© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Höhlenheuschrecken – Zum Jubiläum einer Wortschöpfung

ZUSAMMENFASSUNG

Vor 175 Jahren prägte der österreichische Entomologe Vincenz Kollar das Wort Höhlenheuschrecke. Aus diesem Anlass werden einige Aspekte der Erforschungsgeschichte und der Biologie dieser Insekten beleuchtet. Die nach Exemplaren aus dem Schelmenloch, einer kleinen Höhle südlich von Wien beschriebene Heuschrecke *Troglophilus cavicola* (Kollar, 1833) steht im Zentrum, weil sie als erste Insektenart nach dem Lebensraum Höhle benannt wurde. Nach einer Charakterisierung der weltweit verbreiteten Familie der Buckel- oder Höhlenschrecken (Rhaphidophoridae) und ihrer in Mitteleuropa auftretenden Arten wird die Verbreitung der europäischen Höhlenheuschrecken referiert. Die österreichischen Arealanteile von *T. cavicola* und der nahe verwandten Art *T. neglectus* Krauss, 1879 sind durch postglaziale Ausbreitung entstanden, während die Funde von *T. neglectus* nördlich der Alpen wahrscheinlich auf anthropogenen Transport zurückgehen. Beide Arten sind weder an Karbonatgestein noch an das Vorhandensein natürlicher Gesteinshohlräume gebunden, brauchen jedoch für die Überwinterung frostfreie subterrane Ruheplätze. Von Frühling bis Herbst ernähren sie sich im Freien von Pflanzenresten und Kleinarthropoden. Auch die Eiablage erfolgt außerhalb der Höhle. Schöpft ein Individuum die Lebensspanne aus, so wechselt es zweimal aus einer vorwiegend oberirdischen Sommerphase in eine unterirdische Winterphase. In der Höhle können zu allen Jahreszeiten juvenile und adulte Höhlenheuschrecken gleichzeitig angetroffen werden.

ABSTRACT

Cave crickets – the anniversary of the word coinage *Höhlenheuschrecke*

The compound *Höhlenheuschrecke* was created by the Austrian entomologist Vincenz Kollar 175 years ago. To mark this anniversary, the present review highlights several aspects of the research history and the biology of cave crickets. Emphasis is laid on *Troglophilus cavicola* (Kollar, 1833), originally described from the small cave *Schelmenloch* south of Vienna, because this species was the first to be named after the cave environment. Cave and camel crickets (Rhaphidophoridae) and the central European representatives of this subcosmopolitan familiy are characterized here, followed by a biogeographic outline of European cave crickets. The Austrian ranges of *T. cavicola* and its close relative *T. neglectus* Krauss, 1879 were shaped by post-glacial expansion, whereas records of *T. neglectus* north of the Alps probably reflect anthropogenic transport. The two species are not restricted to carbonate rock or to the presence of natural caves; crucial, however, is the availability of frost-protected subterranean overwintering shelters. From spring to fall, our *Troglophilus* species feed on plant debris and small arthropods out in the open, where oviposition takes place as well. In a full lifespan, the individual changes twice between a chiefly aboveground summer phase and a subterranean winter phase. Caves can simultaneously house juvenile and adult *Troglophilus* all the year round.

Erhard Christian
Institut für Zoologie
Universität für Bodenkultur
Gregor-Mendel-Straße 33
A – 1180 Wien
erhard.christian@boku.ac.at

Eingelangt: 31.3.2008
Angenommen: 5.5.2008

EINLEITUNG

Aus der Altsteinzeit sind ein Dutzend Artefakte überliefert, die mehr oder weniger überzeugend als Bildnisse von Insekten gedeutet werden (Bahn & Butlin, 1990). Eine Gravur aus dem Verbindungsgang zwischen den Höhlen Enlène und Trois-Frères in den Pyrenäen, auf das mittlere Magdalénien datiert, über-

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

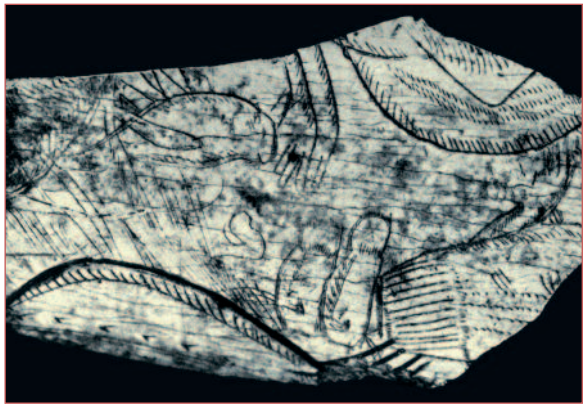


Abb. 1: Vermutlich keine Höhlenheuschrecke, sicher aber das schönste Insektenbild der Altsteinzeit: Gravur auf einem Wisentknochen aus der Grotte d´Enlène, Ariège. Die komplexe Komposition zeigt die nach rechts blickende Heuschrecke am oberen Rand des Knochenfragments, in der linken Hälfte des ca. 6 cm breiten Bildausschnittes. Nach Kühn (1954).

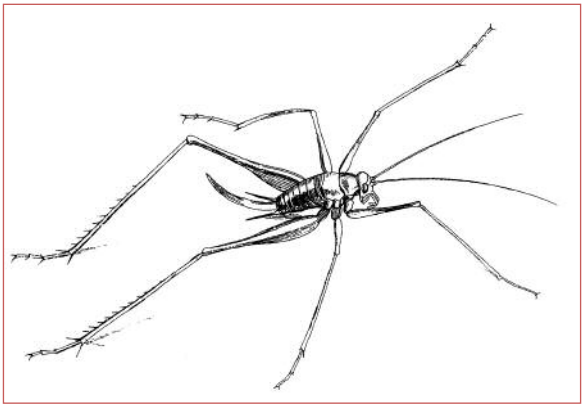


Abb. 2:. Illustration zur Beschreibung von *Dolichopoda palpata* – die erste gesicherte Abbildung einer Höhlenheuschrecke. Aus Sulzer (1776).

ragt alle anderen Insektenplastiken und -ritzungen der paläolithischen Ikonographie. Sie ist so ausdrucksstark, dass man auf den ersten Blick eine Heuschrecke, genauer: eine weibliche Langfühlerschrecke erkennt (Abb. 1). Lucien Chopard und andere prominente Zoologen bestärkten die Entdecker in der Ansicht, das zehn Zentimeter breite Fragment zeige eine Heuschrecke der Gattung *Troglophilus* (Bégouen & Bégouen, 1928). Bis heute zieht sich diese Interpretation durch die Literatur. Allzu gern malt man sich das Szenario aus, wie der Eiszeitkünstler vom Anblick einer Höhlenheuschrecke fasziniert nach einem Wisentknochen greift und mit sicherem Schwung den Umriss des Tieres einritzt. Selbst ein Fachmann wie Schimitschek (1977) meint, „die Darstellung [dürfe] man wohl der Freude des Künstlers an der Abbildung des Höhlengenossen zuschreiben“. Biogeographische Überlegungen sprechen jedoch gegen diese Auffassung. Im weiten Umkreis der Fundstelle lebt keine *Troglophilus*-Art, und im Jungpaläolithikum dürfte das nicht anders gewesen sein (Bahn & Butlin, 1990).

