Krumme Sprünge mit geraden Flügeln: Evolution, Biologie, Morphologie & Sexualverhalten der Heuschrecken (Orthoptera) – eine Einführung

Armin Landmann

Abstract: **Evolution, Biology, Morphology and Sexual behavior of the Orthoptera – an introduction.**
Ancestors of the recent Orthoptera, ancient members of the Polyneoptera date back to the late Devon about 370 Million years. However, fossil records of modern families are considerably younger with the first appearance of Tettigonoidea in the early Cretaceous (about 140 Mio. years ago) and of first Caelifera in the Eocene period (55 Mio years ago). The first chapter of this review gives a pictured overview about famous groups related to the Orthoptera (Isoptera, Blattodea, Dermaptera, Mantidae, Phasmatodea) and about the species diversity of these kin groups and of the suborders (Caelifera, Ensifera) and some families of the Orthoptera on a global, European and Central-European scale. Overall, less than one percent of the global, about 14 % of the European but about 90 % of the Central European Orthoptera species can be found in Austria. The 139 indigenous Austrian species comprise 63 species of Ensifera and 76 species of Caelifera which belong to five and four families respectively. The predominance of Caelifera is discussed as a general phenomenon for mountainous countries because thick-skinned grasshoppers in general are better adapted to cold climates.
The second section of the paper at first summarizes some aspects of the general morphology and biology of both suborders of the Orthoptera, e.g. body shape and organization, wing morphology, leg morphology and jumping abilities and sound production. All sections of this review are accompanied by instructive photos and graphic illustrations. Overall there is a strong emphasis on functional ecomorphological aspects. In particular reproductive and mating behavior, sexual selection and specific aspects of genital morphology especially of katydids are dealt with in more detail with specific reference to recent comparative investigations (mainly by K. Vahed, Derby and coworkers) about copulation strategies and male-female conflicts (e.g. nuptial gifts vs. copulation duration and grasping features in males). Thereby two species occurring in Austria, *Anonconotus alpinus* and *Platycleis affinis*, which exhibit extraordinary sexual features and behavior, are highlighted. On the hole, to our knowledge this review offers the first general more comprehensive pictured overview of these fascinating aspects of Orthoptera biology in German language.
In the final chapter of the introduction at hand natural predators of grasshoppers and other threats for this group as well as ancient and modern relationships to humans are presented and possible influences of climate change and other anthropogenic activities on the welfare of Orthoptera are briefly discussed.

Key words: Orthoptera: evolution and diversity; morphology, mating behavior, sexual selection

1. Herkunft, Systematik und Diversität der Heuschrecken

Genese und Verwandtschaften

Mit einer mindestens 400 Millionen Jahre zurück reichenden Geschichte gehören Insekten zwar zu den ältesten Landlebewesen (Grimaldi & Engel 2005), die meisten modernen Insektenordnungen tauchen aber erst vor etwa 250 Millionen Jahren im späten Perm, viele sogar erst ab der mittleren Kreidezeit vor etwa 120 Millionen Jahren auf. Die Stammgruppe der Heuschrecken allerdings, die Polyneoptera, deren deutscher Name (etwa: „Mehrfachneuflügler“) übrigens zeigt, warum sich Deutsch als Wissenschaftssprache schwer tut, sind fossil bereits seit etwa 370 Millionen Jahren belegt. Alle Polyneoptera haben u. a. ein vergrößertes Analfeld im Hinterflügel und einen ähnlichen Flugstil gemeinsam. Zu dieser Großgruppe und damit zur näheren bis entfernteren Verwandtschaft unserer Heuschrecken gehören einige bekannte Insekten mit überwiegend tropisch-subtropischer Provenienz und Artenvielfalt und mit einem ziemlich unterschiedlichen Aussehen. Dieses weicht vielfach recht stark von jenem unserer „Springer“ ab, wie die Bildserie der Abb. 2 zeigt. Neben den Termiten (Isoptera: ca. 3.000 Arten – Abb. 2a), Schaben (Blattodea: über 4.000 Arten, Abb. 2b), oder den Ohrwürmern (Dermaptera: mehr als 2.000 Arten, Abb. 2c) zählen dazu auch die optisch schon recht „schrecklichen“ Fangschrecken oder Gottesanbe-

Denisia **39**, zugleich Kataloge des oberösterreichischen Landesmuseums Neue Serie **184** (2017): 3-26

Abb. 1: Entgegen landläufiger Meinung sind auch heimische Heuschrecken mitunter verblüffend farbenprächtig. Großer Heidegrashüpfer *Stenobothrus lineatus* ♀ (Schiltern/N, 16.8. 2013, Günther Wöss).

terinnen (Mantodea: über 2.300 Arten). Diese eindrucksvollen Insekten sind auch in Österreich mit einer Art, der Europäischen Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*) vertreten. Unsere „Religiöse" kommt zwar in allen Bundesländern außer in Nordtirol und Salzburg vor und wird in Faunenwerken oft gemeinsam mit den Heuschrecken abgehandelt (z. B. ZUNA-KRATKY et al. 2009). Sie gehört aber zu einer andern Überordnung (Dyctioptera) und ich begnüge mich daher mit einem Porträtbild dieses eindrucksvollen Insekts (Abb. 2f).

In die engere Verwandtschaft der auch als Saltatoria (Springer) bezeichneten, eigentlichen Heuschrecken oder Geradflügler (Orthoptera von griechisch: orthos = gerade und pterons = Flügel), gehören als Schwestergruppe aber die in Mitteleuropa im Freiland fehlenden tropischen Stab-, Blatt- und Gespenstheuschrecken (Phasmatodea: etwa 3.000 Arten). Manche Arten werden aber bei uns wegen ihrer Größe und skurrilen Körperformen gerne in Zimmerterrarien gehalten (Abb. 2d, e).

Die Übergruppe (Protorthoptera) dieser beiden nahe verwandten Ordnungen, die heute zur Überordnung Orthopterida vereinigt werden, ist ab dem mittleren Karbon seit etwa 320 Millionen Jahren belegt. Erste echte Heuschrecken sind fossil ab dem Ende des Erdaltertums vor 250 Millionen Jahren bekannt und zwar Vertreter der Unterordnung der Langfühlerschrecken (Ensifera). Grillenartige (Grylloidea) und die zweiten Unterordnung Kurzfühlerschrecken (Caelifera) sind offenbar etwas rezenteren Ursprungs (etwa 20 Millionen Jahre jünger). Mitglieder moderner Familien, die auch in Österreich eine tragende Rolle spielen, treten aber deutlich später auf. So finden sich erste Heupferdverwandte (Tettigonoidea) erst in der frühen Kreidezeit (vor ca. 140 Millionen Jahren), Maulwurfsgrillen (Gryllotalpidae) und echte Feldheuschrecken (Acrididae) sogar erst in der frühen Erdneuzeit im Eozän, vor etwa 55 Millionen Jahren. Immerhin dürfen wir festhalten, dass die überwiegend pflanzenfressenden (phytophagen) Heuschrecken als „Weider", aber auch als schmackhafte „Energiebomben" für unterschiedlichste Insektenfresser seit Dutzenden Millionen Jahren Pflanzenwuchs und Stoffkreisläufe auf der Erde entscheidend mitbestimmen. Denn Heuschrecken gab und gibt es in fast allen terrestrischen Ökosystemen von der arktischen und alpinen Tundra über gemäßigte Grasländer und subtropische Heißwüsten bis in tropische Savannen- und Waldsysteme. Auch

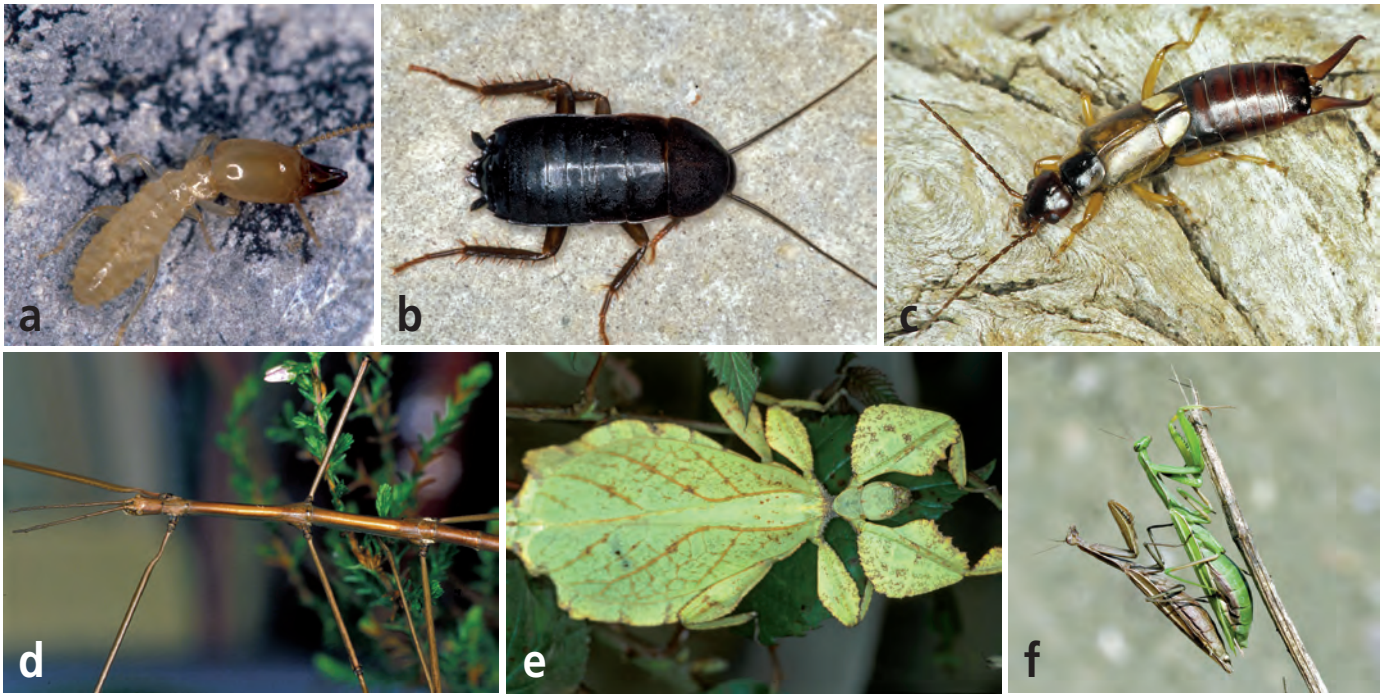

Abb. 2 a-f: Unter den entfernteren und näheren Verwandten der Heuschrecken finden sich einerseits Gestalten wie die Termiten (**a**: *Reticulitermes* sp.? – Griechenland), Schaben (**b**: *Blattea orientalis* — Chalkidiki, GR) oder Ohrwürmer (**c**: *Forficula auricularia* ♂, Innsbruck), die der Laie kaum in deren Nähe rücken würde. Schon „schreckenähnlicher" (auch im deutschen Namen), wenn auch mit oft skurrilen Tarnformen ausgestattet, sind die schon im Mittelmeerraum auftretenden Stabheuschrecken (**d**: *Bacillus* sp. ♀, Levanto, IT) und die tropischen Blattschrecken (**e**: *Phyllium* sp. – Zuchttier) oder die Fangschrecken, die mit der Gottesanbeterin (**f**: *Mantis religiosa* Paar, Helenental/N, 2.9.2009) auch einen Vertreter in Österreich haben. Fotos: a bis e: Barbara Thaler-Knoflach; f: G. Wöss.

wenn die Vielfalt der österreichischen Heuschreckenfauna vergleichsweise gering ist (s. unten), so zeigen selbst unsere etwa 140 Arten in der Besiedlung unterschiedlichster Lebensräume und Höhenlagen die in Jahrmillionen erworbene Plastizität der Geradflügler. (s. dazu Allgemeine Kapitel Lebensräume & Lebensraumpräferenzen bzw. Vertikalverbreitung; T. ZUNA-KRATKY bzw. A. LANDMANN dieses Buch).

Aktuelle Vielfalt der Heuschrecken: weltweit, europaweit und bei uns

Neue Artkonzepte in der Biologie und die meines Erachtens teilweise vorschnelle Überbewertung molekularer Marker haben in der biologischen Systematik in den letzten zwei Jahrzehnten zu einer Inflation von Artbeschreibungen und systematischen Umstellungen geführt, die es schwierig machen, selbst nur die Artenzahl einer gut überschaubaren, mittelgroßen Insektenordnung wie jener der Heuschrecken festzulegen. Die Zahlen für alle bekannten Arten der Orthoptera der Erde schwanken daher von etwa 22.500 (GRIMALDI & ENGEL 2005) bis über 27.000 (CIGLIANO et al. 2017).

