone) - den Tälern der Eger (Ohře) im Westen und der Biela (Bílina) im Osten - abrupt auf höchstens 5 km Breite um 600-700 m ansteigt (nur im Westen ausgleichender Staffelbruch), fällt es von den Kammlagen nach N zu allmählich als Pultscholle ab, die durch ein vielgestaltiges Täler- und Hochflächenmosaik gegliedert ist. Den Gebirgskamm bildet eine wellige, teils kilometerbreite, stellenweise vermoorte Hochfläche von 800-1000 m ü.NN, der das um > 200 m höhere Fichtelberg-Keilberg-Massiv aufsitzt. Den Nordrand des Erzgebirges bilden von West nach Ost mehrfach abwechselnd morphologisch ausgeglichene Übergänge sowie deutliche Stufenränder. Besonderheiten des Mittleren Erzgebirges sind lokale Reste basaltischer Lavaströme eines die Riftbildung und Hebung begleitenden tertiären Vulkanismus. Aus ihnen wurden nach Reliefumkehr die Massive vom Bärenstein, Pöhlberg und Scheibenberg herausmodelliert, während der bedeutendste, über tausend Meter hohe Stratovulkan sein Zentrum im Talkessel vom heutigen Oberwiesenthal hatte. An oberflächennahen Grundgesteinen dominieren zonenartig von West nach Ost Phyllite (mit eingestreuten Graniten), Glimmerschiefer und Gneise, aus deren Verwitterungsdecken auch die nährstoffarmen Böden hervorgehen. Im unmittelbaren Untersuchungsgebiet entwässert das Süd-Nord-gerichtete Haupttalsystem der im Fichtelberg-Gebiet entspringenden Zschopau in die Freiburger Mulde. Die Nebenflüsse und -bäche in stärker aufgelösten Kleintälern konservieren teils noch eine ältere Entwässerungsrichtung von Südwest nach Nordost, mithin quer zur neuen Abdachung. Die Kerbsohlentäler sind großenteils dicht besiedelt und in den oberen Lagen des Mittleren Erzgebirges seit dem 15. Jh. durch umgebende Halden und Bingen des zumeist historischen Erzbergbaus (beginnend 1168 auf Silber in Freiberg) reliefiert. Landschaftsbestimmende Biotoptypen sind Mähwiesen, Rinderweiden, Äcker, Nadelwälder und kleinere Hochmoore (besonders

in Kammlage). Das Klima ist vertikal differenziert, mit langjährigen Mittelwerten der Temperatur von 7,5 °C (Chemnitz) bis 2,8 °C (Fichtelberg) und einer von 726 mm auf 1134 mm zunehmenden, die Podsolierung und Vermoorung fördernden Niederschlagssumme, verstärkt durch Stauwetterlagen an der Pultscholle bei West/Nordwest-Wetterlagen, während im Leegebiet des nordböhmischen Beckens nur 450-500 mm/Jahr fallen (RICHTER 1992; SCHNEIDER 1996; AUTORENKOLLEKTIV 2008, KÖHLER 2008).

2.2 Probeflächen

Die drei Probeflächen (PF) lagen im Naturraum Mittleres Erzgebirge, dessen Nordabdachung hier mit 45 km ihre größte Breite im gesamten Erzgebirge aufweist. Sie wurden aus jenen 18 PF gewählt, die 1993/94 in eine Höhen transekt-Untersuchung über die gesamte Nordabdachung einbezogen waren (KÖHLER 2008) und repräsentieren drei verschiedene Wiesennutzungen, Höhenlagen und damit auch Entfernungen (49-84 km) von der ursprünglichen Waldgrenze zum Sächsischen Tiefland hin (Tab. 1, vgl. Abb. 4).

Tab. 1: Kurzcharakteristik der drei genetisch untersuchten Populationen von *Ch. parallelus* aus dem Mittleren Erzgebirge.

Höhe ü.NN / Parameter	520 m ü.NN Gelenau	705 m ü.NN Scheibenberg	975 m ü.NN Fichtelberg
Kürzel	ERZ 1	ERZ 2	ERZ 3
Koordinaten (Google Earth)	50°42.26'N 12°57.36'E	50°31.52'N 12°55.07'E	50°24.59'N 12°57.31'E
Entfernung vom Nord- rand der holozänen Waldbedeckung (vgl. Abb. 4)	49 km	62 km	84 km
Exposition	N-NW	S	SSO
Inklination	15°	5-6°	16-20°
Habitattyp	Fettwiesenrain, schmaler Korridor	Fettwiese, ausgedehnt	Bergwiese, langgestreckter Hang
Bewirtschaftung	Rinderweide	Mähwiese	Mähwiese (ein- schürig, im August)
Fangdatum	01.08.2008	14.08.2008	14.08.2008
Individuenzahl	25 ♀ + 11 ♂	19 ♀ + 10 ♂	21 ♀ + 9 ♂
Farbmorphen (♀+♂)			
Grün (%)	50	21	17
Rückenstreifen (%)	47	45	63
Braun (%)	3	34	20
Populationsgröße, geschätzt	50-100 Ind.	200-300 Ind.	>500 Ind.

3 Material und Methode

3.1 Beprobungsmaterial

Von den im August 2008 besammelten drei Populationen wurde die DNA von insgesamt 95 (jeweils 36, 29 und 30) in absolutem Ethylalkohol konservierten Imagines (♀, ♂) untersucht und ausgewertet. Im Spektrum der stabilen Farbmorphen war die Braunmorphie in der unteren Höhenlage mit nur 3%, in den höher gelegenen Populationen mit 34% und 20% vertreten. Die Populationsgrößen (Imagines), geschätzt aus Kescherfängen, lagen im Bereich von 50-100 bis > 500 Individuen (Tab. 1).

3.2 Genetische Untersuchungen (Mikrosatelliten)

Als Mikrosatelliten bezeichnet man kurze Abschnitte der nicht-codierten DNA-Sequenzen mit einer Anzahl gleicher Basenpaar-Wiederholungen, die durch geeignete Primer vervielfältigt werden können. Solche Primer sind mehr oder weniger taxonspezifisch und müssen meist erst für eine zu untersuchende Art, wie hier für *Ch. parallelus*, entwickelt werden (PFAUTSCH et al. 2009). Mikrosatelliten haben im Vergleich zu anderen molekularen Markern höhere Mutationsraten und polymorphe Anteile und sind selektionsneutral. Daher eignen sie sich vor allem zur Unterscheidung individueller Genotypen sowie als Marker in der Populationsgenetik, weshalb diese Technik zunehmend für ökologische, teils auch phylogeografische Fragestellungen herangezogen wird (LOWE et al. 2007, FINGER & KLANK 2010).

