ARTICULATA 2017 32: 23–38 BIOLOGIE

Beobachtungen zur Embryonal- und Juvenilentwicklung der Wanstschrecke, *Polysarcus denticauda* (Charpentier, 1825)

Günter Köhler

Abstract

Observation on embryonic und juvenile development of *Polysarcus denticauda* (Charpentier, 1825) (Ensifera: Phaneropteridae).

By rearing *Polysarcus denticauda* from Thuringia/Germany, a biannual embryonic development was confirmed. In the first year, the embryo hibernated in an early stage (initial diapause) with low water absorption and high drought tolerance. The second winter the egg survived in the latest embryonic stage (final diapause), ready to hatch. Hatching already occurred at low temperatures (around 7 °C). On the basis of morphometrical parameters (mainly postfemur length), both sexes run through seven juvenile instars. In this time the developmental threshold amounted to 4,5-6 °C. The adults survived up to about 40 days, in which a female over two to three weeks layed up to 54 eggs in several sticked clusters. By laboratory rearing of few individuals in small cages the males step by step changed their body colour into black.

Zusammenfassung

In einer Zucht von Wanstschrecken, *Polysarcus denticauda*, aus Thüringen wurde eine zweijährige Embryonalentwicklung bestätigt. Im ersten Jahr überwinterten die Embryonen in einer frühen Phase (Initialdiapause) mit geringer Wasseraufnahme und hoher Trockentoleranz. Den zweiten Winter überdauerten die Eier in der letzten, schlupfbereiten Embryonalphase (Finaldiapause). Der Schlupf erfolgte bereits bei kühlen Temperaturen (um 7 °C). Anhand morphometrischer Parameter (bes. Postfemurlängen) durchliefen beide Geschlechter sieben Juvenilstadien. In dieser Zeit lag der Entwicklungsnullpunkt bei 4,5-6 °C. Die maximale Überlebensdauer der Imagines betrug etwa 40 Tage, in denen ein Weibchen über zwei bis drei Wochen bis zu 54 Eier in verklebten Clustern ablegte. Bei Käfighaltung mehrerer Tiere färbten sich die Männchen allmählich schwarz.

1 Einleitung

Die süd-/südosteuropäisch verbreitete Wanstschrecke erreicht in Deutschland ihren nordwestlichen Arealrand, mit einer ausgedehnten, kompakten Exklave auf staudenreichen Frisch- und Gebirgswiesen der Schwäbischen Alb, einem schmalen Verbreitungsband entlang der ehemaligen innerdeutschen Grenze zwischen Südwest-Thüringen und Bayern sowie mit singulären Vorkommen im Allgäu und in Mittelthüringen (zusf. GÖTZ 1936, DETZEL 1988, 1998, KÖHLER 2001, SCHREIBER & NUNNER 2003). Während diese Verbreitung in Deutschland

auch lokal mittlerweile recht gut dokumentiert ist, sind Embryonal- und Juvenilentwicklung (einschließlich Überwinterung und Stadienzahl) dieser mit Abstand größten heimischen Sichelschreckenart noch immer ungenügend erforscht. Dabei verdanken wir die fundiertesten biologischen Kenntnisse über diese Art einer sieben Jahrzehnte zurückliegenden Populationsstudie (im Freiland und Labor), ausgelöst durch eine Massenvermehrung im Jahre 1947 in der Baar (südwestlichen Schwäbischen Alb), bei der *Polysarcus denticauda* zum Schädling in Feldkulturen wurde (ENGEL 1951). Dabei betrachtete ENGEL die Art noch als univoltin und gab für die Juvenilen mindestens fünf Häutungen (wahrscheinlich mehr) an. Erst in den 1970/80er Jahren entdeckten J. C. Hartley und S. Ingrisch unabhängig voneinander deren zweijährige Embryonalentwicklung, jeweils kurz erwähnt in HARTLEY (1990) und INGRISCH & KÖHLER (1998).

Neuerdings konnten bei einer Studie zur Eichelborner Population (Mittelthüringen) weitere Anhaltspunkte zur Ei- und Juvenilentwicklung gewonnen werden, die jedoch fragmentarisch blieben (KÖHLER et al. 2010). Diese Untersuchungen wurden 2014-2016, diesmal mit Initialtieren aus dem Grünen Band in Südwest-Thüringen, wiederaufgenommen und zu einem halbwegs befriedigenden Abschluss gebracht, worüber nachfolgend berichtet wird.

2 Material und Methode

2.1 Herkunft der Initialtiere

Am 25.04.2014 wurden von Jens Kramer zwei weibliche und zwei männliche Nymphen (vgl. Tab. 8) der Wanstschrecke im NSG "Grenzstreifen am Galgenberg" bei Mendhausen in Südwest-Thüringen gefangen (KRAMER 2016), gekäfigt und am 26.04. an G. K. übergeben. Die beiden "Pärchen" kamen im Institut für Ökologie der FSU Jena in getrennte Käfige jeweils mit *Taraxacum*, *Plantago* und *Geranium* als Futterpflanzen sowie geknülltem Papierhandtuch als Kletterhilfe (und später teils auch Ablagemedium). Vom 26.04.-16.05. sind einige Körpermaße an den vier lebenden Individuen zu vier Zeitpunkten mit einem elektronischen Messschieber (mit zwei Nachkommastellen) für die spätere Stadienbestimmung genommen worden. Nach Beginn der Adulthäutung (ab 16.05.2014) wurde in jeden Käfig noch ein Ablagebehälter mit feucht gehaltenem Gartenerde/ Sand-Gemisch gestellt, und am 25./26.06., dem Todeszeitpunkt beider Weibchen, die Haltung beendet.