Inzwischen weitgehend unbestritten ist immerhin, dass die weltweit verbreiteten Springschrecken sich in zwei Hauptgruppen (Unterordnungen), die Ensifera und Caelifera unterteilen. Deren Zusammengehörigkeit wird durch eine Fülle morphologischer und molekularer Daten gestützt (s. GRIMALDI & ENGEL 2005 mit weiterer Literatur), wenn es auch erhebliche Unterschiede in manchen Aspekten der Anatomie und Funktionsmorphologie, der Entwicklungsbiologie und des Verhaltens gibt, die zu Forderungen geführt haben, beiden Gruppen als separate Ordnungen auszuweisen (Übersicht bei Ingrisch in INGRISCH & KÖHLER 1998).

Zu den etwa 10.500 Langfühlerschrecken (Ensifera) zählen, je nach „Geschmack" (zumindest in traditioneller Systematik), 10-12 Familien, wovon fünf mit insgesamt 63 autochthonen Arten auch Vertreter in Österreich haben (s. Artkapitel; neuere Familienunterteilungen vgl. Checkliste der Heuschrecken Österreichs, LECHNER & ZUNA-KRATKY, dieses Buch). Dazu gehören die eigenartigen Höhlenschrecken (Rhaphidophoridae — bei uns 3 Arten), die Ameisen- und Maulwurfsgrillen (Myrmecophilidae bzw. Gryllotalpidae – je eine Art) sowie die echten Grillen (Gryllidae), von denen es weltweit etwa 4.000, in Österreich aber nur 9 Arten gibt. Die wichtigsten Langfühlerschrecken sind aber eindeutig die Heupferdverwandten (Tettigoniidae), die mit über 6.000 Arten ebenfalls weltweit und in Österreich mit 49 Arten vorkommen. Weil ein Großteil dieser oft räuberischen Arten auf Bäumen oder Büschen lebt, heißt die Gruppe im Angelsächsischen auch treffend „bush crickets".

Abb. 3 a-f: Auch bei „normalerweise" eher unscheinbar grün-braun gefärbten Arten, wie den in ganz Österreich häufigsten Grashüpfern (oben **a+b**: *Chorthippus biguttulus* ♀; Mitte **c+d**: (*Pseudo*) *Chorthippus. parallelus* ♀, *Paar*; Unten **e+f**: *Ch. dorsatus* ♀, ♂) kommen nicht selten abweichend gefärbte Individuen vor. Diese oft prächtig bunten, „heterochromen" Tiere zeigen gerne rote bis violette Töne (vgl. auch Abb. 1). Diese innerartliche Variabilität, zu der noch Geschlechtsdimorphismen in Größe und Farbe (Abb. 2d: ♂ auf ♀) beitragen, ist zwar für den Betrachter faszinierend, macht aber die ohnehin schwierige Bestimmung solcher Arten nicht einfacher (Fotos: a: Josef Pennerstorfer; b: B. Thaler-Knoflach; c–e: Gernot Kunz; f: Sonja Loner).

Die zweite Unterordnung der Heuschrecken, die Kurzfühlerschrecken (Caelifera) ist noch etwas artenreicher, es gibt weltweit mindestens 11.000 Arten, die meist in 20-28 Familien eingeteilt werden.

Wegen ihrer „dickeren Haut" und ihrem robusterem Körperbau, sprich der stärkeren Sklerotisierung, sind die Kurzfühlerschrecken vor allem in gemäßigteren, kühleren Breiten deutlich artenreicher als die zarter gebauten, stärker auf Wärme und Sonne angewiesenen Langfühlerschrecken, die gegenüber Kälteeinbrüchen empfindlicher sind (z. B. DETZEL 1985, NADIG 1986). Damit dominieren Kurzfühlerschrecken nicht nur in höheren

Lagen (s. Kapitel Höhenverbreitung, LANDMANN, dieses Buch, vgl. auch Analyse der Vertikalverbreitungsmuster beider Gruppen für Tirol bei LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016), sondern stellen allgemein in nördlichen Regionen und in Gebirgsländern einen höheren Anteil an der Heuschreckenfauna (s. z. B. Vergleiche in LANDMANN 2016).

Dementsprechend bestimmen Vertreter der Caelifera auch in Österreich mit immerhin 76 „heimischen" Arten aus 4 Familien das Erscheinungsbild unserer Heuschreckenfauna. Mit weltweit 6.000 Arten sind dabei die Feldheuschrecken (Acrididae), zu denen u. a. alle

Abb. 4 a-f: Die Variabilität des Erscheinungsbildes bei Heuschrecken umfasst neben Größe und Farbe auch die Ausprägung von „Körperanhängen". So kommen bei normalerweise kurzflügeligen, flugunfähigen Arten wie Roesels Beißschrecke *Roeseliana roeselii* immer wieder auch makroptere Individuen vor (**a+b**: beide ♀). Wenn Arten nicht fliegen, nicht singen, untereinander sehr ähnlich und noch dazu klein und unscheinbar tarnfärbig sind, und zudem ihre Farbe dem Untergrund nachjustieren können, wie dies bei Rohbodenliebhabern wie den Dornschrecken der Gattung *Tetrix* häufig der Fall ist, dann wird nicht nur die Bestimmung, sondern sogar das Auffinden zur Herausforderung. Die Bilder **c-f** zeigen vier Individuen der kurzflügeligen Zweipunkt-Dornschrecke *T.* (*bipunctata*) *kraussi* auf unterschiedlichem Untergrund. Fotos: Manfred Loner (a), G. Wöss (b-e) und Markus Sehnal (f).

unsere typischen kleinen Grashüpfer gehören, die wichtigste Gruppe der Kurzfühlerschrecken. Sie stellen mit 54 Arten fast 40 % der heimischen Orthopterenfauna. Mit 13 Arten recht vielfältig vertreten sind in Österreich zudem die, manchmal nur als Unterfamilie der Acrididae angesehenen, Knarrschrecken (Catantopidae), unter denen manche Arten der meist flugunfähigen Gebirgs- und Grünschrecken eine besondere Herausforderung für den Systematiker und für die Feldbestimmung darstellen. Ähnlich schwierig zu bestimmen sind die mit Körpergrößen um und unter 1 cm winzigen und durch ihre kryptischen Färbungen bestens getarnten Dornschrecken (Tetrigidae). Diese sind zwar mit über 1.000 Arten in den Tropen recht artenreich, bei uns aber ebenso artenarm (8 Species), wie die in Österreich vor allem im pannonischen Tiefland um den Neusiedler See mit zwei Arten beheimateten, seltsamen Grabschrecken (Tridactylidae).

Wie aus den vorstehenden Zahlen ersichtlich ist, sind Heuschrecken überwiegend tropisch-subtropische Wesen. Die Thermophilie der Orthoptera lässt sich auch in Europa, das insgesamt nur etwa 1.000 Arten, also weniger als 5 % der globalen Diversität der Gruppe beherbergt, anhand der Gradienten der Artenzahlen von Nord(westen) nach Süden (Südosten) gut demonstrieren. Beispielsweise sind in Großbritannien nur knapp 30, in ganz Skandinavien nur 50 und in Mitteleuropa insgesamt nur etwas über 160 Arten bekannt. Gegen Süden und Südosten nehmen die Artenzahlen aber rasch zu und diversifizieren sich die Familien- und Artenspektren. So beheimatet etwa Slowenien fast 160, Griechenland etwa 400 und Italien 350 Arten, wobei dort z. B. schon kleine nördliche Provinzen wie etwa das Veneto (18.391 km², 131 Arten – FONTANA et al. 2002) fast gleich artenreich sind wie ganz Österreich (83.879 km²). Mit 139 bodenständigen (autochthonen) und neun weiteren sporadisch im Freiland gefundenen Arten ist Österreich aber im mitteleuropäischen Maßstab außerordentlich artenreich und beherbergt fast 90 % der dort nachgewiesenen Formen. Zum Vergleich die aktuell bekannten Artenzahlen aus Nachbarländern (verschiedene Quellen): Schweiz (mit eingeschleppten Arten) 112, Deutschland 80, davon z. B. in Bayern 73 bodenständig, Tschechien 97, Slowakei und Ungarn je 126 Arten. Selbst einzelne kleine Bundesländer Österreichs schneiden im Vergleich zu mitteleuropäischen Flächenstaaten sehr gut ab. In Belgien (30.528 km²) etwa sind nach Angaben in SARDET et al. (2015) nur 47 Heuschreckenarten sicher nachgewiesen, im „winzigen" Vorarlberg (2.601 km²) aber immerhin schon 54, im mehr als viermal so kleinen Salzburg (7.156 km²) 63 Arten und im sonnigen, „balkanischen" Kärnten (9.536 km²) mit 93 Arten fast doppelt so viele wie im mehr als dreimal so großen Belgien (ILLICH et al. 2010, ORTNER & LECHNER 2015, s. auch Checkliste LECHNER & ZUNA-KRATKY, dieses Buch Seite 181). In diesen Zahlen und Vergleichen spiegelt sich also neben der günstigen biogeografischen Lage Österreichs auch die Vielfalt seiner Landschaften, Lebensräume und Höhenlagen wider – und teilweise vielleicht auch seine inzwischen hervorragende orthopterologische Durchforschung, die wir in diesem Buch ja demonstrieren wollen.

Auch wenn also insgesamt bei uns nur etwa ein halbes Prozent der weltweit bekannten Heuschrecken vorkommt, so sind die Vielfalt der Heuschreckentypen und die innerartliche Variabilität in Größe, Form und Farben, aber auch die oftmals verblüffenden Ähnlichkeiten nahe verwandter Arten doch ganz erheblich (s. exemplarisch Bildserien der Abb. 3, 4, vgl. auch Abb. 1). Es scheint daher geraten, dem „Einsteiger" in die Heuschreckenkunde nachstehend auch eine basale Übersicht über den Körperbau und die wichtigsten Lebensäußerungen der hauptsächlichen Gruppen zu vermitteln.

Diese Einführung kann und soll aber nicht die in vielen, auch deutschsprachigen, Bestimmungs- und Übersichtswerken bereits ausführlich dargelegten und oft reich bebilderten Schilderungen des Körperbaus, Verhaltens oder der Lebenszyklen und allgemeinen Biologie der heimischen Heuschrecken ersetzen. Ich weise daher nachdrücklich auf einige dieser Werke hin, deren Lektüre auch für den fortgeschrittenen Insektenfreund instruktiv und hilfreich sein dürfte. Einige Aspekte sind außerdem mit Fokus auf die österreichischen Verhältnisse in allgemeinen Kapiteln dieses Buches näher ausgeführt, so dass ich hier weitgehend darauf verzichten kann, diese Kapitel der allgemeinen Biologie und Ökologie unserer Heuschrecken auszubreiten (s. die Kapitel Lebensräume – Lebensraumpräferenzen, ZUNA-KRATKY; Höhenverbreitung, LANDMANN und Jahreszyklus – Phänologie, LANDMANN in diesem Buch).

Details zur Morphologie, Biologie und Ökologie der europäischen Orthoptera finden sich – oft mit instruktiven Abbildungen – in gängigen Bestimmungswerken (etwa CORAY & THORENS 2001, BELLMANN 2006, SARDET et al. 2015, FISCHER et al. 2016) und in einigen größeren deutschsprachigen Faunenwerken (z. B. DETZEL 1998, SCHLUMPRECHT & WAEBER 2003, BAUR & ROESTI 2006, LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016). In entomologischen Spezial- und Standardwerken, wie HARZ (1957), INGRISCH & KÖHLER (1998) oder DETTNER & PETERS (1999), sind überdies zu vielen Themen ausführliche weitere Abhandlungen zu finden.

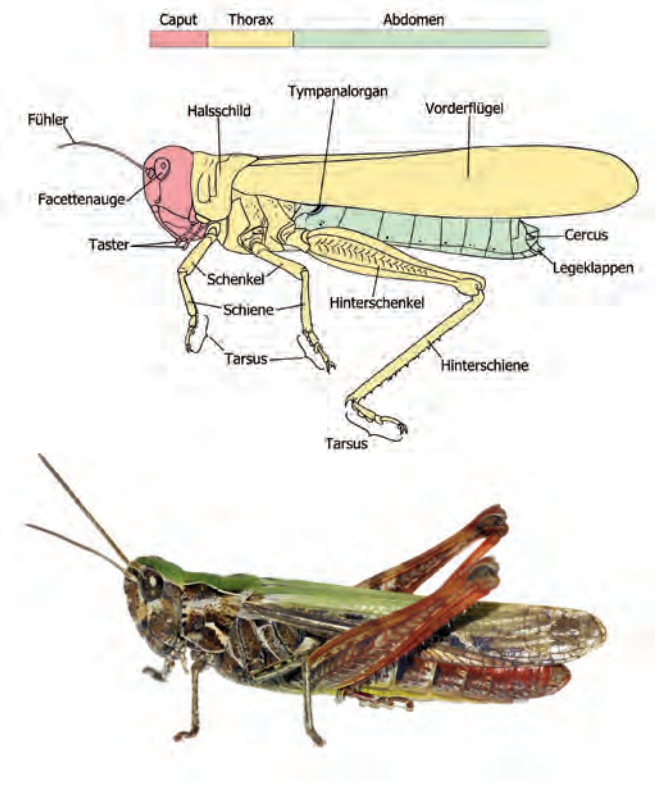

Abb. 5: Körperbau einer Kurzfühlerheuschrecke im Schema mit Bezeichnung wichtiger Teile (Weibchen *Locusta migratoria* oben – Grafik: Markus Sehnal) und in Natura (*Chorthippus biguttulus* – Weibchen aus Blons/T – Studiobild, Foto: Kurt Lechner). Details des Flügelbaus s. Abb. 10.

