Phänologie und Verbreitung zweier Populationen der Sumpfschrecke "Stethophyma grossum" (L.) in unterschiedlichen Höhenstufen

Autor(en): **Webb, D. / Zettel, J.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern**

Band (Jahr): **54 (1997)**

PDF erstellt am: **20.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-318599

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

D. Webb*
J. Zettel**

Phänologie und Verbreitung zweier Populationen der Sumpfschrecke *Stethophyma grossum* (L.) in unterschiedlichen Höhenstufen***

Inhalt

1. Einleitung 140
2. Material und Methoden 141
2.1 Untersuchungsgebiete 141
2.2 Feldarbeiten 146
2.2.1 Untersuchungsflächen 146
2.2.2 Faunistische Aufnahmen 147
2.2.3 Temperaturmessungen 148
2.2.4 Umweltparameter im Zusammenhang mit der kleinräumigen Verteilung 148
2.3 Auswertung 149
3. Resultate 150
3.1 Morphologie 150
3.2 Phänologie 152
3.2.1 Schlüpfen und Entwicklung der Stadien 152
3.2.2 Einfluss der Umweltbedingungen 156
3.2.3 Gegenüberstellung der Jahre 1994 und 1995 160
3.2.4 Andere Arten 161
3.3 Verteilung in der Pufferzone im Bermoos 164
3.3.1 Feuchtigkeit, Temperatur und Vegetation 164
3.3.2 Heuschrecken 164
3.3.3 Erfasste Umweltparameter und Häufigkeit von *St. grossum* auf dem Wegtransekt 166
3.4 Phänologische Unterschiede auf kleinem Raum 166
4. Diskussion 168
4.1 Schlüpfzeitpunkt 168
4.2 Larvalentwicklung 170
4.3 Imaginalphase 173
4.4 Morphologische Anpassungen 175
4.5 Verteilung 176
5. Zusammenfassung 178
6. Dank 179
7. Literaturverzeichnis 180

Adresse der Autoren:
* Deborah Webb, Goumoënsstrasse 43, 3007 Bern
** Jürg Zettel, Zoologisches Institut, Baltzerstrasse 3, 3012 Bern

*** Teil der Diplomarbeit der Erstautorin. Weitere Daten sind im Zoologischen Institut einzusehen.

1. Einleitung

Die Sumpfschrecke *Stethophyma grossum* (L., 1758) zählt heute in der Schweiz zu den stark gefährdeten Heuschreckenarten (NADIG und THORENS, 1994). Dies hängt in erster Linie mit dem Verschwinden ihrer Lebensräume zusammen. Die Art tritt ausschliesslich in Feuchtgebieten auf und gilt als ausgesprochen stenök (z.B. HARZ 1957, DREUX 1962, OSCHMANN 1973, DECLEER 1990, NADIG 1991, SANDKÜHLER und HEYDENREICH 1994). Obschon sie wie viele Heuschrecken empfindlich auf Veränderungen ihres Biotops reagiert, vermag sie sich stellenweise auch auf landwirtschaftlich genutzten Flächen zu behaupten (FRICKE und NORDHEIM 1992, BARRIÈRE 1995).

Wie alle hemimetabolen Insekten entwickelt sich die Sumpfschrecke über mehrere Larvenstadien zur Imago. Die Adulttiere sind relativ gross, die Männchen jedoch um einiges kleiner als die Weibchen. Beide Geschlechter sind macropter. Den Winter überdauert die Sumpfschrecke in obligatorischer Diapause im Eistadium. Die Eier werden in einem rasch erhärtenden, schaumigen Sekret in den Erdboden (SCHMIDT und BAUMGARTEN, zit. in GLÜCK und INGRISCH 1989) oder dicht darüber in die Vegetation (HARZ 1957, DECLEER 1990, BELLMANN 1993a, MÜLHAUSER 1993) abgelegt. Wie die meisten Feldheuschrecken (Acrididae) ist die Art univoltin.

Trotz ihrer Spezialisierung besiedelt die Sumpfschrecke bis auf den Mittelmeerraum weite Teile Europas und ist eine der wenigen Arten, die sowohl in der Ebene als auch in der alpinen Stufe existieren können (HOFMÄNNER 1951, HARZ 1957, DREUX 1962). Der höchste in der Schweiz bekannte Fundort liegt im Engadin auf 2500 m ü.M. (NADIG 1991). Grosse Populationen kommen vor allem noch im Gebirge vor.

