

Aus dem Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie
Universität Hohenheim
Fachgebiet Landschaftsökologie und Vegetationskunde, Prof. Dr. Böcker

Managementauswirkungen auf Reproduktion und Abundanz von Orthopteren in Streuobstwiesen

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Agrarwissenschaften
der Fakultät III Agrarwissenschaften I

von
Christiane Schwabe
aus Stuttgart
2000

Die vorliegende Arbeit wurde am 20. Juli 2000 von der Fakultät III Agrarwissenschaften I der Universität Hohenheim als "Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Agrarwissenschaften" angenommen.

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Juli 2000

Dekan: Prof. Dr. Kaupenjohann

Berichterstatter, 1. Prüfer: Prof. Dr. Böcker

Mitberichterstatter, 2. Prüfer: Prof. Dr. Zebitz

weitere Prüfer: Prof. Dr. Kaule

Dank

Für die Betreuung der Arbeit danke ich ganz herzlich Herrn Prof. Dr. R. Böcker und Herrn Prof. Dr. E. Glück. Ihre Ratschläge, ihre Kritik und ihre Unterstützung waren mir eine große Hilfe. Prof. Böcker war so freundlich, das Erstgutachten zu übernehmen; für die Übernahme des Korreferates danke ich Herrn Prof. Dr. Zebitz.

Für Anregungen zum Untersuchungsdesign danke ich Herrn Dr. S. Ingrisch, Herrn Dr. H. Kriegbaum und Herrn F. Prozowski. Für die Unterstützung bei der Feldarbeit danke ich den ehemaligen Mitarbeitern des Fachgebiets Tierökologie, insbesondere Frau H. Ott, Herrn J. Deuschle, Herrn J. Blank, und meiner Familie. Bei der Einarbeitung in *Mathematica* waren Herr W. Schäfer und Herr H. Dalkowski behilflich.

Die Feldarbeit war nur durch Großzügigkeit der Grundstücksbesitzer möglich, die die Versuchsaufbauten auf ihren Flächen tolerierten und den dadurch entstandenen Mehraufwand bei der Bewirtschaftung in Kauf nahmen. Für die freundliche Zusammenarbeit sei ihnen ganz herzlich gedankt.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Orthopteren in Streuobstwiesen	7
	2.1 Das Artenspektrum im Untersuchungsgebiet	7
	2.2 Der Lebenszyklus der Acrididae	8
	2.2.1 Eistadium und Schlupf	8
	2.2.2 Das Larvenstadium	11
	2.2.3 Das Imaginalstadium und die Eiablage	12
	2.3 Lebenszyklus und flächenspezifische Populationsdichte	13
	2.3.1 Die Entwicklung der Metapopulation im Jahresverlauf	13
	2.3.2 Das Migrationsverhalten	15
	2.3.3 Das Eiablageverhalten	15
3	Streuobstwiesen: Das Untersuchungsgebiet Limburg.....	19
	3.1 Streuobstwiesen	19
	3.1.1 Geschichtliche Entwicklung	19
	3.1.2 Ökologische Bedeutung von Streuobstwiesen	21
	3.2 Die Limburg	22
	3.2.1 Lage und Geologie	22
	3.2.2 Klima	23
	3.2.3 Die Streuobstwiesen der Limburg	28
4	Versuchsdesign und Methode	37
	4.1 Überblick	37
	4.2 Die Untersuchungsflächen	39
	4.3 Auftreten und Verteilung der Arten auf den Flächen	40
	4.4 Mikrohabitatuntersuchungen	41
	4.5 Artenturnover und Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche	42
	4.5.1 Turnover-Rate basierend auf der Fangwahrscheinlichkeit und dem Anteil wiedergefangener Tiere	43
	4.5.2 Turnover-Rate aus der Ab-/ Abwesenheit der Tiere an zwei aufeinanderfolgenden Tagen	44
	4.6 Vergleich der Lebens- und Reproduktionsdaten der drei Arten unter standardisierten Bedingungen	45
	4.7 Flächenspezifische Eimortalität der drei Arten	47
	4.7.1 Voruntersuchungen	48
	4.7.2 Versuchsdurchführung 1996 - 1998	49
	4.8 Populationsmodellierung und Eidichten	53
5	Ergebnisse	55
	5.1 Das Flächenmanagement 1994 - 1998	55

5.2	Heuschreckencoenose 1994 - 1997	55
5.3	Mikrohabitatuntersuchungen	60
5.3.1	Die Aktivitäten der Heuschrecken	60
5.3.2	Nutzung der Habitatstrukturen	63
5.4	Mobilität: Wiederbesiedlung und Turnover auf einer schafbeweideten Fläche	71
5.4.1	Wiederbesiedlung	71
5.4.2	Turnover	73
5.5	Lebens- und Reproduktionsdaten unter standardisierten Bedingungen	74
5.5.1	Eiablage und Ootheken	74
5.5.2	Die Weibchen	76
5.5.3	Eizahl / Gelege	78
5.5.4	Die Fertilität der Eier	79
5.5.5	Eigewichte	80
5.5.6	Aufwand pro Gramm Weibchen	82
5.6	Flächenspezifische Eimortalität	84
5.6.1	Die Eimortalität 1996/7	84
5.6.2	Die Eimortalität 1997/8	89
5.7	Managementeinfluß auf den Reproduktionserfolg	94
5.7.1	Populationsmodellierung und flächenspezifische Eidichten	94
5.7.2	Die Stabilität der Population: Ei- und Juvenilmortalität	99
5.7.3	Die flächenspezifischen Überlebenswahrscheinlichkeiten im Lebenszyklus	101
6	Diskussion.....	106
6.1	Methodische Diskussion	106
6.1.1	Quantitative Erfassung der Adulti und Markierung	106
6.1.2	Lebens- und Reproduktionsdaten unter standardisierten Bedingungen	106
6.1.3	Flächenspezifische Eimortalität	107
6.1.4	Modell	110
6.2	Ergebnisdiskussion	112
6.2.1	Zweischürige Mähwiese mit Abtransport des Mähgutes (Fläche WH)	112
6.2.2	Zwei- bis vierschürige Mulchwiese (Fläche WM)	117
6.2.3	Schafumtriebsweide (Fläche SU)	119
6.2.4	Brache (Fläche WL)	122
6.2.5	Analyse der Habitatpräferenzen	124
6.2.6	Die Nutzung im Gesamtgebiet	125
6.2.7	Szenarien für einen Nutzungswandel, Pflegehinweise	126
7	Zusammenfassung.....	130
8	Literatur.....	133
9	Anhang.....	145

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Wechselwirkungen abiotischer Faktoren und Management im Einfluß auf die Orthopterencoenose (nach GLÜCK unveröff., verändert), untersuchte Aspekte sind grau hinterlegt.....	2
Abb. 2: Lebenszyklus der Acrididae, Stadien der Keimentwicklung nach INGRISCH & KÖHLER 1998.	8
Abb. 3: Einflüsse auf die Abundanz der Imagines.....	14
Abb. 4: Management und Wiesenbeschaffenheit aus der Perspektive eines ablegenden Heuschreckenweibchens	17
Abb. 5: Luftbild der Limburg	23
Abb. 6: Niederschlagsmengen der Jahre 1994 - 1998 und im langjährigen Mittel (Wetterstation Kirchheim / Teck)	24
Abb. 7: Temperaturverläufe der Jahre 1996 - 1998 anhand der Tagesmaximal- und Tagesminimaltemperaturen sowie der Tagesmittelwerte (Wetterstation Kirchheim / Teck)	26
Abb. 8: Monatsmitteltemperaturen 1994 - 1998 (Wetterstation Kirchheim / Teck)	27
Abb. 9: Vegetation in Abhängigkeit der Bewirtschaftungsform und -intensität. Vegetationsaspekt im August / September.....	29
Abb. 10: Hälterungskästen zur Eiablage in künstliche Substrate	47
Abb. 11: Zelt zur Hälterung von Weibchen auf den Untersuchungsflächen	50
Abb. 12: Fraßspuren an drei Ootheken von <i>C. dorsatus</i> (links) und drei Ootheken von <i>C. parallelus</i> (rechts)	53
Abb. 13: Korrelation zwischen den Populationsdichten von <i>Gomphocerus rufus</i> und der Beschattung der Flächen, $n=13$, $R=0,67$, $p=0,013$	57
Abb. 14: Populationsdichten von <i>Chorthippus parallelus</i> , <i>Chorthippus dorsatus</i> und <i>Gomphocerus rufus</i> auf den Untersuchungsflächen in den Jahren 1994 - 1997, Abweichungen stellen Maximal- und Minimale Tageswerte normiert auf 100m ² dar. Zur Zahl der Probenahmen vgl. Kapitel 4.3.	58
Abb. 15: Heuschreckencoenosen auf den Untersuchungsflächen des Jahres 1994	59
Abb. 16: Aktivität der Heuschrecken im Tagesverlauf, nach Männchen und Weibchen getrennt, über alle Untersuchungsflächen; $n=1718$ Tierbeobachtungsminuten.	62
Abb. 17: Nutzung der Vegetationsstrukturen der Fläche WH durch die Arten <i>C. dorsatus</i> (m: $n=385$, w: $n=315$), <i>C. parallelus</i> (m: $n=210$, w: $n=140$) und <i>G. rufus</i> (m: $n=92$, w: $n=70$), n = Beobachtungsminuten	65
Abb. 18: Nutzung der Vegetationsstrukturen der Fläche WM durch die Arten <i>C. dorsatus</i> (m: $n=115$, w: $n=45$), <i>C. parallelus</i> (m: $n=5$, w: $n=10$) und <i>G. rufus</i> (m: $n=45$, w: $n=35$), n = Beobachtungsminuten	68
Abb. 19: Nutzung der Vegetationsstrukturen der Fläche WL durch die Arten <i>C. dorsatus</i> (m: $n=65$, w: $n=15$) und <i>G. rufus</i> (m: $n=82,5$, w: $n=87,5$), n = Beobachtungsminuten	70
Abb. 20: Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche, Abundanzen von <i>C. dorsatus</i> auf der beweideten Fläche im Verhältnis zu den Abundanzen auf den angrenzenden Flächen, nach Geschlecht aufgegliedert. Männchen: $\Sigma n=1060$, Weibchen: $\Sigma n=989$	71
Abb. 21: Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche, Abundanzen von <i>C. parallelus</i> auf der beweideten Fläche im Verhältnis zu den Abundanzen auf den angrenzenden Flächen, nach Geschlecht aufgegliedert. Männchen: $\Sigma n=710$, Weibchen: $\Sigma n=637$	72
Abb. 22: Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche, Abundanzen von <i>G. rufus</i> auf der beweideten Fläche im Verhältnis zu den Abundanzen auf den angrenzenden Flächen, nach Geschlecht aufgegliedert. Männchen: $\Sigma n=832$, Weibchen: $\Sigma n=1047$	73
Abb. 23: Turnover-Raten [%], berechnet nach Formel (2) und (3) (vgl. Kapitel 4.5), dm = <i>C. dorsatus</i> Männchen, dw = <i>C. dorsatus</i> Weibchen, pm = <i>C. parallelus</i> Männchen, pw = <i>C. parallelus</i> Weibchen, rm = <i>G. rufus</i> Männchen, rw = <i>G. rufus</i> Weibchen	74
Abb. 24: Aufbau und Lage einer Oothek von <i>C. dorsatus</i>	75

Abb. 25: Aufbau und Lage einer Oothek von <i>C. parallelus</i>	75
Abb. 26: Aufbau und Lage einer Oothek von <i>G. rufus</i>	76
Abb. 27: Verteilung der Frischgewichte der drei untersuchten Arten im Jahr 1996 über alle Untersuchungsflächen gemittelt. <i>C. dorsatus</i> : n=125; <i>C. parallelus</i> : n=56; <i>G. rufus</i> : n=85 (Gelege).....	81
Abb. 28: Eitrockengewichte während der Untersuchungsperiode 1997, <i>C. dorsatus</i> : 223 Gelege zu 13 Proben zusammengefaßt; <i>C. parallelus</i> : 191 Gelege zu 12 Proben zusammengefaßt; <i>G. rufus</i> : 169 Gelege zu 9 Proben zusammengefaßt.....	82
Abb. 29: Zustand der Eier von <i>C. dorsatus</i> , <i>C. parallelus</i> und <i>G. rufus</i> auf der Fläche WL im Frühjahr 1997	86
Abb. 30: Zustand der Eier von <i>C. dorsatus</i> , <i>C. parallelus</i> und <i>G. rufus</i> auf der Fläche WH im Frühjahr 1997	87
Abb. 31: Zustand der Eier von <i>C. dorsatus</i> , <i>C. parallelus</i> und <i>G. rufus</i> auf der Fläche WM im Frühjahr 1997 ...	88
Abb. 32: Zustand der Eier von <i>C. dorsatus</i> (n Gelege = 53), <i>C. parallelus</i> (n Gelege =69) und <i>G. rufus</i> (n Gelege =68) auf der Fläche WH im Frühjahr 1998	90
Abb. 33: Zustand der Eier von <i>C. dorsatus</i> (n Gelege = 46), <i>C. parallelus</i> (n Gelege =37) und <i>G. rufus</i> (n Gelege =52) auf der Fläche WM im Frühjahr 1998	91
Abb. 34: Zustand der Eier von <i>C. dorsatus</i> (n Gelege = 12), <i>C. parallelus</i> (n Gelege =41) und <i>G. rufus</i> (n Gelege =47) auf der Fläche SU im Frühjahr 1998.....	92
Abb. 35: Zustand der Eier von <i>C. dorsatus</i> (n Gelege = 30), <i>C. parallelus</i> (n Gelege = 43) und <i>G. rufus</i> (n Gelege = 69) auf der Fläche WL im Frühjahr 1998	93
Abb. 36: Berechnete Standardpopulationskurven, über die Jahre 1994 - 1997 und über alle Flächen gemittelt. Relative Individuendichte: vgl. Kapitel 4.8, Kurvenparameter nach Augenmaß angepaßt	96
Abb. 37: Gleitender Durchschnitt der täglichen Mortalitäten in Abhängigkeit der Zeit	97
Abb. 38: Zusammenhang zwischen Ei- und Juvenilmortalität und der Populationsstabilität.....	100

Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Artenliste der im Streuobstgürtel der Limburg auftretenden Orthopteren, und ihr Vorkommen auf den Untersuchungsflächen. WH = zweischürige Mähwiese, WM = Mulchwiese, WL = Brache, SU = Schafumtriebsweide, Flächen vgl. Kapitel 3.2.3.	7
Tab. 2: Gewichtsveränderungen während der Embryonalentwicklung von <i>C. parallelus</i> , <i>C. dorsatus</i> und <i>G. rufus</i> A: bei 2 ml Kontaktwasser, B: bei 0,5 ml Kontaktwasser, C: bei 100% Luftfeuchtigkeit ohne Kontaktwasser(INGRISCH 1983b, aus INGRISCH & KÖHLER 1998).....	10
Tab. 3: Phänologische Angaben zu <i>C. parallelus</i> , <i>C. dorsatus</i> und <i>G. rufus</i> aus verschiedenen Gegenden Mitteleuropas (Zusammenstellung nach INGRISCH & KÖHLER 1998) Gotha: OSCHMANN (1969b); Burgenland: SÄNGER 1980; Neusiedler See: KALTENBACH 1962; Jena: KÖHLER & BRODHUN 1987; Apfelstädter Ried, Thüringen: KÖHLER & WEIPERT (1991).....	12
Tab. 4: Frost- und Sommertage in den Jahren 1994 - 1998 (Wetterstation Ebersbach / Fils) und Niederschlagshöhen (Wetterstation Kirchheim / Teck).....	24
Tab. 6: Flächennutzung im Streuobstgürtel des Nordhangs der Limburg, kartiert im Jahr 1997 (J. Deuschle).....	32
Tab. 7: Übersicht über das Management, Kurzbeschreibung der Vegetation, Baumbestand der Untersuchungsflächen.	33
Tab. 8: Bodenparameter der Untersuchungsflächen. Deutung der Bodenparameter nach STAHR et al. (1994) (aus WINTERFELD 1996, verändert)	34
Tab. 9: Übersicht der einzelnen Untersuchungszeiträume 1994 - 1998, die Nutzungskartierungen wurden 1994 von April - Juni von Frau I. Trautmann und 1998 von Herrn J. Deuschle durchgeführt, Frau H. Ott kartierte die Heuschrecken 1995 (OTT 1996), übrige Untersuchungen von der Autorin durchgeführt.....	38
Tab. 10: Untersuchungszeiträume der Populationsdichtemessung.	40
Tab. 12: Datengrundlage der Mikrohabitatbeobachtungen, nach Art, Geschlecht und Fläche aufgliedert	41
Tab. 13: Übersicht der erfaßten Aktivitäten der Mikrohabitatbeobachtungen.....	41
Tab. 14: Datenbasis der Mobilitäts- und Turnoverberechnungen.....	43
Tab. 15: Käfighaltung zur Gewinnung von Eiern aus künstlichem Substrat.....	46
Tab. 16: Anzahl der untersuchten Gelege 1996 und 1997, nach Art aufgliedert.....	47
Tab. 17: Untersuchungsflächen zur Reproduktionsrate 1996 - 1998.....	50
Tab. 18: Faktoren zur Anpassung der jährlichen Individuendichten.....	54
Tab. 19: Management der Untersuchungsflächen in den Jahren 1994 - 1998.....	55
Tab. 20: Zeitverteilung auf verschiedene Aktivitäten, nach Geschlecht differenziert, Zusammengefaßt aus allen Beobachtungsflächen, n=1718 Tierbeobachtungsminuten an verschiedenen Tagen zwischen 12 und 18 Uhr	61
Tab. 21: Zeitverteilung auf verschiedene Aktivitäten, nach Art und Geschlecht differenziert [% Zeit] , n=1718 Tierbeobachtungsminuten an verschiedenen Tagen zwischen 12 und 18 Uhr	61
Tab. 22: Strukturelemente auf den Untersuchungsflächen und deren flächenhafte Anteile.....	63
Tab. 23: Wahlindex H und Zahl genutzter Straten, nach Art, Geschlecht und Fläche aufgliedert	64
Tab. 24: Wiederfangraten, nach Art und Geschlecht aufgliedert	73
Tab. 25: Lebensdaten der unter standardisierten Bedingungen gehälterten Weibchen, a:03.08. - 25.08.1997; b:2.10 - 11.10.1997	77
Tab. 26: Gelegegrößen und Fertilität der untersuchten Arten in den Jahren 1996 und 1997 von im Freiland bzw. unter Freilandbedingungen gehälterten Weibchen, Zeiträume vgl. Kapitel 4.6, <i>C. parallelus</i> legte zwischen dem 17.08. und dem 30.08. nicht in die vorgesehenen Gefäße ab (vgl. Kapitel 6.1.2).	78
Tab. 27: Anteil toter Eier (tote Eier / Gesamteizahl), aufgliedert nach Gelegegröße. Werte, die auf mehr als neun Gelegen beruhen, sind fett gekennzeichnet.....	80

Tab. 28: Eigewichte (frisch) aus dem Jahr 1996 über alle Untersuchungsflächen gemittelt	81
Tab. 29: Trockengewichte [mg] der untersuchten Eier im Jahr 1997 <i>C. dorsatus</i> : 223 Gelege zu 13 Proben zusammengefaßt; <i>C. parallelus</i> : 191 Gelege zu 12 Proben zusammengefaßt; <i>G. rufus</i> : 169 Gelege zu 9 Proben zusammengefaßt.....	82
Tab. 30: Aufwand eines Weibchens für die Eiproduktion pro Zeiteinheit, berechnet mit den Gelegegrößen 1996 (Aufwand 1) und 1997 (Aufwand 2)	83
Tab. 31: Erwartete Gelegezahl und erwartete Eizahl 1996/7 der Arten <i>C. parallelus</i> , <i>C. dorsatus</i> und <i>G. rufus</i> pro Areal und pro Fläche. Areal: Grundfläche eines Hälterungszeltes (345cm ²), Fläche: Untersuchungsfläche, beprobt auf jeweils sechs Arealen	85
Tab. 32: Aufgliederung der Überlebens- und Verlustraten von <i>G. rufus</i> auf der Fläche WM nach Untersuchungsarealen; die Areale 3 - 6 waren in den Wintermonaten unter einer (einmalig genutzten) Feuerstelle gelegen	89
Tab. 33: Erwartete Gelegezahl und erwartete Eizahl 1997/98 der Arten <i>C. parallelus</i> , <i>C. dorsatus</i> und <i>G. rufus</i> pro Areal und pro Fläche. Areal: Grundfläche eines Hälterungszeltes, (345cm ²) Fläche: Untersuchungsfläche, beprobt auf jeweils sechs Arealen.....	89
Tab. 34: Zustand der Eier von <i>G. rufus</i> auf den sechs Arealen der Mulchwiese [Anzahl Eier].....	92
Tab. 35: Kennzahlen der Standardpopulationskurven für <i>C. parallelus</i> , <i>C. dorsatus</i> und <i>G. rufus</i>	97
Tab. 36: Lebenserwartung [Tage] der untersuchten Arten in den Jahren 1994 - 1997	98
Tab. 37: Errechnete maximale Individuendichten und Eidichten auf den Untersuchungsflächen in den Jahren 1994 - 1997; WM: Mulchwiese, SU: Schafumtriebsweide, WH: Heuwiese, WL: Brache.....	99
Tab. 38: Reproduktion bezogen auf ein Weibchen.....	101
Tab. 39: Vergleich der Schlupfdichten und der Imaginaldichten auf den Untersuchungsflächen 1996/7 und 1997/8, die Fläche SU wurde 1996/7 nicht untersucht.....	102
Tab. 40: Bewertung der Nutzungsformen hinsichtlich ihrer Eignung für Larven/Adulti bzw. Eier der untersuchten Heuschreckenarten	128

1 Einleitung

Weite Flächen Mitteleuropas sind Kulturlandschaft, d.h. vom Menschen seit Jahrtausenden vielfältig gestaltete und genutzte, zum großen Teil künstlich offen gehaltene Landschaft. Die Kulturlandschaft war zu jeder Zeit eine Mischung aus zeitgenössischen und überlieferten Elementen. Während früher zu den vorhandenen historischen Kulturlandschaftselementen neue hinzukamen und darauf aufbauten, werden diese heute zunehmend ersetzt und entfernt. Dies geschieht durch Bebauung und Extensivierung / Aufgabe der Landwirtschaft oder ihrer Intensivierung. Kulturlandschaft ist ein aus der Nutzung entstandenes dynamisches Gebilde und muß sich weiterentwickeln, da sonst eine Konservierungslandschaft entsteht (BURGGRAAFF & KLEEFELD 1998).

Streuobstwiesen sind in weiten Teilen Süddeutschlands ein prägender Teil der Kulturlandschaft. Ihr Wert sowohl in landschaftsästhetischer und ökologischer Hinsicht sowie als Naherholungsgebiete wurde erst spät erkannt, so daß es heute lediglich möglich ist, Restbestände zu erhalten. Als besonders wertvoll gelten große, zusammenhängende strukturreiche Gebiete, die auch Tieren und Pflanzen mit komplexen Habitatansprüchen Lebensraum bieten können.

Sollen die Obstwiesen ihren Charakter erhalten, benötigen sie weiterhin Pflege. Diese muß das gesamte Ökosystem Streuobstwiese umfassen. Der Erhalt des Baumbestandes ist unstrittig wichtiger Teil der Pflegemaßnahmen, er ist zudem nur mäßig arbeitsintensiv und relativ leicht staatlich zu fördern. Zum Erhalt der Streuobstwiesen in der Ausprägung, in der sie zumindest in den letzten 50 bis 60 Jahren bestanden, gehört jedoch zudem die Unternutzung, die Bewirtschaftung der Wiesen. Eine zeitgemäße Nutzung sollte zum einen möglichst wenig arbeitsintensiv sein, da zumindest derzeit in der Pflege von Streuobstwiesen nur wenig (finanzielle) Anreize liegen. Zum anderen sollte sie den Fortbestand etablierter Lebensgemeinschaften von Tieren und Pflanzen ermöglichen, die Streuobstwiesen als Lebensraum, teils als letzten Refugialraum nutzen.

Derartige Forderungen sind leicht zu formulieren, eine Umsetzung bedarf jedoch zunächst einer detaillierten Kenntnis der betroffenen Lebensgemeinschaften sowie ihrer speziellen Anforderungen an ihren Lebensraum. Diese sind jedoch erst ansatzweise untersucht (für Arthropoden z.B. MADER 1982, KÜHNER 1992, MAJZLAN et al. 1983, REICH et al. 1985, 1986, FUNKE et al. 1986, BEIER et al. 1993, HOLSTEIN & DRISSNER 1993, HOLSTEIN 1995, DEUSCHLE 1996). Zudem ist zu ermitteln, wie die anthropogenen Eingriffe durch die Bewirtschaftung eines Lebensraums die Lebensgemeinschaften bedingen um abzuschätzen, wie diese auf eine Änderung der Nutzung - im Fall der Streuobstwiesen zumindest mittelfristig hin zur Pflege - reagieren. Untersuchungen dazu sind rar und liefern z.B. bezüglich der Mahd mit verschiedenen

Mähgeräten keine einheitlichen Ergebnisse (CLASSEN et al. 1993, DETZEL 1985, HEMMANN et al. 1987).

Die vorliegende Arbeit zeigt an ausgewählten Vertretern der Acrididae, Saltatoria auf, wie unterschiedliche Arten im Verlauf ihres gesamten Lebenszyklus mit verschiedenen Bewirtschaftungs- und Pflegeformen auf Streuobstwiesen unterschiedlichen fördernden und mortalitätssteigernden Faktoren ausgesetzt sind. Heuschrecken wurden exemplarisch gewählt, da sie im Untersuchungsgebiet in hoher Dichte auftreten und die quantitative Erfassung der Populationen methodisch gut zu bewältigen ist (KRIEGBAUM 1989). Der univoltine Lebenszyklus der Acrididae erleichtert die mathematische Beschreibung der Populationsentwicklungen auf den Flächen und somit sowohl die Ursachenforschung als auch die Prognose für Populationsentwicklungen. Da sich der gesamte Lebenszyklus der Acrididae im gleichen Habitat vollzieht, sind die Acrididae ein guter Zeigerorganismus für die Auswirkungen von Eingriffen (oder unterbliebenen Eingriffen) zu jeder Jahreszeit. Insgesamt reagieren Heuschrecken sehr sensibel auf Umwelteinflüsse, was sie als wertvolle Indikatoren ausweist (Abb. 1). Sie werden in ihrem Lebenszyklus und Phänologie in Kapitel 2 dargestellt.

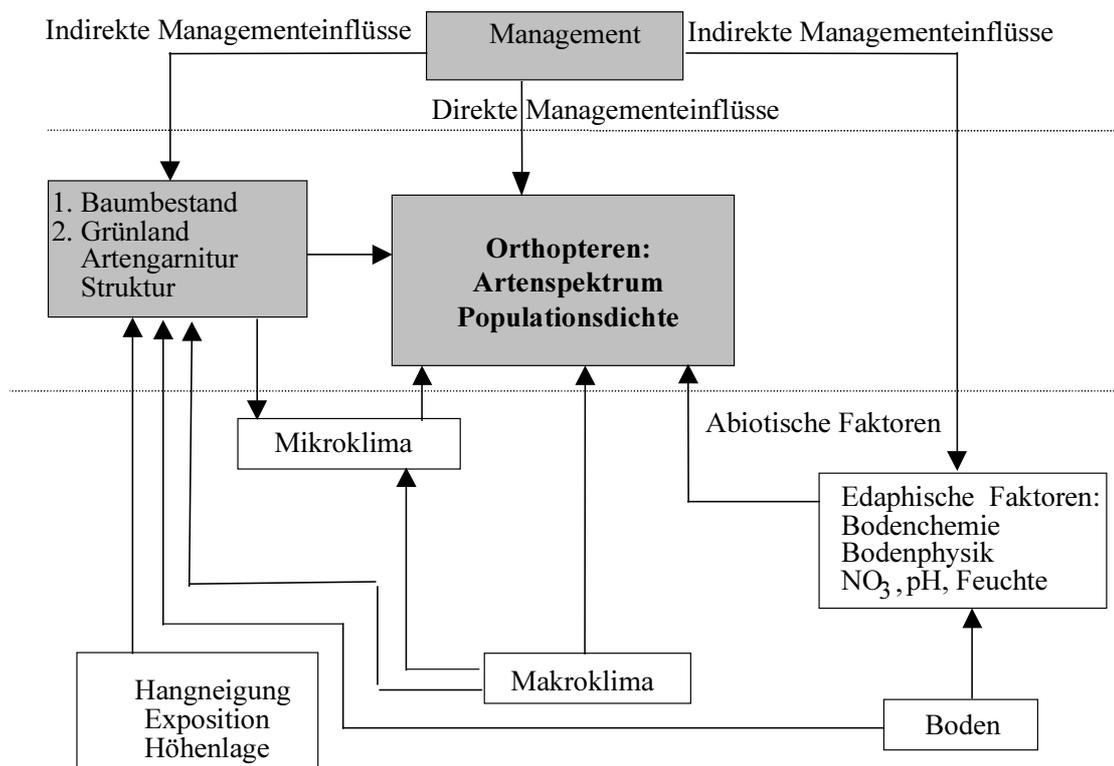


Abb. 1: Wechselwirkungen abiotischer Faktoren und Management im Einfluß auf die Orthopterenenose (nach GLÜCK unveröff., verändert), untersuchte Aspekte sind grau hinterlegt

Umwelteinflüsse sind zum einen abiotische Faktoren, zum anderen Managementeinflüsse sowie das daraus entstehende Wirkungsgeflecht, im folgenden als „indirekte Managementeinflüsse“ bezeichnet. Die Wirkungen der direkten und indirekten Managementwirkungen sind Inhalt der vorliegenden Arbeit (vgl. Abb. 1, untersuchte Aspekte grau hinterlegt), die übrigen Aspekte werden als Rahmenbedingungen beschrieben (vgl. Kapitel 3.2). Ihre Wechselwirkungen werden im folgenden kurz dargelegt.

Abiotische Faktoren

Ein Landschaftsausschnitt wird neben seiner großklimatischen Einordnung über Höhenlage, Exposition, Hangneigung und Böden charakterisiert. Diese abiotischen Faktoren können über weite Zeiträume als konstant angenommen werden. Sie liefern den Rahmen der möglichen Nutzungsform.

Exposition und Hangneigung modifizieren die für die Region typische Niederschlagsmenge und die Sonneneinstrahlungsdauer und -intensität für einen Landschaftsausschnitt. Das Mikroklima ergibt sich in Rückkopplung mit der Vegetationsstruktur und wird durch die lokale Niederschlagsmenge, die Wasserspeicherkapazität des Bodens, die eingestrahlte Wärmesumme und das Erwärmungs- und Wärmespeicherverhalten des Bodens bestimmt. Dieses Mikroklima steht in direkter Verbindung zum Auftreten der Acrididenarten (OSCHMANN 1973, BROCKSIEPER 1977, INGRISCH 1979 u. a.). Das Mikroklima wirkt sich auf die Habitatwahl und die Überlebenschancen der Acrididenarten über die unterschiedlichen Transpirationsraten und Trockenheitsresistenzen der Eier aus sowie über die unterschiedlichen Ansprüche an die Temperatursummen während der embryonalen Entwicklungsdauer. Entsprechend suchen die mobilen Adulti artspezifisch jeweils bevorzugte Mikrohabitate aktiv auf und werden im Freiland an solchen Stellen vorrangig gefunden (INGRISCH & KÖHLER 1998). Eine Gefährdung der Heuschrecken durch Verpilzung ist bei den in Mitteleuropa anzutreffenden Populationsdichten auf extrem feuchtwarme Witterung beschränkt und eher die Ausnahme (DEMPSTER 1963).

Edaphische Faktoren wie die Bodenchemie, Bodenphysik, Nitrat- und pH-Werte sowie Feuchteverhältnisse sind nicht ausschließlich vom Boden, sondern auch von der Bewirtschaftung beeinflusst und bedingen die Vegetation sowie die Eignung des Bodens für die Eiablage der Orthopteren. Generell ziehen Heuschreckenweibchen lockere Böden verdichteten bzw. harten vor (INGRISCH & BOEKHOLT 1983).

Indirekte Managementeinflüsse

Indirekt durch das Management beeinflusst werden Heuschrecken durch die Vegetationsstruktur, die aus der jeweiligen Bewirtschaftungsform resultiert (vgl. Kapitel 3.2.3, Abb. 9). Die Vegetationsstruktur unterliegt bei den Bewirtschaftungsformen einem jahreszeitlichen

Wechsel, der in Abhängigkeit der Bewirtschaftungsmaßnahme sehr abrupt (Mahd) oder über mehrere Tage hinweg (Beweidung) erfolgt und langsamer durch das erneute Aufwachsen der Vegetation ausgeglichen wird. Die Vegetationsstruktur ist ein wesentlicher Faktor der Habitatqualität für die Orthopteren, da sie die Möglichkeiten des mikroklimatisch günstigen Aufenthalts in der Vegetation, das Nahrungsangebot, die Möglichkeit zur Eiablage und zur Eientwicklung bedingt.

Direkte Managementeinflüsse

Durch den Einsatz von Mähgeräten bzw. durch die Beweidung werden die Heuschrecken gestört und können geschädigt bzw. getötet werden. Da Larven eine geringere Mobilität beigemessen wird als Adulti (KÖHLER & BRODHUN 1987) und die Mobilität stark mit der Witterung schwankt, wird dem Mahdzeitpunkt sowohl hinsichtlich der Jahreszeit als auch den klimatischen Bedingungen ein großer Einfluß beigemessen (POLLOCZEK 1993, OPPERMANN 1987, DETZEL 1985, KRAUSE 1996, BOSSHARD et al. 1988, HEROLD 1990, THORENS 1993, TROJAN 1995, THOMAS 1980). Dies gilt sowohl für die mahdbedingte Mortalität als auch für die eventuell folgende Auswanderung der Tiere von der Fläche aufgrund mikroklimatischer Veränderungen (BONESS 1953). Letztere sind desto einschneidender, je größer die mahdbedingten Strukturdifferenzen ausfallen. Die mikroklimatischen Veränderungen sind um so gravierender, je seltener gemäht wird. Die Kürzung eines aufgrund häufiger Mahd geringen Grasaufwuchses ist mikroklimatisch weniger einschneidend, da einerseits weniger Phytomasse entfernt wird, andererseits der Aufwuchs in Bodennähe dichter ist als in hohen Beständen mit einer Dominanz an Obergräsern. Eine Schafbeweidung führt zur Zerstörung der Grasnarbe und zu Trittbelastungen des Bodens, die den Erfolg der Eientwicklung einschränken können.

Bewirtschaftung und Lebenszyklus

Die Bewirtschaftung kann auf alle Lebensabschnitte der Heuschrecken Einfluß nehmen. In welchen liegen nun die modifizierenden und limitierenden Faktoren für das Auftreten der Arten und welche sind es? Folgende Aspekte sind zu berücksichtigen:

- **Larvenstadium**

Aufgrund der geringeren Mobilität sind die Larven durch Bewirtschaftungsmaßnahmen stärker gefährdet als die erwachsenen Tiere (vgl. KRAUSE 1996).

- **Imaginalstadium**

Adulte Heuschrecken sind - je nach Art - sehr mobil und dadurch in der Lage, für sie attraktive Habitate aktiv aufzusuchen. Ausschlaggebend für die Präferenzen bezüglich eines Habitats können Unterschiede der Nahrungsqualität, der vorhandenen Strukturelemente und der sich daraus ergebenden mikroklimatischen Verhältnisse sowie der Eiablagemöglichkeiten

sein: Die Nahrungsqualität differiert selbst bei identischem Artbestand der Gräser auf unterschiedlichen Flächen durch Bewirtschaftungsmaßnahmen im Jahresverlauf. Besonders weibliche Tiere sind in der Phase der Eiproduktion auf hochwertiges Futter angewiesen (vgl. SCHÄLLER & KÖHLER 1981). Die Strukturmerkmale der Flächen werden durch die Bewirtschaftung bestimmt und variieren im Jahresverlauf, unterschiedliche Arten können Strukturelemente aufgrund morphologischer Differenzen unterschiedlich gut nutzen (SÄNGER 1977). Weibchen legen alle zwei bis vier Tage Eier ab. Dazu müssen sie geeignete Ablageplätze aufsuchen, die den Gelegen optimale Überlebenschancen bieten. Bodenstruktur und Zugänglichkeit differieren mit der Bewirtschaftungsform. Die Bodentemperatur ist ein zentraler Faktor der Eientwicklung (vgl. Kapitel 2.2.1), sie variiert in Abhängigkeit von der Bodenbedeckung und der Vegetation um mehr Grad Celsius (WELLER 1969).

Eistadium

Der Schlupferfolg wird u.a. beeinträchtigt durch Verpilzung, Austrocknung, Prädation, Parasitoidenbefall und Bodenbearbeitung. Diese Faktoren treffen die Heuschrecken während ihres immobilen und gleichzeitig längsten Lebensabschnittes. Managementmaßnahmen können die in Boden und bodennah abgelegten Eier in vielfältiger Weise beeinflussen: Auf gemulchten Flächen soll die Mulchauflage die Verpilzung fördern (DETZEL 1991), gleiches kann für die Streuauflage auf Brachflächen postuliert werden. Eine Beweidung im Winterhalbjahr kann die oberflächennah abgelegten Ootheken schädigen. Das Management beeinflusst – wie für die Heuschrecken beschrieben – auch andere Tierarten und somit die Gesamtoenose, somit können sich auf den einzelnen Flächen Prädatorenpopulationen unterschiedlich ausprägen.

Auf verschiedenen Flächen bedingen bzw. beschränken unterschiedliche Faktoren das Auftreten der Heuschrecken. Die Sensibilität der Reaktion der Arten ist unterschiedlich bezüglich dieser Faktoren. Die wesentlichen Faktoren gilt es zu ermitteln und anhand dieser das Verteilungsmuster der untersuchten Arten auf den Flächen kausal zu begründen.

Aus den sieben im Gebiet vorkommenden Acrididenarten wurden die drei Arten ausgewählt, die innerhalb des Gebietes der Limburg im Streuobstbereich ihre größte Aktivitätsdichte aufweisen und dort in höchster Dichte und Konstanz auftreten. Diese drei Arten differieren zum einen in ihren Habitatansprüchen als Adulti (*Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus*: Wiesenbewohner, *Gomphocerus rufus*: Verfilzte, verbuschte Vegetation, Trockenrasen (TAUSCHER 1986, BELLMANN 1993)), als auch in ihrer Eiablage: *C. parallelus*, *G. rufus*: in die Erde, *Chorthippus dorsatus*: zwischen Pflanzenmaterial in Bodennähe (DETZEL 1991, BELLMANN 1993). Morphologisch unterscheidet sich der mikroptere *C. parallelus* von den makropteren Arten *C. dorsatus* und *G. rufus*, in Größe und Gewicht differieren die Arten nur unwesentlich (vgl. Kapitel. 5.5.2). Ein Vergleich der unterschiedlichen Reproduktionsstrategien der drei Arten gibt Hinweise auf die

unterschiedlichen Einnisungen der Arten innerhalb ihres Biotops, die genaue Verteilung der Arten auf den Flächen dient als Maßstab ihrer unterschiedlichen Qualitäten.

Neben der Erfassung der Populationsdichten der Adulti liegt der Fokus der Untersuchung auf der Mortalität und ihrer Ursachen im Eistadium, da zu diesem zugleich längsten Lebensabschnitt einer Heuschrecke noch keine Freilanduntersuchungen vorliegen, die Erkenntnisse zu Managementabhängigkeiten aufzeigen. Für ausgewählte Flächen wird anhand der Adultdichte und der flächenspezifisch gemessenen Eimortalität die Populationsdichte über alle Entwicklungsstadien hin modelliert. Daraus sind Abschätzungen zur längerfristigen Entwicklung der untersuchten Arten vor dem Hintergrund eines Nutzungswandels der Flächen ableitbar.

Erst wenn Aussagen zur tatsächlichen Relevanz der angesprochenen Faktoren möglich sind, können die ökologischen Folgen von Bewirtschaftungsänderungen abgeschätzt werden. Dann kann im Rahmen von Pflegehinweisen geklärt werden z.B. wie viel Beweidung ein Streuobstgebiet verträgt und wie stark und mit welchen Folgen sich die Coenosen durch den Wechsel von Mahd mit Grüngutnutzung auf Mulchen verändern und wie sich Häufigkeit und Zeitpunkt der Mahd auswirken. Nur so kann geklärt werden, mit welchen Pflegehinweisen und -richtlinien einer Verbrachung der Flächen ökologisch sinnvoll entgegengewirkt werden kann.

2 Orthopteren in Streuobstwiesen

Im folgenden Kapitel werden - als Kernteil des Modells in Abb. 1 - der Lebenszyklus der Acrididae dargestellt und mögliche daraus resultierende Angriffspunkte der Wiesenbewirtschaftung auf die Populationsentwicklung abgeleitet. Neben allgemeinen Fakten zur Entwicklung der Acrididae werden Erkenntnisse zu den Arten *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus* und *Gomphocerus rufus* vertieft dargestellt, da die vorliegenden Untersuchungen im Gebiet der Limburg anhand dieser drei genannten Arten durchgeführt wurden.

2.1 Das Artenspektrum im Untersuchungsgebiet

Im Gebiet der Limburg wurden 17 Saltatorienarten, 9 Langfühlerschrecken (*Ensifera*) und 8 Kurzfühlerschrecken (*Caelifera*), nachgewiesen (Erhebung über Populationsaufnahmen und Handfänge 1994 - 1997). Davon treten 14 Arten (7 Lang- und 7 Kurzfühlerschrecken) im Bereich der Streuobstwiesen auf. Zwei Arten (*Stenobothrus lineatus*, *Chorthippus biguttulus*) streuen aus dem Halbtrockenrasen des Gipfels in die obersten Bereiche des Streuobstareals ein. Von den im Streuobstbereich vertretenen Arten sind *Isophya kraussi* und *Chorthippus dorsatus* in Baden-Württemberg als gefährdet (3) eingestuft (vgl. Tab. 1). Die Gemeine Eichenschrecke *Meconema thalassinum* wurde nur vereinzelt nachgewiesen und kann aufgrund ihrer arboricolen Lebensweise und der Erfassungsmethode nicht flächenbezogen zugeordnet werden.

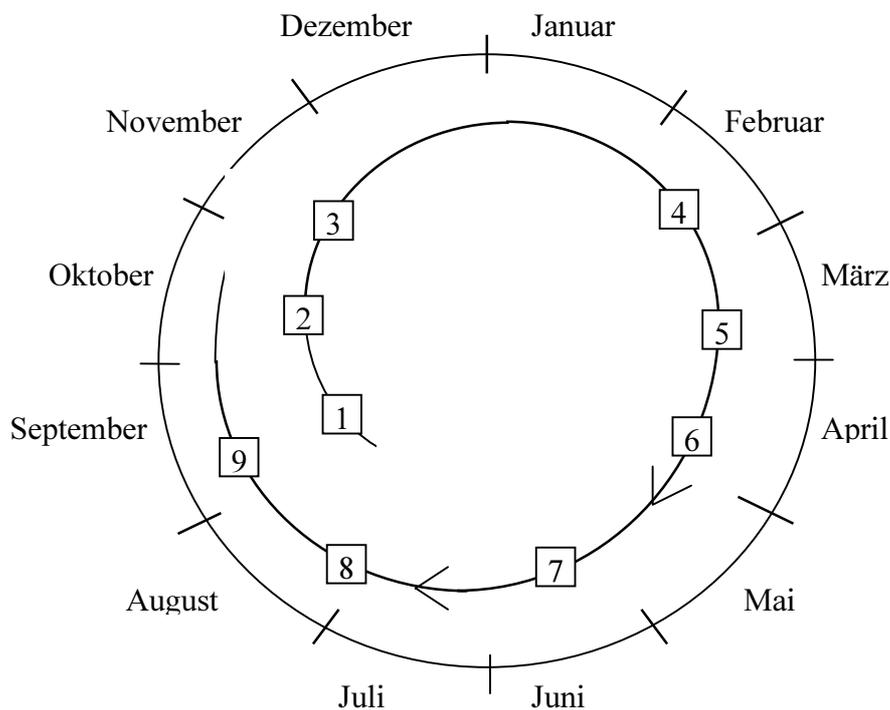
Tab. 1: Artenliste der im Streuobstgürtel der Limburg auftretenden Orthopteren, und ihr Vorkommen auf den Untersuchungsflächen. WH = zweischürige Mähwiese, WM = Mulchwiese, WL = Brache, SU = Schafumtriebsweide, Flächen vgl. Kapitel 3.2.3.

	RL	WH	WM	WL	SU
<i>Phanoptera falcata</i>		x		x	
<i>Isophya kraussi</i>	3			x	
<i>Meconema thalassinum</i>		x	x		
<i>Tettigonia viridissima</i>		x		x	x
<i>Tettigonia cantans</i>		x	x	x	x
<i>Metrioptera roeseli</i>		x	x	x	x
<i>Pholidoptera griseoaptera</i>		x	x		x
<i>Tetrix subulata</i>		x	x	x	x
<i>Tetrix tenuicornis</i>		x	x	x	x
<i>Stenobothrus lineatus</i>					
<i>Gomphocerus rufus</i>		x	x	x	x
<i>Chorthippus biguttulus</i>					
<i>Chorthippus dorsatus</i>	3	x	x	x	x
<i>Chorthippus parallelus</i>		x	x	x	x

2.2 Der Lebenszyklus der Acrididae

2.2.1 Eistadium und Schlupf

Der Lebenszyklus der Acrididae ist normalerweise univoltin (RICHARDS & WALOFF 1954). Die Eier werden im Sommer in Eikokons vereint in den Boden, den bodennahen Pflanzenfilz oder in Pflanzenteile abgelegt (ZIMIN 1938, zitiert aus INGRISCH & KÖHLER 1998) und überdauern dort einen Winter. Die Diapause wird im Stadium der späten Anatrepsis (UVAROV 1966) (= Mesentrepes (INGRISCH & KÖHLER 1998)) durchlaufen (vgl. Abb. 2).



1. Embryonalprimordium: Blastodermbildung und Differenzierung der Keimanlage
2. Anatrepsis: Einrollung
3. Mesentrepes: Differenzierung des Embryos
4. Blastokinese: Ausrollung: der Embryo wandert um den hinteren Eipol auf die ventrale Eiseite
5. Rückenschluß: der Embryo umwächst den Dotter
6. Ausdifferenzierung
7. Juvenilentwicklung, Stadium 1 - 4
8. Adultstadium, Gonadenreifung
9. Adultstadium, Eiablage

Abb. 2: Lebenszyklus der Acrididae, Stadien der Keimentwicklung nach INGRISCH & KÖHLER 1998.

Sinken die Temperaturen vor Erreichen des Diapausestadiums auf Werte, die eine weitere Entwicklung der Eier nicht erlauben, sind die Eier dennoch in der Lage, sich nach der Wiedererwärmung weiterzuentwickeln. Der Schlüpftermin verzögert sich dadurch jedoch (BRUCKHAUS 1992). Unter Freilandbedingungen kann der Entwicklungsvorsprung von früh abgelegten Eiern demnach von spät abgelegten Eiern nicht vollständig eingeholt werden (INGRISCH & KÖHLER 1998).

Die Diapause umfaßt für *Chorthippus parallelus* und *Gomphocerus rufus* einen Zeitraum von mindestens fünf bis sechs Wochen bei 0 - 10°C (Minimalanforderung). Für *Chorthippus dorsatus* sind ähnliche Werte zu erwarten. Diese Werte werden im Freiland längstens erreicht (vgl. Kapitel 3.2.2).

Nach einer ausreichenden Kältebehandlung im Labor wurden ca. 1-2% an Eiern von *C. parallelus* (ebenso *C. brunneus* und *C. biguttulus*) ermittelt, die noch lebten, jedoch keinen durch die Eihülle sichtbaren Embryo aufwiesen (BRUCKHAUS 1992, KÖHLER 1991). Nach einer zweiten Winterkühlung lag der Schlupferfolg dieser Eier bei 43%. Untersuchungen an *C. biguttulus* zeigen, daß Gelege, die direkt nach der Eiablage gekühlt werden, überliegende Eier hervorbringen (WINGERDEN et al. 1993). Somit bleibt der zweijährige Entwicklungsrhythmus im Freiland auf sehr spät im Jahr abgelegte Eier beschränkt und bildet abgesehen von einigen montanen und alpinen Arten die Ausnahme (INGRISCH 1996).

Durchschnittlich 2,8% der Eier von *C. parallelus* und 9,1% der Eier von *G. rufus* entwickeln sich ohne Diapause (KÖHLER 1991). Der Anteil hängt sowohl von der Ernährung der Weibchen als auch von ihren Aufzuchtbedingungen und dem Ablagezeitpunkt ab. Obgleich der Anteil für *G. rufus* durchaus hoch ist, haben diese sich spontan entwickelnden Eier im Freiland keine Bedeutung, da speziell *G. rufus* erst im Laufe des Augustes bis in den September hinein das Adultstadium erreicht (OTT 1996). Die Larven können erst entsprechend spät schlüpfen und junge Larven, die noch bis in den September gefunden werden, können sich wahrscheinlich nicht mehr fortpflanzen.

Die Entwicklung nach der Diapause verlangt artspezifisch Bodentemperaturen zwischen 12 und 40°C (BRUCKHAUS 1990, 1992, WINGERDEN et al. 1991b, 1992b, 1993, CHURCH & SALT 1952). *C. parallelus* genügen relativ niedere Temperaturen. Als Entwicklungsnullpunkt für *C. parallelus* wurden 8,8°C errechnet (KÖHLER 1983). Bei 40°C konnte *C. parallelus* nicht mehr zum Schlüpfen gebracht werden (WINGERDEN et al. 1993, BRUCKHAUS 1992).

Die Entwicklungsdauer hängt neben dem Ablagetermin (s.o.) von den Wärmesummen ab, die die Eier während ihrer Entwicklung erhalten (KRIEGBAUM 1988) und unterliegen zudem einer großen individuellen Streuung (KÖHLER 1983, CHERRILL & BEGON 1989). Der Schlupf einer

Freilandpopulation von *C. parallelus* streute bei einer Bodentemperatur von 17,8°C im Jahr 1980 im Leutratal bei Jena über 64 Tage. Die Tatsache, daß der Schlupf der Larven aus zwei Gelegen eines Weibchens, die im Abstand von einer Woche abgelegt wurden, sich über 19 Tage hinzog, zeigt, daß individuelle Unterschiede selbst in einem Gelege die Schlupftermine stark streuen lassen (KÖHLER 1983). Dieser Entwicklungspolymorphismus ist vermutlich genetisch bedingt (INGRISCH & KÖHLER 1998). Meist schlüpfen jedoch die Eier eines Geleges auf einmal, manchmal bleiben jedoch einzelne Eier zurück, die ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen hatten. Der Schlupf wird durch eine ca. zehnminütigen direkten Sonnenbestrahlung des Bodens¹ induziert. Er kann auch durch eine mechanische Einwirkung beim Öffnen des Kokons vor dem eigentlichen Schlupftermin angestoßen werden. Eine gegenseitige Stimulierung zum Schlupf durch die Schlupfbewegungen des am weitesten entwickelten Tieres wurde beim Öffnen der Ootheken beobachtet (vgl. Kapitel 4.7). Eine Synchronisierung des Schlupfes zumindest einiger Tiere eines Geleges ist daher nicht auszuschließen.

Fast alle Acrididae und alle in meso-hygrophilem Grünland vorkommenden Arten sind auf eine Wasseraufnahme während der Embryogenese angewiesen (UVAROV 1966, INGRISCH 1983). Die Gewichtszunahme der Eier zeigt einen sigmoiden Verlauf (MORIARTY 1969a, b, c, 1970, INGRISCH 1983b, LÉBOUVIER et al. 1985). Bei *G. rufus* steigern die Eier ihr Gewicht durch Wasseraufnahme je nach Verfügbarkeit des Wassers auf 141 - 221% ihres Ausgangsgewichts, bei *C. dorsatus* liegen die Gewichtssteigerungen zwischen 141% und 189%, bei *C. parallelus* zwischen 111% und 179% (INGRISCH 1983b), vgl. Tab. 2.

Tab. 2: Gewichtsveränderungen während der Embryonalentwicklung von *C. parallelus*, *C. dorsatus* und *G. rufus* A: bei 2 ml Kontaktwasser, B: bei 0,5 ml Kontaktwasser, C: bei 100% Luftfeuchtigkeit ohne Kontaktwasser (INGRISCH 1983b, aus INGRISCH & KÖHLER 1998)

	Ablage- gewicht	Schlupf- gewicht (%) A	Präfinal- diapause (%)	Final- diapause (%)	Postfinal- diapause (%)	Schlupf- gewicht (%) B	Schlupf- gewicht (%) C
<i>C. parallelus</i>	3,8	179	33	17	50	168	111
<i>C. dorsatus</i>	2,8	189	40	12	48	172	141
<i>G. rufus</i>	2,9	221	71	3	26	194	141

Die Transpiration unterscheidet sich zwischen den Arten und hängt vom Entwicklungsstadium der Embryonen ab. In Laborversuchen verloren während einer Beobachtungsdauer von vier Wochen bei 20°C und 75% relativer Luftfeuchte Prädiapauseeier von *C. dorsatus* 24%, von *C. parallelus* 33% und von *G. rufus* 39% (INGRISCH 1983b). Die Trockenresistenz der Eier, gemessen an der geringsten Luftfeuchtigkeit, die nach einer Wasseraufnahme während

¹Mündl. Mitt. H. Kriegbaum 1996

der Überwinterungsphase für einen Schlupferfolg erforderlich ist, weisen *C. dorsatus* und *G. rufus* eine höhere Trockenresistenz (75% relative Luftfeuchtigkeit erforderlich) als *C. parallelus* auf, der 93-100% Luftfeuchtigkeit zum Schlupf benötigt. Daß diese Werte auf das Vorkommen im Freiland nicht direkt übertragbar sind, zeigen die Werte für die xerophile Art *Oedipoda caerulescens*, deren Eier sich wie die von *C. parallelus* verhielten. Generell vertragen die Acridoidea Wasserverluste vor der Diapause besser als nach der Diapause (INGRISCH 1983b).

2.2.2 Das Larvenstadium

Die Arten *C. parallelus*, *C. dorsatus* und *G. rufus* durchlaufen vier bis fünf Juvenilstadien. Während für *G. rufus* vier Juvenilstadien als gesichert gelten (DIRSH 1967, INGRISCH & KÖHLER 1998, KÖHLER et al. 1987, OSCHMANN 1969, RAMSAY 1964, RICHARDS & WALOFF 1954), sind bei *C. parallelus* im männlichen Geschlecht vier, im weiblichen Geschlecht vier bis fünf Juvenilstadien bekannt (INGRISCH & KÖHLER 1998, KÖHLER 1985, KÖHLER et al. 1987, OSCHMANN 1993a, PICHLER 1956, RAMSAY 1964 RICHARDS & WALOFF 1954), bei *C. dorsatus* durchlaufen beide Geschlechter vier bis fünf Juvenilstadien (CHLODNY 1969, GUSEVA 1979, INGRISCH & KÖHLER 1998 OSCHMANN 1969a, SÄNGER 1980). Bezüglich des Auftretens des fakultativen fünften Juvenilstadiums bei den Gomphocerinae existieren Unterschiede zwischen Populationen und Regionen, unter Umständen sogar in Abhängigkeit der Bewirtschaftung des Habitats (HASSALL & GRAYSON 1987).

Die Entwicklungsgeschwindigkeit zumindest der Laubheuschreckenlarven ist temperaturabhängig (HELFFERT & SÄNGER 1976, HELFFERT 1980, INGRISCH 1978). Eine Präferenz von warmem und trockenem Klimas gilt für fast alle Arten (INGRISCH & KÖHLER 1998). Die Larven sind in der Regel feuchtigkeitsliebender als die Adulte. Die Klimaentwicklung im Frühsommer während der Juvenilentwicklung entspricht jedoch in den meisten Habitaten diesem Wandel der Ansprüche (KALTENBACH 1963). Acridoidea sind in ihrer Juvenilentwicklung auf Sonneneinstrahlung angewiesen, die im Labor durch Glühbirnen ersetzt werden kann (HELFFERT & SÄNGER 1975, SCHMIDT 1981). Kurztagbedingungen beschleunigen die Juvenilentwicklung gegenüber Langtagbedingungen bei *G. rufus* und *C. parallelus* (KÖHLER 1989).

Entsprechend differieren sowohl die Schlupftermine als auch der Beginn der Imaginaldauer mit den klimatischen Gegebenheiten des besiedelten Areals. Einige Beispiele für die Arten *C. parallelus*, *C. dorsatus* und *G. rufus* sind in Tab. 3 dargestellt.

Tab. 3: Phänologische Angaben zu *C. parallelus*, *C. dorsatus* und *G. rufus* aus verschiedenen Gegenden Mitteleuropas (Zusammenstellung nach INGRISCH & KÖHLER 1998) Gotha: OSCHMANN (1969b); Burgenland: SÄNGER 1980; Neusiedler See: KALTENBACH 1962; Jena: KÖHLER & BRODHUN 1987; Apfelstädter Ried, Thüringen: KÖHLER & WEIPERT (1991)

	Juvenilzeit (Juvenildauer im Freiland [d])	Beginn oder Dauer der Imaginalzeit	Ort
<i>C. parallelus</i>	Anf. Juni - Anf. Okt.	Ende Juni	Gotha
	Anf. Mai - Anf. Okt. (41 - 62)	Ende Juni - Ende Okt.	Jena
	Schlupfmitte Mitte Juni		Jena
	Ende Mai - Ende Sept.	Mitte Juli - Ende Okt.	Apf. Ried, Thüringen
	Anf. April - Ende Juni	Anf. Juni - Ende Sept.	Neusiedler See
<i>C. dorsatus</i>	Anf. Juni - Mitte Juli	Ende Juli	Gotha
	Anf. Mai - Ende Aug.	Mitte Juli	Burgenland
	Anf. Mai - Anf. Aug.	Mitte Juli - Ende Okt.	Neusiedler See
<i>G. rufus</i>	Mitte Juni - Mitte Aug. ab Anf. Mai (Schlupfmitte Mitte Juni)	Anf. Juli	Gotha Jena

2.2.3 Das Imaginalstadium und die Eiablage

Das Imaginalstadium beginnt mit einer Reifungsphase der Gonaden. Diese Zeitspanne, gemessen vom Schlupf bis zur ersten Eiablage, beträgt bei den untersuchten Arten durchschnittlich acht bis neun Tage (vgl. Kapitel 5.5.1). In den ersten Tagen dieses Zeitraums sind die Weibchen noch paarungsunwillig. Diese Zeitspanne ist vermutlich für die Heuschrecken die wichtigste Ausbreitungsphase. Beobachtungen beschränken sich jedoch hauptsächlich auf Ensifera (INGRISCH & KÖHLER 1998).

Weibchen von *C. parallelus* paaren sich erstmals drei Tage nach der Imaginalhäutung, danach in Abständen von drei bis vier Tagen (BUTLIN & HEWITT 1986). Auch Weibchen von *G. rufus* kopulieren regelmäßig. Weibchen von *C. dorsatus* lassen sich fünf bis sechs Tage nach der Imaginalhäutung begatten, spätere Kopulationen wurden nicht beobachtet.

Bei relativ konstanter Legefrequenz und Gelegegröße hängt die Zahl der abgelegten Eier pro Weibchen hauptsächlich von dessen Lebensdauer ab. Unter günstigen Bedingungen im Labor ist diese hoch, entsprechend liegen die Mittelwerte der Eizahlen pro Weibchen zwischen 17 und 137 für *G. rufus* (INGRISCH & BOEKHOLT 1982, KÖHLER & BRODHUN 1987, KÖHLER 1989), für *C. parallelus* zwischen 12 und 55 (KÖHLER 1989, KÖHLER 1983, KÖHLER & BRODHUN 1987, MONK 1985, RICHARDS & WALOFF 1954). Die Werte für Freilandtiere liegen für *G. rufus* im Mittel bei 37 (KÖHLER & BRODHUN 1987), für *C. parallelus* bei 17 (KÖHLER & BRODHUN 1987, RICHARDS & WALOFF 1954).

Die tägliche Überlebenswahrscheinlichkeit im Freiland wird generell für adulte Tiere als Konstante angenommen. Dies wurde an den Acrididae *Omocestus viridulus*, *Chorthippus brunneus*, *Myrmeleotettix maculatus*, *Stenobothrus lineatus* (KRIEGBAUM 1988) und *Bryodema tuberculata* (REICH 1991) ermittelt (vgl. jedoch Kapitel 5.7.1). Die Überlebensrate variiert zwischen den Jahren und liegt in der Regel für die Weibchen höher als für die Männchen. Als tägliche Überlebensraten wurden Werte zwischen 0,88 (*Chorthippus brunneus*, SIBLY & MONK 1987) und 0,97 (*Myrmeleotettix maculatus*, *Stenobothrus lineatus* Männchen und Weibchen (KRIEGBAUM 1988)) ermittelt. Erste Nachtfröste im Herbst lassen die Populationen innerhalb weniger Tage absterben.

2.3 Lebenszyklus und flächenspezifische Populationsdichte

2.3.1 Die Entwicklung der Metapopulation im Jahresverlauf

Die Individuendichte der adulten Heuschrecken ist die am einfachsten erfaßbare Meßgröße im Populationsverlauf. Sie stellt jedoch nur einen kleinen Ausschnitt aus dem Lebenszyklus dar und unterliegt einer Vielzahl von Einflüssen (vgl. Abb. 3), die bei alleiniger Betrachtung dieser Lebensphase nicht differenzierbar sind.

Sie ist:

1. das Ergebnis aus der Juvenildichte der entsprechenden Fläche
2. modifiziert durch Zu- und Abwanderung von den umliegenden Flächen und
3. reduziert um die Individuenverluste durch Prädatoren, Managementmaßnahmen und extreme Witterungseinflüsse.