2.2 Eihaltung und Embryonalentwicklung

Die Eiablagen beider Initialweibchen verteilten sich nach den Kontrollen der Papierhandtücher und Ablagebehälter über etwa zwei Wochen, vom 28.05.-10. 06.2014. Am 23.06. wurden die Schalen und Käfige letztmalig (und erfolglos) auf Eier kontrolliert. Die insgesamt gefundenen 107 Eier wurden aufgeteilt und verschiedenen Regimes (Wärme/Kühle, Wasserverfügbarkeit) ausgesetzt; die 'Überwinterung' erfolgte in einem Kühlschrank bei Temperaturen um 7 °C. Zur Feststellung des embryonalen Entwicklungsstandes sind in Abständen einige Eier aufgestochen und die Stadien nach INGRISCH & KÖHLER (1998, an *Decticus verrucivorus*) bestimmt worden (vgl. Tab. 1 u. 2). Zur Verfolgung des Eiwasserhaushaltes wurden 37 Eier in Fünferreihen (als individuelle Nummerierung) untereinander in zwei Petrischalen auf eine feingesiebte Erde/Sand-Mischung

gelegt und in größeren Zeitabständen mit einer Spiralfederwaage (Messbereich 15 mg, Ablesegenauigkeit 0,01 mg (im Text auf eine Nachkommastelle gerundet) gewogen, von denen letztlich 29 Eier in die Auswertung einbezogen werden konnten. Einige Eier waren nämlich schon zu Beginn zu schwer (mit Wägeschälchen!) für den Messbereich und wurden nicht berücksichtigt, andere wurden erst nach Wasseraufnahme zu schwer und deren Massen sind nachfolgend mit > gekennzeichnet worden (vgl. Tab. 3 u. 4).

Die vom einen Weibchen der F1-Käfiggeneration etwa vom 10.-14.06.2016 abgelegten 18 Eier wurden am 20.06. gewogen, um die Eimasse nach Ablage zu bestimmen. In der Folge sind diese Eier in eine Petrischale auf nassen Sand gelegt und am 16.08. abermals gewogen sowie fünf Eier zur Embryonenkontrolle aufgestochen worden. Die Eier wurden weiter in Wärme gehalten und am 04.01.2017 zur Embryonenkontrolle aufgestochen.

2.3 Juvenilentwicklung

Nach dem Schlupf von insgesamt 10 Larven der F1-Käfiggeneration am 19.04.2016 wurden diese auf zwei Käfige (5 + 5) aufgeteilt, von denen der eine auf einer SSO-seitigen Fensterbank des Institutsarbeitszimmers, der andere auf einem W-seitigen Wohnungsbalkon platziert wurde. In jeden Käfig kam ein vorbereiteter HOBO-Thermologger zur Temperaturaufzeichnung (stündlich, 19.04.-31.05.), um Hinweise zur temperaturabhängigen Entwicklungsgeschwindigkeit der Juvenilen zu bekommen. Als Futter wurden *Plantago*, *Geranium*, *Galium* und *Taraxacum* angeboten und in unterschiedlichem Maße auch gefressen.

Nach Häutungen (Exuvienfunden) oder sichtlichen Größenveränderungen sind die Juvenilen mit einer Federstahlpinzette herausgenommen und lebend über mm-Papier in Körper-, Hinterschenkel- und Ovipositorlänge vermessen worden. Dieselbe Prozedur wurde bei toten Tieren und Exuvien (hier nur Hinterschenkel unversehrt) angewandt.

2.4 Imaginalentwicklung

Aus der Haltung und Zucht heraus entwickelten sich in der Initial- und der F1-Käfiggeneration zusammengenommen 10 Tiere zu Imagines (5 ♀♀ + 5 ♂♂), die über ihre Lebensdauer (Mai-Juni 2014 und 2016) kursorisch beobachtet wurden, woraus sich noch Hinweise zur Körperumfärbung, Gesangsaktivität (♂) und Fortpflanzung (♀) ergaben. Die Tiere (solitär und gregär) sind anschließend genadelt, trocken präpariert und auf die obige Weise vermessen worden (coll. G. Köhler).

3 Ergebnisse

3.1 Embryonalentwicklung, Überwinterung und Schlupf

Die Embryonen der von Ende Mai bis Mitte Juni 2014 abgelegten Eier entwickelten sich in Wärme bis Anfang November 2014 so geringfügig, dass sie anfangs für unbefruchtet gehalten wurden, wobei die Embryonen auch späterhin nicht immer eindeutig auszumachen waren. Klar identifizierbare hyaline, flach hantelförmige Embryonen auf den aus lauter kleinen gelben Kügelchen bestehenden Dottermassen verblieben in einer Frühen Anatrepsis (20-25% Entwicklung), wonach sie sich im Jahr der Ablage (ungeachtet einer anschließenden mehr-

monatigen Wärmeperiode) kaum entwickelten und in diesem frühen Embryonalstadium (Initialdiapause) das erste Mal überwinterten (Tab. 1). Auch bei den von der F1-Käfiggeneration von Ende Mai bis Mitte Juni 2016 abgelegten Eiern befanden sich die Embryonen zwei Monate später (Mitte August) noch in einer Frühen Anatrepsis. Unter den dann Anfang Januar 2017 (nach etwa sieben Monaten in Wärme) kontrollierten Eiern fand sich jedoch ein einziger Embryo von 2 mm Länge bereits in einem späten Mesentrepses-Stadium.

Tab. 1: Eihaltung von der Ablage (2014) bis zum Schlupf (2016) von *Polysarcus denticauda*.