Die Auseinandersetzung mit Höhlenheuschrecken begann gut 15.000 Jahre später, allerdings unbewusst. Johann Heinrich Sulzer (1735-1813), Mediziner und Entomologe aus Winterthur, beschrieb 1776 eine merkwürdig gebaute Heuschrecke (Abb. 2), ohne ihre Beziehung zur Unterwelt zu ahnen. Er nannte sie etwas schrullig „Schnurrbart“ und setzte nach der Linné´schen Nomenklatur die Bezeichnung *Gryllus palpatus* hinzu. „Das äußere Paar der Fühlspitzen [= Maxillarpalpen, Kiefertaster] ist ungewöhnlich lang“, begründet Sulzer die Wahl des Namens. Auch die „langen borstengleichen Fühlhörner“ [= Antennen] werden erwähnt, und „dass diese Art sich nur ihrer langen Beine behelfe und ungeflügelt bliebe“. Über die Lebensweise und den Lebensraum der Heuschrecke erfahren wir nichts, das Tier stammt schlichtweg „aus Sicilien“ (Sulzer, 1776). Die in Süditalien und Dalmatien verbreitete Art heißt heute *Dolichopoda palpata*.

Zwei Generationen danach, 1833, prägte Vincenz Kollar das Wort Höhlenheuschrecke. Es klingt uns so vertraut, als hätte es nicht eigens erfunden werden müssen. Der Autor selbst machte nicht viel Aufhebens darum, in der Originalbeschreibung von *Locusta cavicola* übertrug er den wissenschaftlichen Namen einfach ins Deutsche. Doch „Höhlenheuschrecke“ ist kein belangloses Namensschildchen, sondern Ausdruck einer ökologischen Erkenntnis. Bis zu diesem Zeitpunkt gab es kein Wort, das mit dem Bestandteil „Höhle“ auf den unterirdischen Lebensraum einer Insektenart hinwies. Als *Locusta cavicola* in eine neue Gattung versetzt wurde, entstand die tautologische Kombination *Troglophilus cavicola*, der höhlenbewohnende Höhlenfreund. Kollars Art ist somit auch in sprachlicher Hinsicht die Höhlenheuschrecke par excellence. Zu ihrem 175. Namenstag soll sie im Mittelpunkt einer kurzen Revue stehen.

ENTDECKUNG UND NAMENSGEBUNG

Das Schelmenloch (1911/41, Abb. 3) ist eine 40 m lange Höhle im Hauptdolomit des Lindkogelstockes am Ostrand der Alpen. Sie öffnet sich am Fuß einer Felswand in 330 m Seehöhe, wenige Meter über der Sohle des Brunntales, knapp bevor dieses in den Weinrieden von Sooß das Wiener Becken erreicht (Hartmann & Hartmann, 1982). Mit dem Ausbau zu einem Luftschutzraum und der Angliederung eines 20 m langen

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 3: Das Schelmenloch bei Sooß, Niederösterreich. Nach Tieren aus dieser Wienerwaldhöhle wurde die Höhlenheuschrecke *Troglophilus cavicola* beschrieben.

Stollens im Jahre 1940 hat sie den letzten Rest einstiger Romantik verloren. Doch nach wie vor beherbergt sie *Troglophilus cavicola* (Abb. 4).

Als erste Schauhöhle des Wienerwaldes war das leicht erreichbare, mit schlichten Sinterbildungen geschmückte Schelmenloch ab 1886 kurze Zeit für das Publikum geöffnet. Reiseschriftsteller hatten die sagenumwobene Höhle schon in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts beschrieben, lag sie doch nahe der Badener Sommerresidenz des Kaisers und kaum 30 km südlich von Wien. Dies mag der Grund sein, weshalb keine der berühmten Krainer Grotten, sondern eine Kleinhöhle in Niederösterreich zum locus typicus der Höhlenheuschrecke wurde. Der universelle Naturhistoriker und Direktor der k.k. Hof-Naturalienkabinette Carl v. Schreibers (1775-1852) sammelte im Schelmenloch um 1831 einige Exemplare, in denen sein Mitarbeiter, der aus Oberschlesien gebürtige Arthropodenfachmann Vincenz Kollar (1797-1860), eine neue Art erkannte (Abb. 5). Eines davon blieb in der Sammlung des Naturhistorischen Museums erhalten.

Mit der Beschreibung von *Locusta* (heute *Troglophilus*) *cavicola* führt Kollar (1833) die Bezeichnung Höhlenheuschrecke ein (Abb. 6), selbstverständlich als Eigennamen und nicht als Begriff für eine Klasse wesensgleicher Erscheinungen. Merkwürdigerweise verliert er kein Wort über *Gryllus palpatus*. Hat er *Locusta cavicola* „von allen bisher bekannten Arten sehr abweichend“ befunden, weil die Heuschrecke aus einem so außergewöhnlichen Lebensraum stammte? Höhlenbewohnende Insekten waren ja unbekannt. Doch gerade als Kollar über seinem Manuskript saß, gab die Entdeckung des Käfers *Leptodirus hochenwartii* Schmidt, 1832 in der Adelsberger Grotte den Anstoß zur Entwicklung jenes Wissenschaftszweiges, der im 20. Jahrhundert Biospeläologie genannt wurde (Christian, 2003).