Die DNA wurde aus der herauspräparierten Muskelmasse des Postfemurs der Heuschrecke mittels Aussalzungsmethode extrahiert (SUNNUCKS & HALES 1996). Um die Reinheit der DNA zu bewerten, wurden Spektrophotometer-Quantifikation (NanoDrop-1000 Spectrophotometer, Software ND-1000 Version 3.3.0) und Gel-Elektrophorese (Agarose-Gel mit 0,5 µg/ml Ethidium-Bromid) eingesetzt. Von den im Vorfeld entwickelten (spezifischen) Mikrosatelliten für *Ch. parallelus* verwendeten wir sechs polymorphe Marker: Cpara_B-H5, Cpara_C-D6, Cpara_B-F1, Cpara_B-D5, Cpara_II_B-F9, Cpara_II_B-G5 (PFAUTSCH et al. 2009 – Primer note).

Für die nachfolgend aufgeführten genetischen Analysen wurden die frei zugänglichen Programme ARLEQUIN, Version 3.1 (EXCOFFIER et al. 2005), FSTAT, Version 1.2 (GOUDET 1995) und GENEPOP, Version 4.0 (RAYMONT & ROUSSET 1995) verwendet. Die genetische Variation (als Allelzahl und Alleldiversität), der zu erwartende und der tatsächliche Heterozygotiegrad sowie der Inzuchtkoeffizient (F_{IS}) wurden für jede Population und für jeden Mikrosatelliten berechnet. Um auf Unterschiede zwischen den Populationen (genetische Differenzierungen) zu testen, verwendeten wir den paarweisen F_{ST} -Wert (WRIGHT 1965). Die Ähnlichkeiten zwischen den Populationen wurden mit Hilfe des Programms PHYLIP 3.69 (FELSENSTEIN 2009) ermittelt. Hierzu erfolgte die Berechnung der genetischen Distanz zwischen den Populationen als Nei's D_A (NEI et al. 1983) und daraus ein Phylogramm (Neighbour-Joining Tree) basierend auf SAITOU & NEI (1987). Zur Verdeutlichung der Trennung wurden für diese Berechnung genetische Daten von einer Population aus dem Frankenwald hinzugenommen (Pop 10, Tschirn, 50°24'11.10"N, 11°26'41.88"E – Wiesner et al., Msk.). Für die Zeich-

nung des Phylogramms nutzten wir das Programm TREEVIEW 1.6.6 (PAGE 1996). Zur Visualisierung der geografisch-genetischen Struktur im Datensatz wurde eine im Programm GENELAND R 2.0.12 (GUILLOT et al. 2005) implementierte modellbasierte Clusteranalyse durchgeführt. Dabei nimmt das Modell eine Anzahl von K Clustern bzw. Populationen an, die jeweils durch eine Abfolge von Allelfrequenzen charakterisiert sind. Weitergehende methodisch-statistische Details beschreiben Wiesner et al. (Msk.).

4 Ergebnisse

Ein Maß für die genetische Diversität von Populationen ist der Anteil heterozygoter Individuen. Er liegt bei den drei Populationen bei 60-67%, wobei diese festgestellte deutlich niedriger als die zu erwartende Heterozygotie (0.80-0.83) ist. Der niedrigste Wert von 0.60 bei ERZ 1 könnte eine Folge der dort seit jeher kleinen Populationsgröße sein (Tab. 1). Die drei Populationen weisen eine beträchtliche intrapopuläre Streuung auf, unterscheiden sich aber nicht signifikant in ihren mittleren Allelzahlen (15.83-18.83) und in der Alleldiversität (9.30-10.16) (Tab. 2).

Tab. 2: Genetische Diversität der drei Erzgebirgspopulationen von *Ch. parallelus*, basierend auf sechs Mikrosatelliten (Ms). $F_{IS} = 1 - (H_{fes} - H_{erw})$; 1023 Permutationen, Signifikanz gibt Abweichungen an. HWE = die signifikant vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht abweichende Ms-Zahl. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Population / Parameter (\pm SA)	ERZ 1 (520 m ü.NN)	ERZ 2 (705 m ü.NN)	ERZ 3 (975 m ü.NN)
Allelzahl (\emptyset /Ms)	18.83 (8.95)	15.83 (7.81)	16.17 (7.91)
Alleldiversität	10.16 (4.02)	9.30 (3.71)	9.56 (4.28)
Heterozygotie, erwartet (\emptyset /Ms)	0.83 (0.26)	0.80 (0.29)	0.80 (0.30)
Heterozygotie, festgestellt (\emptyset /Ms)	0.60 (0.31)	0.65 (0.31)	0.67 (0.25)
Inzucht-Koeffizient (F_{IS})	0.25***	0.09**	0.12*
HWE	5	4	3

Ein Maß für die genetische Differenzierung ist der Fixationsindex F_{ST} , der die Abnahme des Heterozygotiegrades in einer Population relativ zu den anderen einbezogenen Populationen angibt. Weisen die Populationen die gleichen Allelfrequenzen auf, liegt der Wert bei null, unterscheiden sie sich in allen Allelfrequenzen, bei eins. In unteren Bereich liegen auch die paarweise verglichenen F_{ST} -Werte (0.01-0,03) für die drei Erzgebirgspopulationen. Dabei sind ERZ 1 (520 m) und ERZ 2 (705 m) sowie ERZ 2 (705 m) und ERZ 3 (975 m) hoch signifikant voneinander verschieden, nicht aber ERZ 1 und ERZ 3 (Tab. 3).