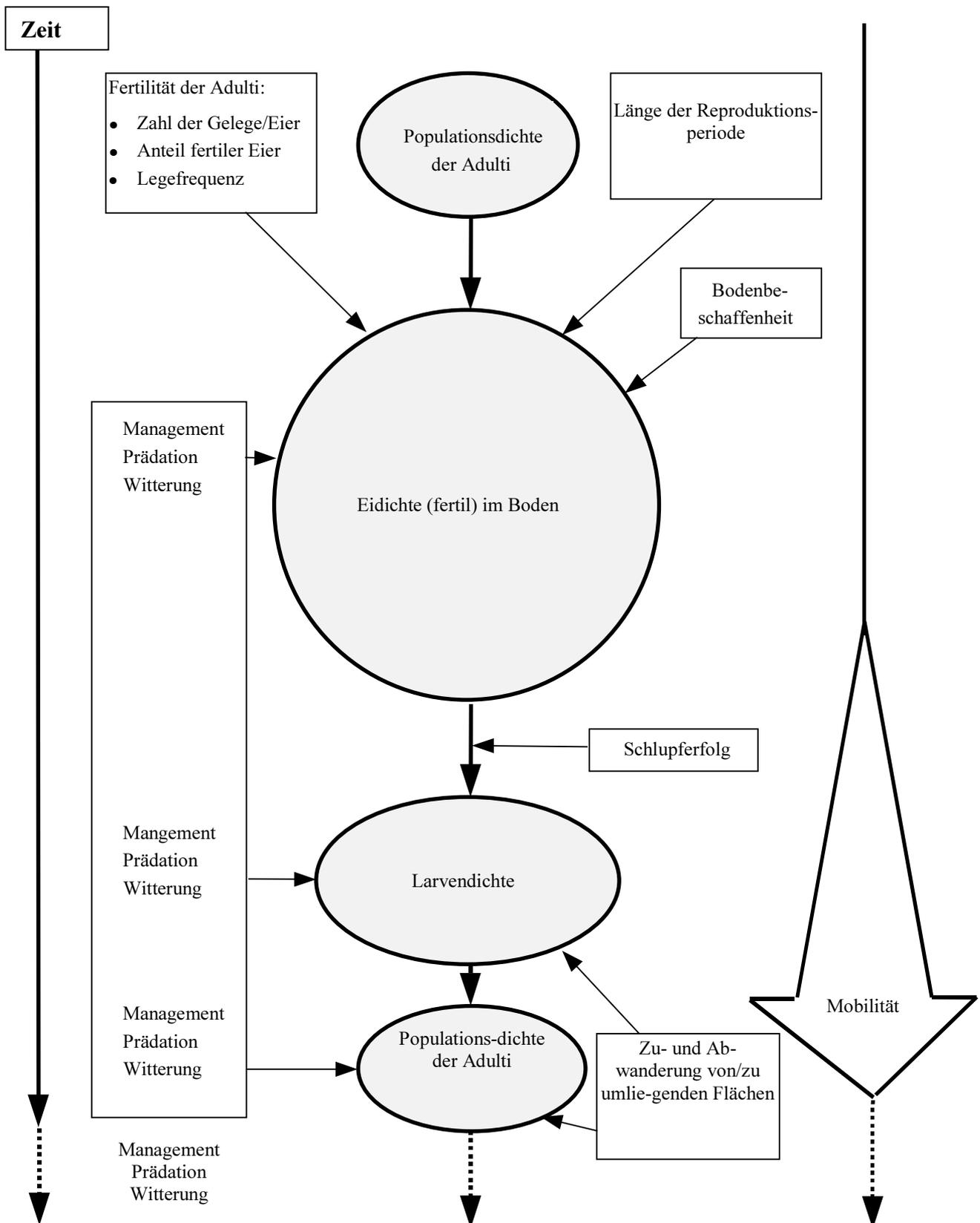


Abb. 3: Einflüsse auf die Abundanz der Imagines

Über die Dichte der Adulti während der Reproduktionsperiode ergibt sich aus dem Anteil der Weibchen, der Legefrequenz und der fertilen Eizahl je Gelege die Dichte fertiler Eier im Bo-

den (vgl. Abb. 3). Mit acht bis neun Monaten (August / September - Mai) verbringen die Eier nun die längste Zeit des Jahres immobil im Boden. Witterung, Prädatoren und Bewirtschaftungsmaßnahmen reduzieren die Menge der im Frühjahr schlupfbereiten Eier.

In dieser Zeit können sie unter anderem folgenden Bewirtschaftungsmaßnahmen ohne Ausweichmöglichkeit ausgesetzt sein:

- Einer späten Mahd, bei der die Bodenoberfläche mit den Gelegen durch tief angesetztes Schneidwerk verletzt wird
- einer frisch anfallenden Mulchschicht
- Trittbelastung durch eine Beweidung nach der Eiablage
- Bodenbelastungen und Fahrschäden während winterlicher Baumpflegemaßnahmen
- Verbrennung von Baumschnitt auf der Fläche

Die Larvendichte im nächsten Frühjahr basiert ihrerseits auf der Dichte der schlupfbereiten Eier, aus denen die ersten Larvenstadien schlüpfen. Daraufhin sind die Larven der Bewirtschaftung durch Mahd bzw. Beweidung, Witterungseinflüssen und Feinden ausgesetzt. Diese Faktoren gewichten sich je nach Entwicklungsstadium der Larven bzw. Adulti und je nach Management unterschiedlich.

2.3.2 Das Migrationsverhalten

Zu- und Abwanderungen sind in ihrem Umfang durch die Mobilität der Tiere in ihrem aktuellen Entwicklungsstadium bedingt und können - wieder in Abhängigkeit des Stadiums - durch verschiedene Faktoren ausgelöst werden:

- visuelle Reize aus umliegenden Flächen, z.B. einer besseren Besonnung oder einer attraktiveren Vegetationsstruktur der nächstgelegenen Parzelle (WILLIAMS 1954, GÄRDEFORS 1968)
- Bewirtschaftungseingriffe wie Beweidung oder Mahd (z. B. HEROLD 1990, BONESS 1953, POLLOCZEK 1993)
- Fluchtreaktionen hervorgerufen durch Störungen seitens Mensch und Tier
- Suche nach Sexualpartnern (nur für Adulti, Wanderaktivität hauptsächlich bei den Männchen) (u. a. BUTLIN & HEWITT 1986)
- die Suche nach geeigneten Eiablageplätzen (nur für adulte Weibchen) (LOHER 1959, CHOPARD 1938, INGRISCH & BOEKHOLT 1982, u. a.)

2.3.3 Das Eiablageverhalten

Weibchen müssen den Ort der Eiablage auswählen. Alle vier bis fünf Tage muß ein geeigneter Platz zur Eiablage gewählt werden, und diese Wahl entscheidet zumindest teilweise über die

Überlebenschancen der abgelegten Eier. Beispielsweise ist in Brachflächen den im Boden oder an der Bodenoberfläche ablegenden Arten der Zugang zum Eiablagesubstrat weitgehend verwehrt oder zumindest erheblich erschwert (vgl. Abb. 4, Dichte und Höhe der Vegetation in b). Zudem weist das Mikroklima unter einer dichten Schicht von abgestorbenem Gras andere Charakteristika (Höhere Winter- und niederere Sommertemperaturen (WELLER 1969) und höhere Feuchte) auf als in kurzer, offener Vegetation. Dies läßt eine erhöhte bzw. verminderte Attraktivität für das ablegende Weibchen erwarten (INGRISCH & BOEKHOLT 1982, KORN-KREMER 1963). Der Grad der Durchwurzelung der obersten Bodenschichten sowie eine eventuelle Moos- oder Mulchauflage sind weitere Faktoren, die die Eiablagemöglichkeiten modifizieren können (vgl. Abb. 4 Bodenbeschaffenheit in b). Auch eine Verdichtung des Bodens durch schweres Mähgerät oder Weidetiere in Verbindung mit Trockenheit zur Zeit der Eiablage können sich hinderlich auswirken (CHOUDHURI 1958). Die Präferenzen bzw. Abneigungen der Weibchen verschiedener Arten bezüglich dieser Faktoren können variieren, was in der verschiedenartigen Beschaffenheit der Eikokons sowie der unterschiedliche Lage im bzw. am Boden begründet ist. Auswirkungen auf die Überlebensraten der Eier sind noch weitgehend unbekannt.

Ob zudem eine Habitatqualitätsabschätzung über die aktuelle Dichte der Metapopulation, die sich unschwer über die Frequenz direkter Kontakte zu anderen Individuen sowie über die akustische Lokalisation der Männchen ermitteln läßt, stattfindet, ist schwer nachweisbar. Es wird jedoch angenommen, daß die Gesangsaktivität dem räumlichen Zusammenhalt der Population dient (INGRISCH & KÖHLER 1998) und als solches Signal auch von den Weibchen verwertet werden kann.

Prüft ein Weibchen alle oder einen Teil dieser Faktoren und trifft daraufhin seine Wahl, bewerten diese Präferenzen bezüglich eines aktuellen Zustandes (der Wiesenbeschaffenheit) indirekt das vorangegangene Flächenmanagement (vgl. Abb. 4, Wirkungen von a auf b).

Ein ablegendes Weibchen kann aus diesem aktuellen Zustand allerdings nicht alle Faktoren ableiten, die den Schlupferfolg bedingen. Nicht berücksichtigbar sind die Komponenten, die zum Zeitpunkt der Eiablage noch nicht einwirken. Dies ist beispielsweise eine Änderung des Mikroklimas in Bodennähe durch eine Mulchauflage, eine mechanische Beeinträchtigung der Gelege durch Weidetiere oder Mähwerkzeug und der auf den verschiedenen Flächen unterschiedlich ausgeprägte Prädatoreinfluß (vgl. Abb. 4, c). Die Eiprädatoren sind zwar zur Zeit der Eiablage möglicherweise schon auf der Fläche aktiv, da sich diese jedoch nicht mit denen der Adulttiere decken, und andere Aktivitätszeiten als die Heuschrecken aufweisen, ist eine Erkennung dieser Gefahren für die Eier durch die Weibchen unwahrscheinlich.

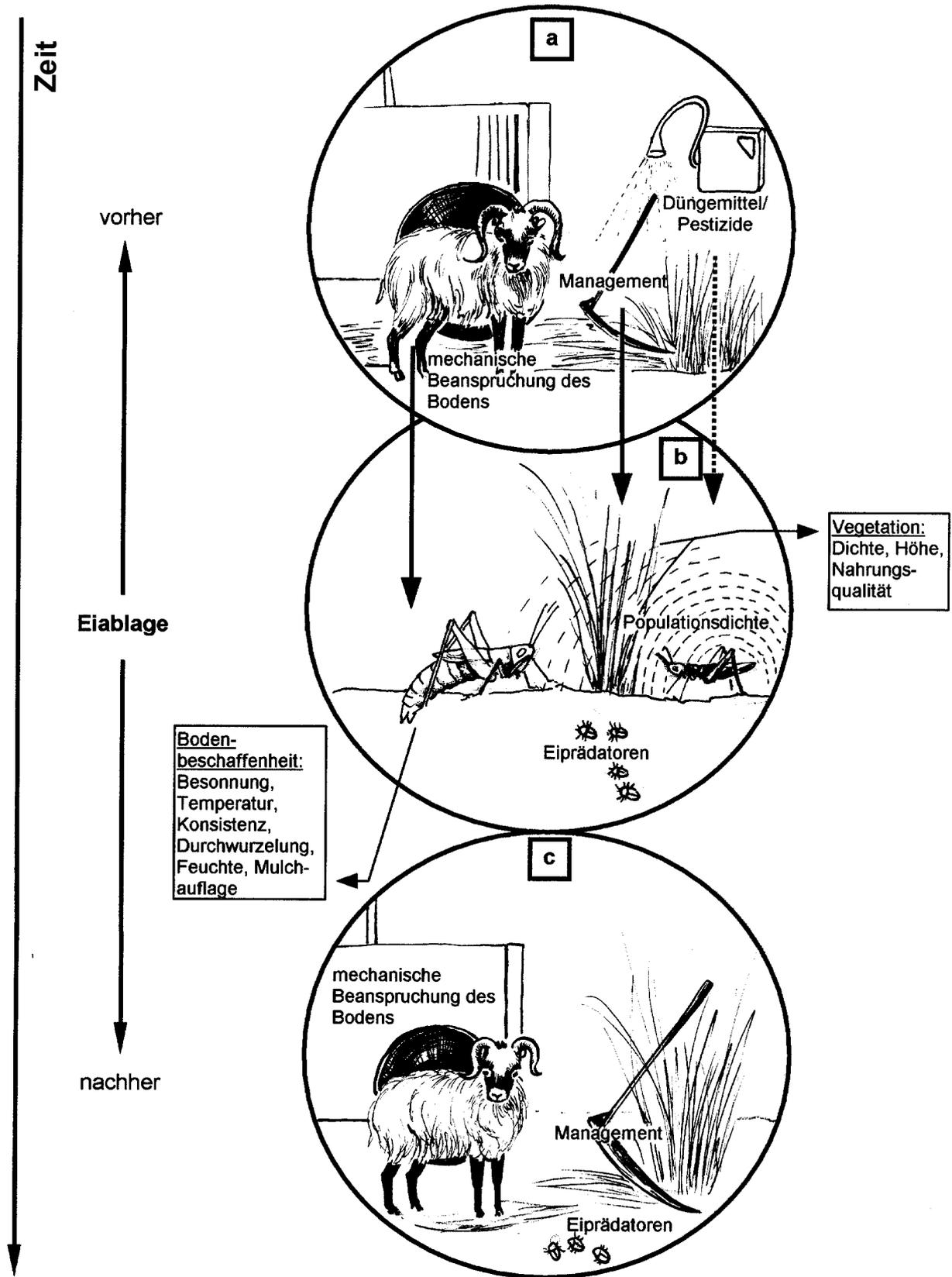


Abb. 4: Management und Wiesenbeschaffenheit aus der Perspektive eines ablegenden Heuschreckenweibchens

Generell sind die Präferenzen der adulten Heuschrecken und ihre Habitatansprüche gut beschrieben. Über die Larven- und speziell die Eientwicklung im Freiland liegen dagegen nur wenige Untersuchungen vor (Literaturzusammenstellung in INGRISCH & KÖHLER 1998). Um Habitatbindungen zu verstehen, müssen die Heuschrecken jedoch in ihrem gesamten Lebenszyklus betrachtet werden (INGRISCH & KÖHLER 1998).

3 Streuobstwiesen: Das Untersuchungsgebiet Limburg

3.1 Streuobstwiesen

Streuobstwiesen sind im süddeutschen Raum ein prägender Teil der Kulturlandschaft. Der Begriff „Streuobstwiese“ leitet sich von der lockeren Bepflanzung der Flächen ab, die die Bäume als „gestreut“ erscheinen läßt. Streuobstwiesen zählen zu den Futterwiesen, die hochwertiges Heu oder Grünfutter liefern (WELLER 1994).

3.1.1 Geschichtliche Entwicklung

Der Obstbaumbestand

Der Obstbau im Sinne eines Anbaus gezüchteter Obstsorten wurde im süddeutschen Raum in römischer Zeit eingeführt (PRASSER-SCHÄFER & SCHÄFER 1992), zumindest der Apfel war in Germanien schon in prähistorischer Zeit bekannt (SCHWEINGRUBER 1978). Im Mittelalter beschränkte sich der Obstbau auf die unmittelbare Umgebung von Siedlungen, wo in Baumgärten eine Mischnutzung aus Obstbäumen und Gartenfrüchten betrieben wurde (PRASSER-SCHÄFER & SCHÄFER 1992). Größere flächenmäßige Ausbreitung erfuhren die Obstwiesen im 15. und 16. Jh., als der Obstbau auf die freie Landschaft ausgedehnt wurde. Im 18. und 19. Jh. wurde der Anbau von Obst auch auf ackerbaulich gut nutzbaren Flächen von der Obrigkeit durch die Gründung von Baumschulen, die billige oder unentgeltliche Abgabe von Jungbäumen und durch Rescripten forciert (ANONYMUS 1954, WELLER 1994).

Den Höhepunkt der Ausdehnung erreichten die Streuobstbestände in den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts (LUCKE et al. 1992) mit einer Vermehrung der Anbauflächen seit Ende des 19. Jh. um über 30%. Das Obst, zumindest der Anteil des Mostobstes, wurde zum großen Teil zum Eigenverbrauch angebaut. Beispielsweise wurden 1925 von 1 034 000 hl hergestelltem Obstmost nur 115 394 hl versteuert. Große gewerbliche Betriebe, die Obstmost für den Verkauf herstellten, gab es in Württemberg kaum (FALK 1986). Während zu Beginn des Jahrhunderts im Bodenseeraum der Anbau von Tafelobst verstärkt wurde, wurden im übrigen Württemberg weiterhin Mostobst angebaut. 1933 waren von den 8,4 Mill. Apfelbäumen in Württemberg noch die Hälfte Mostapfelbäume, von den 3,3 Mill. Birnbäumen sogar noch 2,4 Mill. Mostbirnen (KOCH 1936).

Durch die bessere wirtschaftliche Lage in der 2. Hälfte dieses Jahrhunderts sank der Mostkonsum und ein Geschmackswandel hin zu modernen Sorten begünstigte den zunehmenden Marktanteil von Importobst. Damit büßten die Streuobstwiesen an Rentabilität ein und wurden in günstigen Lagen im Erwerbsobstbau durch Niederstamm-Dichtbepflanzungen ersetzt.

Ein vom Land Baden-Württemberg beschlossener Generalobstplan (SCHÜLE 1956, 1958) aus dem Jahr 1957 strebte in einem Zeitraum von 20 Jahren eine vollständige Ablösung des „Obstbaus in gestreuter Lage“ zugunsten des Intensivanbaus in geschlossenen Niederstammanlagen an (SEITZER 1957, 1980). Zwischen 1951 und 1965 wurde bundesweit ein Rückgang der Streuobstgebiete um 30 - 33% registriert, in Baden Württemberg betrug der Rückgang 20 - 24 %. Der Gesamtverlust 1951 - 1982 wird bundesweit auf 65%, in Baden-Württemberg auf ca. 50% geschätzt (HOFMANN & NIEDERMEYER 1985). Zwischen 1934 und 1991 wird der Rückgang der Streuobstbäume im heutigen Baden Württemberg von 40 Mio. auf 15 Mio. Bäume (11,4 Mio. Bäume nach MAAG 1992b) geschätzt. Dies kommt einem Rückgang auf 37,5% gleich (UMWELTMINISTERIUM BADEN WÜRTEMBERG 1994). Die Rodungen wurden zusätzlich durch EWG Rodungsaktionen finanziell und organisatorisch unterstützt. Allein durch EWG-finanzierte Rodungen wurden landesweit zwischen 1957 und 1974 12,3% bzw. 15 700 ha der Streuobstbestände vernichtet (MAAG 1992b, WELLER et al. 1986). Zwischen 1958 und 1978 wurden praktisch keine Obsthochstämme in der freien Landschaft mehr gepflanzt (LUCKE et al. 1992), wodurch die belassenen Bestände überalterten.

Gefahr droht den Streuobstwiesen heute zum einen durch die Bautätigkeit im ländlichen Raum, die die Obstgürtel um die Ortschaften zurückdrängt, zum anderen durch Nutzungsänderungen und einem daraus resultierenden Wandel des Charakters der Wiesen (MAAG 1992b). Rodungen besonders der alten Mostobstbestände wurden und werden zudem wegen der epidemieartigen Ausbreitung des Feuerbrandes und des Birnengitterrostes durchgeführt.

Entwicklung der Unternutzung

Durch die Pflanzung von Hochstämmen wurde bei der Ausdehnung der Streuobstwiesen auf landwirtschaftlich wertvolle Flächen im 18. und 19. Jh. eine Unterkultur ermöglicht. Diese bestand aus Beerenobst, Gemüse, Hackfrucht, Getreide oder Futtergras. Diese Unternutzung wurde bis in die fünfziger Jahre in Süddeutschland beibehalten (LUCKE et al. 1992). Im Rahmen der Flurbereinigung, die aufbauend auf der Neufassung des Flurbereinigungsgesetzes von 1953 durchgeführt wurde und noch wird, wurde den landwirtschaftlichen Betrieben eine rationellere Bewirtschaftung ihrer Flächen ermöglicht. Die dafür erforderlichen Maßnahmen umfaßten die Gewinnung von Neuland durch Trockenlegungen, eine Neueinteilung der Flurstücke, das Anlegen neuer Wege und die Rodung von Rainen, Hecken und Obstwiesen. Von den Rodungsmaßnahmen waren hauptsächlich landwirtschaftlich attraktive Flurstücke betroffen, die verbliebenen Obstwiesen in Hanglagen und in Ortsnähe wurden zur Futtergrasgewinnung genutzt. Durch die Rationalisierungsmaßnahmen wurden hauptsächlich Großbetriebe gefördert mit der Folge des Rückgangs von kleinbäuerlichen Betrieben (GLÜCK et al. 1987). Durch die Konzentration der Nutztierhaltung auf Großbetriebe beschränkte sich auch die Futtergrasgewinnung in den letzten Jahrzehnten auf baumarme, mit Geräten leicht zugäng-

liche und ebene Flurstücke. Großflächiges Mulchen der Obstwiesen ist die Folge dieser Entwicklung. Alternativ dazu werden vermehrt Flächen als Weide (Stand- und Umtriebsweide) für Schafe und Pferde genutzt.

Angesichts der Altersentwicklung der Grundstücksbesitzer steht in den nächsten Jahren eine Übergabe zahlreicher Grundstücke an die Folgegeneration an. Dadurch wird in den nächsten Jahren ein weiterer Rückgang der Nutzung und Pflege hin zur Verbrachung erfolgen, wenn für diese keine ausreichenden Anreize zur weiteren Bewirtschaftung der Grundstücke gegeben werden können. Da Pflegemaßnahmen im Rahmen des Naturschutz zu aufwendig und kostenintensiv sind, müssen Wege erarbeitet werden, eine traditionelle Nutzung für die Besitzer der Grundstücke attraktiv zu gestalten, um einerseits das Brachfallen der Flächen, andererseits eine intensive gärtnerische oder Freizeitnutzung zu verhindern.

3.1.2 Ökologische Bedeutung von Streuobstwiesen

Obgleich Streuobstwiesen ein relativ junger Bestandteil unserer Kulturlandschaft sind, haben sie für eine Vielzahl von Pflanzen- und Tierarten eine wichtige Bedeutung als Lebensraum gewonnen, denn sie stellen einen Ersatz- oder Refugialraum für zahlreiche Pflanzen- und Tierarten dar, deren ursprüngliche Lebensräume zerstört bzw. stark verändert wurden (MÜLLER 1988).

Streuobstwiesen zeichnen sich durch eine reiche Strukturierung als wertvollen Lebensraum für artenreiche Lebensgemeinschaften aus (ULLRICH 1987). Dies erklärt sich aus dem Nebeneinander von artenreichen Wiesengesellschaften, Hecken, Gräben und dem Obstbaumbestand. Die Wiesen werden durch die Obstbäume kleinräumig unterschiedlich stark beschattet und differieren entsprechend in Artenzusammensetzung und Struktur auf engem Raum. Insgesamt sind es zwischen 70 und 80 Kräuterarten, die in solchen Wiesen auftreten können, der Einzelbestand birgt in der Regel zwischen 25 und 35 Arten (MÜLLER 1988). In extensiv genutzten Streuobstwiesen wurden bis zu 1000 Gliederfüßerarten - Insekten, Spinnen und Tausendfüßer beobachtet. Diese ernähren sich phytophag (300), von Honigtau und Epiphyten (200), räuberisch (200) und parasitär (300) (LUCKE et al. 1992). Diese breit gefächerte Vorkommen an pflanzlichen Nahrungsquellen und Kleinlebewesen bietet eine vielfältige Nahrungsgrundlage für eine große Lebensgemeinschaft verschiedener Wirbeltiere. Besonders unter den Vögeln finden viele vom Aussterben bedrohte Arten in Streuobstwiesen einen (letzten) geeigneten Lebensraum. Zu diesen Arten zählen unter anderem die Dorngrasmücke, der Gartenrotschwanz, der Neuntöter, der Rotkopfwürger, der Raubwürger, der Schwarzkopfwürger, der Wendehals, der Grünspecht, der Kleinspecht, der Steinkauz und der Wiedehopf, der Pirol und das Rebhuhn (LUCKE et al. 1992). Darüber hinaus wurden in Streuobstwiesen im Baden Württembergischen Albvorland das Vorkommen von 42 weiteren, nicht gefährdeten Arten

nachgewiesen (ULLRICH 1987). Den Vögeln kommen neben dem reichen Futterangebot das Nistplatzangebot in dem teils überalterten Baumbestand mit zahlreichen Asthöhlen und großen, dichten Baumkronen sowie den Bodenbrütern die extensive Wiesennutzung entgegen.

Im Gegensatz zu den genannten Charakteristika der Streuobstwiesen weisen intensiv genutzte Obstplantagen zwar auch ein Nebeneinander von Wiese und Obstbäumen auf, doch das Gras zwischen den Bäumen wird intensiv gemäht bzw. chemisch vernichtet, die Bäume sind licht und weisen keine zum Nestbau tauglichen Strukturen auf und werden intensiv gespritzt. Die Folge sind eine Verarmung der Flora und Fauna, angefangen von den Arthropoden bis hin zur Avifauna. Im Vergleich einer intensiv obstbaulich genutzten Fläche zu einer Streuobstfläche differierten Individuenzahlen und Artenvielfalt bei den meisten untersuchten Tiergruppen um ein Vielfaches. Vögel überflogen die Obstplantage zumeist, nur 22 von 180 beobachteten Vögeln landete in der Plantage im Vergleich zur Streuobstwiese, in der 209 von 326 beobachteten Vögeln ihren Flug unterbrachen. Zudem wurde in und über der Streuobstwiese eine deutlich höhere Artenzahl festgestellt (MADER 1982).

3.2 Die Limburg

3.2.1 Lage und Geologie

Das Untersuchungsgebiet „Limburg“ liegt südlich der Stadt Weilheim / Teck (48°36'N / 9°38'E) im Vorland der Schwäbischen Alb. Die Limburg ist Bestandteil der Schwäbischen Schichtstufenlandschaft und gehört zum „schwäbischen Vulkan“, dessen Zentrum bei Urach liegt und der aus über 300 Vulkanschloten im Umkreis von ca. 40 km besteht. Die Limburg ragt heute mit einer Höhe von 597,8 m knapp 200 m über das umgebende Albvorland auf.

Der aus Basalttuff bestehende Kern der Limburg wird an den Flanken von Braunjura α (Opalinuston) und teilweise von Braunjura β (Eisensandstein) bedeckt. Opalinustone sind meist kalkarm, aber reich an anderen Mineralstoffen. Diese schweren, nassen und damit kalten Böden prägen den Streuobstgürtel rund um die Limburg. Besonders im unteren Hangbereich zwischen 430 m und 450 m treten zahlreich Quellen aus, die in flachen Bereichen, speziell oberhalb des Friedhofs, lokal zu Staunässe führen.

In Hangbereichen, in denen Braunjura β auftritt, entwickelte sich ein lockerer, trockener und nährstoffreicher Boden. Diese Bereiche werden für den Weinbau genutzt. Im Gipfelbereich, bildete sich auf dem kalkreichen Tuff ein dünner Rohboden mit kalkreichem A-Horizont. Darauf befindet sich ein Halbtrockenrasen, der vom Streuobstbereich durch einen Gebüsch- und Waldgürtel getrennt ist.



Abb. 5: Luftbild der Limburg

3.2.2 Klima

Die durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge für Weilheim beträgt 900 mm. Im Untersuchungszeitraum schwanken die jährlichen Niederschlagshöhen zwischen 978 mm (1995) und 678 mm (1997) (vgl. Tab. 4). Der niederschlagsreichste Monat ist im langjährigen Mittel der Juli mit 100 - 120 mm. Die monatlichen Niederschläge im Untersuchungszeitraum sind in Abb. 6 dargestellt.

Im Jahr 1994 war das Frühjahr überdurchschnittlich naß, der Niederschlagsverlauf im Sommer und Herbst dagegen entsprach ungefähr dem langjährigen Mittel. Im Jahr 1995 war dagegen der Sommer sehr naß. Insgesamt ist das Jahr 1995 das niederschlagsreichste Jahr des Untersuchungszeitraums, 1996 begann mit geringen Niederschlägen im Winter und Frühling,

hohe Niederschlagsmengen fielen ab Mai bis in den Sommer, erst im September war die Niederschlagsmenge wieder geringer als im langjährigen Mittel. 1997 wies den geringsten Jahresniederschlag im Untersuchungszeitraum auf, bis auf die Monate Juni und Juli lagen die Niederschlagswerte das gesamte Jahr unter den durchschnittlichen Werten. Auch 1998 bleibt im Jahresverlauf unter den durchschnittlichen Niederschlagswerten zurück, mit Ausnahme des sehr nassen Herbstes.

Tab. 4: Frost- und Sommertage in den Jahren 1994 - 1998 (Wetterstation Ebersbach / Fils) und Niederschlagshöhen (Wetterstation Kirchheim / Teck)

	Winter 1993/1994	Winter 1994/1995	Winter 1995/1996	Winter 1996/1997	Winter 1997/1998
erster Frosttag im Herbst		7.10.	4.11.	22.11.	25.10.
letzter Frosttag im Frühjahr	20.4.	10.4.	16.4.	24.4.	20.4.
Zahl der Frosttage		60	114	79	69
	1994	1995	1996	1997	1998
Zahl der Sommertage ²	62	57	43	64	43
Niederschlagshöhen [mm]	880	978	840	678	827

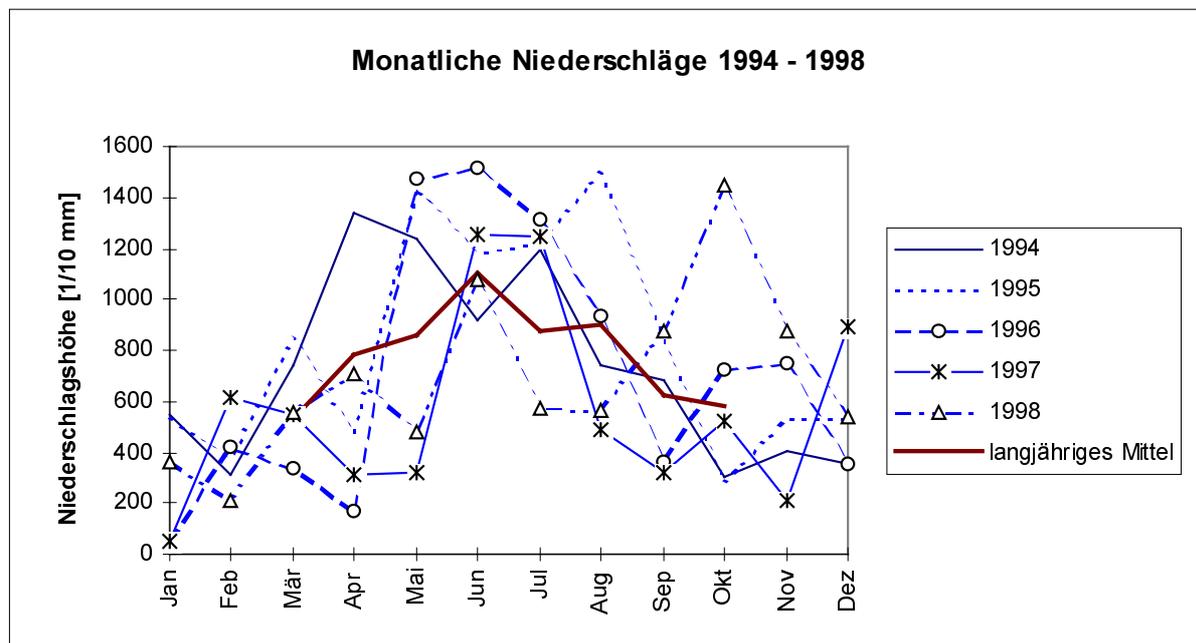


Abb. 6: Niederschlagsmengen der Jahre 1994 - 1998 und im langjährigen Mittel (Wetterstation Kirchheim / Teck)

Die mittlere wirkliche Lufttemperatur beträgt 7 - 8°C im Jahresdurchschnitt. Die durchschnittliche Zahl der Sommertage (Tagestemperaturen über 25°C) wird mit 30 - 40 Tagen angegeben

² Sommertage = Tage mit einem Temperaturmaximum von mindestens 25°C

(DEUTSCHER WETTERDIENST, Klimaatlas Baden-Württemberg). Die Wetterstation Ebersbach / Fils weist für die Jahre 1994 - 1998 eine Tagesmitteltemperatur von $10,0^{\circ}\text{C}$ aus, die Zahl der Sommertage schwankt im Untersuchungszeitraum zwischen 43 und 64 Tagen (vgl. Tab. 4). Die Temperaturverläufe der einzelnen Jahre sind anhand der Tagesmaximal- und -minimaltemperaturen sowie dem Tagesmittelwert und anhand der Monatsmitteltemperaturen dargestellt (Abb. 7, Abb. 8).

Das Frühjahr 1994 ist durch einen warmen März geprägt und durch einen im April folgenden Kälteeinbruch und einen letzten Frosttag am 20. April. Der Sommer 1994 war mit 62 Sommertagen und einer Monatsmitteltemperatur von knapp 22°C im Juli sehr warm. Der Herbst zeichnet sich dagegen durch einen frühen Kälteeinbruch mit dem ersten Frosttag am 7. Oktober aus. Kälteste Temperaturen im Winter 1994 / 1995 lagen Anfang Januar 1995 bei Tagestieftemperaturen von $-11,5^{\circ}\text{C}$. Insgesamt wurden nur an 60 Tagen Temperaturen unter dem Gefrierpunkt erreicht, es gab keine längeren Frostperioden.

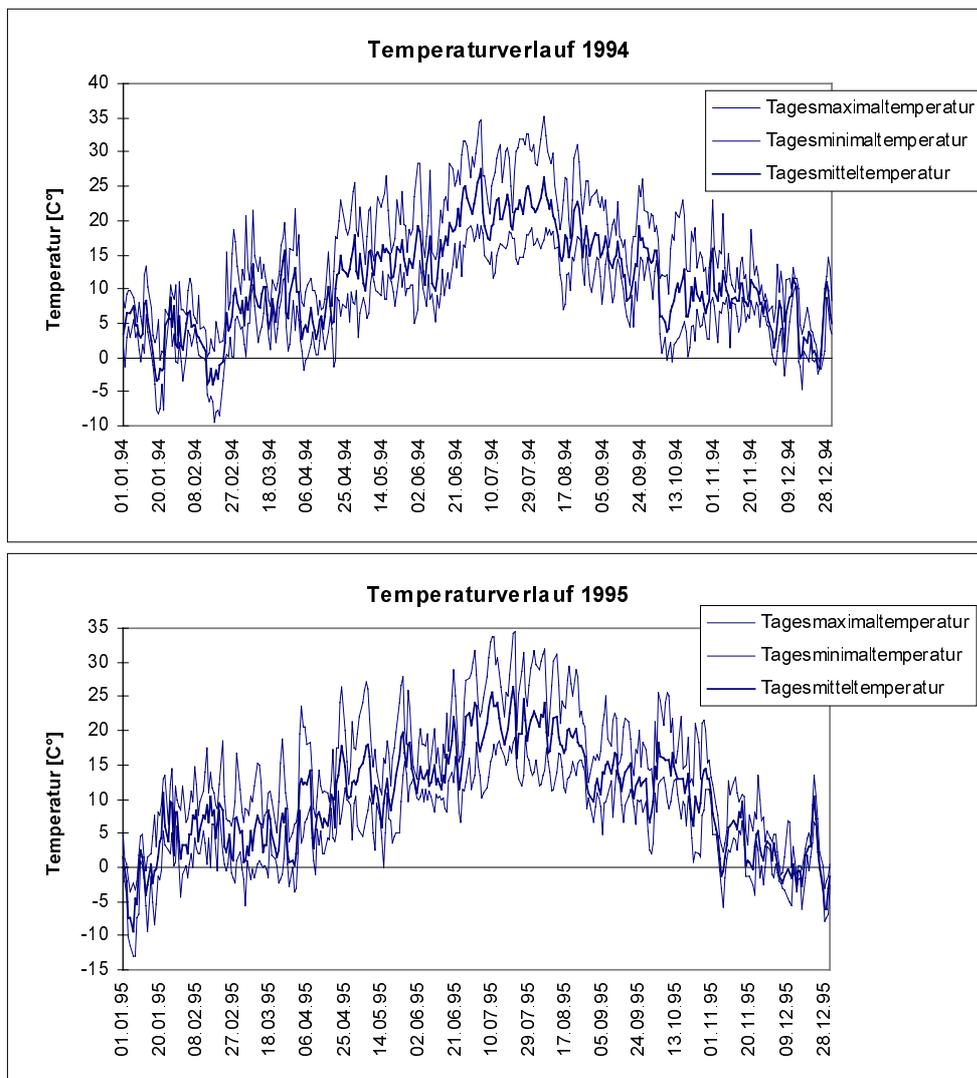


Abb. 7: Temperaturverläufe der Jahre 1994 - 1995 anhand der Tagesmaximal- und Tagesminimaltemperaturen sowie der Tagesmittelwerte (Wetterstation Kirchheim / Teck)

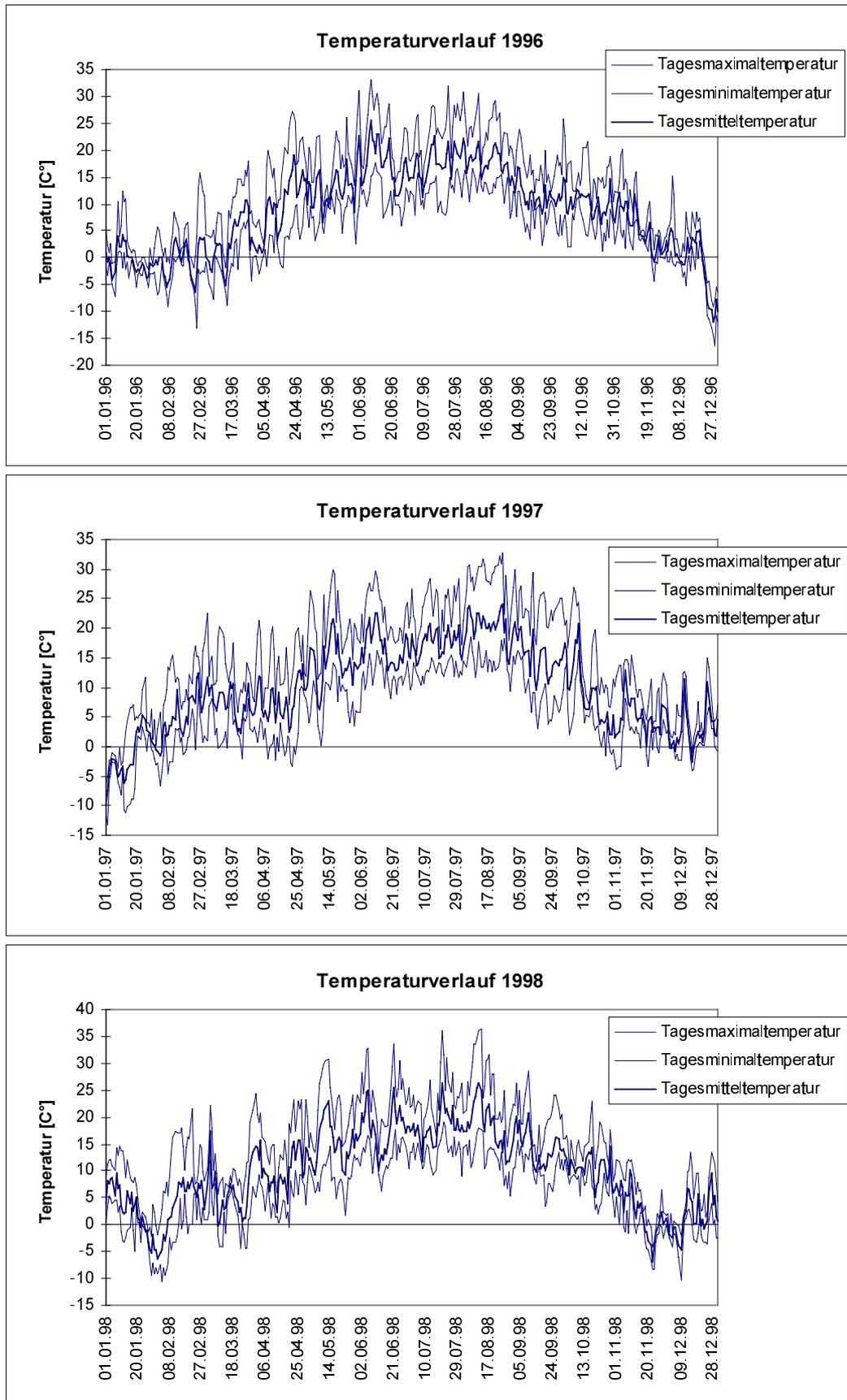


Abb. 7: Temperaturverläufe der Jahre 1996 - 1998 anhand der Tagesmaximal- und Tagesminimaltemperaturen sowie der Tagesmittelwerte (Wetterstation Kirchheim / Teck)

Das Frühjahr 1995 war ab Februar konstant relativ warm, der letzte Frost wurde am 10. April erreicht. Der Klimaverlauf 1995 entspricht im Sommer weitgehend dem von 1994 (Monatsmitteltemperatur im Juli 21,5°C, 57 Sommertage). Der erste Frosteinbruch erfolgte jedoch erst einen Monat später (4. November). Der Winter 1995 / 1996 war von Dezember bis Februar durchgehend kalt mit Monatsmitteltemperaturen um den Gefrierpunkt. Insgesamt lagen die Tagestieftemperaturen an 114 Tagen unter dem Gefrierpunkt. Tiefste Temperaturen wurden Ende Februar mit Temperaturen um -13°C erreicht.

Der Sommer 1996 war mit 43 Sommertagen und Monatsmitteltemperaturen von 17,7 (Juni und Juli) bzw. 17,8 (August) kühler als die Sommermonate 1994 und 1995. Auch der Herbst war kühler als in den vorangegangenen Jahren, Frosttemperaturen setzten jedoch erst Ende November (22.11.1996) ein. Der Winter war geprägt von einer Frostperiode von über drei Wochen mit Tagesmitteltemperaturen unter 0°C (22.12.1996 - 17.01.1997). Im Winter 1996/1997 wurden an 79 Tagen Temperaturen unter dem Gefrierpunkt erreicht. Ende Dezember sanken die Temperaturen auf einen Extremwert von -16,5°C.

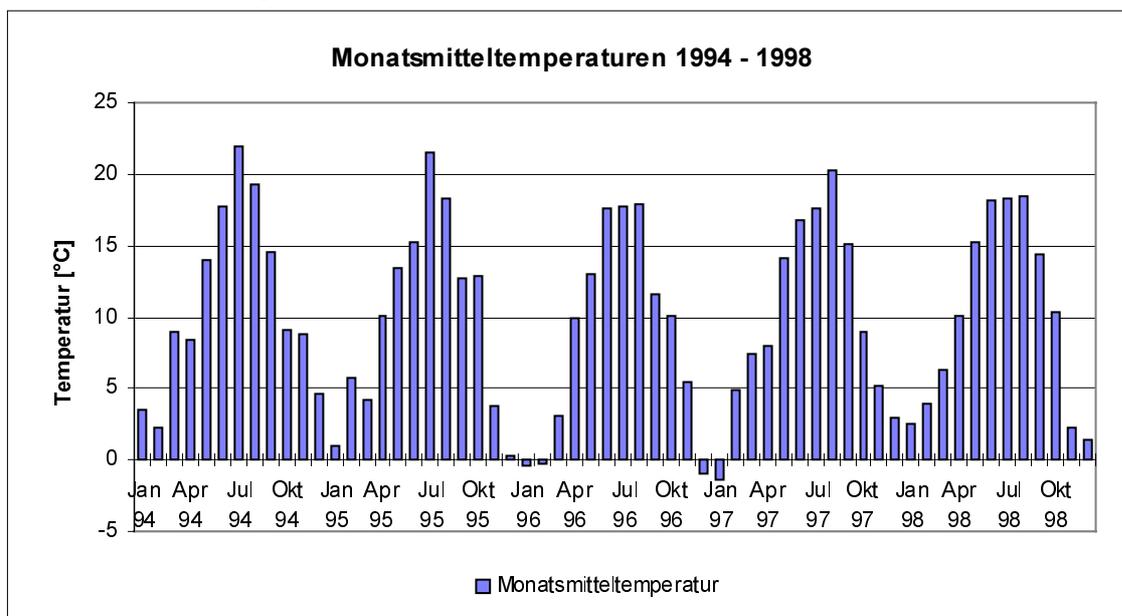


Abb. 8: Monatsmitteltemperaturen 1994 - 1998 (Wetterstation Kirchheim / Teck)

Das Frühjahr 1997 war bis April mit einer Monatsmitteltemperatur von 7,9°C kühl, ab Mai stiegen die Temperaturen (Monatsmittel 14,1°C) und der Sommer erreichte im August mit einer Monatsmitteltemperatur von 20,2°C seine höchsten Temperaturen. Der Sommer 1997 hatte die meisten Sommertage (64) im Untersuchungszeitraum und ist durch einen sehr konstanten Temperaturverlauf charakterisiert. Der erste Frosteinbruch war am 25. Oktober, darauf folgte ein Winter mit stark wechselnden Temperaturen und einer Kälteperiode vom 24. 01.1998 bis 12.2.1998. An 69 Tagen wurden Temperaturen unter dem Gefrierpunkt erreicht, die Temperaturminima lagen bei -10,6°C.

Das Jahr 1998 ist in seinem gesamten Klimaverlauf durch starke Temperaturschwankungen charakterisiert. Der letzte Frosttag war am 20. April, nur an 43 Tagen wurden sommerliche Temperaturen erreicht. Der erste Frost war am 5. November.

3.2.3 Die Streuobstwiesen der Limburg

Der Baumbestand

Der Obstbaumbestand besteht zum größten Anteil aus Apfelbäumen, gefolgt von Süßkirschen, Birnen und Zwetschgen / Pflaumen und Mirabellen. Weiterhin werden Walnuß, Pfirsich, Sauerkirsche und Quitte angepflanzt (BÜRGER 1984). Die Bäume sind vorwiegend im mittleren und hohen Ertragsalter, vereinzelt werden Neupflanzungen vorgenommen. Die Bäume stehen in Reihen, außer in einigen sehr homogen bepflanzten Zwetschgenbeständen variiert Obstsorte und Ertragsalter innerhalb einer Parzelle. Durch die Rodung überalterter Bäume sind die Reihen teils lückig, die Beschattung des Grünlandes variiert zwischen den Parzellen und innerhalb einer Parzelle stark.

Die Grünlandvegetation in Abhängigkeit der Nutzung, derzeitiges Managementregime

In Abhängigkeit des Managements der einzelnen Wiesen treten Glatthaferwiesen (Arrhenatherion), Fettweiden (Cynosurion) sowie artenarme Grünlandgesellschaften auf, die entsprechend den Feuchtigkeitsverhältnissen unterschiedlich ausgeprägt sind. Während im oberen Hangbereich z.B. trockenere Salbei-Glatthaferwiesen auftreten, sind - mit allen Übergängen - im unteren, feuchteren Hangbereich Kohldistel-Glatthaferwiesen vorhanden (SÄGLITZ 1994).

Durch die unterschiedliche Beschattung unter und zwischen den Obstbäumen, den unterschiedlichen Temperaturverlauf und die Bodenfeuchte in Abhängigkeit der Beschattung und den durch die Baumkronen modifizierten Niederschlag sowie die Nährstoffkonkurrenz des Grünlandes und der Obstbäume differiert die Vegetation in Ausprägung, Dichte und Nährstoffgehalt kleinräumig (KLAPP 1971, HOFBAUER 1997).

Durch eine kleinparzellige Besitzstruktur hat sich im Streuobstgebiet ein vielfältiges Nutzungsmosaik mit unterschiedlichen Pflegerhythmen entwickelt. Je nach Nutzung entwickelt sich eine spezifische Vegetationsstruktur, die im folgenden im Hinblick auf ihre potentielle Eignung als Lebensraum für Heuschrecken dargestellt wird. Beschrieben werden im folgenden die vorherrschenden Grünlandnutzungsvarianten Mähwiese, Mulchwiese, Rasen, Schafumtriebsweide und Brache (vgl. Abb. 9). Diese und die übrigen auftretenden Nutzungsformen (Schafstandweide, Pferdekoppel, Garten, Weinberg) sind in ihrer Verbreitung in Tab. 5 und Anhang Abb. A dargestellt.

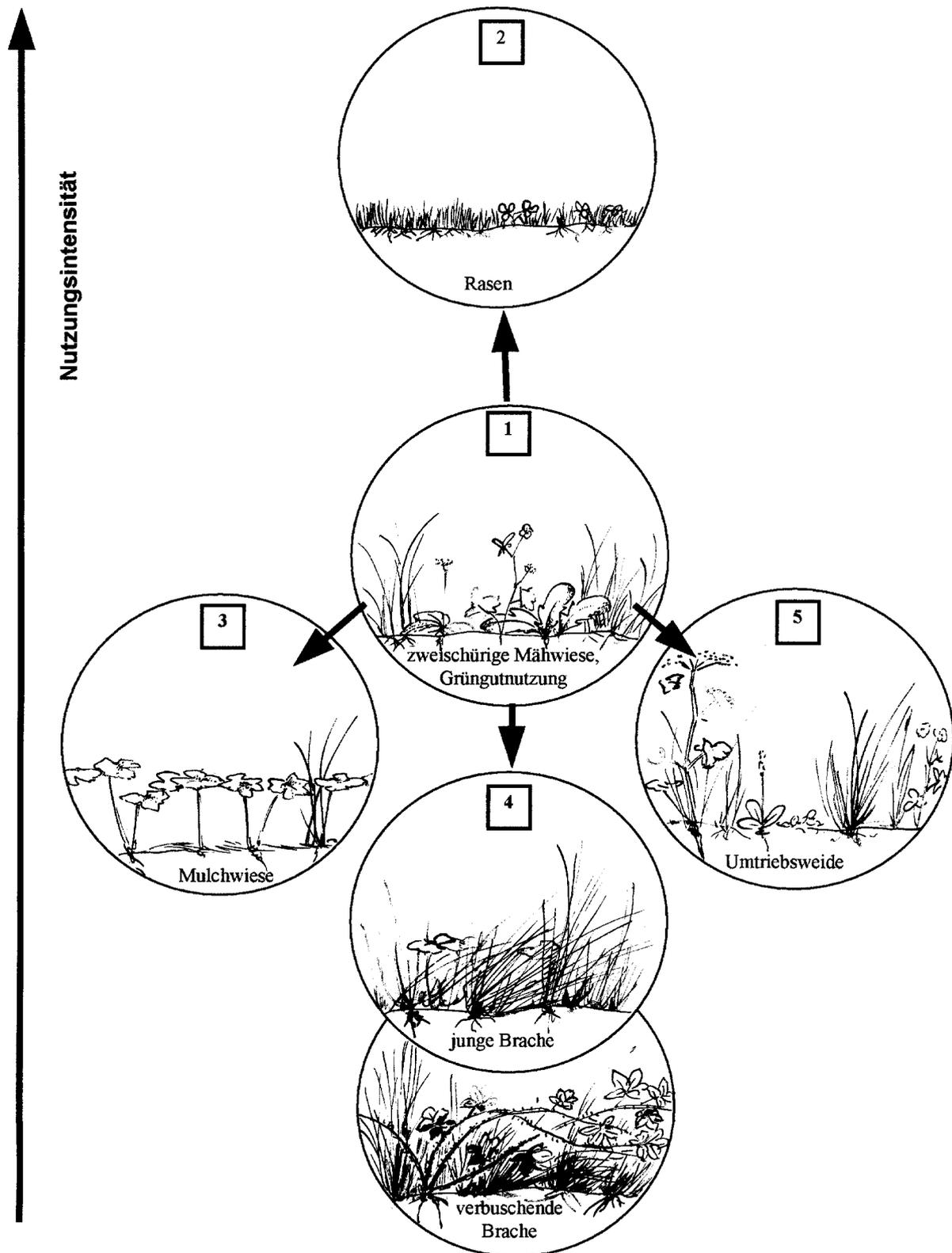


Abb. 9: Vegetation in Abhängigkeit der Bewirtschaftungsform und -intensität. Vegetationsaspekt im August / September

Zweischürige Mähwiese

Die ursprüngliche Wiesennutzung der Obstwiesen in der ersten Hälfte des Jahrhunderts bestand in einer zwei- bis dreischürigen Mahd mit Heu- oder Grüngutgewinnung und einer

gelegentlichen Schafbeweidung im Herbst (GLÜCK mündl. Mitt. 1999). Durch diese regelmäßige Mahd mit Entnahme des Schnittguts wird eine magere, kräuterreiche Wiese gefördert (Abb. 9, 1). Heute finden sich noch vereinzelt Flächen, die durch eine konservative Nutzung diesen Charakter beibehalten haben.

Eine solchermaßen herkömmlich bewirtschaftete Fläche weist typischerweise eine hohe Artenvielfalt hohen Anteilen von Hahnenfuß (*Ranunculus acris*) und *Plantago lanceolata* auf. Der erste Blühhorizont ist reich, nach der 1. Mahd bleibt die Vegetation nieder und zeigt einen zweiten ausgeprägten Blühaspekt im August / September. Durch Baumfällmaßnahmen oder das Abbrennen von Reisig / Grüngut vegetationsfreie Flächen bleiben über mehrere Jahre in Teilen kahl bzw. schütter bewachsen. Die Vegetationsstruktur ist locker und vielfältig. Sie bietet sowohl waagrechte als auch senkrechte Elemente in vielfältiger Ausprägung und in verschiedensten Höhen sowie freien Zugang zum Boden (vgl. Abb. 17).

Während sich anderweitig bewirtschaftete Parzellen vor der ersten Mahd noch nicht deutlich von den eben beschriebenen abheben, treten die Unterschiede der Ausprägung der Wiesen danach deutlich zu Tage.

Mulchwiese

Während in früherer Zeit das gesamte Schnittgut als Viehfutter verwendet wurde, wird heute ein großer Teil der Wiesen gemulcht. Noch 1983 war es üblich, das Schnittgut auf den Flächen zu verbrennen (BÜRGER 1984). Aus dem Jahr 1984 ist das Mulchen großer Flächen bekannt (GLÜCK 1987). Die Nährstoffrückführung durch das Mulchen macht sich in Verbindung mit dem Stickstoffeintrag aus der Luft als Düngung bemerkbar, was den Charakter der Wiesen nachhaltig verändert. Stickstoffzeiger wie *Geranium pratense* und *Aegopodium podagraria* (ELLENBERG 1979) dominieren und bilden bei hinreichender Beschattung geschlossene Bestände; weniger durchsetzungsfähige Arten können die dem Boden aufliegende Mulchschicht nicht durchdringen und werden verdrängt. Die flächenhaften *Geranium pratense*-Beständen erzeugen durch ihr Blattwerk eine stark waagrecht orientierte, schirmartige Vegetationsstruktur (Abb. 9, 3, vgl. auch Abb. 18). Je nach Dichte der Vegetation ist der Boden nahezu vollständig beschattet. Ausnahmen bilden dichte Mulchschwaden, die bis zu ihrem Verrotten den Durchbruch der Vegetation verhindern. Einzelne Gräser durchbrechen die streng horizontale Vegetationsgliederung. In stärker besonnten Arealen setzen sich neben dem Storchschnabel horstbildende Gräser durch, da diese die Mulchschwaden nach dem Wiesenschnitt schnell und erfolgreich durchwachsen können.

Rasen

Durch extrem häufige Mahd ohne Entnahme des Schnittguts entsteht eine dichte, niedere und verfilzte rasenähnliche Struktur (Abb. 9, 2). Lediglich trittfeste Gräser und Kräuter wie *Trifo-*

lium repens und *Plantago media* halten der häufigen Beanspruchung durch Rasenmäher und ähnliches Mähgerät stand. Die Vegetation bietet keine klaren Strukturelemente.

Schafumtriebsweide

Flächen, die mehrmals im Jahr für einige Tage von einer Schafweide in Umtriebswirtschaft beweidet werden, erfahren dadurch sowohl eine erhebliche mechanische Belastung des Bodens, als auch eine starke Düngung. Diese Flächen sind durch Stickstoffzeiger wie *Aegopodium podagraria* einerseits, durch großwüchsige und kräftige Stauden (z.B. *Heracleum sphondylium*, *Anthriscus sylvestris*, *Cirsium arvense* und *C. oleraceum*), die von Schafen gemieden werden andererseits, sowie von Gräsern wie *Holcus lanatus*, *Poa annua*, *P. trivialis* und *P. pratensis* sowie *Dactylis glomerata* dominiert. Vor der Beweidung bieten diese Flächen durch den reichen Bestand an Kräutern eine hohe und dichte Vegetation mit vielfältigen Strukturen, nach der Beweidung sind diese für einige Wochen auf bis zu 40cm hohe Ameisenhügel reduziert. Nach ca. 1,5 Wochen ist das Gras wieder soweit nachgewachsen, daß die junge Vegetation eine meßbare Attraktivität auf die Heuschrecken der umliegenden Flächen ausübt (TROJAN 1995).

Brache

Das Brachfallen der Flächen führt zu einer hohen und dicht verfilzten grasdominierten und somit senkrecht orientierten Vegetationsstruktur (Abb. 9, 4, vgl. auch Abb. 19). Innerhalb von wenigen Jahren entwickelt sich daraus durch die Ausbreitung von *Rubus*-Arten und *Rosa canina* ein flächiges Heckengestrüpp. Diese Sukzession dauerte von der letzten Mahd bis zur Bedeckung von ca. 1/6 der 1,2a großen Fläche WL (s.u.) mit *Rubus fruticosus* und *Rosa canina* vier Jahre. Areale, die im Gegensatz zu der beschriebenen Fläche direkt von Gebüsch umgeben sind, durchlaufen diese Verbuschung in noch geringerer Zeit (SCHREIBER & SCHIEFER 1985).

Das Beprobungsgebiet und die Untersuchungsflächen

Als Untersuchungsgebiet wurde ein 31,6 ha umfassender Ausschnitt des Nordhangs gewählt, der alle Höhenstufen (400 - 500m) und Nutzungsformen in repräsentativem Umfang umfaßt. Das Gebiet und die Parzellennutzung ist in Abb. A (Anhang) dargestellt. Die ausschließlich gemulchten Flächen machen mit 467 Flurstücken und einer Fläche von 31,7 ha 50,5% des Beprobungsgebietes aus. Mähwiesen tragen mit 81 Flurstücken und 7,6 ha zu 21,1% zur Gesamtfläche bei, auf Schafumtriebsweiden entfallen 73 Flurstücke auf 6,3 ha und 10,1% der Fläche. Sukzessionsflächen machen auf 67 Flurstücken und 3,2 ha 5,1 % der Gesamtfläche aus, der Anteil der unverbuchten Sukzessionsflächen beträgt 1,6% der Gesamtfläche (20 Flurstücke und 1,0 ha). Flächen, die einer Mischnutzung aus Mähen/Mulchen und Beweidung unterliegen, nehmen einen Anteil von 12,6% der Fläche ein (99 Flurstücke), Pferdekoppeln

einen Anteil von 3,9% (18 Flurstücke), auf Kleingärten, Weinberge und Äcker entfallen 1,9% der Fläche (13 Flurstücke) (vgl. Tab. 5).

Tab. 5: Flächennutzung im Streuobstgürtel des Nordhangs der Limburg, kartiert im Jahr 1997 (J. Deuschle)

Flächennutzung	Flurstücke		Fläche	
	Anzahl	(%)	ha	(%)
Heu- / Grüngutnutzung 1 - 2 Mahd	57	6,7	4,9	7,8
Heu- / Grüngutnutzung > 2 Mahd	24	2,8	2,7	4,4
Σ	81	9,5	7,6	12,1
Gemulchte Flächen 1 - 2 Mahd	213	24,9	13,2	21,1
Gemulchte Flächen > 2 Mahd	254	29,6	18,4	29,4
Σ	467	54,5	31,7	50,5
Pferdekoppel (Standweide)	18	2,1	2,4	3,9
Umtriebsweide Schafe 1- 2 x	53	6,2	4,7	7,6
Umtriebsweide Schafe > 2 x	20	2,3	1,6	2,5
Σ	73	8,5	6,3	10,1
Mähweiden 2x	8	0,9	0,8	1,3
Mähweiden >2x	32	3,7	3,0	4,8
Mulchweiden 2x	15	1,8	1,1	1,7
Mulchweiden >2x	39	4,6	2,6	4,2
Mahd, Mulch und Beweidung	5	0,6	0,4	0,6
Σ	99	11,6	7,9	12,6
Kleingarten	4	0,5	0,2	0,2
Weinberge	4	0,5	0,6	0,9
Äcker	5	0,6	0,5	0,8
Σ	13	1,5	1,2	1,9
offene Sukzession	20	2,3	1,0	1,6
verbuschte Sukzessionsfläche	22	2,6	0,9	1,4
Laubwald	25	2,9	1,3	2,1
Σ	67	7,8	3,2	5,1
Nadelwald	4	0,5	0,1	0,1
Wasserfläche	2	0,2	0,0	0,1
Feuchtfäche / Schilf	4	0,5	0,1	0,1
Hochstaudenflur	6	0,7	0,3	0,5
Gesamtsumme	857	100	62,7	100

Für die Untersuchungen der Jahre 1994 - 1998 wurden vier Flächen ausgewählt, anhand derer die wichtigsten Bewirtschaftungsformen an der Limburg exemplarisch betrachtet wurden. Als Beispiel für die traditionelle Nutzungsform wurde eine zweischürige Mähwiese (WH) gewählt, das im Gebiet häufigste Managementregime ist durch die gemulchte Fläche (WM) berücksichtigt, als Alternative dazu wurde eine Schafumtriebsweide (SU) untersucht, desgleichen eine seit 1993 brachfallende Fläche (WL) (vgl. Tab. 6). Die Summe der beschriebenen Bewirtschaftungsformen umfaßte somit 1997 einen Anteil von 74,3 % der Gesamtfläche bzw. 46,6 ha (vgl. Tab. 5). Die Flächen werden im folgenden anhand ihrer Lage, Bewirtschaftung und Bodenparameter kurz charakterisiert (vgl. Tab. 6, Tab. 7).

Tab. 6: Übersicht über das Management, Kurzbeschreibung der Vegetation und Baumbestand der Untersuchungsflächen.