Wir dürfen ohne Augenzwinkern von „unseren“ Höhlenheuschrecken sprechen, denn auch die andere in Österreich auftretende Art ist mit der Geschichte des Wiener Naturhistorischen Museums verbunden. Hermann Krauss (1848-1939) war hier vier Jahre als Assistent tätig, ehe er in seiner Heimatstadt Tübingen eine Arztpraxis eröffnete (Kaltenbach, 2001) und sich nur noch nebenher mit Insekten befasste. In seiner Wiener Zeit beschrieb Krauss (1879) die Heuschrecke *Troglophilus neglectus* in einer neuen Gattung, eben *Troglophilus*. Die Tiere der Typenserie stammten aus

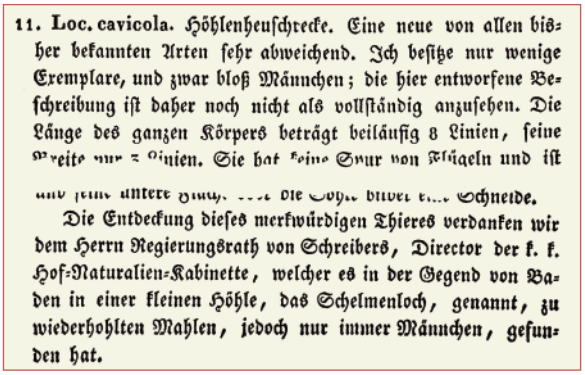
Abb. 4: *Troglophilus cavicola*. Ein erwachsenes Weibchen im Schelmenloch. Foto: Hannes Wurzenberger

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5: Carl v. Schreibers entdeckte die Höhlenheuschrecke; Vincenz Kollar benannte sie vor 175 Jahren.

dem Klassischen Karst, aus der Umgebung von Karlovac und von der Insel Hvar. Vielleicht hatten sie schon einige Zeit unbeachtet (lat.: *neglectus*) in den Kästen des Naturalienkabinetts geruht. Bei dieser Gelegenheit transferierte Krauss die eng verwandte *Locusta cavicola*, von der damals schon Funde aus einem großen Teil des Verbreitungsgebietes vorlagen, in die neue Gattung; sie wurde zur Typusart von *Troglophilus*. Die Heuschrecke *T. neglectus* war für Krauss „wie jene [nämlich *T. cavicola*] ein Höhlentier und wohl mit ähnlicher Lebensweise".

Seither sind die wissenschaftlichen Namen unserer Höhlenheuschrecken stabil: *Troglophilus cavicola* (Kollar, 1833) – die Klammer bedeutet, dass die Art ursprünglich unter einem anderen Gattungsnamen veröffentlicht wurde – und *Troglophilus neglectus* Krauss, 1879. Als Trivialnamen scheinen sich die Bezeichnungen Kollars Höhlenschrecke und Krauss´ bzw. Bedornte Höhlenschrecke einzubürgern.



11. Loc. cavicola. Höhlenheuschrecke. Eine neue von allen bisher bekannten Arten sehr abweichend. Ich besitze nur wenige Exemplare, und zwar bloß Männchen; die hier entworfene Beschreibung ist daher noch nicht als vollständig anzusehen. Die Länge des ganzen Körpers beträgt beiläufig 8 Linien, seine [illegible] nur [illegible] Linien. Sie hat keine Spur von Flügeln und ist [illegible] Schneide.

Die Entdeckung dieses merkwürdigen Thieres verdanken wir dem Herrn Regierungsrath von Schreibers, Director der k. k. Hof-Naturalien-Kabinette, welcher es in der Gegend von Baden in einer kleinen Höhle, das Schelmenloch, genannt, zu wiederhohlten Mahlen, jedoch nur immer Männchen, gefunden hat.

Abb. 6: Anfang und Schlusssatz der Originalbeschreibung von *Locusta* (heute *Troglophilus*) *cavicola*. Das Wort Höhlenheuschrecke erscheint hier zum ersten Mal. Aus Kollar (1833).

WAS SIND HÖHLENHEUSCHRECKEN UND WIE SEHEN SIE AUS?

Mehr als 23.000 Heuschreckenarten sind derzeit beschrieben und anerkannt. Sie verteilen sich auf die pflanzenfressenden Caelifera (Kurzfühlerschrecken), zu denen beispielsweise die Grashüpfer und die Wanderheuschrecken zählen, und die in ihrer Ernährung uneinheitlichen Ensifera (Langfühlerschrecken) mit den Grillen und dem Heupferd als bekannteste Vertreter. Die Antennen der meisten Langfühlerschrecken sind länger als der Körper. Außerdem tragen die Weibchen sehr vieler Arten einen schwert- oder säbelförmigen Eilegeapparat (Ovipositor), der zur Bezeichnung Ensifera (= Schwertträger) Anlass gab.

Heuschrecken mit ökologischen Beziehungen zu Höhlen gibt es nur unter den Ensifera. Abgesehen von einigen mediterranen Grillen gehören die cavernicolen Arten Europas zur Familie Rhaphidophoridae, den Buckel- oder Höhlen(heu)schrecken (Leroy, 1967). Rhaphidophoridae zeigen eine konvexe Rückenkontur (einen „Buckel"), Fühler von mindestens der doppelten Körperlänge, mächtig ausgebildete Maxillarpalpen (Abb. 7) und lange, fein behaarte Hinterleibsanhänge (Cerci). Da Buckelschrecken in allen Stadien flügellos sind, können sie nicht wie andere Langfühlerschrecken durch reibende Bewegungen der Deckflügel zirpen. Dementsprechend fehlen auch mit Trommelfellen ausgestattete Hörorgane in den Vorderbeinen.

Buckelschrecken besiedeln alle Kontinente außer Antarktika, in besonderer Vielfalt Südostasien. Von den

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 7: Auffallend lange Kiefertaster sind ein Charakteristikum der Buckel- oder Höhlenschrecken. Das Exemplar aus der Dimhöhle bei Alanya an der türkischen Südküste gehört wahrscheinlich zu *Troglophilus gajaci* (det. M. Rampini).

rund 550 Arten (Eades & Otte, 2008) leben manche permanent oberirdisch, vorwiegend in Wäldern. In den USA treten gewisse „camel crickets" als Hausungeziefer in Erscheinung, andere bewohnen sogar Sanddünen. Eine weltweit verschleppte Art, die aus Ostasien stammende Gewächshausschrecke *Tachycines asynamorus* Adelung, 1902 (Abb. 8), zeigt sich sporadisch in österreichischen Glashäusern. Viele Buckelschrecken unterhalten aber regelhafte Beziehungen zu Höhlen, Blockwerk, Tierbauen oder ähnlich dunklen Habitaten. Diese Höhlenheuschrecken im engeren Sinn sind Angehörige verschiedener Verwandtschaftsgruppen, sie gehen nicht alle auf eine nur ihnen gemeinsame Stammart zurück. In der Stammesgeschichte haben mehrere Buckelschrecken unabhängig voneinander eine partiell unterirdische Lebensweise angenommen. So repräsentieren auch die alteingesessenen Rhaphidophoridae Europas – Arten der Gattungen *Troglophilus* und *Dolichopoda* – zwei Zweige (Unterfamilien) am Stammbaum dieser Familie. *Troglophilus* weicht in den Körperproportionen kaum von der Gewächshausschrecke ab. Bei den extrem lang- und feingliedrigen *Dolichopoda*-Arten ist der Höhlentierhabitus deutlicher ausgeprägt. Eine heißt bezeichnenderweise *D. araneiformis*, die spinnenförmige (Abb. 9).