Datum	**Eizahl / Eihaltung**	**Embryonal-/Eizustand**
28.05.-10.06.14	Ablage ♀ 1 + ♀ 2 = 54+53 = 107 Eier (davon 59 in Erde/Sand und 48 zwischen Papierhandtücher)	
10.-23./25.06.	keine weiteren Ablagen, ♀♀ am Ende tot	
23.06.	107 Eier in Petrischale, feucht, Wärme (Arbeitszimmer, Fensterbank)	
14.08.	5 Eier geöffnet	nur gelbe Dottermassen, keine Embryonen gefunden
05.11.	5 Eier geöffnet	einzelne Embryonen auf Dotter in Früher Anatrepsis (~20-25%)
	37 Eier weiter in Erde/Sand, trocken, Wärme → separat für sukzessive Wägungen (vgl. Tab. 4)	
	60 Eier in Erde/Sand, Kühlschrank [~7 °C]	
	Erste Überwinterung	
31.03.15	60 Eier aus Kühle in Wärme (Zimmertemp.)	
10.06.	kein Schlupf, 1 Ei geöffnet	Embryo ~70% entwickelt
22.06.	57 Eier gefunden, 7 geöffnet	Embryonen ~70/>70/80% entwickelt
06.08.	noch 50 Eier, 2 geöffnet	Embryonen 85% entwickelt
23.10.	noch 48 Eier, 4 geöffnet 44 Eier in Kühlschrank [~7 °C]	Embryonen 90/95/100% entwickelt
	Zweite Überwinterung	
19./20.04.16	44 Eier in Wärme 27 übrige Eier in Erde/Sand, weiter in Wärme	davon 13 am Schlüpfen (unmittelbar aus der Kühle), 4 vertrocknet
21.05.	27 Eier zur Endkontrolle - Abschluss Eihaltung	10 leer (= noch geschlüpft), 6 vor Schlupf bzw. im Ei stecken geblieben, 1 Späte Anatrepsis, 10 verpilzt (davon 2 vor Schlupf)

Nach einer (ersten) Überwinterung kamen die 2014er Eier dann Ende März 2015 erneut in Wärme, und nach stetig voranschreitender Embryonalentwicklung erreichte diese bis Ende Oktober 2015 das schlupfreife Stadium (Tab. 1 u. 2). Doch es kam noch nicht zum Schlupf (was phänologisch auch verhängnisvoll wäre), und die Eier (in Finaldiapause) wurden ein zweites Mal überwintert.

Erst im April 2016, als die Schalen mit den Eiern in Wärme kamen, konnte schon unmittelbar nach deren Entnahme aus dem Kühlschrank (~7 °C) bei einigen Eiern das (bei Phaneropterinen typische) seitliche Aufbrechen und teilweise Herausschieben der grünlichen (vermiformen) Larven beobachtet werden (Tab. 1, Abb. 1).

Tab. 2: Körpermerkmale von sich nach der ersten Überwinterung entwickelnden Embryonen. Entwicklungs- und Stadien-Einschätzung nach INGRISCH & KÖHLER (1998).

Merkmal/Datum	**10.06.15**	**06.08.15**	**23.10.15**
Nach 1. Überw.	2,5 Monate in Wärme	5 Monate in Wärme	7 Monate in Wärme
Länge	3 mm	6-6,5 mm	6,5-7,2 mm
Rücken	auf ganzer Länge offen	geschlossen	geschlossen
Augenfarbe	ohne	ohne-dunkelbraun	dunkelbraun
Antennen	1,2 mm, Segmentierung angedeutet	3 mm, fadenförmig, Segmentierung angedeutet	4 mm, bis Abdomenmitte, Glieder gut erkennbar
Taster / Mandibel	beginnende Segmentierung	4-gliederig angedeutet, Mandibel weich, unbezahnt	fein behaart, Mandibel dunkel bezahnt
Extremitäten	S-förmig, Femur-Tibia-Tarsus (± gebogen, angedeutete Segmentierung	Coxa-Femur-Tibia-Tarsus (5-gliederig, mit Doppelkralle)	wie zuvor, etwas verlängert, mit Härchen
Postfemur	~1 mm, glatt	2,5 mm, glatt, bis 2. Abdomendrittel	3 mm, fast bis Abdomenende, mit Härchen und Dörnchen
Cerci	[Hlb abgerissen]	spitzkegelig	spitzkegelig
Entwicklung	50%	90%	100%
Stadium	**14 (Mesentrepses)**	**23 (Ausdifferenzierung)**	**25 (Ausdifferenzierung)**

Abb. 1:
Nach der zweiten Überwinterung von *Polysarcus denticauda* fanden sich halbgeschlüpfte (vermiforme) Erstlarven bereits in den unmittelbar aus dem Kühlschrank (um 7 °C) genommenen Erdschalen, 20.04.2016.
Foto: Köhler.

Der Anteil an befruchteten Eiern in der Initialgruppe (n=107) ließ sich aufgrund einiger Unwägbarkeiten (Embryo anfangs schwer zu sehen, verpilzte Eier) nicht genau bestimmen, dürfte aber bei über 80% gelegen haben. Der letztliche Schlupfanteil lag bei knapp 50%, wenn sämtliche leeren Eihüllen (die aber nicht genau der Zahl an Erstlarven entsprachen) als geschlüpft gezählt werden. Die leeren, pergamentartigen hellbraunen Eischalen (Abb. 1) hatten innen eine prächtige, rotgolden glänzende Auskleidung.

3.2 Eimassen und Wasserbudget

Die von 18 Eiern der F1-Käfiggeneration am 20.06.2016 bestimmte Eimasse unmittelbar nach Ablage betrug im Median 12,3 mg, von 11,8 mg bis >12,9 mg (Tab. 3).

Tab. 3: Eimassen von *Polysarcus denticauda* nach Ablage (♀ F1-Käfiggeneration) und nach Wasseraufnahme in den ersten zwei Monaten. > = Wägebereich überschritten.