	Management	Vegetation	Baumbestand Beschattung
WH	Wiese, Gras für Grünfutter	<i>Plantago lanceolata</i> / <i>Ranunculus</i> spec. / <i>Taraxacum officinale</i> / <i>Geranium pratense</i> / Gras	lückig 10%
WM	Wiese, gemulcht	<i>Geranium pratense</i> / Gras	Baumreihen 30%
SU	Schafbeweidung periodisch	<i>Aegopodium podagraria</i> / <i>Geranium</i> . <i>pratense</i> / <i>Cirsium arvense</i> , Gras	offen
WL	Wiese, kein Schnitt seit Herbst 1993	Gras, beginnende Verbuschung	offen

Mähwiese (WH)

Das Grundstück liegt auf halber Höhe westlich der Weinsteige. Die Wiese wird zweimal jährlich gemäht, das Mähgut wird als Grünfutter verwendet, wird also sofort von der Wiese entfernt. Die Fläche wird nicht gedüngt. Entsprechend ist die Vegetation niedrig und vielfältig. Sie wird geprägt durch Hahnenfuß (*Ranunculus acris*), Löwenzahn (*Taraxacum officinale*), Labkraut (*Galium mollugo*), Rotklee (*Trifolium pratense*), Wiesenpippau (*Crepis biennis*), Rauhaariger Löwenzahn (*Leontodon hispidus*) Schafgarbe (*Achillea millefolium*), Wiesenflockenblume (*Centaurea jacea*), Mittelwegerich (*Plantago media*), Spitzwegerich (*Plantago lanceolata*) und verschiedene Gräser. *Geranium pratense* ist kaum vertreten. Diese Wiese hat am ehesten von allen untersuchten Flächen den ursprünglichen Charakter einer Streuobstwiese beibehalten. Im untersuchten Bereich ist die Fläche baumfrei. Sie wird östlich von einer dicht baumbestandenen Fläche, die stückweise gemäht und deren Mähgut ebenfalls als Grünfutter verwendet wird, und westlich von der Untersuchungsfläche WL (s.u.) begrenzt.

Tab. 7: Bodenparameter der Untersuchungsflächen. Deutung der Bodenparameter nach STAHR et al. (1994) (aus WINTERFELD 1996, verändert)

Bodenparameter		Untersuchungsfläche			
		MW	WH	SU	WL
Bodenform		Braunerde-Pelosol aus Vulkantuff	Braunerde-Pelosol aus Vulkantuff	Braunerde-Pelosol aus Vulkantuff	Braunerde-Pelosol aus Vulkantuff
	Varietät	kalkhaltig, schwach pseudovergleyt	im Ah entkalkt, pseudovergleyt	kalkhaltig, schwach pseudovergleyt	im Ah entkalkt, pseudovergleyt
Horizont-abfolge		Ah-BvAh-PBv-BvP-SwP	Ah-BvAh-BvP-SwP-PSd	Ah-BvAh-BvPl-PSw-Sd	Ah-AhBvBvP-PSw-PSd
Horizont-mächtigkeit	Oberboden	5 - 10cm	5 - 7cm	5 - 6cm	5 - 15(?)cm
Bodenart	Oberboden	uL	utL	utL	utL
	Unterboden	IT	IT	IT	IT
Steingehalt	Oberboden	schwach steinig	schwach steinig	schwach steinig	schwach steinig
	Unterboden	mittel steinig	schwach steinig	schwach steinig	schwach steinig
Bodenreaktion	Oberboden	sehr schwach alkalisch	schwach sauer	sehr schwach alkalisch	nicht erhoben
	Unterboden	sehr schwach alkalisch	sehr schwach alkalisch	sehr schwach alkalisch	sehr schwach alkalisch
Humusgehalt	Oberboden	stark humos	humos	stark humos	stark humos
	Unterboden	humusfrei	humusfrei	humusfrei	humusfrei
Carbonatgehalt	Oberboden	sehr carbonatarm	carbonatfrei	sehr carbonatarm	nicht erhoben
	Unterboden	sehr carbonatarm	sehr carbonatarm	sehr carbonatarm	sehr carbonatarm
Gefügeform	Oberboden	Krümel und Subpolyeder	Krümel und Subpolyeder	Krümel und Subpolyeder	Krümel und Subpolyeder
	Unterboden	Subpolyeder und Feinpolyeder	Subpolyeder und Feinpolyeder	Subpolyeder und Feinpolyeder	Subpolyeder und Feinpolyeder
Lagerungsdichte	Oberboden	gering	gering	gering	sehr gering - gering
	Unterboden	mittel	mittel	mittel	mittel
Besonderheiten		früherer Wölbacker, viele kleine Kalksteinchen und Holzkohle	Holzkohle in den oberen beiden Horizonten, viele kleine Kalksteinchen	viele kleine Kalksteinchen	Oberboden stark durchwurzelt, krümelig

Der Ah-Horizont ist bis in eine Tiefe von 5 - 6cm entwickelt, der Ober- und Unterboden ist schwach steinig (110%). Der Oberboden ist carbonatfrei und reagiert schwach sauer (pH = 6 - 6,5), der Unterboden ist sehr carbonatarm und reagiert sehr schwach alkalisch. Der Oberboden besteht aus schluffig-tonigem Lehm, der Unterboden aus lehmigem Ton. Der Oberboden ist humos (2 - 4%) mit geringer Lagerungsdichte. Die beiden oberen Horizonte enthalten Holzkohle.

Gemulchte Wiese (WM)

Das untersuchte Grundstück grenzt im unteren Drittel des Streuobstgürtels östlich an den Fahrweg, der den Nordhang der Limburg erschließt (Weinsteige). Die Fläche wird zwei bis drei Mal im Jahr gemulcht. Der Schnitt erfolgt mit einem Balkenmäher, das Schnittgut verbleibt unzerkleinert in Schwaden auf der Fläche. Die Mulchschicht beträgt bis zu 4cm und führt zu einem stellenweise lückigen Pflanzenbestand. Der Deckungsgrad der Vegetation beträgt 70 - 90%. Der Boden unter der Streuschicht bleibt selbst bei trockener Witterung feucht. Im Vergleich zu Temperaturen unter der Krautschicht erwärmt sich der Boden unter offener Streuschicht wesentlich stärker. Der Pflanzenbestand wird von *Geranium pratense* und Gräsern dominiert. Die Bäume stehen lückig, die Gesamtfläche wird zu ca. 20% beschattet. Die Flurstücke werden auf der einen Seite von einer steil zur Weinsteige abfallenden Böschung, auf den anderen Seiten von Mulchwiesen vergleichbaren Managements, allerdings mit dichterem Baumbestand, begrenzt.

Die Horizontmächtigkeit des Oberbodens beträgt 5 - 10cm, der Oberboden ist schwach steinig (1 - 10%), der Unterboden ist - wie auf anderen Probeflächen am unteren Mittelhang - mittel steinig (10 - 30%). Oberboden und Unterboden sind carbonatarm und reagieren sehr schwach alkalisch. Wie alle Probeflächen am unteren Mittelhang und Unterhang besteht der Oberboden aus schluffigem Lehm, der Unterboden aus lehmigem Ton. Der Oberboden ist stark humos (4 - 8%), die Lagerungsdichte ist gering.

Schafbeweidung, Umtriebsweide (SU)

Auf der Fläche SU entwickelt sich eine bis zu 150 cm hohe Hochstaudenflur aus Disteln (*Cirsium arvense*) und Wiesenbärenklau (*Heracleum sphondylium*) mit einem hohen Anteil Gräsern. Vereinzelte Bäume auf Fläche SU waren in den den Untersuchungen vorangegangenen Jahren gefällt worden, wobei die Wurzelstöcke belassen wurden. Die Fläche wird lediglich in den späten Nachmittagsstunden von den Bäumen des westlich angrenzenden Grundstücks beschattet. Östlich grenzt eine einschürige Wiese mit dichtem Bestand von *Heracleum sphondylium* an. Westlich wird SU von einer dicht mit Bäumen bestandenen, zweischürigen Fläche begrenzt, deren Gras als Grünfutter genutzt wird.

Die Fläche wird zweimal jährlich von einer ca. ungefähr 20-köpfigen Schafherde drei bis vier Tage lang beweidet und im mehrjährigen Rhythmus gemäht. Nach der Mahd ist die Fläche kahlgefressen, die Grasnarbe aufgerissen und die restliche Vegetation flachgetreten. Lediglich kahle Stengel von *Cirsium arvense* verbleiben.

Der Boden besteht, wie im gesamten Untersuchungsgebiet, aus Braunerde-Pelosol aus Vulkantuff und ist kalkhaltig und schwach pseudovergleyt (vgl. Tab. 7). Die Horizontmächtigkeit des Oberbodens beträgt 5 - 6cm, Oberboden wie Unterboden sind schwach steinig (1 - 10%), die Steine stammen aus dem Weißjura a. Entsprechend dem schwachen Steingehalt ist der Boden carbonatarm und reagiert sehr schwach alkalisch. Wie alle Probeflächen am oberen Mittelhang besteht der Oberboden aus schluffig-tonigem Lehm, der Unterboden aus lehmigem Ton. Der Oberboden ist stark humos (4 - 8%), die Lagerungsdichte ist gering.

Langgrasige Fläche, Sozialbrache (WL)

Auf halber Höhe am Hang, westlich der Weinsteige befindet sich direkt neben WH eine große, offene Fläche, die bis 1993 jährlich ein Mal im Herbst gemäht wurde. Die Vegetation wird von Gras dominiert, das im Laufe des Sommers abstirbt. Durch diesen dichten Filz treiben vereinzelt *Geranium pratense*, im Verlauf des Spätsommers und Herbstes erneut Gräser durch. In den Jahren 1994 bis 1998 nahm der Anteil mit Brombeeren überwachsener Fläche von ca. 5 auf ca. 20% zu. Zudem siedelten sich Heckenrosen und Eschen an. Die Fläche wird ringsum von 3 - 4-schürigen Wiesen mit lockerem Baumbestand begrenzt.

Der Boden entspricht weitgehende dem der direkt benachbarten Mähwiese WH, lediglich der Humusgehalt des Oberbodens ist mit 4% höher. Durch die fehlende Nutzung ist der Oberboden stärker durchwurzelt (vgl. KLAPP 1971) und weist eine sehr krümelige Struktur auf.

4 Versuchsdesign und Methode

4.1 Überblick

Die vorliegende Arbeit behandelt den gesamte Lebenszyklus der Heuschrecken vom Ei bis zu den Adulttieren, um den Einfluß des Flächenmanagements im Verlauf der Lebensspanne zu lokalisieren und zu quantifizieren. Gleichzeitig wird untersucht, inwieweit verschiedene Reproduktionsstrategien der drei untersuchten Arten zu deren unterschiedlichen Flächenpräferenzen führen. Die Untersuchungen gliedern sich demnach in vier Bereiche:

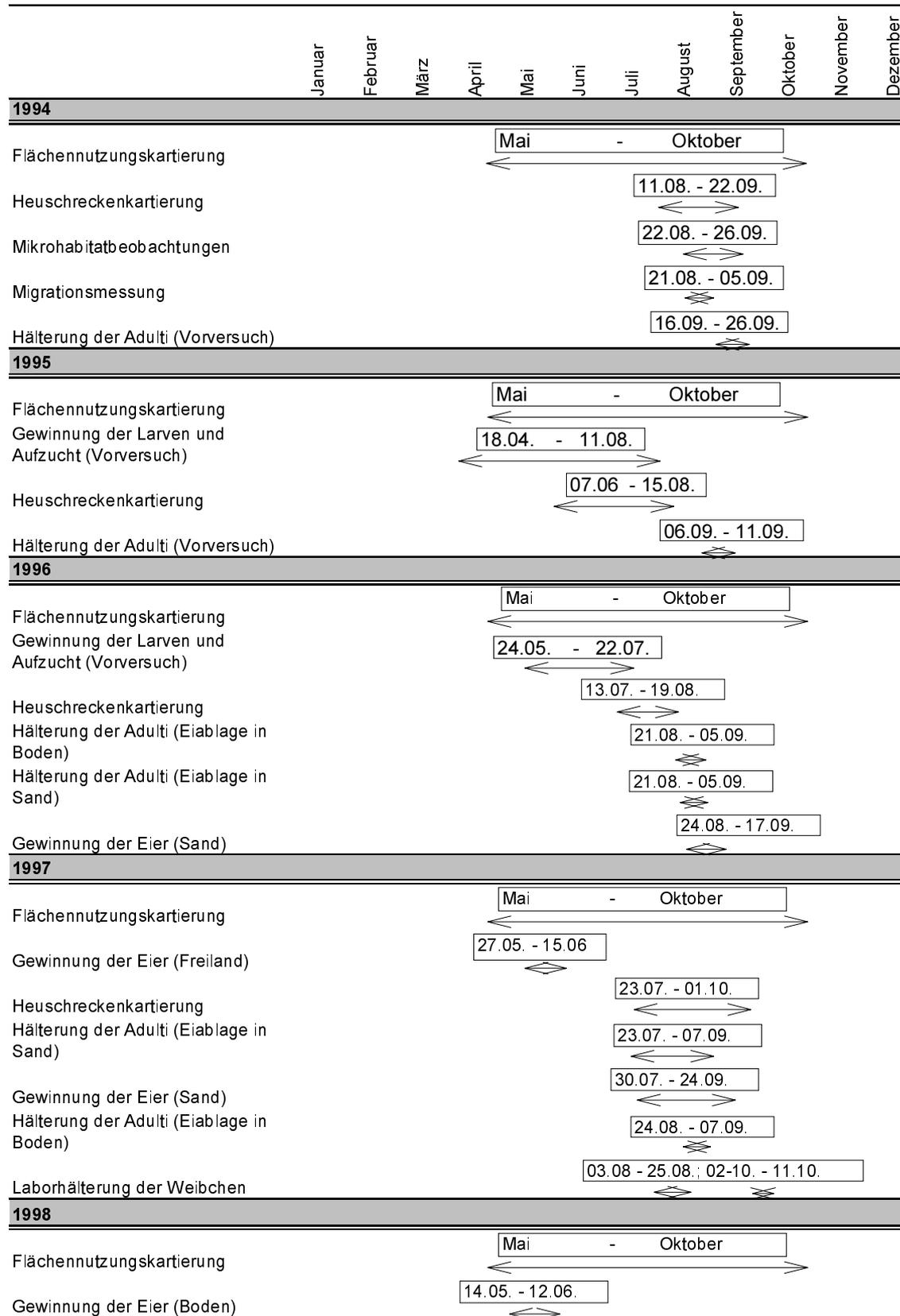
1. **Rahmenbedingungen: Flächenmanagement**
2. **Imagines: Auftreten und Verteilung der Arten auf den Flächen sowie deren Mobilität**
3. **Reproduktion: Vergleich der Lebens- und Reproduktionsdaten der drei Arten unter standardisierten Bedingungen**
4. **Eier: flächenspezifische Eimortalität der drei Arten**

Die Verteilung der Arten auf den Flächen betrachtet vor dem Hintergrund des Managements verdeutlicht die Habitatpräferenzen der Adulti. Daß diese sich mit dem Reproduktionserfolg auf den Flächen decken, kann nicht zwangsläufig vorausgesetzt werden. Lebens- und Reproduktionsdaten zu den drei untersuchten Arten wurden unter standardisierten Bedingungen erhoben, um die potentiellen Reproduktionsraten zu quantifizieren. Die Abhängigkeit der Überlebensrate der Eier vom Flächenmanagement wird basierend auf diesen Daten über die Betrachtung von flächenspezifischer Eimortalität und Flächenmanagement ermittelt. Aus den flächenspezifischen Populationsdichten und den Eiüberlebensraten lassen sich Prognosen zu den Larvendichten im nächsten Jahr aufstellen, die mit den tatsächlich gemessenen Populationsdichten des Folgejahrs verglichen werden. Flächen, die einen Larvenüberschuß ermöglichen können solchen gegenübergestellt werden, die ihre Siedlungsdichten nicht aus dem eigenen Eibestand decken können.

Aus den Überlebensraten der Eier, den Strukturpräferenzen der Adulti und deren Migrationsverhalten sind Kausalitäten der Siedlungsdichten ableitbar. Diese können Hinweise auf Populationsveränderungen bei zukünftigen Habitatveränderungen durch großflächige Änderungen der Bewirtschaftung geben.

Die Untersuchungen der Jahre 1994 - 1998 sind in Tab. 8 zusammengestellt und in den folgenden Kapiteln im einzelnen beschrieben.

Tab. 8: Übersicht der einzelnen Untersuchungszeiträume 1994 - 1998, die Nutzungskartierungen wurden 1994 von April - Juni von Frau I. Trautmann und 1998 von Herrn J. Deuschle durchgeführt, Frau H. Ott kartierte die Heuschrecken 1995 (OTT 1996), übrige Untersuchungen von der Autorin durchgeführt



Flächendeckende Nutzungskartierungen wurden in den Jahren 1994 und 1998 durchgeführt, in den Jahren 1995 - 1997 wurden lediglich die Nutzungsdaten der Untersuchungsflächen erhoben. In jedem der Jahre 1994 - 1997 wurden die Populationsdichten auf den Untersuchungsflächen ermittelt, wobei im Jahr 1995 der Schwerpunkt der Untersuchungen durch Frau Ott auf der Juvenilentwicklung und -mortalität lag (OTT 1996).

Die Vorversuche zur Ausarbeitung der Methode zur Ermittlung der flächenspezifischen Eimortalität nahm die Jahre 1994/95 und 1995/96 in Anspruch. Aufgrund methodischer Schwierigkeiten wurden die gewonnenen Daten zur Fortentwicklung der Methode verwendet, jedoch nicht in die Mortalitätsbetrachtungen einbezogen (vgl. Kapitel 6.1.3). Die abschließenden Untersuchungen zur flächenspezifischen Mortalität (Hälterung der Adulti und Gewinnung der Eier in Sand und Boden) wurden in den Jahren 1996/97 und 1997/98 durchgeführt und im Jahr 1997 von Laboruntersuchungen unterstützt.

4.2 Die Untersuchungsflächen

Um Aussagen für das Gesamtgebiet zu ermöglichen, ist eine repräsentative Auswahl der Untersuchungsflächen unabdingbar. Repräsentativ bedeutet einerseits, daß die vorwiegend auftretenden Nutzungstypen Berücksichtigung finden, andererseits daß typische Heuschreckencoenosen auf diesen Nutzungstypen gewählt werden. Der zweite Aspekt ist wesentlich, da nicht alle Unterschiede in der Besiedlung der Flächen klar ersichtlich aus der Bewirtschaftung hervorgehen. Nicht augenscheinliche Faktoren wie Nutzungsänderungen in den vorangegangenen Jahren, vereinzelter Düngemiteleinsatz und eventuelle Einflüsse von Pflanzenschutzmitteln können die Besiedlungsstruktur verzerren, ohne daß dies auf die Ursachen zurückgeführt werden kann.

Die Auswahl der Flächen für die vorliegende Untersuchung baut auf Vorarbeiten im Jahr 1994 auf. In den Jahren 1994 und 1998 wurde die Nutzung des Nordhangs der Limburg vollständig kartiert. Auf wöchentlichen Rundgängen wurden für jedes Flurstück Mahdzeitpunkte, Verbleib des Mähguts und wenn möglich Mähgerät sowie Beweidungszeiträume und sonstige Bewirtschaftungsmaßnahmen festgehalten. Auf 15 exemplarisch ausgewählten Flächen wurde im Jahr 1994 die Heuschreckencoenose erfaßt. Aus diesen Grundstücken wurden vier für das Gebiet charakteristische Flächennutzungen (Mahd mit Abräumen des Grüngutes, Mulchen, Schafumtriebsbeweidung, Brache) ausgewählt und anhand je einer Untersuchungsfläche beprobt. Die untersuchten Nutzungstypen nehmen entlang des gesamten Nord- und Westhangs der Limburg zusammen 74,3% der Fläche (77,5 % der Grünlandfläche) ein und stellen somit einen repräsentativen Ausschnitt des Gesamtgebiets dar.

Auswahlkriterien für die Flächen waren neben den genannten Punkten eine große räumliche Nähe untereinander, eine für diesen Flächentyp charakteristische Heuschreckencoenose und eine nachweislich langjährig konstante Nutzung. Durch die räumliche Nähe können abiotische Faktoren als Ursache für die unterschiedliche Besiedlung vernachlässigt werden. Auch eine Isolation einzelner Flächen und daraus resultierende abweichende Populationsentwicklungen können ausgeschlossen werden, da alle im Untersuchungsgebiet befindlichen Flächen zumindest ein geringes Vorkommen der drei untersuchten Arten aufweisen, demnach als durchgängig angenommen werden können. Unterschiede der Besiedlungsdichte sind also ausschließlich in managementbedingten Differenzierungen der Flächen begründet.

In den Jahren 1995 und 1996 wurden die Nutzungsdaten ausschließlich der Untersuchungsflächen erfaßt. Für diese Flächen liegen Vegetationsaufnahmen aus den Jahren 1995 und 1997 vor. Im Jahr 1995 wurden die Böden dieser und weiterer ausgewählter Probeflächen untersucht.

4.3 Auftreten und Verteilung der Arten auf den Flächen

Präsenz und Abundanz sind das Ergebnis aller auf die Heuschrecken in ihrer Lebenszeit einwirkenden Faktoren, sowie das Resultat ihrer eigenen Vorjahresdichten (vgl. Abb. 3). Aufgrund dieser Wirkungsverflechtungen unterliegen die Populationsdichten jahresspezifischen Schwankungen sowie eventuellen langfristigen Tendenzen. Letztere können in einem Zeitraum von vier Jahren nur ausschnitthaft betrachtet werden.

Die Populationsdichten wurden in den Jahren 1994 - 1997 auf den Untersuchungsflächen mit Hilfe der Quadratmetermethode (20 Würfe / Probenahme) erfaßt. 1995 wurde zur Dichteerfassung der ersten Juvenilstadien auf Beobachtungsquadrate (1m x 1m) zurückgegriffen. Die Untersuchungszeiträume sind in Tab. 9 dargestellt.

Tab. 9: Untersuchungszeiträume der Populationsdichtemessung³.

	WH	WM	WL	SU
1994	11.08. - 22.09. 4 Probenahmen 80m ²	12.08. - 22.09. 4 Probenahmen 80m ²	11.08. - 22.09. 4 Probenahmen 80m ²	13.08. - 22.09. 4 Probenahmen 80m ²
1995	10.06. - 12.08. 10 Probenahmen 74 m ²	07.06. - 15.08. 10 Probenahmen 74 m ²	28.06. - 12.08. 10 Probenahmen 76 m ²	30.6. - 15.08. 10 Probenahmen 78 m ²
1996	13.07. - 19.08. 5 Probenahmen 100 m ²	13.07. - 19.08. 5 Probenahmen 100 m ²	13.07. - 19.08. 5 Probenahmen 100 m ²	-
1997	23.07. - 01.10. 7 Probenahmen 140 m ²			

³Die Erfassungen im Jahr 1995 wurden von Frau H. Ott durchgeführt

4.4 Mikrohabitatuntersuchungen

Um die Nutzung von Habitatstrukturen durch die untersuchten Heuschreckenarten zu erfassen, wurden auf den Flächen WH, WL und einer der Nutzung und Vegetation von WM entsprechenden Fläche je sechs Flächen von 1m² als Dauerbeobachtungsflächen abgesteckt. Diese Flächen wurden zwischen dem 22.08. und dem 20.09. 1994 an acht Tagen zwischen 11:00 und 16:00 Uhr für jeweils 5 min beobachtet. Die Zahl der beobachteten Tiere nach Art, Geschlecht und Fläche differenziert sind in Tab. 10 dargestellt. Tiere, die während der Beobachtungszeit die Dauerflächen betreten oder verlassen haben, wurden entsprechend ihrer Verweildauer im Beobachtungsquadrat berücksichtigt.

Tab. 10: Datengrundlage der Mikrohabitatbeobachtungen, nach Art, Geschlecht und Fläche aufgegliedert

	<i>C. dorsatus</i> , m.	<i>C. dorsatus</i> , w.	<i>C. parallelus</i> , m.	<i>C. parallelus</i> , w.	<i>G. rufus</i> , m.	<i>G. rufus</i> , w.
WH	77	63	42	28	18,5	14
WM	23	9	1	2	7	9
WL	13	3			16,5	17,5

Notiert wurden:

- anwesende Tiere (Art, Geschlecht)
- Position der einzelnen Tiere in der Vegetation (Höhe, Vegetationsstruktur)
- Exposition zur Sonne
- Aktivität

Die Aktivitäten wurden in folgende Kategorien eingeteilt:

Tab. 11: Übersicht der erfaßten Aktivitäten der Mikrohabitatbeobachtungen

Aktivität	Erläuterung
Sitzen	stilles Sitzen in der Vegetation oder am Boden ohne erkennbare Tätigkeit
Singen	Stridulation ohne direkten Kontakt zu einem Weibchen (Locken), entfällt für Weibchen
Umherlaufen	Umherlaufen auf dem Boden und Durch- sowie Erklettern der Vegetation
Sonnen	Sitzen in der Vegetation oder an besonnener Stelle am Boden und Ausrichten der Körperbreitseite senkrecht zum Strahlungseinfall
Balzen	Werbegesang der Männchen mit direktem Kontakt zu einem Weibchen, Betasten und Umrunden desselben sowie das typische Balzverhalten von <i>Gomphocerus rufus</i>
Kopulieren	Dauer: mehrere Minuten, bei kühler Witterung Stunden
Fressen	Sitzen in der Vegetation, nagen an Gräsern

Die Vegetation der Dauerquadrate wurde photographisch festgehalten. Vor Ort sowie anhand der Photographien wurden die Anteile der bei der Beschreibung der Position der Tiere verwendeten Straten an der Gesamtfläche geschätzt. Aufgrund der räumlichen Struktur und der daraus resultierenden Überlappungen (z.B. überlappt die Vegetationsoberfläche die Bodenfläche) ergänzen sich die Anteile nicht zu 100% Fläche. Auf eine derartige Einteilung wurde daher verzichtet und den Strukturen wurden numerische Werte zwischen 0 und 10 zugeteilt, die entlang einer linearen Skala die Flächenausdehnung zwischen „keine derartige Struktur“ und „Struktur dehnt sich auf der gesamten Fläche aus“ repräsentieren.

Die Nutzung der Habitatstrukturen wurde mit dem Wahlindex H (GLÜCK & BIEDEKARKEN 1984, GLÜCK 1984) bestimmt:

$$H = 1 - \frac{\sum_i (p_i * \ln p_i)}{\ln \frac{1}{i}} \quad p_i = \text{Wahlhäufigkeit für den jeweiligen Unterschiedsfaktor [\%]}$$

Der Wahlindex ist ein Maß für den Anteil von Ereignissen, die von einer Gleichverteilung abweichen. Die Skala reicht von 0 (Gleichverteilung) bis an 1 heran (100%ige Präferenz einer Wahlmöglichkeit. Aus mathematischen Gründen wurde bei Nichtnutzung einer Struktur statt 0% ein Wert von 0,01% eingesetzt⁴.

4.5 Artenturnover und Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche

Eine Fläche von 5,5a wurde vom 16.08.- 19.08. 1994 von einer ca. 20-köpfigen Schafherde beweidet. Auf dieser sowie den rechts und links angrenzenden Flächen wurden vom 21.08. - 05.09.1994 die Heuschrecken im zweitägigen Rhythmus abgekeschert, tages- sowie flächenspezifisch farbig markiert, der Fund notiert und am Fundort wieder ausgesetzt. Aus dem additiven Farbcode der einzelnen Tiere wurde deren Migrationsverhalten ermittelt. Für die Markierung wurden verschiedenfarbige Lackmalstifte verwendet, mit denen die Tiere auf dem Pronotum, an den Vorderflügeln bzw. an den Sprungschenkeln gekennzeichnet wurden. Insgesamt wurden in 5275 Fängen 2699 Tiere erfaßt (vgl. Tab. 12).

⁴ ln(0) ist nicht definiert

Tab. 12: Datenbasis der Mobilitäts- und Turnoverberechnungen

	<i>C. dors.</i> <i>m</i>	<i>C. dors.</i> <i>w</i>	<i>C. para.</i> <i>m</i>	<i>C. para.</i> <i>w</i>	<i>G. rufus</i> <i>m</i>	<i>G. rufus</i> <i>w</i>
Zahl markierter Tiere	594	419	383	318	479	506
1-fach-Fänge	315	143	177	128	271	205
2-fach-Fänge	147	101	124	106	111	148
Mehrfachfänge	132	175	82	84	97	153
Zahl der Fänge (Erst- + Wiederfänge)	1060	989	710	637	832	1047
Flächenkonstante Tiere zur Berech- nung der Fangwahr- scheinlichkeit	28	38	(5)	17	(2)	11

4.5.1 Turnover-Rate basierend auf der Fangwahrscheinlichkeit und dem Anteil wiedergefangener Tiere

Die mittlere Fangwahrscheinlichkeit [%] berechnet sich aus den Wiederfangdaten der Tiere, die sich mindestens vier Tage (= halber Untersuchungszeitraum) ausschließlich auf der mittleren Fläche aufgehalten haben (vgl. Tab. 12). Von diesen Tieren kann mit hinreichender Sicherheit angenommen werden, daß sie während des betrachteten Zeitraums ständig auf der Fläche anwesend waren. Die Fangwahrscheinlichkeiten wurden nach Art und Geschlecht getrennt berechnet. Für männliche Tiere von *C. parallelus* und *G. rufus* reichten die Fangdaten für eine Berechnung nicht aus, es wurden jeweils die für die Männchen von *C. dorsatus* ermittelten Werte verwendet.

$h_i = \frac{r}{d_e - d_a + 1}$	$h_i =$ Fangwahrscheinlichkeit des Tieres i $r =$ Zahl der Fänge (Erstfang + Wiederfänge) des Tieres i $d_e =$ letzter Fangtag $d_a =$ erster Fangtag
---------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

$h = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n h_i$	$h =$ mittlere Fangwahrscheinlichkeit $n =$ Anzahl der betrachteten Tiere
------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------

Im Fall einer absoluten Bindung der Tiere an ihren Standort berechnet sich der Anteil an unmarkierten Tieren am Tag n nach folgender Formel:

$w_{u,n} = (1 - h)^{n-1}$	$w_{u,n} =$ Wahrscheinlichkeit für ein unmarkiertes Tier am Tag n
---------------------------	---------------------------------------------------------------------

Entsprechend beträgt der Anteil markierter Tiere am Tag n :

$$w_{m,n} = 1 - (1 - h)^{n-1} \quad w_{m,n} = \text{Wahrscheinlichkeit für ein markiertes Tier am Tag } n$$

Kann eine konstante Individuendichte auf der untersuchten Fläche vorausgesetzt werden, berechnet sich die Turnover-Rate aus dem Vergleich der Erwartungswerte markierter Tiere bei Ortstreue und den tatsächlichen Werten wie folgt:

$$(1) \quad T_n[\%] = \frac{(w_{m,n} - \frac{m_n}{s_n}) * 100}{w_{m,n}}$$

s_n = Zahl der am Tag n gefangenen Tiere (markiert und unmarkiert)

m_n = Zahl der am Tag n markiert gefangenen Tiere

Wird die Turnover-Rate von einer Einwanderung überlagert, gilt die folgende Formel:

$$T_n[\%] = \frac{(w_{m,n} - \frac{m_n}{s_{n-1}}) * 100}{w_{m,n}} \quad \begin{array}{l} s_{n-1} = \text{Zahl der am Vortag } (n-1) \text{ gefangenen Tiere} \\ m_n = \text{Zahl der am Tag } n \text{ markiert gefangenen Tiere} \end{array}$$

4.5.2 Turnover-Rate aus der Ab-/ Abwesenheit der Tiere an zwei aufeinanderfolgenden Tagen

Die Formel für den Artenturnover kann wie folgt zur Berechnung des Individuen-Turnovers modifiziert werden:

$$(2) \quad T = \frac{(J + E) - (S_n + S_{n+1}) * (1 - h)}{S_n + S_{n+1}}$$

J = Zahl der Individuen, die zwischen den Tagen n und $n+1$ hinzugekommen sind

E = Zahl der Individuen, die zwischen den Tagen n und $n+1$ verschwunden sind

S_n = Zahl der am Tag n gefangenen Tiere

S_{n+1} = Zahl der am Tag $n+1$ gefangenen Tiere

(nach MÜHLENBERG 1993, verändert)

Zur Ermittlung von J wurden die Tiere gezählt, die keine Markierung des Tages S_n der betreffenden Fläche trugen und am Tag S_{n+1} gefangen wurden. Dazu zählen auch Tiere, die die Markierung einer anderen Fläche des Tages S_n trugen bzw. an vorangegangenen Tagen markiert wurden. Gleiche Kriterien gelten entsprechend für die Bestimmung von E.

4.6 Vergleich der Lebens- und Reproduktionsdaten der drei Arten unter standardisierten Bedingungen

Um die potentielle Reproduktion eines Weibchens im Lauf seines Lebens zu quantifizieren und die drei Arten vergleichend zu betrachten, wurden folgende Daten ermittelt:

- Alter des Weibchens bei der ersten Eiablage
- Legefrequenz
- Eizahl pro Gelege
- fertile Eier pro Gelege
- Eigewicht
- Gewicht der Weibchen
- Legeverhalten gegen Ende der Lebensspanne

Diese Untersuchungen geben Aufschluß über die zu erwartende fertile Eizahl / m^2 im Boden bei gegebener Populationsdichte. Sie lassen ebenso eventuelle Unterschiede der untersuchten Arten hinsichtlich der Investition in Eizahl oder Eimasse erkennen. Der Vergleich der in den Flächen gefundenen Eidichten mit diese Ergebnissen läßt auf der Anteil der Eiprädation schließen, bei dem keinerlei Spuren des Kokons mehr nachgewiesen werden konnte.

Die Gewichtsentwicklung der Weibchen und damit der Eiablagefrequenzen der drei Arten *Chorthippus parallelus* ($n = 34$), *Chorthippus dorsatus* ($n = 35$) und *Gomphocerus rufus* ($n = 27$) wurde im Jahr 1997 durch tägliche Messungen zwischen 6:00 und 8:00 vom Tag der Imaginalhäutung an bis zu drei Wochen (03. 08 - 25. 08.1997) ermittelt. Hierzu wurden die Weibchen am Halsschild und den Sprungschenkeln mit Lackstiften individuell markiert. Zusätzlich wurden die Gewichte von (neu gefangenen) Weibchen gegen Ende ihrer Lebensspanne vom 02.10 - 11.10. (*Chorthippus parallelus*: $n = 15$; *Chorthippus dorsatus*: $n = 12$; *Gomphocerus rufus*: $n = 14$) erfaßt. Für beide Versuchsreihen wurden die Weibchen ab dem letzten Juvenilstadium mit ca. 15 Männchen jeder Art in einem Insektarium (Innenmaße 80cm x 40cm x 40cm) im Freien gehältert. Frischfutter wurde im zweitägigen Rhythmus angeboten. Die Wasserversorgung wurde durch tägliches Besprühen des Käfigs sichergestellt. Zur Eiablage wurde ein Gemisch aus 2/3 Sand und 1/3 Erde teilweise mit Stroh abgedeckt angeboten. Zur Gewichtsbestimmung diente eine Präzisionswaage (Firma Sartorius, BA3100 D2). Aus den täglichen Gewichtsdiﬀerenzen wurde die Legetätigkeit der einzelnen Individuen

ermittelt. Sprunghafte Gewichtsverluste alle drei bis fünf Tage wurden als Indikator für eine Eiablage herangezogen (vgl. KRIEGBAUM 1988).

Zur Gewinnung von Gelegen unter Freilandbedingungen wurden in den Jahren 1996 und 1997 im Freiland jeweils 3 x 15 weibliche Tiere der Arten *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus* und *Gomphocerus rufus* mit jeweils fünf Männchen in oben mit Gaze abgedeckten Metallkästen (Grundfläche 0,25 m², Höhe 40cm) gehältert. Zur Eiablage wurde Sand (für *Chorthippus dorsatus* abgedeckt mit 1cm Mulchschicht) in Pflanzschalen angeboten, seitlich dieser war der Zugang zum Boden durch ein Netz (Maschenweite 3mm) in 6 cm über dem Boden verwehrt, Die Nahrungsversorgung war durch das Gras gesichert, das zwischen diesen Elementen und durch das Netz in den Käfigraum ragten (vgl. Abb. 10).

Tab. 13: Käfighaltung zur Gewinnung von Eiern aus künstlichem Substrat

Art	Zahl der Käfige	Besetzung der Käfige (jeweils)	Versuchszeitraum 1996	Versuchszeitraum 1997
<i>C. dorsatus</i>	3	15 Weibchen, 5 Männchen	21.08. - 05.09.	03.08. - 07.09.
<i>C. parallelus</i>	3	15 Weibchen, 5 Männchen	21.08. - 05.09.	23.07. - 07.09.
<i>G. rufus</i>	3	15 Weibchen, 5 Männchen	21.08. - 05.09.	17.08. - 07.09.

Die Tiere wurden 1996 im Rhythmus von drei Tagen ausgewechselt, um eine etwaige Anpassung der Weibchen an die Hälterung und ein verändertes Eiablageverhalten auszuschließen. Die Gelege wurden am Ende der zweiwöchigen Untersuchungsperiode (21.08. - 05.09.1996) aus dem Sand, für *Chorthippus dorsatus* aus der Mulchschicht sowie aus den Spalten zwischen Pflanzschalen und Netz, gewonnen.

1997 wurde dieser Versuchsansatz auf den Zeitraum ab Beginn der Adulthäutung (*Chorthippus parallelus*: ab 23.07., *Chorthippus dorsatus*: ab 03.08., *Gomphocerus rufus*: ab 17.08.) bis 07.09. ausgedehnt. Die Eier wurden wöchentlich ausgesiebt, um eventuelle Veränderungen der Eigewichte und Gelegegrößen über die Zeit zu dokumentieren.

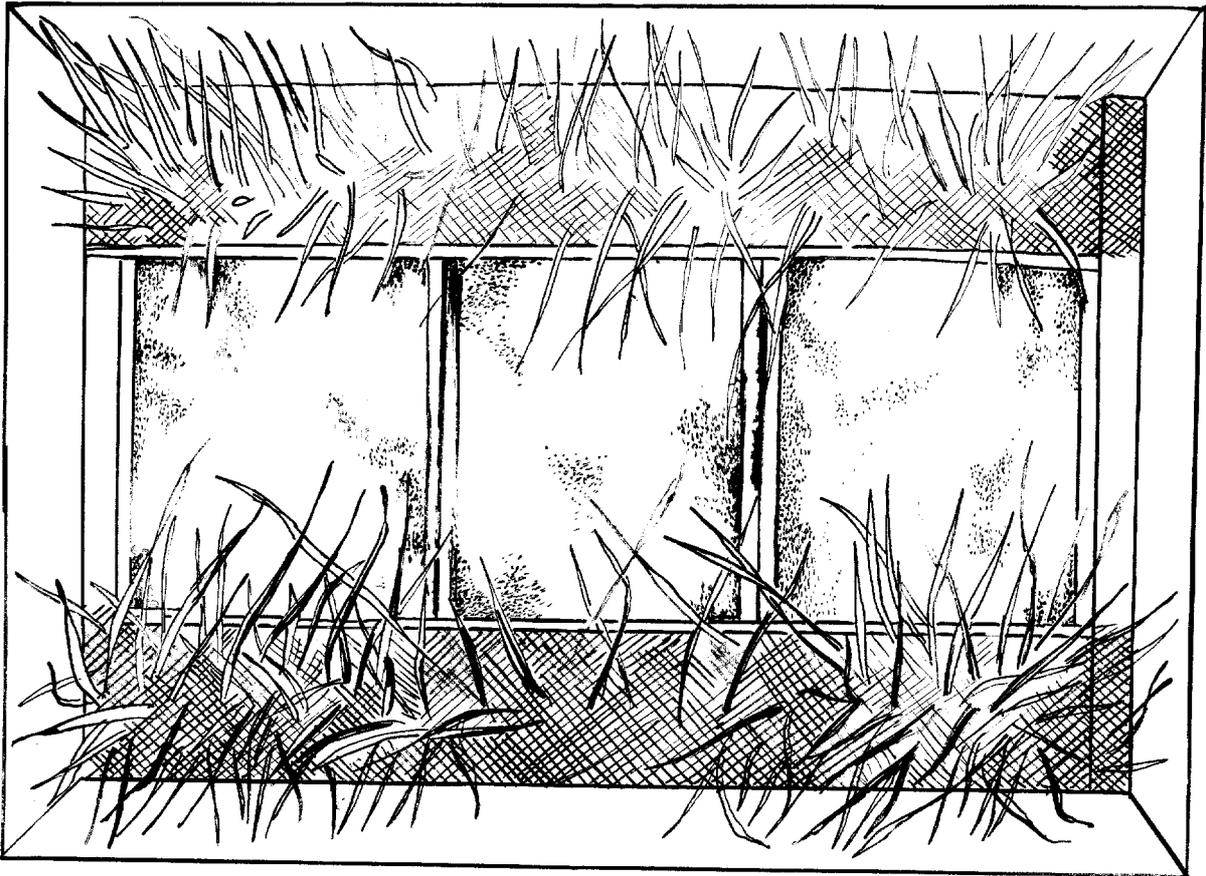


Abb. 10: Hälterungskästen zur Eiablage in künstliche Substrate

Zur Gewichtsbestimmung der Eier wurden diese aus ihren Kokons herausgelöst. Die Gesamtzahl der Eier / Gelege sowie die Zahl der fertilen Eier wurde erfaßt, von letzteren wurden 1996 gelegeweise das Frischgewicht bestimmt (Sartorius Präzisionswaage Master Serie LC 6215). 1997 wurden die Eier aufgrund ihres unterschiedlichen Trocknungszustandes pro Expositionskasten wochenweise zusammengefaßt und nach 2h Trocknung bei 60°C deren Trockengewicht ermittelt.

Tab. 14: Anzahl der untersuchten Gelege 1996 und 1997, nach Art aufgliedert

	1996		1997	
	Gelegezahl	Eizahl gewogen	Gelegezahl	Eizahl gewogen
<i>C. parallelus</i>	58	557	191	1476
<i>C. dorsatus</i>	129	1126	223	1324
<i>G. rufus</i>	87	831	169	1512

4.7 Flächenspezifische Eimortalität der drei Arten

Sowohl direkte Managementeinflüsse als auch die jahrelange Einwirkung der Bewirtschaftung prägen den Charakter der Flächen. Dieser übt eine direkte Attraktivität auf die Larven und Adulti aus, die sich in den entsprechenden Dichten aufhalten. Diese Präferenzen können mit

dem Erfolg der Eiablage auf den Flächen korrelieren oder aber lediglich die Habitatansprüche der Individuen widerspiegeln. Die Anteile dieser Wirkungsfaktoren können nur durch eine Untersuchung der Gelege auf den Probeflächen ermittelt werden.

4.7.1 Voruntersuchungen

Bestimmung der Schlupfraten

In den Jahren 1994/5 und 1995/6 sollte der Schlupferfolg der drei Arten auf den Untersuchungsflächen gemessen werden. Zur Bestimmung der Schlupfraten wurden bisher verschiedene, allesamt sehr zeitaufwendigen Methoden erprobt (vgl. Kapitel 6.1.3 und BELOVSKY & SLADE 1993, BELOVSKY & SLADE 1995, KRIEGBAUM 1988, RICHARDS & WALOFF 1954, GRAYSON & HASSALL 1985). Zunächst wurde der Ansatz, Tiere in Expositions Kästen zu halten und in diesen Kästen im Folgejahr den Schlupf der Larven zu beobachten (BELOVSKY & SLADE 1993, BELOVSKY & SLADE 1995) in abgewandelter Form angewendet. Hierzu wurden im Jahr 1994 auf vier Untersuchungsflächen (WL, WH, WM und einer Schafstandweide) jeweils sechs Expositions Kästen zur Hälterung von Weibchen ausgebracht. Die Expositions Kästen 1994/5 bestanden aus einem rechteckigen Holzrahmen der Grundfläche 0,25m², an dem ein 30 cm (bzw. 50 cm auf der ungemähten Wiese WL) hoher Drahtkäfig aus Aluminium-Moskitogitter befestigt war. Die Kästen waren mit Drahtbügeln im Boden verankert und mit Erdmaterial abgedichtet. Jeweils 15 Weibchen und 7 - 10 Männchen jeder der drei untersuchten Arten wurde vom 16.09. - 21.09.1994 bzw. vom 21.09. - 26.09.1994 in den Expositions Kästen gehältert, so daß die Weibchen genau fünf Nachmittage in den Kästen verbrachten. Die Kästen wurden direkt nach der Exposition entfernt und die Lage der Kästen wurde im Boden versenkten Eisenstiften fixiert.

Im Jahr 1995 wurden vom 20.04. - 06.09. auf den markierten Flächen sowie auf Referenzflächen direkt daneben Metallkästen mit den gleichen Abmessungen ausgebracht. Die oben mit Gaze abgedeckten Metallkästen (Grundfläche 0,25 m², Höhe 40cm) wurden im Rhythmus von zwei bis drei Tagen auf Larven untersucht, diese wurden gefangen und im Labor zur Determinierung von Art und Geschlecht aufgezogen. Die Vegetation in den Kästen wurde von Hand gemäht, wenn die umliegende Fläche gemäht wurde und während der übrigen Zeit so gekürzt, daß sie die Gaze nicht von den Kästen hob. Aus der Differenz der geschlüpften Gelege aus den Untersuchungsflächen und den Referenzkästen sollte der Anteil der Gelege bestimmt werden, der auf die Hälterung im vergangenen Spätsommer zurückging und aus einem Vergleich mit den prognostizierten Gelegedichten sollte die Mortalitätsrate der Eier bestimmt werden.

Folgende Schwierigkeiten in der Durchführung des Experiments waren aufgetreten: Bei der herbstlichen Hälterung waren Tiere entkommen, da einzelne Kästen nicht dicht mit dem

Boden abschlossen, und in einem Käfig waren alle Weibchen abgestorben (Dieser Expositionskasten wurde in der folgenden Woche auf anderer Grundfläche neu errichtet). Auf der Schafweide wurden die meisten Kästen im Frühjahr zerstört. Das Fangen der frisch geschlüpften Larven aus den Kästen erwies sich als schwierig. Die Zahlen der geschlüpften Larven differierte stark zwischen den Untersuchungsflächen, lagen jedoch nicht signifikant über denen aus den Referenzkästen und lagen weit unter den erwarteten Werten.

Daher wurde der Versuch startend im Sommer 1995 mit folgenden Modifikationen wiederholt: Schon im Sommer wurden zur Hälterung der Adulti die Metallkästen eingesetzt, da die Gefahr bestand, daß Krankheitserreger, die den Ausfall eines Kastens im Vorjahr verursacht hatten, an den Holzbauteilen überlebt hatten. Entsprechend kamen keine Tiere mehr während der Hälterungszeit ums Leben oder konnten entkommen. Die Hälterung erfolgte vom 06.09.1995 - 11.09.1995. Im Frühjahr und Sommer 1996 (27.05. - 20.08.) wurden die Larven in den Expositionskästen belassen, lediglich Spinnen, die die Larven vor ihrer Erfassung fressen könnten, wurden aus den Kästen entfernt und größere in den Kästen geschlüpfte Insekten wie Schmetterlinge wurden befreit. In zwei- bis fünftägigem Rhythmus wurden die Kästen kontrolliert und die Entwicklung der Larven notiert. Die Schlupfzahlen konnten wiederum das zahlenmäßige Auftreten der Arten auf den Flächen nicht erklären (vgl. Kapitel 6.1.3).

In den folgenden zwei Jahren wurde auf eine Hälterung der adulten Tiere zur Anreicherung der Eier im Boden nicht verzichtet, der im folgenden beschriebene und ausgewertete Ansatz minimiert jedoch die Eingriffe durch das Versuchsdesign, indem im Frühjahr auf das Ausbringen von Kästen verzichtet wird.

4.7.2 Versuchsdurchführung 1996 - 1998

Um eine vergleichbare und genügend hohe Eidichte aller untersuchten Arten auf allen Probeflächen sicherzustellen, wurde die Gelegezahl durch Hälterung von Tieren auf einzelnen Flächenausschnitten künstlich angereichert. Aus diesen wurden kurz vor dem prognostizierten Schlupf die Gelege gewonnen und auf ihren Zustand hin untersucht. Die Hälterung erfolgte auf jeweils sechs Arealen pro Art und Untersuchungsfläche (vgl. Tab. 15). Die Areale von 15cm x 23cm wurden mit ca. 4 cm hohen, 1,5 mm starken Trovidurplanken abgesteckt, die ca. zwei Wochen vor Hälterungsbeginn ebenerdig als Begrenzung in die Fläche eingebracht wurden. Über diesen Markierungen, die der Lokalisation der Flächen im nächsten Jahr dienen, wurden für einen Zeitraum von zwei Wochen (21.08. - 05.09.1996, 24.08. - 07.09.1997) ca. 15cm hohe Zelte errichtet. Das Zeltmaterial bestand aus Moskitogaze, aufgespannt über je zwei Bögen aus 2mm starkem Eisendraht und war mit Krampen gegen den Boden abgedichtet (vgl. Abb. 11).

Tab. 15: Untersuchungsflächen zur Reproduktionsrate 1996 - 1998

Fläche	1996/7	1997/8
WH	<i>C. dorsatus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>C. dorsatus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
	<i>C. parallelus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>C. parallelus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
	<i>G. rufus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>G. rufus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
WL	<i>C. dorsatus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>C. dorsatus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
	<i>C. parallelus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>C. parallelus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
	<i>G. rufus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>G. rufus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
WM	<i>C. dorsatus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>C. dorsatus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
	<i>C. parallelus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>C. parallelus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
	<i>G. rufus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm	<i>G. rufus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
SU		<i>C. dorsatus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
		<i>C. parallelus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm
		<i>G. rufus</i> : 6 Areale à 15cm x 23 cm

In diesen Zelten wurden jeweils fünf weibliche und zwei männliche Tiere gekäfigt, die, um einen etwaigen Einfluß der Hälterung auf das Eiablageverhalten auszuschließen, alle drei Tage ersetzt wurden. Aufgrund der Trockenheit im Versuchszeitraum war in einigen Zelten eine tägliche Zufütterung nötig. Nach Beendigung der Hälterungsperiode wurden die Zelte abgebaut, nur die Trovidurplanken, die die Bewirtschaftung der Flächen nicht beeinträchtigen, verblieben bis zum nächsten Frühjahr im Boden.

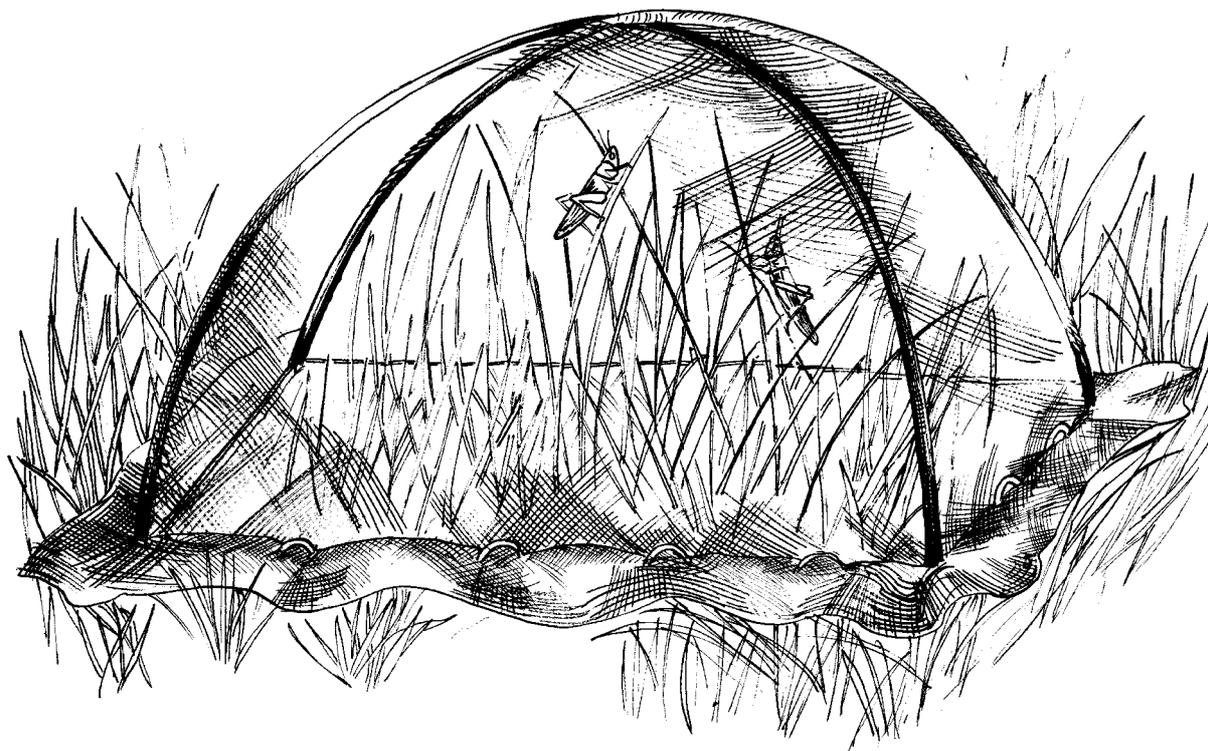


Abb. 11: Zelt zur Hälterung von Weibchen auf den Untersuchungsflächen

Kurz vor dem erwarteten Schlupf der Larven im nächsten Frühjahr wurden die Grassoden der Flächen ca. 3 cm tief ausgestochen und nach Gelegen durchsucht (*Chorthippus parallelus*, *Gomphocerus rufus*), bzw. die Gelege an der Oberfläche bis in 5mm Tiefe des Pflanzenfilzes abgesammelt (*Chorthippus dorsatus*). Die Eier von *C. dorsatus* wurden im Gelände gewonnen, die Grassoden mit Gelegen von *C. parallelus* und *G. rufus* wurden im Labor durchsucht. Um eine Beeinträchtigung der Gelege durch eine Lagerung zu vermeiden, wurden nur die Mengen an Grassoden ausgestochen, die im Verlauf von einem Tag untersucht werden konnten. Die Gelege wurden noch am gleichen Tag aufgebrochen und auf ihren Zustand hin untersucht; das Pflanzen- und Erdmaterial wurde an den Ort der Entnahme zurückgebracht.

Die Entnahmetermine wurden entsprechend der unterschiedlichen Schlupftermine der drei untersuchten Arten gestaffelt, beginnend mit *C. parallelus*, gefolgt von *C. dorsatus* und *G. rufus*, die Flächen wurden (bis auf die Fläche WL) in der Reihenfolge ihrer Mahd beprobt.

Der Zustand der Eier wurde in folgende Kategorien eingeteilt:

- **schlupfbereit:** In den Eihüllen waren vollentwickelte Larven zu erkennen, die offensichtlich lebten und teilweise während der Untersuchung aus ihren Eihüllen schlüpften. Gelege, aus denen die Larven offensichtlich schon geschlüpft waren, wurden dieser Kategorie ebenfalls zugeordnet.
- **tot:** Die Embryonen in den Eiern waren nicht oder kaum entwickelt und aus nicht identifizierbarer Ursache abgestorben. Waren ganze Gelege betroffen, waren die Eier meist in ihrer Größe von lebenden Eiern kaum zu unterscheiden, sie waren jedoch hart, die Eihülle löste sich leicht und der eingetrocknete Dotter war gelblich. Einzelne nicht entwickelte Eier in Gelegen waren zumeist deutlich kleiner als die entwickelten Eier und fest mit der silbrig glänzenden Eihülle umgeben. 1997/8 war je ein Gelege von *C. parallelus* auf der Brache und eins auf der Mulchwiese von Parasitoiden befallen. Jeweils wurden fremde Larvenhüllen in teilweise zerstörten Gelegen festgestellt.
- **vertrocknet:** Eindeutig vertrocknete Eier enthalten eingetrocknete, zumindest teilweise entwickelte Embryonen. Ein Absterben der Eier in einer frühen Entwicklungsphase kann nicht eindeutig auf Trockenstreß zurückgeführt werden und ist daher unter den unbekanntesten Todesursachen („tot“) summiert.
- **verschimmelt:** Das Verschimmeln betrifft gesamte Gelege, die außen wie innen mit einem weißlichen oder rötlichen Pilz überzogen sind. Die Eier sind weitgehend zersetzt, die Anzahl läßt sich nicht mehr in jedem Fall zweifelsfrei ausmachen. Ein äußerlicher Schimmelfall der Oothek von *C. dorsatus* hat nicht zwangsläufig das Absterben der Eier zur Folge.

In äußerlich schimmlichen Eihüllen wurden fertile Eier gefunden. Ebenso wenig ist der Befall benachbarter Ootheken die Regel, wenn mehrere Weibchen von *C. dorsatus* ihre Eier direkt aneinander geklebt haben.

- **gefressen:** Meist, jedoch nicht immer werden gesamte Gelege geräubert. Die Ootheken von *C. dorsatus* lassen aufgrund ihrer festeren Oberfläche und Konsistenz eine gute Analyse der Fraßspuren zu. Sie weisen dreierlei typische Fraßmuster auf (vgl. Abb. 12):
 1. In den Eikokon ist in seiner ganzen Länge ein ovales Loch gefressen, die Eier sind vollständig vernichtet.
 2. In den Eikokon ist ein rundes Loch mit einem Durchmesser von 1 - 2 mm genagt, teilweise ist ein zweites Loch auf der entgegengesetzten Seite der Oothek vorhanden. Die Gelege sind vollständig ausgeraubt.
 3. von den Eikokon sind nur noch fragmentarische Reste vorhanden, die Eier sind vollständig gefressen.

Die Fraßspuren an Gelegen von *C. parallelus* und *G. rufus* lassen sich den drei Fraßmustern an *C. dorsatus*-Gelegen zuordnen, hinzu kommen Gelege, die von oben oder der Seite angenagt und nur teilweise geräubert sind. Gelege von *C. parallelus* und *G. rufus*, die nicht im Erdboden, sondern in der Streuschicht abgelegt wurden, wurden überdurchschnittlich stark geräubert.

- **verschollen:** Ein bestimmter Anteil der Gelege auf jedem Areal konnte nicht mehr nachgewiesen werden. Dieser Anteil ist berechnet aus der Differenz der aufgefundenen Gelege und dem Erwartungswert. Neben methodischen Fehlern (zu hoch angesetzter Erwartungswert, keine vollständige Gewinnung der Gelege) sind diese Gelege als vollständig geräubert anzusehen.

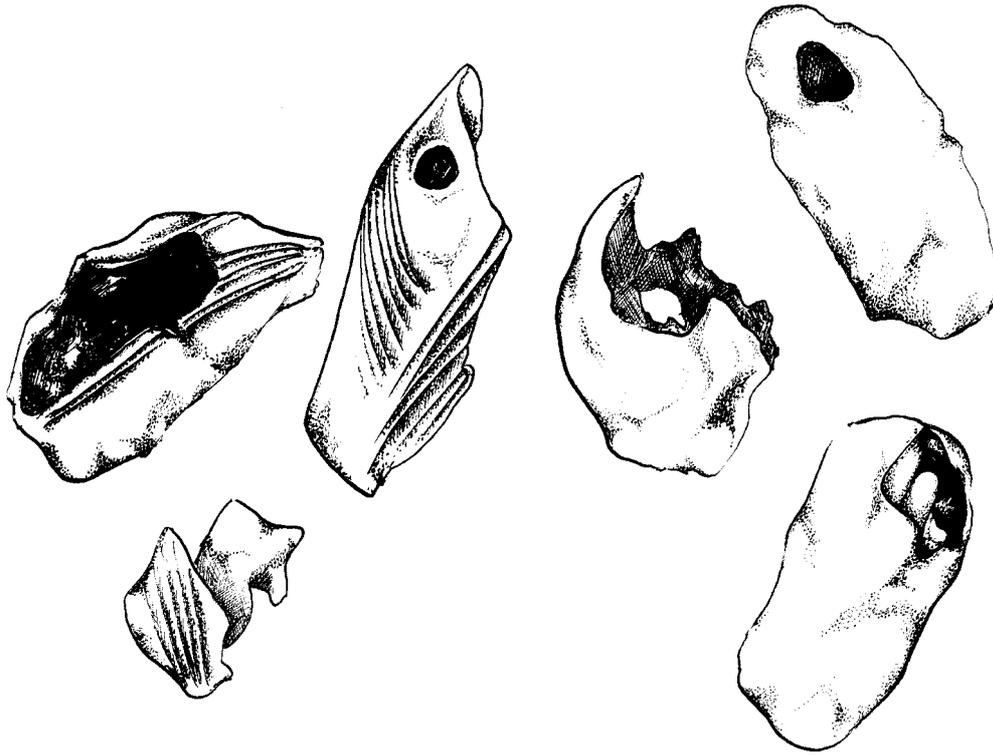


Abb. 12: Fraßspuren an drei Ootheken von *C. dorsatus* (links) und drei Ootheken von *C. parallelus* (rechts)

4.8 Populationsmodellierung und Eidichten

Um aus den Dichteerhebungen auf den Flächen die jeweiligen Eidichten zu ermitteln, wurde ein Modell für die (ungestörte) Dichtekurve der Adulti entwickelt. Effekte einzelner Flächen und Witterungsverläufe wurden durch die Aggregation aller Aufnahmen eliminiert. Da in den einzelnen Untersuchungsjahren verschiedene Anzahlen von Flächen unterschiedlich intensiv bearbeitet wurden, sind diese Zahlen nicht direkt vergleichbar. Eine Anpassung allein aufgrund der Flächenanzahl und Beprobungsdichte war nicht möglich, da die Einzelflächen sehr divergierende Besiedlungsdichten aufweisen. Die zusammengefaßten Daten jeweils eines Untersuchungsjahres mußten daher mit Faktoren versehen werden, um eine einheitlichen Kurvenverlauf zu erhalten. Die Parameter wurden so gewählt, daß die Daten durch die Kurve optimal angepaßt sind. Die ermittelten Kurvenverläufe geben somit relative Individuendichten an, die bei der Anpassung auf einzelne Untersuchungsflächen und Jahre durch einen Faktor c_{fl} an die tatsächlichen Dichten angepaßt wird.

Tab. 16: Faktoren zur Anpassung der jährlichen Individuendichten

	1994	1995	1996	1997
<i>C. parallelus</i>	3	1	16	7
<i>C. dorsatus</i>	1,7	1	16	6
<i>G. rufus</i>	1,2	1	55	25

Die Anpassung an die Flächendaten der einzelnen Arten in den Untersuchungsjahren erfolgte über die Minimierung der quadratischen Abweichungen der Einzeldaten vom Kurvenverlauf. Die r-Werte sind in Tab A (Anhang) dargestellt.

Die Kurvenverläufe sowie die Minimierung der quadratischen Abweichungen wurden mit Mathematica 2.2.2 berechnet.

5 Ergebnisse

5.1 Das Flächenmanagement 1994 - 1998

Während in den Jahren 1994 - 1998 viele Grundstücke im Untersuchungsgebiet einen Nutzungswandel erlebten bzw. die Nutzung generell von Jahr zu Jahr variiert, blieben die Bewirtschaftungsformen der vier Untersuchungsflächen weitgehend konstant (vgl. Tab. 17).