Die heimischen Arten *Troglophilus cavicola* und *T. neglectus* sehen einander zum Verwechseln ähnlich. Relativ sicher kann man sie an der letzten großen Rückenplatte des Hinterleibes (10. Tergit) unterscheiden. Diese Platte ist bei *T. cavicola*-Weibchen schmal und am Hinterrand beiderseits der medianen Einbuchtung sanft gerundet, während die Männchen an der entsprechenden Stelle zwei große, rundliche Lappen mit annähernd parallelen Längsachsen tragen (Abb. 10). Weibchen von *T. neglectus* sind durch spitz auslaufende Fortsätze beiderseits der medianen Einbuchtung charakterisiert, die Lappen des Männchens divergieren nach hinten und sind zumindest andeutungsweise zugespitzt.

Abb. 8: Die aus Ostasien verschleppte Art *Tachycines asynamorus* trägt den Namen Gewächshausschrecke zu Recht. Dennoch erinnert sie im Erscheinungsbild an unsere Höhlenheuschrecken.
Foto: Karl Sänger

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 9: *Dolichopoda araneiformis* aus der Obodska pećina, Montenegro.
Foto: Michał Grabowski

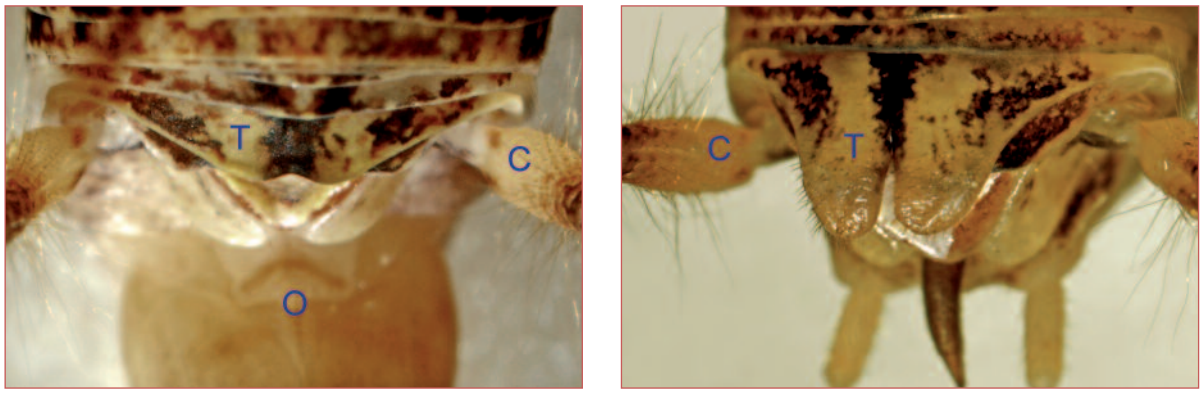


Abb. 10: *Troglophilus cavicola*, Körperende in Rückenansicht, Weibchen (links) und Männchen (rechts).
Die Gestalt des 10. Tergits ist ein relativ sicheres Differentialmerkmal gegenüber *T. neglectus*.
C = Cerci (Hinterleibsanhänge); O = Ovipositor (Legeröhre); T = 10. Tergit (letzte große Rückenplatte).

HÖHLENHEUSCHRECKEN IN EUROPA

Die Gattung *Dolichopoda* ist von den spanischen Ostpyrenäen über das europäische Mediterrangebiet und Anatolien bis ins südliche Aserbaidschan verbreitet, wo sie fast die Küste des Kaspischen Meeres erreicht. Keine der rund 40 Arten ist nach Mitteleuropa vorgedrungen. Die andere europäische Gattung, *Troglophilus*, wurzelt im ägäischen Raum. Rezent ist sie im östlichen Mittelmeergebiet und in Anatolien mit 13 Arten vertreten (Di Russo et al., 2007), von denen die zwei weitest verbreiteten auch in Österreich vorkommen. Das Areal von *T. cavicola* erstreckt sich von Zentralgriechenland über die westliche Balkanhalbinsel bis in die Bergamasker Alpen, den Süden Graubündens und den Wienerwald. Etwas kleiner ist das geschlossene Areal von *T. neglectus*. Es liegt innerhalb des *cavicola*-Gebietes und reicht von Nordgriechenland bis ins Trentino, nach Kärnten und in die Südsteiermark. Die österreichischen Arealanteile der Höhlenheuschrecken suggerieren eine nacheiszeitliche (Rück-?) Eroberung der Ostalpen aus dem Süden. Das Wiener Becken wurde in Richtung Karpaten nicht überschritten. Beide Arten treten außerhalb und am Rand des pleistozän vergletscherten Gebietes auf, nur aus dem Raum Lienz und aus dem oberen Mölltal sind vorgeschobene Arealsplitter von *T. cavicola* bekannt (Abb. 11). Dieses Verbreitungsbild lässt sich mit der Höhlenarmut der Zentralalpen nicht befriedigend erklären. Moog (1982) widerlegte mit einer Reihe von Nachweisen in höhlenlosen Gebieten „die früher vertretene Auffassung, dass sich das Verbreitungsgebiet von *Troglophilus* mit jenem von Naturhöhlen zur Gänze deckt“. Mitteleuropäische *Troglophilus*-Populationen benötigen für die Überwinterung klimatisch günstige, jedenfalls frostfreie Gesteinshohlräume. Ob es sich dabei um Höhlen im speläologischen Verständnis handelt, ist unerheblich. Neben dem Klima beschränkt die

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

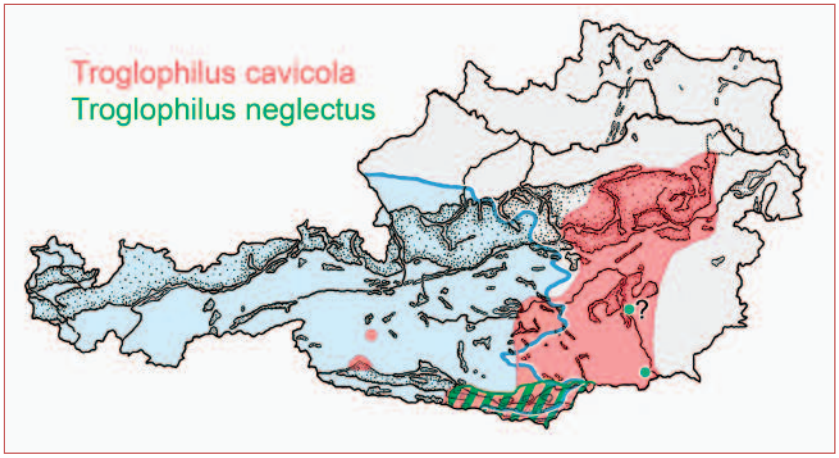


Abb. 11: Verbreitung von *Troglophilus cavicola* und *T. neglectus* in Österreich (nach Moog, 1982).
Punktraster: verkarstungsfähiges Gestein.
Blau: maximale Ausdehnung der kontinuierlichen Vergletscherung während der letzten Eiszeit vor 20.000 Jahren (nach van Husen, 1987).
Das Fragezeichen markiert einen zweifelhaften Nachweis von *T. neglectus* im Grazer Bergland.