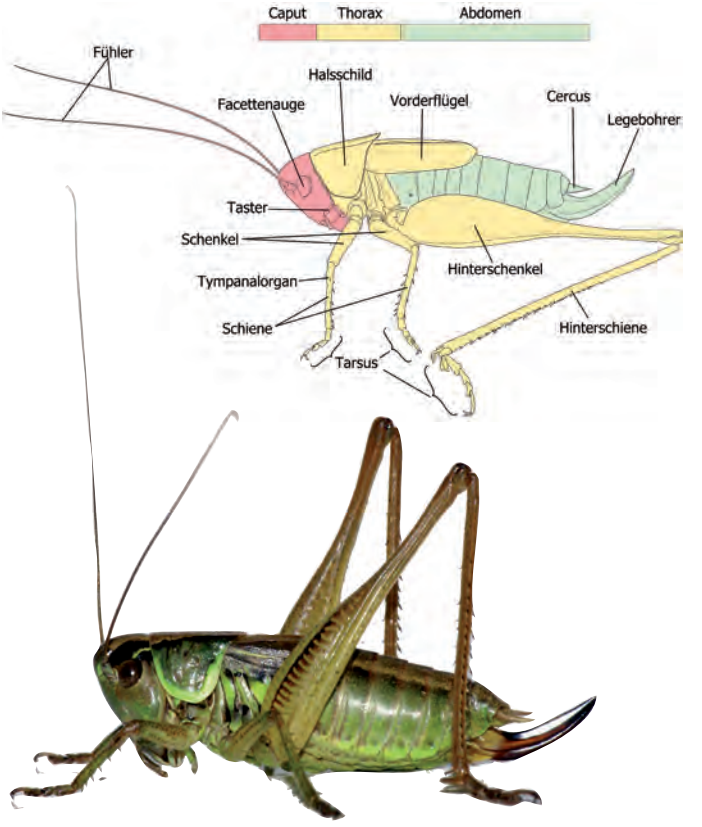

Abb. 6: Körperbau einer Langfühlerschrecke (Ensifera) im Schema mit Bezeichnung wichtiger Teile (*Bicolorana bicolor*, Weibchen oben – Grafik M. Sehnal) und in Natura (*Roeseliana roeselii* – Weibchen aus Fließ/T – Studiobild, Foto: K. Lechner).

2. Springen und Singen: Körperbau der Heuschrecken aus funktionsmorphologischer Sicht

Wie vorstehend erwähnt, gibt es bereits eine Fülle auch allgemein zugänglicher guter Übersichten über den Körperbau der Heuschrecken. Ich verzichte hier daher darauf, die Anatomie und Morphologie der Orthoptera oder gar einzelner Familien nochmals in allen Details auszubreiten. Vielmehr möchte ich neben einer kurzen allgemeinen Übersicht über die wesentlichen äußeren Merkmale einer typischen Langfühler- und Kurzfühlerschrecke (Abb. 5, 6), einige funktionsmorphologische Aspekte etwas näher ausführen. Dabei fokussiere ich auf Merkmale, die mit dem biologisch letztlich wichtigsten Aspekt des (Heuschrecken)Lebens zusammenhängen: der Fortpflanzung. Nicht von ungefähr sind ja auch für die meisten Menschen diese Phänomene besonders faszinierend – Motto: „Sex sells“. Damit wird nachstehend vor allem auf Gestalt, Funktion und Variation des Fortpflanzungsapparats sowie auf Faktoren näher eingegangen, die für die Paarbildung zentral sind, wie die Lauterzeugungsorgane und andere Erscheinungsmerkmale und Verhaltensweisen, die damit zusammenhängen. Dies ist auch deshalb sinnvoll, weil diese Merkmalskomplexe zum Auffinden und zur Bestimmung heimischer Heuschrecken besonders wichtig sind.

Grundbauplan und Besonderheiten

Die Heuschrecken sind aus evolutionärer Sicht eine eher ursprüngliche Insektengruppe mit unvollständiger Verwandlung, das heißt die Entwicklung ist hemimetabol, läuft also ohne Puppenstadium ab: vom Ei über mehrere Larvenstadien, die den Adulttieren mit jeder Häutung immer ähnlicher werden, bis zum geschlechtsreifen Tier (Imago; vgl. auch Abb. 22, 24). Als Ordnung sind die Heuschrecken vor allem durch die Kombination von Sprung- und Singvermögen und durch das Vorhandensein wenig spezialisierter, beißend-kauender Mundwerkzeuge gut gekennzeichnet.

Grundsätzlich sind sie aber in ihrer Körpergliederung modellhaft typische „Standardinsekten“ und zeigen den klassischen dreigliedrigen Körperbau von Insekten mit der Fähigkeit zur Flügelfaltung (Neoptera):

Abb. 7: Bei den wahrhaftig zart gebauten Zartschrecken (hier ein Männchen von *Leptophyes punctatissima* mit typisch nach Innen gebogenen Cerci) erreichen die Fühler zum Teil mehr als das Vierfache der Körperlänge. Sie brechen dementsprechend bei „Fehlbehandlung" leicht ab. Bei dem abgebildeten Tier handelt es sich übrigens um den neu bekannt gemachten Erstnachweis (bisher 2013) der Punktierten Zartschrecke in Tirol (Innsbruck-Hötting, 27.7.2008, Foto: B. Thaler-Knoflach).

Kopf (Caput) – Brust (Thorax) – Hinterleib (Abdomen), siehe Abb. 5, 6.

Am **Kopf** (Caput) fallen neben den großen Komplexaugen, die bei den meisten Arten seitlich angeordnet sind (s. Abb. 7, 8), v. a. die Antennen (Fühler) auf. Diese sind bei Kurzfühler- und Langfühlerschrecken unterschiedlich lang und verschieden geformt. Bei den Ensifera sind die Antennen dünn und meist mindestens körperlang, oft aber deutlich länger, bei heimischen Sichelschrecken (*Phaneroptera*) oder Zartschrecken (*Leptophyes*) sogar viermal so lang wie der Körper (z. B. Abb. 7). Bei Kurzfühlerschrecken sind die Fühlerglieder dicker, die Endglieder manchmal verbreitert (Keulenschrecken) und die Gesamtlänge erreicht meist nur die halbe Körperlänge. Die Form der Fühlerglieder kann für die Unterscheidung ähnlicher Arten wichtig sein (etwa bei Dornschrecken). Die Fühler werden bei der Balz häufig zum Tasten und Betasten des Partners eingesetzt, nicht selten auch auffällig geschwenkt und rhythmisch bewegt, wobei neben haptischen (und olfaktorischen?) offenbar auch optische Signale eine wichtige Rolle spielen (z. B. bei Keulenschrecken).

Abb. 8: Beim Fressen fixieren Heuschrecken das Pflanzenmaterial mit den bekrallten Tarsen der Vorderfüße, prüfen es mit den Tastern und führen es in den vom Oberlippendeckel (Labrum) nach oben abgedeckten Mundraum. Gut sichtbar sind die großen seitlichen Beißwerkzeuge (Mandibeln), sowie die längeren (oberen) Maxillarpalpen, darunter (unscharf) die Labialpalpen. Die abgebildete Große Höckerschrecke *Arcyptera fusca* ist zwar gefährdet, kann aber nach trockenen Sommern und milden Wintern auch in Massen auftreten und dann Fraßschäden erzeugen. (Foto: Pfunds/T, 13.8.1999, B. Thaler-Knoflach).

Heuschrecken gelten als gefräßige Tiere, ja als biblische Plagen (s. Abb. 25). Diesen schlechten Ruf verdanken die Orthoptera aber ganz überwiegend wenigen herbivoren Caelifera-Arten (z. B. Gattungen *Locusta*, *Schistocerca*, früher in Mitteleuropa etwa auch *Calliptamus italicus* oder in Nordamerika *Melanoplus spretus*), die zu Massenvermehrungen neigen und dann erheblichen Schaden an Kulturen anrichten können. Tatsächlich sind die derben, kräftigen Kieferladen v. a. des Oberkiefers (Mandibeln) oft mächtig entwickelte, scharf gezähnte Beißwerkzeuge, die hervorragend dazu geeignet sind, hartfaseriges Pflanzenmaterial (Blattwerk, Stängel u. a.) zu zerschneiden (Abb. 8).

Sie eignen sich aber auch dazu, die Chitinpanzer von Insekten durch- oder deren Köpfe abzubeißen, wobei solche Carnivorie nur bei den Ensifera weit verbreitet ist. Große Heuschrecken zählen überdies zu den wenigen Insekten, die selbst die derbe Hornhaut des Menschen „bewältigen" und daher recht schmerzhafte Bisse an den Heuschreckenfreund (besser noch an den -feind) austeilen können. Unser kräftigster „Beißer", der Warzenbeißer (*Decticus verrucivorus*) verdankt dieser Fähigkeit sogar seinen Namen.

Zur Feinbearbeitung (Zerkleinerung) der Nahrung dienen den Heuschrecken paarige Unterkiefer (Maxillen) und zum Ertasten, wohl auch zum Erkennen und Fixieren der Nahrung zwei Paare langer Lippentaster (Palpen – vgl. Abb. 8), die manchmal artspezifisch und auffällig gefärbt sind (z. B. bei *Omocestus rufipes*).

Die meist bullige **Brust** (Thorax), an der man Heuschrecken auch problemlos und „bissgeschützt" halten kann, besteht insektentypisch aus drei Segmenten mit je einem Beinpaar. Die Oberbrust und die Seiten der Brust sowie der Flügelansatz werden durch ein unterschiedlich großes Halsschild (Pronotum) mit Seitenlappen geschützt (s. z. B. Abb. 5, 6). Die Größe, Form und Zeichnung des Pronotums, insbesondere seiner Seiten-

Abb. 9: Die kräftigen Beine vieler Heuschrecken sind nicht nur mit Dornen u. a. Kletter- und Haftvorrichtungen ausgestattet, sondern fallweise auch auffällig gezeichnet, mitunter – wie hier bei *Arcyptera fusca* (links) – auch kontrastreich bunt. Das bereichert möglicherweise die Signalwirkung des Stridulierens mit den Beinen um eine optische Komponente. Rechts im Bild der distale Teil der bedornten Tibia und der Tarsus von *Anacridium aegyptium.* Man beachte die scharfen Endklauen (Ungulae) sowie die helle Haftscheibe oder Sohlenlappen (Arolium) am Endglied (Fotos: links, Kaunergrat/T, Anton Vorauer; rechts, Kreta/GR, Eyjolf Aistleitner).

kiele, sind bei etlichen Gattungen wichtig für die Bestimmung.