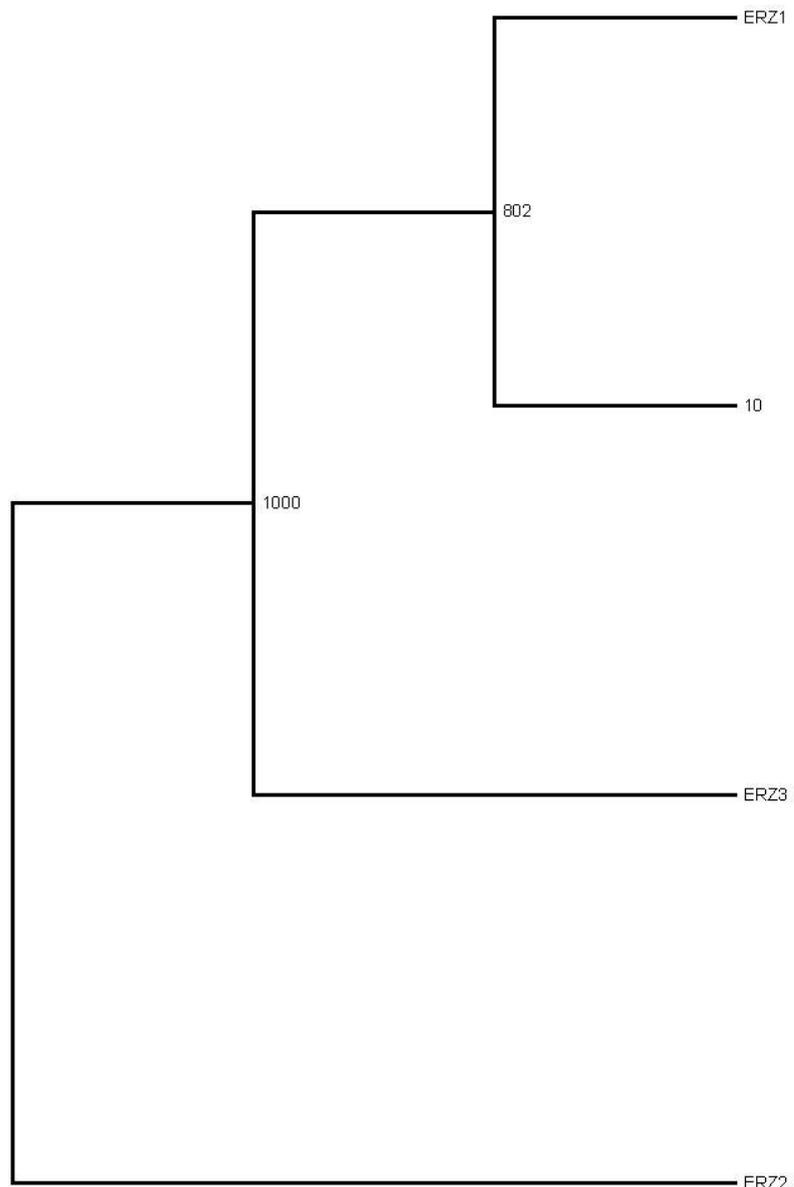
Am Phylogramm wird ersichtlich, dass sich die drei Populationen unterschiedlich gruppieren, wobei ERZ 2 (Scheibenberg) am weitesten von den beiden anderen entfernt zu stehen kommt (Abb. 2). Dementsprechend zeigt auch eine Darstellung mit GENELAND sehr instruktiv die verschiedenen Muster, wobei alle 10 multiplen Läufe drei Cluster erbrachten (Abb. 3).

Tab. 3: Genetische Divergenz der drei Erzgebirgspopulationen. Paarweise F_{ST} -Werte (Distanz-Methode, paarweise Unterschiede) und Signifikanzniveau (bei 1023 Permutationen). *** - $p < 0.001$, n.s. – nicht signifikant verschieden.

Population	ERZ 1	ERZ 2	ERZ 3
ERZ 1 (520 m ü.NN)	-	***	n.s.
ERZ 2 (705 m ü.NN)	0.03	-	***
ERZ 3 (975 m ü.NN)	0.01	0.02	-

Abb. 2:

Im Phylogramm sind die drei Erzgebirgspopulationen von *Ch. parallelus* deutlich voneinander getrennt. Neighbour-joining tree nach Nei's genetischer Distanz. Zahlen an den Abzweigungen geben den Bootstrap-Wert an. Zum Vergleich wurde die Population 10 (Tschirn) aus dem Frankenwald einbezogen.



5 Diskussion

Nach den ersten hier vorgelegten genetischen Befunden (mit Mikrosatelliten) an erzgebirgischen Populationen von *Ch. parallelus* sind diese genetisch ähnlich divers wie andere mitteldeutsche Populationen (Wiesner et al., Msk.). In der genetischen Distanz unterscheiden sie sich jedoch teils signifikant voneinander und von anderen mitteldeutschen Populationen.

So wurden 11 Populationen aus dem Thüringer Schiefergebirge/Frankenwald mit dem Ziel untersucht, genetische Auswirkungen nutzungsbedingter Wiesentypen (Pflanzendiversität) auf *Ch. parallelus* aufzuspüren (WIESNER et al., Msk.), konnte doch in ökologischen Studien gezeigt werden, dass die Pflanzendiversität dieser Wiesen positiv mit weiblichen Fitnessparametern von *Ch. parallelus* korrelierte (UNSICKER et al. 2010). Doch weisen gerade diese Populationen eine weitgehend einheitliche genetische Distanz auf, trotz unterschiedlicher aktueller Populationsgrößen, Habitattypen und Wiesennutzungen (WIESNER et al., Msk.). Diese Einheitlichkeit kann

nur als Folge einer zurückliegenden, längeren gemeinsamen Metapopulationsgeschichte in Verbindung mit einem stabilen Grashüpfer-Genom gedeutet werden, während ein Individuenaustausch zwischen diesen Populationen zur Erzielung desselben Effekts aufgrund der geringen Artmobilität und der landschaftlichen Barrieren nicht (mehr) in Frage kommt. Daraus kann man schlussfolgern, dass jene bei den erzgebirgischen Populationen von *Ch. parallelus* detektierten genetischen Unterschiede weder populationsgrößen- noch habitatbedingt sein können, sondern in deren abweichender, einer Isolation vom Hauptgenpool einschließenden Vorgeschichte liegen müssen, die es zu umreißen gilt.

Zunächst wird für *Ch. parallelus* das (postpleistozäne) Herkunftsszenario grob umrissen, da dieses letztlich zur Disposition steht. Andere Reliktarten aus dem Erzgebirge werden als Isolationsbelege hinzugezogen und letztlich wird die mögliche Siedlungsgeschichte des Gemeinen Grashüpfers im Erzgebirge auf der Grundlage anerkannter postglazial-holozäner Landschaftsgeschichte abgeleitet.