Vorliebe für Waldlebensräume die Vertikalverbreitung unserer Arten. Sie erreichen im Gebirge kaum die Grenze der Montanzone. Bei fortschreitender Erwärmung könnten sie sich in höhere Lagen und ins Innere der Alpen ausbreiten.

Seit den 1990er Jahren häufen sich *T. neglectus*-Funde in Höhlen und Stollen nördlich der Alpen. Mittlerweile ist die Art in der Umgebung von Olmütz, in der Böhmischen Schweiz, im Sächsischen Elbsandsteingebirge, im Fichtelgebirge und in der Eifel nachgewiesen (Heusinger & Gebhardt, 2003; Kočárek, 2007). Wurden die auffälligen Tiere in diesen faunistisch gut erforschten Gebieten übersehen oder sind sie eben erst aus eigener Kraft zugewandert? Beides ist unwahrscheinlich. Heusinger & Gebhardt (2003) stellten deshalb bewusste Ansiedelung und Einschleppung zur Diskussion. Faunenfälschung oder unbeabsichtigter Import – wieder irritiert das fast gleichzeitige Auftauchen an isolierten Außenposten zwischen Mähren und dem Rheinland. Ungewollter Langstreckentransport ist aber nicht von der Hand zu weisen, wie das Beispiel der Südlichen Eichenschrecke *Meconema meridionale* zeigt. Ein Exemplar dieser flugunfähigen Art wurde laut Tröger (1986) im Motorraum eines Autos über 360 km verschleppt. Sollten sich auch die lichtscheuen Höhlenheuschrecken gelegentlich im finsteren Bauch von Fahrzeugen verstecken? Dass sie unter Umständen mit menschlicher Hilfe große Distanzen überwinden, belegt der Einzelfund der korsischen Art *Dolichopoda bormansi* in England. In diesem Zusammenhang ist die parthenogenetische Fortpflanzung in den tschechischen und deutschen Populationen bemerkenswert (zumindest wurde bisher kein Männchen gefunden). Es hätte also jeweils nur ein einziges *T. neglectus*-Weibchen den Transport überstehen müssen. Damit ist freilich nichts bewiesen, denn viele Insektenarten, auch Höhlenheuschrecken, neigen an der Peripherie und außerhalb des geschlossenen Verbreitungsgebietes zur Jungfernzeugung, selbst wenn sie sich ohne Zutun des Menschen dort festsetzen.

AUS DEM LEBEN UNSERER HÖHLENHEUSCHRECKEN

Die Literatur gibt keinen Hinweis auf nennenswerte Unterschiede in der Biologie der beiden Arten. Mag dies auch mit dem Mangel an vergleichenden Untersuchungen zusammenhängen – die ausführlichsten Studien (Kögler, 1983; Novak & Kustor, 1983; Pehani et al., 1997) fokussieren auf eine Spezies und behandeln die andere nebenbei –, so dürften *T. cavicola* und *T. neglectus* doch in den ökologischen Grundzügen übereinstimmen.

Die Quartiere der Höhlenheuschrecken stellten sich als überraschend vielfältig heraus. Steiner & Schlick-Steiner (2000) fanden im Dezember eine Larve von *T. neglectus* in einem schneebedeckten Blockmeer südlich des Dobratsch. Geologisch verschieden, aber strukturell ähnlich ist der Lebensraum, in dem vor kurzem der Schweizer Erstnachweis einer Höhlenheuschrecke gelang (Germann et al., 2005). Hier, im höhlenlosen Silikatgebiet des Graubündener Val Poschiavo nahe der italienischen Grenze, übertagt *T. cavicola* in den Hohlräumen einer grob gefügten Legsteinmauer. Der vom Menschen gestaltete, jedoch natürlichen Blockhalden benachbarte Fundort (Abb. 12) liegt an der aktuellen Grenze des Verbreitungsgebietes von *T. cavicola*. Männchen wurden in dieser Population nicht beobachtet. Wahrscheinlich pflanzt sie sich parthenogenetisch fort, ebenso wie die Randpopulation östlich des Comer Sees.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 12: Trockenmauern: ein Lebensraum für *Troglophilus cavicola* in einem höhlenlosen Gebiet. Oberhalb von Brusio, Val Poschiavo, Graubünden.

Im höhlenreichen Badlgraben bei Peggau entdeckten Kastberger & Freitag (1993) Tagesbiwaks von *T. cavicola* in luftiger Höhe. Bei Kontrollen während der warmen Jahreszeit zählten sie in zwölf Fledermauskästen, die auf Fichtenstämmen befestigt waren, insgesamt bis zu 141 Heuschrecken pro Termin. Solche Beobachtungen bestätigen, was der österreichische Entomologe Franz Löw vor 150 Jahren vermutete: „dass diese Orthopteren nicht sowohl Höhlenthiere, als vielmehr nur lichtscheue Nachtthiere sind, welche sich den Tag über an dunklen Orten, in Höhlen und Felsspalten aufhalten, des Nachts aber diese Verstecke verlassen, um ihrer Nahrung nachzugehen“ (Löw, 1861). Tatsächlich nehmen *T. cavicola* und *T. neglectus* den Großteil der Nahrung nachts im Freien auf. Nordamerikanische Biospeläologen haben herausgefunden, dass die Höhlenheuschrecke *Hadenoecus subterraneus* in der Mammoth Cave nicht nur als Beutetier, sondern auch in Form von Eiern, Larvenhäuten, Kadavern und nicht zuletzt durch ihren Kot wesentlich zur Nährstoffversorgung des Ökosystems beiträgt (Barr & Kuehne, 1971). Unsere Arten sind schlechtere Importeure; in tagfernen Höhlenabschnitten setzen sie nur wenig Kot ab (Novak & Kustor, 1983).