Tab. 17: Management der Untersuchungsflächen in den Jahren 1994 - 1998

	Management	Bewirtschaftungsdaten 1994	Bewirtschaftungsdaten 1995	Bewirtschaftungsdaten 1996	Bewirtschaftungsdaten 1997
SU	Schafbeweidung periodisch	28. 04. - Schafe 11. 08. - Schafe	06.06. - Schafe 06.07. - Schafe 20.09. - Schafe	Mindestens zwei Beweidungen	02.05. - Schafe 04.09. - Schafe
WM	Wiese, gemulcht (Balkenmäher Schnittgut bleibt unzerkleinert)	29. 05. - Mulch 20. 06. - Mulch 29. 08. - Mulch	10.05. - Mulch 05.06. - Mulch 29.06. - Mulch 16.08. - Mulch	16.06. - Mulch 07.08. - Mulch	15.05. - Mulch 10.08. - Mulch
WH	Wiese, Gras für Grünfutter	20. 07. - Grünfutter 01. 10. - Grünfutter	27.06. - Grünfutter 17.08. - Grünfutter	30.05. - Grünfutter 05.09. - Grünfutter	05.06. - Grünfutter 29.08 - Grünfutter
WL	Wiese, kein Schnitt seit Herbst 1993	keine Bewirtschaftung	keine Bewirtschaftung	keine Bewirtschaftung	keine Bewirtschaftung

5.2 Heuschreckencoenose 1994 - 1997

Die Populationsdichten der Kurzfühler auf den Flächen unterliegen starken jährlichen Schwankungen (vgl. Abb. 14), die aus den Witterungsverhältnissen, Bewirtschaftungsmaßnahmen und der Prädation sowie aus den Populationsdichten des vorangegangenen Jahres resultieren. Längerfristige Tendenzen ergeben sich aus Änderungen in der Bewirtschaftung sowie den daraus folgenden Änderungen der Vegetation, sich wandelndem Beschattungsgrad durch die Entwicklung des Baumbestands sowie globalen Veränderungen des Nährstoffhaushaltes und der Witterung, die das Gebiet großräumig betreffen.

Im Verlauf der vier Untersuchungsjahre lassen sich einige Trends der Populationsdichten festhalten, die zwar einerseits flächenspezifisch auf Managementeinflüsse zurückzuführen sind, die den Charakter der Flächen langfristig verändern, andererseits flächenunabhängig auf das gesamte Untersuchungsgebiet zutreffen.

Chorthippus dorsatus

Chorthippus dorsatus ist in den Jahren 1994 - 1997 die individuenreichste Art und in seinen Abundanzen insgesamt relativ konstant. Auf fast allen Flächen des Nordhangs und allen Untersuchungsflächen ist *C. dorsatus* in der Mehrzahl der Untersuchungsjahre dominant. Ausnahmen bilden lediglich ungemähte, stark beschattete Flächen, die zur Verbuschung neigen und magere Flächen am oberen Hangbereich, in denen *G. rufus* dominiert. Auf den einzelnen Untersuchungsflächen variieren die Dichten von *C. dorsatus* von Jahr zu Jahr teils erheblich (auf WM von über 200 Ind./m² 1994 bis ca. 70 Ind./m² im Jahr 1997, und auf WH von unter 150 Ind./m² 1996 zu über 350 Ind./m² 1997). Es besteht jedoch kein einheitlicher Trend innerhalb des Untersuchungszeitraums. Generell werden langrasige Flächen bevorzugt (Korrelation der Populationsdichten zur Graslänge auf n=13 Flächen: R=0,60, p<0,010).

Chorthippus parallelus

Chorthippus parallelus bevorzugt magere, relativ kurzrasige Wiesen mit Heunutzung, ungemähte Flächen werden weitgehend gemieden. Die Dichte von *C. parallelus* nahm generell im gesamten Untersuchungsgebiet zwischen 1994 und 1997 zu. Innerhalb des Untersuchungszeitraums nahmen die Populationsdichten auf der gemulchten Fläche und der Schafumtriebsweide zu. Einzig auf der Fläche WL wird dieser Trend von einer sich ausweitenden Verfilzung der Vegetation überlagert. Dadurch wird diese Fläche für *C. parallelus* zunehmend unattraktiver (vgl. Abb. 14).

Gomphocerus rufus

Gomphocerus rufus ist in höchsten Dichten in gemulchten Flurstücken mit altem Baumbestand in den beschatteten flächendeckenden Beständen von *Geranium pratense* und in beschatteten ungemähten Flurstücken sowie an Böschungen anzutreffen. Langrasige Flächen werden bevorzugt besiedelt (Korrelation der Populationsdichten zur Graslänge auf n=13 Flächen: R=0,67, p<0,013). Die Dichten von *G. rufus* sind mit der Beschattung des Areals positiv korreliert (vgl. Abb. 13). Die kleinräumige Habitatbindung von *G. rufus* an die beschatteten Bereiche unter Bäumen und an Böschungen ist so stark, daß diese Art auf den Untersuchungsflächen sehr heterogen verteilt auftritt und durch geringfügige Maßnahmen wie das Fällen eines einzigen alten Baumes auf einem Grundstück deutliche Bestandschwankungen zu verzeichnen hat. Eine Erhebung auf Flurstücksbasis gibt dieses Verteilungsmuster nur grob wieder. Die Dichte von *G. rufus* sinkt sowohl auf den Flächen WM und WL.

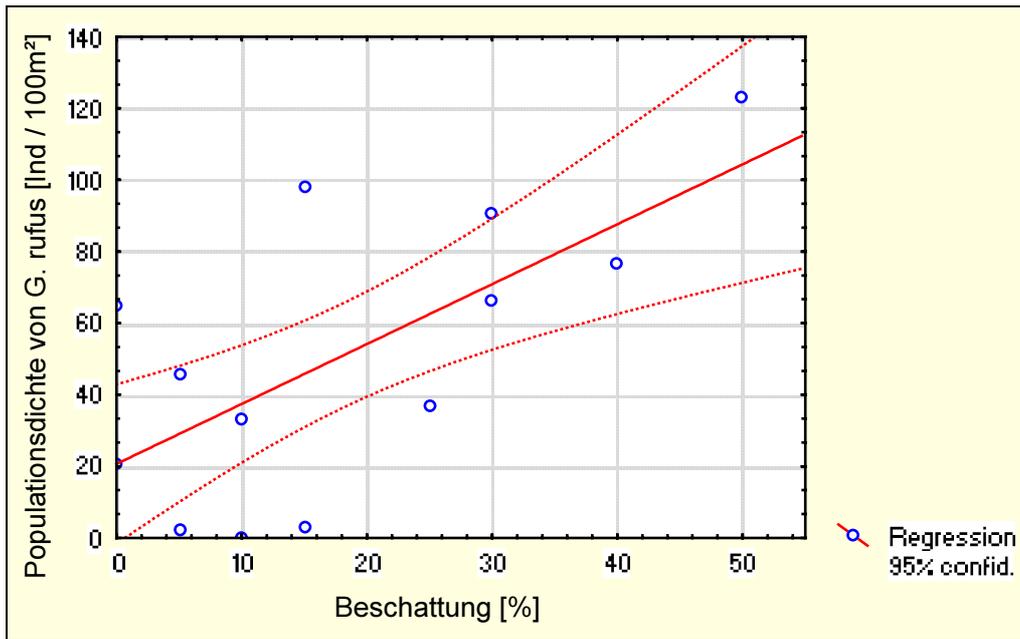


Abb. 13: Korrelation zwischen den Populationsdichten von *Gomphocerus rufus* und der Beschattung der Flächen, $n=13$, $R=0,67$, $p=0,013$

Die Besiedlung der Untersuchungsflächen 1994 - 1997

Die Fläche WH weist mit mittleren Populationsdichten von über 550 Individuen / 100m² im Jahr 1997 und 380 Ind./100m² im Mittel der Untersuchungsjahre den höchsten Individuenbesatz auf. Über die Jahre betrachtet sind *C. parallelus* und *C. dorsatus* nahezu gleich stark vertreten, *G. rufus* tritt mit 6% nur subdominant auf. Die wenigen nachgewiesenen Individuen traten bevorzugt in den stark beschatteten randnahen Zonen der Wiese auf. Mit dieser Artenverteilung hebt sich die Wiese WH deutlich von den anderen Untersuchungsflächen ab, die - außer im Jahr 1997 - eine deutlich andere Artverteilung aufweisen.

Lediglich die gemulchte Fläche WM erreicht im Jahr 1994 ähnlich hohe Gesamtindividuen-dichten wie WH. Ausschlaggebend ist hier jedoch der Anteil an *C. dorsatus* und *G. rufus* (61% und 33 % im Jahr 1994, 55% und 28% über die Jahre). Der Anteil an *C. parallelus* ist im Jahr 1994 mit 6% (20 Ind./100m²) noch gering, steigert sich jedoch kontinuierlich bis zu einem Anteil von 42% (63 Ind./100m²) im Jahr 1997. Diese konstante Zunahme der Individuendichte bei gleichzeitigem Rückgang des Bestandes an *G. rufus* ist einerseits auf einen Rückgang der Beschattung der Fläche durch eine partielle Verjüngung des Baumbestands, andererseits auf einen im gesamten Gebiet feststellbaren Trend hin zur Zunahme von *C. parallelus* zurückzuführen. Der Anteil an *C. dorsatus* unterliegt starken jährlichen Schwankungen, eine Entwicklungstendenz kann jedoch nicht ausgemacht werden.

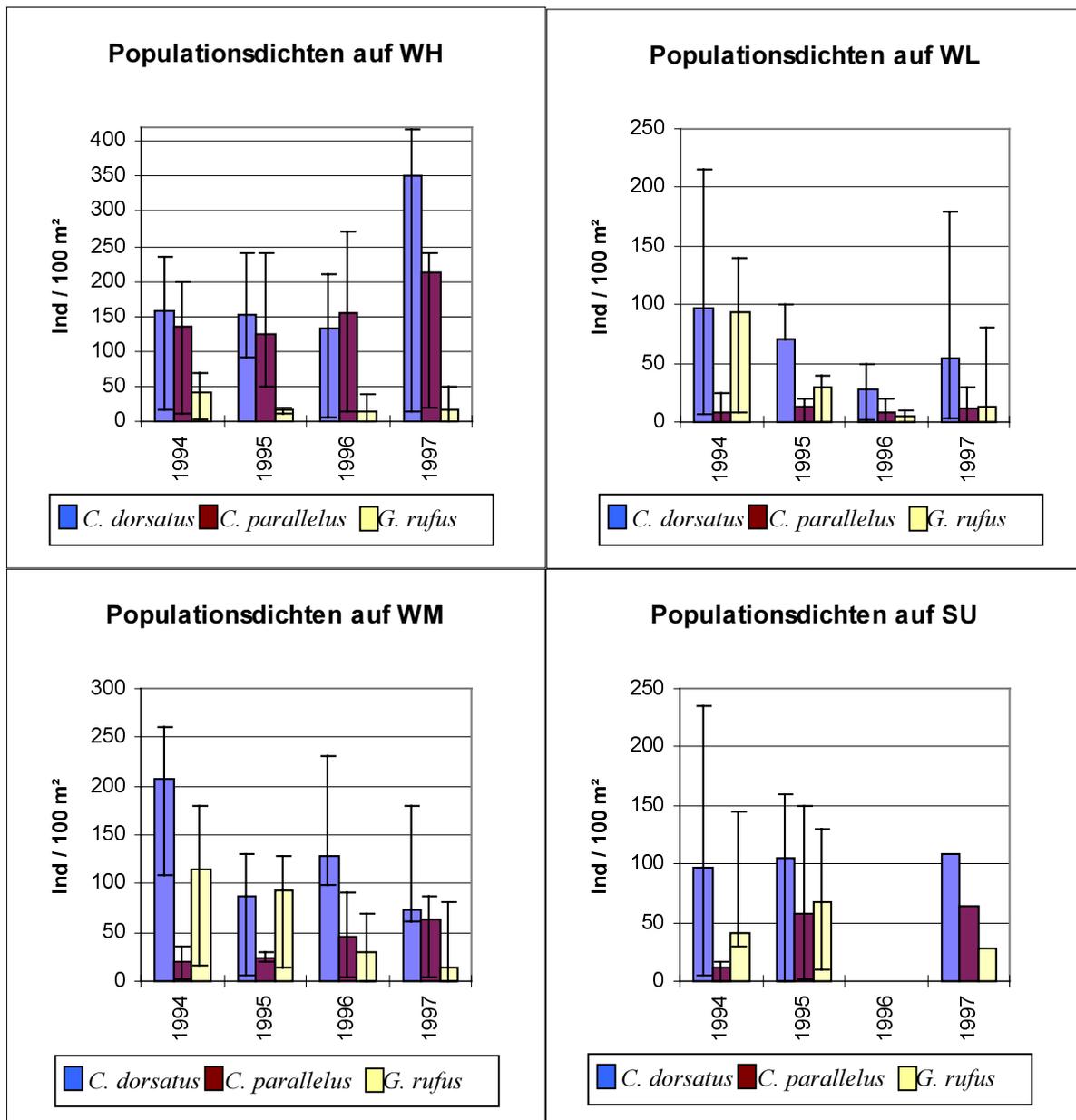


Abb. 14: Populationsdichten von *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus* und *Gomphocerus rufus* auf den Untersuchungsflächen in den Jahren 1994 - 1997⁵, Abweichungen stellen Maximal- und Minimale Tageswerte normiert auf 100m² dar. Zur Zahl der Probenahmen vgl. Kapitel 4.3.

Bei deutlich geringeren Individuendichten (ca. 50% gegenüber einer Dichte von gemittelt 228 Ind./m² auf WM) weist die langrasige Fläche WL eine ähnliche Artenverteilung wie WM auf. *C. dorsatus* und *G. rufus* dominieren, der Anteil von *C. parallelus* ist gering, bleibt allerdings über die Jahre auf konstant niedrigerem Niveau, während die Dichten von *C. dorsatus* und *G. rufus* deutlich zurückgehen. Eine leichte Zunahme der genannten Arten im Jahr 1997 kann auf die Reproduktion der im Vorjahr nach der Hälterung freigesetzten Individuen zurückzuführen

⁵ auf der Fläche SU wurden 1996 keine Dichten erhoben

sein, da die dichte Vegetation das Abwandern dieser Tiere in umliegende Flächen erschwert hat.

Auf der Schafumtriebsweide dominiert, wie auch im Mittel auf den übrigen untersuchten Flächen, *C. dorsatus*. Die Anteile von *C. parallelus* und *G. rufus* schwanken und machen im Mittel jeweils ca. 23% aus.

Basierend auf den Untersuchungen im Jahr 1994 lassen sich die dauerhaft untersuchten Flächen mit weiteren Probeflächen in Gruppen ähnlicher Heuschreckencoenosen einteilen (vgl. Abb. 15).

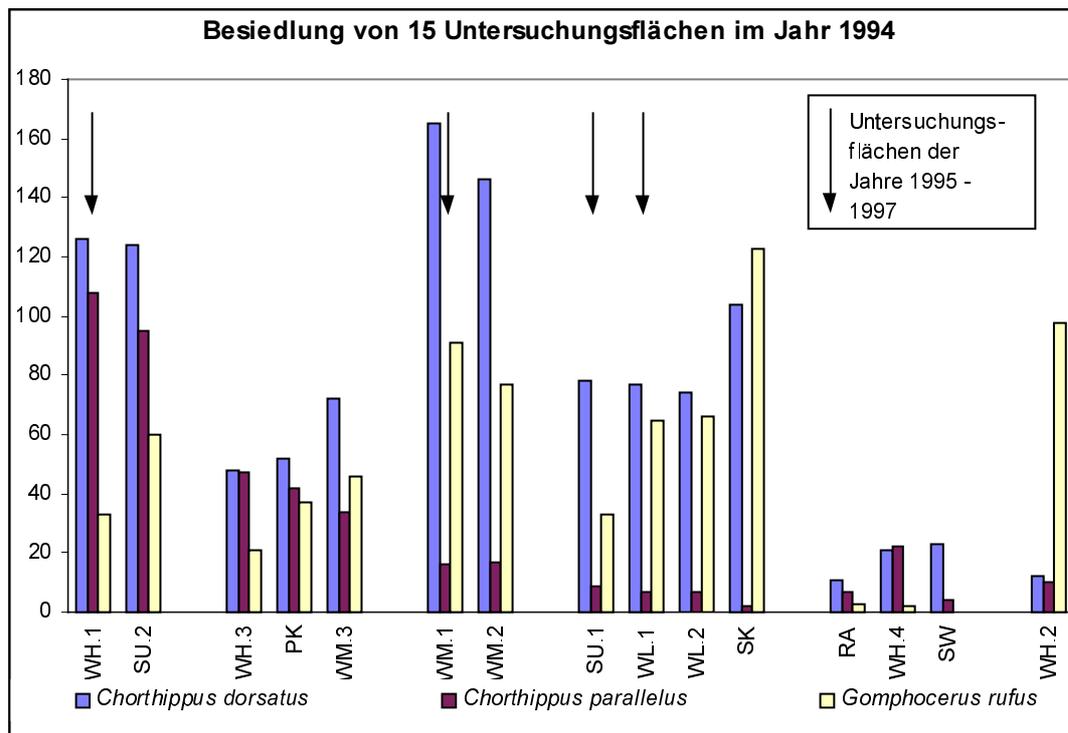


Abb. 15: Heuschreckencoenosen auf den Untersuchungsflächen des Jahres 1994

Einen ähnlich hohen Bestand an *C. dorsatus* und *C. parallelus* wie WH1 (WH) weist eine hoch am Hang gelegene, durch magere Vegetation charakterisierte Schafumtriebsweide SU2 auf (zur Lage der Untersuchungsflächen vgl. Anhang Abb. A).

Eine sehr ausgeglichene Dominanzstruktur bei mittleren Individuendichten charakterisiert eine Gruppe von Flächen, bestehend aus einer mäßig intensiv genutzten Pferdekoppel am Hangfuß, einer rein grasdominierten Mähwiese am Mittelhang sowie einer mageren Mulchwiese im oberen Hangbereich. Diesen Flächen ist eine geringe Beschattung, eine mittlere Nutzungsintensität sowie eine stark grasdominierte Vegetation gemein.

Hohe Individuendichten bei deutlicher Dominanz von *C. dorsatus* vor *G. rufus* mit einem geringen Anteil an *C. parallelus* ist charakteristisch für stärker beschattete Mulchwiesen im mittleren und unteren Hangbereich mit starkem Anteil von *Geranium pratense*.

Eine ähnliche Dominanzstruktur weisen langgrasige Flächen auf, gleich ob sie einmal jährlich im Herbst gemäht werden (WL2), diese Form der Bewirtschaftung seit 1993 aufgegeben wurde (WL1 (WL)), oder seit einigen Jahren sich selbst überlassen bleiben (SK). In diese Gruppe fällt auch die Schafumtriebsweide SU, die aufgrund ihrer späten erstmaligen Beweidung und hohen Deckung von *Heracleum sphondylium* eine ähnliche Vegetationsstruktur aufweist. In dieser Gruppe ist die Beschattung der Flächen sehr unterschiedlich und schwankt von völlig unbeschattet (WL1) bis zu einem Anteil von über 80% (SK).

Durch eine geringe Besiedlungsdichte lassen sich ferner stark genutzte Flächen wie häufig gemähte Rasenflächen, eine intensiv genutzte Mähwiese in Ortsnähe am Hangfuß sowie eine stark besetzte Schafstandweide abgrenzen. Auf die kurze Vegetation reagiert in besonderem Maß *G. rufus*, der diese Flächen weitgehend bis vollständig meidet.

Im obersten Hangbereich, der an den Buschgürtel und an den Halbtrockenrasen des Gipfelbereiches angrenzt, dominiert *G. rufus* auf magerem trockenem Untergrund (WH2).

5.3 Mikrohabitatuntersuchungen

Die Aktivität der Heuschrecken und ihre Mikrohabitatnutzung wurde auf den Flächen WH, WL und einer WM entsprechenden Mulchwiese ermittelt. Die Strukturausprägungen der Flächen sind in Kapitel 3.2.3 dargestellt. Im folgenden werden die Aktivitäten der Orthopteren und die Verteilung auf die Strukturelemente dargestellt.

5.3.1 Die Aktivitäten der Heuschrecken

Im Tagesverlauf verbringen bei mäßiger bis günstiger Witterung die Männchen ein Viertel ihrer Zeit mit Singen, weitere 3% mit der direkten Kontaktaufnahme zu Weibchen (Balz). 56% ihrer Zeit sitzen sie still in der Vegetation (Sitzen + Sonnen), der Rest der Zeit entfällt auf Umherlaufen, (15%), Kopulieren (0,6%) und Fressen (0,4%). Weibchen dagegen wenden 5% ihrer Zeit für Fressen auf, sitzen 65% der Zeit still und laufen knapp ein Drittel ihrer Zeit umher (vgl. Tab. 18).

Tab. 18: Zeitverteilung auf verschiedene Aktivitäten, nach Geschlecht differenziert, Zusammengefaßt aus allen Beobachtungsflächen, n=1718 Tierbeobachtungsminuten an verschiedenen Tagen zwischen 12 und 18 Uhr

	Zeit [%]	
	Männchen	Weibchen
Sitzen	38,4	60,5
Singen	24,6	-
Umherlaufen	15,2	29,9
Sonnen	17,4	4,5
Balzen	3,4	-
Kopulieren	0,6	0,6
Fressen	0,4	4,9

Untergliedert nach Arten ergibt sich aufgrund der beschränkten Datenmengen ein unvollständiges Bild, das lediglich zur Darstellung von Unterschieden dienen kann.

Tab. 19: Zeitverteilung auf verschiedene Aktivitäten, nach Art und Geschlecht differenziert [% Zeit] , n=1718 Tierbeobachtungsminuten an verschiedenen Tagen zwischen 12 und 18 Uhr⁶

Männchen	<i>C. dorsatus</i>	<i>C. parallelus</i>	<i>G. rufus</i>
sitzt	52,5	17,3	46,6
singt	38,3	18,5	17,1
wandert	5,8	10,7	29,0
sonnt sich	1,0	51,2	0
balzt	1,7	1,2	7,3
Kopula	0,6	0	0
frißt	0	1,2	0

Weibchen	<i>C. dorsatus</i>	<i>C. parallelus</i>	<i>G. rufus</i>
sitzt	57,6	41,1	82,9
wandert	20,2	57,1	12,4
sonnt sich	11,6	1,8	0
Kopula	0,6	0	0
frißt	10,1	0	4,8

⁶ Die Nichtbeobachtung einzelner Aktivitäten ist in der Stichprobenzahl und den gewählten Beobachtungszeiten begründet

Männchen der Art *C. dorsatus* verbrachten die meiste ihrer Zeit mit Singen, die von *C. parallelus* mit Sonnen und die Männchen von *G. rufus* ohne erkennbare Aktivität. Auch die Weibchen von *G. rufus* verbringen die meiste Zeit passiv, ebenso die von *C. dorsatus*. Die Weibchen von *C. parallelus* dagegen verteilen ihre Zeit auf Sitzen und Umherwandern.

Während Männchen und Weibchen der Arten *C. parallelus* und *C. dorsatus* jeweils unterschiedlich viel Zeit zum Sonnen aufwenden, wurde für *G. rufus* in den gleichen Zeiträumen keine derartige Aktivität beobachtet. *G. rufus* ist in seinem Vorkommen im Untersuchungsgebiet positiv mit der Beschattung der Grundstücke korreliert (vgl. Abb. 13). Erst bei kühleren Temperaturen Ende September und im Oktober sonnen sich beide Geschlechter von *G. rufus*, indem sie sich in 10 - 40cm Höhe an besonnte Baumstämme setzen und ihre Körperseiten zur Sonne ausrichten.

Sowohl die Männchen von *C. parallelus* als auch von *C. dorsatus* waren weniger unterwegs als deren Weibchen. Das Umherwandern von Männchen dient der Nahrungs- und Partnersuche, das der Weibchen ebenfalls der Nahrungssuche, wobei die Nahrungsaufnahme für die Weibchen größere Bedeutung besitzt als für die Männchen, und der Suche nach geeigneten Eiablageplätzen.

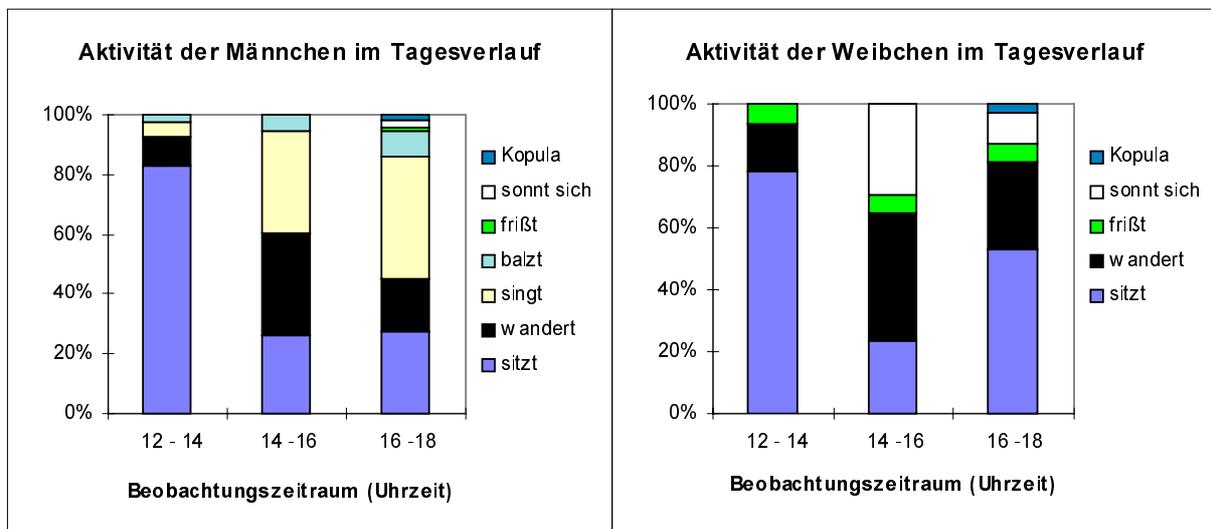


Abb. 16: Aktivität der Heuschrecken im Tagesverlauf, nach Männchen und Weibchen getrennt, über alle Untersuchungsflächen; n=1718 Tierbeobachtungsminuten.

Die Heuschrecken entfalten ihre Hauptaktivität am Nachmittag. Bis 14 Uhr saßen über 80% der Männchen und knapp 80% der weiblichen Tiere still in der Vegetation. Knapp 10% der Männchen bewegte sich durch die Vegetation, knapp 15% der Weibchen wanderte umher. Die übrige Zeit verbrachten die Männchen mit Balz und die Weibchen mit Fressen. In den Nachmittagsstunden sind beide Geschlechter mobiler, 34% der Männchen und 41% der Weibchen sind unterwegs, die Männchen verbringen 34% ihrer Zeit mit Singen und sitzen zu 26% still

in der Vegetation, die Weibchen sonnen sich zu 30%, weitere 24% sitzen in der Vegetation, ohne sich direkt zur Sonne auszurichten. Der Anteil der Zeit, die von den Weibchen für Fressen aufgewendet wird, ist mit 5 bis 6% im untersuchten Zeitraum von 12 - 18 Uhr konstant, für die Männchen liegen zu wenig Beobachtungen vor, um eine zeitliche Präferenz zu ermitteln. Im Zeitfenster von 16 - 18 Uhr ist mit 41% Zeitaufwand die höchste Gesangsaktivität im Tagesverlauf erreicht. Ebenso steigt der Anteil balzender Männchen auf 8%. Diese Aktivitäten werden mit sinkenden Temperaturen nach 18 Uhr recht abrupt wieder eingestellt, nur ausnahmsweise singen Männchen von *C. parallelus* in warmen Nächten bis in die Dunkelheit. Mit abnehmender Sonneneinstrahlung nimmt der Anteil sich sonnender Weibchen zwischen 16 und 18 Uhr ab, auch der Anteil umherlaufender Weibchen sinkt von 41% zwischen 14 und 16 Uhr auf ca. 30% zwischen 16 und 18 Uhr.

5.3.2 Nutzung der Habitatstrukturen

Die Vegetation der Untersuchungsflächen wurden in Teilstrukturen aufgeteilt, deren Ausdehnung auf einer linearen Skala von 0 (= nicht vorhanden) - 10 (= flächendeckend vorhanden) in ganzzahligen Schritten wie folgt ermittelt wurde (Tab. 20). Durch eine räumliche Überlappung der Strukturen liegt die Summe der Flächenanteile über 10.

Tab. 20: Strukturelemente auf den Untersuchungsflächen und deren flächenhafte Anteile

WH	Aus- dehnung	WM2	Aus- dehnung	WL	Aus- dehnung
Erdboden	3	Boden	9	in liegender Vegetation	4
Vegetation am Boden	4	niedere Vegetation, offen	2	auf liegender Vegetation	5
niedere Vegetation (ca. 2 -5cm)	4	niedere Vegetation	2	in stehendem Gras	2
mittlere Vegetation (ca. 5 - 10cm)	3	Vegetations- oberfläche	7	auf <i>Geranium</i> <i>pratense</i>	2
mittlere Vegetation, offen (ca. 5 - 10 cm)	7	exponiert	1	auf exponierten Halmen	1
obere Vegetation (ca. 10 - 15cm)	7				
exponierte Strukturen	2				

Die Strukturen der Untersuchungsflächen sowie die Nutzung durch die Heuschrecken sind in den Abbildungen Abb. 17, Abb. 18 und Abb. 19 schematisch dargestellt. Als Maß, inwieweit

die Heuschrecken ein Habitat in seiner Gesamtheit nutzen oder ob sie nur ausgewählte Strukturen präferieren, dient die Zahl der Straten, auf denen Heuschrecken beobachtet wurden und der Wahlindex H (vgl. Kapitel 4.4).

Tab. 21: Wahlindex H und Zahl genutzter Straten, nach Art, Geschlecht und Fläche aufgliedert

	WH		WM		WL	
	H	Zahl genutzter Straten (n=7)	H	Zahl genutzter Straten (n=5)	H	Zahl genutzter Straten (n=5)
<i>C. dorsatus, m.</i>	0,15	7	0,19	5	0,32	3
<i>C. dorsatus, w.</i>	0,07	7	0,08	5	0,62	2
<i>C. parallelus, m.</i>	0,25	6	1,00	1	-	-
<i>C. parallelus, w.</i>	0,16	6	0,81	3	-	-
<i>G. rufus, m.</i>	0,22	5	0,39	3	0,14	5
<i>G rufus, w.</i>	0,32	5	0,55	3	0,25	5

Fläche WH

Auf der Fläche WH wurden sieben Vegetationsstraten differenziert (vgl. Tab. 20). Diese reichen von blankem Boden über Vegetation am Boden bis zu mittlerer und hoher Vegetation und exponierten Strukturen. Durch den relativen Artenreichtum der Fläche und den hohen Kräuteranteil sind die Strukturen vielfältig. Senkrechte und waagerechte Strukturelemente sind in allen Vegetationsschichten vorhanden, wobei in den unteren Schichten die waagerechten, in den oberen Schichten die senkrechten Elemente dominieren. Zum Untersuchungszeitpunkt (vor der zweiten Mahd) hatte die Vegetation eine Höhe von unter 20 cm. Im Bereich von 0 bis 10 cm hatte sie eine Deckung von 40 - 80%, im Bereich von 10 - 20 cm um 2,5% (Aufnahmen nach Cody). Eine Besonnung war zumindest teilweise auch für die unteren Straten gegeben. Der Boden ist für die Eiablage gut zugänglich. Gräser, die von den Heuschrecken als Nahrung akzeptiert werden, sind in großem Umfang vorhanden. In allen Straten sind Strukturen vorhanden, die stabil genug sind, um den Heuschrecken beim Klettern und Springen Halt zu bieten. Dazu zählen Blütenstengel, harte Grasstengel und feste Blätter, z. B. von *Plantago lanceolata*. Von diesen Sitzwarten aus können in allen Höhen mit Ausnahme exponierter Standorte zarte Grasblätter zur Nahrungsaufnahme erreicht werden.

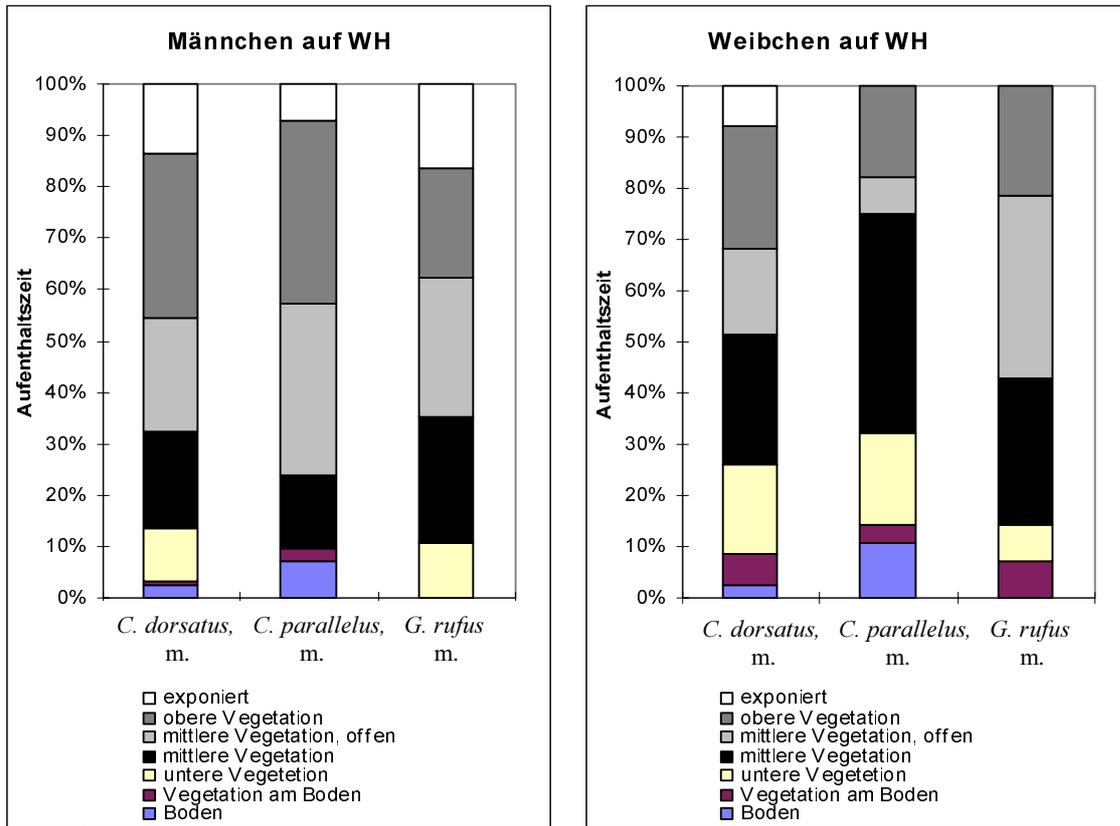


Abb. 17: Nutzung der Vegetationsstrukturen der Fläche WH durch die Arten *C. dorsatus* (m: n=385, w: n=315), *C. parallelus* (m: n=210, w: n=140) und *G. rufus* (m: n=92, w: n=70), n = Beobachtungsminuten

An allen Vegetationsstraten hielten sich Männchen und Weibchen von *C. dorsatus* auf. Ein Wahlindex H von 0,15 (m) bzw. 0,07 (w), bezogen auf eine berechnete Gleichverteilung der Strukturen, belegt eine sehr gleichmäßige Nutzung aller vorhandener Habitatelemente. Der Boden wird von Männchen sowie von Weibchen mit 2,6 bzw. 2,4% am wenigsten aufgesucht. Der Schwerpunkt des Aufenthalts liegt bei den Weibchen in den mittleren (25,4% (beschattet) + 16,7% (offen),) und oberen (23,8%) Vegetationsstraten. Selbst exponierte Vegetationselemente wie die Blütenstengel von *Plantago media*, *Plantago lanceolata* und *Ranunculus acris* werden erklommen (7,9%). Bei den Männchen ist eine stärkere Bevorzugung der oberen Vegetationsschichten zu erkennen (31,8%), exponierte Straten werden zu 13,6% aufgesucht.

Männchen und Weibchen von *C. parallelus* wurden an jeweils sechs der sieben Straten (vgl. Tab. 20) beobachtet. Während sich Männchen nicht in der unteren Vegetation aufhielten mieden Weibchen exponierte Standorte. Die Weibchen von *C. parallelus* hielten sich mehr am Boden auf als die von *C. dorsatus* (10,7%) und bevorzugten deutlich die mittlere, geschützte Vegetation mit 42,9%. Aus dieser Präferenz ergibt sich ein etwas höherer H-Wert von 0,16. Die Männchen von *C. parallelus* halten sich zu gleichen Teilen in der oberen Vegetation und der mittleren offenen Vegetation auf (35,7 bzw. 33,3 %). Von allen Männchen sind sie mit 7,1 % am häufigsten am Boden anzutreffen, vergleichsweise jedoch am seltensten an exponierten Vegetationselementen (7,1%).

Männchen und Weibchen von *G. rufus* wurden an jeweils fünf der sieben Vegetationsstrukturen beobachtet. Beide Geschlechter mieden den Erdboden, die Männchen hielten sich zudem nicht auf der Vegetation am Boden wie den Blattrosetten von *Plantago media* auf, die Weibchen dagegen erkletterten keine exponierten Strukturen. Die Zeitanteile auf den Vegetationsstrukturen der unteren bis exponierten Vegetation differieren unwesentlich, bis auf die bodennahen Straten wird die Vegetation gleichmäßig genutzt. Die Weibchen zeigen eine klare Bevorzugung mittlerer Vegetationsschichten (28,6 und 35,7%) und sind weniger in bodennahen Straten anzutreffen (7,1 % in der Vegetation am Boden und 7,1% in der unteren Vegetation). Diese Präferenzen der Weibchen von *G. rufus* führen zu dem höchsten H-Wert auf dieser Fläche mit 0,32. Von allen untersuchten Arten unterscheiden sich die Geschlechter dieser Art auf der Fläche WH am wenigsten.

Generell gilt also: In der Mähwiese werden die oberen bis mittleren Vegetationsschichten stark, exponierte und niedere Straten mittel und bodennahe Strukturen schwach frequentiert. Für *C. dorsatus* und *C. parallelus* besteht ein Unterschied zwischen den Geschlechtern: Männchen bevorzugen höhere und offene Strukturen, Weibchen sind eher in mittlerer bis niederer Vegetation zu finden. Männchen wurden nur in direktem Kontakt zu einem Weibchen (Balz oder Kopula) in Bodennähe beobachtet. Bei *G. rufus* verhalten sich die

Geschlechter weitgehend gleich, lediglich exponierte Standorte werden von den Weibchen nicht aufgesucht.

Fläche WM

Auf der Fläche WM wurden sechs Vegetationsstraten differenziert. Diese lassen sich grob in den streubedeckten Boden, ein Blätterdach, bestehend aus *Geranium pratense* in verschiedenen Höhen, sowie exponierte Strukturen wie extrem hohe *Geranium pratense*-Blätter und einzelne Grashalme gliedern. Der Boden ist vegetationsfrei und weitgehend beschattet. Er ist stellenweise mit einer bis zu 3cm mächtigen Mulchschicht bedeckt. Bis auf die Stengel der Storchschnabelblätter und vereinzelt Halme ist die Vegetation durch die schirmartigen Blätter ausschließlich horizontal orientiert. Diese bilden ein ein- bis dreischichtiges Blätterdach. Die Vegetation erreichte zwischen 0 und 10 cm eine Deckung von 10 - 100% (Mittelwert = 68%), in 10 bis 20 cm Höhe zwischen 2,5 und 90% (Mittelwert = 40%) und in 20 bis 30 cm Höhe zwischen 5 und 30 % (Mittelwert = 9,2%) (nach Cody). Die erheblichen Unterschiede sind in dem Wechsel von geschlossener Vegetationsdecke und Mulchschwaden, die ein Aufwachsen der Vegetation zeitweise behindern, begründet. Den Heuschrecken stehen nur der Boden, Blattoberseiten und Blattunterseiten sowie Stengel als Sitzplätze zur Verfügung. Außer den Blattoberseiten sind die Straten weitgehend beschattet und bieten keine Nahrungsquelle. Auf den Blättern sitzend können die Tiere an angrenzenden Grashalmen nagen und sich sonnen, befinden sich jedoch in exponierter Position. Geschützte, aber dennoch besonnte Strukturen sind selten. Selbst bei leichtem Regen bevorzugten die Tiere die Blattoberseiten. An den Stengeln sitzend wurden keine Tiere beobachtet.

C. dorsatus ist auf dieser Fläche dominant. Männchen und Weibchen nutzen alle erfaßten Straten. Als einzige Art wurden sie auf exponierten Halmen und Blättern beobachtet, wie auch auf der Fläche WH nur die Weibchen von *C. dorsatus* auf diesen beobachtet wurden. Die Männchen von *C. dorsatus* halten sich zu 73,5% auf Blättern auf, die der Vegetationsoberfläche angehören, Weibchen wurden dort mit einem Zeitanteil von 52,2% beobachtet. Weibchen verbringen im Vergleich zu ihren Männchen mehr Zeit am Boden und in Bodennahen Vegetationsschichten. Die Wahlindizes liegen mit 0,15 (m) und 0,08 (w) gleich wie die von *C. dorsatus* auf der Mähwiese WH. Der Lebensraum wird vollständig ausgenutzt.

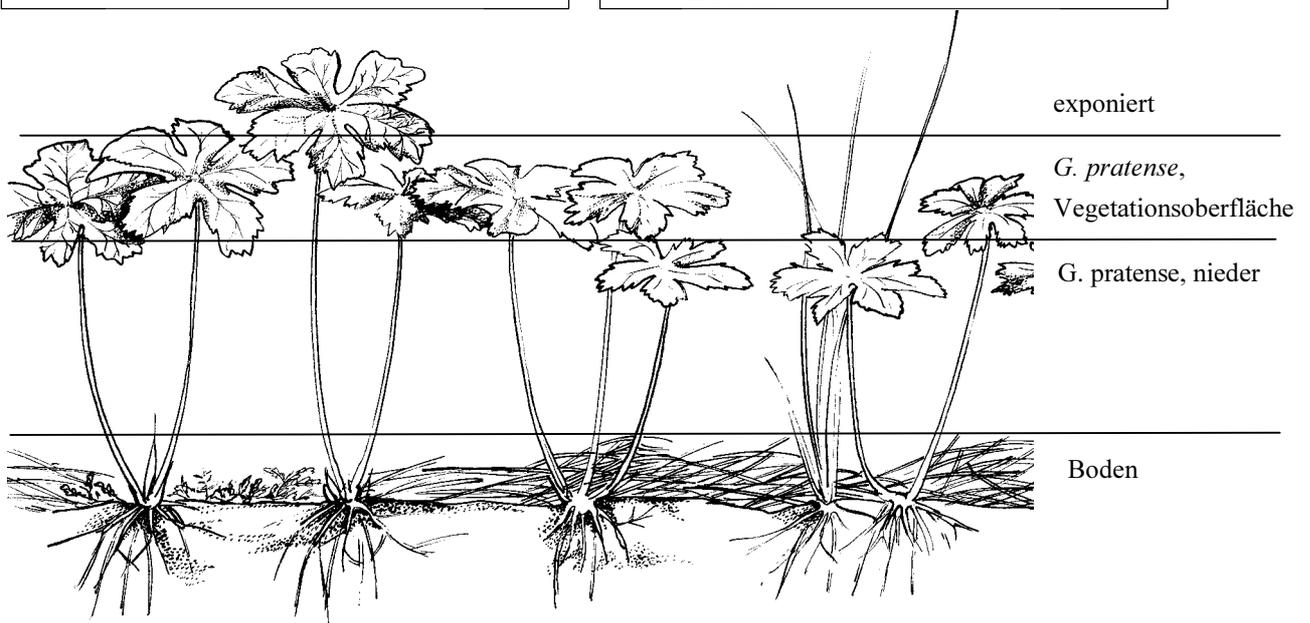
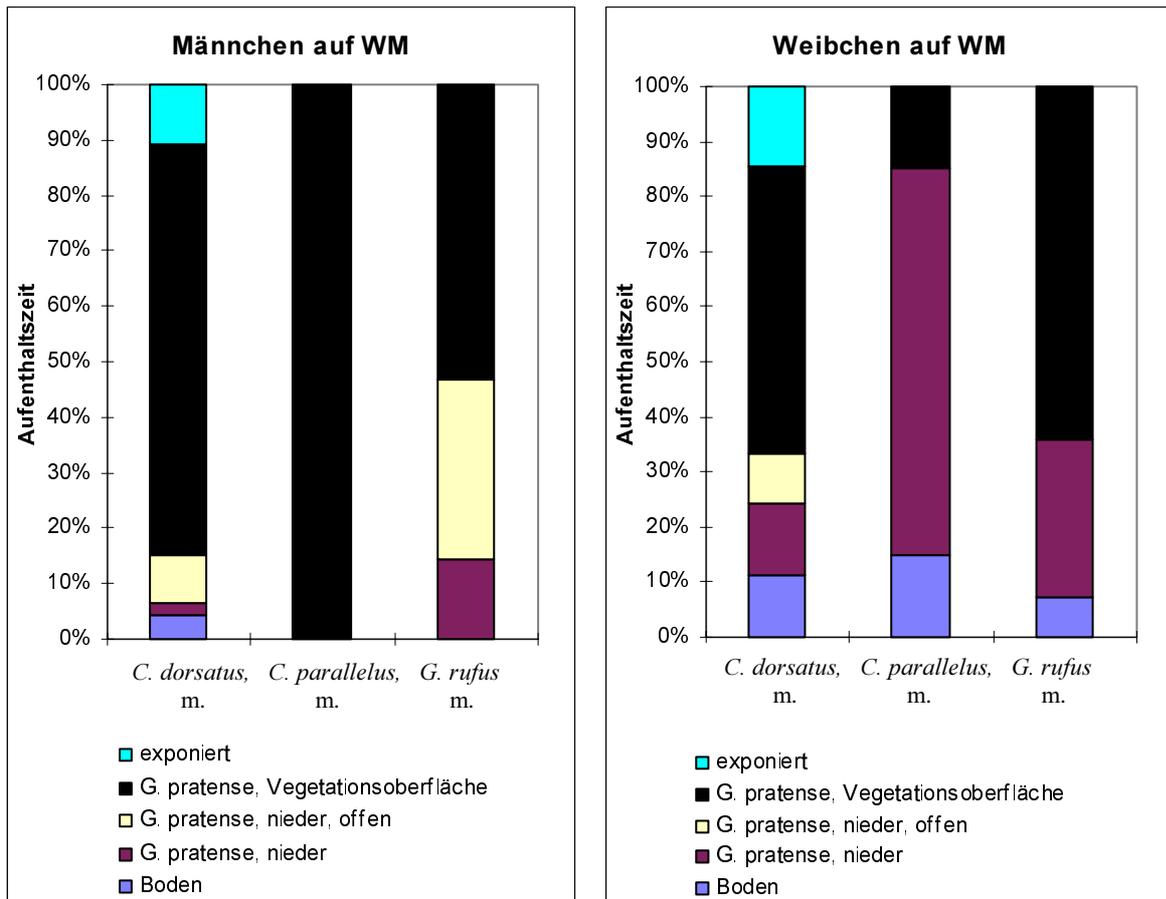


Abb. 18: Nutzung der Vegetationsstrukturen der Fläche WM durch die Arten *C. dorsatus* ($m: n=115, w: n=45$), *C. parallelus* ($m: n=5, w: n=10$) und *G. rufus* ($m: n=45, w: n=35$), $n =$ Beobachtungsminuten

Für *C. parallelus* liegen zu wenig Beobachtungen vor, auch die Datengrundlage für *G. rufus* ist gering. Als Trend kann jedoch festgestellt werden, daß sich sowohl Männchen als auch Weibchen von *G. rufus* tendenziell tiefer in der Vegetation aufhalten als *C. dorsatus*. Männ-

chen von *G. rufus* halten sich zu 46,6% in niederer Vegetation auf, Weibchen zu 28,6%. Sowohl Männchen als auch Weibchen wurden nur in jeweils drei der fünf Straten beobachtet, was jedoch auf die geringe Datengrundlage zurückzuführen ist. Entsprechend liegt der H-Wert für *G. rufus* mit 0,39 (m) und 0,55 (w) über den Werten von *C. dorsatus*.

Fläche WL

Im Spätsommer ist ein großer Teil des abgestorbenen Grases umgeknickt und bildet einen dichten Filz. Dieser kann von den Heuschrecken nur an seiner Oberfläche und in der obersten Schicht besiedelt werden. Der Boden ist den Tieren nur schwer zugänglich. Im September treiben *Geranium pratense* und junge Gräser durch, die als Aufenthaltsort und Nahrung dienen.

C. parallelus tritt auf dieser Fläche in so geringen Dichten auf, daß keine Beobachtungen vorliegen. *C. dorsatus* wurde auf drei (m) bzw. zwei (w) der fünf ausgewiesenen Strukturen angetroffen, wobei für die Weibchen von *C. dorsatus* die Datengrundlage nicht ausreichend ist. Weder Männchen noch Weibchen von *C. dorsatus* wurden in der liegenden Vegetation angetroffen. Die beobachteten Weibchen hielten sich zwei Drittel ihrer Zeit auf liegender Vegetation auf, ein Drittel auf Blättern von *Geranium pratense*. Die Männchen hielten sich nur zu einem Drittel auf umgeknickten Gras auf, zu 45,5% nahmen sie exponierte Sitzplätze ein, und zu 19,2% bevorzugten sie Blätter von *Geranium pratense*. Weder Männchen noch Weibchen suchten Deckung in den vertikalen Strukturen des stehenden Grases. Generell wurde *C. dorsatus* nur auf der Oberfläche der Strukturen angetroffen, die Männchen vorwiegend auf einzelnen exponierten Halmen. Ein H-Wert von 0,32 (m) bzw. 0,62 (w) belegt die nur teilweise Nutzung des Habitats.

G. rufus dagegen besiedelt alle betrachteten Strukturen. Daraus ergibt sich ein relativ niederer H-Wert von 0,14 für Männchen und 0,25 für Weibchen. *G. rufus* nimmt in geringem Umfang geschützte Aufenthaltsmöglichkeiten in stehendem Gras oder in liegender Vegetation in Anspruch, hält sich jedoch bevorzugt an der Vegetationsoberfläche und in *Geranium pratense* auf. Exponierte Strukturen werden weniger häufig aufgesucht als von *C. dorsatus*. Zwischen Männchen und Weibchen von *G. rufus* sind keine Unterschiede in der Bevorzugung der Straten erkennbar.

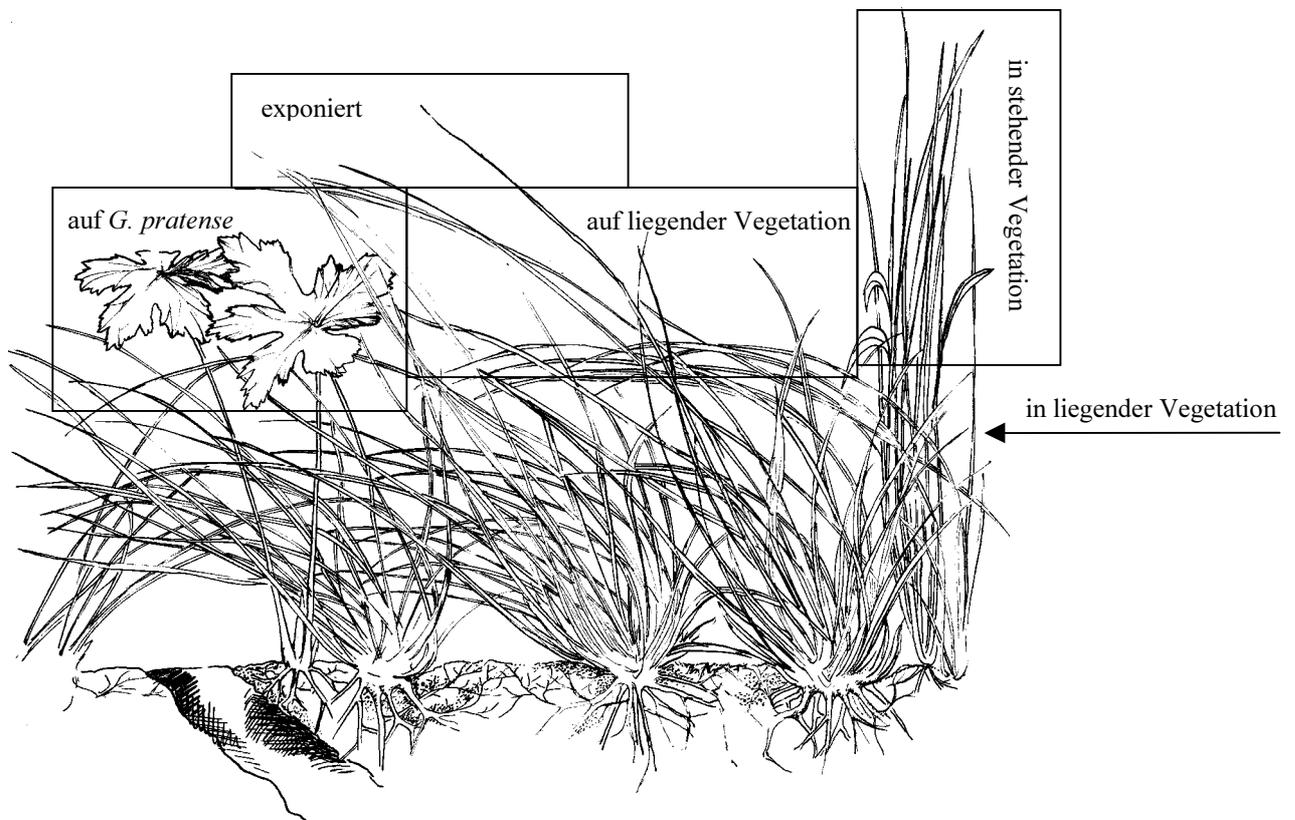
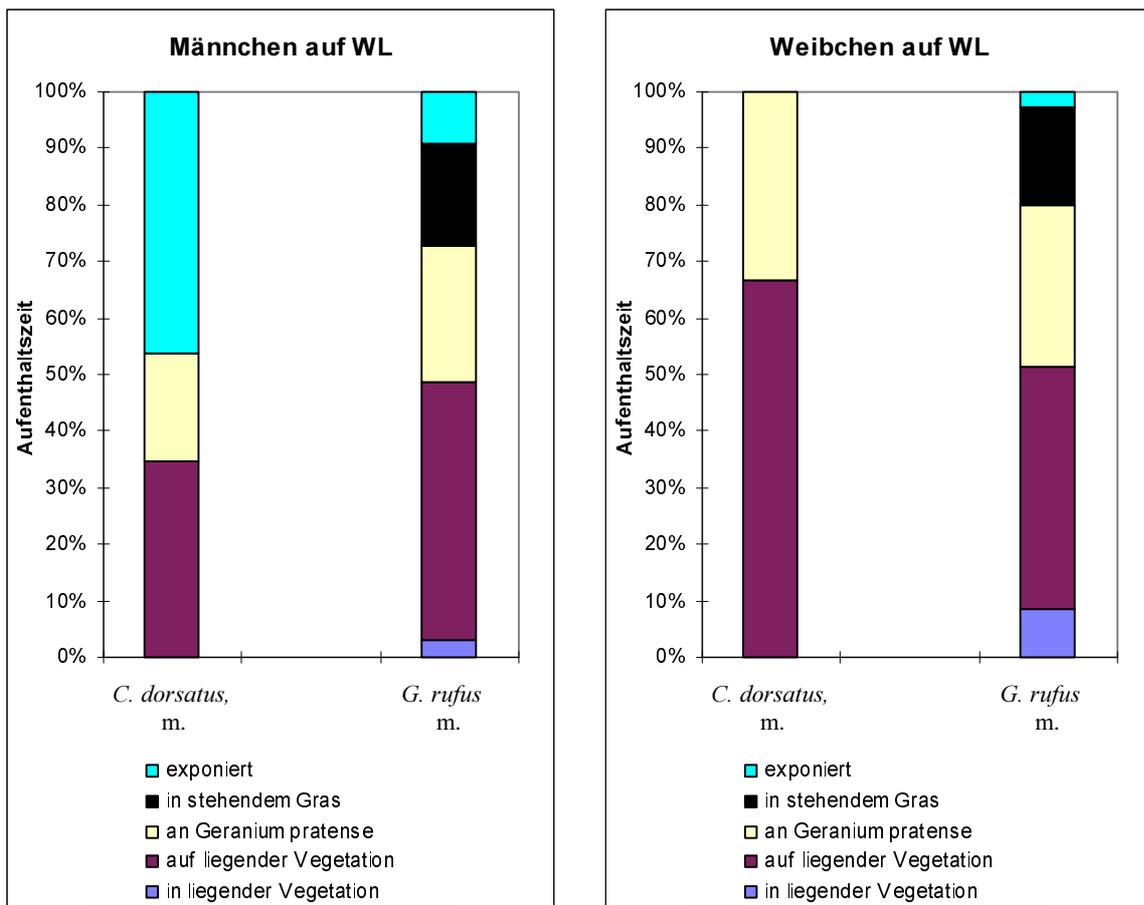


Abb. 19: Nutzung der Vegetationsstrukturen der Fläche WL durch die Arten *C. dorsatus* (m: n=65, w: n=15) und *G. rufus* (m: n=82,5, w: n=87,5), n = Beobachtungsminuten

5.4 Mobilität: Wiederbesiedlung und Turnover auf einer schafbeweideten Fläche

5.4.1 Wiederbesiedlung

Die Wiederbesiedlung einer durch Schafumtriebsweide kahlgefressenen Weide dauert bei günstiger Witterung zwischen ein und zwei Wochen. In dieser Zeit regeneriert sich die Vegetation derart, daß sie für die Tiere wieder genug Struktur und Nahrung bietet, um in der Attraktivität mit umliegenden Flächen konkurrieren zu können, bzw. diese durch das durchweg frisch aufgewachsene Nahrungsangebot sogar zu überbieten (INGRISCH & KÖHLER 1998). Die Ansprüche an die Vegetation differieren zwischen den Arten und Geschlechtern, entsprechend dauert die Wiederbesiedlung unterschiedlich lange.

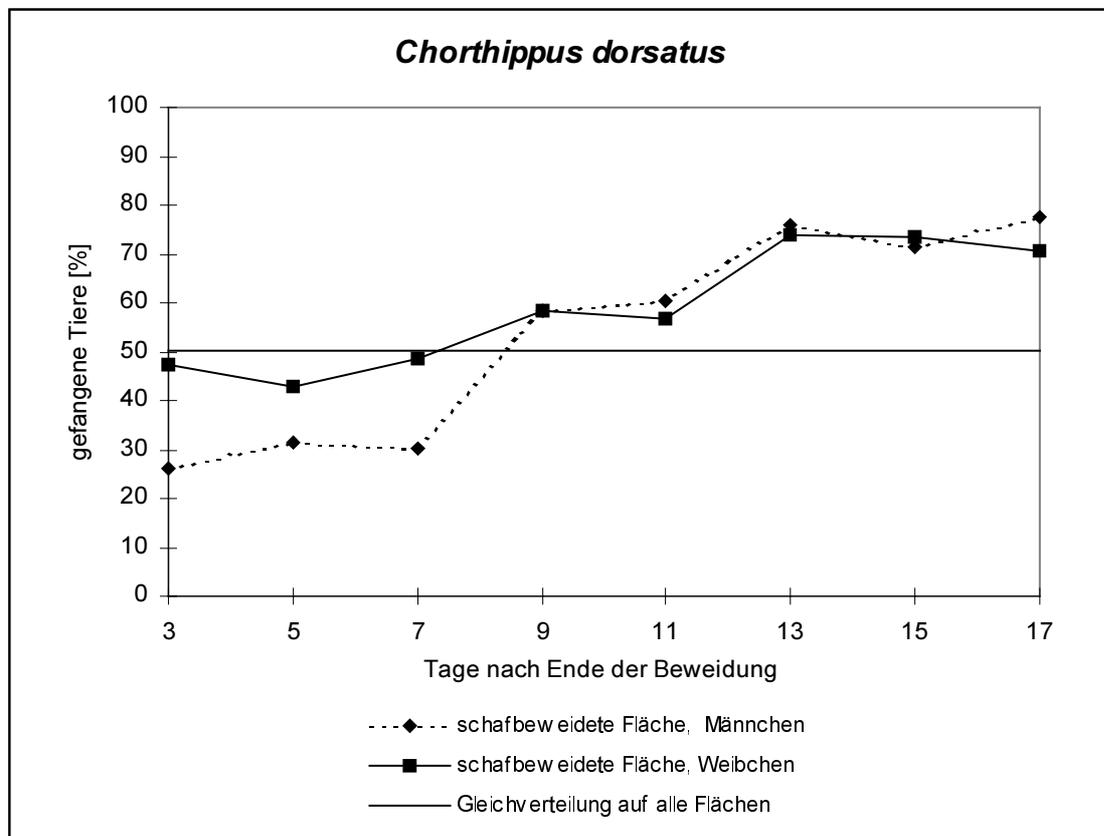


Abb. 20: Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche, Abundanzen von *C. dorsatus* auf der beweideten Fläche im Verhältnis zu den Abundanzen auf den angrenzenden Flächen, nach Geschlecht aufgegliedert. Männchen: $\Sigma n=1060$, Weibchen: $\Sigma n=989$

C. dorsatus meidet die schafbeweidete Fläche kaum bzw. besiedelt sie am schnellsten wieder. Die Weibchen von *C. dorsatus* sind auf der kahlgefressenen Fläche drei Tage nach der Beweidung schon in gleichen Abundanzen wie auf den benachbarten Flächen vertreten. Nach weiteren sechs Tagen überwiegt die Attraktivität der beweideten Fläche gegenüber den angrenzenden Flächen. Über doppelt so hohe Abundanzen wie auf den benachbarten Flächen

wurden knapp zwei Wochen nach Ende der Beweidung auf der Schafweide gemessen. Die Männchen besiedeln die Fläche in gleicher Geschwindigkeit wie die Weibchen wieder, auch die erreichten Endwerte entsprechen sich, allerdings meiden sie in den ersten Tagen die schafbeweidete Fläche deutlich mit einer Besiedlung von ca. 30% (d.h. die Abundanzen auf den angrenzenden Flächen sind mehr als doppelt so hoch als auf der schafbeweideten Fläche).