Namengebend (Springschrecken, Saltatoria!) sind die markanten, meist zu mächtigen Sprungbeinen ausgebildeten Hinterbeine. Sie sind an der Hinterbrust über ein Hüftgelenk (Denner.) und einen Schenkelring (Trochanter) gut am Körper verankert. Der massige hintere „Oberschenkel“ (Femur) ist dick mit Muskeln bepackt, die langen Schienen (Tibien) geben in Verbindung mit dem elastischen, gelenkigen „Knie“ einen eindrucksvollen Hebel (Abb. 9), sodass eine explosive Streckwirkung des Beins Sprünge erlaubt, deren Länge ein Vielfaches der Körperlänge betragen und auch bei kräftigen flugunfähigen Arten, Fluchtsprünge u. U. bis einen Meter erlauben. Die Sprunglänge ist bei Feldheuschrecken offenbar auch abhängig vom Feinddruck (s. HAWLENA et al. 2011). Laubheuschrecken springen in der Regel weniger und kürzer, aber auch physiologisch anders als Feldheuschrecken. Während Letztere Energie über anhaltende Muskelkontraktionen in den Beinen speichern, die sie dann bei Bedarf katapultartig freisetzen (BENNETT 1975), benützen Ensifera direkte Muskelkontraktionen, um ihre außerordentlich langen Hinterbeine (s. Abb. 6, 7) zu bewegen (BURROWS & MORNS 2003). Immerhin wird aber selbst bei unserer gedeckt im Gehölz lebenden Gewöhnlichen Strauchschrecke *Pholidoptera griseoaptera* von Sprüngen über mehr als einen

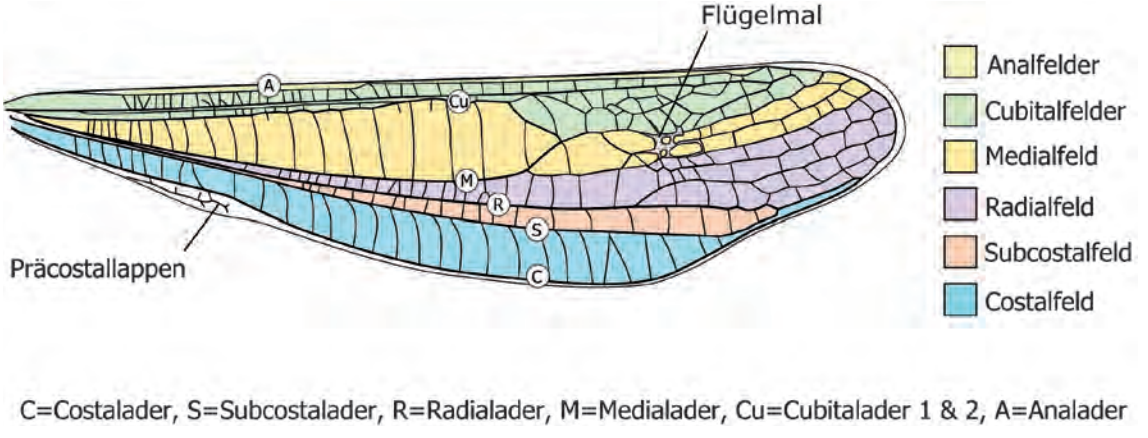

Abb. 10: Linker Vorderflügel (oben = Oberkante bei angelegtem Flügel; unten = Vorderrand) einer Feldheuschrecke (*Chorthippus apricarius*) mit Einfärbung und Benennung der wichtigsten Flügelfelder und Adern. Die Flügelfelder sind jeweils nach der davor liegenden Ader benannt.
Grafik: M. Sehnal.

Abb. 11: Der Kontrast zwischen den schmalen und hoch tarnfärbig gezeichneten Vorderflügeln und den breiten, zumindest an der Basis oft gefärbten Hinterflügeln ist bei heimischen Ödlandschrecken (Locustinae) besonders markant. Links: Blauflügelige Sandschrecke *Sphingonotus caerulans* (6.9.2015, Golf von Antalaya/TÜ, Helmut Wittmann). Rechts: Rotflügelige Schnarrschrecke *Psophus stridulus* (3.8.2013, Forchach/T, G. Wöss).

halben Meter und somit mehr als dem 25-fachen der Körperlänge berichtet. Witziger Weise hält aber den Sprungrekord in der erweiterten Saltatoria-Verwandtschaft nicht eine Heuschrecke, sondern eine kürzlich neu entdeckte Sprungschabe (*Saltoblattella montistabularis*) aus Südafrika, die das 48-fache ihrer Körperlänge springt (PICKER et al. 2011). Wenn man so will, manifestieren die Schaben also auch damit ihre Verwandtschaft zu den Saltatoria.

Vor allem für die oft vertikal in der Vegetation hängenden und kletternden Ensifera und die Larven vieler Arten sind die oft markanten Dornen, die auf den Tibien sitzen sowie die Klaue am letzten Fußglied samt Haftscheibe, als Kletterhaken und Haltevorrichtungen wohl nicht weniger wichtig. (s. Abb. 9). Sie sind aber auch zur Abwehr von Rivalen und Feinden hilfreich. „Fußtritte", die große Arten, wie etwa die Ägyptische Wanderheuschrecke *Anacridium aegyptium* austeilen, sind wegen der spitzen Schienendornen auch für den Menschen mitunter recht schmerzhaft.

An der Mittel- (Meso-) und Hinterbrust (Metathorax) sitzen die geraden Vorder- und die faltbaren Hinterflügel. Viele Arten haben aber stark reduzierte Flügel, sie sind mikropter (z. B. Abb. 3c-f). Zu beachten ist aber, dass auch bei normalerweise stummel- bzw. kurzflügeligen, flugunfähigen Arten öfters langflügelige (makroptere) Exemplare vorkommen (s. Abb. 4a, b), ein Umstand, der Anfänger in der Feldbestimmung häufig verwirrt. Diese „Makropteren" scheinen mitunter eine wichtige Rolle bei der Ausbreitung zu spielen. So stammen etwa in Tirol Tieflagenfunde der stummelflügeligen Alpinen Gebirgsschrecke *Miramella alpina* auffallend oft von langflügeligen Exemplaren (s. LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016) und gleichzeitig häufen sich Funde langflügeliger „Flachlandtiere", wie der Zweifarbigen Beißschrecke *Bicolorana bicolor*, auf exponierten Vorbergen wie dem 2000 m hohen Schneeberg/N (s. Arttexte). Bei den geflügelten Arten sind Flügelformen und -farben und vor allem der Verlauf und die korrekte Benennung der Flügelfelder und Flügeladern des Vorderflügels für die Bestimmung v. a. von Feldheuschrecken wichtig. Sie sind deshalb in Abb. 10 schematisch dargestellt.

Die Vorder- oder Deckflügel (Elytren) sind bei den meisten Arten schlank und stärker sklerotisiert und oft tarnfärbig (s. unten, z. B. Abb. 11). Sie haben im Flug vor allem Vortriebs- und Steuerfunktion und werden in Ruhe ungefaltet dachartig, bei Grillen flach über dem Rücken zusammengelegt. Bei Dornschrecken sind die Vorderflügel zu kleinen Schüppchen reduziert (Abb. 4c-f). Vorsicht aber: Bei älteren Heuschrecken-Larven liegen die verdreht entwickelten Flügelstummel der Vorderflügel unter bzw. hinter den Hinterflügeln versteckt, deren Vorderränder nach oben zeigen (s. z. B. Abb. 22).

Die häutigen, oft glasig, durchsichtigen Hinterflügel (Alae) sind deutlich breiter als die Elytren (Abb. 11) und werden in Ruhe unter den Deckflügel gefaltet. Sie sind also im Sitzen meist nicht sichtbar, ragen aber z. B. bei den Sichelschrecken weit über den Vorderflügel hinaus (parapterer Flügelbau). Die Alae sorgen im Flug v. a. für den Auftrieb, manche Arten segeln und gleiten auch recht ansprechend. Im Flug leuchten bei einer Reihe von Kurzfühlerschrecken auffallende Muster und Farben, die Warn- oder Imponierfunktion haben, auf. Unter den in Österreich auftretenden 76 Kurzfühlerschrecken zeigen immerhin acht Arten der Gattungen

Anacridium, *Bryodemella*, *Calliptamus*, *Oedipoda*, *Oedalus*, *Psophus* und *Sphingonotus* (Abb. 11) solche Auffälligkeiten. Interessanterweise handelt es sich bei diesen Arten ganz überwiegend um solche, die auf offenen feindispersen Rohböden, etwa auf Felsen, Flussschottern oder anderen vegetationsarmen „Ödländereien“ leben, wo Tarnung besonders wichtig ist! Bei diesen Heuschreckenarten (und besonders deren Larven) ist die Fähigkeit der farblichen Anpassung an den Untergrund (Homochromie) besonders gut entwickelt (vgl. auch Dornschrecken Abb. 4c-f). Durch Verschiebungen von Pigmenten (in Epithelzellen mit Schwarz-, Orange- und Gelbkomponenten) können sie ihre Körperfarben den in ihren Lebensräumen oft kleinflächig wechselnden Substraten anpassen. Unsere buntflügeligen „Ödlandschrecken“, die man daher getrost auch als heimische Chamäleons bezeichnen kann, demonstrieren damit eindrucksvoll, dass Tarnen und Auffallen keine sich ausschließenden Prinzipien sind (s. Abb. 11).

Damit sind wir endgültig beim Hauptthema dieses Kapitels angelangt, nämlich Merkmalen und Besonderheiten der Morphologie und Heuschreckenbiologie, die direkt dem Balz- und Fortpflanzungsgeschehen dienen.

Von Kopf bis Fuß (und Flügel) auf Liebe eingestellt

Bleiben wir vorerst noch im Brust-, das heißt im Bein und Flügelbereich. Wie schon vorausgeschickt, ist neben dem Springen, das Singen ein zentrales Element im Leben der meisten Heuschrecken. Sie sind insgesamt sicher die stimmbegabtesten Insekten, man vergleiche nur einmal das ohrenbetäubende monotone Schrillen der Zikaden mit dem lieblichen Grillen Selbiger! Lautäußerungen und die zugehörigen Verhaltensweisen spielen nicht nur in der Evolution, Anatomie und Fortpflanzungsbiologie der Gruppe eine entscheidende Rolle, sondern sind für den Feldbiologen vielfach auch das beste Mittel, Tiere aufzuspüren und optisch kaum unterscheidbare „Zwillingsarten“ auseinanderzuhalten. In dieser Hinsicht ähneln Heuschrecken durchaus den Vögeln und es ist beileibe kein Zufall, dass gut zwei Drittel der Autoren dieses Buches ursprünglich aus der Vogelkunde kommen oder sich auch als Ornithologen bezeichnen.

Die Mechanismen der Lauterzeugung und die dafür eingesetzten Strukturen sind bei Heuschrecken außerordentlich vielseitig. Sie reichen tatsächlich von „Kopf bis Fuß“, vom seltsamen „Mandibelknirschen“ bei Knarrschrecken (Catantopidae, auffällig etwa bei den Schönschrecken *Calliptamus*) bis hin zum sanften Trommeln mit den Tarsen der Hinterbeine auf einer resonierenden Unterlage bei Eichenschrecken (*Meconema*). Bei mitteleuropäischen Arten gibt es aber im Wesentlichen zum Anlocken, An- und Umwerben des Partners

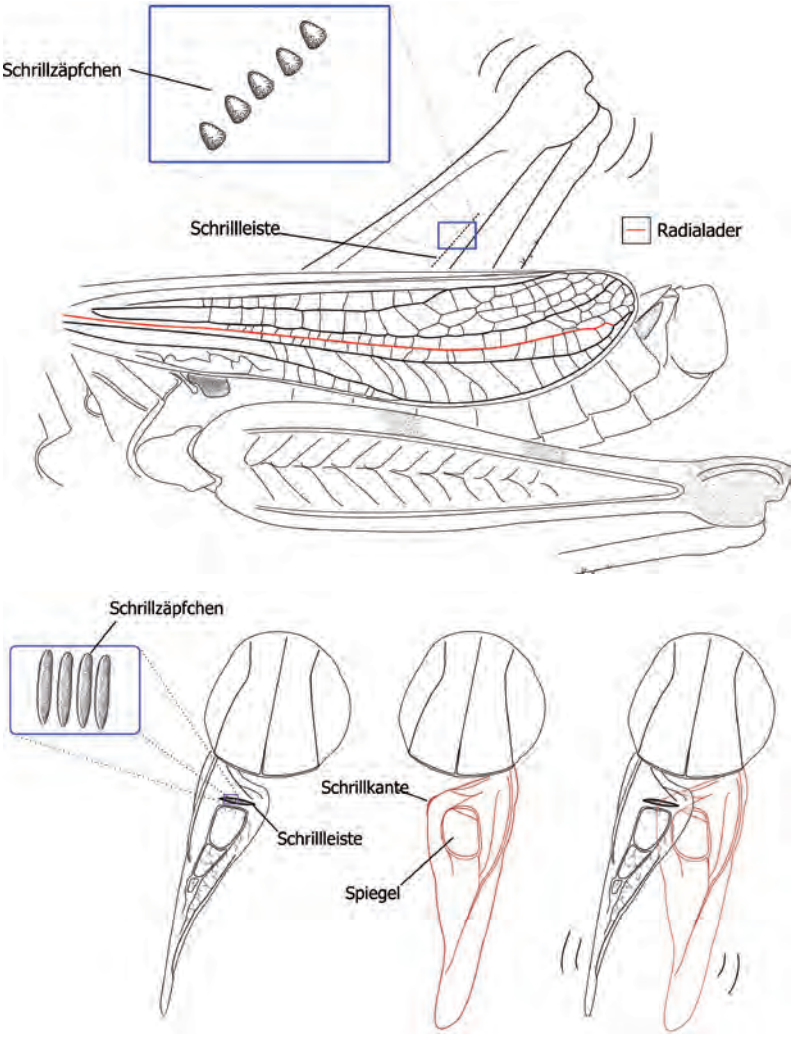

Abb. 12: Lage und Bau der für die Lauterzeugung wichtigen Strukturen bei Kurzfühlerschrecken (hier: *Chorthippus pullus* – oben) und Langfühlerschrecken (hier: *Metrioptera saussuriana* – unten; vgl. auch Abb. 13; Einschub: Stridulationszäpfchen von *Isophya pienensis*). Grafik: Markus Sehnal. Details s. Text.

und zum Abschrecken von Rivalen zwei Haupttechniken echten „Singens“ (Werbe- & Rivalengesang). Dazu sind spezielle Instrumente (Stridulationsapparate), Singtechniken und Empfänger (Hörorgane, Tympanalorgane) entwickelt, die sich zwischen den Hauptgruppen unterscheiden und die ich hier kurz, auch anhand von Bildern, veranschaulichen möchte (Abb. 5, 6, 12, 13). Für Details verweise ich unter anderem auf das Buch der Schweizer Kollegen Christian Roesti und Bruno Keist (Roesti & Keist 2009), das auch einen hilfreichen Tonträger enthält (s. auch Bellmann 2006 und spätere Ausgaben mit Tonträger).