Die Angaben zur Ernährung gehen weit auseinander und lassen auf gemischte Kost schließen. Darm und Kotkrümel enthalten variable Anteile pflanzlicher und tierischer Fragmente, wobei letztere manchmal aus einer Guanomahlzeit stammen. Reguläre jahreszeitliche oder altersabhängige Änderungen des Speisezettels sind nicht erkennbar. Der Kot eines *T. cavicola*-Weibchens aus dem Schelmenloch enthielt Mitte Juni ausschließlich Reste von Kleinarthropoden (Abb. 13 links), eine Woche später betrug der pflanzliche Anteil im Kot desselben Tieres rund 30% (Christian, unpubl.). Novak & Kustor (1983) fanden im Darm slowenischer Tiere im Juli mehr als 90% Pflanzenmaterial. Im Wahlversuch erwiesen sich Höhlenheuschrecken als opportunistische Allesfresser und zugleich als Feinschmecker. Für ein Stück Apfel oder einen Klecks Haselnusscreme ließ *T. cavicola* jedes andere Futter stehen (Moog, pers. Mitt.).

Die Paarungsaktivität von *T. cavicola* ist jahreszeitlich nicht limitiert, aber offenbar im Frühjahr am höchsten. Pehani et al. (1997) berichten, dass *T. neglectus* unter naturnahen Laborbedingungen im Juli und August kopulierte. Ob sich die Partner über größere Entfernung verständigen, bleibt zu prüfen. Zwar verströmt das Männchen aus abdominalen Drüsen einen Duftstoff, dem man eine Rolle bei der Anlockung des Weibchens zusprechen möchte. Raspotnig et al. (1998) konnten ihn chemisch identifizierten, die Lockwirkung im Verhaltenstest aber nicht beweisen. Dass die Männchen beider Arten denselben Stoff freisetzen, lässt weitere Zweifel aufkommen, weil sexuelle Signale in der Regel artspezifisch sind um Fremdpaarungen zu vermeiden. Die Gefahr einer falschen Partnerwahl besteht in manchen Gebieten durchaus. Von 43 Höhlen und Stollen Nordsloweniens, in denen Novak & Kustor (1983) Höhlenheuschrecken nachwiesen, waren 39 von beiden Arten besiedelt.

Kastberger & Kropf (1991) dokumentierten eine *T. cavicola*-Paarung Mitte Februar. Die Tiere saßen nicht zufällig auf der senkrechten Höhlenwand. Kastberger (1982, 1984, 1985) hatte schon früher gezeigt, dass manche Lebensäußerungen von der Position der Heuschrecke abhängen. Je steiler die Standfläche, desto geringer ist die Bereitschaft zu einem Fluchtsprung und desto geringer auch die Atemfrequenz. Die Vertikale wirkt sozusagen beruhigend, außer in sexuellen Belangen.

Es gibt Indizien, dass Höhlenheuschrecken nachts auch im Freien kopulieren. Der Geschlechtsakt verläuft in typischer Langfühlerschrecken-Manier. Nach gegenseitigem Betrillern mit den Fühlern steigt das Weibchen von hinten über das ruhig sitzende Männchen. Dieses befestigt ein Samenpaket (die Spermatophore) und eine schmackhafte Zugabe (den Spermatophylax) an der weiblichen Geschlechtsöffnung. Dann trennen sich die Partner und das Weibchen beginnt den Spermatophylax zu verzehren (Christian, unpubl., nach einer Beobachtung in der Koblingerhöhle [1914/17], Anninger, Ende Mai). Währenddessen wandern die Spermien in den Samenbehälter der weiblichen Heuschrecke, ehe diese, oft Stunden nach der Kopulation, die schlaffe Hülle der Spermatophore abwirft oder frisst. Zwischen Paarung und Eiablage vergehen üblicherweise mehrere Wochen.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

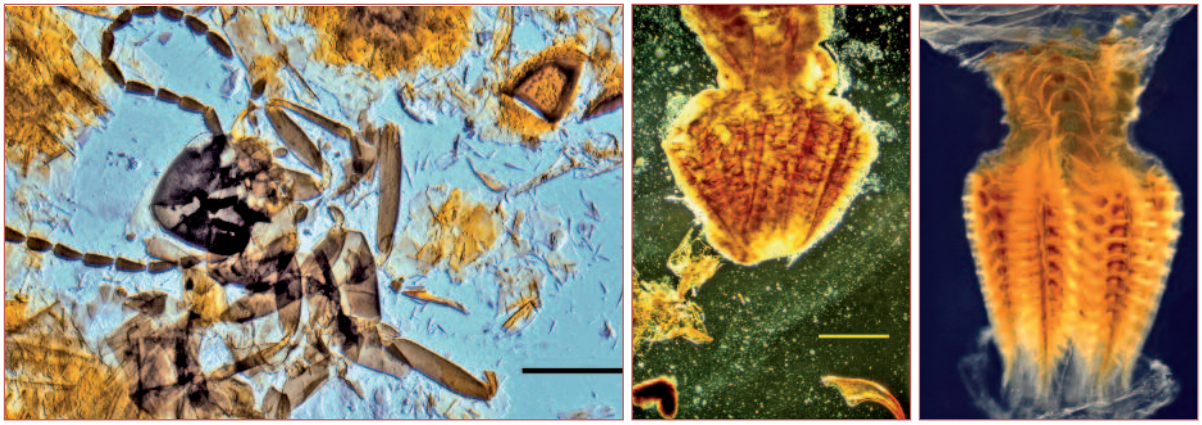


Abb. 13: Nahrungsreste im Kot von *Troglophilus cavicola*.
Links: Ein Weibchen aus dem Schelmenloch hatte im Juni außerhalb der Höhle kleine Insekten verzehrt.
Mitte: Ein überwinterndes Weibchen aus der Kranichberghöhle lieferte nur Reste des eigenen Larvenhemdes. Deutlich zu erkennen ist der Kaumagen, dessen Auskleidung bei der Häutung gemeinsam mit der Außenhaut abgestreift und gefressen wird.
Rechts: Zum Vergleich ein intakter Kaumagen. Maßstab: 0,5 mm.

Frisch geschlüpfte Individuen werden in Höhlen sehr selten angetroffen. Kögler (1983) fand in steirischen Höhlen *T. cavicola*-Larven ab dem dritten Stadium. Ziemlich sicher verlassen die Weibchen zur Eiablage die Höhle. Das Innenrohr des Ovipositors (Abb. 14) erinnert an eine Stichsäge, wenngleich im Labor gehaltene Weibchen die Eier lieber in weiches Substrat legen. Das Ei ist abgerundet zylindrisch mit einem Längsdurchmesser von 2,7-3,3 mm. Hexagonal angeordnete Rippen erzeugen ein Wabenmuster auf der gesamten Oberfläche. Interessanterweise unterscheiden sich die beiden sonst so ähnlichen Arten deutlich im Feinbau dieser Rippen (Rampini & Saltini, 1994). Pehani et al. (1997) untersuchten eine gemischte Population in einem Stollen bei Tolmin, Slowenien, und ermittelten für *T. neglectus* eine Lebensspanne von zwei bis zweieinhalb Jahren. Auf eine sieben bis acht Monate dauernde Embryonalzeit folgen in den nächsten 14-15 Monaten sieben oder acht Larvenstadien. Nach der letzten Häutung lebt die Heuschrecke noch drei bis zehn Monate. Die Angaben dürften auch für *T. cavicola* gelten.