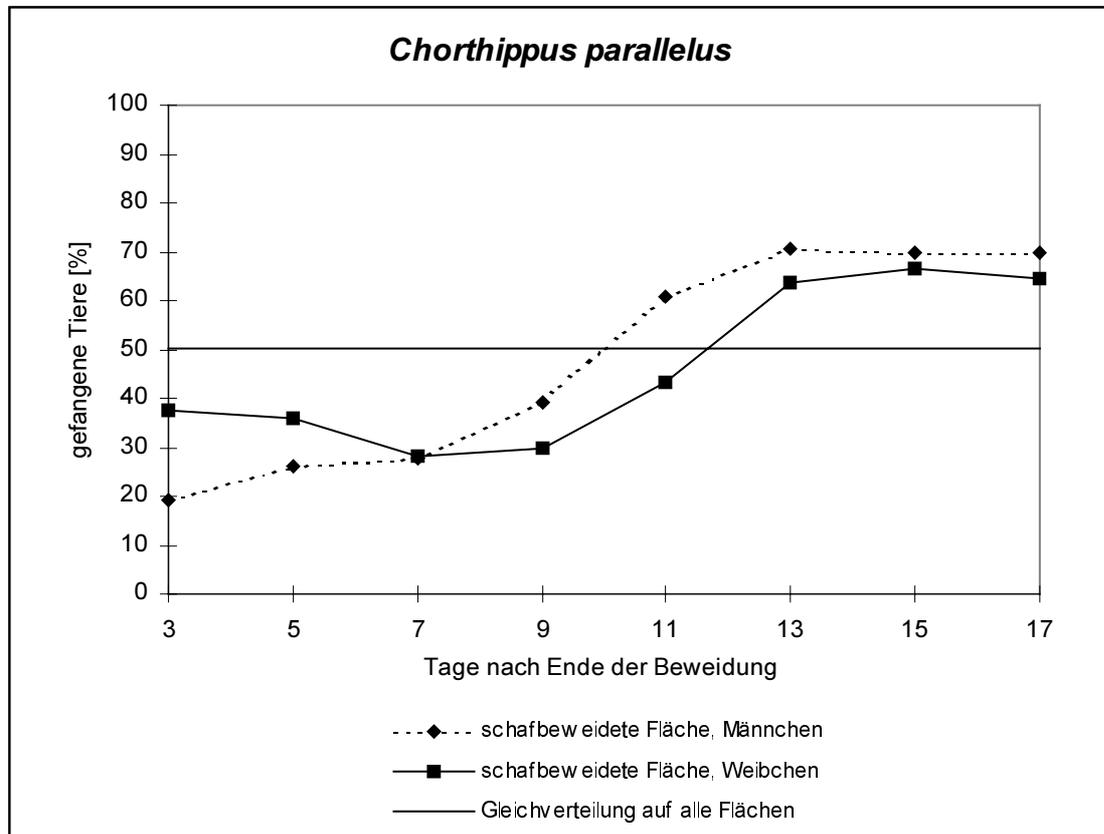


Abb. 21: Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche, Abundanzen von *C. parallelus* auf der beweideten Fläche im Verhältnis zu den Abundanzen auf den angrenzenden Flächen, nach Geschlecht aufgliedert. Männchen: $\Sigma n=710$, Weibchen: $\Sigma n=637$.

Beide Geschlechter von *C. parallelus* meiden zunächst die ehemals schafbeweidete Fläche. In den ersten Tagen ist - wie bei *C. dorsatus* - die Ablehnung durch die Männchen deutlicher. Diese besiedeln in der Folgezeit die Fläche jedoch zügiger als die Weibchen, elf Tage nach Ende der Beweidung, am 30.08. wird die Fläche durch die Männchen gegenüber den angrenzenden Flächen bevorzugt. Wie für *C. dorsatus* wurden auch für *C. parallelus* knapp zwei Wochen nach Ende der Beweidung auf der Schafweide über doppelt so hohe Abundanzen wie auf den benachbarten Flächen gemessen. Die Attraktivität für die Weibchen liegt nur knapp unter der, die die Fläche auf die männlichen Tiere ausübt.

Beide Geschlechter von *G. rufus* meiden während der ersten zehn Tage nach der Beweidung die Schafweide. Die Wiederbesiedlung durch *G. rufus* erfolgt deutlich zeitlich versetzt zu der der anderen Arten. Die Ablehnung durch die Männchen erfolgt noch deutlicher als durch die

Weibchen. Erst an den letzten Untersuchungstagen wird die Schafweide in gleichen Abundanz wie die umliegenden Flächen besiedelt. Allerdings wurde eine der angrenzenden Flächen am 31.08. 1994 gemäht, wodurch die strukturbedingte Attraktivität der angrenzenden Fläche beeinträchtigt wurde.

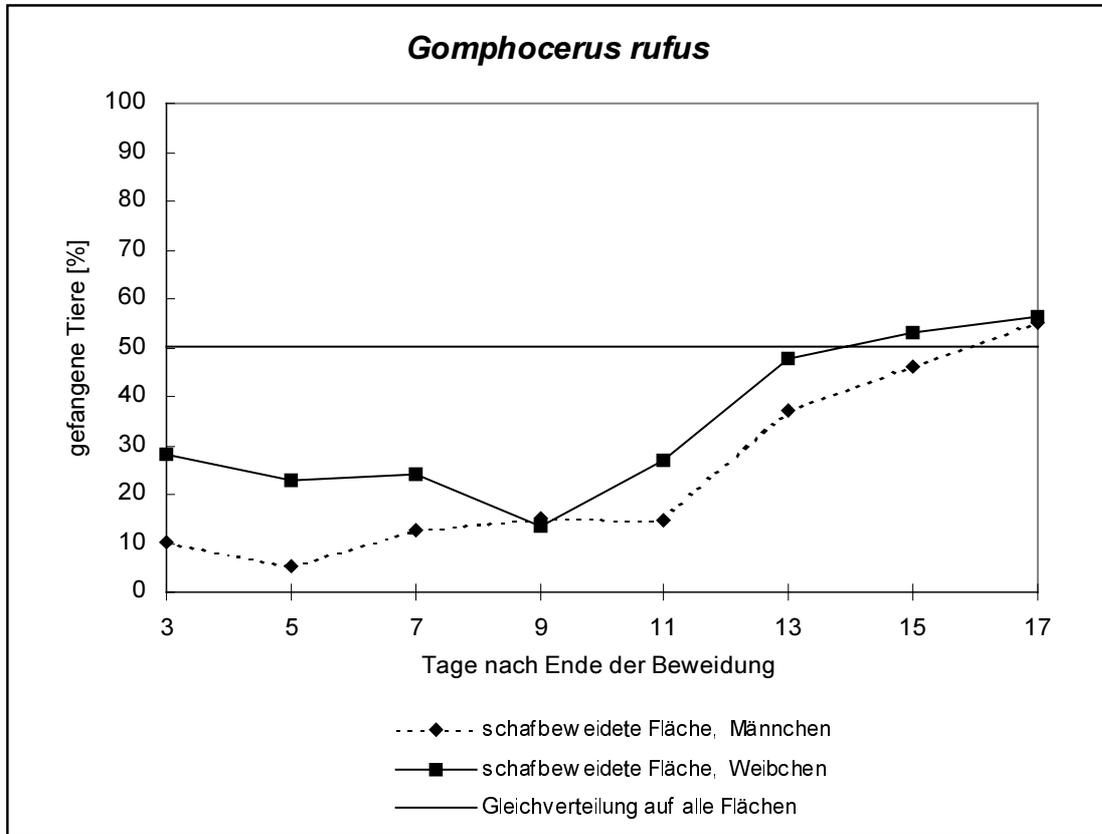


Abb. 22: Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche, Abundanzen von *G. rufus* auf der beweideten Fläche im Verhältnis zu den Abundanzen auf den angrenzenden Flächen, nach Geschlecht aufgliedert. Männchen: $\Sigma n=832$, Weibchen: $\Sigma n=1047$

5.4.2 Turnover

Die individuenbezogene Turnoverrate ist ein Maß für die Mobilität der Tiere. Sie gibt den Anteil der Tiere an, die innerhalb eines Tages ihren Aufenthaltsort (Fläche west, Weide, Fläche ost, außerhalb) gewechselt haben. Den Turnoverraten liegen Wiederfangdaten für die einzelnen Arten zugrunde (vgl. Tab. 22).

Tab. 22: Wiederfangraten, nach Art und Geschlecht aufgliedert

	<i>C. dorsatus</i>		<i>C. parallelus</i>		<i>G. rufus</i>	
	m	w	m	w	m	w
Wiederfangrate	68,8	73,3	-	71,6	-	70,8
n	28	38	(5)	17	(2)	11

Die daraus resultierenden Turnover-Raten unterscheiden sich für die untersuchten Arten nur geringfügig (vgl. Abb. 23).

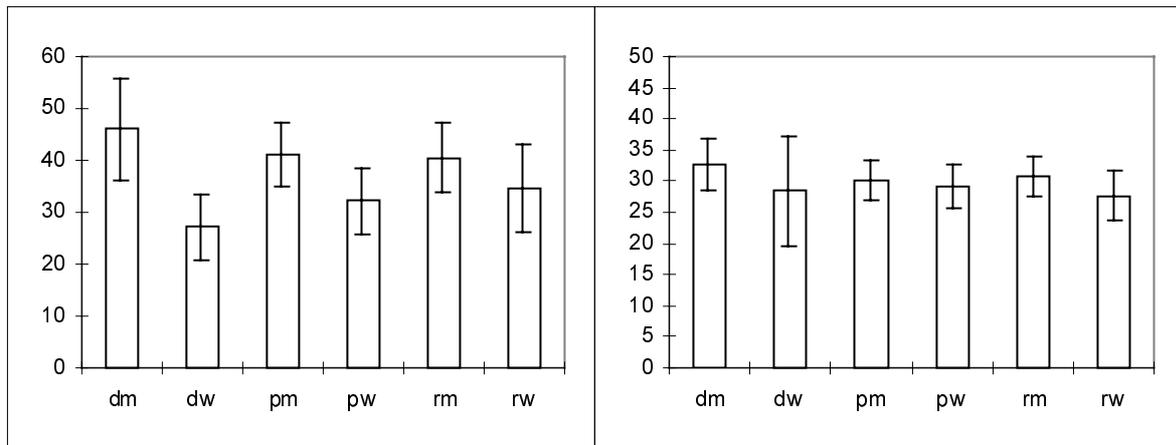


Abb. 23: Turnover-Raten [%], berechnet nach Formel (2) und (3) (vgl. Kapitel 4.5), dm = *C. dorsatus* Männchen, dw = *C. dorsatus* Weibchen, pm = *C. parallelus* Männchen, pw = *C. parallelus* Weibchen, rm = *G. rufus* Männchen, rw = *G. rufus* Weibchen

Die Turnover-Raten ergeben jedoch je nach Berechnungsmodus signifikante (eigene Formel) bzw. tendenzielle (nach MÜHLENBERG, modifiziert) Unterschiede im Vergleich der Männchen und Weibchen. Obwohl die Weibchen von *C. dorsatus* und *G. rufus* die Fläche schneller wiederbesiedeln als die Männchen (s. o.), ist ihre Turnoverrate geringer. Weibchen von *C. dorsatus* haben die geringste Turnoverrate und besiedeln die Fläche im Vergleich zu den Weibchen der anderen Arten am schnellsten. Es besteht also kein positiver Zusammenhang zwischen der Vagilität der Tiere und ihrer Besiedlungsgeschwindigkeit. Das Maß der Besiedlung wird demnach ausschließlich von der Attraktivität der Habitatstruktur bestimmt.

5.5 Lebens- und Reproduktionsdaten unter standardisierten Bedingungen

5.5.1 Eiablage und Ootheken

C. dorsatus legen ihre Ootheken an der Bodenoberfläche bzw. bis in 5 cm Höhe im Pflanzenfilz und an Grashorsten ab. Im Frühjahr finden sich die Ootheken häufig lose am Boden liegend, da die anhaftenden Pflanzenteile „abgewittert“ sind, oder unter der im Winter sich ausbreitenden Moosschicht verborgen (vgl. Abb. 24).

Die Ootheken sind von einem festen, dunkelbraunen Kokon mit zäher Außenhaut umgeben, deren glatte Oberfläche sich in ihrer Form den umgebenden Pflanzenteilen anpaßt. Eine je nach Ausformung des Kokons mehr oder weniger deutliche, abgeschrägte Vertiefung am oberen Ende des Kokons markiert die Sollbruchstelle für den Schlupf der Larven. In der Oothek liegen die Eier je nach Form der Oothek diagonal in mehreren Reihen angeordnet oder

zum Teil einzeln vom schaumigem, gehärteten Sekret umgeben. Die Maße der Ootheken streuen aufgrund ihrer variablen Form sehr stark. Die Länge beträgt 8,9 mm (6 -12 mm), die Breite 5mm (4-6 mm).

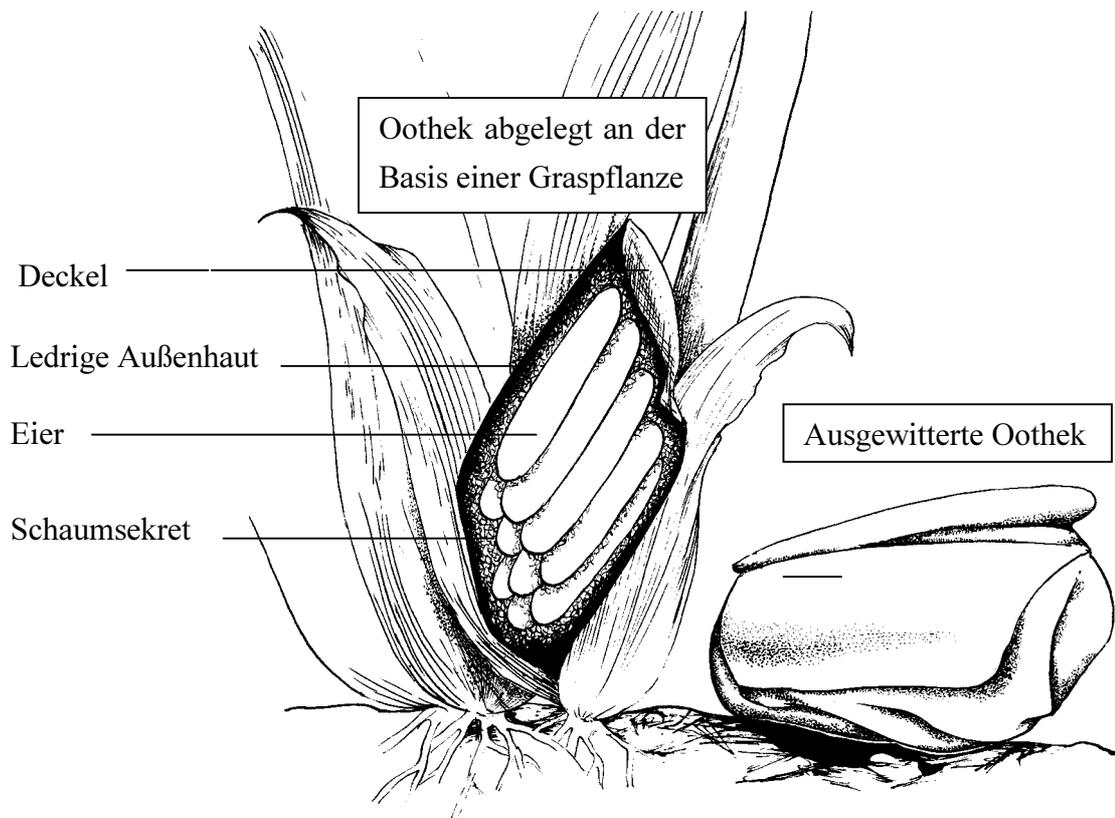


Abb. 24: Aufbau und Lage einer Oothek von *C. dorsatus*

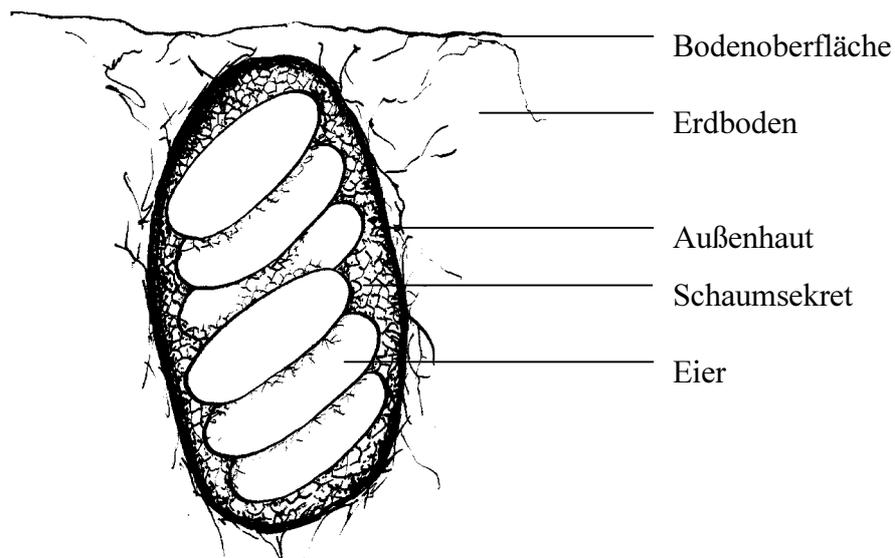


Abb. 25: Aufbau und Lage einer Oothek von *C. parallelus*

C. parallelus und *G. rufus* legen ihre Eier im Boden ab. Die Eier von *C. parallelus* sind in einer Oothek aus schaumigem Sekret eingebettet. Die dünne, aber stabile Außenhaut besteht

aus Bodenpartikeln, die beim Erhärten des Oothekensekrets fest eingebunden werden (WALOFF 1950). Die Oothek besitzt keinen Deckel. In der Oothek sind die Eier nur von einer dünnen Schicht des grobporigen Schaumsekrets umgeben und fest darin eingebettet. Meist liegen die Eier diagonal in drei Reihen übereinander angeordnet. Die Oothek wird senkrecht in die obersten Bodenschichten abgelegt, so daß sie 2 - 6mm mit Erde bedeckt ist (vgl. Abb. 25)

Wie die Gelege von *C. parallelus* werden die Ootheken von *G. rufus* einige Millimeter unter der Bodenoberfläche abgelegt. Entsprechend besteht ihre Außenhaut aus in das Drüsensekret eingebetteten Bodenpartikeln, die eine feste Umhüllung bilden. Der konkave Deckel der Oothek ist deutlich abgesetzt und befindet sich etwas seitlich am meist leicht gebogenen Vorderende der Oothek. Die Eier liegen im unteren Abschnitt der Oothek im schaumigen Drüsensekret eingebettet. Dieses ist deutlich dichter, weicher und umfangreicher ausgebildet als bei *C. parallelus*. Besonders der Abstand der Eier zum Vorderende der Oothek differiert deutlich. Im Gegensatz zu *C. parallelus* legt *G. rufus* die Eikokons bevorzugt flach unter die Bodenoberfläche, was die asymmetrische Lage des Deckels erklärt (vgl. Abb. 26). Der Deckel der Oothek mißt im Durchmesser ca. 2mm und liegt direkt an der Bodenoberfläche. Er ist im Frühjahr entweder offen sichtbar oder von einer Mooschicht bedeckt.

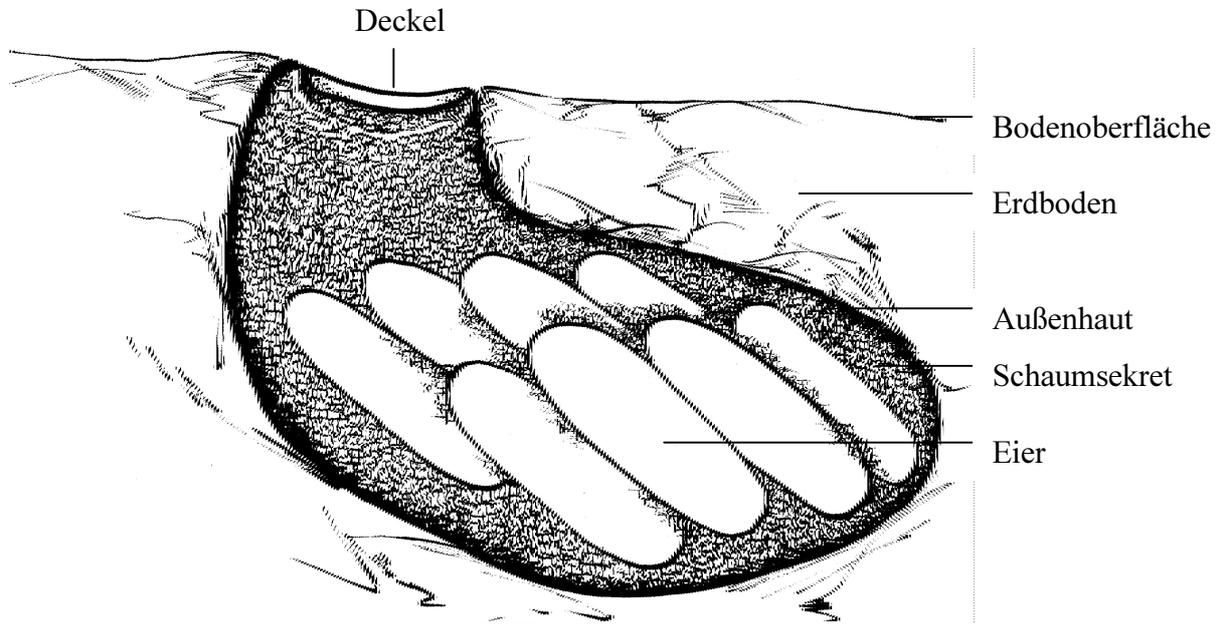


Abb. 26: Aufbau und Lage einer Oothek von *G. rufus*

5.5.2 Die Weibchen

Die Weibchen der untersuchten Arten legen durchschnittlich acht bis neun Tage nach der Imaginalhäutung erstmals Eier ab (vgl. Tab. 23). Sie haben zu diesem Zeitpunkt schon fast ihr

endgültiges Gewicht erreicht, auch das errechnete Gelegegewicht steigt bei den folgenden Ablagen kaum mehr an (Ausnahme: *C. parallelus*: Gewichtsverlust bei der ersten Ablage: 0,033g, Gewichtsverlust bei den folgenden Ablagen: 0,044g). Deutliche Unterschiede zeigen die drei untersuchten Arten in ihren Körpergewichten, im absoluten sowie relativen Gewichtsverlust durch die Eiablage sowie in den Ablagefrequenzen.

Tab. 23: Lebensdaten der unter standardisierten Bedingungen gehaltenen Weibchen, a:03.08. - 25.08.1997; b:2.10 - 11.10.1997

	<i>C. dorsatus</i>			<i>C. parallelus</i>			<i>G. rufus</i>		
	Wert	Stabw.	n	Wert	Stabw.	n	Wert	Stabw.	n
Schlupfgewicht [g] ^a	0,1273	0,0178	31	0,1058	0,0117	30	0,1292	0,0169	27
Tag der 1. Eiablage nach der Imaginalhäutung ^a	8,0	0,9616	28	8,2	0,6516	26	8,7	0,9759	15
Gewicht vor erster Ablage [g] ^a	0,2687	0,0243	30	0,2253	0,0231	25	0,2661	0,0251	15
Gewicht nach erster Ablage [g] ^a	0,2352	0,0227	30	0,1923	0,0264	25	0,2332	0,0256	15
Durchschnittlicher Gewichtsverlust bei erster Eiablage [g] ^a	0,0335	0,0116	30	0,033	0,0158	25	0,0329	0,0122	15
Gewichtsverlust in % Weibchengewicht ^a	14,2		30	17,1		25	14,1		15
Gewicht vor folgenden Ablagen [g] ^a	0,2813	0,0254	44	0,2382	0,0257	30	0,2722	0,0143	13
Gewicht nach folgenden Ablagen [g] ^a	0,2457	0,0238	44	0,1946	0,0332	30	0,2398	0,0194	13
Durchschnittlicher Gewichtsverlust bei folgenden Eiablagen [g] ^a	0,0356	0,0119	44	0,0435	0,0294	30	0,0324	0,0232	13
Gewichtsverlust in % Weibchengewicht ^a	14,5		44	22,4		30	13,5		13
Tage zwischen den Eiablagen (August) ^a	3,2	0,5816	44	3,6	0,6204	31	3,1	0,6405	13
Tage zwischen den Eiablagen (Oktober) ^b	3,2	0,5145	7	3,7	0,5164	18	3,5	0,5189	13

In den Körpergewichten unterscheidet sich die mikroptere Art *C. parallelus* von den zwei makropteren Arten *C. dorsatus* und *G. rufus* deutlich. Mit einem Körpergewicht von 0,225g vor der ersten, 0,238g vor den folgenden Ablagen ist sie die leichteste Art (*C. dorsatus*:

0,269g bzw. 0,281g, *G. rufus*: 0,266g bzw. 0,272, K-S-Test gegen *C. parallelus*: jeweils $p < 0,001$). Gleiches gilt für die Gewichte nach den Eiablagen. Die Gewichtsverluste bei der Eiablage weisen jedoch keine signifikanten Unterschiede auf, bei den späteren Ablagen tendiert *C. parallelus* sogar zu den größten Gewichtsverlusten mit 0,44g. Dies entspricht 22,4% ihres Körpergewichtes, bezogen auf das nach der Ablage gemessene Gewicht, gegenüber einem Gewichtsverlust von 14,5 bzw. 13,5% für *C. dorsatus* und *G. rufus*. Entsprechend benötigt *C. parallelus* die mit 3,58 Tagen die längste Zeit, um sich zwischen den Eiablagen zu regenerieren (*C. dorsatus*: 3,18 Tage, *G. rufus*: 3,08 Tage, U-Test gegen *C. parallelus* jeweils $p < 0,05$).

5.5.3 Eizahl / Gelege

Die maximale Eizahl / Gelege der untersuchten Arten ist über die Zahl der Ovarien auf zehn Eier festgelegt. Nur in Ausnahmefällen wurden elf Eier / Gelege festgestellt. Dies trat bei *C. dorsatus* in einem aus 352 Gelegen und bei *C. parallelus* in zwei aus 199 Gelegen auf, wobei

Tab. 24: Gelegegrößen und Fertilität der untersuchten Arten in den Jahren 1996 und 1997 von im Freiland bzw. unter Freilandbedingungen gehaltenen Weibchen, Zeiträume vgl. Kapitel 4.6, C. parallelus legte zwischen dem 17.08. und dem 30.08. nicht in die vorgesehenen Gefäße ab (vgl. Kapitel 6.1.2).

	<i>C. dorsatus</i>			<i>C. parallelus</i>			<i>G. rufus</i>		
	n (Gelege)	Mittlere Eizahl / Gelege	% toter Eier	n (Gelege)	Mittlere Eizahl / Gelege	% toter Eier	n (Gelege)	Mittlere Eizahl / Gelege	% toter Eier
1996									
21.8. - 5.9.	129	9,2	5,5	58	9,7	1,4	87	9,7	1,3
1997									
26.7.-03.8.				57	9,7	8,0			
04.8.-10.8.	23	8,4	2,1	46	9,5	2,3			
09.8.-16.8.	60	8,8	11,2	14	9,9	13,8			
17.8.-24.8.	61	8,6	1,1				71	9,4	3,9
25.8.-30.8.	41	8,3	0,6				34	9,5	1,9
31.8.-07.9.	38	8,5	7,6	24	9,4	1,8	64	9,4	0,7
2.10 - 11.10. ⁷	14	9,1	?	14	9,7	?	12	9,9	?
Gesamt 1997⁸	223	8,6	5,0	141	9,6	5,7	169	9,4	2,3

⁷Aus den Gelegen der im Freilandinsektarium gehaltenen Weibchen ermittelt, Anteil toter Eier wurde nicht untersucht

⁸Summe bezieht sich auf den Zeitraum vom 26.07.1997 - 07.09.1997

die zwei Gelege von *C. parallelus* vermutlich vom selben Weibchen stammen und auf eine erhöhte Ovarienzahl zurückzuführen sind.

C. dorsatus weist in beiden Untersuchungsjahren mit 9,2 bzw. 8,6 Eiern je Gelege die geringste Gelegegröße der untersuchten Arten auf (K-S-Test $p < 0,001$, MW-Test $p < 0,001$). Die Gelegegrößen der beiden übrigen Arten unterscheiden sich nicht signifikant (vgl. Tab. 24). Im saisonalen Verlauf bleibt innerhalb des Untersuchungszeitraums die Eizahl / Gelege konstant. Eine geringer Größe des ersten Gelege eines Weibchens kann nur bei *C. parallelus* indirekt aus dem geringeren Gewichtsunterschied vor und nach der ersten Ablage im Vergleich zu den Wertepaaren späterer Ablagen abgeleitet werden (vgl. Tab. 23).

5.5.4 Die Fertilität der Eier

Der Anteil der direkt nach der Ablage als tot diagnostizierten Eier beträgt zwischen 0,6 und 13,8%. Die Anteile zeigen keinen saisonalen Verlauf sondern schwanken klimaabhängig und in Abhängigkeit der natürlichen Fertilität der gehälterten Weibchen (vgl. Tab. 24).

Der hohe Anteil toter Eier in der Woche vom 9.8. - 16.8.1997 beruht auf der extrem trockenen und heißen Witterung, die die Eiablage von *C. parallelus* in den dargebotenen Sand erschwerte. Die Tiere wichen nach Möglichkeit aus und durchnagten das Kunststoffgitter, das sie vom Erreichen der Bodenoberfläche abhalten sollte. Die Zahl der in dieser Woche aufgefundenen Gelege ist entsprechend geringer und sie enthalten einen höheren Anteil durch Überhitzung abgestorbener Eier. Mit ähnlichen Schwierigkeiten hatten die Weibchen von *C. dorsatus* zu kämpfen, da diese ihre Eier bevorzugt nicht in die mit einer 1 - 2cm dicken Streuschicht abgedeckten Sandgefäße sondern in die Spalten der Versuchsanordnung ablegten. Gelege, die in an den Blechrahmen grenzende Ritzen abgelegt wurden, waren durch Sonneneinstrahlung von außen starker Überhitzung ausgesetzt.

Der Anteil toter Eier/Gelege zeigt allerdings unabhängig vom Ablagezeitpunkt eine Beziehung zur Gelegegröße. Gelege mit der maximalen Eizahl von zehn Eiern enthalten den geringsten Anteil toter Eier (bezogen auf die Eizahl pro Gelege). Kleinere Gelege enthalten durchschnittlich einen höheren Anteil unfruchtbarer Eier (vgl. Tab. 25).

Tab. 25: Anteil toter Eier (tote Eier / Gesamteizahl), aufgliedert nach Gelegegröße. Werte, die auf mehr als neun Gelegen beruhen, sind fett gekennzeichnet.

1996		<i>C. dorsatus</i>		<i>C. parallelus</i>		<i>G rufus</i>	
Gelegegröße (Eier / Gelege)	n (Gelege)	% tot	n (Gelege)	% tot	n (Gelege)	% tot	
5	1	0					
6	2	50,0					
7	3	0,0	1	0	1	42,9	
8	10	17,5	1	0	3	0,0	
9	40	7,8	4	5,56	17	1,3	
10	71	2,4	51	1,18	63	0,8	
Gesamt	129	5,5	58	1,4	87	1,3	

1997		<i>C. dorsatus</i>		<i>C. parallelus</i>		<i>G rufus</i>	
Gelegegröße (Eier / Gelege)	n (Gelege)	% tot	n (Gelege)	% tot	n (Gelege)	% tot	
5	7	14,3	1	60	1	100	
6	6	22,2	2	0	1	0	
7	32	3,6	3	0	9	0	
8	58	6,5	7	0	13	13,5	
9	52	4,3	24	4,2	29	1,5	
10	68	3,4	102	6,4	114	1,1	
11	1	18,2	2	0			
Gesamt	223	5,0	141	5,7	169	2,3	

5.5.5 Eigewichte

Die Eigewichte der untersuchten Arten differieren direkt nach der Eiablage sowohl im Frischgewicht als auch im Trockengewicht. Aufgrund der unterschiedlichen Wasserresorption der Eier ist die Streubreite der Frischgewichte erheblich, die Gesamtverteilung sowie die Mediane unterscheiden sich jedoch deutlich (vgl. Abb. 27).

Tab. 26: Eigewichte (frisch) aus dem Jahr 1996 über alle Untersuchungsflächen gemittelt

Eigewicht (frisch) [mg] (n = Anzahl der Gelege)	<i>C. dorsatus</i> (n=125)	<i>C. parallelus</i> (n=56)	<i>G. rufus</i> (n=85)
Min	1,97	2,00	2,24
1. Quartil	2,44	3,19	2,66
Median	2,57	3,33	2,93
3. Quartil	2,72	3,51	3,12
Max	3,49	4,70	4,18

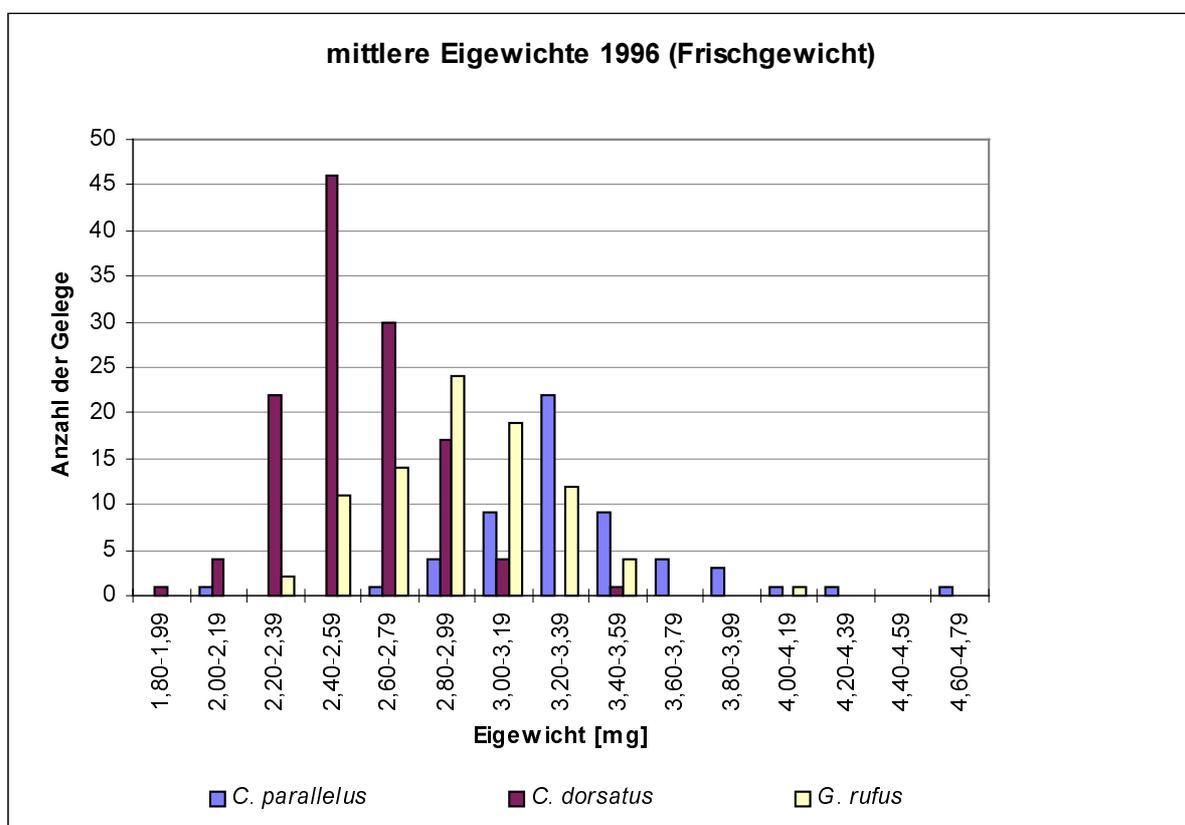


Abb. 27: Verteilung der Frischgewichte der drei untersuchten Arten im Jahr 1996 über alle Untersuchungsflächen gemittelt. *C. dorsatus*: n=125; *C. parallelus*: n=56; *G. rufus*: n=85 (Gelege)

Die Trockengewichte der Eier sind im Mittel um das 1,91-fache (*C. dorsatus* und *G. rufus*) bzw. um das 1,86-fache (*C. parallelus*) geringer als die jeweiligen Frischgewichte direkt nach Eiablage. Im Untersuchungszeitraum war das mittlere Trockengewicht der Eier konstant (vgl. Abb. 28).

Tab. 27: Trockengewichte [mg] der untersuchten Eier im Jahr 1997 *C. dorsatus*: 223 Gelege zu 13 Proben zusammengefaßt; *C. parallelus*: 191 Gelege zu 12 Proben zusammengefaßt; *G. rufus*: 169 Gelege zu 9 Proben zusammengefaßt

Art	<i>C. dorsatus</i>	<i>C. parallelus</i>	<i>G. rufus</i>
Trockengewicht [mg]	1,35	1,79	1,54
mittlerer Fehler des Mittelwertes	0,044	0,042	0,053

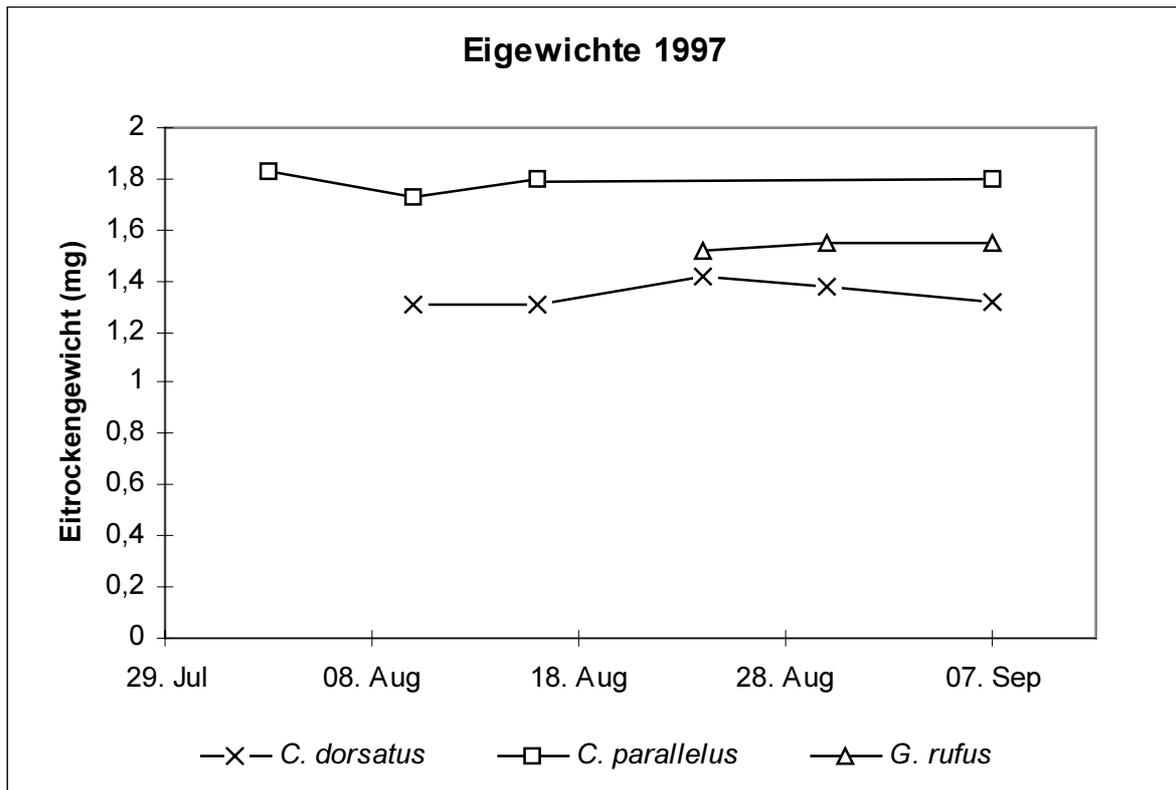


Abb. 28: Eitrockengewichte während der Untersuchungsperiode 1997, *C. dorsatus*: 223 Gelege zu 13 Proben zusammengefaßt; *C. parallelus*: 191 Gelege zu 12 Proben zusammengefaßt; *G. rufus*: 169 Gelege zu 9 Proben zusammengefaßt

5.5.6 Aufwand pro Gramm Weibchen

Weibliche Heuschrecken investieren einen bestimmten Anteil ihrer Energie in die Eiproduktion- und Ablage. Welchen Anteil an der gesamten Energiebilanz die Reproduktion einnehmen kann, wird von biotischen und abiotischen Faktoren, die gemeinsam die Habitatqualität ausmachen, bestimmt. Hierzu zählen klimatische Faktoren sowie das Nahrungsangebot und die Nahrungsqualität. Diese sind im Untersuchungsgebiet für alle Arten gleich. Differenzen zwischen den Arten sind in den Arten selbst begründet und können sich ergeben durch

- unterschiedlich intensive Futtermittelverwertung (KÖHLER et al. 1987, CHLODNY 1969)
- unterschiedlichen Körperbau (makropter/mikropter)
- unterschiedliche Aktivität (Energieverbrauch der Weibchen selbst)
- unterschiedlichen Aufwand für die Eiablage selbst (Kokonbildung)

Der Aufwand der Weibchen für die Reproduktion in einem gegebenen Zeitraum wird nach folgender Formel berechnet:

$$\text{Aufwand pro Zeiteinheit} = \frac{\text{Eigewicht} * \text{Eizahl} / \text{Gelege}}{\text{Weibchengewicht} * \text{Anzahl Tage zwischen zwei Eiablagen}}$$

Eigewicht: mittleres Frischgewicht [mg]

Weibchengewicht: Frischgewicht [mg] nach der 2. und folgenden Ablagen gemittelt

Der Aufwand für ein Weibchen über die gesamte Ablageperiode ist, gemessen an ihrem Körpergewicht und dem Gesamtgewicht der abgelegten Eier dimensionslos, der Aufwand pro Zeiteinheit [d] hat die Dimension 1/t. Zur Berechnung wurden sowohl mit den 1996 als auch 1997 ermittelten Gelegegrößen durchgeführt (Aufwand 1 bzw. Aufwand 2):

Tab. 28: Aufwand eines Weibchens für die Eiproduktion pro Zeiteinheit, berechnet mit den Gelegegrößen 1996 (Aufwand 1) und 1997 (Aufwand 2)

	<i>C. dorsatus</i>	<i>C. parallelus</i>	<i>G. rufus</i>
Aufwand 1 [1/d]	0,03033	0,04653	0,03847
Aufwand 2 [1/d]	0,02813	0,04580	0,03743

Nach beiden Abschätzungen ist die Eiproduktion bezogen auf Körpergewicht und Zeiteinheit für *C. parallelus* am höchsten, für *C. dorsatus* am niedrigsten. Die schwersten Eier (*C. parallelus*) werden also von den leichtesten Tieren produziert (vgl. Tab. 26, 19) und die relativ längere Spanne zwischen den Ablagen (vgl. Tab. 23) ändert nichts an dieser Relation. Das Gegenteil gilt für *C. dorsatus*: die Art mit den schwersten Weibchen produziert die leichtesten Eier und hat trotz einer höheren Legefrequenz den geringsten relativen Aufwand. Für *G. rufus* liegen die Ergebnisse exakt zwischen denen der genannten Arten: die Tiere sind fast so schwer wie *C. dorsatus*-Tiere, allerdings sind die Eier deutlich schwerer und *G. rufus* erreicht mit 3,08 Tagen die höchste Legefrequenz.

Um allerdings den Gesamtaufwand / Weibchen zu ermitteln, muß zusätzlich die Länge der Reproduktionsperiode berücksichtigt werden. Diese ist jedoch stark witterungsabhängig und

kann von Jahr zu Jahr erheblich schwanken. Der Gesamtaufwand / Weibchen errechnet sich demnach durch folgende Formel:

$$\text{Gesamtaufwand} = \frac{\text{Eigewicht} * \text{Eizahl} / \text{Gelege} * \text{Reproduktionszeit}}{\text{Weibchengewicht} * \text{Anzahl Tage zwischen zwei Eiablage } n}$$

Da die individuelle Lebensspanne eines Weibchens sowie die durchschnittliche Lebenserwartung schwer zu ermitteln sind, ist diese Berechnung lediglich als Abschätzung zu verstehen. Zwar hat *C. parallelus* durch seinen frühen Schlupf vermutlich die längste Reproduktionsperiode, dies wird allerdings durch das relativ frühere Absterben der Weibchen Anfang Oktober relativiert, während die spät schlüpfenden *G. rufus* erst durch die ersten starken Fröste Ende Oktober bzw. im November (vgl. Kapitel 3.2.2) absterben.

5.6 Flächenspezifische Eimortalität

Aus den unter standardisierten Bedingungen ermittelten Legefrequenzen wurden unter Berücksichtigung der Hälterungszeit und der Zahl der gehälterten Weibchen die Zahl der Gelege pro Hälterungsareal errechnet. Unter Einbeziehung der durchschnittlichen Eizahl der im jeweiligen Jahr aufgefundenen intakten Gelege wurde die Zahl der erwarteten Eier pro Areal bestimmt.

Die erwartete Eizahl pro Gelege differierte 1996/7 gegenüber 1997/8 für die in Zelten gehälterten Weibchen für keine der Arten signifikant. Die größten Abweichungen ergeben sich für *C. parallelus* (Mann-Whitney -U Test: $p > 0,05$, K-S Test: $p > 0,05$). Daher werden für die erwarteten Eizahlen der zerstörten und verschwundenen Gelege die gemittelten Eizahlen der intakten Gelege postuliert.

Die Eier wurden in folgenden Zuständen gefunden (nähere Erläuterungen vgl. Kapitel 4.7.2):

- schlupfbereit (incl. schon geschlüpfter Gelege)
- tot (keine erkennbare Ursache)
- vertrocknet
- verschimmelt
- gefressen

5.6.1 Die Eimortalität 1996/7

Die den Berechnungen zugrundeliegenden Eizahlen pro Gelege, pro Areal und pro Fläche sind für 1996/7 in Tab. 29 dargestellt. Fünf Weibchen von *C. parallelus* legen bei einer Hälterungszeit von 14 Tagen (vgl. Kapitel 4.7) und einem Zeitabstand von 3,58 Tagen

zwischen zwei Eiablagen (vgl. Tab. 23) im Mittel 19,5 Gelege in ein Hälterungsareal (Tab. 29). Auf der Summe von sechs Arealen pro Fläche werden demnach 117 Gelege erwartet. Für *C. dorsatus* mit einer durchschnittlichen Zahl von 3,18 Tagen zwischen zwei Eiablagen ergeben sich Erwartungswerte von 22 Gelegen pro Areal bzw. 132 Gelegen pro Untersuchungsfläche, für *G. rufus* mit 3,08 Tagen zwischen zwei Eiablagen werden 22,7 bzw. 136 Gelege postuliert.

Die Eizahlen der innerhalb der Areale gefundenen Gelege variieren zwischen 8,8 für *C. parallelus* und 9,25 für *G. rufus* (vgl. Tab. 29). Damit ist die Gelegegröße für *C. parallelus* deutlich geringer als für *C. dorsatus* und *G. rufus*. Diese Verhältnisse stimmen mit den in künstliches Substrat abgelegten Gelegen überein und differieren nicht signifikant. Aus der erwarteten Gelegezahl pro Fläche und pro Areal und der ermittelten Eizahl pro Gelege errechnen sich die Erwartungswerte für die Eizahlen pro Areal und Untersuchungsfläche.

Tab. 29: Erwartete Gelegezahl und erwartete Eizahl 1996/7 der Arten C. parallelus, C. dorsatus und G. rufus pro Areal und pro Fläche. Areal: Grundfläche eines Hälterungszeltes (345cm²), Fläche: Untersuchungsfläche, beprobt auf jeweils sechs Arealen

	Erwartete Gelegezahl / Areal	Erwartete Gelegezahl / Fläche	Durchschnittl. Eizahl/Gelege 1996/7	Erwartete Eizahl /Areal 1996/7	Erwartete Eizahl /Fläche 1996/7
<i>C. parallelus</i>	19,5	117	8,80	172	1030
<i>C. dorsatus</i>	22,0	132	9,17	202	1211
<i>G. rufus</i>	22,7	136	9,25	210	1258

Der Anteil der schlupfbereiten Eier variiert auf den Flächen zwischen 54% (*C. dorsatus* auf der Brache, Abb. 29) und 5% (*G. rufus* auf der Mulchwiese, Abb. 31). Der Anteil der verschwundenen Eier variiert für *C. dorsatus* zwischen 26% (Brache) und 59% (Mulchwiese). Von *C. parallelus* konnten zwischen 53% und 67% der berechneten erwarteten Eier nicht mehr nachgewiesen werden, für *G. rufus* zwischen 66% (Brache) und 69% (Mulchwiese und Mähwiese). Im folgenden Abschnitt wird der Zustand der Eier nach Art und Fläche differenziert dargestellt.

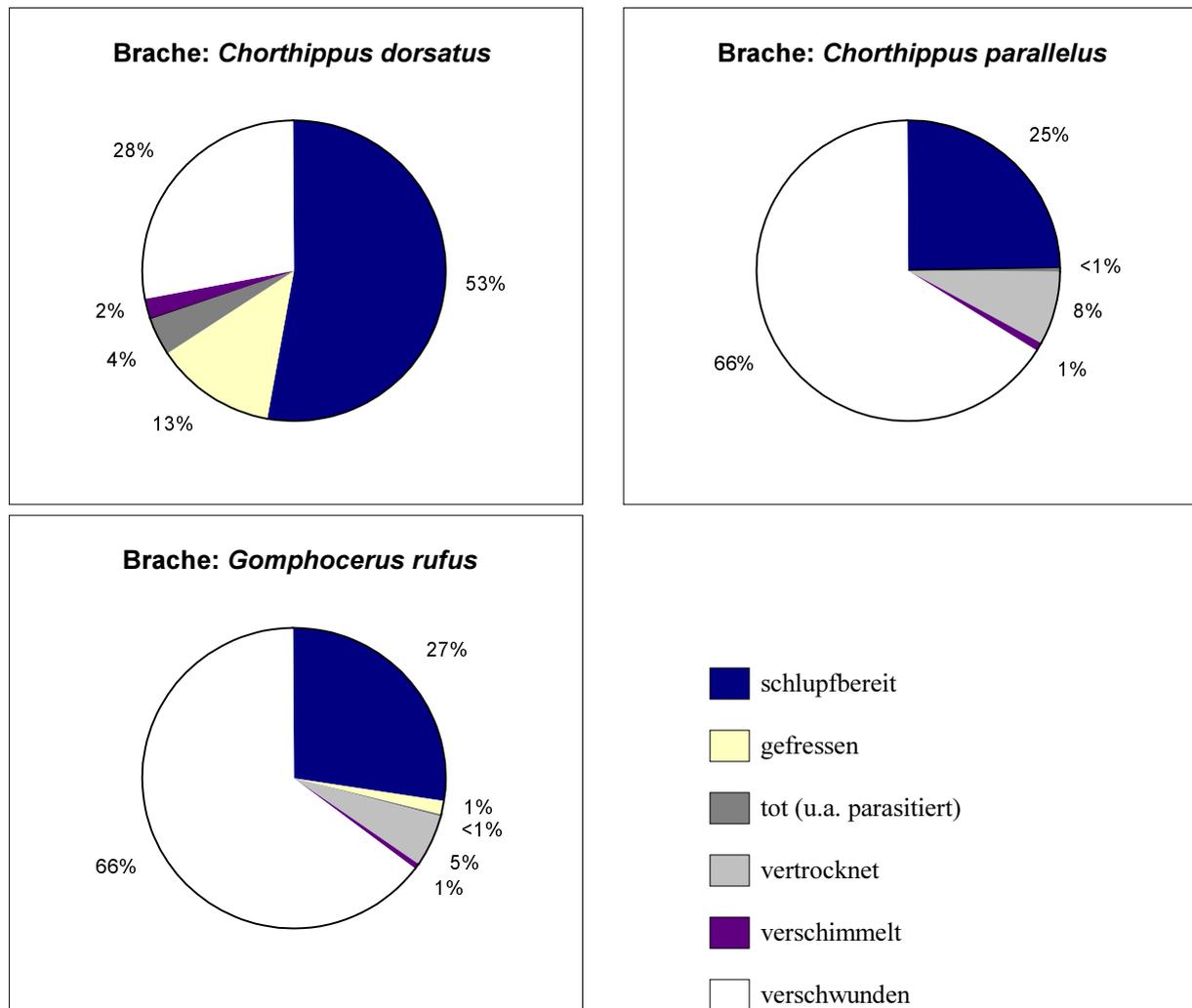


Abb. 29: Zustand der Eier von *C. dorsatus*, *C. parallelus* und *G. rufus* auf der Fläche WL im Frühjahr 1997

Auf der Brachfläche erreicht *C. dorsatus* mit 53% den höchsten Anteil schlupfbereiter Eier auf allen Flächen. Auf dieser Fläche sind nur 28% der Gelege von *C. dorsatus* verschwunden, mit 13% gefressenen Eiern liegt der Verlust zwischen dem auf der Mähwiese mit 26% und dem auf der Mulchwiese mit 8%. 2% der Gelege sind vertrocknet. Gleiches gilt für jeweils ein Gelege von *C. parallelus* und *G. rufus*. 8% der Gelege von *C. parallelus* und 5% der Gelege von *G. rufus* sind verschimmelt. Deren Anteile schlupfbereiter Eier liegen für *C. parallelus* mit 25% zwischen den Werten auf der Mähwiese (18%) und denen der Mulchwiese (31%). Eine potentielle Schlupfrate von 27% für *G. rufus* liegt über den entsprechenden Werten auf der Mähwiese (5%) und denen der Mulchwiese mit 22%. Die hohen Schlupfraten aller drei Arten stehen nicht in Übereinstimmung mit den gemessenen Dichten der Larven (OTT 1995) und Adulti (vgl. Abb. 14).

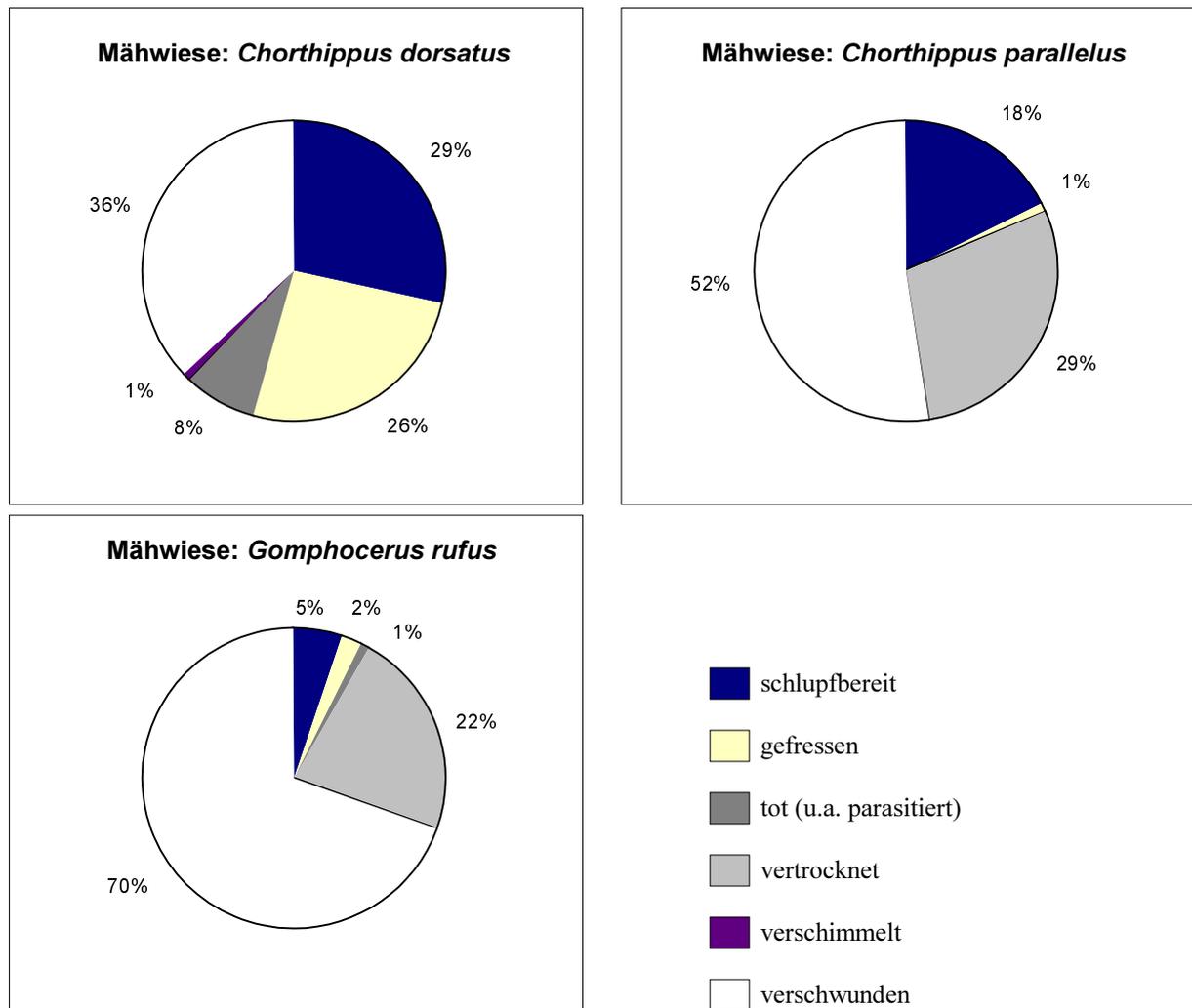


Abb. 30: Zustand der Eier von *C. dorsatus*, *C. parallelus* und *G. rufus* auf der Fläche WH im Frühjahr 1997

Auf der Mähwiese erreicht *C. dorsatus* mit 29% schlupfbereiten Eiern die höchste Überlebensrate der Eier, *G. rufus* mit 5% dagegen die geringste. Der Anteil schlupfbereiter Eier bei *C. parallelus* liegt mit 18% zwischen diesen Werten und ist im Vergleich zu den anderen Flächen für *C. parallelus* eher gering. Beide im Boden ablegenden Arten *C. parallelus* und *G. rufus* haben mit 29 bzw. 22% hohe Verluste durch das Vertrocknen von Gelegen zu verzeichnen. Die vertrockneten Eier von *C. parallelus* stammen zu 41% aus Gelegen, die gesamt vertrocknet waren, für *G. rufus* betrug dieser Anteil 91%. Für *C. parallelus* konnten außer einem Anteil von <1% gefressenen Eiern keine weiteren Verlustursachen ausgemacht werden. Ein Teil der Eier von *G. rufus* waren dagegen aus unbestimmter Ursache abgestorben (1%) oder gefressen worden (2%). Der Anteil der leergefressen aufgefundenen Eikokons von *C. dorsatus* ist mit 26% im Vergleich der Arten und der Flächen hoch. Ein Gelege von *C. dorsatus* mit zehn Eiern war verschimmelt, 8% der Eier waren aus unbestimmbarer Ursache abgestorben. Der Anteil der Gelege, die nicht mehr aufgefunden werden konnten, variiert zwischen 36% (*C. dorsatus*) und 70% (*G. rufus*).

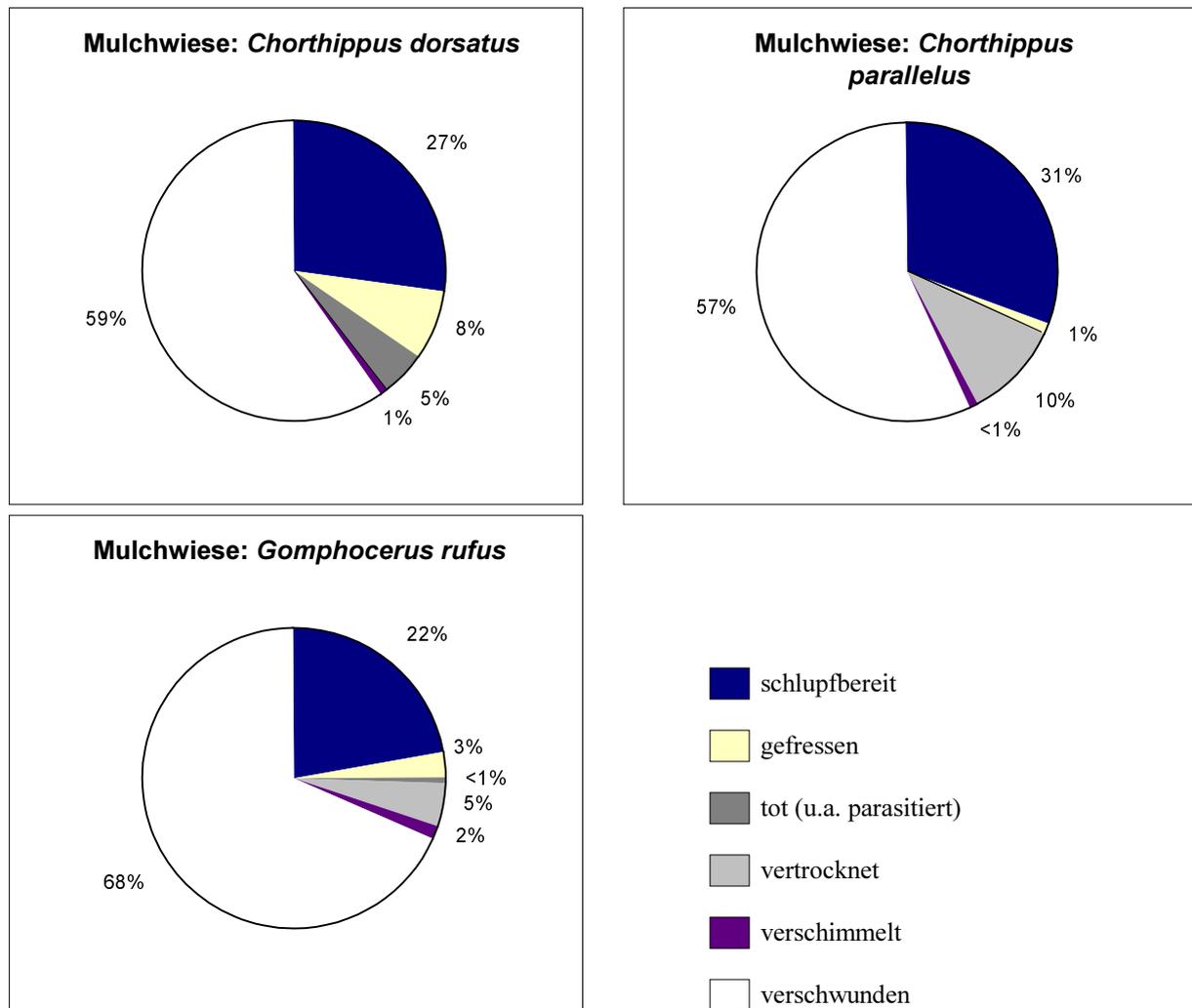


Abb. 31: Zustand der Eier von *C. dorsatus*, *C. parallelus* und *G. rufus* auf der Fläche WM im Frühjahr 1997

Auf der Mulchwiese hat *C. parallelus* mit 31% die höchsten potentiellen Schlupfraten zu verzeichnen, dicht gefolgt von *C. dorsatus* mit 27% und *G. rufus* mit 22%. 8% der Gelege von *C. dorsatus*, 3% der Gelege von *G. rufus* und 1% der Gelege von *C. parallelus* konnten als gefressen identifiziert werden. Die Verluste durch vertrocknete Eier bzw. ganze vertrocknete Gelege belaufen sich für *G. rufus* auf 5%, und für *C. parallelus* auf 10%. Der Anteil der verschimmelten Gelege ist mit 2% der Gelege von *G. rufus* (zwei Gelege), 1% der Gelege von *C. dorsatus* und unter 1% der Gelege von *C. parallelus* (jeweils ein Gelege) gering. Die Anteile der nicht aufgefundenen Gelege variieren zwischen 57% (*C. parallelus*) und 68% (*G. rufus*).