Die meisten Laubheuschrecken und Grillen „singen“, indem sie spezialisierte Strukturen an beiden Deckflügeln, die asymmetrisch gebaut sind, gegeneinander bewegen. Eine gezähnte Schrillleiste (Feile), die kleine Stridulationszäpfchen trägt, liegt auf der Unter-

Abb. 13: Beim Stridulieren werden entweder die beiden – meist leicht angehobenen – Deckflügel gegeneinander (Ensifera) oder die Schrill-Leisten der beiden Hinterschenkel rasch über die hervortretende Radialader der Vorderflügel gerieben (Caelifera). Bei vielen Kurzfühlerschrecken werden die Hinterbeine auch unabhängig voneinander, meist leicht phasenverschoben asynchron auf und ab bewegt, was hier an den Schärfeunterschieden der beiden Beine gut sichtbar ist. Oben: *Metrioptera saussuriana* (Maltaberg/K, 4. 9.2016) – beachte den glänzenden „Spiegel". Unten: *Chorthippus dorsatus* (Lobau/W, 31.8.2016). Fotos: M. Sehnal.

seite einer Elytre. Diese Zäpfchen werden über eine ungezähnte Schrillkante gerieben, die dem Innenrand der darunter liegenden Elytre aufsitzt (Abb. 12 – unten). Bei den Laubheuschrecken liegt der rechte Vorderflügel beim Singen unter dem linken, bei den Grillen ist es umgekehrt, sie reiben die Feile des rechten gegen die Schrillkante des darunter liegenden linken Deckflügels. Spezielle glasige Membranen (Spiegel – s. Abb. 12 unten, Abb. 13a) werden dabei in Resonanz versetzt und verstärken die Töne. Diese sind meist hoch zirpend, sirrend bis schwirrend. Bei den meist gut hörbaren „trillernden" Grillen liegen die Töne in einem recht schmalen Frequenzband, bei den Laubheuschrecken gibt es größere Schwankungen. Die subterran und z. T. parthenogenetisch lebenden Höhlenschrecken (Rhaphidophoridae) und Ameisengrillen (Myrmecophilidae) haben weder Stridulations- noch Hörorgane und sind dementsprechend stumm, kommunizieren aber z. T. über Körpervibrationen, vor allem aber wohl olfaktorisch (z. B. CHRISTIAN 2008).

Bei den klassischen Lauten der meisten Feldheuschrecken (Vertreter der Grab- und Dornschrecken und die meisten Knarrschrecken sind weitgehend stumm), handelt es sich eher um knarrende, rätschende, stärker voneinander abgesetzte, rhythmisch wiederholte Signale. Sie entstehen durch schnelles Reiben (s. Abb. 13b) der mit Zähnchen (Schrillzäpfchen) besetzten Innenseite des Hinterschenkels (Schrillleiste oder Feile) über eine verdickte Ader (= Radialader) auf der Oberseite der Deckflügel (Abb. 12 – oben).

Zusammengefasst können wir also vereinfacht sagen: Feldheuschrecken singen mit den Schenkeln (femuro-elytrale Stridulation), die Laubheuschrecken und Grillen mit beiden Deckflügeln (elytro-elytrale Stridulation).

Auch was die Hörorgane betrifft, ohne die ja Lauterzeugung wenig Sinn macht, gibt es klare Unterschiede zwischen den beiden Hauptgruppen der Heuschrecken. Bei den meisten Caelifera liegt das „Ohr" (Tympanalorgan) als mehr oder weniger ovale Öffnung (gut sichtbar z. B. in Abb. 3b, vgl. auch Abb. 5), seitlich am ersten Hinterleibssegment. Die genaue Form der Gehöröffnung kann bei einigen Feldheuschrecken wichtig für die Unterscheidung sein (etwa bei der Gattung *Chorthippus* – vgl. z. B. Abb. 3b). Bei den Laubheuschrecken und Grillen hingegen findet sich das „Ohr" (mit zwei innen liegenden Trommelfellen) unterhalb des „Knies" in einer Verdickung der Vordertibien (z. B. Abb. 19; vgl. Abb. 6). Die schlitzförmigen bis ovalen Gehöröffnungen sind bei größeren Arten auch mit freiem Auge gut zu erkennen, bei Grillen liegt das Trommelfell frei an der Oberfläche.

Hat (Heuschrecken)man(n) dann durch kräftiges Stridulieren oder auch durch Flügelschnarren im Kombination mit Schau- und Balzflügen, bei denen auch prächtige Flügelfarben demonstriert werden können (s. oben), Geschlechtskontakt hergestellt, geht es schließlich zur „wichtigsten Nebensache der Welt". Am **Hinterleib** (Abdomen), der ansonsten in 10 weitgehend gleich aufgebaute, ringförmige Segmente gegliedert ist, kommen dabei weitere Eigenheiten der Heuschreckenmorphologie zum Tragen. Nicht nur aus systematischen Gründen und für die Artbestimmung, sondern auch aus der Sicht der Funktionsmorphologie und Verhaltens-

Abb. 14: Typische Kopulationsstellung bei Kurzfühlerschrecken, mit dem kleineren Männchen oben und direkter Übertragung der Spermien über ein Einführorgan. Hier bei einer österreichischen Besonderheit, der endemischen Kärntner Gebirgsschrecke *Miramella carinthiaca* (Klippitztörl, Saualpe/K., 21.8.2011, G. Wöss)

ökologie besonders interessant sind spezielle Fortsätze und Strukturen für Kopulation und Eiablage am Abdomenende. Bei den Männchen finden sich oben als Teile eines 11. Segments meist zwei kleine, artspezifisch geformte Zapfen (Cerci – s. z. B. Abb. 7, Abb. 16a), die zum Teil in entsprechende Vertiefungen an der Basis der weiblichen Legebohrer passen. Das Weibchen kann so während der Kopulation fixiert werden. Ensifera-Männchen haben zusätzlich bauchseitig an der Subgenitalplatte kleine Stielchen (Styli). Auffällig und – wie der Name „Reizstachel" schon andeutet – im Liebesspiel bei vielen Ensifera offenbar wichtig, sind die paarigen, oft spitz dornförmig gekrümmten Titilatoren, die den Phallus begleiten. Nach Untersuchungen von VAHED et al. (2011) dienen die Titilatoren u. a. dazu, die Kopulationsdauer zu verlängern. Grundsätzlich führt die Kopulation bei allen Springschrecken zur inneren Befruchtung. Während aber bei den Caelifera das Männchen bei der Kopulation normalerweise oben sitzt (Abb. 14) und Spermienpakete meist direkt über penisartige Gebilde in den weiblichen Geschlechtsweg einbringt, verläuft die Paarung und Spermienübergabe bei den Ensifera und v. a. bei den Laubheuschrecken in vieler Hinsicht abwechslungsreicher und spannender und dauert auch deutlich länger.

Dem Phallus fehlt bei den Ensifera ein echtes einführendes Organ. Im Normalfall sitzt bei den Ensifera das Weibchen auf, manchmal aber auch vor dem Männchen (z. B. bei heimischen Schwertschrecken — *Conocephalus* sp.), wobei dann die Köpfe in entgegengesetzter Richtung voneinander abgewandt sind (s. Abb. 15). Der Begattungsapparat der Männchen ist zu einer Art „Penislöffel" umgebildet und wird nicht direkt in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt. Vielmehr dient der Löffel v. a. dazu, ein Samenpaket (Spermatophor), aus dem später Samenfäden in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eindringen, an

Abb. 15: Die Kopulation bei Tettigoniiden findet oft unter skurrilen Verrenkungen und bei Alpenschrecken auch mit derben „Untergriffen" der Männchen statt. Hier die mit unseren Alpenschrecken nahe verwandte Art *Anonconotus baracunensis*, ein Endemit aus den französisch-italienischen Südwestalpen (Monte Viso Gebiet). Foto: G. Carron, vermittelt von K. Vahed.

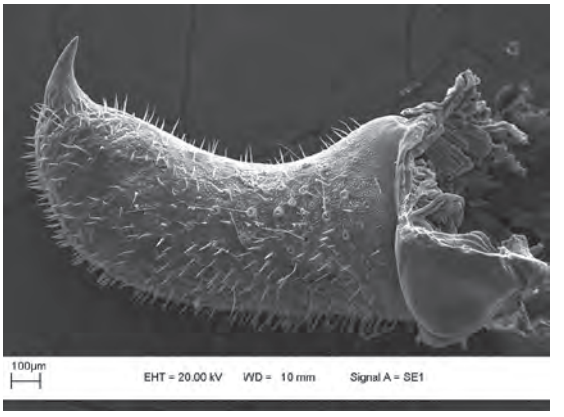

Abb.16: a (oben): Elektronenmikroskopische Aufnahme eines kräftig „bekrallten" Cercus von *Anonconotus alpinus* und b (unten) Detailaufnahme der davon verursachten Verletzungen (Abschürfspuren) am Hinterleib eines „vergewaltigten" Weibchens. Fotos via K. Vahed, Derby.

diese anzuhängen. Aus Sicht der Evolutions- und Verhaltensbiologie besonders spannend ist dabei, dass die Samenpakete nicht nur von Art zu Art, sondern wohl auch individuell erheblich in Spermiengehalt, Größe und Zusammensetzung variieren und bei weitem nicht nur der Samenübertragung dienen. Die Spermatophoren sind bei den Ensifera z. T. so groß, dass die Männchen mancher Arten beim Absetzen bis zu 40 % Gewichtsverlust erfahren und daher nach einer Kopulation oft Tage bis zum nächsten Geschlechtsakt als Erholungspause benötigen. Ein erheblicher, bei manchen Arten überwiegender Teil dieses riesigen Pakets wird von einer gallertigen, nahrhaften Masse gebildet (dem Spermatophylax – Abb. 20). Diese dient als aufwändiges Brautgeschenk für das Weibchen und wird von diesem nach der Kopulation verzehrt, während die Spermien aus dem Teil, der die Spermien enthält (der Ampulle), einwandern. Abgelenkt durch dieses Hochzeitsmahl, kommt das Weibchen auch nicht „auf die Idee", das Samenpaket vorzeitig zu entfernen, was natürlich nicht im Interesse der Männchen sein kann (s. VAHED et al. 2014; vgl. Abb. 19).

Abb. 17: Sexmonster vom Arlberg. Männchen der Alpenschrecke *Anonconotus alpinus*. (St. Anton am Arlberg /T, 22.8.2011, Wolfgang Schweighofer).

Neuere vergleichende Studien, insbesondere durch den britischen Entomologen Karim Vahed (Abb. 18) von der Universität Derby, haben aber eindrucksvoll gezeigt, dass Paarungsverhalten, Spermatophorengrößen, Spermienzahlen und die Sexualmorphologie inklusive der Hodengrößen als Reaktion auf inter- und intrasexuelle Selektionsdrücke gerade bei heimischen Tettigoniiden äußerst variabel sind (z. B. VAHED 2002, 2007, 2011, 2015; VAHED & CARRON 2008, VAHED & PARKER 2012, VAHED et al. 2010, 2011, 2014; LEWIS et al. 2014).

Zwei besonders skurrile Extrembeispiele betreffen auch in Österreich vorkommende Arten und können daher dem Leser unmöglich vorenthalten werden.

Vergewaltigungsorgien am Arlberg: der Fall Alpenschrecken (*Anonconotus*)

Unsere beiden, bis vor kurzem als eine Art (*A. alpinus*) angesehenen Alpenschrecken (*A. alpinus*, *A. italoaustriacus*) sind nicht nur wegen ihrer isolierten Areale und Bedrohung besonders interessant (s. Artkapitel). Zumindest bei westalpinen Vertretern der bei uns nur am Arlberg vorkommenden echten Alpenschrecke *A. alpinus* ist auch das extreme Sexualverhalten hervorzuheben, das bei dieser und anderen *Anonconotus*-Arten (vgl. Abb. 15) im Labor und in den französischen Alpen ausführlich studiert wurde (s. VAHED 2002, VAHED & CARRON 2008; vgl. auch LEWIS et al. 2014).