Die klimatischen Bedingungen sind in höheren Lagen anders als im Tiefland: Luftdruck und Luftfeuchtigkeit sind niedriger, die Strahlungsintensität hoch. Die Temperaturen sind bei starken Schwankungen im Mittel tiefer, die Niederschlagsmengen dagegen grösser; auch die Windgeschwindigkeit nimmt mit steigender Höhe zu (MANI 1968). Wegen der langen und kalten Winter ist die Vegetationszeit kurz, Minustemperaturen können selbst im Hochsommer auftreten.

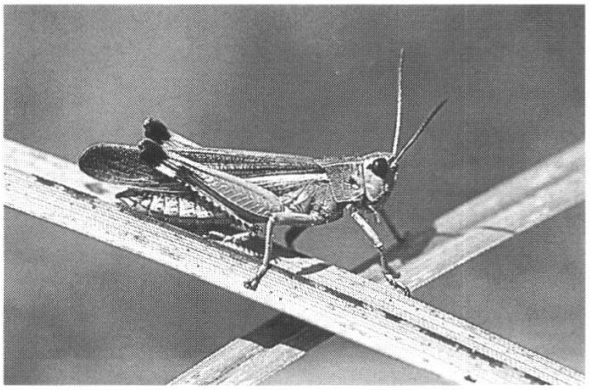

Abbildung 1: Die Sumpfschrecke *Stethophyma grossum*; li: Weibchen im dritten Larvenstadium, re: adultes Männchen. Der gelbe Streifen am Vorderrand der Vorderflügel und der schwarze Fleck auf dem Seitenlappen des Halsschilds sind typische Merkmale für die Imagines beider Geschlechter.

Es fragt sich, wie es der Sumpfschrecke gelingt, bei diesen extremen Verhältnissen zu überleben. Vermutlich verfügt sie wie die Endemiten der alpinen Stufe über gewisse Anpassungsmechanismen. Problematisch dürfte insbesondere die Verkürzung der für die Entwicklung günstigen Periode sein. Als Reaktion darauf sind bei Heuschrecken verschiedene Strategien bekannt (DEARN 1977, GREEN 1983, DINGLE et al. 1990, KÖHLER 1990).

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist die Phänologie der Sumpfschrecke unter Berücksichtigung ihrer vertikalen Verbreitung. Die Entwicklung der Art wurde in zwei Populationen in unterschiedlichen Höhenstufen untersucht, wobei der Zeitpunkt des Schlüpfens und der Ablauf der einzelnen Larvenstadien von besonderem Interesse waren. Da anthropogene Eingriffe den Lebenszyklus eventuell beeinflussen, wurden möglichst naturbelassene Gebiete ausgewählt. Im weitern galt unsere Aufmerksamkeit der Frage, wie sich Larven und Imagines in ihrem Lebensraum verteilen. In diesem Zusammenhang wurde versucht, für Sumpfschrecken wichtige Umweltparameter wie Mikroklima und Vegetation zu erfassen.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen wurden im Bermoos BE (545 m ü.M.) und auf der Engstligenalp BE (1950 m ü.M.) durchgeführt. Die beiden Gebiete erwiesen sich wegen ihrer Lage und der relativ grossen Sumpfschreckenpopulationen als geeignet.

a) Bermoos

Das Bermoos befindet sich südwestlich von Bäriswil BE in einer waldnahen Geländemulde (Landeskarte der Schweiz 1:25 000, Blatt 1147 Burgdorf, Koordinaten 606.250/207.150). Es wurde 1968 unter Naturschutz gestellt und ist in zwei Zonen gegliedert (NSI Bern, 1968; *Abb. 2a*).