Vier der sechs Areale (Nr. 3 - 6, vgl. Tab. 30), auf denen *G. rufus* gehältert wurde, befanden sich auf einer Fläche, auf der im Winter Holzschnitt verbrannt wurde, wovon eine bis zu 1cm dicke Schicht Asche und Holzkohle zurückblieb. Dies hatte jedoch keine negative Auswirkung auf die Schlupf- oder auf die Verlustrate. Von einer Verzerrung der Ergebnisse durch eine Zerstörung von Gelegen kann nicht ausgegangen werden.

Tab. 30: Aufgliederung der Überlebens- und Verlustraten von *G. rufus* auf der Fläche WM nach Untersuchungsarealen; die Areale 3 - 6 waren in den Wintermonaten unter einer (einmalig genutzten) Feuerstelle gelegen.

	Einzelareale						Durchschnitt		
	1	2	3	4	5	6	1-2	3-6	gesamt
schlupfbereit	19	68	25	53	81	32	43,5	47,8	46,3
gefressen	9,3	0	0	3	6	18,5	4,65	6,88	6,1
vertrocknet	8	1	6	18	18	8	4,5	12,5	9,8
verschimmelt	0	0	10	0	0	9,3	0	4,83	3,2
tot (sonstiges)	0	0	0	0	0	6	0	1,5	1
verschwunden	173	141	169	136	105	136	157	136	143

5.6.2 Die Eimortalität 1997/8

Die erwarteten Gelegezahlen pro Areal und Untersuchungsfläche (Tab. 31) leiten sich aus der Anzahl gehälterter Weibchen, der Hälterungsdauer und der artspezifischen Eiablagefrequenz ab (vgl. Kapitel 5.6.1). Den erwarteten Eizahlen werden die durchschnittlichen Eizahlen pro Gelege der innerhalb der Areale gewonnenen Gelege zugrundegelegt. Diese differieren zwischen den Jahren 1996/7 und 1997/8 geringfügig (vgl. Tab. 29). Die Erwartungswerte für die Eizahlen variieren pro Areal und pro Fläche variieren zwischen den Jahren jedoch nur gering.

Tab. 31: Erwartete Gelegezahl und erwartete Eizahl 1997/98 der Arten *C. parallelus*, *C. dorsatus* und *G. rufus* pro Areal und pro Fläche. Areal: Grundfläche eines Hälterungszeltes, (345cm²) Fläche: Untersuchungsfläche, beprobt auf jeweils sechs Arealen

	Erwartete Gelegezahl / Areal	Erwartete Gelegezahl / Fläche	Durchschnittl. Eizahl/Gelege 1997/8	Erwartete Eizahl /Areal 1997/8	Erwartete Eizahl /Fläche 1997/8
<i>C. parallelus</i>	19,5	117	9,05	176	1058
<i>C. dorsatus</i>	22,0	132	9,16	202	1210
<i>G. rufus</i>	22,7	136	9,22	209	1254

Den Winter 1997/8 überstanden die Eier von *C. parallelus* mit 37% schlupfbereiten Eiern besser als die von *C. dorsatus* mit 17%. Der Anteil der überlebenden und der aufgefundenen Eier insgesamt wird für *C. parallelus* zudem dadurch geschmälert, daß sich auf einem Areal im Frühjahr ein Ameisenbau errichtet wurde, was die Anzahl der aufgefundenen Gelege auf vier (gegenüber 2 x neun, zwölf, 15 und 20) verringerte. Diese waren jedoch nicht geschädigt und enthielten zwischen zwei und acht schlupfbereiten Eiern. Der Anteil von überlebenden Eiern von *G. rufus* ist mit 4% vergleichbar mit dem Ergebnis von 1996/7 mit 5%.

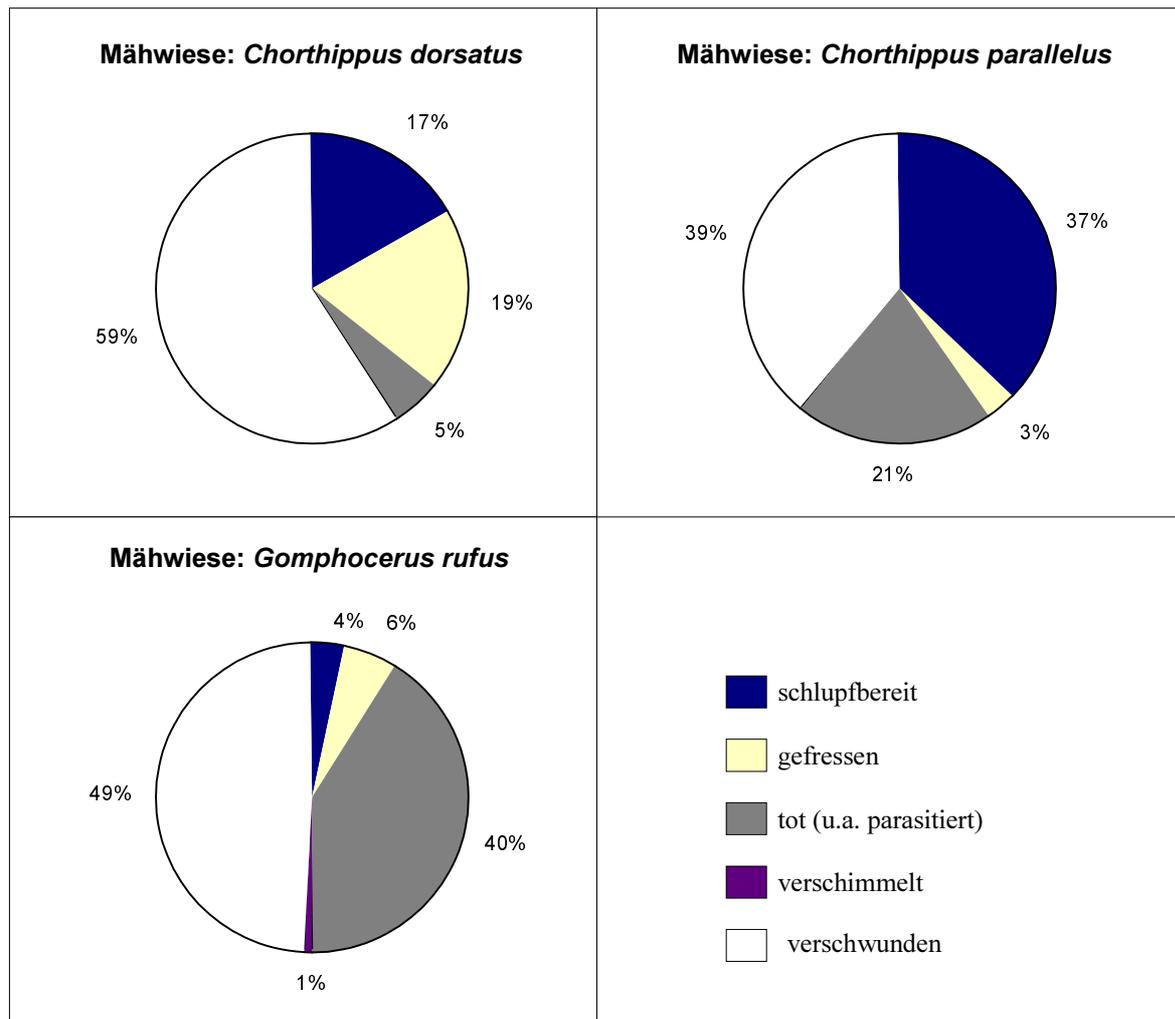


Abb. 32: Zustand der Eier von *C. dorsatus* (n Gelege = 53), *C. parallelus* (n Gelege = 69) und *G. rufus* (n Gelege = 68) auf der Fläche WH im Frühjahr 1998

Auf der Mähwiese konnten keine Eier als vertrocknet identifiziert werden, was ein Absterben aufgrund von Wassermangel zu einem frühen Entwicklungsstadium nicht ausschließt. Der Anteil der aus nicht identifizierbarer Ursache abgestorbenen Eier ist für *G. rufus* mit 40% am höchsten, und für *C. dorsatus* mit 5% am geringsten. Einige der vollständig toten Gelege von *G. rufus* waren schon mit feinen Wurzeln durchzogen. *C. dorsatus* hat mit 19% die höchste Rate gefressener Gelege. Nur 6% der Gelege von *G. rufus* und 3% der Gelege von *C. parallelus* konnte eindeutig als gefressen identifiziert werden. Der Anteil von 39% verschollenen Eiern ist der für im Boden abliegende Arten geringste ermittelte Wert. Dagegen waren 59% der Gelege von *C. dorsatus* und 49% der Gelege von *G. rufus* nicht mehr auffindbar. Lediglich ein Gelege von *G. rufus* war verschimmelt.

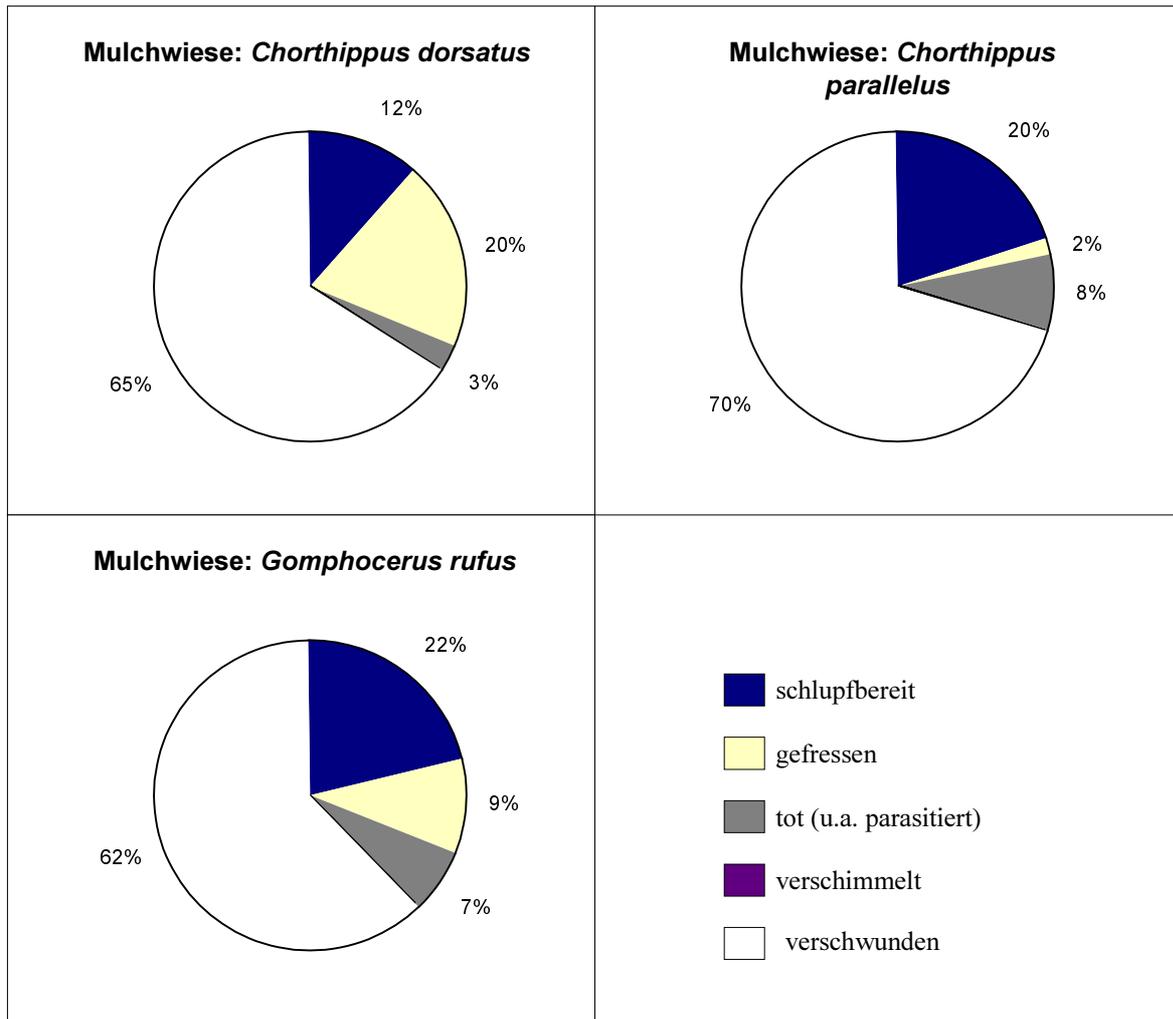


Abb. 33: Zustand der Eier von *C. dorsatus* (n Gelege = 46), *C. parallelus* (n Gelege = 37) und *G. rufus* (n Gelege = 52) auf der Fläche WM im Frühjahr 1998

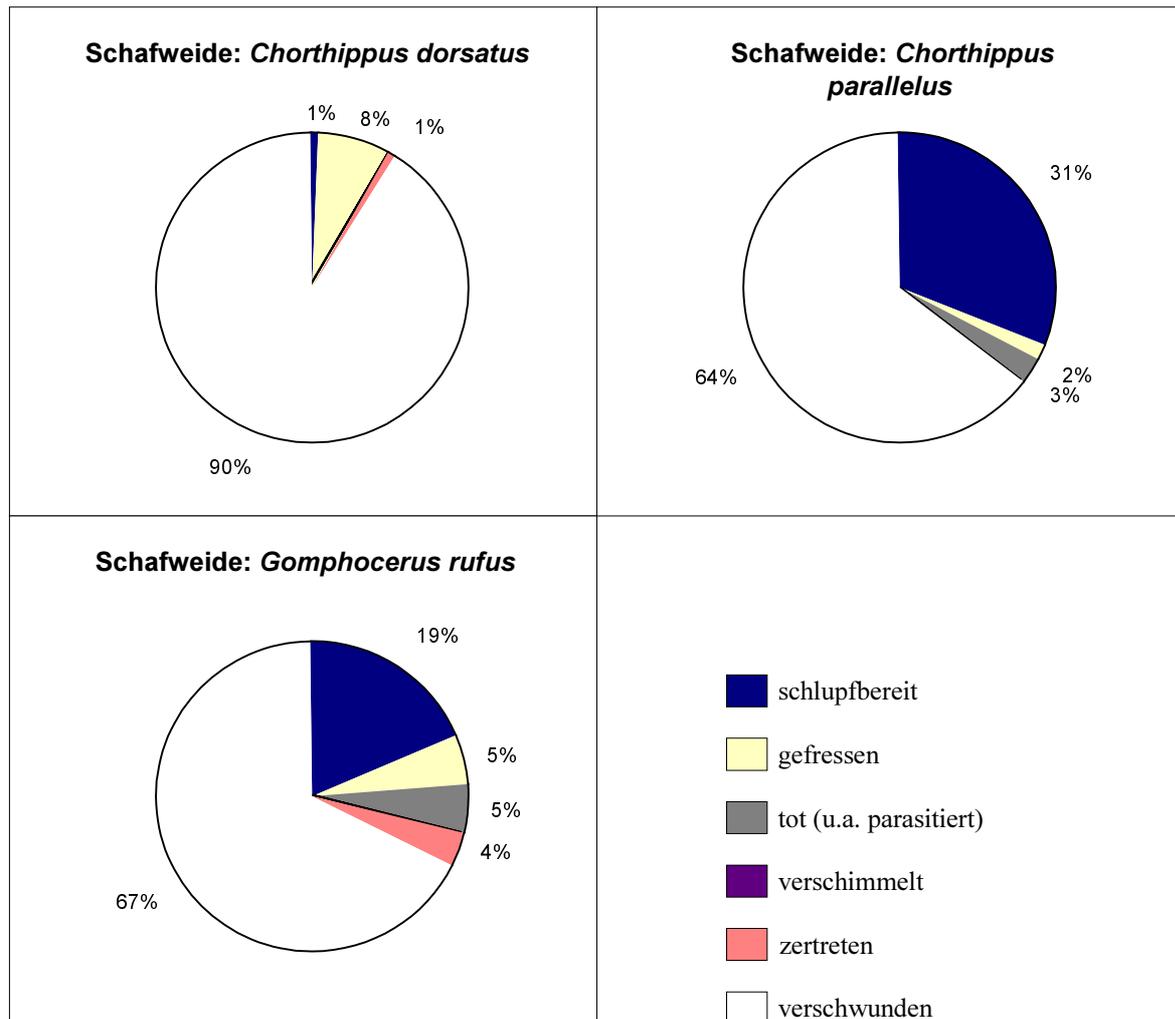
Auf der Mulchwiese ist der potentielle Schlupferfolg der drei untersuchten Arten mit 12% (*C. dorsatus*) bis 22% (*G. rufus*) vergleichsweise ähnlich. Auch der Anteil der verschwundenen Eier differiert nur gering zwischen den Arten (62% bei *G. rufus*, 65% bei *C. dorsatus*, 70% bei *C. parallelus*). Der Anteil der leergefressenen Gelege differiert von 20% für *C. dorsatus* bis zu 2% für *C. parallelus*.

9% der Gelege von *G. rufus* wurden als leergefressen identifiziert. Leergefressene Gelege befanden sich vorwiegend in den Arealen, deren Oberfläche wenig mit Moos bedeckt war. In den dicht mit Moos bewachsenen Arealen war der Anteil der intakten Gelege höher (vgl. Tab. 32). Diese befanden sich in der Mooschicht direkt an der Bodenoberfläche.

Von keiner Art waren Gelege verschimmelt, obwohl die Areale im Herbst von Mulchschwaden bedeckt waren.

Tab. 32: Zustand der Eier von *G. rufus* auf den sechs Arealen der Mulchwiese [Anzahl Eier]

Areal	1	2	3	4	5	6
schlupfbereit	63	68	37	34	47	30
gefressen	9	0	18	19	37	35
tot	22	27	5	3	17	2
Zustand des Areal	weitgehend vermoost	weitgehend vermoost	teilweise vermoost	teilweise vermoost	moosfrei	teilweise vermoost

Abb. 34: Zustand der Eier von *C. dorsatus* (n Gelege = 12), *C. parallelus* (n Gelege = 41) und *G. rufus* (n Gelege = 47) auf der Fläche SU im Frühjahr 1998

Auf der Schafweide waren im Frühjahr nach der ersten Beweidung zwischen 64 und 90% der Eier verschollen. Den größten Verlust erlitt die Art *C. dorsatus*, die ihre Eier oberflächlich ablegt. Von den noch auffindbaren Gelegen von *C. dorsatus* waren die meisten (8% der Gesamtmenge) leergefressen, nur 1% der Eier (= ein Gelege) war schlupfbereit. Den größten potentiellen Schlupferfolg hatte *C. parallelus* mit 31% zu verzeichnen, die Überlebensrate für *G. rufus* lag bei 19%. Mindestens 4% der Gelege von *G. rufus* waren durch die Trittbelastung

während der Beweidung zerquetscht worden, der Anteil kann höher sein, wenn die Gelege durch die Trittbelastung zur Unkenntlichkeit zerstört wurden. Es wurden keine Gelege von *C. parallelus* mit expliziten Trittverletzungen festgestellt.

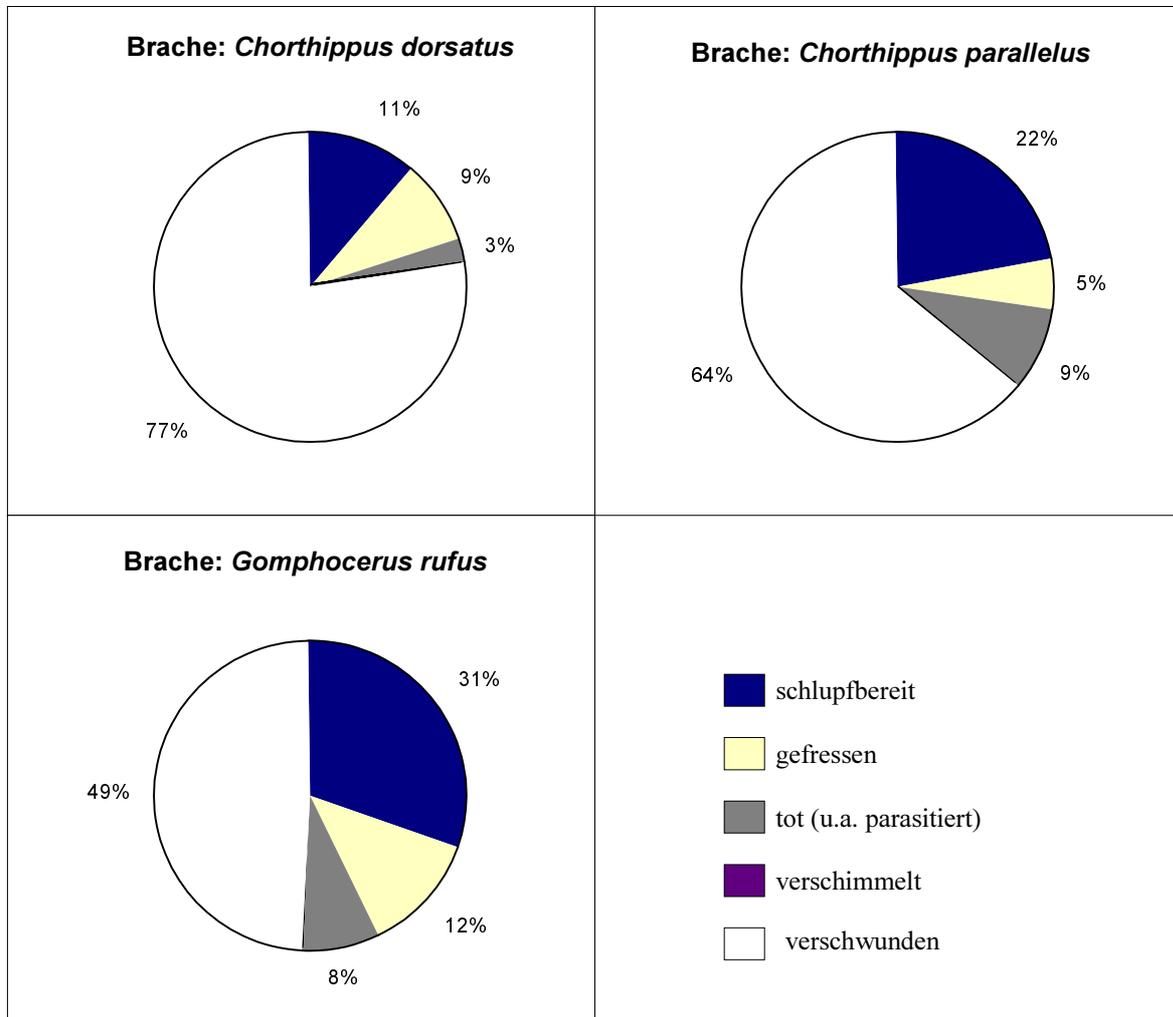


Abb. 35: Zustand der Eier von *C. dorsatus* (n Gelege = 30), *C. parallelus* (n Gelege = 43) und *G. rufus* (n Gelege = 69) auf der Fläche WL im Frühjahr 1998

Im Winter 1997/8 lagen in der Brachfläche die Überlebensraten für *G. rufus* mit 31% am höchsten, am geringsten waren die von *C. dorsatus* mit 11%. *C. dorsatus* erlitt die größten Verluste durch verschollene Gelege mit 77%. Zwischen 5% (*C. parallelus*) und 12% (*G. rufus*) der Eier wurden gefressen. Drei der 69 Gelege von *G. rufus* waren nicht in den Boden sondern in den bodennahen abgestorbenen Pflanzenfilz abgelegt, diese waren alle leergefressen. Vier von sechs aufgefundenen *C. parallelus*-Gelegen eines Areals waren ebenfalls oberirdisch abgelegt, diese waren zur Hälfte leergefressen.

Die vorliegenden Untersuchungen belegen, daß die Überlebensraten der Eier im Boden je nach Art und Fläche differieren und zudem jährlichen Schwankungen unterlegen sind. Die Überlebensraten unterscheiden sich zwischen den verschiedenen gemanagten Flächen bei *C.*

dorsatus und *G. rufus* am stärksten. Der Anteil schlupfbereiter Eier von *C. dorsatus* schwankt zwischen 1% und 53% (Schafweide 1997/1998 bzw. Brachfläche 1996/1997), für *G. rufus* zwischen 4% und 27% (Mähwiese 1997/8 bzw. Brache 1996/7). Die Anteile schlupfbereiter Eier von *C. parallelus* variieren am deutlichsten zwischen den Untersuchungsjahren von 18% bis 37% (Mähwiese 1996/1997 bzw. Mähwiese 1997/8). Unter Berücksichtigung der Legeaktivität und der Adultdichten im Vorjahr auf den einzelnen Flächen können aus den Überlebensraten der Eier die flächenspezifischen Schlupfdichten der ersten Larvenstadien im Folgejahr ermittelt werden.

5.7 Managementeinfluß auf den Reproduktionserfolg

5.7.1 Populationsmodellierung und flächenspezifische Eidichten

Die Eidichten der einzelnen Untersuchungsflächen berechnen sich aus der Individuendichte der Weibchen auf der betreffenden Fläche und aus der Legeaktivität.

Die Legeaktivität ist definiert als Zahl abgelegter Eier / Zeiteinheit und kann durch folgende Formel berechnet werden:

$$\text{Legeaktivität} : \frac{\text{Mittlere Gelegegröße}}{\text{Ablageperiode}}$$

Die Individuendichte im Jahresverlauf läßt sich aus den gemessenen Individuendichten berechnen. Zur Abschätzung des Populationsverlaufs wurden folgende Annahmen gemacht:

Die Schlupfkurve steigt über mehrere Wochen an, was aus einer Streckung des Schlupftermins resultiert, da die Eipopulation einen Schlupfpolymerphismus aufweist (KÖHLER 1984).

- Für die Schlupftermine wurde eine Gauß-Verteilung angenommen.
- Für Dichte der folgenden Juvenilstadien im Zeitverlauf wurde eine Gauß-Verteilung angenommen. Diese Annahme ist eine Vereinfachung, da in die Dichte eines bestimmten Juvenilstadiums sowohl die Häutung zu diesem Stadium, die Häutung zum nächsten Juvenilstadium sowie die tägliche Mortalitätsrate eingehen. Daß die Dichtekurven der letzten Juvenilstadien sich jedoch annähernd mit einer Gauß-Verteilung modellieren lassen, zeigen verschiedene Populationsuntersuchungen (KÖHLER & SCHÄLLER 1981, OTT 1995).
- Die Population stirbt mit Einsetzen der ersten Nachtfröste ab.

Die Verteilung des Larvenschlupfes über die Zeit läßt sich vereinfacht durch folgende Funktion darstellen (Gauß-Verteilung (aus BRONSTEIN & SEMENDJAJEW):

$$l(i) = c_{fl} * \frac{1}{\sigma * \sqrt{2\pi}} * e^{-\frac{1}{2} \frac{i^2}{\sigma^2}}$$

- σ = Streubreite der Gauß-Funktion
 c_{fl} = Faktor zur Anpassung der Individuendichte
 i = Zeitpunkt der Beobachtung der Larvendichte

Entsprechend der zeitlichen Streuung der Larven sind die Termine der Adulthäutungen ebenfalls über eine - zeitlich verschobene - Gaußkurve abzubilden.

Für das Imaginalstadium werden die täglichen Dichten der Tiere, die sich zum Imago häuten, berechnet. Diese erleiden ein tägliches Mortalitätsrisiko, das mit der fortschreitenden Jahreszeit ansteigt. Das Mortalitätsrisiko wurde in Anpassung an die Dichtekurven der aggregierten Populationsdaten der Jahre 1994 - 1997 wie folgt ermittelt:

$$\text{tägliche Mortalität} = m * \left(1 + \frac{t^2}{50}\right)$$

- m = artspezifische Grundmortalität
 t = Tag der Beobachtung der Populationsdichte der Adulti

Zur Berechnung der Individuendichte an einem gegebenen Tag wird die Zahl der berechneten gehäuteten Tiere jedes vorangegangenen Tages um den Faktor ihres Mortalitätsrisikos gemindert und summiert.

$$a(t) = c_{fl} * \sum_{i=0}^t \left(\frac{1}{\sigma * \sqrt{2\pi}} * e^{-\frac{i^2}{2\sigma^2}} * \left(1 - m * \left(1 + \frac{t^2}{50}\right)\right)^{(t-i)} \right)$$

- $a(t)$ = Individuendichte der Adulti am Tag t
 t = Tag der Beobachtung der Populationsdichte der Adulti
 i = Zeitpunkt der Adulthäutung der beobachteten Adulti
 σ = Streubreite der Gauß-Funktion
 c_{fl} = Faktor zur Anpassung der Larvendichte
 m = Grundmortalität

Das Ergebnis ist eine linkslastige Verteilungsfunktion (Abb. 36).

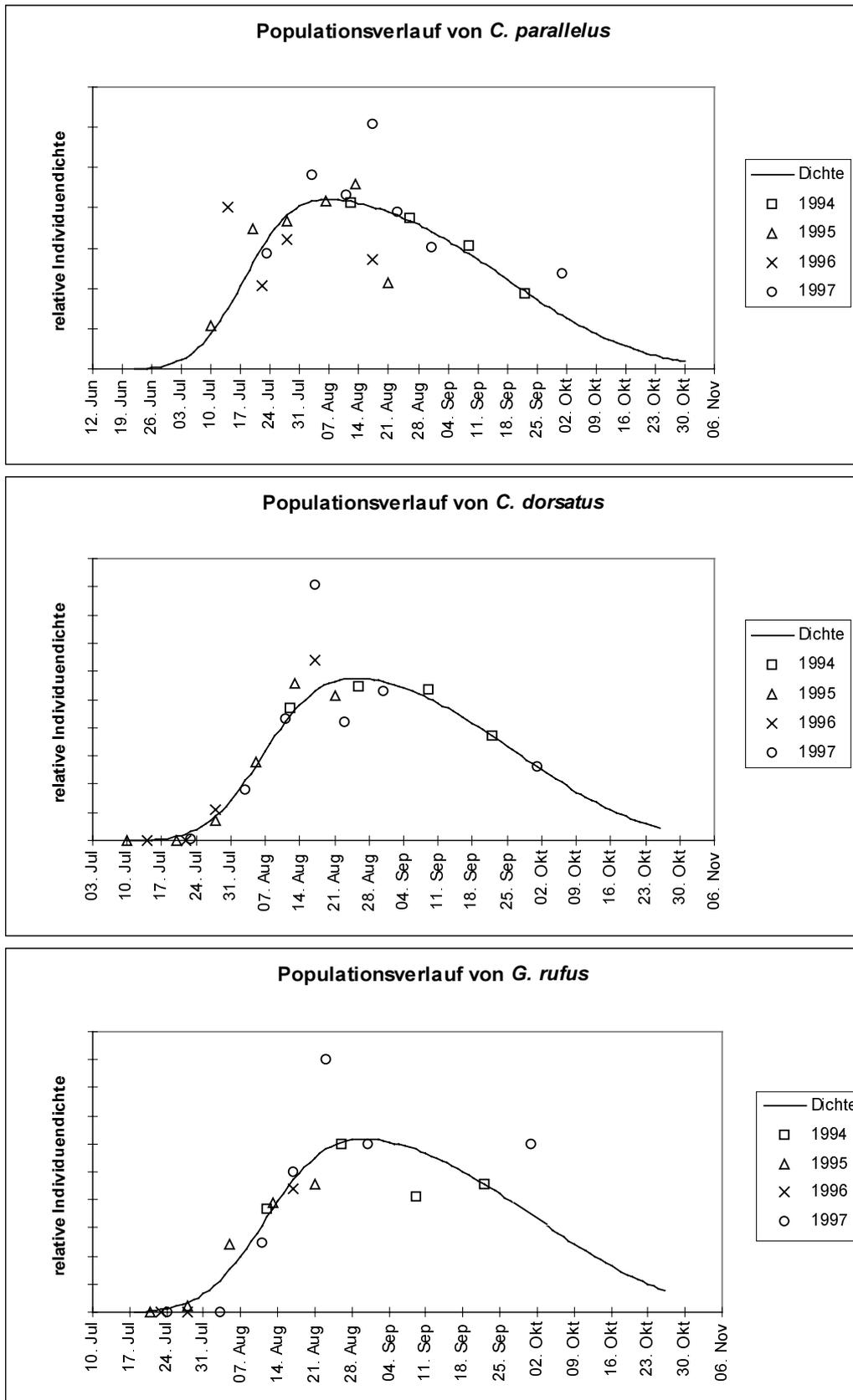


Abb. 36: Berechnete Standardpopulationskurven, über die Jahre 1994 - 1997 und über alle Flächen gemittelt. Relative Individuendichte: vgl. Kapitel 4.8, Kurvenparameter nach Augenmaß angepaßt

Für die drei untersuchten Arten wurden folgende Parameter ermittelt:

Tab. 33: Kennzahlen der Standardpopulationskurven für *C. parallelus*, *C. dorsatus* und *G. rufus*

	<i>C. parallelus</i>	<i>C. dorsatus</i>	<i>G. rufus</i>
Tag der maximalen Populationsdichte	07.08.	25.08.	30.08.
Grundmortalität m	0,00014	0,00025	0,00025 ⁹
σ	9	9	9

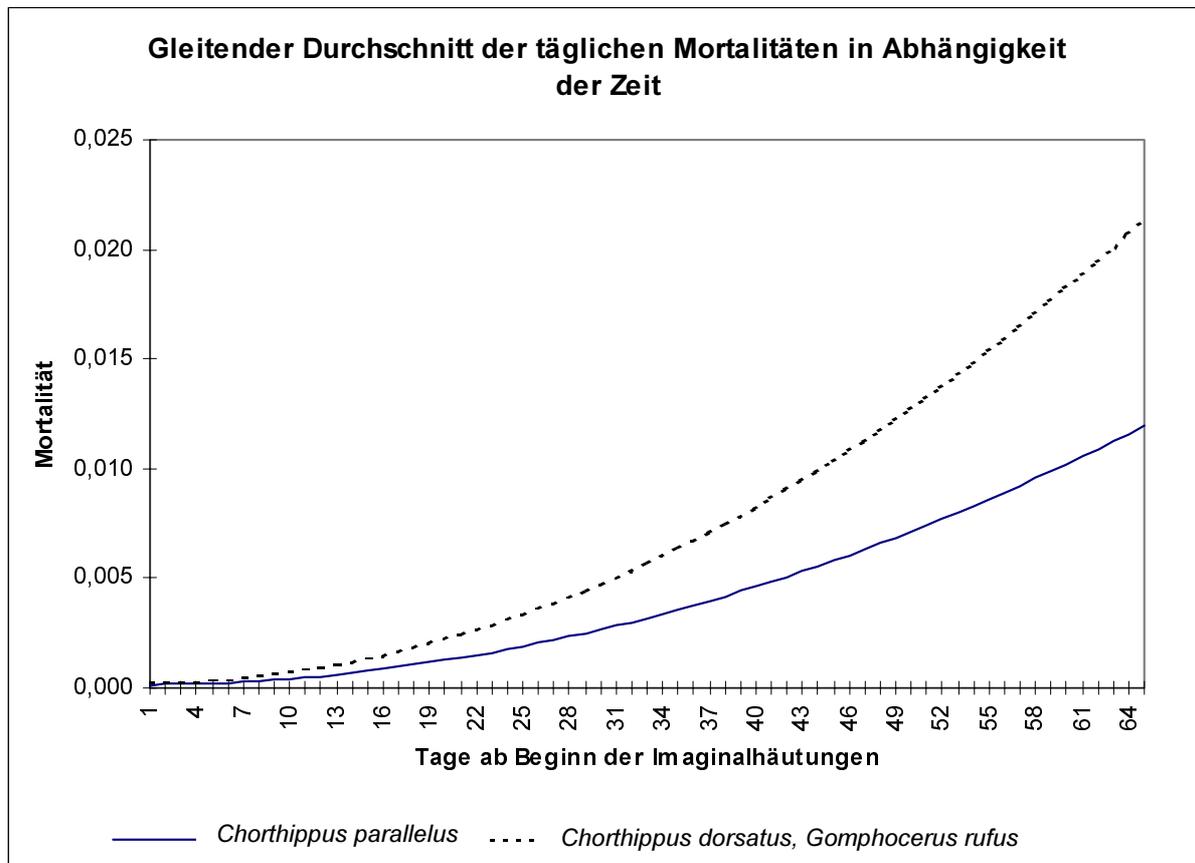


Abb. 37: Gleitender Durchschnitt der täglichen Mortalitäten in Abhängigkeit der Zeit

Die durchschnittliche Lebensspanne gemessen ab der Imaginalhäutung wird durch das Integral $A(t_x)$ dargestellt:

⁹Aufgrund unzureichender Dokumentation des Populationsabfalls wurde für *G. rufus* der für *C. dorsatus* ermittelte Wert übernommen

$$A(t_x) = \int_{t_0}^{t_x} \sum_{i=0}^t \left(\frac{1}{\sigma * \sqrt{2\pi}} * e^{\frac{-t^2}{2 * \sigma^2}} * \left(1 - m * \left(1 + \frac{t^2}{50} \right) \right)^{(t-i)} \right)$$

$A(t_x)$ = Durchschnittliche Lebensspanne eines Individuums (ab der Imaginalhäutung)

t_0 = Beginn der Adulthäutung

t_x = erster Frosttag

Für die Jahre 1994 - 1997 ergeben sich in Abhängigkeit der ersten Frosttage folgende durchschnittliche Lebenserwartungen:

Tab. 34: Lebenserwartung [Tage] der untersuchten Arten in den Jahren 1994 - 1997

Jahr (1. Frosttag)	1994 (07.10.)	1995 (04.11.)	1996 (22.11.)	1997 (25.10.)
<i>C. parallelus</i>	60	63	63	63
<i>C. dorsatus</i>	48	52	52	51
<i>G. rufus</i>	46	52	52	51

Die Eidichte errechnet sich aus dem Integral der Weibchendichte, der Legefrequenz und der Gelegegröße. Da die Legefrequenz und die Eizahl / Gelege in den Untersuchungszeiträumen 03.08. - 25.08. und 02.10.- 11.10. bei einer Hälterung unter natürlichen Klimabedingungen nicht signifikant differierte (vgl. Tab. 23, Tab. 24), kann ein Zusammenhang von der Umgebungstemperatur vernachlässigt werden. Für den gesamten Populationsverlauf wurden daher einheitliche Legefrequenzen und Gelegegrößen angenommen.

$$E = \frac{d_n}{2} * A(t_x) * \frac{g}{l}$$

E = flächenspezifische mittlere Eidichte im Boden

d_n = Anzahl der Tiere pro Flächeneinheit, die die Imaginalhäutung erreicht haben

g = Gelegegröße

l = Legefrequenz [d]

Aus den Populationsdaten der Jahre 1994 - 1997 wurden folgende maximale Individuendichten und folgende Eidichten im Boden errechnet:

Tab. 35: Errechnete maximale Individuendichten und Eidichten auf den Untersuchungsflächen in den Jahren 1994 - 1997; WM: Mulchwiese, SU: Schafumtriebsweide, WH: Heuwiese, WL: Brache

<i>C. parallelus</i>	1994		1995		1996		1997	
	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]
WM	29	2481	35	3122	36	3208	69	6096
SU	11	950	67	5948	-	-	47	4138
WH	181	15243	113	10036	177	15766	212	18658
WL	14	1170	6	498	7	653	13	1108

<i>C. dorsatus</i>	1994		1995		1996		1997	
	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]
WM	248	17611	27	2068	204	15757	65	4947
SU	122	8642	101	7809	-	-	86	6596
WH	196	13925	196	15130	193	14924	321	24492
WL	112	7986	112	8590	52	4054	43	3311

<i>G. rufus</i>	1994		1995		1996		1997	
	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]	Ind. [100m ²]	Eier [100m ²]
WM	142	10818	79	6744	50	4287	8	606
SU	55	4154	109	9352	-	-	44	3309
WH	51	3849	26	2260	12	1022	8	606
WL	110	8378	39	3341	0	0	15	1105

5.7.2 Die Stabilität der Population: Ei- und Juvenilmortalität

Die Populationsdichte im Jahr x errechnet sich aus der Eidichte im Boden aus dem Jahr (x-1), sowie der Überlebensrate der Eier und der Überlebensrate der Larven vom Schlupf der ersten Juvenilgeneration bis zur Imaginalhäutung.

$$P(x) = E_{(x-1)} * (1 - m_{Eier}) * (1 - m_{Larven})$$

$P(x)$ = Populationsdichte im Jahr x

m_{Eier} = Mortalität der Eier (über die gesamte Liegezeit)

M_{Larven} = Mortalität der Larven (über die gesamte Entwicklungszeit)

Bei konstanten Populationsdichten in den Jahren $x-1$ und x und ähnlichen Lebenserwartungen der Adulti besteht folgender Zusammenhang zwischen der Überlebensrate der Larven und der Eier:

$$\frac{1}{2} A(t_x) * \frac{g}{l} * (1 - m_{Eier}) * (1 - m_{Larven}) = 1$$

Die Menge der Eier, die ein Weibchen bei durchschnittlicher Lebenserwartung ablegt, muß zwei Individuen hervorbringen, die bis zur Imaginalhäutung überleben. Daraus ergibt sich ein Zusammenhang zwischen Ei- und Juvenilmortalität, der die Stabilität der Population beschreibt (Abb. 38).

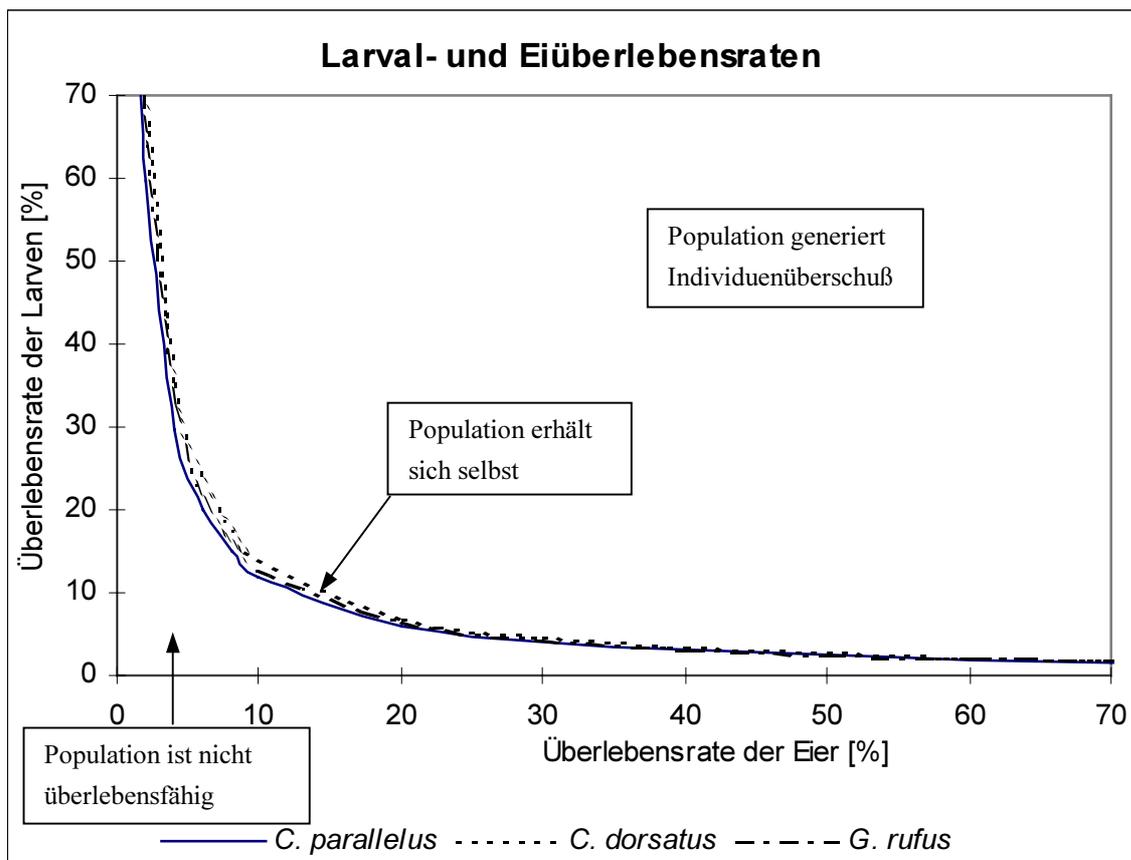


Abb. 38: Zusammenhang zwischen Ei- und Juvenilmortalität und der Populationsstabilität

Die Kennkurven der drei untersuchten Arten differieren nur gering. Die günstigste Relation zwischen Ei- und Juvenilmortalität (jeweils geringe Werte sichern den Populationserhalt) weist *C. parallelus* auf. Dies ist zum einen durch die geringere Mortalität, zum anderen durch das zeitlich frühe Auftreten der Adulti bedingt. Beides resultiert in einer längeren Lebenserwartung und wiegt die geringere Eiproduktion der Weibchen pro Zeiteinheit mehr als auf (vgl. Tab. 36). Ein Weibchen von *C. parallelus* legt im Schnitt 17 Gelege mit insgesamt 166 Eiern.

Tab. 36: Reproduktion bezogen auf ein Weibchen

	Mittlere Eizahl / Gelege (vgl. Tab. 24)	Legefrequenz (vgl. Tab. 23)	Mittlere Lebenserwartung (vgl. Tab. 34)	Anzahl Gelege / Weibchen	Anzahl Eier / Weibchen
<i>C. parallelus</i>	9,65	3,6	62	17	166
<i>C. dorsatus</i>	8,9	3,2	51	16	142
<i>G. rufus</i>	9,6	3,1	50	16	155

G. rufus hat aufgrund des späten Auftretens der Adulti die geringste Lebenserwartung¹⁰. Dies wird jedoch durch die hohe Eizahl / Gelege und die Legefrequenz ausgeglichen. Ein Weibchen legt durchschnittlich 155 Eier in 16 Gelegen. *C. dorsatus* weist bei einer Lebenserwartung von 51 Tagen und einer Eizahl von 8,9 Eiern / Gelege das ungünstigste Verhältnis auf. Allerdings liegt die Zahl der Eier mit 142 in 16 Gelegen nur geringfügig unter der von *G. rufus*.

5.7.3 Die flächenspezifischen Überlebenswahrscheinlichkeiten im Lebenszyklus

Die Populationsdichten der einzelnen Arten variieren von Jahr zu Jahr erheblich in Abhängigkeit der Witterung, der Fläche und des Managements. Gleiches gilt für die Überlebensraten der Eier und Larven. Die Überlebensraten der Eier im Boden hängen von der Wahl des Eiablageplatzes, und dementsprechend vom Angebot an geeigneten Möglichkeiten, der Prädatoren auf der Fläche und der Bewirtschaftung zwischen Eiablage und Larvenschlupf ab. Im folgenden werden zur Berechnung des Larvenschlupfes im Frühjahr nur die relativen Anteile der überlebenden Eier berücksichtigt. Die berechnete Anzahl der schlüpfenden Larven wird mit der Populationsdichte des folgenden Sommers verglichen und daraus der Anteil der Larven ermittelt, der - ohne Individuenaustausch zwischen benachbarten Flächen - überleben muß, um die gemessene Populationsdichte der Adulti zu gewährleisten. Auch der Anteil der Larven, der bis zur Imaginalhäutung überleben muß, ist vor dem Hintergrund der flächenspezifischen Pflegemaßnahmen zu betrachten.

¹⁰gilt nur unter der Voraussetzung der angenommenen Mortalitätsrate

Tab. 37: Vergleich der Schlupfdichten und der Imaginaldichten auf den Untersuchungsflächen 1996/7 und 1997/8, die Fläche SU wurde 1996/7 nicht untersucht

<i>C. parallelus</i> 1996/7	Summe der Adult- häutungen '96 [100m ²]	Eidichte im Boden '96/97 100m ²]	Überle- bensrate [%]	Summe der Schlupf- ereignisse '97 [100m ²]	Summe der Adult- häutungen '97 [100m ²]	Anteil über- lebender Larven (theoretisch) [%]
WM	38	3208	31	994	72	7,3
SU		-	-	-	49	-
WH	185	15766	18	2838	221	7,8
WL	8	653	25	163	13	8,0

<i>C. parallelus</i> 1997/8	Summe der Adult- häutungen '97 [100m ²]	Eidichte im Boden '97/8 [100m ²]	Überle- bensrate [%]	Summe der Schlupf- ereignisse '98 [100m ²]	Summe der Adult- häutungen '98 [100m ²]	Anteil über- lebender Larven (theoretisch) [%]
WM	72	6096	20	1219	105	8,6
SU	49	4138	31	1283	168	13,1
WH	221	18658	37	6903	314	4,6
WL	13	1108	22	244	17	7,2

<i>C. dorsatus</i> 1996/7	Summe der Adult- häutungen '96 [100m ²]	Eidichte im Boden '96/97 [100m ²]	Überle- bensrate [%]	Summe der Schlupf- ereignisse '97 [100m ²]	Summe der Adult- häutungen '97 [100m ²]	Anteil über- lebender Larven (theoretisch) [%]
WM	216	15757	27	4254	69	1,6
SU		-	-	-	92	-
WH	204	14924	29	4328	340	7,9
WL	56	4054	54	2189	46	2,1

<i>C. dorsatus</i> 1997/8	Summe der Adult- häutungen '97 [100m ²]	Eidichte im Boden '97/98 [100m ²]	Überle- bensrate [%]	Summe der Schlupf- ereignisse '98 [100m ²]	Summe der Adult- häutungen '98 [100m ²]	Anteil über- lebender Larven (theoretisch) [%]
WM	69	4947	12	594	85	14,4
SU	92	6596	1	66	122	185,0
WH	340	24492	17	4164	268	6,4
WL	46	3311	11	364	27	7,4

<i>G. rufus</i> 1996/7	Summe der Adult- häutungen '96 [100m ²]	Eidichte im Boden '96/97 [100m ²]	Überle- bensrate [%]	Summe der Schlupf- ereignisse '97 [100m ²]	Summe der Adult- häutungen '97 [100m ²]	Anteil über- lebender Larven (theoretisch) [%]
WM	53	4287	22	943	8	0,9
SU		0	-		46	
WH	13	1022	5	51	8	16,6
WL		0	27	0	15	

<i>G. rufus</i> 1997/8	Summe der Adult- häutungen '97 [100m ²]	Eidichte im Boden '97/98 [100m ²]	Überle- bensrate [%]	Summe der Schlupf- ereignisse '98 [100m ²]	Summe der Adult- häutungen '98 [100m ²]	Anteil über- lebender Larven (theoretisch) [%]
WM	8	606	22	133	48	35,7
SU	46	3309	19	629	48	7,6
WH	8	606	4	24	41	170,3
WL	15	1105	31	342	37	10,9

Der Anteil der Larven, die vom Schlupf aus dem Ei bis zur Adulthäutung überleben muß, um die Populationsdichte auf der Fläche zu gewährleisten, variiert 1996/7 für *C. parallelus* zwischen 7,3% auf WM und 8,0% auf WL, für *C. dorsatus* zwischen 1,6% auf WM und 7,9% auf WH und für *G. rufus* zwischen 0,9 % auf WM 16,6% auf WH. Ein Anteil von 7 % überlebender Larven zwischen Schlupf und Adulthäutung entspricht bei einer Entwicklungsdauer von 70 - 85 Tagen einer täglichen Mortalität von ca. 0,031 - 0,037 [Ind./Tag]. Um eine Überlebensrate von 16% zu gewährleisten, darf die Mortalitätsrate 0,021 - 0,026 [Ind./Tag] nicht

übersteigen, ein Anteil von 1,6% überlebender Larven ist mit einer Mortalitätsrate von 0,047 - 0,057 [Ind./Tag] gesichert.

1997/8 variieren die berechneten erforderlichen Anteile der überlebenden Larven zwischen 4,6% und 13,1% für *C. parallelus* auf WH und SU, zwischen 6,4% und nicht erreichbar (über 100%) für *C. dorsatus* auf WH und SU und zwischen 30,6% und unerreichbar für *G. rufus* auf WL und SU.

Die Anteile der Larven von *C. parallelus*, die bei einer Schlupfrate aus den Eiern von 18 - 31% zum Populationserhalt auf den einzelnen Flächen überleben müssen, sind vergleichbar. Ist die Überlebensrate der Larven ungeachtet der unterschiedlichen Pflegemaßnahmen auf den einzelnen Flächen ähnlich, so ist ein Individuentransfer zum Erhalt der gemessenen Populationsdichten nicht erforderlich. Der höhere Anteil als überlebend geforderter Larven 1997/8 auf SU ist nicht Folge einer hohen Eimortalität (31% schlupfbereite Eier) sondern Resultat einer 1998 gemessenen höheren Individuendichte auf der Fläche. Der niedere Wert von 4,6% überlebenden Larven auf WH 1998 ergibt sich dagegen bei nahezu konstanten Populationsdichten (314 Schlupfereignisse 1998 zu 221 Schlupfereignisse 1997) aus der hohen Überlebensrate der Eier von 37%.

Nur 1,6% der Larven von *C. dorsatus* müßten überleben, um den Populationsbestand von *C. dorsatus* auf WM 1997 zu ermöglichen. Dieser geringe Wert wird nicht durch eine höhere Überlebensrate der Eier (27%) sondern durch einen geringeren Populationsbestand im Jahr 1997 im Vergleich zu 1996 bedingt. Entweder haben tatsächlich nur so wenig Larven das Imaginalstadium erreicht oder ein Teil hat vorzeitig die Fläche verlassen. Der Anteil der Larven, die auf WH geschlüpft sind und das Imaginalstadium erreicht haben, entspricht mit 7,9% den für *C. parallelus* ermittelten Werten. Auch auf WL jedoch genügen 2,1% der geschlüpften Larven, um die 1997 gemessenen Individuendichten der Adulti zu ermöglichen. Dies liegt zum einen an der etwas geringeren Populationsdichte 1997 gegenüber 1996 auf der Fläche, andererseits ist die Überlebensrate der Eier mit 54% extrem hoch. Individuen können also aus dieser Fläche auf benachbarte Flächen auswandern, ohne den Populationsbestand negativ zu beeinflussen. Allerdings ist die Individuen- und Eidichte von *C. dorsatus* auf WL sehr gering, ebenso das Potential an Tieren, die auf benachbarte Flächen auswandern könnten.

Im Winter 1997/8 sind die Überlebensraten der Eier von *C. dorsatus* auf allen Flächen deutlich geringer als im Winter 1996/7, die Individuendichten der Adulti sind jedoch 1998 nicht durchweg geringer. Entsprechend werden nach vorliegendem Modell höhere Überlebensraten der Larven gefordert. Diese liegen auf den Flächen WH und WL im Bereich von 6,4 bzw. 7,4 %, auf WM mit 14,4 etwa doppelt so hoch, auf SU können die Individuendichten der Adulti bei einer Überlebensrate der Eier von 1% nicht aus der Fläche selbst gedeckt werden.

Die Populationsdichten von *G. rufus* schwanken bei geringen Zahlen stark und sind schlecht flächenbezogen zu fassen (vgl. Kapitel 5.2). Entsprechend differieren die geforderten Juvenilüberlebensraten erheblich. 1998 wurden auf allen Flächen bis auf SU höhere Imaginaldichten gemessen als 1997. Auf der Schafumtriebsweide müssen zum Erhalt der Dichte 7,6% der Larven die Adulthäutung erreichen, entsprechend höher sind die geforderten Juvenilüberlebensraten bei durchschnittlichen Eiüberlebensraten von 19% und 31% mit 10,9 und 35,7% auf WM und WL. Die Imaginaldichten von 41 Ind/100m² auf WH können bei einer Eimortalität von 96% nicht aus der Fläche selbst gedeckt werden.

Die gemulchte Fläche WM weist bei stark schwankenden Imaginaldichten in den Jahren 1996 bis 1998 Überlebensraten der Eier und postulierte Überlebensraten der Larven von 12 - 31% bzw. von 1,6 bis 35,7% auf. Auf der Schafumtriebsweide überleben dagegen nur 1% der Eier von *C. dorsatus*, was eine erfolgreiche Reproduktion der Tiere auf dieser Fläche ausschließt. Eine Reproduktion von *G. rufus* auf WH ist bei Überlebensraten der Eier von 5% bzw. 4% unter den gemessenen Populationsschwankungen nicht in jedem Jahr (vgl. 1997/8) möglich.

6 Diskussion

6.1 Methodische Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen stellen die Zusammenhänge zwischen Wiesenmanagement und Populationsentwicklungen von Heuschrecken unter weitestgehend freilandnahen Bedingungen dar. Um einen guten Einblick in die natürlichen Wirkungszusammenhänge zu erhalten, wurden die Eingriffe bei den Freilanduntersuchungen möglichst gering gehalten. Wo Freilanduntersuchungen nicht realisierbar waren, wurden sie durch Laboruntersuchungen ergänzt.

6.1.1 Quantitative Erfassung der Adulti und Markierung

Die adulten Saltatoria wurden durch Quadratmeterfänge quantitativ erfaßt (Methode beschrieben in RICHARDS & WALOFF 1954, KÖHLER 1987 u.a.). Bei wöchentlicher bzw. zweiwöchentlicher Beprobung tritt nur eine begrenzte Störung der Tiere ein. Verzerrungen der Daten können dann auftreten, wenn Individuen aus Hälterungsversuchen auf den Flächen freigelassen werden und die Dichten lokal erhöhen. Ab Beginn der Hälterungsexperimente wurden daher die Quadratmeterfänge eingestellt.

Um kurzfristige Dichteänderungen und individuelle Wanderungen bei der Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche zu dokumentieren, wurden Mehrfachmarkierung alle zwei Tage durchgeführt. Dabei kann durch das intensive Abkäschen der gesamten Fläche und den Markierungsaufwand eine Beeinträchtigung der Tiere nicht ausgeschlossen werden. In einer ungestörten Umgebung kann die individuelle Mobilität der Tiere als geringer angesetzt werden, dies schlägt sich in einer geringeren Turnoverrate nieder; ob die Besiedlung der untersuchten Flächen durch die Beprobung verzögert wurde, ist aus dem individuellen Verhalten der Tiere jedoch nicht abzuleiten.

6.1.2 Lebens- und Reproduktionsdaten unter standardisierten Bedingungen

Die Lebens- und Reproduktionsdaten unter standardisierten Bedingungen wurden so weit wie möglich unter Freilandbedingungen gewonnen. In Hälterungskästen lassen sich jedoch selbst im Freiland nicht die gleichen mikroklimatischen Bedingungen erzeugen wie auf der umgebenden Fläche. Der als Ablagesubstrat gewählte Sand war weder für *C. parallelus* noch für *C. dorsatus* ideales Ablagesubstrat. Für *C. parallelus* war er im trockenen Zustand zu fein und zu locker, um die abgelegte Oothek im Boden verankert zu halten. Eventuell heizt sich der Sand in der Mittagszeit, die für die Eiablage bevorzugt wird, zu stark auf, und verhindert den Aufenthalt der Weibchen auf den vorgesehenen Sandbecken. Für *C. dorsatus* reichte die

Mulchauflage auf dem Sand nicht aus, um eine Eiablagemöglichkeit in Pflanzenfilz oder an den Grund von Grasbüscheln zu simulieren. Beide Arten wichen den angebotenen Substraten aus, *C. dorsatus*, indem die Mehrzahl der Tiere ihre Ootheken in Spalten der Versuchsanordnung ablegte, *C. parallelus*, indem die Tiere das Kunststoffnetz, das den Zugang zum Boden verhindern sollte, durchnagten und die meisten Tiere ihre Eier in den Boden ablegten. Eine Beeinträchtigung der Tiere durch die Hälterung und eine Verzerrung der Eiablagegewohnheiten ist dennoch insgesamt nicht zu erkennen: Die Eizahlen pro Kokon lagen bei allen Arten mit durchschnittlich 8,6 - 9,7 Eiern / Gelege (vgl. Kapitel 5.5.3) nur knapp unter der durch die Ovariolenzahl bedingten Höchstmenge von zehn und über den in der Literatur angegebenen Mittelwerten von 5,4 - 9,1 für *G. rufus* und 4,5 - 9, für *C. parallelus* (keine Angaben für *C. dorsatus*) (INGRISCH & BOEKHOLT 1982, KÖHLER et al. 1987, WALOFF 1950, KÖHLER 1983, KRIEGBAUM 1988, RICHARDS & WALOFF 1954). Sowohl die Legefrequenzen als auch die Eizahlen pro Gelege wichen während einer Hälterung Anfang Oktober nicht signifikant von den im August ermittelten Werten ab. Eine Variation in der Gelegegröße über die gesamte Ablageperiode wird jedoch durch Ergebnisse an 63 gehälterten *C. parallelus*-Weibchen aus dem Leutratal bei Jena nahegelegt (KÖHLER 1983). Da jedoch kein Zusammenhang zwischen Temperatur und Tageslänge einerseits und Fertilität andererseits festgestellt werden konnte, wurden für die Berechnungen die Werte als für die gesamte Lebensspanne konstant betrachtet.