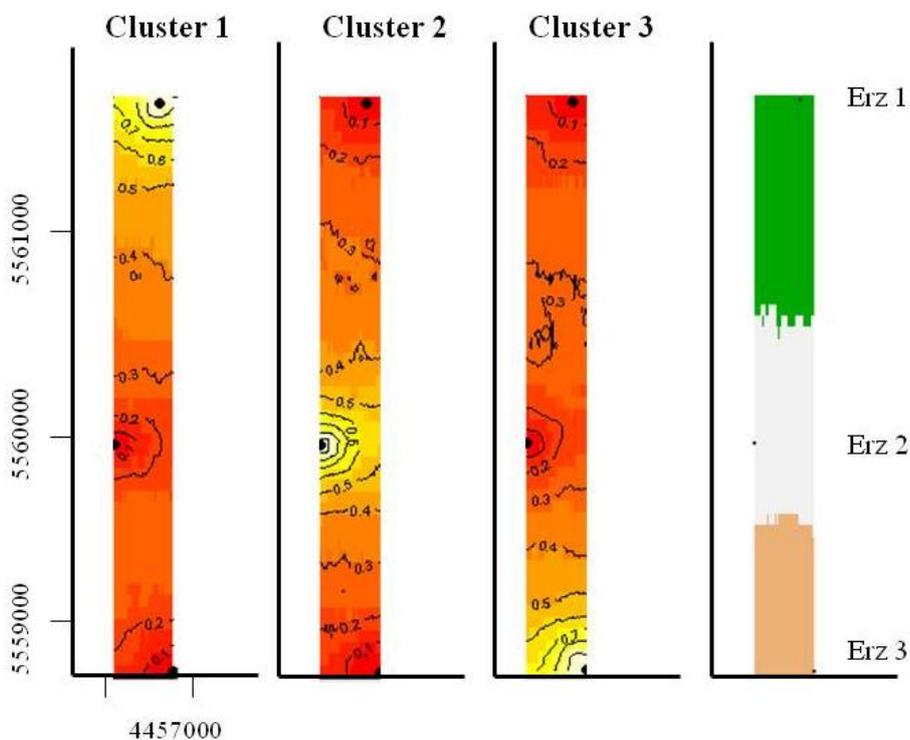


Abb. 3: Mittels GENELAND bilden die drei Populationen von *Ch. parallelus* (ERZ 1 – 3) drei deutlich getrennte Cluster. Darstellung anhand von Hoch- und Rechtswerten der Probeflächen.

Glaziale Refugien

Als Refugien im weitesten Sinne werden nachfolgend jedwede Gebiete bezeichnet, in denen Populationen für sie pessimale Klima- und Umweltbedingungen überdauern, die sowohl am Ort als auch geografisch weiter entfernt liegen können. Bisherige Vorstellungen gehen davon aus, dass sich der in Mitteleuropa nördlich der Alpen lebende *Ch. parallelus* mit kälter und arktischer werdendem Klima nach SO-Europa zurückgezogen und sich von diesem geografisch weit entfernten (balkanischen) Refugium während des Spätglazials bzw. (frühen) Holozäns mit der Offenlandvegetation in der vom Menschen veränderten Landschaft wieder nach Norden ausgebreitet hat (zusf. HEWITT 1999). Diese von mo-

lekulargenetischen Studien gestützte (entfernte) Refugialhypothese sieht generell eine rasche nacheiszeitliche Wiederbesiedlung von Landschaftsräumen durch weit wandernde (fliegende), Exklaven gründende Pionierindividuen vor (Kolonisten-Modell), wofür auch die geringere genetische Differenzierung (K_{ST} -Statistik) rezenter west- und mitteleuropäischer Populationen spricht (COOPER et al. 1995). Wie Markierungsexperimente mit *Ch. parallelus* ergaben, verlassen tatsächlich wenige Individuen (2-5%) ihre Populationen (zusf. KÖHLER 1999), und überdies können gelegentlich (wenn auch meist selten) makroptere, darunter flug- und verdriftungsfähige Individuen auftreten, deren weiteste bekannte Distanzen (♀) bei 600 m und 2,3 km liegen (MANZKE 1995). Demgegenüber spricht für eine (nahe) Refugialhypothese, also ein aufgrund seiner ökologischen Plastizität mögliches periglaziales Überdauern in der Tundrenlandschaft der Tiefebene zwischen den Eisschilden, das geringe Ausbreitungsvermögen der normalerweise kurzflügeligen Art, mit mittleren gelaufenen Aktionsdistanzen adulter *Ch. parallelus* pro Generation von 10-30 m (♀, ♂) und Maxima – oft entlang von Korridoren – von 40-100 m (♀) und 60-130 m (♂) (zusf. KÖHLER 1999).

Dabei sind Belege und Vermutungen zur Existenz periglazialer Refugialgebiete für zahlreiche limnische und terrestrische Organismengruppen keineswegs neu, und sie lassen sich mittlerweile durch genetische Untersuchungen noch erhärten. Für eine ganze Reihe von Pflanzen- und Tierarten, vor allem Baum- und Säugerarten, sind inzwischen außermediterrane Refugien gut belegt oder zumindest sehr wahrscheinlich, wobei diese von den Karpaten und ihrem Vorland über den Südrand der Ostalpen bis nach Skandinavien reichen (VARGA 2010, HABEL et al. 2010). Für kaltstenotherme und eurytherme Libellen-Arten entwirft BROCKHAUS (2007a, b) ein zwar hypothetisches, doch argumentativ bestechendes Szenario zu deren periglazialen Überlebenschancen in Mitteleuropa.

Relikte im Erzgebirge

Als Relikte schlechthin gelten geografisch über lange Zeit isolierte Populationen, deren genetische Struktur und Unterschiedlichkeit derzeit intensiv erforscht werden (HABEL & ASSMANN 2010). Unser Untersuchungsgebiet war während des Weichsel-Glazials Teil eines eisfreien Korridors zwischen Skandinavischem und Alpidischem Eisschild. Während die Mittelgebirge, also auch das Erzgebirge, wohl noch ganzjährig mit Schnee bedeckt waren, überlebten in den periglazialen Niederungen dieses Korridors von einigen hundert Kilometern Breite (nach den Karten in LANG 1994) kühladaptierte, teils arktisch-alpine Formen. Mit zunehmender Klimaerwärmung gelangten diese dann sowohl in die Mittelgebirge als auch einige Arten alpinen Ursprungs nach Skandinavien und solche skandinavischer Herkunft in die Alpen (LANG 1994). Die rezent-punktuellen, disjunkte Verbreitung dieser überdies meist seltenen Reliktarten verstellte aber offenbar den Blick darauf, dass weitverbreitete und wenig mobile, doch ebenfalls kältetolerante, eurytherme Arten ebenfalls noch in Reliktpopulationen vorkommen könnten. Träfe dies zu, würden weit entfernte (etwa balkanische) Refugien überflüssig, und an deren Stelle träten regionale Refugien, die bei weitverbreiteten Arten allerdings kryptisch bleiben. Für deren Existenz müssen allerdings noch paläoklimatische, biogeografische sowie wald- und siedlungsgeschichtliche Belege erbracht werden, um die es im Folgenden geht.