Saisonale Einschnitte kennzeichnen die postembryonale Entwicklung. Zweimal wechselt das Tier aus einer überwiegend oberirdischen Sommerphase in eine subterrane Winterphase. *T. cavicola* schlüpft im Freien, wandert im Herbst in die Höhle, verlässt diese im Frühjahr, geht im Herbst neuerlich unter Tag, wird dort geschlechtsreif, erledigt im Frühling das Fortpflanzungsgeschäft und bleibt dann bis zum Tod in der oberirdischen Phase (Novak & Kustor, 1983). Im Einklang mit diesem Schema trafen Pehani et al. (1997) in der Höhle die meiste Zeit des Jahres auf zwei, im Sommer (wenn Tiere der oberirdischen Phase in der Höhle übertagen) bisweilen auf drei Generationen von *T. neglectus*: Adulte nach der zweiten Überwinterung, ältere Larven nach der ersten Überwinterung und junge Larven, die noch nicht überwintert hatten. Die unterirdischen Phasen im Leben der Heuschrecke werden anscheinend unterschiedlich ausgelöst. Junglarven beziehen das Winterquartier als Reaktion auf die jahreszeitliche Änderung wesentlicher Außenfaktoren. Die zweite Überwinterung ist eine Diapause, eine genetisch festgeschriebene Entwicklungsverzögerung, die bereits eintritt, bevor ein wesentlicher Außenfaktor wie die Temperatur einen ungünstigen Wert annimmt. Viele Insekten nutzen die Tageslänge als Zeitgeber für die Diapause.

Im Winterquartier ist *T. cavicola* nicht zufällig verteilt, sondern bildet Männchen-, Weibchen-, larvendominierte und gemischte Verbände, deren Zusammensetzung auch bei einem Ortswechsel erhalten bleibt. Kastberger & Stabentheiner (1989) sprechen von präsozialer Gruppenbildung. Wiederholt konnten Larven des letzten Stadiums in der Höhle bei der Häutung beobachtet werden (Kastberger, 1990 und Abb. 15). In der Regel frisst die frisch gehäutete Heuschrecke das abgestreifte Larvenhemd (Abb. 13 Mitte). Im Winter ist dies ihre einzige Mahlzeit.

Über jahreszeitliche Wanderungen liegen mehrere Berichte vor (Novak & Kustor, 1983 und Pehani et al., 1997: *T. neglectus*; Kögler, 1983 und Wurzenberger, 1996: *T. cavicola*). Sie stimmen im Wesentlichen überein. Im Frühjahr und im Herbst hält sich die Mehrzahl der Tiere in eingangsnahen Höhlenabschnitten auf, entsprechend der allmählichen Aufgabe und dem Bezug des Winterquartiers. In den klimatisch ausgeglichenen inneren Abschnitten sammeln sich die

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 14: Ovipositor eines *Troglophilus cavicola*-Weibchens. Die rechte Außenklappe ist entfernt, die beiden bezahnten Elemente im Inneren sind künstlich gespreizt. Aneinander gelegt bilden sie ein Rohr zur Ablage der Eier. Bildbreite: 7,5 mm.

Abb. 15: *Troglophilus cavicola* bei der Häutung im Winterquartier. Kranichberghöhle, 3. 2. 2008.

Heuschrecken während des Winters. Wände und Spalten der Eingangsregion dienen im Sommer oft als Übertagungsplätze, die bei Schlechtwetter auch länger besetzt bleiben. Die geringen Individuenzahlen zeigen aber, dass sich zu dieser Jahreszeit viele Tiere dauernd außerhalb der Höhle aufhalten.

Ausgerechnet die *T. cavicola*-Population des Schelmenlochs schien von diesem Muster abzuweichen. Bei einer Untersuchung der parietalen Assoziation, der Tiergesellschaft an der Höhlenwand, zählte Wurzenberger (1996) in der warmen Jahreszeit bis zu 64 Heuschrecken – über den Winter bis zum 9. April jedoch keine einzige! Zwar ergab die Auswertung nach Höhlensektoren das erwartete Bild: eine auswärts gerichtete Wanderung im Frühjahr, eine umgekehrte im Herbst, und gut besetzte Felsen und Mauern rund um die Höhleneingänge an Sommertagen. Wo aber waren die Heuschrecken des Schelmenlochs im Winter? Sie hatten sich, wie sich herausstellte, tief in enge Spalten verkrochen und so dem Blick entzogen. Am locus typicus geht also doch alles mit rechten Dingen zu.

DANK

Ich bedanke mich herzlich bei Georg Derbuch (Graz), Alois Kofler (Lienz), Otto Moog (BOKU Wien), Mauro Rampini (Univ. La Sapienza, Rom) und Susanne Randolf (NHM Wien) für faunistische, taxonomische und ökologische Angaben, bei Andreas Pastoors (Neanderthal Museum, Mettmann) für Auskunft über die paläolithische Ritzzeichnung sowie bei den Bildautoren Michał Grabowski (Univ. Łodz), Karl Sänger (Univ. Wien) und Hannes Wurzenberger (Krems) für die Reproduktionserlaubnis.

LITERATUR

Bahn, P.G. & Butlin, R.K. (1990): Les insectes dans l´art paléolithique: Quelques observations nouvelles sur la sauterelle d´Enlène (Ariège). – In: Clottes, J. (ed.), L´art des objets au paléolithique, vol. 1: L´art mobilier et son contexte. Paris: 247-253.

Barr, T.C. & Kuehne, R.A. (1971): Ecological studies in the Mammoth Cave system of Kentucky. II. The ecosystem. – Ann. Speleol. 26: 47-96.

Bégouen, H. & Bégouen, L. (1928): Découvertes nouvelles dans la caverne des Trois Frères a Montesquieu-Avantès (Ariège). – Rev. Anthropol. 38: 358-364.

Christian, E. (2003): Die Frühzeit der Höhlenentomologie in Österreich. – In: Gepp, H. (Hg.), Zur Geschichte der Entomologie in Österreich. Denisia, Bd. 8. OÖ Landesmuseum, Linz: 75-90.