6.1.3 Flächenspezifische Eimortalität

Die Nachkommensrate von Heuschrecken kann im Hinblick auf die Fertilität einzelner Weibchen oder auf eine gesamte Population bezogen betrachtet werden. Die Eiproduktion von Heuschreckenweibchen wurde im Labor verschiedentlich mit sehr unterschiedlichen Ergebnissen ermittelt (INGRISCH & BOEKHOLT 1982, KÖHLER & BRODHUN 1987, KÖHLER 1989, KÖHLER 1983, MONK 1985). Zur Untersuchung der Eiproduktion unter Freiland- oder freilandähnlichen Bedingungen werden in der Literatur vier Vorgehensweisen genannt. Zwei Methoden nehmen die Fertilität der Weibchen zum Ansatz, zwei weitere messen die Eidichte bzw. den Larvenschlupf flächenbezogen. Dabei werden folgende Vorgehensweisen beschrieben:

1. **Wiegen der Weibchen:** (KRIEGBAUM 1988): Die Weibchen einer räumlich eingegrenzten Freilandpopulation werden individuell markiert und täglich gewogen. Durch den Gewichtsverlust bei der Eiablage und den folgenden Ausgleich über die Nahrung führt zu einer sägezahnförmigen Gewichtsentwicklung der Weibchen, wobei die Einschnitte der Gewichtsentwicklung ein Indiz für die Eiablage sind (vgl. Kapitel 4.6, Kapitel 5.5.2). Diese Methode ist nur bei einer Laborhälterung oder in einem relativ kleinen Areal, aus dem die Heuschrecken auch bei intensiver Fangtätigkeit nicht flüchten können, bzw. in einem abge-

sperrten Areal durchführbar. Sie wurde daher für die vorliegende Arbeit nur für die Laboruntersuchungen verwendet.

2. Eiablage und Schlupferfolg individuell markierter Weibchen: Durch Zählung der schlüpfenden Larven und anschließende Analyse der leeren bzw. teilweise leeren Oothek können die genauen Eizahlen pro Oothek und die Mortalität bis zum Schlupf ermittelt werden. Hierzu werden die Weibchen individuell markiert in einem Freilandgehege gehalten, beim Versuch der Eiablage herausgefangen und in einem unten offenen Gazewürfel auf definiertem Untergrund (Sand) zur Eiablage gebracht (mündl. Mitt. KRIEGBAUM 1996). Die Stelle der Eiablage wird markiert und im nächsten Jahr der Schlupf beobachtet. Dieser Ansatz bietet die Möglichkeit die individuelle Fertilität der Weibchen und den Einfluß von Ablagezeitpunkt, Alter des Weibchens, aktueller Witterung usw. auf die Mortalität der Eier zu untersuchen. Allerdings ist eine Beeinflussung des Eiablageverhaltens durch die Hälterungsbedingungen der Weibchen nicht auszuschließen und die Zahl der untersuchten Weibchen ist durch den Versuchsaufwand beschränkt. Den Versuch auf eine Eiablage in natürliches Wiesensubstrat zu übertragen erschien als nicht durchführbar. Das Wiesensubstrat ist zu inhomogen, um den Tieren auf der Grundfläche eines zur Auffindung der Oothek hinreichend kleinen Gazewürfels die Möglichkeit zur optimalen Eiablage zu bieten. Zudem ist die Markierung der Ootheken angesichts der Bewirtschaftung der Flächen, die in Anbetracht der Zielsetzung der Fragestellung nicht beeinträchtigt werden sollte, zu aufwendig. Daher wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen dieser Ansatz nicht verfolgt.

3. Hälterung in Expositionskästen und Untersuchung des Schlupfes der dort abgelegten Eier. In Präriegebieten in Montana wurden zwei Acrididenarten in Kästen aus Aluminiumgitter (Grundfläche: 0,1m², Höhe 90cm) gehalten (BELOVSKY & SLADE 1993, BELOVSKY & SLADE 1995). Überlebenswahrscheinlichkeit, Körpermasse und Fertilität der Tiere in den Käfigen und im Freiland differierten nicht signifikant. Zur Messung der Schlupfraten sollten die Käfige über Winter vor Ort belassen werden. Wind und die Einwirkung von Wildtieren vereitelten jedoch diesen Versuch.

Die Vorversuche in den Jahren 1994/95 und 1995/96 folgten dem letzten beschriebenen Versuchsansatz mit der Modifikation, daß die Expositionskästen über den Winter entfernt (vgl. Kapitel 4.7), mit Beginn der Schlupfsaison wieder ausgebracht und um die gleiche Zahl an Referenzkästen ergänzt wurden. In letzteren sollte die Zahl der im Lauf der Reproduktionssaison bei natürlichen Dichten in den Boden abgelegten Eier ermittelt werden. Allerdings blieben die Zahlen der geschlüpften Larven in allen Kästen hinter den in der Umgebung gemessenen Abundanzen zurück. In den ersten Wochen nach dem Ausbringen der Kästen schlüpften Larven aus einigen Gelegen, die Zahl der frisch geschlüpften Larven

ging jedoch schneller zurück als auf der umliegenden freien Fläche. Auch die Entwicklungsgeschwindigkeit der 1996 in den Kästen belassenen Larven blieb hinter der auf den umgebenden Flächen zurück.

Da die Larven in Abständen von zwei bis fünf Tagen entnommen bzw. in den Kästen gezählt wurden und die Verluste von Zählung zu Zählung gering waren, sind Verluste durch eine erhöhte Larvensterblichkeit auszuschließen.

Diese Versuche legen nahe, daß entweder die Hälterung der Heuschrecken in Käfigen im Freiland ihre Eiablage beeinträchtigt oder der Schlupf der Larven durch eine Beschattung bzw. leicht geändertes Mikroklima in den Eklektoren behindert wird. Für ersteres spricht, daß die Zahlen der geschlüpften Larven in den Expositions Kästen sowie den Referenzkästen nicht signifikant voneinander abweichen, die Eiablage der gehälterten Weibchen also keinen signifikanten Einfluß auf die Schlupfdichte hatte. Allerdings beeinträchtigte die Hälterung in deutlich kleineren Gazezelten 1996 und 1997 (vgl. 4.7) die Eiablage nicht. Die Verzögerung der Entwicklung der Larven in den Kästen sowie das Abflauen des Schlupfes mit der Standdauer der Kästen weist auf eine Schlupf- und Entwicklungshemmung durch die Eklektoren hin. Eine selbst in den Referenzkästen zu geringe Schlupfdichte im Vergleich zur umliegenden Fläche bestätigt diese Hypothese. Die Verminderung der Sonneneinstrahlung auf den Erdboden durch die Wände der Kästen und die Gazeabdeckung kann den Schlupf behindern. Larven von *C. brunneus* schlüpfen erst nach einer direkten Sonnenbestrahlung des Bodens von ca. 10 Minuten (KRIEGBAUM mündl. Mitt. 1996). Gilt dies auch für die untersuchten Arten, behindert der Mangel an direkter Bestrahlung im Randbereich der Kästen dort den Schlupf. Daß jedoch auch im Zentrum der Kästen zu wenig Larven schlüpften, muß auf ein generell geändertes Mikroklima in den Kästen zurückgeführt werden. Einer gesteigerten Erwärmung der Luft durch verminderte Luftzirkulation steht eine geringere Erwärmung des Bodens durch mangelnde Sonneneinstrahlung gegenüber. Die geringere Luftbewegung in den Kästen bewirkt zudem nach Regenereignissen ein langsames Abtrocknen der Vegetation, die Taubildung dagegen ist behindert. In Boden-Photoeklektoren, die mit weißem Tuch bespannt waren, konnte auf einer Obstwiese kein Schlupf von Heuschrecken nachgewiesen werden, im Stammanflug auf einen Kunstbaum wurden dagegen Saltatoria erfaßt (FUNKE et al. 1986). In mit dunkler Gaze bespannten Eklektoren einer quadratischen Grundfläche von 1m² schlüpften weniger Tiere als erwartet. Da diese nicht sofort in den im Eklektor angebrachten Fangschalen gefangen wurden sondern teils bis zum Imaginalstadium überlebten und somit kein Zeitbezug des Schlupfes gegeben war, wurde die Methode zur Dichtebestimmung der Population nicht weiter ausgewertet (KÖHLER 1987).

4. **Bodenproben** werden auf Eikokons hin durchsucht (RICHARDS & WALOFF 1954, GRAYSON & HASSALL 1985). Vorteil dieser Methode ist, daß der einzige Eingriff auf die Entnahme von Bodenproben beschränkt ist, im Ablageverhalten der Vorjahrespopulation also keinerlei versuchsbedingten Verfälschungen zu erwarten sind. Diese Methode liefert jedoch relativ geringe Zahlen an Kokons bei großem Suchaufwand. Da die Pflanzendecke zerstört wird, ist diese Methode nicht auf beliebig große Areale ausdehnbar. Daher wurden auf den zu entnehmenden Bodenproben Weibchen gehältert, um die Eidichte im Boden zu erhöhen und die Fläche der zu untersuchenden Bodenproben zu minimieren (vgl. Kapitel 4.7.2).

Der in den Jahren 1996/7 und 1997/8 angewendete Versuchsansatz minimiert den Eingriff im Frühjahr, indem keinerlei Apparaturen mehr auf die Wiese aufgesetzt werden, sondern die Bodenproben lediglich ausgestochen und durchsucht werden. Zudem liefert dieses Versuchsdesign Angaben über die Mortalitätsursache der nicht schlupfbereit im Boden aufgefundenen Eier. Als Nachteil wurde die Hälterung der Weibchen auf engerem Raum in Kauf genommen, um den Ausleseaufwand und die Zerstörung der Grasnarbe zu begrenzen. Dies kann dazu führen, daß auf der durch das Zelt begrenzten Grundfläche durch ungeeigneten Untergrund oder Aufwuchs nicht genügend Auswahl an Eiablageplätzen zur Verfügung standen. Können die Weibchen die Eiablage hinauszögern, führt dies zu einer verminderten Zahl der abgelegten Ootheken und im folgenden zu einer Überschätzung der gesamten im Zelt abgelegten Oothekenzahl. Da von der Zahl der nicht aufgefundenen Ootheken auf Prädatoreinfluß geschlossen wurde, wird in dem Fall dieser als zu hoch angesetzt. Können die Weibchen die Eiablage trotz suboptimaler Bedingungen nicht hinauszögern, ist in den nicht geeignet abgelegten Ootheken eine erhöhte Mortalität, z.B. durch Austrocknung oder ein erleichtertes Auffinden durch Prädatoren zu erwarten.

6.1.4 Modell

Aus den aggregierten Populationsaufnahmen wurde ein Modell für die Populationsentwicklung innerhalb einer Vegetationsperiode abgeleitet. Die besondere Herausforderung bestand darin, mit wenigen Populationsaufnahmen Abschätzungen zu Dichten auf Einzelflächen zu ermöglichen. Genauere Methoden setzen wöchentliche Bestandsaufnahmen über die gesamte juvenile und adulte Lebensspanne voraus (MANLY 1974, KÖHLER 1985) oder bestimmen vornehmlich die zeitliche Abfolge der Larvenstadien (DENNIS et al. 1986, KEMP & DENNIS 1991). Diese quantitativen Erfassungen der Larvenstadien sind in der erforderlichen Exaktheit nur durch Absaugen der Vegetation und damit durch ein in einem Naturschutzgebiet nicht zulässigen Eingriff zu erreichen (KÖHLER 1985). Das entwickelte Modell bildet die Dichtekurve einer ungestörten Population ab, Populationseinbrüche durch Mahd und Beweidung sind nicht berücksichtigt. Deren Folgen abzuschätzen ist nur schwer möglich, da u.a. in Abhängigkeit

von der Witterung ein starker bis kein erkennbarer Einfluß auszumachen ist (THORENS 1993, OTT 1996).

Die der Berechnung zugrundeliegenden Annahmen zu den Parametern sind durch Anpassung der Kurve an die erhobenen Daten ermittelt (vgl. Abb. 36, Tab. 33) und sind vor dem Hintergrund zu betrachten, daß das Modell einige vereinfachende Annahmen enthält. Der für σ ermittelte Wert von $\sigma = 9$ bedeutet, daß der Hauptschlupf des ersten Larvenstadiums zu 2/3 innerhalb von 18 Tagen abgeschlossen ist. Diese Zeitspanne erscheint im Gegensatz zu den Beobachtungen sehr kurz (KÖHLER 1985, OTT 1995). Eine Verteilung der Schlupfdichte mit steilem Anstieg und langsamerem Abflauen im Sinn einer linkslastigen Verteilung (Weilbull-Verteilung) ist eine denkbare Alternative zur Gauß-Verteilung. Das Integral einer anders gearteten Verteilung der Larven bildet eine andere Ausgangsbasis zur Anpassung der Mortalität. Zumindest unter Verwendung einer Gauß-Verteilung konnte nicht von einer konstanten Mortalität der Adulti, wie sie verschiedentlich postuliert wird (SIBLY & MONK 1987, KRIEGBAUM 1988), ausgegangen werden. Die Mortalität der Adulti stieg im Jahresverlauf an und konnte durch eine Grundmortalität, erweitert durch einen Term mit quadratischer Abhängigkeit von der Zeit angepaßt werden. Da sich dieser auf die gesamte seit der Adulthäutung eines Individuums vergangene Zeit bezieht, ist der Gesamtwert der Mortalität als gleitender Mittelwert der tatsächlichen Tageswerte zu verstehen. Eine Abhängigkeit der Sterblichkeit von der Jahreszeit ist bei Freilandpopulationen insofern plausibel, da zum einen das Klima ungünstiger wird (abnehmende Temperaturen, zunehmende Feuchtigkeit durch verstärkte Taueinwirkung und herabgesetzte Verdunstung), die Qualität der Nahrung abnimmt und die Prädatorendichte, z.B. Radnetzspinnen, zumindest auf einigen Flächen zunimmt. Zudem ist zumindest gegen Ende der Lebensspanne eine erhöhte Mortalität aufgrund des Lebensalters zu erwarten. Das durchschnittlichen Lebensalter der Tiere steigt mit fortschreitender Jahreszeit und wurde in der vorliegenden Berechnung der Mortalität nicht als eigener Faktor aufgenommen.

Die ermittelten täglichen Mortalitäten liegen ca. eine Größenordnung unter den in England für *C. parallelus* und *Chorthippus brunneus* errechneten Werten (0,038 - 0,124), allerdings sind die Eiablagezeiträume mit 39 - 59 Tagen den im Untersuchungsgebiet gemessenen Werten durchaus vergleichbar. Die in England ermittelten Unterschiede zwischen Halbtrockenrasen Feuchtwiesen und Heideland zeigen deutlich die Habitatabhängigkeit der Lebensstafelparameter auf, desgleichen können diese innerhalb eines Gebietes von Jahr zu Jahr witterungsbedingt schwanken (RICHARDS & WALOFF 1954, HEUSINGER 1975, REMMERT 1978, KÖHLER & BRODHUN 1987). Die Grundmortalitäten sowie die Anpassung an die Abhängigkeit von der Zeit sind daher als für die Untersuchungsjahre und das Gebiet spezifisch zu betrachten und bei Anwendung auf andere Populationen gegebenenfalls zu modifizieren.

6.2 Ergebnisdiskussion

Die drei untersuchten Arten *C. parallelus*, *C. dorsatus* und *G. rufus* zeigen spezifische Verteilungsmuster auf den untersuchten Flächen, die in den Untersuchungsjahren weitgehend konstant blieben oder sich langsam verschoben. Dies ist auf die unterschiedliche Beschaffenheit der Flächen, bedingt durch die Bewirtschaftung (indirekte Managementeinflüsse) und die Bewirtschaftungsmaßnahmen selbst (direkte Managementeinflüsse) zurückzuführen. Im Verlauf des Lebenszyklus wirken direkte und indirekte Managementeinflüsse unterschiedlich auf die Tiere ein. Im folgenden werden flächenspezifische Faktoren, die das Vorkommen der Tiere positiv wie negativ beeinflussen, diskutiert.

6.2.1 Zweischürige Mähwiese mit Abtransport des Mähgutes (Fläche WH)

Die zweischürige Mähwiese ist durch die Mahdereignisse, den sofortigen Abtransport des Mähgutes und eine vielfältige, magere Vegetation charakterisiert. Der Schnitt erfolgt sehr tief, die Vegetation wird auf 1 bis 3cm gekürzt.

Mahdwirkungen auf Larven und Adulti

Die erste Mahd erfolgte zwischen 1994 und 1997 zwischen Ende Mai (1997) und Mitte Juli (1994). Eine Mahd vor Ende Mai initiiert den Hauptschlupf der Larven (ab Ende Mai) (KÖHLER & BRODHUN 1987) und stellt für die Tiere normalerweise noch keine Gefahr dar. Sie ist für den Larvenschlupf eher förderlich. Der Grund liegt in der Besonnung des Bodens nach der Mahd, wodurch die für den Schlupf der Larven erforderliche Temperatursummen erst erreicht werden (GLÜCK & INGRISCH 1989a) und die direkte Besonnung der Gelege den Schlupf induziert (KRIEGBAUM mündl. Mitt. 1994). Dieser Zusammenhang zwischen Mahd und Schlupftermin wurde entsprechend auf Feuchtwiesen in Norddeutschland beobachtet, deren erster Schnitt Mitte Juni vor dem Larvenschlupf Ende Juli erfolgt (BONESS 1954).

Wenn die erste Mahd erst im Juni oder Juli erfolgt oder die Flächen so intensiv bewirtschaftet werden, daß um diese Zeit schon die nächste Mahd ansteht, ist eine Gefährdung der Larven gegeben. Junge Larven können dem Mähgerät nicht durch Flucht entkommen. Selbst wenn sie das nahende Mähgerät wahrnehmen, reicht ihr Sprungradius nicht aus, um aus dem Zentrum der Fahrspur aus dem Gefahrenbereich zu entkommen. Wegfliegen, was die Überlebenschance ebenfalls erhöht (CLAßEN et al. 1993), ist nicht möglich. Die Chance der Larven besteht darin, daß sie sich zu Boden fallen lassen und nicht überfahren bzw. von den Grasschwaden verletzt werden. Noch stärker als bei den Adulti hängt die Überlebenschance also vom Mähgerät ab: Die Aussicht, in den von einem Balkenmäher zurückgelassenen Grasschwaden unverletzt zu bleiben ist höher als die Chance, in von einem Kreiselmäher zerkleinerten Schnittgut zu überleben. Dies wurde zumindest für Wanzenimagines, die in der Vegetation verharren und deren Larven, die sich zum Boden flüchten in einem Ver-

gleich eines Mulchers, eines Saugmähers und eines Mähgerätes mit Messerbalken nachgewiesen (HEMMANN et al. 1987). Generell sind junge Larven durch Mahd stärker gefährdet als ältere und diese stärker als Adulti (THORENS 1993, KRAUSE 1996). Im Untersuchungsgebiet konnte kein direkter Einfluß der Mortalität auf die Larven festgestellt werden, da entweder zu Beginn des Larvenschlupfes oder zum Ende der Entwicklungszeit hin gemäht wurde (OTT 1996). Die Populationsdichten der Jahre 1994 - 1997 lassen keinen direkten Zusammenhang zwischen dem ersten Mahdtermin und der Individuendichte auf der Fläche erkennen. Zwar sind bei früher Mahd im Jahr 1997 die Individuendichten besonders von *C. dorsatus* sehr hoch, dies bestätigt sich jedoch nicht für das Jahr 1996, in dem ebenfalls relativ früh gemäht wurde. Offensichtlich ist auch bei später Mahd ein hinreichender Schlupferfolg in ungemähter Vegetation gegeben und ein genügend hoher Anteil der schon geschlüpften Larven überlebt die Mahd und das Einsammeln des Mähgutes.

Die Witterung nach der Mahd beeinflußt die Habitatqualität der Fläche stärker als vor der Mahd, da die Vegetation nicht mehr als Puffer für das Makroklima dienen kann. Temperatur, Feuchteverhältnisse und Wind schwanken nach der Mahd in den bodennahen Schichten stärker als zuvor (BONESS 1953, KLAPP 1971). Trockene Witterung kann schnell zur Austrocknung einer Fläche und zur Verminderung des Futterangebotes führen, während feuchte Witterung einen schnellen Aufwuchs durch frisches Gras gewährleistet. Je nach Witterung variiert daher die Auswanderung selbst bei ähnlichen Mahdzeitpunkten erheblich (THORENS 1993). Ein Dichteabfall auf gemähten Flächen konnte verschiedentlich festgestellt werden (POLLOCZEK 1993, OPPERMANN 1987, DETZEL 1985, KRAUSE 1996, BOSSHARD et al. 1988, HEROLD 1990, THORENS 1993, TROJAN 1995). Generell suchen Larven nach einer Mahd längerrasige Flächen auf (DEMPSTER 1955, RICHARDS & WALOFF 1954). Die Wanderungsaktivität der Larven ist als geringer anzunehmen als die der Adulti (PETER et al. 1981). Daß jedoch auch jüngere Larven bei kleinräumiger Bewirtschaftung von einer Fläche zur nächsten wechseln können zeigen die täglichen Tagesstrecken von *Podisma pedestris*-Larven von 5,8 m/Tag (Weibchen) und 6,2 - 7,8m/Tag (Männchen) (MASON et al. 1995). Eine Auswanderung auch junger Larven in umliegende Flächen kann angesichts der derzeitigen Parzellenstruktur des Untersuchungsgebietes als unproblematisch angenommen werden. Während die erste Mahd im Frühjahr innerhalb weniger Wochen den größten Teil der Parzellen betrifft, differenzieren sich im Verlauf des Sommers die verschiedenen Mahdrhythmen auf den einzelnen Parzellen, so daß eine Migration in Nachbarflächen zunehmend bei kurzer Wegstrecke einen Habitatstrukturwechsel garantiert. Allenfalls sind die Larven aufgrund ihrer geringeren Wanderungsgeschwindigkeit länger durch Fraßfeinde wie Spinnen und Vögel gefährdet, die die Larven in der niederen Vegetation leichter aufspüren. Heuschrecken dienen als Nahrung folgender bodennah lebender Spinnenfamilien (RICHARDS & WALOFF 1954, NYFFELER & BENZ 1981, NYFFELER 1982, CHERRILL & BEGON 1989, MALT 1994): Trichterspinnen (Ageleniidae), Baldachinspinnen (Linyphiidae), Krabbenspinnen

(Thomisidae), Kugelspinnen (Theridiidae), Laufspinnen (Philodromidae) und Wolfspinnen (Lycosidae). Je nach Vegetationsstruktur differiert die Nutzung der Mikrohabitate der Heuschrecken und sie treffen auf Vertreter anderer Spinnengattungen. Bodennah lebende Spinnen finden sich auf allen untersuchten Flächen (ROTHENBURGER 1996).

Die Zahl der nach der Mahd verletzt aufgefundener Tiere ist allgemein gering. Daher ist der Anteil getöteter bzw. ausgewanderter Tiere schwer zu bestimmen (CLABEN et al. 1993). Erkenntnisse aus dem Wiederfang markierter Tiere legen einen Verlust von bis zu 82% nahe (TROJAN 1995). Jedoch sind auch Mahdereignisse ohne eine nachfolgende Dichtereduzierung der Heuschreckenpopulationen bekannt (THORENS 1993, THOMAS 1980). Neben dem eingesetzten Mähgerät ist das Klima zum Zeitpunkt der Mahd entscheidend. Wird am Morgen gemäht, wenn die Wiese noch taunäß ist und die Tiere noch nicht aktiv sind, sind die Individuenverluste erheblich (TROJAN 1995). Bei morgendlicher Mahd (vor 7 Uhr Sommerzeit) wurden am 05.09. 1996 auf WH zahlreiche Individuen mit zerschnittenen Sprungbeinen und verletztem Abdomen gefunden. Ein Teil der Heuschrecken war mit dem Mähgut ausgetragen worden, die Individuendichte war erheblich geringer als an den Vortagen. Gleiches kann bei einer Mahd bei kühler feuchter Witterung angenommen werden, wohingegen bei einer Mahd am frühen Nachmittag bei warmer Witterung die Chancen der Tiere zur Flucht höher sind. Insgesamt sind jedoch die negativen Einflüsse einer Mahd selbst bei hohen Individuenverlusten auf kleinräumigen Flächen zu verschmerzen, da die Flächen erst durch die Mahd ihre hohe Attraktivität für die Heuschrecken erhalten und - wie WH - zu den am dichtesten besiedelten Flächen im Gebiet zählen (vgl. Kapitel 5.2).

Habitatnutzung durch die Imagines

Die Mähwiese WH ist mit sieben Vegetationsstraten die strukturell vielfältigste der untersuchten Flächen. Sie ist gleichzeitig in den Untersuchungsjahren im Schnitt die am dichtesten besiedelte Fläche, wobei die Dichten von *G. rufus* unter denen anderer Flächen wie der Schafumtriebsweide oder der Mulchfläche liegen. Die Vegetationsstrukturen, wurden von allen Arten sehr umfassend genutzt, *C. dorsatus* wurde in allen Straten beobachtet, *C. parallelus* in sechs von sieben, *G. rufus* in fünf, d.h. die Heuschrecken hielten sich vom Boden bis zu exponierten Strukturen überall auf.

Heuschrecken reagieren artspezifisch auf Vegetationsstrukturen stärker als auf spezielle Pflanzengemeinschaften (SÄNGER 1977, CLARK 1948, DORDA 1995, LENDERS & WEZEL 1986 u.a.). *C. parallelus* und *C. dorsatus* als typische Wiesenbewohner können die angebotenen Strukturen optimal nutzen, dies gilt jedoch auch mit nur geringer Einschränkung für *G. rufus*. Als typischer Bewohner von verbuchten Arealen und Hochstaudenfluren sowie Magerrasen (BELLMANN 1993, TAUSCHER 1986) bevorzugt er höhere, dichtere und stärker beschattete Vegetation. Ob mikroklimatische Bedingungen allein die Attraktivität der Fläche für die

Adulti schmälern oder pessimale Eiablagebedingungen die Tiere von der Fläche fernhalten (s.u.), ist nicht geklärt. Zumindest im Untersuchungsgebiet bevorzugt *G. rufus* jedoch beschattete und dichter bewachsene Areale (vgl. Abb. 13). Während die Unternutzung die Beschattung durch die Bäume nicht bedingt, ist die Vegetationsdichte durch die Nutzung derart beeinflusst, daß - ohne Düngung - eine Fläche bei Nutzung des Grasschnittes eher auslagert (KLAPP 1971) und weniger dichte Vegetation hervorbringt als eine durch den Mulchschnitt gedüngte Fläche.

Eientwicklung und Eimortalität

In der Saison 1996/7 vertrockneten auf der Mähwiese WH 29% der Eier von *C. parallelus* und 22% der Eier von *G. rufus* kurz vor dem Schlupf. Die Embryos in den Eiern waren voll entwickelt. Im Frühjahr 1998 konnten dagegen keine Trockenschäden festgestellt werden. Auch auf anderen Flächen waren Gelege von *C. parallelus* und *G. rufus* durch Austrocknung abgestorben, allerdings beliefen sich die Anteile auf lediglich 5% für *G. rufus* (WL und WM) und 8 bzw. 10% für *C. parallelus*. Mit monatlichen Niederschlägen von 311mm im April und 319mm im Mai im Vergleich zu 780 und 860mm im langjährigen Mittel sind die Trockenschäden auf das extrem trockene Frühjahr 1997 zurückzuführen. Nach zwei trockenen Monaten war zwischen dem Schnitt der Wiese am 30. Mai und der Entnahme der Proben in der ersten Juniwoche die Witterung weiterhin trocken und warm, so daß der Boden ungeschützt durch die Vegetationsdecke weiter austrocknete (vgl. BONESS 1953). Die Eier besaßen somit keine Möglichkeit, das zum Schlupf notwendige Wasser (INGRISCH 1983a, 1983b) aufzunehmen.

Auf allen Untersuchungsflächen erleidet *C. parallelus* höhere Verluste durch Austrocknung als *G. rufus*. Die Gelege von *G. rufus* als typischem Bewohner von Säumen und Halbtrockenrasen sind durch dichteres und voluminöseres Schaumsekret besser gegen Trockenheit geschützt als die Gelege von *C. parallelus*. Dies ist besonders im Bereich des Deckels auffällig, unter dem eine dicke Schicht von Schaumsekret die Eier vor potentieller Austrocknung bewahrt. Dies gilt, obwohl *G. rufus* seine Gelege im Mittel flacher in den Boden einbringt als *C. parallelus* und der Deckel häufig direkt an der Erdoberfläche sichtbar ist (vgl. Abb. 24, Abb. 26). Die Eier von *C. dorsatus* erlitten zumindest in den letzten Entwicklungsstadien keine trockenheitsbedingten Verluste. Die über der Erdoberfläche abgelegten Eier (vgl. Abb. 24) sind durch ihre lederartige Umhüllung offensichtlich auch gegen extreme Trockenheit geschützt.

Die Trockenschäden an den Gelegen von *G. rufus* und *C. parallelus* wirken sich auf die Individuendichte der Adulti 1997 nicht in Form eines Einbruchs auf der Fläche WH aus, allerdings ist ein relativ höherer Anteil an *C. dorsatus* auf der Fläche zu beobachten, ein Trend, der sich im Jahr 1997 für andere Flächen nicht wiederholt. Generell scheint die erhöhte Gefahr

der Austrocknung der Eier durch die Mahd eine witterungsbedingte Ausnahme zu sein, die sich auf die Populationen nur gering auswirkt.

Die Austrocknung der Gelege im Frühjahr erklärt den geringen Fortpflanzungserfolg von *G. rufus* auf der Fläche nicht, da im Jahr 1997 *C. parallelus* stärker noch als *G. rufus* durch die Trockenheit dezimiert wurde, im Jahr 1997/8 die Eier von *G. rufus* jedoch aus ungeklärter Ursache zu 40 % in einem frühen Entwicklungsstadium abstarben. Dies gilt auch für 21% der Eier von *C. parallelus*, und für 5% der Eier von *C. dorsatus*. Die Bodenfeuchte kann dafür kaum verantwortlich gemacht werden, da zum einen die Gelege von *G. rufus* besser als die von *C. parallelus* geschützt sind und zum anderen der Winter 1997/8 keine extremen Trockenheits- oder Feuchteperioden aufweist. Mit 69 Frosttagen war der Winter 1997/8 milder als der Winter 1996/7, die Monatsmitteltemperaturen lagen nie unter 0°C. 1997 wurde die Fläche WH Ende August zum letzten Mal gemäht, die Vegetation erreichte bis zum Winter eine Höhe, die nur gering unter der umliegender Mulchwiesen lag. Dennoch ist dieses Phänomen in diesem Umfang für die untersuchten Flächen einmalig. Eine winterliche Bewirtschaftungsmaßnahme kann ausgeschlossen werden, auf der Wiese erfolgten seit vielen Jahren weder Düngung noch Spritzungen. Da die Eier in einem frühen Entwicklungsstadium abgestorben waren, können ungünstige Witterungsbedingungen zur Zeit der Eiablage diese erschwert haben. Ist der Boden sehr trocken, verhärtet der spärlich durchwurzelte Boden der Fläche WH stärker als die Böden umliegender Flächen und die Gelege können nicht tief genug in den Boden eingebracht werden. Allerdings fiel während der Hälterung der Weibchen 1997 mehrmals Regen und die tot aufgefundenen Gelege waren wie die intakten Gelege fest im Boden verankert.

Die Ursache für die nicht prädatorenbedingte hohe Mortalität der Eier von *C. parallelus* und *G. rufus* ist offensichtlich von Jahr zu Jahr nicht konstant und aus den Untersuchungen nicht vollständig erklärbar. Daß *G. rufus* in beiden Jahren mit 4 bzw. 5% extrem geringe Überlebensraten der Eier aufweist, ist nicht ausschließlich auf die diskutierten Fälle des trockenheitsbedingten oder frühen Absterbens zurückzuführen sondern resultiert zudem aus einem höheren Anteil als verschwunden berechneter Gelege. Entweder wurden diese in einem so frühen Zustand zerstört, daß keine Reste der Hülle mehr auffindbar waren oder die Weibchen von *G. rufus* hielten ihre Eier zurück, so daß tatsächlich weniger Gelege als angenommen in den Kästen abgelegt wurden. Dies würde bedeuten, daß die Weibchen die schlechten Eiablagebedingungen erkennen können, daher natürlicherweise die Fläche meiden und wenn dies - im Falle einer Hälterung - nicht möglich ist, die Eiablage verzögern.

6.2.2 Zwei- bis vierschürige Mulchwiese (Fläche WM)

Die zwei- bis vierschürige Mulchwiese zeichnet sich durch den Mulchschnitt, bei dem das Mähgut unzerkleinert auf der Fläche verbleibt, aus. Die Vegetation wird dabei auf eine Länge von 5 bis 7cm gekürzt.

Mahdwirkungen auf Larven und Adulti

Die direkten Wirkungen der Mahd gelten für die Mulchwiese in gleicher Weise wie für die Mähwiese mit folgenden Modifikationen:

- Da das Mähgut auf der Wiese verbleibt, ist ein Individuenverlust durch Austrag aus der Fläche mit dem Mähgut nicht gegeben.
- Die Mulchschicht mildert die strukturellen und mikroklimatischen Änderungen der Mahd. Die Fläche ist keiner solch extremen Austrocknung ausgesetzt als eine abgeräumte Wiese. Die Tiere akzeptieren - je nach Witterung - das gemähte Gras noch einige Tage als Nahrungsquelle und Versteck. Eine Auswanderung auf benachbarte nicht gemähte Flächen ist bei kühler feuchter Witterung zu vernachlässigen. Nach einer Mahd Ende September (Mulchschnitt) befanden sich am Abend noch 56 von 57 markierten Tieren auf der gemähten Fläche, vier Tage später noch 30 von 36 Tieren und selbst zwei Wochen nach der Mahd wurden nur zwei von zwölf markierten Tieren auf der benachbarten ungemähten gefangen (vgl. TROJAN 1995). Dies gilt jedoch nur, wenn das Mähgut nicht zerkleinert wird. Fein gehäckselt Gras kann den Heuschrecken weder als Versteck noch als Nahrung dienen.

Habitatnutzung durch die Imagines

Flächige *Geranium pratense*-Bestände sind hauptsächlich auf schattigen, gemulchten Flächen im Hoch- und Spätsommeraspekt zu finden. Da ihr Vorkommen u. a. durch die Beschattung bedingt ist, sind sie nicht deckungsgleich mit Flurstücken und somit in den quantitativen Erhebungen nicht in Reinform vertreten. Als einzige der untersuchten Flächen beinhaltet die Mulchwiese WM solche Bereiche, die allerdings durch eine stärkere Besonnung der Fläche, bedingt durch das Fällen einiger Bäume, zurückgedrängt wurden. Daher sind die Populationsdichten auf WM nicht so gering, wie aufgrund der schlecht zu nutzenden Struktur und dem geringen Nahrungsangebot der *Geranium pratense*-Bestände zu schließen wäre. Mikrohabitatbeobachtungen auf reinen *Geranium pratense*-Beständen zeigen, daß diese hauptsächlich von *G. rufus* und *C. dorsatus* genutzt werden (vgl. Kapitel 5.3). Generell sind die Abundanzen jedoch gering. Für *G. rufus* deckt sich die Besiedlung dieser Flächen mit der positiven Korrelation zur Beschattung und der Beobachtung, daß sich die Tiere bevorzugt im Bereich großer Bäume aufhalten, zwischen der Bevorzugung einer Habitatstruktur, der Beschattungssituation und des Futterangebotes ist daher nicht zu differenzieren. Die Vegetation unter Obstbäumen unterscheidet sich zu der zwischen den Bäumen und der Fahrgassen durch einen geringeren Gehalt an Trockenmasse und löslichen Kohlenhydraten

sowie einem höheren Anteil an Rohfasern und Mineralstoffen (KLAPP 1971, HOFBAUER 1997). *G. rufus* zeigt in anderen Habitaten, obwohl schwer einzuordnen, eine höhere Präferenz für vertikale Strukturen (SÄNGER 1977) im Vergleich zu den zwei anderen Arten. *G. rufus* klettert geschickter als die Chorthippus-Arten (SÄNGER 1977) und ist in der Lage, sich bei Störung auf die Blattunterseiten zu verkriechen. Durch seine durchweg braune Färbung ist er auch auf dem unbewachsenen Boden gut getarnt und besonders die Weibchen verkriechen sich bei Gefahr tief in Mulchschwaden.

C. dorsatus reagiert im gesamten Untersuchungsgebiet nur gering auf die Flächennutzung. (vgl. Abb. 15). *C. dorsatus* wird generell als tolerant bezüglich der Raumstruktur seiner Habitate beschrieben, neigt jedoch noch eher als *G. rufus* zu horizontalen Strukturen (SÄNGER 1977). Das Nahrungsangebot ist offenbar für beide Arten noch ausreichend, daß eine Besiedlung der Flächen nicht vollständig behindert wird, dies ist aber bei großflächiger Ausbreitung solcher Areale erneut zu hinterfragen.

C. parallelus meidet reine *Geranium pratense*-Bestände weitgehend. Die wenigen beobachteten Tiere hielten sich ausschließlich auf der Blattoberseite auf. Diese nur teilweise Habitatnutzung ist ein Hinweis darauf, daß sich die Strukturen nicht für die mikropteren Tiere eignen. Weibchen wurden nie dabei beobachtet, daß sie sich bei Störung auf Blattunterseiten versteckten, statt dessen ließen sie sich fallen und flüchteten auf dem offenen Boden laufend oder springend.

Eientwicklung und Eimortalität

Die Mähgutschwaden, die auf der Fläche zersetzt werden, führen lokal zu feuchterem Mikroklima der Bodenoberfläche und können eine Schimmelbildung an den dort abgelegten Ootheken bewirken (DETZEL 1991). Auf allen 1997 untersuchten Flächen wurden verschimmelte Gelege festgestellt. Der Anteil lag zwischen 0% und 2% und betraf alle untersuchten Arten gleichermaßen. 1998 wurde nur ein verschimmeltes Gelege von *G. rufus* auf der Mähwiese WH ermittelt. Der Grad der Verpilzung variiert offensichtlich stärker mit der Witterung als mit der Bewirtschaftungsform der Fläche. Im Winterhalbjahr 1996/7 waren die Niederschläge im Oktober und November mit jeweils über 700mm sowie im Februar mit über 600mm hoch, der recht feuchte Dezember 1997 hatte dagegen offensichtlich auf die Verpilzung der Eier keinen Einfluß (vgl. Abb. 6). Die Mähwiese WH weist 1997 den geringsten Teil verpilzter Gelege auf, zwischen der Brachfläche und der gemulchten Fläche bestehen keine Unterschiede. Auf der gemulchten Fläche erfolgt die letzte Mahd im August (zwischen 07.08.1996 und 29.08.1994), bis zum Ende der Vegetationsperiode ist das Schnittgut bereits abgebaut (SCHREIBER 1997). Auf der Brachfläche dagegen dauert die Streumineralisation über den

gesamten Winter an. Auf beiden Flächen kann der Verlust durch Verpilzung der Gelege jedoch selbst bei ungünstiger Witterung wie im Herbst 1996 vernachlässigt werden.

Rasenfläche

Als Sonderfall der Mulchwiese ist die in regelmäßigen Abständen (bis zu zehn Mal im Jahr) gemähte Wiese zu betrachten. Die Bearbeitung erfolgt aufgrund der geringen Vegetationshöhe in der Regel mit einem Rasenmäher.

Die Populationsdichten einer solchen Fläche sind in Abb. 15 unter der Bezeichnung RA (=Rasen) dargestellt. Diese Fläche bietet im Vergleich zur strukturreichen Mähwiese WH nur die Strukturen „Vegetation am Boden“ und „niedere Vegetation“. Haben die Tiere die Wahl, nutzen sie diese Strukturen zwischen 2% und 24% (Männchen von *C. parallelus* bzw. Weibchen von *C. dorsatus*). Generell nutzen die Männchen die niederen Strukturen schwächer, doch auch die Weibchen von *G. rufus* halten sich mit 14% wenig in den niederen Straten auf. Als einzige Straten einer Fläche genügen sie demnach den Habitatansprüchen keiner der untersuchten Arten, am wenigsten denen von *G. rufus*. Die vorhandenen Strukturen werden zudem im Gegensatz zu der Mähwiese WH aus feinen Gräsern und Klee (z. B. *Poa* sp., *Trifolium repens*) gebildet, die den Heuschrecken beim Durchklettern und Abspringen wenig Halt bieten. Insgesamt deckt sich dies mit der Beobachtung, daß alle drei Arten die Fläche meiden. Am geringsten ist *G. rufus* vertreten, dessen Anforderungen an die Strukturen seines Habitats als Bewohner von verbuschten Arealen und Hochstaudenfluren am stärksten von den gebotenen abweicht. Auf der ebenfalls strukturarmen kahlgefressenen Schafweide benötigte *G. rufus* gleichfalls am längsten, um diese wiederzubesiedeln. (vgl. Kapitel 5.4.1). Von *G. rufus* wurden auf der Rasenfläche keine Larven der Stadien eins und zwei nachgewiesen, von *C. dorsatus* / *C. parallelus* nur geringe Abundanzen (OTT 1996). Die erwachsenen Individuen sind demnach vermutlich der Fläche zugewandert oder sind nur dabei, diese zu queren. Aufgrund der geringen Abundanzen wurde dieser Flächentyp mit regelmäßigem Mulchen in die weiteren Untersuchungen nicht einbezogen.

6.2.3 Schafumtriebsweide (Fläche SU)

Auswirkungen der Beweidung auf Larven und Adulti

Die Beweidung der untersuchten Fläche ist mit zwei bis drei Beweidungsperioden im Jahr als sporadisch und wenig intensiv anzusehen. Allerdings wird während der Beweidung die Pflanzendecke vollständig vernichtet. Da die erste Beweidung zwischen Ende April (1994) und Anfang Juni (1995) stattfand, gelten für diese die gleichen positiven Wirkungen bezüglich Sonnenbestrahlung der Bodenoberfläche und Wärmesummen wie für die Mähwiese, vorausgesetzt, die Eier nehmen während der Beweidung keinen Schaden (s.u.). Die folgenden

Beweidungen stellen einen stärkeren Einschnitt in den Lebensraum dar als eine Mahd. Die Störung dauert über mehrere Tage an, wohingegen die Mahd einen Flächenabschnitt nur einmalig für wenige Minuten erfaßt. Auf einer gemähten Wiese wird die Vegetation zudem nicht so restlos entfernt und die gemähte Wiese wird daher nicht vollständig von den Heuschrecken verlassen. Während der Beweidungen dagegen verschwinden die Heuschrecken völlig von der Fläche. So wurden auf der Fläche SU einen Tag nach der Beweidung am 11.08.1994 auf 20m² nur ein männliches Tier von *C. dorsatus*, auf einer weiteren von der gleichen Herde am 14.08. beweideten Fläche auf 20m² zwei Tage später jeweils nur ein Tier von *C. dorsatus* und *C. parallelus* gefangen (vgl. TROJAN 1995). Dies ist auf ein Aufscheuchen durch Weidetiere und die Abnahme der Vegetation zurückzuführen. Ein Individuenverlust durch die Weidetiere, die im Lauf des Tages umgepfercht werden, ist nicht zu erwarten, da die sich tags nur langsam und nachts kaum bewegen. Die Tiere wandern demnach vollständig auf umliegende Flächen aus, von denen aus die Weide nach Beendigung der Beweidung wiederbesiedelt werden kann. Die Wiederbesiedlung geht direkt mit dem Aufwachsen der Vegetation einher und ist je nach Witterung und Pflanzenwuchs nach spätestens zwei bis drei Wochen abgeschlossen (vgl. die Untersuchung zur Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche in Kapitel 5.4.1). Die Artenzahl auf der Fläche während der unbeweideten Perioden entspricht der der umliegenden Flächen. Das Areal ist so klein, daß eine Einwanderung einer Art aus den Randflächen binnen weniger Tage möglich ist.

Habitatnutzung durch die Imagines

Die Siedlungsdichten der drei Arten auf der Schafumtriebsweide SU sind im Mittel sehr ausgeglichen und zeigen im Untersuchungszeitraum keine einheitlichen Trends. Sie liegen jedoch deutlich unter denen der Mähwiese WH und entsprechen nicht den aufgrund der Strukturvielfalt erwarteten Dichten. Die Beweidung selbst kann als Störung in den Jahren 1994 und 1997 weitgehend ausgeschlossen werden, da die erste Beweidung vor dem Hauptschlupf der Larven stattfand, die zweite Beweidung folgte zu einem Zeitpunkt, als die Heuschrecken größtenteils adult bzw. in den letzten Larvenstadien waren, mobil genug also, um kurzzeitig die Fläche zu verlassen und sie mit dem Aufwachsen des frischen Grases wieder zu besiedeln (vgl. Kapitel 5.4). 1995 wurde die Fläche vom 06.06. und vom 06.07. sowie vom 20.09. jeweils drei bis vier Tage beweidet. Auch dies beeinträchtigte die Individuendichten nicht. Während die Dichten von *C. dorsatus* zwischen 1994 und 1997 konstant blieb, waren *C. parallelus* und *G. rufus* im Jahr 1995 am stärksten vertreten.

Offensichtlich ist die geringere Besiedlung der Fläche auf ein verändertes Nahrungsangebot zurückzuführen. Unterschiede in der Artenzahl der Gräser sind auf den Untersuchungsflächen jedoch zu vernachlässigen, (elf Gräser auf WH und SU, zehn Gräser auf WM und neun Gräser auf WL, aus einem Artenbestand von 17 Gräsern auf den Untersuchungsflächen (DEUSCHLE unveröff.)). Unterschiede im Nahrungsangebot können sich demnach hauptsächlich aus einem

flächenspezifisch unterschiedlichen Nährstoffgehalt der Futterpflanzen herleiten. Negative Einflüsse der Beweidung wurden in Verbindung mit verändertem Nährstoffgehalt der Futterpflanzen durch Nährstoffaustrag (GRAYSON & HASSALL 1985) oder durch eine Anreicherung durch zusätzliche Düngung zw. Nährstoffeintrag festgestellt (SCHMIDT & RATSCH 1989, SCHMIDT 1983, KÖHLER 1984, LENDERS & WEZEL 1986, SIEPEL et al. 1987, WINGERDEN et al. 1992a).

Der vorliegende Beweidungstyp ist mit anderen Beweidungsformen nur bedingt vergleichbar, da sich eine Beweidung auf die Heuschreckenfauna je nach zugrundeliegendem Vegetationstyp, Beweidungsform- und Intensität sowie der Weidetiere und sonstigen Bewirtschaftungsmaßnahmen unterschiedlich auswirkt (INGRISCH & KÖHLER 1998). Eine intensive Beweidung senkt generell sowohl die Artenzahlen als auch (meist) die Abundanzen (WINGERDEN et al. 1991a, SZIJJ 1985, BRINKMANN 1991, VOISIN 1986, INGRISCH & PAVICEVIC 1992). Dies ist zum einen Ergebnis der veränderten Raumstruktur. Die vorliegende Beweidung ist jedoch nur zeitlich sehr begrenzt als intensiv zu betrachten und räumlich begrenzt. Über das gesamte Jahr hinweg ist sie - auch in ihrer Beeinflussung der Vegetation - eher extensiv. Mit einer extensiven Beweidung wie z.B. einer sporadischen Beweidung in Hütelhaltung, einer extensiven Dauerbeweidung oder eine weniger scharfen Umtriebsbeweidung ist sie dennoch nur bedingt vergleichbar. Eine solche extensive Beweidung fördert eine größere Strukturvielfalt als eine Mahd, da die Mahd die Vegetation gleichmäßig kürzt, die extensive Beweidung jedoch ein Mosaik stärker und schwächer befressener Areale erzeugt (BRAUCKMANN et al. 1997). Dieser Effekt ist durch die kurzzeitig intensive Mahd nicht gegeben.

Eientwicklung und Eimortalität

Von der schafbeweideten Fläche liegen zu den Überlebensraten der Eier lediglich Daten aus dem Jahr 1997/8 vor. Daher können nur direkt auf die Beweidung zurückzuführende Phänomene diskutiert werden. Die letzte Beweidung 1997 erfolgte während der Hälterung der Weibchen auf der Fläche, wobei die Zeltareale von der Beweidung ausgeschlossen waren. Im Frühjahr wurde die Fläche direkt vor der Entnahme der Gelege vom 17.05.1998 ausgehend vier Tage beweidet. Der Beweidung war eine zweiwöchigen Trockenzeit vorausgegangen. Als direkte Folge dieser Beweidung wurden 4% der Eier von *G. rufus* und 1% der Eier von *C. dorsatus* zertreten aufgefunden. *G. rufus* ist durch die oberflächennähere Lage der Ootheken durch Tritt stärker gefährdet als *C. parallelus* (vgl. Abb. 25, Abb. 26). Die Schäden sind jedoch insgesamt zu vernachlässigen und die Überlebensraten von 31% für *c* und 19% für *G. rufus* sind mit denen anderer Flächen vergleichbar. Allerdings sind bei feuchter Witterung direkt vor und während der Beweidung höhere Schäden zu erwarten, da die Hufe der Schafe leichter in die Bodenoberfläche eindringen und die durch die Feuchtigkeit angeweichten Ootheken verletzen können.

Lediglich *C. dorsatus* erleidet 1997/8 erheblich Einbußen, hauptsächlich durch Verlust der Gelege. Nur 1% der Gelege wurde zertreten aufgefunden. Ein großer Teil der Ootheken wurde offensichtlich von den Schafen mit der Vegetation abgefressen. Insgesamt waren nach nur einer Beweidung nur 1% der Gelege schlupfbereit. Unter natürlichen Umständen mindert die letzte Beweidung im Vorjahr (August bis September) die Überlebenschancen der bereits abgelegten Eier zusätzlich.

Zumindest *C. dorsatus* kann sich auf der schafbeweideten Fläche nicht erfolgreich reproduzieren. Für die Arten, die ihre Eier in den Boden ablegen, können aus den vorliegenden Untersuchungen keine Einschränkungen abgeleitet werden, allerdings sind diese Ergebnisse unter anderen Witterungsumständen und unter Einbeziehung der herbstlichen Beweidung zu überprüfen.

6.2.4 Brache (Fläche WL)

Habitatnutzung durch die Imagines

Die Dichten der Imagines von *C. parallelus* auf der langgrasigen Flächen sind in den Untersuchungsjahren durchgehend gering, während die Dichten von *G. rufus* und *C. dorsatus* kontinuierlich abnehmen (Ein Teil der 1997 erfaßten Tiere ist auf Nachkommen der 1996 während der Hälterungsversuche in die Fläche eingebrachten Tiere zurückzuführen). Dies ist nicht ausschließlich auf eine geringe Larvendichte auf der Fläche zurückzuführen, vielmehr sinken die Dichten von einem Larvenstadium zum nächsten stärker als auf umliegenden Flächen (OTT 1996). Dies ist als Reaktion auf den Rückgang der Nahrungsressourcen zu werten, der durch das Absterben und Einknicken des Grasbestandes bedingt ist. Zwar sind graminivore Heuschrecken in ihrem Vorkommen in Wiesen am wenigsten durch mangelndes Nahrungsangebot limitiert (INGRISCH & KÖHLER 1998), Unterschiede im Nahrungsangebot können jedoch Präferenzen der Tiere auslösen. Während die Präferenzen einzelner Arten für bestimmte Grasarten von Versuch zu Versuch nicht konstant war (KAUFMANN 1965, SCHÄLLER & KÖHLER 1981, BERNAIS & CHAPMAN 1970), zeigte sich, daß grundsätzlich eine Mischernährung für die Gesundheit der Tiere am förderlichsten ist. Daß die Nahrung in Form von verschiedenen angebotenen Grasarten die Entwicklungsgeschwindigkeit, Körpermasse, Lebensspanne und Fertilität beeinflussen, wurde in verschiedenen Fütterungsversuchen nachgewiesen (KAUFMANN 1965, SCHÄLLER & KÖHLER 1981, BERGER 1988). Eine Abhängigkeit der Präferenzen vom Alter der Gräser und damit vom Nährstoffgehalt wurde bislang lediglich postuliert (KÖHLER & INGRISCH 1998). Darin ist jedoch der Grund für die Meidung der langgrasigen Fläche gegenüber den gemähten/beweideten Flächen, auf denen nach jeder Bewirtschaftungsmaßnahme das Gras frisch aufwächst, zu suchen. Für *C. parallelus* kommt erschwerend hinzu, daß die mikropteren Weibchen die Habitatstrukturen nicht optimal nutzen können (vgl.

SÄNGER 1977). Die Schwierigkeit, durch den Pflanzenfilz hindurch zur Eiablage den Boden zu erreichen, gilt für alle untersuchten Arten gleichermaßen. Im Versuchsansatz, in dem Tiere in kleinen Zelten auf der Fläche gehalten wurden um eine Eiablage auf der Fläche zu erzwingen, war diese Schwierigkeit zumindest teilweise versuchsbedingt beseitigt, da beim Aufbau der Zelte die Vegetationsstruktur teilweise zerstört wurde. Direkte Schlüsse, ob die Weibchen den Abstieg in die schattigen, bodennahen Schichten mit deutlich ausgeglichenerem Mikroklima tatsächlich meiden, können daher nicht gezogen werden. Ist die Bodenoberfläche jedoch erreicht, bieten sich für *C. dorsatus* ausgedehnte Grasbulten, in die die Ootheken versteckt werden können, der unbewachsene Erdboden ist reich mit Feinwurzeln durchzogen und ausgesprochen krümelig (vgl. Bodenparameter in Kapitel 4.2), was gute Voraussetzungen für eine Eiablage in den Boden durch *G. rufus* und *C. parallelus* bietet.

Radnetzspinnen, insbesondere *Argiope bruennichi*, sind auf der Fläche WL mit Dichten bis zu 1 Ind./m² vertreten. In den Netzen finden sich häufig Feldheuschrecken. Ein Heuschreckenanteil an ihrer Nahrung (in Individuenzahlen) von bis zu 26% wurde ermittelt (NYFFELER & BENZ 1978). Bezogen auf die Biomasse ernährt sich *Argiope bruennichi* bis zu 45% von Heuschrecken (MALT et al. 1990). Der Einfluß auf die Populationsdichte ist unter Experimentalbedingungen im Freiland meßbar (KAJAK et al. 1968).

Das Vorkommen großer Radnetzspinnen ist im Untersuchungsgebiet auf Brachen beschränkt, da die Spinnen für die Anlage ihrer Netze hohe Vegetation mit senkrechten Stützelementen benötigen. Eine Störung dieses Mikrohabitatgefüges durch Mahd kann für Spinnen, die höhere Straten bewohnen, zu erheblichen Verlusten führen, da sie, sofern sie die Mahd überstanden haben, leicht bodenlebenden Spinnen zum Opfer fallen (NYFFELER & BREENE 1990) und in ihrem Nahrungserwerb eingeschränkt sind. Entsprechend werden selbst Mähwiesen bei nur zweimaliger Mahd nur spärlich durch *Argiope bruennichi* besiedelt.

Eientwicklung und Eimortalität

Die Überlebensraten der Eier von *C. parallelus* sind auf der Brachfläche mit 25% (1997) und 22% (1998) vergleichbar mit denen der anderen Flächen. Der Anteil verschimmelter Gelege lag trotz der Streuauflage, die sich erst im Laufe des Winters abbaut, 1997 unter 1%; 1998 verschimmelten keine Gelege. Andererseits verhinderte der Pflanzenfilz die Austrocknung der Gelege im Frühjahr 1997 nicht vollständig, 8% der Gelege und damit genauso viele wie auf der Mulchfläche (10%) waren vertrocknet. Sowohl die Überlebensraten als auch die Mortalitätsfaktoren gleichen in beiden Untersuchungsjahren nahezu denen der Mulchwiese. Im Schnitt erreichten die Gelege auf der Mähwiese ebenfalls keine höheren Überlebensraten (18% 1997 und 37% 1998). Die Streuauflage im Herbst und Winter schädigt demnach die Gelege nicht mehr als eine sich im Herbst abbauende Streuauflage (Mulch); die Eiüberlebensraten von *C. parallelus* werden durch mangelndes Management nicht eingeschränkt.

Die Eiüberlebensraten von *G. rufus* liegen mit 27 bzw. 31% leicht über denen der Mulchwiese und der Umtriebsweide und deutlich über denen der Mähwiese. Die langrasige Fläche entspricht demnach in den Überlebensbedingungen für die Eier mit der Mulchwiese am ehesten den Ansprüchen von *G. rufus*. Da dieser kein ausgesprochener Wiesenbewohner ist sondern auch Waldsäume und Halbtrockenrasen sowie verbuschende Areale besiedelt, kommt die langrasige Fläche seinen Habitatpräferenzen recht nahe. Eine Bedeckung des Bodens, wie sie auch in seinen sonstigen Habitaten gegeben ist, ist - im Vergleich zur Mähwiese - für die Eientwicklung förderlich.

Die Überlebensraten der Eier von *C. dorsatus* schwankt extrem zwischen den beiden Untersuchungsjahren (54% 1997 und 11% 1998). Der Anteil der leergefressenen Gelege sowie der tot aufgefundenen Eier differiert nur unwesentlich, die Unterschiede in den Überlebensraten sind auf Prädatoren zurückzuführen, die die gesamten Gelege vertilgten. Angesichts der guten Versteckmöglichkeiten der Eier in den ausgedehnten Grasbulten ist von einer stark schwankenden aber hohen Prädatorendichte auf der Fläche auszugehen.

6.2.5 Analyse der Habitatpräferenzen

Angesichts der Überlebensraten der Eier und der Habitatpräferenzen der Adulti können die limitierenden Faktoren für das Auftreten der einzelnen Arten auf der Fläche diskutiert werden.

Die Eimortalitäten von *C. parallelus* sind auf allen Untersuchungsflächen ähnlich. Dennoch deutliche Präferenzen der Tiere sind demnach in der Eignung der Flächen für die adulten Tiere begründet. *C. parallelus* als typischem Grünlandbewohner kommt die Beschaffenheit der bewirtschafteten Flächen entgegen. *C. parallelus* ist noch auf intensiv genutzten Wiesen vertreten, auf denen keine anderen Heuschreckenarten mehr auftreten (GLÜCK & INGRISCH 1989b). Gegen Bewirtschaftungsmaßnahmen wie Mahd und Beweidung ist *C. parallelus* sehr tolerant, nicht jedoch gegen eine Extensivierung der Nutzung einhergehend mit einer Verfilzung der Vegetation.

Die Larven und Imagines von *C. dorsatus* sind bezüglich der Strukturpräferenzen wenig wählerisch (SÄNGER 1977). *C. dorsatus* tritt im gesamten Untersuchungsgebiet in hohen Dichten auf und meidet nur extrem intensiv genutzte Flächen wie Rasengrundstücke. Die Tiere sind gegenüber einem breiten Spektrum an Bewirtschaftungsformen und Intensitäten bis hin zur Nutzungsaufgabe tolerant. Die Gelege allerdings leiden deutlich unter einer zeitlich begrenzten, jedoch intensiven Schafbeweidung, wie sie in Form einer Umtriebsbeweidung auf einigen Flächen im Untersuchungsgebiet durchgeführt wird. Da diese jedoch für die Adulti ein durchaus geeignetes Habitat bietet und die Parzellengröße gering ist, wandern Larven und

adulte Tiere auf die Fläche ein, deren Gelege bei der nächsten Beweidung vernichtet werden. Aus der Verteilung der Adulti läßt sich demnach nicht auf das Reproduktionspotential der Flächen schließen. Ist dieses nicht oder nicht ausreichend gegeben, ist die Fläche lediglich ein Sink-Habitat (PULLIAM 1988), in dem sich keine tragfähige Metapopulation etablieren kann.

G. rufus bevorzugt beschattete und verfilzte, hohe Vegetation. Ideale Bedingungen finden sich in Streuobstwiesen in extensiv genutzten oder aufgelassenen, durch Obstbäume partiell beschatteten Flächen und in Randbereichen der Wiesen wie Böschungen und Gräben. Als typischer Bewohner solcher Saumbereiche ist *G. rufus* ungleichmäßig über die Flächen verteilt. Offene, zur Heu- oder Grüngutgewinnung genutzte Flächen werden gemieden. Dies deckt sich mit den Eiüberlebensraten, die auf extensiv bewirtschafteten Flächen wie der Mulchwiese und der Umtriebsweide sowie der Brache gute Überlebenschancen haben, auf der Mähwiese jedoch kaum zum Schlupf kommen. Die Präferenzen der Adulti decken sich somit weitgehend mit den Überlebenschancen der Gelege.

6.2.6 Die Nutzung im Gesamtgebiet

Aufgrund der hohen Mobilität der Heuschrecken und der geringen Parzellengröße können die Tiere auf benachbarte Parzellen auswandern. Neben dem zeitlich begrenzten Ausweichen nach Mahd oder Beweidung besiedeln die Tiere umliegende Flächen, sofern diese günstigere Bedingungen bieten. Dies kann einerseits zu einer Aggregation auf besonders attraktiven Flächen, andererseits zu einem Dichteausgleich führen.

Die Individuendichte von Heuschrecken im Grünland ist in Mitteleuropa grundsätzlich nicht durch die Nahrung begrenzt (INGRISCH mündl. Mitt. 1997). Im Gegensatz zu Massenvorkommen in kontinentaleren Klimazonen (LATCHININSKY 1995, NAGY 1995) wird die Carrying Capacity der Flächen nicht erreicht. Eine hohe Individuendichte, für die Tiere durch eine hohe Gesangsdichte der Männchen und eine hohe Begegnungsfrequenz der Tiere untereinander gekennzeichnet, läßt auf eine hohe Habitatqualität und eine große Zahl an potentiellen Partnern schließen. Die hohen Individuendichten auf diesen attraktiven Flächen bleiben aufgrund des Local Enhancement erhalten, selbst wenn die Nahrungsmenge und ihre Qualität durch den starken Verbiß deutlich abnimmt, wie dies in längeren Trockenperioden auf der Flächen WH der Fall ist.

Aus Flächen hoher Individuendichte (z.B. WH in Bezug auf *C. dorsatus* und *C. parallelus*) können potentiell mehr Tiere auswandern als aus schwach besiedelten Gebiete. Flächen mit geringem Reproduktionspotential aber hoher Habitatqualität für die adulten Tiere werden ausgehend von Flächen hoher Dichte besiedelt. Ein Teil der Flächen dient als Source zur Besiedlung von Sink-Flächen, die über kein genügendes Reproduktionspotential verfügen

(PULLIAM 1988) (z.B. SU in Bezug auf *C. dorsatus*). Zu den Flächen, die eine geringe Eignung für die adulten Tiere aufweisen, findet kaum ein Austausch statt, da sie weder über eine genügend hohe Ei- und Larvendichte verfügen, um als Source zu dienen, noch von adulten Tieren besiedelt werden. In großem Umfang können solche Flächen als Barrieren wirken, die das Habitat der Tiere beschränken. *C. parallelus* und *C. dorsatus* werden durch Brachflächen und extrem beschattete Areale derart eingeschränkt.