Bei der inneren Zone, dem eigentlichen Sumpfgebiet, handelt es sich um ein kleinräumig vielseitig strukturiertes Flachmoor und Grosseggenried von etwa 1,7 ha Grösse. Aspektbildend sind in erster Linie zahlreiche Seggenarten: *Carex elata*, *Carex vesicaria*, *Carex rostrata*, *Carex acutiformis*, *Carex lasiocarpa* etc. Vereinzelte Weidenbüsche und ein kleiner Teich in der Mitte – die einzige offene Wasserfläche – ergänzen das Bild. Einige weitere häufige Pflanzen sind: *Potentilla palustris*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium palustre*. Im östlichen Teil des Riedes und in den Randbereichen dominieren Seggenbulten, die eine Höhe von 1,5 m erreichen können. Der westliche Teil beinhaltet ausgedehnte Torfmoosflächen mit *Drosera rotundifolia* und *Carex limosa* und nimmt somit hochmoorartigen Charakter an. Die

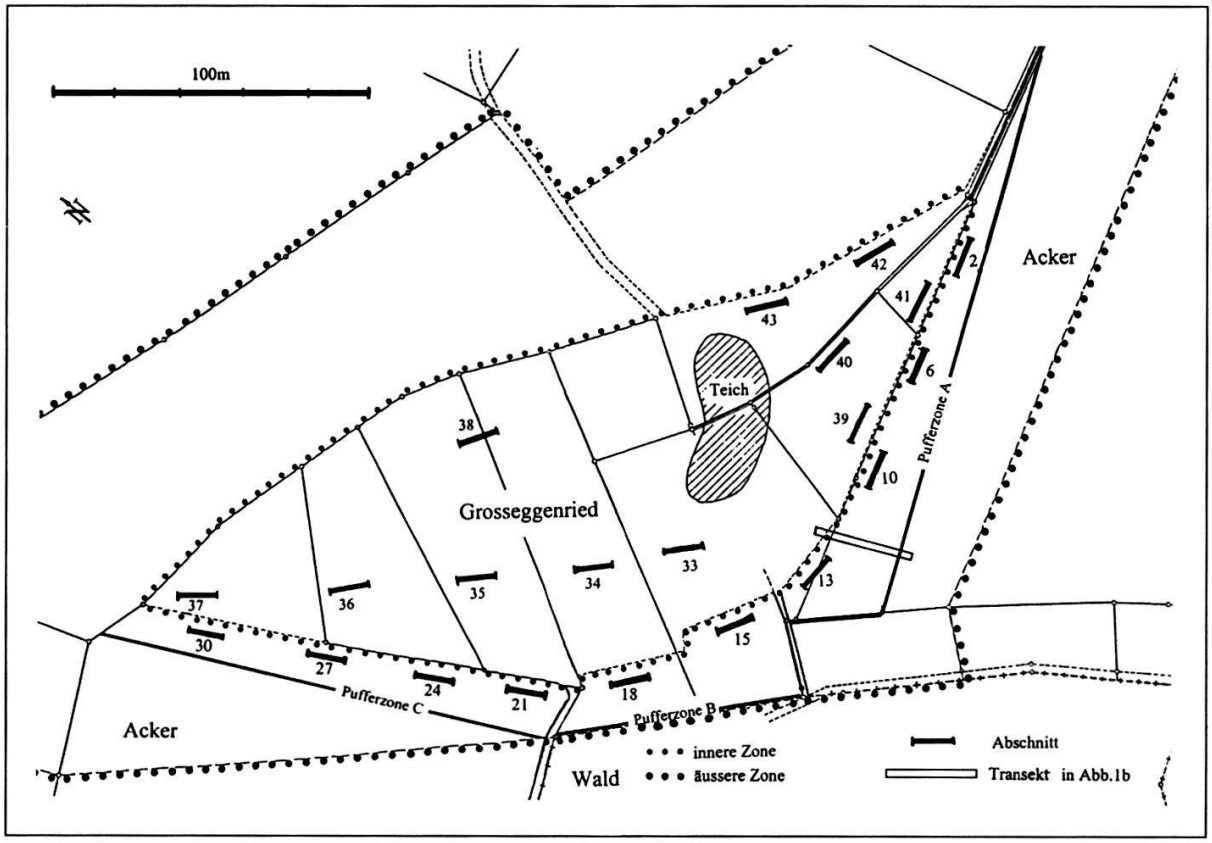

Abbildung 2a: Parzellenplan Naturschutzgebiet Bermoos (545 m ü.M.) (verändert) und für die Aufnahmen der Phänologie abgesuchte Abschnitte.

Schutzbestimmungen sehen das Mähen von Streue zwischen dem 15. August und 1. März und bestimmte Pflegemassnahmen wie Entbuschungen vor. Die letzten Eingriffe dieser Art liegen einige Jahre zurück.