Der Gesang von *Anonconotus* ist unauffällig, ein leises Schwirren, das – im Gegensatz zu den meisten anderen Heuschrecken – bei dieser Art offenbar bei der Paarfindung und Kopulationseinleitung eine untergeordnete Rolle spielt, oder dazu nur bei geringer Weibchendichte eingesetzt wird. Die *Anonconotus*-Männchen kommen nämlich wenn möglich unmittelbar und brutal zur Sache, sobald sie ein Weibchen antreffen. Sie werfen sich ohne Vorwarnung auf die größeren Weibchen, nehmen sie trotz heftiger Gegenwehr, die zu erheblichen Abschürfungen an deren Hinterleib führen kann (Abb. 16b), mit speziell umgeformten, besonders kräftigen, nach Innen gebogenen und zugespitzten Cerci (Abb. 16a) in einen schraubstockartigen Griff und starten die

Abb. 18: „Hodenweltmeister" vom Neusiedler See. Die Südliche Beißschrecke *Platycleis affinis* hat die relativ größten Hoden unter allen Tieren. Die beiden Riesentestes machen 14 % der Körpermasse des erwachsenen Männchens aus! Links: *Platycleis affinis* im Freiland (Seewinkel/B, 3.9.2005, A. Panrok). Rechts: Hodenpräparat im Größenvergleich mit der Imago – im Hintergrund der „Entdecker" des Phänomens, Prof. Karim Vahed von der Univ. Derby, UK – Foto: K. Vahed, privat.

Kopulation (Abb. 15). Doch damit nicht genug: Im Gegensatz zu vielen anderen Laubheuschrecken, die nach einer meist lang anhaltenden Kopulation oft tagelang pausieren (s. oben), sind diese Sexmonster unserer Almen schon nach nur 18 Sekunden bereit, sich auf ein neues Weibchen zu stürzen. Ja, sie sind derart sexverrückt, dass sie sich mit ihren „Lustgreifern" u. U. auch an anderen Heuschreckenarten, selbst an Larven oder Männchen, vergreifen. Die Sexunholde vom Arlberg (Abb. 17) konterkarieren also den in Westösterreich so populären Spruch: „*auf da Alm da gibt s koa Sünd*"

Riesenhoden am Neusiedler See: der Fall Südliche Beißschrecke (*Platycleis affinis*)

Während *Anonconotus alpinus* nur weit im Westen Österreichs vorkommt, lebt ein anderes „Sexungeheuer" unter den heimischen Heuschrecken im äußersten Osten, im pannonischen Tiefland, v. a. um den Neusiedler See: die Südliche Beißschrecke *Platycleis affinis* (s. Artkapitel).

Diese unscheinbare, nicht einmal 3 cm große Laubheuschrecke (Abb. 18) dürfte die relativ größten Hoden im gesamten Tierreich besitzen, denn bei den Männchen entfallen sagenhafte 14 Prozent des Körpergewichts auf die Keimdrüsen. Diese eindrucksvollen Testicel (Abb. 18 rechts) produzieren zwar nicht mehr Spermien pro Ejakulat, sie führen aber zu erhöhter, offenbar von den Weibchen geförderter Promiskuität. Weibchen von *P. affinis* bringen es z. B. in ihrem nur zwei Monate dauernden Erwachsenenleben auf bis zu 23 Sexualpartner. Ähnlich verstärkte „Bäumchen wechsle dich"-Tendenzen scheint es übrigens auch bei anderen Laubheuschrecken, aber auch bei anderen Tieren inklusive des Menschen! mit überdurchschnittlich großen Hoden zu geben (Vahed et al. 2010, s. auch Vahed 2011, Vahed & Parker 2012 – für *Homo sapiens* vgl. z. B. Baker & Bellis 1995).

Aber auch der weibliche Fortpflanzungsapparat der Heuschrecken, und hier wiederum vor allem jener der Langfühlerschrecken, hat einiges an besonderen Anpassungen zu bieten. Besonders markant sind die Legeröhren (Ovipositoren). Während bei Kurzfühlerschrecken die Klappen der meist kurzen Legeröhren wie Zangen

Abb. 19: Bei Zartschrecken (hier *Leptophyes boscii*) dauert die Kopulation nach Übergabe des großen Spermatophorenpaketes (links am Weibchen) nicht mehr lange an. Dafür übergeben die Männchen große Brautgeschenke, sodass die Spermien, während das Weibchen den Spermatophylax verspeist, einwandern können (s. Vahed et al. 2014). Beim Männchen (rechts) sind auch die Öffnungen der Tympanalorgane an den Vorderschienen gut zu sehen. Foto: Engelsdorf/K, 19.8.2010, G. Wöss.

Abb. 20: Bei der Kopulation heften die Männchen der Laubheuschrecken ein unterschiedlich großes Samenpaket an die Geschlechtsöffnung der Weibchen. Der Spermatophor besteht aus den Ampullen, welche die Spermien enthalten (gelb) und dem weißlichen, gallertigen Spermatophylax, der als nahrhaftes „Brautgeschenk" vom Weibchen verzehrt wird. Arten mit großem Spermatophylax, wie die Steppen-Sattelschrecke *Ephippiger ephippiger* (im Bild), trennen sich nach der Übergabe relativ rasch. Arten mit kleinem oder keinem Brautgeschenk gleichen dies hingegen durch längeres, oft erzwungenes Festhalten am Weibchen aus und sichern so die Befruchtung. Foto: Wildbad Einöd/St., 27.8.2010, G. Wöss.

auseinanderspreizen können und der Ovipositor meist kurz und eher unauffällig ist (s. Abb. 21), sind bei den Ensifera die Klappen im typischen Fall zu einer meist weit über das Abdomen hinausragenden Struktur verfalzt (Abb. 22-23).

Die Formen, Größen und Oberflächenstrukturen der Legeröhren, die auch für die Bestimmung wichtig sind, variieren aber von Familie zu Familie und von Art zu Art (Abb. 22-23). Bei den meisten österreichischen Arten beträgt die Länge der Legeröhre etwa 45 bis 60 % der Körperlänge. Deutlich kürzer (etwa ein Viertel bis ein Drittel der Körperlänge) sind sie bei Sichelschrecken (*Phaneroptera*), fast so lang oder sogar länger als der Körper aber z. B. bei der Alpenstrauchschrecke *Pholidoptera aptera*, der Langflügeligen Schwertschrecke *Conocephalus fuscus* oder dem Grünen Heupferd *Tettigonia viridissima* (Abb. 22). Was die Formen und Oberflächenstrukturen der Ovipositoren betrifft, so gibt es schwertförmige (Abb. 22) bzw. stilettförmige (Abb. 23 a, b) gerade, sichelförmige, mehr oder weniger stark gekrümmte glatte (Abb. 6, 15, 19, 20) bis schneideblattförmige und gezähnte bis zugespitzte Typen (Abb. 23c-d).

Diese Vielfalt ist offenbar vor allem als Anpassung an das bevorzugte Eiablagesubstrat und die Ablagetiefe zu verstehen. Tendenziell sind gestreckte Ovipositoren eher für die Eiablage im Boden, gekrümmte für die Ablage in Pflanzenstängel, Gehölzrinden oder Ritzen und schneidige, gesägte Legebohrer eher für die Ablagen in Blattscheiden gebaut (Übersicht z. B. Ingrisch in Ingrisch & Köhler 1998).

Während bei den Ensifera die Eier häufig, meist ein-

Abb. 21: Die Weibchen der Kleinen Goldschrecke *Euthystira brachyptera* haben für eine Kurzfühlerschrecke relativ lange Legeklappen am Hinterleibsende. Sie fixieren damit ihre Eier in kleinen Paketen höher in der Vegetation zwischen Grasblättern. Foto: Kobarid/Slowenien, 24.8.2015, G. Kunz.

Abb. 22: Schon große Larven weiblicher Laubheuschrecken zeigen die artspezifischen langen Ovipositoren. Beim Grünen Heupferd *Tettigonia viridissima* werden die Eier mit dem körperlangen, schwertförmigen Legebohrer recht tief in den Boden versenkt. Man beachte auch die bei Larven noch verdrehte Anordnung der Hinter- und Vorderflügel (s. Text). Foto: Fußacher Ried/V, 1.7.2010, M. Loner.

Abb. 23: Grillenartige haben meist lange gerade, stilettförmige Legebohrer zur Ablage der Eier in den Boden oder in Mauerritzen. Hier mit der Mittelmeer Feldgrille *Gryllus bimaculatus* (Glanz a. d. Weinstraße/St, 11.5.2015 – a) und der Stummen Grille *Gryllomorpha dalamtina* (Primosten/Kroatien, 22.9.2015 — b) eine in Österreich nur einmalig eingeschleppte (a) bzw. eine bisher nur randlich außerhalb des Staatsgebietes (Slowenien, Südtirol) vorkommende, aber sich dort ausbreitende Art (b). Vertreter der Sichelschrecken (Phaneropterinae) haben oft stark gekrümmte oder sägeblattförmige und gezähnte Ovipositoren zur Ablage in Blattscheiden, Blättern u. a. Pflanzenmaterial. Links unten (c): *Leptophyes boscii* (Niederstuttern/St, 19.7.2013); rechts unten (d): *Isophya brevicauda.* Fotos a bis c: G. Kunz; d: G. Wöss (Schratzbach/K, 14.8.2010).

zeln oder lose in kleinen Gruppen, in höher gelegene Pflanzenteile abgelegt werden, deponieren heimische Kurzfühlerschrecken die Eier überwiegend in obere, feuchte Bodenschichten (Abb. 24a) oder in bodennahe Vegetationsbüschel. Da die Klappen (Valven) des Ovipositors bei ihnen kurz sind, wird häufig, nach vorangehenden „Probebohrungen" die dazu dienen, die Substrateignung zu testen, der ganze Hinterleib in das Substrat versenkt. Dabei kann er teleskopartig gestreckt werden (Abb. 24a). Zum Teil werden die Eier aber auch, wie bei den Goldschrecken (Abb. 21), in Schaumkokons an Pflanzen angeheftet oder in Stängel eingeführt. Grillen und Maulwurfsgrillen hingegen legen die Eier in selbst gegrabene Höhlen oder gar in eigene Brutkammern, die bei der Maulwurfsgrille bis zu 600 Eier beherbergen können.

Mit der Eiablage beginnt die Entwicklung einer neuen Generation, endet aber in Normalfällen auch der Lebenszyklus erwachsener Heuschrecken, sofern nicht die Vielzahl von Gefahren und Feinden ihrem Dasein ein frühzeitiges Ende bereitet (s. Kapitel 3). Eines „natürlichen" Todes sterben heimische Imagines je nach Art, Gruppenzugehörigkeit und äußeren Bedingungen oft schon im Spätsommer und (bei uns) spätestens Anfang Dezember. Ausnahmen bilden Grillen, die meist als ältere Larven überwintern, sowie Maulwurfsgrillen, Höhlen-, Grab- und Dornschrecken, die sowohl als Larven als auch als Adulttiere (Imagines) überwintern können. Die unterschiedlichen Entwicklungsstrategien und Entwicklungszyklen der einzelnen Heuschreckengruppen habe ich aber ausführlich unter dem Titel „Sommerfrische in den Bergen – zum Jahreszeitlichen Auftreten der Heuschrecken Österreichs" in diesem Buch beschrieben (s. dort). Ich beschränke mich hier daher auf eine Bildfolge, die exemplarisch und modellhaft an Bildmaterial verschiedener mitteleuropäischer Heuschrecken die wichtigsten Abschnitte, Stadien und Ereignisse im Leben einer Heuschrecke zeigt (Abb. 24).

Abb. 24: Bilder aus dem Lebenszyklus österreichischer Lang- und Kurzfühlerschrecken. Von links oben nach rechts unten: Eiablage (*Chorthippus brunneus*) – Eigelege (*Tettigonia viridissima*) – frühe Larvenstadien (*Calliptamus italicus*, *Saga pedo*) – Imaginalhäutung mit Exuvie (*Sago pedo*) – Gesang (*Stenobothrus fischeri*) – Balz (*Psophus stridulus:* links ♂, rechts ♀) – Paarung (*Melanoplus frigidus*) – Abnutzung und Tod: Flügeldeformation (*Tettigonia viridissima*) – Natürliche Feinde (*Ruspolia nitidula* mit Streckerspinne *Tetragnatha* sp.) – Verkehrstod (*Tettigonia viridissima:* ♀ mit Eiern am Boden). Fotos: Martina Staufer, B. Thaler-Knoflach, M. Sehnal, Robert Vlk, J. Pennersdorfer, G. Wöss (2x), M. Loner (4x).