6.2.7 Szenarien für einen Nutzungswandel, Pflegehinweise

Die Untersuchung des Einflusses des Flächenmanagements auf Heuschrecken ist dadurch motiviert, daß hieraus Pflegehinweise angesichts eines sich abzeichnenden Nutzungswandels abgeleitet werden können (vgl. Einleitung). Zum Abschluß der Arbeit wird dieser Aspekt wieder aufgegriffen und diskutiert, welcher Nutzungswandel sich abzeichnet und welche Pflegehinweise sich aus Sicht der Autorin aus den Untersuchungsergebnissen der Arbeit ableiten lassen.

Im Vergleich der Nutzung der Grundstücke im Untersuchungsgebiet (BÜRGER 1984, GLÜCK 1987, SÄGLITZ 1994) ist ein Trend hin zur Extensivierung und Nutzungsaufgabe zu verzeichnen. Dieser ist noch nicht abgeschlossen, da der Anteil der Nebenerwerbsbetriebe in der Landwirtschaft weiter sinkt (vgl. MAAG 1992a) und da die Grundstücksbesitzer, die ihre Flächen pflegen, ohne finanziellen Nutzen daraus zu ziehen, immer älter werden. Grundstücksbesitzer, die ihre Wiesen nicht mehr mähen wollen, bieten zunehmend ihre Flächen dem Halter der Schafherde zur Beweidung an (Mündl. Mitt. des Schäfers).

Die Gefahr einer Nutzungsextensivierung hin zur Verbrachung liegt zum einen im Verlust der nutzungstypischen Wiesenstruktur, andererseits in einem Verlust der Vielfalt (BRIEMLE 1990). Derzeit wird das Gebiet sehr kleinflächig unterschiedlich genutzt, eine Verbrachung führt zu großflächigen einheitlichen Strukturen. Am stärksten betroffen sind die typischen Wiesenarten wie *C. parallelus* und *C. dorsatus*. *G. rufus* wird sich längerfristig auf diesen Flächen am besten behaupten, allerdings kann die Ausweitung des Lebensraumes für einen euryöken Saumbewohner nicht Ziel innerhalb eines Streuobstareals sein. Einzelne Brachflächen, die im mehrjährigen Turnus oder jährlich im Herbst gemäht werden, bereichern dagegen die Strukturvielfalt und die Rückzugsmöglichkeiten der Tiere während der Mahd umliegender Flächen. Sie stellen zudem einen wichtigen Lebensraum für die im Gebiet vorkommende Art *Isophya kraussi* (RL Baden - Württemberg, Kategorie 3) dar. Diese Art ist Mitte Juni bis August adult (BELLMANN 1993) und aufgrund ihrer Körpergröße und ihres geringen Sprungvermögens extrem mahdempfindlich.

Eine Ausweitung der Schafbeweidung ist derzeit nicht absehbar. Sie würde vielen Grundstücksbesitzer das Problem der Wiesenpflege abnehmen. In der gegenwärtigen Intensität auf größere Flächen ausgedehnt, würde die Reproduktion von *C. dorsatus* bestandsgefährdend beeinträchtigt. Eine Schafbeweidung, die als Umtriebsbeweidung mehr Flächen weniger intensiv nutzt, ist vor dem Hintergrund der Eimortalität neu zu bewerten und kann eine sinnvolle Alternative zum Brachfallen der Flächen darstellen.

Das Mulchen ist seit Mitte der 80er Jahre im Gebiet verbreitet (GLÜCK 1984). Vorher wurde nicht genutztes Mähgut auf den Flächen verbrannt. Inwieweit die Nährstoffrückführung zu einer weiteren Veränderung der Wiesenstruktur führt, bleibt abzuwarten. Je nach Bodentyp reichen die Folgen des Mulchens von einer Aushagerung (SCHREIBER & SCHIEFER 1985) bis zu einer Eutrophierung (KLAPP 1971) mit entsprechenden Veränderungen der Vegetation. Die Bestände rhizombildender und nitrophiler Pflanzen wie *Geranium pratense* und *Aegopodium podagraria* lassen eher auf eine Nährstoffanreicherung und eine Verarmung der Vegetation schließen. Dennoch ist das Mulchen im Hinblick auf den Erhalt des Wiesencharakters der Verbrachung vorzuziehen, da es eine Verfilzung der Vegetation und die Verbuschung verhindert. Um den Mähvorgang möglichst schonend zu gestalten, sollte das Mähgut nicht zerkleinert werden. Im Wechsel mit einer Beweidung können die negativen Aspekte beider Pflegeformen gemildert werden.

Ein Trend zur Intensivierung der Grünlandnutzung, um diese für die Landwirtschaft rentabel zu gestalten, ist nicht zu erwarten, da die Parzellen klein und für landwirtschaftliches Gerät teilweise schlecht zugänglich sind. In den Verordnungen für das Naturschutzgebiet „Limburg“ ist das Nachpflanzen abgängiger Obstbäume vorgeschrieben (REGIERUNGSPRÄSIDIUM STUTTGART 1990). Dem wird weitgehend Folge geleistet, eine Rodung von Obstbäumen zum Zweck der Nutzungsintensivierung ist nicht zu beobachten. Die einzige Form der Intensivierung ist durch eine gärtnerische Nutzung einzelner Grundstücke und durch die häufige Mahd der als Freizeitgrundstücke genutzten Flächen mit Rasenmähern gegeben. Diese Flächen sind für keine der untersuchten Arten ein alternativer Lebensraum und würden bei flächenhaften Ausdehnung zu einer extremen Verarmung der Fauna führen. Die in der Naturschutzverordnung festgeschriebene Restriktion bezüglich der Errichtung baulicher Anlagen und Einzäunungen sind daher zu befürworten.

Keine der alternativen Pflegeformen wie Schafbeweidung, Mulchen oder Nutzungsaufgabe kann in vollem Umfang den Charakter der traditionellen Wiesennutzung einer zwei- bis dreischürigen Mahd erhalten (vgl. Tab. 38). Der Abtransport des Pflanzenmaterials ist ein wesentlicher Aspekt der herkömmlichen Wiesennutzung, auf den nicht ohne weiteres verzichtet werden kann (siehe auch BRIEMLE 1990). Daher ist die Schaffung eines Anreizsystems zur Wiesennutzung unter Verwendung des Grüngutes von großer Bedeutung

für den Erhalt des Ökosystems „Streuobstwiese“. Dies könnte zum z.B. durch eine Förderung von Viehzuchtbetrieben, die Grünfütter und Heu aus extensiv bewirtschaftetem Grünland beziehen, geschehen. Nachteile entstehen den Betrieben durch die aufwendige Futterwerbung, vorteilhaft ist die hohe Nutzungselastizität (zeitliche Variabilität des Schnitts ohne Qualitätseinbußen) von kräuterreichem Extensivgrünland (BRIEMLE 1990). Dabei ist jedoch auf den Erhalt der kleinräumigen Nutzungsparzellierung und den Erhalt des Baumbestandes zu achten.

Tab. 38: Bewertung der Nutzungsformen hinsichtlich ihrer Eignung für Larven/Adulti bzw. Eier der untersuchten Heuschreckenarten

	Mähwiese (WH)	Mulchwiese (WM)	Schafumtriebs- weide (SU)	Brache (WL)
Larven / Adulti	+	0	+	-
Eier	+	+	-	+

Auch die Förderung der Vermarktung von Obsterzeugnissen aus Streuobstbeständen trägt zur Pflege und zum Erhalt der Wiesen bei, da den Eigentümern den Wert und Nutzen der Wiesen vermittelt. Die Obsternte ist zudem ein Anreiz zumindest für einen Wiesenschnitt im Jahr. Einige Fördermaßnahmen beziehen den Wiesenschnitt explizit in ihren Förderungskatalog ein (Zur Übersicht der Programmtypen von Fördermaßnahmen vgl. SCHAAB 1991)

Eine Festlegung einer Minimalpflege der Wiesen durch die Naturschutzverordnung ist derzeit nicht zweckmäßig, da die wenigen brachgefallenen Flächen im derzeitigen Umfang das Gesamtökosystem bereichern. Generell sind Anreizsysteme besser geeignet, den Besitzern den Wert ihres Besitzes zu vermitteln als Verordnungen. Sollte eine Verordnung zur Mindestpflege jedoch in Zukunft nötig sein, sollte auf die Festschreibung von (frühesten) Mahdterminen verzichtet werden, da dadurch die zeitliche Strukturierung der Pflegemaßnahmen gefährdet ist. Ein später erster Mahdtermin wie in verschiedenen Pflegeplänen gefordert (DAHMEN & KÜHBAUCH 1990, BRIEMLE 1990), war weder traditionell üblich (GLÜCK mündl. Mitt. 1999), noch kommt er dem Entwicklungszyklus der Heuschrecken entgegen. Zumindest die Feldheuschrecken profitieren von einer Mahd vor dem Schlupf der Larven im Mai/Juni. Da die Mahdverträglichkeit anderer Tiergruppen und der Vegetation eine spätere Mahd bevorzugen läßt, sollte der erste Mahdtermin auf verschiedenen Flächen möglichst stark differieren.

Wie auch immer sich die zukünftige Nutzung der Wiesen entwickeln wird, muß das kleinräumige Nebeneinander unterschiedlicher Bewirtschaftungsrhythmen und -formen sowie die Vielfalt der Randstrukturen erhalten bleiben, da das Mosaik verschiedener Wiesenstrukturen

ein Wechsel der Tiere in die jeweils günstigere Fläche ermöglicht und Folgen der Bewirtschaftung abmildert, die die Tiere anderweitig beeinträchtigen würden.

7 Zusammenfassung

Weite Flächen Mitteleuropas sind Kulturlandschaft, d.h. vom Menschen seit Jahrtausenden vielfältig gestaltete und genutzte, zum großen Teil künstlich offen gehaltene Landschaft. Darunter gehören Streuobstwiesen zu den durch Flächenverbrauch, Nutzungsintensivierung und Extensivierung bedrohten Elementen. Um die Auswirkungen des Nutzungswandels auf das Ökosystem „Streuobstwiese“ aufzuzeigen, werden beispielhaft die Managementeinflüsse auf Abundanz und Reproduktion dreier Acrididenarten untersucht. Feldheuschrecken reagieren auf abiotische Faktoren sowie auf die direkten Managementeinwirkungen wie Mahd und Beweidung sowie auf die daraus resultierenden Wirkungskomplex aus Management und abiotischen Faktoren wie Vegetation und Mikroklima. Herauszufinden, welche Managementeinwirkungen die Heuschrecken in welchem Lebensabschnitt positiv wie negativ beeinflussen ist Ziel der Arbeit. Ein besonderer Beitrag liegt in der Einbeziehung der Mortalität der Eier. Die drei Acrididenarten *Chorthippus parallelus*, *Chorthippus dorsatus* und *Gomphocerus rufus* wurden im Gebiet der Limburg ((48°36'N / 9°38'E) im Vorland der Schwäbischen Alb) auf einer zweischürigen Mähwiese, einer zwei- bis vierschürigen Mulchwiese, einer Schafumtriebsweide sowie einer brachgefallenen Fläche vergleichend untersucht.

Der Lebenszyklus der Acrididae ist univoltin. Die Eier werden gelegeweise im Sommer im Boden (*C. parallelus* und *G. rufus*) bzw. in den bodennahen Pflanzenfilz (*C. dorsatus*) abgelegt. Im Boden sind sie Bewirtschaftungsmaßnahmen wie Beweidung, Mahd mit oder ohne anfallender Mulchschicht etc. ausgesetzt. Sie überdauern den Winter, bis die Larven ab Mai des Folgejahres schlüpfen. Die Larven durchlaufen vier (bis fünf) Stadien, in deren Abfolge ihre Mobilität zunimmt. Während der Larven- und Imaginalzeit sind die Heuschrecken direkten Managementeinflüssen wie Mahd und Beweidung ausgesetzt und können aufgrund ihrer steigenden Mobilität Flächen mit geeigneten Habitatstrukturen und geeigneten Eiablagemöglichkeiten aufsuchen.

Die zweischürige Mähwiese hat als magere und strukturreiche Fläche den Charakter der traditionellen Bewirtschaftung erhalten, während die Mulchwiese und die Schafumtriebsweide extensivere Pflegeformen darstellen. Die schafbeweidete Fläche ist ähnlich strukturreich wie die Mähwiese mit einem höheren Anteil nitrophiler Pflanzen. Die gemulchte Fläche ist bezüglich der Vegetation arten- und strukturärmer, die Brachfläche weist eine grasdominierte, verfilzte Vegetation auf.

In den Jahren 1994 - 1997 wurden die Abundanzen der Heuschrecken auf den Untersuchungsflächen gemessen. Die Nutzung der Vegetationsstrukturen durch die drei Arten

wurde ermittelt. Zusätzlich wurde die Wiederbesiedlung einer schafbeweideten Fläche untersucht. Aus diesen Untersuchungen lassen sich artspezifische Habitatpräferenzen der adulten Tiere erklären. Typische Wiesenarten wie cp und cd bevorzugen reich strukturierte Vegetation mit Zugang zur Bodenoberfläche, *G. rufus* als typischer Bewohner von Saumgesellschaften und Halbtrockenrasen bevorzugt höhere, dichte und teilweise beschattete Vegetation.

Aufbauend auf den Populationserhebungen wurde ein Modell zur Populationsentwicklung innerhalb einer Saison entwickelt, das bei stichprobenhaften Erhebungen eine Abschätzung der flächenspezifischen Eidichte im Boden erlaubt. Hierzu wurden unter Freilandbedingungen Heuschreckenweibchen der untersuchten Arten gehältert und Daten zur Fertilität und Fekundität der Tiere erhoben.

Zur Ermittlung der flächenspezifischen Mortalitätsraten der Eier wurde eine Methode entwickelt, die durch Hälterung von Weibchen auf definierten Arealen die Gelege im Boden anreichert und die Gewinnung der Gelege aus Bodenproben im folgenden Frühjahr erleichtert. Für den Winter 1996/7 und 1997/8 wurden die Mortalitätsraten der Eier auf den Untersuchungsflächen ermittelt. Die Überlebensraten der Eier liegen zwischen 1% und 54% und hängen artspezifisch von der Bewirtschaftungsform ab. Aus den flächenspezifischen Eidichten, den Eiüberlebensraten und den Populationsdichten des Folgejahres lassen sich Juvenilmortalitäten errechnen, die Aufschluß darüber geben, ob die Population auf einer Fläche stabil ist oder auf Zuwanderung aus anderen Flächen angewiesen ist.

Die Untersuchungsflächen werden von den untersuchten Arten unterschiedlich dicht besiedelt. Die Mähwiese weist höchste Abundanzen der typischen Wiesenarten *C. dorsatus* und *C. parallelus* auf, deren Eier überleben auf der Fläche durchschnittlich gut. *G. rufus* meidet die Fläche, die Überlebensraten der Eier sind zu gering, um eine stabile Population zu bilden. Die Mulchfläche wird insgesamt (mit Ausnahme von *G. rufus*) weniger dicht besiedelt als die Mähwiese, die Eier aller Arten weisen durchschnittliche Überlebensraten auf. Auf der Schafweide schwanken die Besiedlungsdichten durch die Adulti, die Reproduktionschancen der Arten differieren erheblich. Nur 1% der oberflächlich abgelegten Gelege von *C. dorsatus* war schlupfbereit, einzelne Gelege von *C. parallelus* und *G. rufus* wiesen Trittschäden auf. Die Brachfläche wird von Larven und Imagines aller Arten gemieden. Die Eiüberlebensraten schwankten zwischen den Untersuchungsjahren, waren jedoch für alle Arten gut bis durchschnittlich.

Die traditionelle Wiesennutzung (zwei bis dreischürige Mahd) kommt den typischen Wiesenarten *C. dorsatus* und *C. parallelus* am meisten entgegen. Während die Schafbeweidung (in untersuchtem Umfang und Intensität) die Gelege von *C. dorsatus* extrem

gefährdet, die Wiesenstruktur jedoch erhalten bleibt, sind die Bedingungen für die Eientwicklung auf gemulchten Flächen gut, die Vegetationsstruktur aber verarmt, was zu einer geringeren Besiedlungsdichte führt. Die Nutzungsaufgabe entzieht den typischen Wiesenarten ihren Lebensraum und ist daher als Alternative zur Wiesenpflege nicht zu empfehlen.

Für die zukünftige Nutzung der Wiesen ist aus tierökologischer Sicht wesentlich, daß das kleinräumige Nebeneinander unterschiedlicher Bewirtschaftungsrythmen und -formen sowie die Vielfalt der Randstrukturen erhalten bleiben, da das Mosaik verschiedener Wiesenstrukturen ein Wechsel der Tiere in die jeweils günstigere Fläche ermöglicht und Folgen der Bewirtschaftung abmildert, die die Tiere anderweitig beeinträchtigen würden.

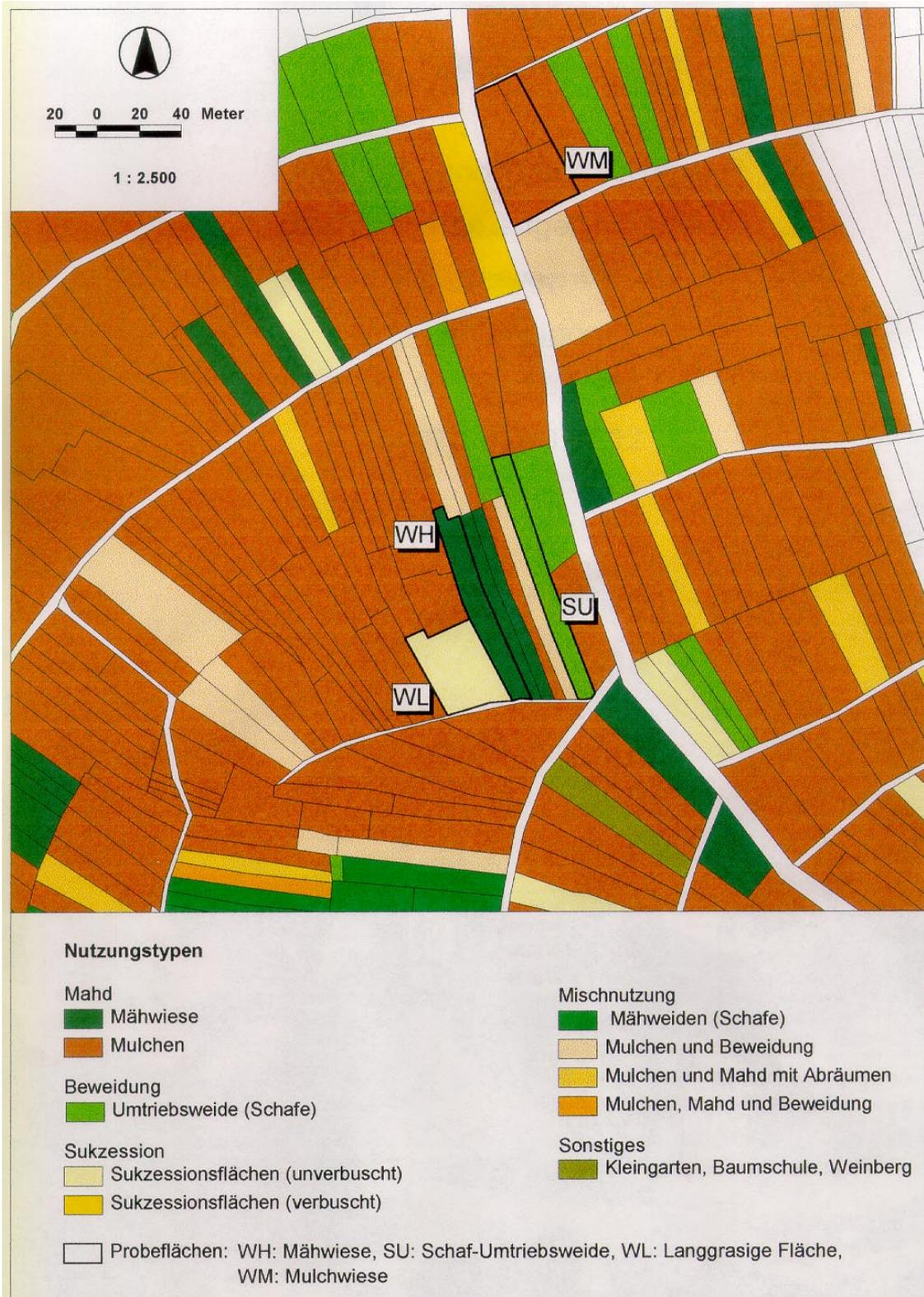


Abb. 11: Flächennutzung im Untersuchungsgebiet im Jahr 1997 und Lage der Probeflächen (Datenerhebung und Kartographie: J. Deuschle).

8 Literatur

- ANONYMUS (1954): Aus der Geschichte des Obstbaus in Württemberg. Der Obstbau 73: 105 - 106.
- BEIER, B., DRISSNER, J., HOFBAUER, R. HOLSTEIN, J. RIKER, A. & B. SCHWEIGHOFER (1993): Streuobstwiesen im Landkreis Ravensburg. Die Zukunft der Kulturlandschaft 25. Hohenheimer Umwelttagung Stuttgart 1993:139 - 145.
- BELLMANN, H. (1993): Heuschrecken beobachten, bestimmen. Naturbuchverlag Augsburg, 349S.
- BELOVSKY, G. E., SLADE, J. B. & B. A. STOCKHOFF (1990): Susceptibility to Predation for different grasshoppers: An experimental study. Ecology 71: 624 - 634.
- BELOVSKY, G. E. & J. B. SLADE (1993): The role of vertebrate and invertebrate predators in a grasshopper community. OIKOS 68: 193 - 201.
- BELOVSKY, G. E. & J. B. SLADE (1995): Dynamics of two Montana grasshopper populations: relationships among weather, food abundance and intraspecific competition. Oecologia 101: 383 - 369.
- BERGER, M. (1988): Mehrjährige ökologische Untersuchungen an einer Grashüpfer-Population (Orthoptera: Acrididae). Populationsdynamik und Vorhersagen, Nahrungsansprüche, innerartliche Variabilität. Diss. Univ. Marburg, 156 S.
- BERNAYS, E. A. & R. F. CHAPMAN (1970): Food selection by *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Orthoptera: Acrididae) in the field. J. Anim. Ecol. 39: 383 -394.
- BONESS, M. (1953): Die Fauna der Wiesen mit besonderer Berücksichtigung der Mahd. Z. Morph. Ökol. Tiere 42: 225 - 277.
- BOSSHARD, A., ANDRES, F., STROMEYER, S. & T. WOHLGEMUTH (1988): Wirkungen einer kurzfristigen Brache auf des Ökosystem eines anthropogenen Kleinseggenriedes - Folgerungen für den Naturschutz. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 54: 181 - 220.
- BRAUCKMANN, H.-J., HEMKER, M., KAISER, M., SCHÖNIG, O., BROLL, G. & K.-F. SCHREIBER (1997): Faunistische Untersuchungen auf Bracheflächen in Baden-Württemberg. Berichte Umweltforschung Baden Württemberg, Projekt PAÖ 158 S.
- BRIEMLE, G. (1990): Extensivierung von Dauergrünland - Forderungen und Möglichkeiten. Landwirtschaftliches Jahrbuch 67: 345 - 370.
- BRINKMANN, R. (1991): Erhebung und Auswertung faunistisch-tierökologischer Grundlagendaten für die Landschaftsplanung - dargestellt am Beispiel der Heuschreckenfauna des Kreises Paderborn. Unveröff. Diplomarbeit Univ. Hannover, 171 S.
- BROCKSIEPER, R. (1977): Ökologische Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Verbreitung der Saltatorien und dem Mikroklima ihrer Lebensräume. Dissertation Universität Bonn.

-
- BRONSTEIN, I. N. & K. A. SEMENDJAJEW (1983): Taschenbusch der Mathematik. Gemeinschaftsausgabe Verlag Nauka, Moskau BSB B. G. Teubner Verlagsgesellschaft, Leipzig, 21. Auflage. 840 S.
- BRUCKHAUS, A. (1990): Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einiger einheimischer Feldheuschreckenarten. *Articulata* 5 (1): 43-57.
- BRUCKHAUS, A. (1992): Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz. *Articulata*, Beiheft 2, 115 S.
- BÜRGER, I. (1984): Die Limburg bei Weilheim an der Teck - Kartierung der Nutzung und Vegetation, Landschaftspflegerische Maßnahmen. Unveröff. Diplomarbeit FH Nürtingen, Fachbereich Landespflege.
- BURGGRAAFF, P. & K.- D. KLEEFELD (1998): Historische Kulturlandschaft und Kulturlandschaftselemente. Ergebnisse aus dem F+E - Vorhaben 80809075 des Bundesamtes für Naturschutz. *Angewandte Landschaftsökologie* 20. Bundesamt für Naturschutz.
- BUTLIN, R. K. & G. M. HEWITT (1986): The response of female grasshoppers to male song. *Anim. Behav.* 34: 1896 - 1899.
- CHERNJAKHOVSKII, M. E. & L. G. BARBASHOVA (1978): The effect of grazing on the fauna of Acridoidea in north-western Pribaikal. In: Ghiljarov, M. S. (ed): *The fauna and Ecology of Invertebrate Animals: A Collection of Articles*. Minist. Prosveshchenja RSFSR, Moscow.
- CHERRILL, A. J., M. BEGON (1989): Timing of life cycles in seasonal environment: the temperature - dependence of embryogenesis and diapause in a grasshopper (*Chorthippus brunneus* Thunberg). *Oecologia* 78: 237 - 241.
- CHLODNY, J. (1969): The energetics of larval development of two species of grasshoppers from the genus *Chorthippus* Fieb. *Ecologia Polska, Ser. A* 17: 391 - 407.
- CHOPARD, L. (1938): *La biologie des Orthoptères*. Encyclopedie entomologique, Paul Lechevalier, Paris, 540 S.
- CHOUDHURI, J. C. B. (1958): Experimental studies on the choice of oviposition sites by two species of *Chorthippus* (Orthoptera: Acrididae). *J. Anim. Ecol.* 27: 201 - 216.
- CHURCH, N. S. & R. W. SALT (1952): Some effects of temperature on development and diapause in eggs of *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera: Acrididae). *Canadian Journal of Zoology* 30: 174 - 184.
- CLARK, E. J. (1948): Studies on the ecology of British grasshoppers. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London* 99: 173 - 222.
- CLASSEN, A., KAPFER, A. & R. LUICK (1993): Einfluß der Mahd mit Kreisel- und Balkenmäher auf die Fauna von Feuchtgrünland. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 25: 217 - 220.
- DAHMEN, P. & W. KÜHBAUCH (1990): Veränderungen der Grünlandnarbe als Folge einer Umstellung von konventioneller Mähweidennutzung auf extensive Schnittnutzung auf dem Standort Rengen. *Das wirtschaftseigene Futter* 36: 175 - 185.

- DEMPSTER, J. P. (1963): The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biol. Rev.* 38: 490 - 529.
- DEMPSTER, J. P. (1955): Factors influencing small - scale movements of some British grasshoppers. *Proc. R. Entomol. Soc. London (A)* 30: 145 - 150.
- DENNIS, B., KEMP, W. P. & R. C. BECKWITH (1986): A stochastic model of insect phenology: estimation and testing. *Environ. Entomol.* 17: 887 - 893.
- DETZEL, P. (1991): Heuschrecken und ihre Lebensräume. Arbeitsblätter zum Naturschutz 13. Landesanstalt f. Umweltschutz Baden - Württemberg.
- DETZEL, P. (1985): Die Auswirkungen der Mahd auf die Heuschreckenfauna von Niedermoorwiesen. *Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. -Württ.* 59/60: 345 - 360.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1953): Klimaatlas von Baden - Württemberg, Bad Kissingen.
- DEUSCHLE, J. (1996): Die Carabidencoenoson von Streuobstwiesen unterschiedlichen Managements. Unveröff. Diplomarbeit Universität Hohenheim.
- DIRSH, V. M. (1967): The post-embryonic ontogeny of Acridomorpha (Orthoptera). *Eos, Madrid* 43: 413-514.
- DOLEK, M. (1994): Der Einfluß der Schafbeweidung von Kalkmagerrasen in der Südlichen Frankenalb auf die Insektenfauna (Tagfalter, Heuschrecken). Paul Haupt, Bern, 126 S.
- DORDA, D. (1995): Heuschreckenzönosen als Bioindikatoren auf Sand- und submediterranen Kalk-Magerrasen des saarländisch - lothringischen Schichtstufenlandes. *Diss. Univ. Saarland*, 250 S.
- ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Script. Geobot.* 9: 1 - 122.
- FALK, B. (1986): Eschach in alten Ansichten. Europäische Bibliothek, Zaltbommel, Niederlande, 76 S.
- FUNKE, W., HEINLE, R., KUPTZ, S., MAJZLAN, O. & M. REICH (1986): Arthropodengesellschaften im Ökosystem „Obstgarten“. *Verh. Ges. Ökol.* 14: 131 - 141.
- GÄRDEFORS, D. (1968): The reactions of three species of grasshoppers to simple visual stimuli at different temperature - humidity conditions. *Entomol. exp. appl.* 11: 307 - 325.
- GLÜCK, E. (1984): Habitat Selection in Birds and the Role of Early Experience. *Z. Tierpsychol.* 66: 45 - 54.
- GLÜCK, E. (1987): Vögel in Steuobstwiesen am Beispiel „Limburg“. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. Württ.* 48: 167 - 186.
- GLÜCK, E. & C. BIEDEKARKEN (1984): Zur individuellen Variabilität der Habitatwahlen von Hänflingen (*Acanthis cannabina*). *J. Orn.* 125: 279 - 289.
- GLÜCK, E., JAKOBER, H. & W. STAUBER (1987): Flurbereinigung und Naturerhaltung? *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. - Württ.* 48: 187 - 202.

-
- GLÜCK, E. & S. INGRISCH (1989a): Heuschrecken und andere Geradflügler des Federseebeckens. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 64 / 65: 289 - 321.
- GLÜCK, E. & S. INGRISCH (1989b): Charakterisierung der ökologischen Auswirkungen von Grünland verschiedenster Nutzungsart- und Intensität. Gutachten RWTH Aachen 129S.
- GRAYSON, F. W. L. & M. HASSALL (1985): Effects of rabbit grazing on population variables of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera). *Oikos* 44: 27 - 34.
- GREATHEAD, D. J. (1963): A review of the insect enemies of Acroidea (Orthoptera). *Trans. R. Ent. Soc. London* 114: 437 - 517.
- GUSEVA, V. S. (1979): The biotic potential and its realization as exemplified by three species of nongregarious grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Entomol. Obozr.* 58: 522 - 537 (Englische Übersetzung in *Entomol. Review*, Washington, 1980: 28 - 44).
- HASSALL, M. & F. W. L. GRAYSON (1987): The occurrence of an additional instar in the development of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera: Gomphocerinae). *J. Nat. hist.* 21: 329 - 338.
- HELFERT, B. (1980): Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten (Orthoptera, Saltatoria) 1. Teil: Larvalentwicklung, Reproduktion und Lebensdauer der Parentalgeneration. *Zool. Jb. Syst., Jena* 107: 159 - 182.
- HELFERT, B. & K. SÄNGER (1976): Vergleichende Untersuchungen über die Temperatursummierung von Laubheuschrecken. (Orthoptera: Tettigoniidae) während der Embryogenese. *Zool. Anz., Jena* 196: 43 - 60.
- HELFERT, B. & K. SÄNGER (1975): Haltung und Zucht europäischer Heuschrecken (Orthoptera, Saltatoria) im Labor. *Z. angew. Zool.* 62: 267 - 279.
- HEMMANN, K., HOPP, I. & H. F. PAULUS (1987): Zum Einfluß der Mahd durch Messerbalken, Mulcher und Saugmäher auf Insekten am Straßenrand. *Natur und Landschaft* 62: 103 - 106.
- HEROLD, D. (1990): Das Wiesenrandstreifenprogramm: Auswirkungen auf Verteilung, Migration und Populationsentwicklung von Feldheuschrecken (Acrididae: Gomphocerinae). Unveröff. Diplomarbeit Univ. Erlangen - Nürnberg.
- HEUSINGER, G. (1975): Die Acridier der Ehrenbürg. Unveröff. Diplomarbeit Univ. Erlangen-Nürnberg. 88S.
- HOFBAUER, R. (1998): Untersuchungen zur Ökologie von Streuobstwiesen im württembergischen Alpenvorland. Dissertation Univ. Hohenheim, 174S.
- HOFMANN, P. & P. NIEDERMEYER (1985): Die Intensivierung im Obstbau - Beurteilung der umweltrelevanten Folgeprobleme und Ansätze zu ihrer Lösung. Unveröff. Diplomarbeit Univ. Hannover.
- HOLSTEIN, J. (1995): Die Spinnen- und Käferzönosen zweier Streuobstwiesen in Oberschwaben. Diss. Univ. Ulm, 144S.

-
- HOLSTEIN, J. & J. DRISSNER (1993): Arthropoden im Ökosystem „Streuobstwiese“. Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 46: 55 - 72.
- INGRISCH, S. (1996): Fekundität und Entwicklung alpiner Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 69: 441 - 455.
- INGRISCH, S. (1983a): Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Dtsch. Entom. Z. 30: 1 - 15.
- INGRISCH, S. (1983b): Zum Einfluß der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Größe des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zool. Anz., Jena 210: 357-368.
- INGRISCH, S. (1980): Zur Feuchte-Präferenz von Feldheuschrecken und ihren Larven (Insecta: Acrididae): Verh. Ges. Ökol. 8: 403 - 410.
- INGRISCH, S. (1979): Experimentell-ökologische Freilanduntersuchungen zur Monotopbindung der Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) im Vogelsberg. Beitr. Naturkde. Osthessen 15: 33 - 95.
- INGRISCH, S. (1978): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Dauer der postembryonalen Entwicklung einiger mitteleuropäischen Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) und ihre Beeinflussung durch Temperatur und Feuchte. Zool. Anz. 200: 309 - 320.
- INGRISCH, S. & I. BOEKHOLT (1983): Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria. Zool. Beitr. 28: 33 - 46.
- INGRISCH, S. & G. KÖHLER (1998): die Heuschrecken Mitteleuropas. Westarp-Wiss. Magdeburg 460S.
- INGRISCH, S. & D. PAVICEVIC (1992): Voraussetzungen für die Vielfalt der Orthopterenfauna im Nationalpark Durmitor, Montenegro. Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Entom. 8: 342 - 346.
- KAJAK, A., ANDREZEJEWSKA, L. & Z. WOJCIK (1968): The role of spiders in the decrease of damages caused by Acridoidea on meadows - experimental investigations. Ecol. Pol. 16: 755 - 764.
- KALTENBACH, A. (1962): Zur Soziologie, Ethologie und Phänologie der Saltatoria und Dictyoptera des Neusiedlerseegebietes. Wiss. Arb. Burgenland 24: 78 - 102.
- KALTENBACH, A. (1963): Milieufeuchtigkeit, Standortsbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonischen Raum Österreichs. Österr. Akad. Wiss. Wien 172: 97 - 119.
- KAUFMANN, T. (1965): Biological studies on some Bavarian Acridoidea (Orthoptera), with special reference to their feeding habits. Ann. Ent. Soc. Amer. 58: 791 - 801.
- KEMP, W. P. & B. DENNIS (1991): Toward a General Model of Rangeland Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) Phenology in the Steppe Region of Montana. Environ. Entomol. 20: 1504 - 1515.
- KLAPP, E. (1971): Wiesen und Weiden, Eine Grünlandlehre. Verlag Paul Parey Berlin 620 S.

- KOCH, F. (1936): Die geographische Obstkelterei, des Obstwein- und Mostgenusses in Mittel- und Westeuropa. Erdgeschichtliche und landeskundliche Abhandlungen aus Schwaben und Franken. Öhringen 97 S.
- KÖHLER, G. (1991): Investigations on diapause and non-diapause in Central European grasshopper eggs (Acrididae: Gomphocerinae). Zool. Jb. Syst., Jena 118: 323-344.
- KÖHLER, G. (1989): Effect of photoperiod on larval and adult development of Central European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). Zool. Jb. Syst., Jena 116: 447 - 460.
- KÖHLER, G. (1987): Die quantitative Erfassung von Feldheuschrecken (Saltatoria: Acrididae) in zentraleuropäischen Halbtrockenrasen - ein Methodenvergleich. Wiss. Zeitschr. FSU Jena, Naturwiss. R. 36: 375 - 390.
- KÖHLER, G. (1985): Die graphische Methode zur Ermittlung von Lebenstafeldaten, dargestellt am Beispiel von Feldheuschrecken (Acrididae). Wiss. Zeitschr. FSU Jena, Naturwiss. R. 34:625-633.
- KÖHLER, G. (1984): Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. VI. Untersuchungen zur Einwirkung von Industriestaub auf Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Wiss. Zeitschr. FSU Jena, Naturwiss. R. 33: 321 - 327.
- KÖHLER, G. (1983): Untersuchungen zum Schlupfpolyorphismus und dessen intrapopularen Folgen bei *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Orthoptera: Acrididae). Zool. Jb Syst., Jena 110: 31-44.
- KÖHLER, G. & J. WEIPERT (1991): Beiträge zur Faunistik und Ökologie des Naturschutzgebietes >>Apfelstädter Ried<<, Kr. Erfurt Land. Teil IV: Orthoptera: Saltatoria. Arch. Naturschutz Landsch. Forsch., Berlin 31: 181 - 195.
- KÖHLER G. & H.- P. BRODHUN (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik zentral europäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zool. Jb. Syst., Jena 114: 157 - 191.
- KÖHLER G., BRODHUN, H.- P. & G. SCHÄLLER (1987): Ecological energetics of Central European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Oecologia, Berlin 74: 112 - 191.
- KÖHLER G. & G. SCHÄLLER (1981): Untersuchung zur Nahrungsverwertung und zum Biomasseumsatz bei *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Orthoptera: Acrididae). Zool. Jb. Syst., Jena 108: 589 - 605.
- KORN-KREMER, H. (1963): Beiträge zur Analyse des Männchen-Gesanges und zur Biologie von *Chorthippus montanus* Charp. 1825 (Orthopt., Acrididae). Z. wiss. Zool. 168: 133 - 183.
- KRAUSE, S. (1996): Populationsstruktur, Habitatbindung und Mobilität der Larven von *Stethophyma grossum* (Linné, 1758). Articulata 11: 77 - 89.
- KRIEGBAUM, H. (1989): Heuschreckenpopulationen als mögliche Indikatoren bei der Prüfung anthropogener Umwelteinflüsse. Articulata 4:11 - 20.

- KRIEGBAUM, H. (1988): Untersuchungen zur >>Lebensgeschichte<< von Feldheuschrecken (Acrididae, Gomphocerinae): Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im natürlichen Habitat. Diss Univ. Erlangen-Nürnberg, 98 S.
- KÜHNER, M. (1992): Dipterengesellschaften (Brachycera - Orthorapha) in Landökosystemen Süddeutschlands. Zool. Jb. Syst. 119: 53 - 145.
- LATCHININSKY, A. V. (1995): Grasshopper problems in Yacutia (Eastern Siberia, Russia) grasslands. J. Orth. Res. 4: 29 – 34.
- LEBOUVIER, M., CHAUVIN, G. & C. HAMON (1985): L'oeuf de *Myrmelleotettix maculatus* Thunb. (Orthoptera: Acrididae): absorption d'eau et structure fine des enveloppes. Int. J. Insect Morphol. Embryol 14: 91-103.
- LENDERS, H. J. R. & H. A. T. M. VAN WEZEL (1986): Sprinkhanen en graslandbeheer. Studentenverslag, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem u. a. 59 S.
- LOHER, W. (1959): Das Verhalten einiger Feldheuschrecken unmittelbar nach der Eiablage. Nachrbl. Bayer. Ent. 8: 101 - 104, 108 - 110.
- LUCKE, R., SILBEREISEN, R. & E. HERZBERGER (1992): Obstbäume in der Landschaft. Stuttgart, 300S.
- MAAG, G. (1992a): Wandel der landwirtschaftlichen Betriebsstruktur in Baden-Württemberg, Entwicklung und regionale Aspekte. Baden-Württemberg in Wort und Zahl 40: 412 - 421.
- MAAG, G. (1992b): Zur Situation im Obstanbau mit Ergebnissen der repräsentativen Streuobsterhebung 1990. Baden - Württemberg in Wort und Zahl 40: 445 - 453.
- MADER, H.-J. (1982): Die Tierwelt der Obstwiesen und intensiv bewirtschafteten Obstplantagen im quantitativen Vergleich. Zeitschrift für Umweltschutz und Landespflege 11: 371 - 377.
- MALT, S. (1994): Trophische Beziehungen ausgewählter netzbauender Araneen in Halbtrockenrasen unter besonderer Berücksichtigung von *Argiope bruennichi* (Scopoli 1772). Mitt. Dtsch. Ges. allg. ang. Ent. 9: 435 - 446.
- MALT, S., SANDER, F. W. & G. SCHÄLLER (1990): Beitrag zur Nahrungsökologie ausgewählter Araneidae in Habtrockenrasen unter besonderer Berücksichtigung von *Argiope bruennichi* (Scop.). Zool. Jb. Syst. Jena 117: 237 - 260.
- MAJZLAN, O., ROTH, M., & M. PALLASKE (1983): Insektenpopulationen im Ökosystem „Obstgarten“. Verh. Dt. Zool. Ges. 76: 219.
- MANLY, B.F.E. (1974): Estimation of stage - specific survival rates and other parameters for insect populations developing through several stages. Oecologia 15: 277 - 285.
- MASON, P., L., NICOLS, R. A. & G. M. HEWITT (1995): Philopatry in the alpine grasshopper, *Podisma pedestris*: a novel experimental and analytical method. Ecol. Ent. 20: 137 - 145.
- MONK, K. A. (1985): Effect of habitat on the life history strategies of some British (UK) grasshoppers. J. Anim. Ecol. 54: 163 - 177.

-
- MORIARTY, F. (1970): The significance of water absorption by the developing eggs of five British Acrididae (Saltatoria). *Comp. Biochem. Physiol.* 34: 657-669.
- MORIARTY, F. (1969a): The laboratory breeding and embryonic development of *Chorthippus brunneus* Thunberg (Orthoptera: Acrididae). *Proc. R. entomol. Soc. London (A)* 44: 25-34.
- MORIARTY, F. (1969b): Water uptake and embryonic development in eggs of *Chorthippus brunneus* Thunberg (Orthoptera: Acrididae). *J. exp. Biol.* 50: 327-333.
- MORIARTY, F. (1969c): Egg diapause and water absorption in the grasshopper *Chorthippus brunneus* Thunberg. *J. Insect. Physiol.* 15: 2069-2974.
- MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie. 3. Aufl. Quelle & Meyer Verlag Heidelberg, Wiesbaden.
- MÜLLER, T. (1988): Bedeutung des Streuobstbaus für den Naturschutz. *Nürtinger Hochschulschriften* 7 (Streuobstkolloquium), S167 - 186.
- NAGY, B. (1995): Are locust outbreaks a real danger in the Carpathian basin in the near future? *J. Orth. Res.* 4: 143 – 146.
- NYFFELER, M. (1982): Field studies on the ecological role of the spiders as insect predators in agroecosystems (abandoned grassland, meadows, and cereal fields). Ph D. thesis ETH Zürich, 173 S.
- NYFFELER, M. & G. BENZ (1978): Die Beutespektren der Netzspinnen *Argiope bruennichi* (Scop.), *Araneus quadratus* Cl. und *Agelena labyrinthica* (Cl.) in Ödlandwiesen bei Zürich. *Rev. Suisse Zool. Genève* 85: 747 - 757.
- NYFFELER, M. & G. BENZ (1981): Freilanduntersuchungen zur Nahrungsökologie der Spinnen: Beobachtungen aus der Region Zürich. *Anz. Schädlingskde. Pflanzenschutz, Umweltschutz* 54: 33 - 39.
- NYFFELER, M. & G. BENZ (1989): Foraging ecology and predatory importance of a guild of orbweaving spiders in a grassland habitat. *J. Appl. Ent.* 107: 166 - 184.
- NYFFELER, M. & R. G. BREENE (1990): Spiders associated with selected European hay meadows, and the effects of habitat disturbance, with the predation ecology of the crab spiders, *Xysticus* spp. (Araneae, Thomisidae). *J. Appl. Ent* 110: 149 - 159.
- OPPERMANN, R. (1987): Tierökologische Untersuchungen zum Biotopmanagement in Feuchtwiesen. Ergebnisse einer Feldstudie an Schmetterlingen und Heuschrecken im württembergischen Alpenvorland. *Natur und Landschaft* 62: 235 - 241.
- OSCHMANN, M. (1969a): Bestimmungstabellen für die Larven mitteldeutscher Orthopteren. *Dtsch. Entom. Z.* 16: 277 - 29.
- OSCHMANN, M. (1969b): Faunistisch - ökologische Untersuchungen an Orthopteren im Raum von Gotha. *Hercynia*, 6: 115 - 168.
- OSCHMANN, M. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. *Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden* 4: 177 - 206.

- OSCHMANN, M. (1993a): Art - Unterschiede in der Phänologie der Heuschrecken (Saltatoria). *Articulata* 8 (1): 35 - 43.
- OSCHMANN, M. (1993b): Umwelteinflüsse auf die Phänologie der Heuschrecken (Saltatoria). *Articulata* 8 (2): 31 - 38.
- OTT, H. (1996): Mortalität von Orthopteren in Streuobstwiesen bei unterschiedlichem Management. Unveröff. Diplomarbeit Univ. Hohenheim 123 S.
- PETER, H. -U., KÖHLER, G. & A. STRAKA (1981): Zur Regeneration gestörter Ökosysteme - die Wiederbesiedlung begifteter Rasenflächen durch Arthropoden. *Wiss. Zeitschr. FSU Jena, Naturwiss. R.* 30: 645 - 660.
- PICHLER, F. (1956): Zur postembryonalen Entwicklung der Feldheuschrecken. *Österreich. Zool. Z.* 6: 513 - 531.
- POLLOCZEK, J. (1993): Abhängigkeit der Heuschreckenbesiedlung (Ensifera, Caelifera) von Vegetation und Nutzungsform. Anwendungsmöglichkeit der Heuschreckenerfassung in der Landschaftsplanung. Unveröff. Diplomarbeit Univ. Saarland, 88 S.
- PRASSER - SCHÄFER, B. & G. SCHÄFER (1992): Epfeltranc und birenmost. Gärmostbereitung am Bodensee. Rösler & Partner, Konstanz, 96 S.
- PULLIAM, H. R. (1988): Sources, sinks and population regulation. *Am. Nat.* 132: 652 - 661.
- RAMSAY, G. W. (1964): Moults number in Orthoptera (Insecta). *New Zealand J. Sci.* 7:644 - 666.
- REICH, M. (1991): Struktur und Dynamik einer Population von *Bryodema tuberculata* (FABRICIUS 1775)(Saltatoria, Acrididae). Diss. Univ. Ulm, 105S.
- REICH, M., FUNKE, W., HEINLE, R. & S. KUPTZ (1986): Die Zeitliche Struktur der Insektenzönose im Ökosystem „Obstgarten“. *Verh. Ges. Ökol.* 14: 142 - 150.
- REICH, M., ROTH, M. & O. MAJZLAN (1985): Die Coleopterenzönose im Ökosystem „Obstgarten“. *Jahresber. naturw. Ver. Wuppertal* 38: 20 - 23.
- REGIERUNGSPRÄSIDIUM STUTTGART (1990): Verordnung des Regierungspräsidiums Stuttgart über das Naturschutzgebiet „Limburg“ (1990).
- REMMERT, H. (1978): Das Walberla 1973 - 1977: Untersuchungen in einem fränkischen Mesobrometum. *Berichte Akad. Naturschutz Landschaftspflege (ANL), Laufen* 2: 4 - 16.
- RICHARDS & WALOFF (1954): Studies on the Biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull. London* 17: 182 S.
- ROTHENBURGER, M. (1996): Arachnozönosen von Streuobstwiesen unterschiedlichen Managements. Unveröff. Diplomarbeit Universität Hohenheim.
- SÄGLITZ, E. (1994): Pflege- und Entwicklungsplanung Naturschutzgebiet „Limburg“. Bezirkstelle für Naturschutz und Landespflege Stuttgart.
- SÄNGER, K. (1980): Zur Phänologie einiger Saltatoria (Insecta: Orthoptera) im pannonischen Raum Österreichs. *Zool. Anz., Jena* 204: 165 - 176.

- SÄNGER, K. (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) und der Raumstruktur ihrer Habitate. *Zool. Jb. Syst.* 104: 433 - 488.
- SCHAAB, E. (1991): Streuobstprogramme - wirkungsvolle Instrumente des ökologisch bedeutsamen Landschaftselements Streuobstwiese? *Natur und Landschaft* 66: 331 - 334.
- SCHÄLLER, G. & G. KÖHLER (1981): Untersuchungen zur Nahrungspräferenz und zur Abhängigkeit biologischer Parameter von der Nahrungsqualität bei zentraleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). *Zool. Jb. Syst.* 108: 94 - 116.
- SCHLOTZ (1992): Die Limburg bei Weilheim a. d. Teck als Naturschutzgebiet - Würdigung, Schutzbestimmungen, Ziele. Bezirksstelle für Naturschutz und Landespflege Stuttgart.
- SCHMIDT, G. H. (1983): Acrididen (Insecta: Saltatoria) als Stickstoffanzeiger. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1983, Bonn: 153 - 155.
- SCHMIDT, G. H. (1981): Growth and behaviour of (H.-S.) larvae in temperature gradients under laboratory conditions. *Zool. Anz. Jena* 206: 11 - 25.
- SCHMIDT, G. H. & H. -J. RATSCH (1989): Der Heuschreckenanteil an der Biomasse der epigäischen wirbellosen Fauna nordwestdeutscher Graslandbiotope. *Braunsch. naturkd. Schr.* 3: 473 - 498.
- SCHREIBER, K.-F. (1997): Wandel von Artenzusammensetzung, Bedeutung und Struktur der Vegetation in den Sukzessionsparzellen der Grünland - Bracheversuche in Baden-Württemberg. - Eine Bilanz nach mehr als 20 Jahren. *Veröff. PAÖ 23*, Karlsruhe, 176S.
- SCHREIBER, K.-F. & J. SCHIEFER (1985): Vegetations- und Stoffdynamik in Grünlandbrachen: 10 Jahre Bracheversuche in Baden - Württemberg. In Schreiber, K. F. (Hrsg.): *Sukzession auf Grünlandbrachen*. Ferdinand Schönigh, Paderborn (Münsterische Geographische Arbeiten) 20: 111 - 153.
- SCHÜLE, H. (1956): Ein Generalplan für die Neuordnung des Obstbaues in Baden - Württemberg wird aufgestellt. *Der Obstbau* 75/4: 51 - 54.
- SCHÜLE, H. (1958): Hauptaufgaben bei der Durchführung des „Generalplan für die Neuordnung des Obstbaues in Baden - Württemberg“. *Der Obstbau* 77/3:33 - 35.
- SCHWEINGRUBER (1978): Wildäpfel und prähistorische Äpfel. *Archaeo - Physika* 8:283 - 294.
- SEITZER, J. (1957): Beschleunigte Umstellung des Erwerbsobstbaues. *Der Obstbau* 76/12:179 - 180.
- SEITZER, J. (1980): Der Landesobstbauverband im Wandel der Zeit 1880 - 1980. In: *Festschrift zum 100jährigen Bestehen des Landesverbandes für Obstbau, Garten und Landschaft Baden - Württemberg e. V. 1880 - 1980*. S. 17 - 30.
- SIBLY, R. & K. MONK (1987): A theory of grasshopper life cycles. *Oikos*, Kopenhagen 48: 186 - 194.
- SIEPEL, H. et al. (1987): Beheer van graslanden in relatie tot de ongewervelde fauna: ontwikkeling van een monitorsysteem. (RIN - rapport 87 7 29). Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem u. a. 127 S.

- SMETTAN, H. W. (1987): Zur spätherbstlichen Aktivität von Heuschrecken (Saltatoria) in Württemberg. Jh. Ges. Naturkde. Württemberg 142: 297 - 307.
- STADLER, R. (1983): Der landschaftsprägende Streuobstbau und sein Einfluß auf den Erwerbsobstbau. Baden - Württemberg in Wort und Zahl, Statistische Monatshefte 31: 173 - 181.
- STAHR, K., BABEL, U., BLEICH, K. E., FRIEDEL, J., HAMMEL, K., JAHN, R., CLEMENS, G., PAPENFUß, K.-H. & T. GAISER (1994): Übungsanleitung zur Beschreibung, Deutung und ökologischer Bewertung von Böden. Manuskript. Institut für Bodenkunde und Standortslehre, Univ. Hohenheim, Stuttgart.
- STÖCKLIN, J., U. GISI (1984): Bildung und Abbau der Streu in bewirtschafteten und brachliegenden Mähwiesen. In: Schreiber, K. F. (HRSG): Sukzession auf Grünlandbrachen. Ferdinand Schönigh, Paderborn (Münsterische Geographische Arbeiten 20): 101 - 109.
- SZIJJ, J. (1985): Ökologische Einnischung der Saltatoria im Artland (Niedersachsen) und ihre Verwendung für naturschützerische Wertanalyse. Dtsch. ent. Z., N. F. 32: 265 - 273.
- TAUSCHER, H. (1986): Unsere Heuschrecken. Lebensweise, Bestimmung der Arten. Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart, 159 S.
- THOMAS, P. (1980): Wie reagieren Heuschrecken auf die Mahd? Naturkd. Beitr. DJN 5: 94 - 99.
- THORENS, P. (1993): Effets de la fauche sur une population du criquet *Chorthippus mollis* (Charp.) (Orthoptera, Acrididae) dans une prairie du pied sud du Jura suisse. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 67:277 - 287.
- TROJAN, C. (1995): Auswirkungen des Managements von Streuobstwiesen auf die Orthopterencoenose. Diplomarbeit Universität Hohenheim, 95 S.
- ULLRICH, B. (1987): Streuobstwiesen; in: Die Vögel Baden-Württembergs, Gefährdung und Schutz, Teil I; Hrsg. Jochen Hölzinger.
- UVAROV, B. P. (1966): Grasshoppers and Locusts. A Handbook of general Acridology. Vol. 1. Univ. Press, Cambridge, 481 S.
- UMWELTMINISTERIUM BADEN-WÜRTTEMBERG (1994): Die Natur braucht viele Partner, III. Streuobstwiese: S 46 - 60.
- VOISIN, J. - F. (1986): Evolution des peuplements d'Orthoptères dans le canton d'Aime (Savoie). trav. Sci. ent. Parc Nation. Vanoise 15: 229 - 254.
- WALOFF, N. (1950): The egg pods of British shorthorned grasshoppers (Acrididae). Proc. R. ent. Soc. London (A) 25: 115 - 126.
- WELLER, F. (1994): Obstwiesen - Herkunft, Bedeutung, Möglichkeiten der Erhaltung von Streuobstwiesen. Der Bürger im Staat 44: 50 - 54. Landeszentrale für politische Bildung Baden - Württemberg.
- WELLER, F. (1969): Beeinflussung der Bodentemperatur in Obstanlagen durch Bodenpflege-maßnahmen. Der Erwerbsobstbau 9: 169 - 173.

- WELLER, F., EBERHARD, K., FLINSPACH, H.- M., & W. HOYLER (1986): Untersuchungen über die Möglichkeiten zur Erhaltung des landschaftsprägenden Streuobstbaues in Baden - Württemberg Hrsg.: Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden - Württemberg 78S.
- WILLIAMS, L. H. (1954): The feeding habits and food preferences of Acrididae and the factors which determine them. *Trans. R. entomol. Soc. London* 105 - 423 - 454.
- WINGERDEN W. K. R. E. VAN, BONGERS, W., CANNEMEIJER, F. & J. M. C. MUSTERS (1993): Zum Einfluß der Temperatur auf den Jahreszyklus von *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) in ungedüngten und schwach gedüngten Grasflächen. *Articulata* 8 (1): 61 - 75.
- WINGERDEN, W. K. R. E. VAN, KREVELD, A. R. VAN & W. BONGERS (1992a): Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orth.,Acrididae) in natural and fertilized grasslands. *J. Appl. Ent.* 113: 138 - 152.
- WINGERDEN, W. K. R. E. VAN, MUSTERS, J. M. C., CANNEMEIJER, F., & BONGERS, W. (1992b): Simulation of hatching dates in three *Chorthippus* species (Orthoptera: Acrididae) in unfertilized and lightly fertilized grasslands. *Proc Exper. Appl. Entomol., N. E. V., Amsterdam* 3: 86-93.
- WINGERDEN, W. K. R. E. VAN, MUSTERS, J. C. M., KLEUKERS, R. M. J. C., BONGERS, W. & J. B. VAN BIEZEN (1991a): the influence of cattle grazing intensity on grasshopper abundance (Orthoptera: Acrididae). *Proc Exper. Appl. Entomol., N. E. V., Amsterdam* 2: 28 - 34.
- WINGERDEN, W. K. R. E. VAN, MUSTERS, J. C. M. & F. I. M. MAASKAMP (1991b): The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia, Berlin* 87: 417-423.
- WINTERFELD, S. (1996): Diasporengemeinschaften und Managementvarianten in Streuobstwiesen. Unveröff. Diplomarbeit Univ. Hohenheim, 82 S.
- ZIMIN, L. S. (1938): Les pontes des acridiens. Morphologie, classification et écologie. *Tabl. anal. Faune URSS, Moskau-Leningrad* 23, 83 S.

9 Anhang

Tab. A: *r*-Werte der Anpassung der Populationskurven an die Meßwerte, nach Art, Fläche und Jahr aufgegliedert

1994	WM	SU	WH	WL
<i>C. parallelus</i>	10,6	14,3	22,4	8,1
<i>C. dorsatus</i>	56,5	54,5	40,8	74,1
<i>G. rufus</i>	26,7	21,9	23,8	44,8
1995				
<i>C. parallelus</i>	23,9	44,0	68,0	8,9
<i>C. dorsatus</i>	8,6	25,3	43,9	8,8
<i>G. rufus</i>	27,7	34,5	2,7	4,7
1996				
<i>C. parallelus</i>	4,8		23,1	5,2
<i>C. dorsatus</i>	16,3		16,1	1,8
<i>G. rufus</i>	1,3		0,4	
1997				
<i>C. parallelus</i>	28,4	21,5	38,1	4,7
<i>C. dorsatus</i>	27,0	35,5	104,8	17,1
<i>G. rufus</i>	6,8	9,5	5,9	7,5
1998				
<i>C. parallelus</i>	60,6	37,1	95,5	22,6
<i>C. dorsatus</i>	26,5	36,8	96,8	51,1
<i>G. rufus</i>	27,1	32,1	30,0	21,2

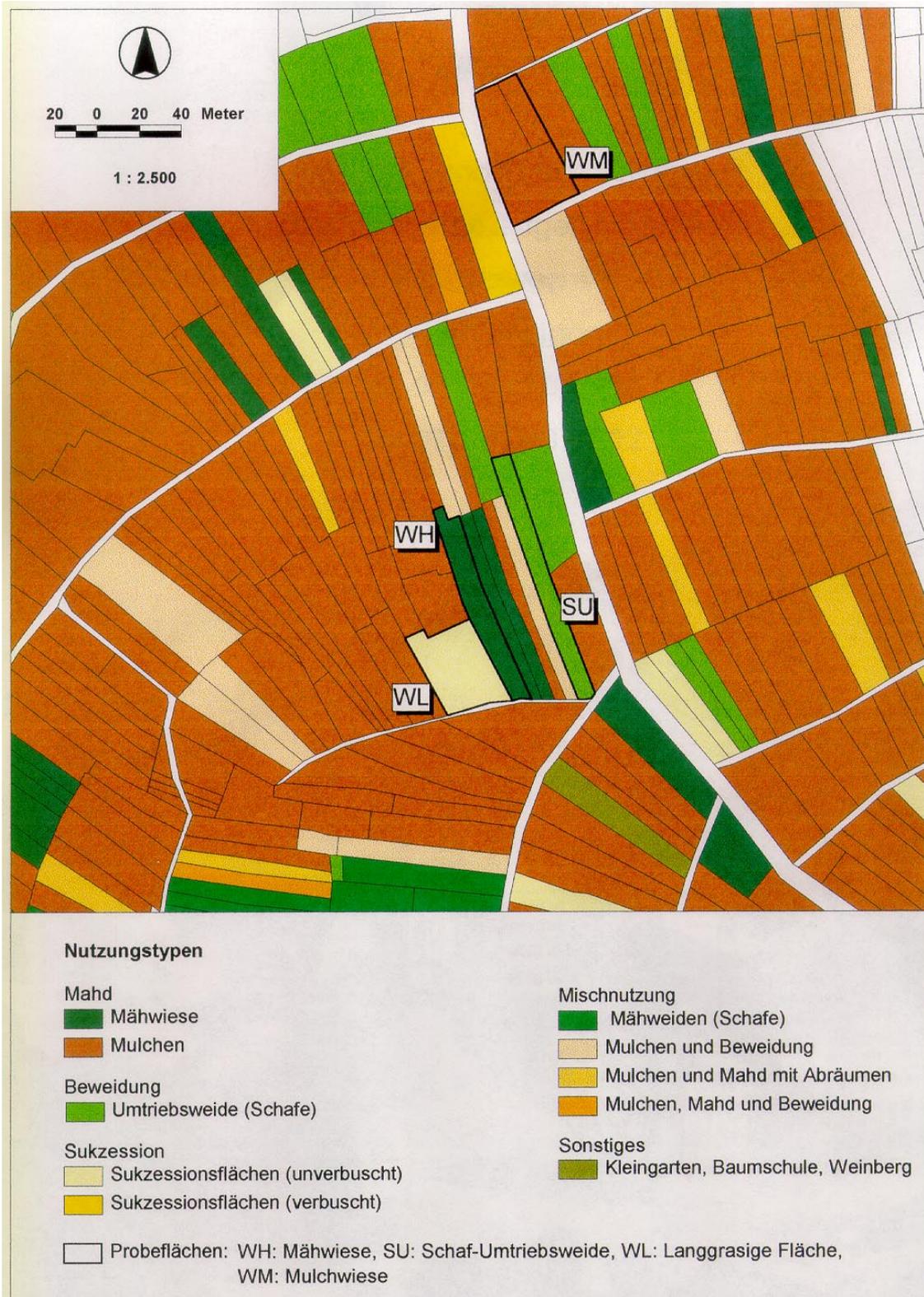


Abb. 11: Flächennutzung im Untersuchungsgebiet im Jahr 1997 und Lage der Probeflächen (Datenerhebung und Kartographie: J. Deuschle).