Ei-Nr.	**Eimasse (mg)**		**Wasseraufnahme**	
	20.06.16	**16.08.16**	**mg**	**%**
1	12,9	-	-	-
2	12,0	>12,9	>0,9	>7,5%
3	12,5	>12,9	>0,4	>3,2%
4	12,4	>12,9	>0,5	>4,0%
5	12,3	12,7	0,4	3,3%
6	11,9	-	-	-
7	12.1	-	-	-
8	12,3	12,3	0	0
9	12,6	12,7	0,1	1%
10	12,2	12,5	0,3	2,5%
11	>12,9	>12,9	-	-
12	12,2	-	-	-
13	11,8	(12,1)	0,3	2,5%
14	11,8	(12,2)	0,4	3,4%
15	>12,9	>12,9	-	-
16	>12,9	>12,9	-	-
17	11,8	(12,4)	0,6	5,1%
18	12,4	(12,8)	0,4	3,2%
Median	**12,3**		**0,4**	**3,3%**
Min-max	**11,8->12,9**		**0->0,9**	**0->7,5%**

Die am 05.11.2014 (also fünf Monate nach Ablage) gewogenen Eier (der Initialgeneration) wogen im Median 12,4 mg, von 11,5 mg bis 13,4 mg (Tab. 4). Die 2016er Eier nahmen im Laufe von zwei Monaten nach Ablage nur 0 bis >7,5% an Masse zu, also an Wasser auf (Tab. 3). Ebenso zeigte sich dies in den geringfügig höheren Eimassen der 2014er Gruppe vor der ersten Überwinterung Anfang November, verglichen mit der Anfangseimasse Mitte Juni 2016 (vgl. Tab. 4 mit Tab. 3). Demzufolge nahmen die Eier aufgrund der (auf Früher Anatrepsis) stagnierenden Embryonalentwicklung im laufenden Ablagejahr nur sehr wenig Wasser auf, waren dadurch aber recht austrocknungsresistent. Wurden sie nämlich in diesem frühen Stadium über 7,5 Monate völlig ohne Kontakt-

wasser (bei Raumluftfeuchte) gehalten, verloren sie zwar zwischen 15,7% und 41,0% ihres Eiwassers. Doch bei anschließender 1,5-monatiger ständiger Wasserverfügbarkeit, nahmen immerhin noch 17 Eier wieder an Masse zu (von 2% bis 56,3%, davon sieben schwerer als zuvor), während 12 Eier offenbar nicht mehr zur Wasseraufnahme in der Lage waren (Tab. 4).

Tab. 4: Veränderung der Eimassen (in mg) von *Polysarcus denticauda* nach 7,5-monatiger trockener und anschließender 1,5-monatiger feuchter Haltung. Ablage: 28.05.-10.06.2014. Von den 37 einbezogenen Eiern zweier Weibchen sind nur jene mit genau messbaren Anfangsmassen (n=29) aufgeführt; > = Wägebereich überschritten.

Ei-Nr./Datum **Weibchen 1**	**ab 05.11.14 trocken**	**18.12.14 trocken**	**20.06.15 trocken, ab hier nass**	**05.11.14-20.06.15** **Verlust**	**04.08.15 nass**	**20.06.-04.08.15** **Zunahme**
1	13,4	13,0	11,3	15,7%	11,6	2,7%
4	12,6	12,2	9,9	21,4%	11,8	19,2%
5	12,3	11,7	9,3	24,4%	9,9	6,5%
6	12,2	11,6	8,6	29,5%	>13,1	>52,3%
8	12,2	11,3	7,3	40,2%	7,9	8,2%
10	11,9	11,0	8,0	32,8%	7,4	-
11	12,7	11,9	7,8	38,6%	10,0	28,2%
14	11,9	10,9	7,1	40,3%	10,9	53,5%
15	12,2	11,1	7,2	41,0%	7,2	-
16	11,5	10,4	7,0	39,1%	6,8	-
17	13,0	12,5	10,6	18,5%	>13,1	>23,6%
Weibchen 2						
18	11,6	11,0	8,4	27,6%	9,4	11,9%
19	11,7	10,8	7,2	38,5%	9,3	29,2%
20	12,6	12,0	9,5	24,6%	>13,1	>37,9%
21	12,6	12,1	9,7	23,0%	9,5	-
22	12,5	12,0	9,6	23,2%	9,5	-
23	12,8	12,2	9,4	26,6%	6,9	-
24	12,5	12,1	10,3	17,6%	>13,1	>27,2%
26	11,5	10,9	8,0	30,4%	12,5	56,3%
27	13,2	12,6	9,9	25,0%	10,1	2,0%
28	11,5	10,9	8,5	26,1%	8,5	-
29	13,2	12,4	8,6	34,8%	7,5	-
31	12,4	11,7	9,0	27,4%	12,3	36,7%
32	11,9	10,8	7,4	37,8%	7,3	-
33	12,0	11,5	9,9	17,5%	>13,1	>32,3%
34	12,7	12,0	8,7	31,5%	7,5	-
35	11,5	10,7	7,6	33,9%	6,6	-
36	12,5	11,8	8,9	28,8%	9,3	4,5%
37	12,8	11,4	7,6	39,2%	7,6	-
Median, ges.	**12,4**		**8,6**	**28,8%**		
Min - max	**11,5-13,4**		**7,0-11,3**	**15,7-41%**		**2-56,3%**

3.3. Stadienfolge und Juvenilentwicklung

Die Zahl der Juvenilstadien bei *P. denticauda* lässt sich insofern schwer bestimmen, weil zum einen die Exuvien innerhalb kurzer Zeit nach der Häutung meist restlos (vom selben Tier oder von einem anderen?) gefressen werden, und zum anderen die Tiere mehr oder weniger kontinuierlich wachsen, so dass Stadiensprünge (selbst bei Kopplung von Körper- und Postfemurlängen) oft nicht klar auszumachen sind. Der hier eingeschlagene Weg verbindet beides, indem sowohl die wenigen Exuvien(reste) als auch und vor allem die Juvenilen und deren Längen der (auch bei Exuvien oft vollständig erhaltenen) Postfemora herangezogen werden. Dazu standen aus der F1-Käfiggeneration (2016) 10 L1 in zwei Käfigen zur Verfügung. Auf dem Wohnungsbalkon schafften es nur zwei Tiere (von fünf – Geschlecht unbekannt) bis zum fünften Stadium, in dem sie dann verstarben (Tab. 5). Eine vollständige Entwicklungsreihe ergab sich nur am Institutsfenster mit fünf und zuletzt vier Individuen (1 ♀, 3 ♂♂, Tab. 6). Weiterhin standen insgesamt 14 Exuvien(reste), die meist nicht individuell zuordenbar waren, und sechs tote Juvenile zur Verfügung (Tab. 7). Auf diese Weise ließen sich morphometrisch sieben Juvenilstadien ausmachen. Ab dem sechsten (vorletzten) Stadium weist das Weibchen im Vergleich zum Männchen etwas längere Postfemora auf, während sich die Geschlechter in den Körperlängen kaum unterscheiden.