Paläoklimatisch begann sich die Eisdecke vor 15.000 Jahren zurückzuziehen, und es kam im Bølling zu einer raschen, aber kurzen postglazialen Erwärmung, der jedoch eine drastische Abkühlung während der Jüngeren Dryas folgte (FRENZEL et al. 1992, QUANTE 2010). In dieser ebenfalls kurzen, trockenen subarktischen Periode (bis vor 13.700 Jahren) ähnelte die Situation in den Tieflagen tatsächlich jener in der heutigen europäischen Arktis, mit tundraartiger Vegetation und eingestreuten, zumeist aus Weide, Birke und Wacholder bestehenden Strauchformationen, während die Waldgrenze (für Fichtelgebirge) bei 500-600 m lag (RUDOLPH & FIRBAS 1924, FRENZEL 1930, FIRBAS 1949). An solchen Stellen im mitteldeutschen Tiefland könnte auch *Ch. parallelus* überlebt haben, ähnelten sie doch in ihren Biotopspektren und im Klima jenen Lebensräumen, in denen der Gemeine Grashüpfer heute noch in Nordskandinavien, wo er etwa an Grabenrändern, feuchten Hangbereichen und Gewässerufeln auftritt (KARJALAINEN 2009), oder in den europäischen Alpen bis hinauf in subalpine Wiesen auf über 2200 m ü.NN vorkommt (NADIG 1991). Vermutlich begann die Besiedlung des vorher schneebedeckten Erzgebirges durch Insekten aus den nördlich angrenzenden Periglazialgebieten im Alleröd (vor 12.000 Jahren), als es zu einer raschen Erwärmung mit ersten Moorbildungen kam (z.B. Kleiner Kranichsee – Autorenkollektiv 2008), und neueste Pollenanalysen aus dem Pfahlberg-Moor im Fichtelberggebiet belegen nicht nur Vorkommen von zumeist Kiefern und Birken, sondern auch von Süß- und Sauergräsern (SEIFERT 2000).

Biogeografisch überlebte in diesem Vegetationsmosaik im sächsisch-böhmischen Erzgebirge eine ganze Reihe arktisch-alpiner Arten (oft pauschal als Glazialrelikte umschrieben), die sich im Alleröd aus dem sächsischen Tiefland mit dessen zunehmender Erwärmung in die Hochlagen des noch waldarmen Erzgebirges zurückzogen und dort in geeigneten kleinflächigen Habitaten als eng begrenzte, voneinander isolierte Populationen über viele Jahrtausende bis in die Gegenwart überlebten, vor allem im Kammbereich (von dort auch ERZ 3), und hauptsächlich innerhalb und in der Umgebung der seit dem Atlantikum verstärkt entstehenden Hochmoore (wie um ERZ 2). Genannt seien beispielhaft die Gefäßpflanzen *Empetrum nigrum*, *Betula nana* (nur noch auf böhmischer Seite) und *Swertia perennis* (Fichtelberg-Gebiet) sowie Relikte aus relativ kühlen Perioden, wie *Streptopus amplexifolius* (Zechengrund), *Epilobium alpestre* (Fichtelberg-Gebiet) und *Aconitum napellus* (bei Tellerhäuser) (ULBRICHT & HEMPEL 1965, Autorenkollektiv 2008, HEMPEL 2009). Bei den Insekten sei auf die Smaragdlibellen *Somatochlora alpestris* (Kammbereich) und *S. arctica* (BROCKHAUS & FISCHER 2005, BROCKHAUS 2007a), bei den Tagfaltern auf den Weißling *Colias palaeno* und den Bläuling *Plebeius optilete* (REINHARDT et al. 2008) verwiesen.

Aufgrund ihrer aktuellen Verbreitung ist eine holozäne Waldbarriere auch bei manchen Heuschreckenarten zu vermuten. Erwähnt seien einerseits die ausgeprägten erzgebirgischen Verbreitungslücken der *Leptophyes*- und *Conocephalus*-Arten (wenn auch wohl vielfach klimatisch bedingt) sowie insbesondere von *Pholidoptera griseoptera*, und andererseits die teils inselartigen erzgebirgischen Vorkommen von *Metrioptera brachyptera*, *Chrysochraon dispar* und *Euthystira brachyptera* (www.efgsachsen.de - Verbreitungskarten, aktualisiert von D. Klaus). Es ist daher anzunehmen, dass neben *Ch. parallelus* auch andere wenig mobile

Heuschreckenarten im oberen Erzgebirge noch in kryptischen Reliktpopulationen vorkommen. Noch um das Jahr 1000 und vor Einsetzen der menschlichen Besiedlung des Erzgebirges bestand die Vegetation nicht nur aus Wäldern, sondern in den Kammlagen auch aus eingestreuten offenen Feucht- und Nassflächen (Abb. 4). Ihre damals sehr viel größere Ausdehnung resultierte aus einer von der Eisenzeit bis ins Mittelalter reichenden feuchteren Periode mit ausgedehntem Moorwachstum (FRENZEL 1930, HEMPEL 2009).

Historischer Landschaftswandel

Folgt man diesem zwangsläufig hypothetisch bleibenden Isolationsszenario, ergeben sich für das Holozän zwei verschiedenen große *parallelus*-Populationsgruppen, die postglazial wahrscheinlich noch einem gemeinsamen mitteldeutschen Genpool angehörten. Die mit Abstand größte Gruppe lebte als Hauptpool weiterhin im Sächsischen Tiefland und andernorts in Mitteldeutschland und erweiterte hier ihr regionales Areal im Gefolge der sich ausbreitenden neolithischen Bevölkerungsgruppen, welche Laubwälder rodeten, Dörfer gründeten und Landwirtschaft betrieben. Die andere, sehr viel kleinere und stark zersplitterte Gruppe verblieb zwangsläufig im Erzgebirge inmitten und oberhalb eines ausgedehnten Waldgebietes (Miriquidi) in den höheren Lagen (> 500-600 m ü.NN) in kleinen, voneinander weitgehend isolierten Populationen auf offenen, moorartigen Wiesen und an Quellbereichen (Abb. 4).