Di Russo, C., Rampini, M. & Landeck, I. (2007): The cave crickets of northeast Turkey and transCaucasian regions, with descriptions of two new species of the genera *Dolichopoda* and *Troglophilus* (Orthoptera, Rhaphidophoridae). – J. Orthoptera Res. 16: 67-76.

Eades, D.C. & Otte, D. (2008): Orthoptera species file online. Version 2.0/3.3. – http://orthoptera.speciesfile.org (Zugriff 12. Februar 2008)

Germann, C., Roesti, C. & Baur, H. (2005): Erstnachweis der Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola* (Kollar, 1833) (Ensifera, Stenopelmatoidea, Rhaphidophoridae) für die Schweiz. – Mitt. Schweiz. Entomol.Ges. 78: 365-374.

Hartmann, H. & Hartmann, W. (Red.) (1982): Die Höhlen Niederösterreichs. Bd. 2. – Die Höhle, Wiss. Beiheft Nr. 29

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Heusinger, G. & Gebhardt, W. (2003): Krauss´s Höhlenschrecke *Troglophilus neglectus* Krauss, 1879. – In: Schlumprecht, H. & Waeber, G. (Red.), Heuschrecken in Bayern. Ulmer, Stuttgart: 141-143.

Husen, D.van (1987): Die Ostalpen in den Eiszeiten. Aus der geologischen Geschichte Österreichs. – Geol. Bundesanstalt, Wien.

Leroy, Y. (1967): Gryllides et Gryllacrides cavernicoles. – Ann. Spéléol. 22: 659-722.

Löw, F. (1861): Beiträge zur Kenntniss der Orthopteren. – Verh. Zool. -Bot. Ges. Wien 11: 405-410.

Kaltenbach, A.P. (2001): Die Orthopterensammlung des Naturhistorischen Museums in Wien und ihre Geschichte. – Entomologica Austriaca 4: 21-23.

Kastberger, G. (1982): Evasive behaviour in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – Physiol. Entomol. 7: 175-181.

Kastberger, G. (1984): Gating of locomotor activity in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – Physiol. Entomol. 9: 297-314.

Kastberger, G. (1985): Gating of ventilatory activity in the cave-cricket, *Troglophilus cavicola*. – Physiol. Entomol. 10: 407-419.

Kastberger, G. (1990): Das Verhalten der Höhlenheuschrecke *Troglophilus cavicola* (Kollar) während der Imaginal-Häutung. – Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 120: 425-431.

Kastberger, G. & Freitag, B. (1993): Erster Übertag-Nachweis der Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola* Kollar auf Bäumen. – Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 123: 207-213.

Kastberger, G. & Kropf, C. (1991): Freilandbeobachtungen zur Spermatophoren-Übertragung bei der Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola* (Kollar). – Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 121: 219-226.

Kastberger, G. & Stabentheiner, A. (1991): Präsoziale Gruppenbildungen bei der Höhlenschrecke *Troglophilus cavicola*. – Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 119: 129-135.

Kočárek, P. (2007): Rovnokřidlý hmyz (Orthoptera) České republiky. – http://www1.osu.cz/orthoptera (Zugriff 12. Februar 2008)

Kögler, K. (1983): Aktivitätsverhalten und Orientierung in Temperaturgradienten von *Troglophilus cavicola* Kollar im Jahreslauf. – Diss. Univ. Graz.

Kollar, V. (1833): Systematisches Verzeichniss der im Erzherzogthume Oesterreich vorkommenden geradflügeligen Insekten. – Beiträge zur Landeskunde Oesterreichs unter der Enns, 3: 67-87.

Krauss, H. (1879): Die Orthopteren-Fauna Istriens. – Sitz. -ber. k. Akad. Wiss., math. -naturw. Cl., Abt. 1, 78: 451-544.

Kühn, H. (1954): Das Erwachen der Menschheit. – Fischer, Frankfurt a. M./Hamburg.

Löw, F. (1861): Beiträge zur Kenntniss der Orthopteren. – Verh. k.k. Zool. -Bot. Ges. Wien 11: 405-410.

Moog, O. (1982): Die Verbreitung der Höhlenheuschrecken *Troglophilus cavicola* Kollar und *T. neglectus* Krauss in Österreich (Orthoptera, Rhaphidophoridae). – Sitz. -ber. Österr. Akad. Wiss., math. -naturw. Kl., Abt. 1, 191: 185-207.

Novak, T. & Kustor, V. (1983): On *Troglophilus* (Rhaphidophoridae, Saltatoria) from North Slovenia (YU), preliminary note. – Mém. Biospéol. 10, 127-137.

Pehani, S., Virant-Doberlet, M. & Jeram, S. (1997): The life cycle of the cave cricket *Troglophilus neglectus* Krauss with a note on *T. cavicola* Kollar (Orthoptera: Rhaphidophoridae). – The Entomologist 116: 224-238.

Rampini, M. & Saltini, G. (1994): Observations on the egg ultrastructure of some Rhaphidophoridae (Orthoptera) of the Mediterranean area. – Boll. Zool. 61: 1-8.

Raspotnig, G., Freitag, B., Kastberger, G., Windischhofer, W. & Leis, H. -J. (1998): 5-Methyl-2-phenyl-2-hexenal in the scent gland secretion of male cave crickets, *Troglophilus cavicola* and *T. neglectus* (Ensifera: Rhaphidophoridae). – J. Insect Physiol. 44: 413-417.

Schimitschek, E. (1977): Insekten in der bildenden Kunst. – Naturhist. Mus. Wien, Veröff., N.F. 14.

Steiner, F.M. & Schlick-Steiner, B.C. (2000): Erstnachweis der Höhlenschrecke *Troglophilus neglectus* Krauss, 1879 (Orthoptera: Rhaphidophoridae) in einem Blockmeer. – Beiträge zur Entomofaunistik 1: 35-38.

Sulzer, J.H. (1776): Abgekürzte Geschichte der Insecten. Nach dem Linnaeischen System. – Steiner, Winterthur: 83-84.

Tröger, E.J. (1986): Die Südliche Eichenschrecke, *Meconema meridionale* Costa (Saltatoria: Ensifera: Meconematidae), erobert die Städte am Oberrhein. – Entomol. Zeitschr. 96: 228-232.

Wurzenberger, J. (1996): Die parietale Assoziation des Schelmenloches bei Baden / N.Ö. – Diplomarbeit Univ. Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Die Höhle

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: 059

Autor(en)/Author(s): Christian Erhard

Artikel/Article: Höhlenheuschrecken - Zum Jubiläum einer Wortschöpfung 48-58