Tab. 5: Stadienfolge anhand von Körpermaßen (mm) lebender juveniler Wanstschrecken, gehalten auf Wohnungsbalkon. Messungen auf Millimeter-Papier mit 0,5 mm Ablesegenauigkeit. Maßabfolge zwischen den Terminen nicht individuengenau.

Datum	Körperlänge	Postfemur	Stadium
20.04.16	Schlupf – keine Maße		L1
29.04.	keine Maße		L1
04.05.	6		L2
	6		L2
	6		L2
	6		L2
	7		L2
07.05.	7,5	6	L3
	7,5	6	L3
	7,5	6	L3
	8	6	L3
	7,5	6,5	L3
13.05.	8	6	L3
	9,5	6	L3
	10	6	L3
	9	6,5	L3
21.05.	8	7	L3
	11	8	L4
	12	8	L4
27.05.	10	7	L4
	10	8	L4
02.06.	12	10	L5
	12	10	L5
07.06.16	12	10	L5♂

Tab. 6: Stadienfolge anhand von Körpermaßen (mm) lebender juveniler Wanstschrecken, gehalten auf Fensterbank im Institut. Messungen auf Millimeter-Papier (mm) mit 0,5 mm Ablesegenauigkeit. Maßabfolge zwischen den Terminen nicht individuengenau.

Datum	Körperlänge	Postfemur	Ovipositor	Stadium
20.04.16	Schlupf – keine Maße			**L1**
29.04.	8	4,5		**L2**
	6	5		L2
	8	5,5		L2
	8,5	5,5		L2
03.05.	9,5	6,5		**L3**
	9,5	6,5		L3
	10	7		L3
	10	7		L3
	10	7		L3
06.05.	10	7		L3
	10	8		**L4**
	10	8		L4
	12	8,5		L4
	12,5	7,5		L4
09.05.	13	7		L4
	11	8		L4
	12	11		**L5**
	13	11		L5
	12 ♀	10,5 ♀		L5
11.05.	10	8		L4
	14	10		L5
	15	11		L5
	18	11		L5
	16 ♀	10 ♀		L5
17.05.	12!	12		**L6**
	19	12		L6
	20	12		L6
	21	13		L6
	22 ♀	15 ♀	7 ♀	L6
20.05.	22	12		L6
	24	16		**L7**
	23	17		L7
	20 ♀	18 ♀	12 ♀	L7
26.05.	26	16		L7
	28	16		L7
	27	17		L7
	29 ♀	18 ♀	13 ♀	L7
31.05.16	28	21		**ad. ♂**
	29	20,5		ad. ♂
	30	21		ad. ♂
	26 ♀	23 ♀	19 ♀	ad. ♀

Tab. 7: Stadienabgrenzung anhand von Maßen (mm) bei Exuvien und toten Juvenilen von *Polysarcus denticauda*. Schlupf am 20.04.2016, Messung auf Millimeter-Papier. Individuen durch Schrägstriche getrennt, Kl – Körperlänge (bei guter Erhaltung).

Datum	Material	Postfemur	Ovipositor	Stadium
Institutsfenster				
03.05.16	Exuvien	4 / 4	---	L1
06.05.	Exuvien	5,5 / 5,5	---	L2
09.05.	Exuvien	7,5-8	---	L3
17.05.	Exuvien	9,5-10	---	L4
18.05.	totes juv. ♂	8,5 (Kl 12)	---	L4
18./19.05.	Exuvien ♂ ♀	12,5 / 12,5 13-13,5	--- 7,5	L5 L5
Wohnungsbalkon				
04.05.16	totes juv., trocken	4	---	L1
07./08.05.	Exuvien totes juv., trocken	4,5 / 4,5 / 4,5 5-5,5	--- ---	L2 L2
21.05.	Exuvie totes juv., ♀ totes juv., ♀	6 6 (Kl 7) 7,5 (Kl 10)	--- ~0,8 ~1,2	L3 L3 L3
30.05.	tot bei Häutung, Hlb angefressen	7,4	---	L4
02.06.16	Exuvienrest	7,5	---	L4

Unter Käfighaltung an zwei thermisch unterschiedlichen Stellen (Institutsfenster vs. Wohnungsbalkon) ergaben sich einige Anhaltspunkte zur Temperaturabhängigkeit. So dauerte die vollständige Juvenilentwicklung bei Ø 22,2 °C (und Tages-Ø von 17,8 °C bis 25,9 °C) etwa 40 Tage, während bei Ø 16,5 °C (und Tages-Ø von 6,6 °C bis 23,7 °C) die Juvenilen in diesem Zeitraum nur das 4./5. Stadium erreichten (Abb. 2, vgl. dazu Tab. 5 u. 6). Die aus den Tageswerten errechnete Temperatursumme belief sich bis zur L4 auf 304 Tagesgrade, der Entwicklungsnullpunkt (bis zur L4/5) lag bei 4,5 °C bis 6 °C.