Wurde das Osterzgebirge (vom Elbtal aus) bereits von bronzezeitlichen Siedlern entdeckt, blieb das übrige Erzgebirge von einer germanischen oder slawischen Besiedlung ausgespart. Erst mit der Erweiterung des Pleißenlandes im 12. Jh. setzte auch hier die deutsche Ostkolonisation von Westen und Südwesten her ein. Auf der Suche nach Bodenschätzen drangen Siedler entlang der Fluss- und Bachtäler vor, rodeten Wälder und legten Moorflächen trocken, um Häuser zu errichten und etwas Ackerbau zu betreiben. Im Zuge der ersten, zunächst hauptsächlich auf Silber ausgerichteten Bergbauperiode (12. Jh. bis 1450) wurde das Erzgebirge bis in die Kammregion innerhalb von 2-3 Generationen weitgehend besiedelt. Während der zweiten Bergbauperiode (ab dem 15. Jh.) verschwanden schließlich die meisten Waldflächen und das Offenland erreichte im 17./18. Jh. seine größte Ausdehnung (Abb. 5; RICHTER 1992, HEMPEL 2009). In diesen wenigen Jahrhunderten seit den Rodungen eröffnete sich auch für *Ch. parallelus* ein Zeitfenster, in dem er sich sowohl vom Sächsischen Tiefland nach Süden als auch im Erzgebirge selbst weiter ausbreiten konnte. Legt man eine gerichtete mittlere jährliche Wanderdistanz von maximal 40-100 m für einzelne Weibchen zugrunde (KÖHLER 1999), käme man in 500 Jahren auf ein Dispersal von 20-50 km, was allerdings nicht weit genug wäre, um das obere Erzgebirge zu erreichen (vgl. Tab. 1 und Abb. 4). Aufgrund der Entwaldungsgeschichte und gestützt von den bekannten Mobilitäten muss *Ch. parallelus* vom Hauptpool im Norden irgendwo in der Mitte auf seine relikttären Verwandten im Erzgebirge gestoßen sein, so dass sich beide, ursprünglich voneinander isolierte Populationsgruppen in einer mehr oder weniger breiten Zone schließlich wieder vermischten. Für diese Hypothese sind die drei genetisch untersuchten Populationen von *Ch. parallelus* zweifellos nur ein grober Rahmen, der aber zumindest Hinweise auf mögliche postglazial isolierte Gruppen auch bei einer weitverbreiteten Art gibt.

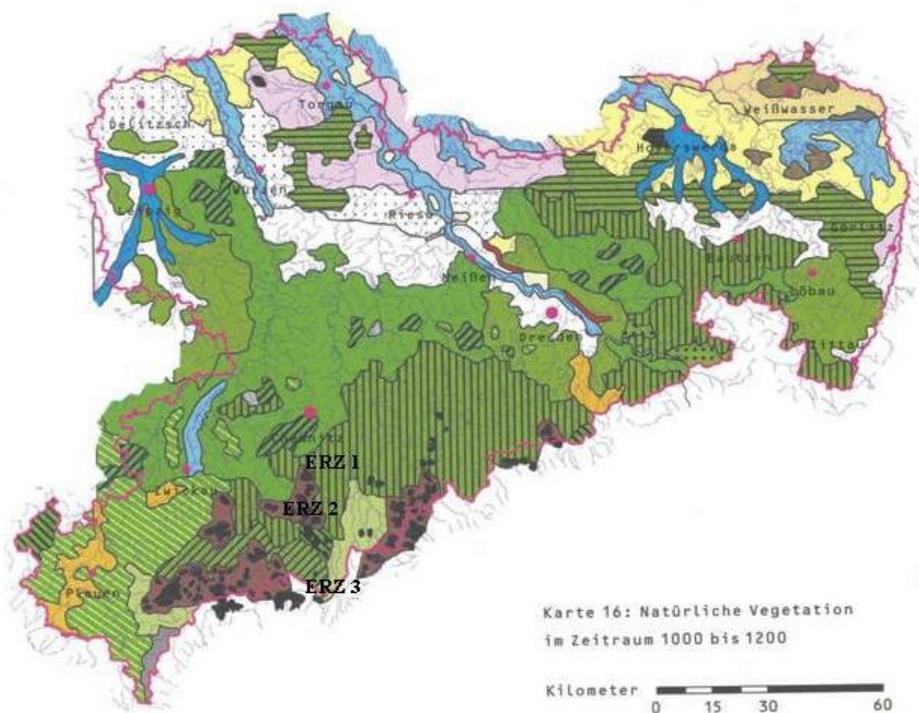


Abb. 4: Die Natürliche Vegetation in Sachsen im 11./12.Jh. Das geschlossene Gebiet der Buchen-Tannen-Wälder (grün, teils schraffiert) im Erzgebirge bestand vermutlich seit dem 6. Jt. v. Chr. Im hochmontanen Fichtenwald (braun) bestimmten ausgedehnte Hoch- und Zwischenmoorkomplexe (schwarz) als möglicher Lebensraum für *Ch. parallelus* die Landschaft. Grafik: W. Hempel (aus: HEMPEL 2009, Karte 16). © W. Hempel.

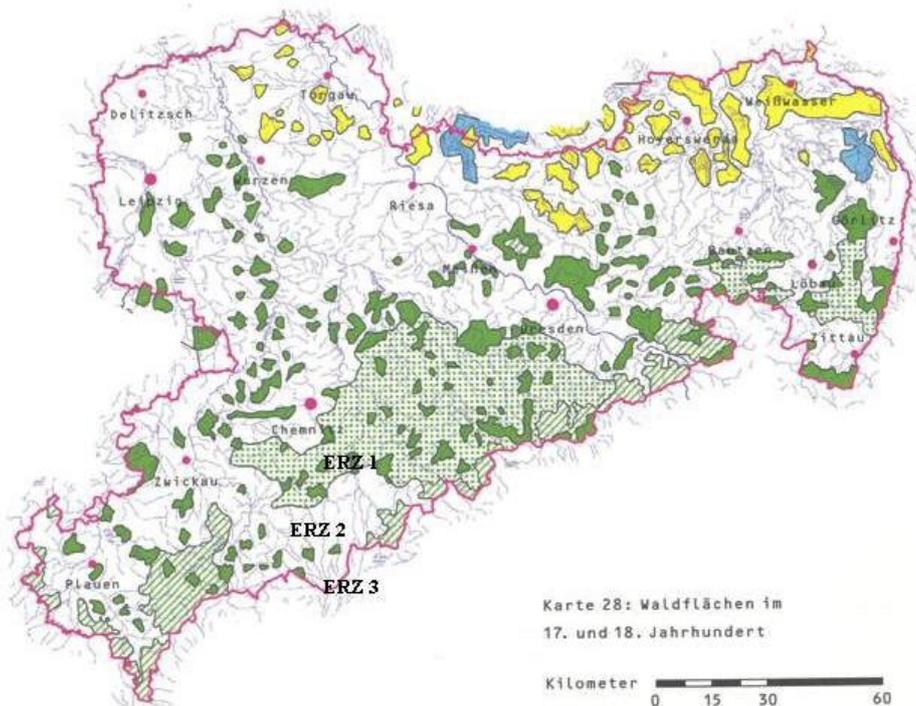


Abb. 5: Wenige Jahrhunderte nach der Besiedlung des Erzgebirges war im 17./18.Jh. nur noch ein lückiges Mosaik an kleinteiligen Waldflächen (grün) übrig, während die Offenlandbereiche (weiß) bis in die Kammlagen reichten. Grafik: W. Hempel (aus: HEMPEL 2009, Karte 28). © W. Hempel.