Die äussere Zone ist der landwirtschaftlichen Nutzung vorbehalten. Für einen Teil der am Südrand ans Ried angrenzenden Parzellen bestehen seit 1991 Bewirtschaftungsverträge. Der Streifen ist etwa 300 m lang und 3–20 m breit und soll die Funktion einer Pufferzone erfüllen. Die Wiesen dürfen jeweils nach dem 15. Juni dreimal pro

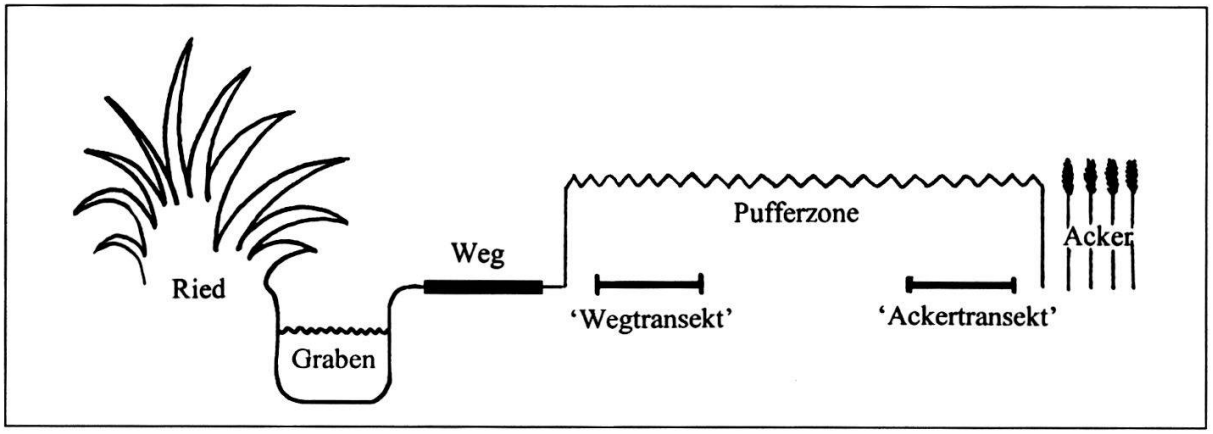

Abbildung 2b: Lage von «Wegtransekt» und «Ackertransekt» in der Pufferzone.

Jahr gemäht werden; Dünger und Pestizide sind nicht zulässig. Die Vegetation ist reichhaltig; neben verschiedenen Süssgräsern wie *Alopecurus pratensis*, *Bromus hordeaceus*, *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Anthoxantum odoratum*, *Festuca pratensis* usw. dominieren *Ranunculus*- und *Trifolium*-Arten sowie *Taraxacum officinale*. Am tiefsten Punkt, dem Teilstück zwischen Ried und Wald, sowie auf einer Breite von 1–2 m entlang des Riedes befinden sich feuchte bis vernässte Stellen mit verschiedenen *Carex*-Arten, *Scirpus silvaticus*, *Glyceria fluitans*, *Scutellaria galericulata*, *Caltha palustris* und anderen Pflanzen, die typisch für feuchte Bodenverhältnisse sind. Die übrige äussere Zone wird mehrheitlich konventionell bewirtschaftet.

Die Wasserzufuhr des Mooses erfolgt über Schneeschmelze und Regen. Der lehmige Untergrund der Senke macht ein Versickern des Wassers unmöglich (Anonymus 1982). Gleichzeitig mit der Unterschutzstellung wurde rund um die innere Zone ein Graben von etwa 1 m Tiefe und 1 m Breite ausgehoben. Zwischen Graben und Pufferzone wurden zwei Entwässerungsrohre verlegt. Der Wasserstand kann über ein Wehr am östlichen Ende reguliert werden. Wenn vor dem ersten Schnitt im Juni je nach Witterung der Boden der Wiesen sehr nass ist, wird der Pegel im Graben gesenkt, um den Mähmaschinen den Zugang zu ermöglichen. Die Bodenfeuchtigkeit im Ried ist dadurch starken Schwankungen unterworfen. Von Januar bis Mai liegt es unter Wasser; im Sommer, nach Absenken des Wasserspiegels und bei geringen Niederschlagsmengen, trocknet es vollständig ab.