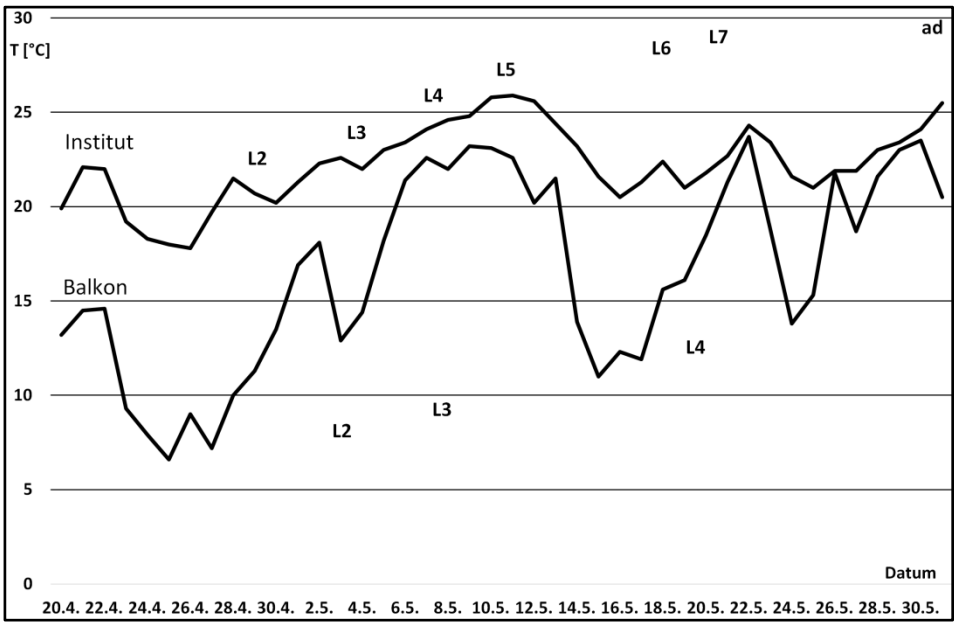

Abb. 2: Juvenilentwicklung der Wanstschrecke bei zwei Temperaturverläufen vom 20.04. bis 30.05.2016, beginnend mit jeweils fünf Larven (vgl. Tab. 5 u. 6).

3.4 Imaginalentwicklung

Die vier Initialtiere 2014 häuteten sich im Zeitraum vom 26.04.-16.05. zwei- bis dreimal, bis zum ersten adulten Männchen (Tab. 8). Von den Imagines überlebten die beiden Weibchen etwa 40 Tage und ein Männchen erreichte 30 Tage, während das zweite Männchen nach 40 Tagen (Haltungsende) getötet wurde. In der F1-Käfiggeneration im Mai/Juni 2016 blieben von den insgesamt 10 Larven am Ende (und nur im Institutskäfig) noch vier übrig, die sich zu Imagines (1 ♀ + 3 ♂♂) entwickelten. Dabei starb das adulte Weibchen schon nach 10 Tagen und ein Männchen nach 27 Tagen, woraufhin die beiden übrigen Männchen ebenfalls getötet wurden.

Bereits während der Juvenilentwicklung (2016) wurden die anfangs überwiegend grünlichen Tiere durch Verbreiterung des dunklen Rückenstreifens (bei grünen Seiten) und dichter Punktierung zunehmend dunkler, bis schließlich das adulte Weibchen dunkelgrünbraun und die Männchen nahezu schwarz geworden waren (Abb. 3). Bezüglich morphometrischer Unterschiede zwischen Solitär- und Gregärtieren ergaben sich aufgrund der insgesamt wenigen Imagines nur tendenzielle Hinweise, nach denen die Gregärtiere (♀, ♂) ein etwas kürzeres Pronotum aufwiesen, während Postfemur- und Ovipositorlängen im Überlappungsbereich lagen (Tab. 9).

Tab. 8: Längenmaße (in mm) bei den Initialtieren (aus Freiland: 25.04.2014, Grenzstreifen b. Mendhausen) bis zur ersten Imaginalhäutung. In Klammern: jeweiliges Exuvienmaß aus vorheriger Häutung.

Ind./Länge	**26./28.04.**	**05.05.**	**12./14.05.**	**16.05.14**
♀1	**L5**	**L6**	**L7**	
Körper	19,0	23,5	24,7	
Pronotum	5,3	7,5	9,0	
Postfemur	12,3	15,0	20,8	
Ovipositor	6,0	14,2	17,9	
♀2	**L5**	**L5**	**L6**	**L7**
Körper	14,5	18,7	---	24,5
Pronotum	(3,8) 5,1	6,0	6,9	8,2
Postfemur	(9,5) 11,2	11,4	14,0	19,0
Ovipositor	(2,9) 4,8	6,5	11,0	15,6
♂1	**L6**	**L6/7**	**L6/7**	
Körper	18,0	20,5	17,0	
Pronotum	5,2	(5,8) 7,9	(7,0) 7,9	
Postfemur	13,0	(13,2) 16,8	(16,0) 16,4	
♂2	**L6**	**L6/7**	**L7**	**ad. ♂**
Körper	17,0	17,0	23,1	26,1
Pronotum	5,8	7,8	7,3	9,0
Postfemur	13,1	15,6	(15,4) 15,3	22,0

Tab. 9: Maße (in mm) trocken präparierter Solitär- (2014) und Gregärimagines (2016) von *Polysarcus denticauda*; Individuen durch Schrägstriche getrennt; coll. G. Köhler.

Sex / Parameter	**Pronotum**	**Postfemur**	**Ovipositor**
Solitär-♀	8,7 / 9,7	18,9 / 20,7	16,9 / 19,1
Gregär-♀	8,6	21,9	17,7
Solitär-♂	9,4 / 10,1	20,4 / 21,4	---
Gregär-♂	8,7 / 9,0	20,0 / 21,0	---

Abb. 3:
Schon bei vier Individuen im Käfig verfärbten sich männliche Wanstschrecken schwarz, 30.05.2016. Foto: Köhler.

Als Futterpflanzen für die Imagines wurden Blätter von *Arctium, Geranium, Medicago, Plantago, Rubus, Taraxacum* und *Trifolium* angeboten und diese in unterschiedlichem Maße auch ge- und befressen. Dabei hatten die Imagines meist noch bis kurz vor ihrem natürlichen Tod gefressen, wie die durchgehende Kropf- und Darmfüllung der ausgenommenen Tiere zeigte. In ihrem Verhalten nahmen bereits juvenile, besonders aber adulte Wanstschrecken geradezu komische Positionen ein. So lungerten sie in Ruhephasen oder beim sich Sonnen mitunter regelrecht im Käfig oder auf den *Geranium*-Blattschirmen herum, legten sich mit angezogenen Beinen halb auf die Seite und schienen sich tot zu stellen (Abb. 4).