Im Hinblick auf Relikte unterscheiden JOGER et al. (2010) drei Typen: (1) Geografische Relikte ohne signifikante genetische Differenzierung (wie Exklaven jenseits des Arealnordrandes = holozäne Reliktpopulationen), (2) genetische Relikte (meist am Süd- und Ostrand eines Artareals = pleistozäne Reliktpopulationen) und (3) endemische Relikte (als Unterarten oder Arten). Im Falle von *Ch. parallelus* dürften zumindest Populationen im oberen Erzgebirge durchaus als kryptische geografische Relikte gelten, die bereits in Ansätzen genetisch differenziert sind, was wiederum die Schutzwürdigkeit von Formen in den Mittelgebirgen (bes. im Harz und Erzgebirge) ungeachtet ihrer aktuellen Seltenheit oder Häufigkeit in die Diskussion bringt.

Danksagung

Die Untersuchungen wurden durch Einbeziehung in das DFG-geförderte BIOLOG-Projekt (Teilprojekt DIVA-Jena; Sprecher: Prof. Dr. Wolfgang W. Weisser) ermöglicht. Die genetischen Analysen wurden von Kerstin Wiesner in der AG Evolutionsbiologie & Systematische Zoologie der Universität Potsdam (Leiter: Prof. Dr. Ralph Tiedemann) durchgeführt und dort analysetechnisch maßgeblich von Frau Anja Schneider begleitet. Die sächsischen Verbreitungskarten von *Ch. parallelus* (Abb. 1) und weiteren Arten erstellte und aktualisierte Dipl.-Biol. Dietmar Klaus (Rötha). Prof. em. Dr. Werner Hempel (Großpostwitz) erteilte in großzügiger Weise die Abdruckgenehmigung der seinem Vegetationsband (2009) einliegenden farbigen Karten 16 und 28 zur historischen Waldbedeckung in Sachsen. Anregungen und kritische Hinweise gab es zu entsprechenden Vorträgen auf der Tagung der Deutschen Orthopterologischen Gesellschaft in Mainz (März 2010) und der 18. Tagung Sächsischer Entomologen in Wehlen (Oktober 2010). Auf letzterer wurde durch den Vortrag von Dr. Thomas Brockhaus (Jahnsdorf) zu *Somatochlora alpestris* der Blick für peri- und postglaziale Details der sächsischen Landschaftsgeschichte geschärft. Nachfolgend gewährte Dr. Brockhaus nicht nur Einblick in eigene, diesbezügliche Publikationen und unveröffentlichte Ausarbeitungen, sondern gab auch wertvolle Anregungen zum Manuskript. Schließlich sah PD Dr. Thomas Fartmann (Münster) das Manuskript kritisch durch. Allen Genannten gilt unser herzlicher Dank.

Verfasser:

PD Dr. habil. Günter Köhler,
Dipl.-Landschaftsökologin Kerstin R. Wiesner

Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Ökologie / AG Tritrophische Interaktionen
Dornburger Str. 159
D-07743 Jena
E-Mail: Guenter.Koehler@uni-jena.de
Kerstin.Wiesner.1@uni-jena.de

5 Literatur

- Autorenkollektiv (2008): Naturschutzgebiete in Sachsen. – Freistaat Sachsen, Staatsministerium für Umwelt und Landwirtschaft, Dresden, 720 S.
- BROCKHAUS, T. (2007a): Überlegungen zur Faunengeschichte der Libellen in Europa während des Weichselglazials (Odonata). – *Libellula* 26 (1/2): 1-17.
- BROCKHAUS, T. (2007b): Bildet der Jenissei eine pleistozän entstandene Faunengrenze? Eine Diskussion am Beispiel der paläarktischen Libellenfauna (Odonata). – *Entomol. Rom.* 12 (1): 41-59.
- BROCKHAUS, T. & U. FISCHER (Hrsg.) (2005): Die Libellenfauna Sachsens. – Verlag Natur & Text, Rangsdorf, 427 S.
- COOPER, S.J.B., IBRAHIM, K.M. & G.M. HEWITT (1995): Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. – *Molecular Ecology* 4: 49-60.
- EXCOFFIER, L., LAVAL, G. & S. SCHNEIDER (2005): Arlequin (version 3.1): An integrated software package for population genetics data analysis. – *Evolutionary Bioinformatics, Online* 2005 1: 47-50.
- FELSENSTEIN, J. (2009): PHYLIP (Phylogeny inference package) version 3.69. – University of Washington, Seattle.
- FINGER, A. & C. KLANK (2010): Review. Molecular Methods: Blessing or Curse? – In: HABEL, J. C. & T. ASSMANN (eds.), *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 309-320.
- FIRBAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Erster Band: Allgemeine Waldgeschichte. – Gustav Fischer Verlag, Jena, 480 S.
- FRENZEL, B., PÉCSI, M. & A.A. VELICHKO (1992): Atlas of palaeoclimates and palaeoenvironments of the Northern hemisphere. Late Pleistocene – Holocene. – Geographical Res. Institute, Hungarian Acad. Sciences, Budapest; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart et al.
- FRENZEL, H. (1930): Entwicklungsgeschichte der sächsischen Moore und Wälder seit der letzten Eiszeit. – *Abh. Sächs. Geol. Landesamt* 9: 1-119.
- GOUDET, J. (1995): FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. – *Journal of Heredity* 86: 485-486.
- GUILLOT, G., MORTIER, F. & A. ESTOUP (2005): GeneLand: a computer package for landscape genetics. – *Molecular Ecology Notes* 5: 712-715.
- HABEL, J.C. & T. ASSMANN (eds.) (2010): *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 451 S.
- HABEL, J.C., DREES, C., SCHMITT, T. & T. ASSMANN (2010): Review. Refugial areas and post-glacial colonizations in the western Palearctic. – In: HABEL, J.C. & T. ASSMANN (eds.), *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 189-197.
- HEMPEL, W. (2009): Die Pflanzenwelt Sachsens von der Späteiszeit bis zur Gegenwart. – Weissdorn-Verlag, Jena, 248 S.
- HEWITT, G.M. (1999): Post-glacial recolonization of European Biota. – *Biol. J. Linn. Soc.* 68: 87-112.
- JOGER, U., FRITZ, U., GUICKING, D., KALYABINA-HAUF, S., NAGY, Z.T. & M. WINK (2010): Relict populations and endemic clades in Palearctic reptiles: evolutionary history and implications for conservation. – In: HABEL, J.C. & T. ASSMANN (eds.), *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 119-143.