Abbildung 3: Naturschutzgebiet Bermoos: Grosseggenried und rechts angrenzend Teil C der Pufferzone aus nordwestlicher Sicht.

Zwischen Graben und äusserer Zone verläuft ein von Spaziergängern gut frequentierter Fussweg.

b) Engstligenalp

Die Engstligenalp befindet sich im Engstligental in der Gemeinde Adelboden BE (Landeskarte der Schweiz 1:25 000, Blatt 1267 Gemmi, Koordinaten Bergstation 609.725/144.225) und gehört geologisch zur helvetischen Wildhorn-Decke. Die Ebene erstreckt sich über etwa 150 ha und ist eingekesselt von verschiedenen Hügeln und Berggipfeln, im Süden u.a. vom Wildstrubel (3243 m ü.M.). Einen Teil der Fläche

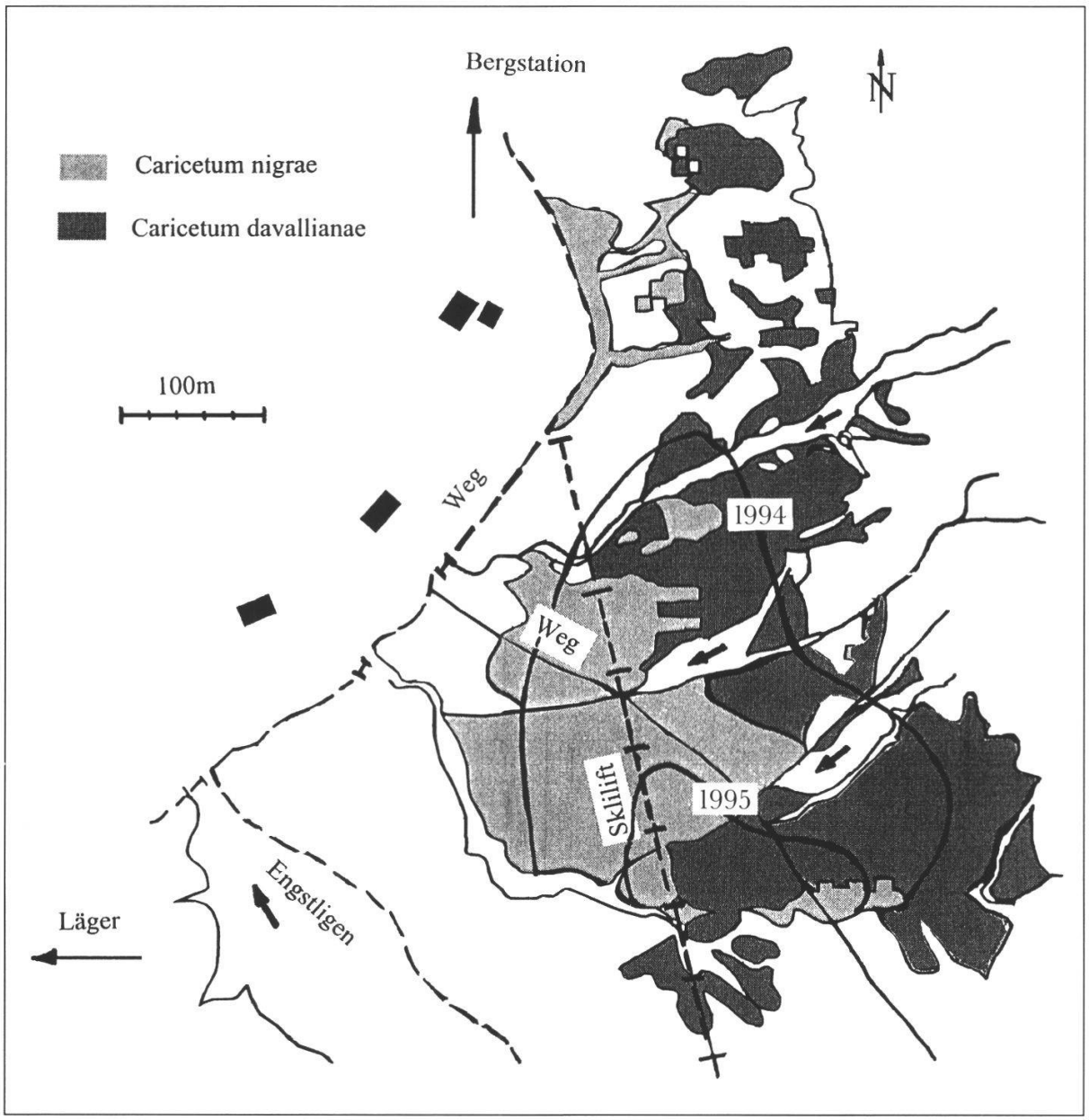

Abbildung 4: Übersichtsskizze des Feuchtgebietes auf der Engstligenalp (1950 m ü.M.) (verändert nach Teuscher 1994). Linien 1994 und 1995 = Verbreitungsgebiet von *Stethophyma grossum*, ➞ Bäche/Gräben.

(ca. 27 ha) bilden locker zusammenhängende Flachmoore. Sie weisen von Osten nach Westen eine Querneigung von 5° auf. Das Regenwasser, das im tonigen und schluffigen Untergrund kaum versickern kann, fliesst langsam gegen den Engstligenbach hin ab, wodurch die Bildung eines Sees verhindert wird (TEUSCHER 1994). Der Boden ist oft sumpfig, moosbewachsen und reagiert auf Druck federnd. Die Bodenfeuchtigkeit ist in erster Linie wetterabhängig.

Dieses Gebiet wurde von TEUSCHER (1994) pflanzensoziologisch untersucht und kartiert *(Abb. 4)*. Von den fünf Verbänden mit 13 Gruppen sind hauptsächlich die beiden Kleinseggenriede charakteristisch für die feuchten Flächen. Typisch für das Caricetum nigrae sind *Carex nigra*, *Eriophorum angustifolium*, *Potentilla erecta*, *Cardamine pratensis*, *Nardus stricta* usw. Im Caricetum davallianae wachsen vermehrt kalkliebende Arten wie *Carex davalliana*, *Blysmus compressus*, *Tofieldia calyculata*, *Juncus articulatus*, *Aster bellidiastrum*, *Allium schoenoprasum* u.a.. Je nach Bodenfeuchtigkeit und Beweidungsintensität unterscheiden sich die einzelnen Gruppen in ihrer Ausprägung (für Einzelheiten vgl. TEUSCHER 1994).