Abb. 4:
Adultes *Polysarcus*-Männchen beim sich Sonnen im schmalen Einstrahlungsbereich des Käfigs, 16.05. 2014. Foto: Köhler.

Die Männchen begannen 1-4 Tage nach der Imaginalhäutung zu singen (Maximum des Frequenzspektrums bei 21-23 kHz), und zwar unter Sonneneinstrahlung sowohl vor- als auch nachmittags, und einmal schon früh gegen 8.30 Uhr. Die Gesangsaktivität (♂♂, aber auch ♀♀ singen) zog sich über zwei bis drei Wochen hin, wobei ein Männchen sogar beim Fressen stridulierte (oder beim Singen fraß). Ungeachtet dieser andauernden Aktivitäten konnte weder jemals eine Paarung beobachtet noch eine Spermathophore - die nach ENGEL (1951) 4-5 Tage herumgetragen und täglich befressen wird - oder deren Rest an einem Weibchen gefunden werden.

Bei der Eiablage bog das Weibchen seinen Hinterleib zwar in Richtung Kopf (Abb. 5), doch eine Beteiligung der Mundwerkzeuge ließ sich nicht beobachten. Die Eiablage setzte 10-14 Tage nach der Imaginalhäutung (♀) ein und hielt in Schüben bis zu drei Wochen an, danach starben die Weibchen. Die Eizahlen pro Weibchen lagen 2014 bei 53 (+ 8 legereife Eier in den Ovariolen) und 54 (ohne weitere legereife Eier), und 2016 bei einem früh gestorbenen Tier nur bei 18 Eiern (+ 13 weitere in den Ovariolen). Die graubraunen Eier waren weniger einzeln zu finden, sondern meist zu mehreren zusammengebacken, wobei solche Cluster 2-8 Eier enthalten konnten, die mit einer zähen Masse aneinandergeklebt waren (Abb. 6).

Abb. 5:
Wanstschrecken-Weibchen bei versuchter Eiablage in ein Papierhandtuch, 04.06.2014. Foto: Köhler.

Abb. 6:
Ei-Cluster vom *P. denticauda* mit aneinandergeklebten, von einer Sandhülle umgebenen Eiern, 26. 06.2014. Foto: Köhler.

4 Diskussion

Aus Beobachtungen in Wildpopulationen der Wanstschrecke weiß man schon lange um einige Entwicklungsbesonderheiten, deren Erklärung großenteils in der Embryonalentwicklung zu suchen ist. Die hier vorgestellten Ergebnisse bestätigen dabei einige Vermutungen und Kenntnisse, schließen aber auch die eine oder andere Lücke in der Kausalkette.

Zum einen tritt die Art (als Eiüberwinterer!) schon sehr früh auf und entwickelt sich rasch bis zur Imago. Der Schlupfbeginn ist jedoch meist nur grob bekannt, da die in der Krautschicht versteckt lebenden frühen Larven nur selten erfasst worden sind. In der Eichelborner Population (bei Erfurt) begann die Juvenilentwicklung etwa Mitte April und erstreckte sich bis zur Imaginalhäutung Ende Mai/Anfang Juni (KÖHLER et al. 2010). Auch für Baden-Württemberg (Schwäbische Alb) sind die ersten Imagines für denselben Zeitraum (zusf. DETZEL 1988, 1998) und für Bayern (Grünes Band) ab Anfang Juni belegt (zusf. SCHREIBER & NUNNER 2003). Dies ist dadurch zu erklären, dass die Embryonen seit dem Vorherbst schon voll entwickelt sind und die Larven im Frühjahr bereits bei niedrigen Temperaturen (um 7 °C) aus den Eiern schlüpfen. Da auch der Nullpunkt für die Juvenilentwicklung in diesem niedrigen Bereich liegt, verläuft diese selbst bei mäßigen Frühjahrstemperaturen (ausgenommen Kälteeinbrüche, ENGEL 1951) - offenbar noch beschleunigt durch Sonnenbäder - sehr schnell.

Zum anderen registrierte man bei Wanstschrecken schon mehrfach aufeinanderfolgende Jahre mit hohen und niedrigen Populationsdichten, was eine zweijährige Generationenfolge nahelegte, nach der die Nachkommen aus diesjährigen Eiern erst im übernächsten Jahr schlüpfen. So trat die Art in den französischen Meeralpen in Zweijahresabständen (1964, 1966, 1968) als Schädling auf (COMMEAU & MALABRE 1969, zit. nach HARTLEY 1990). Im ehemaligen thüringisch-bayerischen Grenzstreifen bei Irmelshausen folgte auf ein stärkeres Jahr 1992 ein bedeutend schwächeres 1993 (ROTHHAUPT 1994), ebenso bei Eichelborn nach groben Schätzungen 1997 und 1998 und auf einer genauer untersuchten Probefläche 2008 und 2009 (KÖHLER et al. 2010). Erst HARTLEY (1990) vermerkte in einer Auflistung der Diapauseformen bei Tettigoniiden den *Polysarcus denticauda* erstmals als 'normalerweise zweijährige Art' mit einer (fakultativen) Initialdiapause, die bei früh abgelegten Eiern eine zweijährige Entwicklung forciert (vermutlich Hartley, unpubl.). Wohl erst aus Untersuchungen von Ingrisch (unpubl.) ergab sich für diese Art aber noch eine Finaldiapause (zusf. in INGRISCH & KÖHLER 1998). Die hier vorgelegten Befunde bestätigen beide Diapausen und ergänzen sie insoweit, als es sich dabei um definitiv obligatorische Diapausen handelt, die zwangsläufig eine zweijährige Entwicklung generieren.