- KARJALAINEN, S. (2009): Suomen heinäsiirkat ja hepokatit. [The grasshoppers and crickets of Finland, Orthoptera]. – Tammi Publs, 207 pp.
- KÖHLER, G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). – Laurenti Verlag, Bochum, 253 pp.
- KÖHLER, G. (2007): Heuschrecken (Insecta: Saltatoria) an mittelerzgebirgischen Basaltbergen – Arten, Lebensräume und Besiedlung. – Veröff. Museum f. Naturkunde Chemnitz 30: 97-106.
- KÖHLER, G. (2008): Populationsstudien am Gemeinen Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), entlang eines Höhengradienten im Mittleren Erzgebirge. – Mauritiania (Altenburg) 20 (2): 349-370.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse – Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York.
- LOWE, A., HARRIS, S. & P. ASHTON (2004): Ecological Genetics: Design, Analysis, and Application. – Blackwell Publs, Malden/USA et al., 326 pp.
- MANZKE, U. (1995): Freilandbeobachtungen zum Abflugverhalten makropterer *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Acrididae: Gomphocerinae). – Articulata 10: 61-72.
- NADIG, A. (1991): Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen (Inntal – Maloja – Bregaglia – Lago di Como-Furche). – Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden, N.F. 106, 2. Teil, 380 S.
- NEI, M., TAJIMA, F. & Y. TATENO (1983): Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. 2. Gene frequency data. – Journal of Molecular Evolution 19: 153-170.
- PAGE, R.D.M. (1996): TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. – Computer Applications to the Biosciences 12: 357-358.
- PFAUTSCH, S., SCHNEIDER, A.R.R., WIESNER, K.R., WEISSER, W.W. & R. TIEDEMANN (2009): Nine new microsatellite markers for the meadow grasshopper (*Chorthippus parallelus*). – In: ABERCROMBIE, L.G. et mult., Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources database 1 January 2009-30 April 2009. – Molecular Ecology Resources 9: 1375-1379.
- QUANTE, M. (2010): The changing climate: past, present, future. – In: HABEL, J.C. & T. ASSMANN (eds.), Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 9-56.
- RAYMONT, M. & F. ROUSSET (1995): Genepop (version 4.0) – population genetics software for exact tests and ecumenicism. – Journal of Heredity 86: 248-249.
- REINHARDT, R., SBIESCHNE, H., SETTELE, J., FISCHER, U. & G. FIEDLER (2007): Tagfalter von Sachsen. – In: KLAUSNITZER, B. & R. REINHARDT (Hrsg.), Beiträge zur Insektenfauna Sachsens, Band 6. – Entomologische Nachrichten u. Berichte, Dresden, Beih. 11, 695 S.
- RICHTER, H. (1992): Erzgebirge. Landeskundlicher Überblick. – In: HANLE, A. (Hrsg.), Meyers Naturführer Erzgebirge. – Meyers Lexikonverlag, Mannheim, Leipzig, Zürich, 7-14.
- RUDOLPH, K. & F. FIRBAS (1924) Die Hochmoore des Erzgebirges. – Beih. Bot. Cbl. 41/II: 1-162.
- SAITOU, N. & M. NEI (1987): The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. – Molecular Biology and Evolution 4: 406-425.
- SCHNEIDER, H. (1996): Die erzgebirgische Landschaft. Name, Klima, Erzvorkommen. – In: CLAUSS, H. (Hrsg.), Historische Landeskunde. Das Erzgebirge. – Weltbild Verlag, Augsburg, 9-17.

- SEIFERT, M. (2000): Vegetationsgeschichtliche Untersuchung im Moor am Pfahlberg ("Pfahlmoor"). Paläontologische Untersuchungen an Sächsischen Erzgebirgsmooren Teil II: Das Pfahlbergmoor. – Unveröff. Msk, Sächsisches Landesamt für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie, Geolog. Archiv. [auszughafte Mitt. Th. Brockhaus, zit. HEMPEL 2009]
- SUNNUCKS, P. & D.F. HALES (1996): Numerous transposed sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I-II in aphids of the genus *Sitobion* (Hemiptera: Aphididae). – *Molecular Biology and Evolution* 13: 510-524.
- ULBRICHT, H. & G. HEMPEL (1965): Verbreitungskarten sächsischer Landpflanzen. 2. Reihe. – *Ber. Arb. Gem. Sächs. Bot.*, NF 7: 7-114.
- UNSICKER, S.B., FRANZKE, A., SPECHT, J., KÖHLER, G., LINZ, J., RENKER, C., STEIN, C. & W.W. WEISSER (2010): Plant species richness in montane grasslands affects the fitness of a generalist grasshopper species. – *Ecology* 91 (4): 1083-1091.
- VARGA, Z. (2010): Extra-mediterranean refugia, post-glacial vegetation history and area dynamics in Eastern Central Europe. – In: HABEL, J.C. & T. ASSMANN (eds.), *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, 57-87.
- WIESNER, K., LOXDALE, H.D., KÖHLER, G., SCHNEIDER, A.R.R., TIEDEMANN, R. & W.W. WEISSER (msc. subm.): Patterns of local and regional genetic structuring in the meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus* (Orthoptera, Acrididae), in Central Germany. – *J. Linn. Soc.*
- WRIGHT, S. (1965): The interpretation of population-structure by F-statistics with special regard to systems of mating. – *Evolution* 19: 395-420.

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: 2010

Band/Volume: [25_2010](#)

Autor(en)/Author(s): Köhler Günter, Wiesner Kerstin R.

Artikel/Article: [Kryptische Reliktpopulationen des Gemeinen Grashüpfers, Chorthippus parallelus \(Zetterstedt\), im Erzgebirge? - Genetische und waldgeschichtliche Argumente 151-166](#)