3. Gefahren und Probleme für Heuschrecken

Natürliche Feinde

Heuschrecken sind überdurchschnittlich große, „saftige“ und eiweißreiche, in vielen Lebensräumen auffällige und häufige, manchmal sogar hyperabundante, in Massen auftretende Insekten (Abb. 25). Sie sind gleichzeitig, bei aller Sprungkraft und Flugfähigkeit, relativ träge, nur mäßig wendig und ermüden bei Verfolgung recht rasch, wie jeder bestätigen wird, der statt Heuschrecken z. B. Fliegen fangen will. Dies alles gilt vermehrt für Heuschreckenlarven, die zudem schwerpunktmäßig zu einer Jahreszeit (Frühjahr bis Frühsommer) „im Angebot“ sind, in der energiereiche Proteinkost für viele Prädatoren für Fortpflanzung, Wachstum und Jungenaufzucht von entscheidender Bedeutung ist. Heuschrecken haben dementsprechend in allen Stadien eine erhebliche Zahl natürlicher Feinde. Dies gilt sogar für Artgenossen und nahe Verwandte. So ist Kannibalismus etwa bei großen Tettigoniiden, wie unseren Heupferden oder dem Warzenbeißer, die gleichzeitig auch potente Jäger kleinerer Arten sind, nicht selten. Auch die Große Sägeschrecke *Saga pedo* (Abb. 24) und Gottesanbeterinnen erbeuten regelmäßig selbst große Heuschreckenimagines (Abb. 27a). Daneben sind andere Insekten zum Teil spezialisierte Heuschreckenjäger, insbesondere manche Grabwespen aus der Familie der Sphecidae. Das Feindspektrum reicht außerdem von Amphibien, Reptilien über Spitzmäuse bis hin zum Menschen, der sicher seit jeher als gewiegter Heuschreckenfresser auftrat.

Als willkommenes Nahrungsmittel dienen Heuschrecken vielen Völkern seit der Frühzeit und sind als Leckerbissen (oft in gerösteter Form) auch heute noch in verschiedensten Regionen Südamerikas, Afrikas und Südostasiens beliebt. Ja, Heuschrecken werden – wie allgemein Entomophagie – wegen des hochwertigen Insekteneiweißes sogar von der FAO und der Wissenschaftsgemeinde zunehmend als künftig wichtige Ressource für die menschliche Ernährung diskutiert und empfohlen (z. B. GAHUKAR 2011, RAUBENHEIMER & ROTHMAN 2013).

Direkte Verfolgung von Heuschrecken durch den Menschen spielt aber in unseren Breiten heutzutage kaum mehr eine Rolle (siehe aber eine Fülle historischer Berichte über die Bekämpfung von Heuschreckeninvasionen auch in Österreich, etwa bei HÖLZL 1955 für Kärnten und Ostösterreich oder für Tirol bei LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016). Es gibt aber auch in Österreich nach wie vor zumindest eine Orthopteren-Art, die Maulwurfsgrille (Abb. 26), die als Schädling an Kultur- und Gartenpflanzen nicht nur seit Jahrhunderten geächtet war, sondern vor allem von Gärtnern und Gartenbauvereinigungen noch heute – weitgehend zu Unrecht – bekämpft wird (z. B. BÖHM 2001, LANDMANN 2017).

Abb. 25: Heuschrecken (hier *Locusta migratoria*) können bei Massenvermehrung riesige Schwärme mit u.U. mehreren Billionen Tieren bilden, die mehrere 100 km² bedecken können und dann tatsächlich biblische Plagen werden. Sie sind aber als eiweißreiche Kost seit jeher nicht nur für viele Insektenfresser, sondern auch für den Menschen wichtig. Foto (Terrarium): B. Thaler-Knoflach.

Abb. 26: In Frontalansicht mögen Maulwurfsgrillen für den „unbelasteten“ Betrachter tatsächlich recht unheimlich aussehen, was die Hemmschwelle für ihre Ächtung und Verfolgung sicher herabsetzt. Im Garten sind sie aber wegen ihrer überwiegend tierischen Kost, darunter Schadwürmer und Schadinsekten, weit nützlicher als schädlich. Foto: B. Thaler-Knoflach.

Die potentesten nichtmenschlichen Heuschreckenjäger sind aber wohl Spinnen und Vögel. Unter Ersteren finden sich neben einigen größeren Strecker- (Abb. 24j), Spring- (Abb. 27b), Wolfs- und Jagdspinnen (Tetragnathidae, Salticidae, Lycosidae; Pisauridae vgl. dazu auch HAWLENA et al. 2001) vor allem kräftige Rad-

Abb. 27: Groß ist das Heer der Heuschreckenjäger in der Natur. Neben manchen spezialisierten Insekten (a) sind vor allem Spinnen (b, c) und Singvögel (d, e) die potentesten „Grillenfänger". Fotos: a: Europäische Gottesanbeterin *Mantis religiosa* mit *Chorthippus* sp., Eichkogel/N, 29.9.2007, G. Wöss; b: Wespenspinne *Argiope bruennichi* mit *Chorthippus biguttulus*, Innsbruck/T, 1.9.2009: B. Thaler-Knoflach; c: Springspinne *Salticus* cf. *cingulatus* mit Larve von *Tetrix tenuicornis*, Tagliamento/IT, 30.7.2014, G. Wöss; d: Wiesenpieper *Anthus pratensis* mit erbeuteter Kurzflügeliger Schwertschrecke *Conocephalus dorsalis,* Insel Texel/NL, 26.7.2014, S. Loner; e: Feldgrille *Gryllus campestris* als Beute des Raubwürgers *Lanius excubitor*, Bernhardsthal/N, 4.11.2004, M. Denner.

netzspinnen (Araneidae). Auch im Alpenraum tritt dabei die seit einigen Jahrzehnten vermehrt aus dem Süden vordringende Wespenspinne *Argiope bruennichi* besonders auffällig hervor (Abb. 27b). Sie ernährt sich überwiegend von Heuschrecken und präferiert Habitate, die auch für gefährdete Heuschrecken besonders wichtig sind (Feuchtgebiete, Trockenbrachen). Bei Singvögeln sind vor allem weichhäutigere Langfühlerschrecken (Abb. 27d) und Larven aller Arten als Futter aber auch als Nahrungsvorrat, etwa bei Würgern beliebt (Abb. 27e). Versierte Schreckenfänger finden sich aber auch bei einer Reihe insektivorer Nichtsingvögel, die bevorzugt im offenen Kulturland jagen (etwa Weißstorch, Blauracke oder Wiedehopf).

Den Prädationsdruck natürlicher Fressfeinde sowie eine Vielzahl von Parasiten, wie Milben, Fadenwürmer, Saitenwürmer der Gattung *Gordius*, die typische Heuschreckenparasiten sind, oder etwa den Pilz *Entomophaga grylli*, die sich als weitere Mortalitätsfaktoren dazu gesellen, haben die Orthoptera aber seit Jahrtausenden ohne größere Probleme überstanden.

Der Klimawandel als Problem?

Auch das „In-Thema" Klimawandel ist für die als Gruppe mehrere 100 Millionen Jahre alten Heuschrecken nichts Neues und wird meines Erachtens als Problem für diese Ordnung überschätzt. Einerseits gehören regionale bis globale Schwankungen der klimatischen Rahmenbedingungen seit jeher, wie Tag und Nacht oder Sommer und Winter, zum Wesen der Erde. Andererseits erfolgt die derzeitige Klimaerwärmung zwar dramatisch und schnell, die erreichten oder prognostizierten Temperaturniveaus waren aber auch in unseren Breiten und selbst für die rezenten Artenspektren schon mehrfach deutlich höher (vgl. z. B. BLÜMEL 2002, AUER et al. 2014). Außerdem ist festzuhalten, dass insgesamt die meisten Heuschreckenarten als thermisch anspruchsvolle, tropisch- subtropische Wesen von hohen Temperatursummen in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklungszyklen eher profitieren sollten. Die Klimaerwärmung dürfte sich in gemäßigten Breiten daher auf regionale Muster der Artenvielfalt und Artenkomposition sowie auf Arealgrößen und Artabundanzen insgesamt wohl eher positiv auswirken. Das heißt natürlich nicht, dass das komplexe Wechselspiel einzelner Klimafaktoren und deren saisonale Änderungen (neben der Temperatur sind ja auch andere Faktoren, wie (Boden-)Feuchtigkeit, Dauer der Schneebedeckung usw. für Heuschrecken wichtig), nicht einzelne Arten und Vertreter spezialisierter Ökogruppen unter Druck bringen können.

Wie uneinheitlich, unklar und schwer prognostizierbar die Auswirkungen des „Klimawandels" auf unsere

Abb. 28: Die aus dem Mittelmeerraum stammende thermophile Südliche Eichenschrecke *Meconema meridionale* ist seit über 50 Jahren in Österreich etabliert, aber nach wie vor auf die Wärmeinseln der Siedlungen konzentriert. Auch die Klimaerwärmung der letzten Jahrzehnte hat daran wenig geändert. Foto: Stadt Salzburg/S, 9.11.2001, I. Illich.

Heuschrecken sind, habe ich in diesem Buch exemplarisch an Hand der Phänologie und Höhenverbreitung heimischer Arten näher zu analysieren versucht (s. dort).

Dass aber auch eine Erklärung von Arealverschiebungen thermophiler, südlicher Arten einzig auf Basis rezenter klimatischer Entwicklungen wohl meist zu kurz greift, zeigt meines Erachtens exemplarisch das Beispiel der Südlichen Eichenschrecke *Meconema meriodionale* (Abb. 28). Auch wenn sich die inzwischen v. a. synanthrop gut etablierte mediterrane Art bei uns in den letzten Jahrzehnten weiter ausgebreitet hat (s. Artkapitel) und in Ostösterreich zunehmend auch in Trockenstandorten außerhalb der Siedlungen anzutreffen ist, ,ist festzuhalten: In Mitteleuropa nördlich der Alpen trat M. *meridionale* bereits seit Ende der 1950er und vermehrt in den 1960er und 1970er Jahren auf (z. B. HELVERSSON 1969, THALER 1977, TRÖGER 1986), in einer Zeit also, in der nicht nur niemand von einer Klimaerwärmung sprach, sondern in der es z. B. in Österreich gerade im Sommer eine deutliche Abnahme der Sonnenscheindauer gab (vgl. AUER et al. 2014). Hingegen fällt in diese Phase ein erheblicher Aufschwung der Mobilität (u. a. Urlaubsreisen in den Süden), des transalpinen Handels und der Industrialisierung und Urbanisierung in Mitteleuropa. Dies dürfte die vermehrte Einschleppung dieser flugunfähigen Art und ihre Etablierung in den zunehmenden Wärmeinseln der Städte (Stichwort: „Urban heat island") befördert haben. Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, dass sich die Art z. B

Abb. 29: Auch in vielen Alpentälern stellen die Ausräumung der Landschaft und die Zerstörung und Überdüngung ehemals arten- und strukturreicher Trocken- und Feuchtwiesen das größte Problem für Heuschrecken dar. Hier eine überdüngte ehemalige Feuchtwiese bei Aurach (900 m) nahe Kitzbühel/T. Am Oberhang sind noch Reste eines Kleinseggenriedes erkenntlich. Foto: 26. 3.2011, A. Landmann.

im Tiroler Inntal seit ihrem Erstnachweis in Innsbruck 1975 trotz Klimaerwärmung und vermehrter Verschleppungsmöglichkeiten in den letzten 40 Jahren kaum weiter ausgebreitet hat (s. LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016). Vorsicht mit linearen Erklärungsmodellen und eventuell etwas weniger vorschneller „Alarmismus" sind daher meines Erachtens auch künftig geboten, wenn es um die Beurteilung von Veränderungen in Arealen oder der regionalen Häufigkeitsmuster einzelner Arten geht.

Gefahren und Probleme durch den Wandel der Landschaft und der Landnutzung

Klimaänderungen oder gar natürliche Feinde stellen insgesamt auf alle Fälle ein deutlich geringeres Problem für die österreichische Heuschreckenfauna dar als Änderungen der Art und Intensität der Landnutzung und insbesondere der landwirtschaftlichen Praktiken. Möglicherweise das größte Einzelproblem für die thermophilen Heuschrecken ist dabei die Vegetationsverdichtung vieler ehemals magerer und lückig bewachsener Standorte in Folge diffusen (z. B. aus der Luft) und gezielten Nährstoffeintrags (v. a. Düngung). Dieses Eutrophierungsphänomen (Abb. 29), das bei weitem nicht nur Agrar- und Grünlandwirtschaftsflächen betrifft, wurde zwar im mitteleuropäischen Naturschutz seit Jahrzehnten erkannt und diskutiert (z. B. KAULE 1986, ELLENBERG et al. 1989), die Problemerkennung hat aber kaum zu einer Problemminderung geführt. Gerade auch im Zusammenhang mit der Klimadiskussion ist hervorzuheben, dass die eutrophierungsbedingten mikroklimatischen Negativeffekte einer dichteren, höheren und stärker geschlossenen Vegetationsdecke auf alle Entwicklungsstadien von Heuschrecken, allfällige positive Einflüsse großklimatischer Entwicklungen überkompensieren dürften. Es ist sicher kein Zufall, dass die Roten Listen gefährdeter Heuschrecken in einem großen Prozentsatz anspruchsvolle Spezialisten trockenwarmer und rohbodenreicher Habitate umfassen, während an Kühle besser angepasste, meso- bis hygrophile Arten nicht selten zunehmen. Diese und andere besonders durch die Umstellungen in der Landwirtschaft verursachten Probleme für Heuschrecken (z. B. Änderung der Mahdrhythmen, Silage, Flächenzusammenlegungen, Flächenstilllegungen mit nachfolgender Verbrachung und Verbuschung) sind in weiten Teilen Mitteleuropas konstatiert worden.