Von Unterschieden in Färbung und Morphometrie zwischen Tieren aus Normal- und aus Massenpopulationen weiß man vor allem aus den geradezu spektakulären Gradationen dieser Art, wie 1947 im Burgenland (EBNER 1950/51, ohne Dichteangaben) und in den Piemontesischen Alpen (DELLA BEFFA 1948: 60-80 Ind. pro m²) sowie 1948 in der Baar der Schwäbischen Alb (ENGEL 1951: max. 20-27 Ind. pro m²). Obgleich zuvor schon beschrieben, wurden 1947 im Piemont die ersten melanistischen Individuen dieser Art für Italien registriert (DELLA BEFFA 1948). Auch EBNER (1950/51) vermerkte im Burgenland 90% sehr dunkle Tiere, dabei die Männchen fast schwarz und die etwas helleren Weibchen schwarzgrün. Und bei Käfighaltung konnte HARTLEY (1986) eine Melanisierung bereits im Laufe der Juvenilentwicklung beobachten. Diese hier ebenfalls bei Käfighaltung beobachtete Umfärbung ist sicherlich eine Folge hoher Dichte, entsprachen doch selbst nur vier Tiere in einem Käfig von 15×15 cm Grundfläche (=0,0225 m²) immerhin einer hochgerechneten Dichte von knapp 180 pro m².

Beide Formen unterschieden sich auch in den Körpermaßen: gregäre Tiere waren etwas kleiner, hatten kürzere Pronotum- und Ovipositorlängen, aber etwas längere Postfemora (DELLA BEFFA 1948). An den wenigen hiesigen Tieren ließ sich nach Käfighaltung bestenfalls ein Unterschied in der Pronotumlänge ausmachen. Dass Gregarismus aber auch die Reproduktionsrate bei der Wanstschrecke einschränkt, kann nur vermutet werden, da es hierfür kaum belastbare Zahlen gibt, und ENGEL (1951) als vermeintliche Eizahl jene in geöffneten Weibchen angibt. Aus eigener Haltung liegt dazu nur eine Eizahl von 71 eines einzeln (solitär) gehaltenen Weibchens aus Eichelborn vor (KÖHLER et al. 2010). Dagegen lagen die lebenslangen Ablageraten 2014 (Pärchenhaltung) nur bei reichlich 50 Eiern und 2016 (1 ♀ + 3 ♂♂ im Käfig) bei <20 Eiern bei allerdings stark verkürzter Lebensdauer.

Danksagung

Die vier Nymphen, mit denen das reichlich zweijährige Experiment überhaupt erst beginnen konnte, fing Studienrat Jens Kramer (Hildburghausen) in Südthüringen. Die beiden Thermologger stellte Dr. Winfried Voigt zur Verfügung, das Einrichten und Auslesen am Computer besorgte Frau Dipl. Biol. Silke Schroeckh. Herr Prof. Dr. Klaus Reinhold (Bielefeld) sah das Manuskript kritisch durch und gab einige wertvolle Hinweise.

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

Literatur

DELLA BEFFA, G. (1948): Fase gregaria dell' *Orphania denticauda* Charp. (Orthopt. Tettigoniidae). – Boll. Soc. Entomol. Ital., Genova 78: 68-70.

DETZEL, P. (1988): Zur Biologie und Verbreitung der Wanstschrecke (*Polysarcus denticauda*). – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 63: 259-270.

DETZEL, P. (1998): *Polysarcus denticauda* (Charpentier, 1825) Wanstschrecke. – In: DETZEL, P., Die Heuschrecken Baden-Württembergs. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 187-192.

EBNER, R. (1950/51): Ueber Massenauftreten von Orthopteren oder Heuschrecken in Oesterreich. – Revue pour l'Étude des Calamites, Geneve 12 (28/29): 72-73.

ENGEL, H. (1951): *Orphania (Polysarcus) denticauda* Charp. als Schadinsekt in der Baar. – Ztschr. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz, München 1951(1): 22-41.

GÖTZ, W.H.J. (1936): Klimatische Grundlagen des Vorkommens von *Polysarcus denticaudus* (Orthopt.) im Gebiet der Schwäbischen Alb. – Jahreshefte d. Vereins f. vaterländische Naturkunde in Württemberg, Stuttgart 92: 139-153.

HARTLEY, J.C. (1986): Melanisation in the Bush Cricket *Polysarcus (Orphania) denticaudus*. – Entomologist's Monthly Magazine 122: 1-7. [zit. nach DETZEL (1998)]

HARTLEY, J.C. (1990): Egg biology of the Tettigoniidae. – In: BAILEY, W.J. & D.C.F. RENTZ (eds.): The Tettigoniidae: Biology, Systematics and Evolution. – Springer Verlag, Berlin et al.: 41-70.

INGRISCH, S. & G. KÖHLER (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. – Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 460 S.

KÖHLER, G. (2001): Fauna der Heuschrecken (Ensifera et Caelifera) des Freistaates Thüringen. – Naturschutzreport, Jena 17, 378 S.

KÖHLER, G.; KRAMER, J. & D. STREMKE (2010): Die Wanstschrecke, *Polysarcus denticauda* (Charpentier, 1825), an der Autobahnraststätte Eichelborn bei Erfurt / Thüringen – Nördlichster Vorposten der Art. – Landschaftspflege u. Naturschutz in Thüringen 47(2): 53-69.

KRAMER, J. (2016): Versteckt und bedroht: Die Wanstschrecke *Polysarcus denticauda* im Landkreis Hildburghausen. – Landschaftspflege u. Naturschutz in Thüringen 53(1): 21-31.

ROTHHAUPT, G. (1994): Die Situation der Wanstschrecke *Polysarcus denticauda* in Bayern und Thüringen. – Articulata 9(2): 79-87.

SCHREIBER, R. & A. NUNNER (2003): Wanstschrecke *Polysarcus denticauda* (Charpentier 1825). – In: SCHLUMPRECHT, H. & G. WAEBER (Bearb.), Heuschrecken in Bayern. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 90-92.

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: 2017

Band/Volume: 32_2017

Autor(en)/Author(s): Hawlitschek Oliver, Lehmann Gerlind U. C., Lehmann Arne W., Schmidt Stefan, Glaw Frank, Moriniière J.

Artikel/Article: DNA-Barcoding der Heuschrecken Mitteleuropas: Erfolge, Möglichkeiten, und Grenzen 23-38