Im Sommer wird die Alp während 10–11 Wochen beweidet. Das Vieh kann sich frei bewegen und scheint sehr feuchte Stellen eher zu meiden. Der Mist wird in kleinen Häufchen auf den trockeneren, nährstoffreicheren Flächen (v.a. auf dem Poion alpinae und abseits des kartierten Gebietes) verteilt. Um zusätzliches Weideland zu gewinnen, wurden zwei Entwässerungsgräben ausgehoben.

Abbildung 5: Die Flachmoore im Osten der Engstligenalp aus nordwestlicher Sicht. Dunkle Stellen zeichnen sich durch eine hohe Bodenfeuchtigkeit aus. Im Bereich des dritten und vierten Skiliftmasts (v. vorne n. hinten) waren die Sumpfschrecken am zahlreichsten.

Das Klima ist gekennzeichnet durch extreme Wechsel. Von Mitte Juni bis Mitte November ist die Alp meistens schneefrei (OESTER, zit. in TEUSCHER 1994). Trotzdem sind auch im Sommer Nachtfröste und sogar Schneefälle möglich, schnelle Wetterwechsel häufig. Messungen der Niederschlagsmengen und der Lufttemperaturen von 1971/72 haben Jahresmittelwerte von 1281 mm/1386 mm resp. +2,3 °C/+2,6 °C ergeben (OESTER, zit. in TEUSCHER 1994). Der Wind kann speziell im Winterhalbjahr hohe Geschwindigkeiten erreichen.

Die Alp wird sommers und winters touristisch genutzt. Zum Angebot gehören ein ausgedehntes Wanderwegnetz und etliche Skilifte, wovon einer das Feuchtgebiet durchquert.

2.2 Feldarbeiten

Die Untersuchungen erfolgten in den Jahren 1994 und 1995. Die erste Saison diente der Suche nach geeigneten Untersuchungsgebieten. Die Datenerhebung fand hauptsächlich im Jahr darauf statt. Die in Kap. 3 geschilderten Ergebnisse beziehen sich, sofern nicht anders erwähnt, auf das Jahr 1995.