Österreich verfügt zwar insgesamt sicher noch über eine – im europäischen Kontext – überdurchschnittlich abwechslungsreiche und vielfältige Naturausstattung. Nicht umsonst ist unser Land ja eines der globalen Zentren des Tourismus und wird manchmal als Reparaturwerkstätte für den gestressten Flachlandeuropäer be- und überzeichnet. Zu bedenken ist aber abschließend, dass teilweise gerade im Alpenraum manche Aspekte der Landestopografie und der daraus resultierenden Landnutzung überdurchschnittliche Probleme für die Artenvielfalt und Bestände lokaler bis regionaler Heuschreckengemeinschaften bedingen. Denn im Alpenraum ist die anthropogene Raumbeanspruchung gerade in den tieferen Lagen im Osten und in den Beckenlandschaften und Talschaften im Zentrum und Westen, die für die thermisch anspruchsvollen Heuschrecken attraktiver wären, z. T. deutlich höher als in weiten Teilen des europäischen Flachlandes. Besonders im eigentlichen Alpenraum hat in den letzten Jahrzehnten in den wenigen Gunsträumen der Niederungen, die für Dauerbesiedlung, für Verkehr, Industrie, Gewerbe und Landwirtschaft flächig nutzbar sind, der Druck auf die Naturräume und extensiv genutzte Flächen überproportional stark zugenommen (z. B. Abb. 29) und auch unseren Heuschrecken schwere Probleme bereitet. Dies führt auch dazu, dass gerade Arten des Alpenvorlandes und Lebensraumspezialisten, die auf Habitate der planaren, collinen bis submontanen Stufen angewiesen sind, im Alpenraum überproportional stärker gefährdet sind als Arten der Hochlagen (z. B. LANDMANN 2009; vgl. Abb. 29). In Hanglagen abgelegener Talschaften jedoch beeinträchtigt die Nutzungsaufgabe und Verbuschung ehemals extensiv genutzter Offenlandschaften sonnenliebende Arten auf andere Art (s. z. B. LANDMANN 2001, LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016).

Im Detail bilanzieren wir aber die Probleme und die – wie auch in anderen Ländern Europas – insgesamt wenig erfreuliche Gefährdungssituation vieler heimi-

scher Heuschreckenarten und Gemeinschaften, in diesem Buch zusammenfassend im Kapitel „Gefährdung und Schutz“ (Bieringer & Weißmair) und speziell für einzelne Arten im Abschnitt „Bestandsentwicklung“ der jeweiligen Artkapitel.

Literatur

Auer I., Foelsche U., Böhm R. †, Chimani B., Haimberger L., Kerschner H., Koinig K.A., Nicolussi K. & C. Spötl (2014): Vergangene Klimaänderung in Österreich. — In: Österreichischer Sachstandsbericht Klimawandel 2014 (AAR14). Austrian Panel on climate Change (APCC), Verlag der Österr. Akad. Wissensch. Wien: 227-300.

Baker R.R. & M.A. Bellis (1995): Human Sperm Competition. — Chapman & Hall, London: 353 pp.

Baur B., Baur H., Roesti C.& D. Roesti (2006): Die Heuschrecken der Schweiz. Haupt, Bern: 352 pp.

Bellmann H. (2006): Der Kosmos Heuschreckenführer. Die Arten Mitteleuropas sicher bestimmen. — Frankch-Kosmos, Stuttgart: 350 pp.

Bennet-Clark H.C. (1975): The energetics of the jump of the locust Schistocerca gregaria. — J. Exp. Biol. **63**: 53-83.

Blümel W.D. (2002): 20.000 Jahre Klimawandel und Kulturgeschichte – von der Eiszeit in die Gegenwart. — WechselWirkungen – Jahrbuch **2002**: 3-19.

Böhm C. (2001): Die Maulwurfsgrille – ein bedrohter Gartenschädling? **—** Fachz. f. Obst & Gartenbau, Gartengestaltung & Ortsbildpflege (Grünes Tirol) H. **3**: 83.

Burrows M. & O.J. Morris (2003): Jumping and kicking in bush crickets. — J. Exp. Biol. **206**: 1035-1049. doi:10.1242/jeb.00214.

Christian E. (2008): Höhlenheuschrecken – Zum Jubiläum einer Wortschöpfung. — Die Höhle **59**: 48-58.

Cigliano M.M., Braun H., Eades D.C. & D. Otte (2017): Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0. [01.02.2017]. http://Orthoptera.SpeciesFile.org.

Coray A. & P. Thorens (2001): Heuschrecken der Schweiz: Bestimmungsschlüssel. — Schweiz. Entomolog. Ges. Neuchâtel: 235 pp.

Dettener K. & W. Peters (Hrsg. 1999): Lehrbuch der Entomologie. —Ulmer, Stuttgart 1. Aufl.: 919 pp.

Detzel P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. — Ulmer, Stuttgart: 580 pp.

Ellenberg H., Rüger A. & G. Vauk (Hrsg. 1989): Eutrophierung – das gravierendste Problem im Naturschutz? — NNA-Berichte **2** (1): 70 pp.

Fischer J., Steinlechner D, Zham A., Poniatowski D., Fahrtmann T., Beckmann A. & C. Stettmer (2016): Die Heuschrecken Deutschlands und Nordtirols. Bestimmen – Beobachten – Schützen. — Quelle & Meyer, Wiebelsheim: 367 pp.

Fontana P., Buzzetti F.M., Cogo A. & B. Odé (2002): Guida al riconoscimento allo studio di Cavalette, Grilli, Mantidi e Insetti affini del vento. — Guide Natura 1, Mus. Nat. Arch. Vizenza: 592 pp.

Gahukar R.T (2011): Entomophagy and human food security. — Int. J. Tropical Insect Science **31**: 129-144.

Grimaldi G. & M.S. Engel (2005): Evolution of the Insects. — Cambridge Univ. Press, Cambridge: 755 pp.

Harz K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. — G. Fischer, Jena: 494 pp.

Hawlena D., Kress H., Dufresne E.R. & O.J. Schmitz (2011): Grasshoppers alter jumping biomechanics to enhance escape performance under chronic risk of spider predation. — Funct. Ecology **25**: 279-288. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01767.

Helversen O. (1969): *Meconema meridionale* (Costa, 1860) in der südlichen Oberrhein-Ebene (Orth., Ensifera). — Mitt. Deutsche Ent. Ges. **28**: 19-22.

Hölzel E. (1955): Heuschrecken und Grillen Kärntens. — Carinthia II, Sonderheft **19**: 1-112.

Illich I., Werner S., Wittmann H. & R. Lindner (2010): Die Heuschrecken Salzburgs. — Salzburger Naturkundl. Monographien 1, Verlag Haus der Natur, Salzburg: 254 pp.

Ingrisch S. & G. Köhler (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. — Neue Brehm Bücherei Bd. **629**. Westarp Wiss., Magdeburg: 460 pp.

Kaule G. (1986): Arten- und Biotopschutz. — UTB, Ulmer, Stuttgart: 461 pp.

Landmann A. (2001): Die Heuschrecken der Nordtiroler Trockenrasen. — Natur in Tirol. Naturkundl. Beitr. Abt. Umweltschutz **9**: 1-320, 360-372.

Landmann A. (2016): Die Heuschreckenfaunen des Bundeslandes Tirol (Österreich) und Südtirols (Italien): ein Vergleich. — Gredleriana **16**: 93-112.

Landmann A. (2017): Die Maulwurfsgrille *Gryllotalpa gryllotalpa* — Verfemter Wühler im frischen Garten. Zeitschrift für Obst- und Gartenbau, Gartengestaltung und Ortsbildpflege (Grünes Tirol) H. **3**: 27.

Lewis S.M, Vahed K, Koene J.M., Engqvist L., Bussiere L. F., Perry J.C., Gwynne D.T. & G.U.C. Lehmann (2014): Emerging issues in the evolution of animal nuptial gifts. — Biology Letters **10**: 20140336.

Nadig A. (1986): Ökologische Untersuchungen im Unterengadin – Heuschrecken (Orthoptera). — Ergebnisse wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark **12** (10): 103-170.

Ortner A. & K. Lechner (2015): Rote Liste gefährdeter Heuschrecken Vorarlbergs. — Inatura Erlebnis Naturschau, Dornbirn – Rote Listen **9**: 136 pp.

Picker M., Colville J.F & M. Burrows (2011): A cockroach that jumps. — Biology Letters **2011**. DOI: 10.1098/rsbl.2011.1022.

Raubenheimer D. & J. M. Rothman (2013): Nutritional Ecology of Entomophagy in Humans and Other Primates. **—** Ann. Review of Entomology **58**: 141-160.

Roesti C. & B. Keist (2009): Die Stimmen der Heuschrecken. — Haupt, Bern: 144 pp. (mit DVD).

Sardet E., Roesti C. & Y. Braud (2015): Cahier d’identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. — biotope, Mèze, (collection Cahier d’identification): 304 pp.

Schlumprecht H. & G. Waeber (2003): Heuschrecken in Bayern. — Ulmer, Stuttgart: 515 pp.

Thaler K. (1977): Fragmenta Faunistica Tirolensia III. — Veröff. Mus. Ferdinandeum **57**: 137-151.

Tröger E.J. (1986): Die Südliche Eichenschrecke, *Meconema meridionale* Costa (Saltatoria: Ensifera: Meconematidae), erobert die Städte am Oberrhein. — Ent. Zeitschr. **96** (16): 229-232.

VAHED K. (2002): Coercive copulation in the Alpine Bushcricket *Anonconotus alpinus* YERSIN (Tettigoniidae: Tettigoniinae: Platycleidini). — Ethology **108**: 1065-1075.

VAHED K. (2007): Comparative evidence for a cost to males of manipulating females in bushcrickets. — Behavioral Ecology doi:10.1093/beheco/arm021

VAHED K. (2011): Titanic testicles in tettigoniids add weight to the male mating rate hypothesis. —Bulletin of the Entomological Society of Canada **43**: 136-140.

VAHED K. (2015). Cryptic female choice in crickets (Orthoptera: Ensifera). — In: PERETTI A.V. & A. AISENBERG (eds), Cryptic Female Choice in Arthropods – Patterns, Mechanisms and Prospects. Springer, Berlin. Chapter **11**: 285-234.

VAHED K. & G. CARRON (2008): Comparison of forced mating behaviour in four taxa of *Anonconotus*, the Alpine Bushcricket. — Journal of Zoology **276**: 313-321.

VAHED K. PARKER D.J. & J.D.J. GILBERT (2010): Larger testes are associated with a higher level of polyandry, but a smaller ejaculate volume, across bushcricket species (Tettigoniidae). — Biology Letters **7** (2): 261-264. *doi:10.1098/rsbl.2010.0840*.

VAHED K., LEHMANN A.W., GILBERT J.D.J. & G.U.C. LEHMANN (2011): Increased copulation duration before ejaculate transfer is associated with larger spermatophores and male genital titillators across bushcricket taxa. — Journal of Evolutionary Biology **24**: 1960-1968.

VAHED K. & D.J. PARKER (2012): The evolution of large testes: sperm competition or male mating rate? — Ethology **118**: 107-117.

VAHED K., GILBERT J.D.J., WEISSMAN D.B. & L. BARRIENTOS-LOZANO (2014): Functional equivalence of grasping cerci and nuptial food gifts in promoting ejaculate transfer in katydids. — Evolution **68***:* 2052-2065.

ZUNA-KRATKY T., KARNER-RANNER E., LEDERER E., BRAUN B., BERG H.-M., DENNER M., BIERINGER G., RANNER A. & L. ZECHNER (2009): Verbreitungsatlas der Heuschrecken und Fangschrecken Ostösterreichs. — Verlag Naturhistorisches Museum Wien, Wien: 304 pp.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Doz. Mag. Dr. Armin LANDMANN
Karl Kapfererstr. 3
A-6020 Innsbruck
E-Mail: armin.landmann@uibk.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denisia

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: 0039

Autor(en)/Author(s): Landmann Armin

Artikel/Article: Krumme Sprünge mit geraden Flügeln: Evolution, Biologie, Morphologie & Sexualverhalten der Heuschrecken (Orthoptera) – eine Einführung 3-26