2.2.1 Untersuchungsflächen

Die Ermittlung der Phänologie erforderte eine möglichst genaue Bestimmung der Sumpfschreckendichte im Saisonverlauf. Zu diesem Zweck wurden in beiden Gebieten jeweils dieselben flächengleichen (10 m x 1 m) Strecken abgesucht. Im Vorjahr hatte sich gezeigt, dass Sumpfschrecken – insbesondere deren Larven – oft ausgesprochen kleinräumig verteilt sind. Die Bearbeitung kleiner Einheiten, nach Möglichkeit verbunden mit der Erfassung von Umweltparametern, erschien daher sinnvoll. Auswahl und Anzahl der Strecken richtete sich primär nach den Vorkommen der Art, die vor allem auf der Engstligenalp nur partiell verbreitet war. Im Bermoos existierte sie sowohl in der Pufferzone als auch im Grosseggenried. Da sich diese beiden Bereiche hinsichtlich Vegetation, Wasserhaushalt und Bewirtschaftung deutlich unterscheiden, wurden sie als eigenständige Untersuchungsflächen betrachtet. (Es werden fortan die Bezeichnungen «Pufferzone» und «Ried» benutzt.)

Durch die gesamte Pufferzone verliefen längs zwei Transekte von je 1 m Breite; das eine entlang des nördlichen Randes in 1,5 m Entfernung vom Weg («Wegtransekt»), das andere entlang des südlichen Randes in etwa 1,5 m Entfernung der Äcker und des Waldes («Ackertransekt»). Beide Transekte wurden in Abschnitte von je 10 m Länge aufgeteilt, die Abschnitte des Wegtransekts von Osten nach Westen fortlaufend numeriert (1–32). Für die Aufnahmen der phänologischen Daten wurde auf den beiden Transekten nur auf je 10 Abschnitten gefangen (Nummern der berücksichtigten Abschnitte des Wegtransekts: 2, 6, 10, 13, 15, 18, 21, 24, 27, 30; vgl. Karte *Abb. 2a, b*). Im Ried wurde nach physiognomischen Gesichtspunkten eine Grobeinteilung in einzelne Flächen vorgenommen. Anschliessend wurde auf 11 charakteristischen Flächen je ein zu bearbeitender Abschnitt (Nr. 33–43) bestimmt (vgl. Karte *Abb. 2a*).

Auf der Engstligenalp befanden sich die insgesamt 30 Strecken – je 15 im Caricetum davallianae und im Caricetum nigrae – oberhalb des Engstligenbaches im Süden des kartierten Gebietes (vgl. Karte, *Abb. 4*).

Auf allen drei Untersuchungsflächen wurden für jeden Abschnitt neben gebietsspezifischen Parametern (Beeinträchtigung durch Vieh, Beschattung usw.) Höhe und Deckungsgrad der Vegetation sowie häufige Arten bestimmt (nach LAUBER und WAGNER 1992, HESS et al. 1976, Exkursionsunterlagen der landw. Schule Rütti 1992–1994).

2.2.2 Faunistische Aufnahmen

Die verschiedenen Larvenstadien von *Stethophyma* (es wird im folgenden des öftern nur der Gattungsname verwendet) wurden mit Hilfe morphometrischer Messungen an Hinterschenkel (Postfemur) und Halsschild (Pronotum) (THORENS 1991, CARRON 1994) determiniert. Diese Körperteile sind relativ stark sklerotisiert und wachsen daher im Gegensatz etwa zum Abdomen schubweise. Beim Postfemur wurde die Maximallänge gemessen, beim Pronotum von dorsal die Distanz zwischen Vorder- und Hinterrand. Dies geschah am Fundort unter Verwendung einer Messlupe (ASIF 330) mit achtfacher Vergrösserung und einer Genauigkeit von 0,1 mm. Nach einiger Erfahrung wurde jeweils nur noch eine repräsentative Auswahl von Tieren ausgemessen. Zu Vergleichszwecken wurden auch bei einer Anzahl Imagines diese Masse und zusätzlich die Länge der Vorderflügel (Elytren) von der Basis bis zur Spitze erfasst. Ferner wurde das Geschlecht der Tiere bestimmt, wozu bei den ersten Larvenstadien eine Lupe mit 20facher Vergrösserung erforderlich war.

Da man die Tiere also in die Hand nehmen musste, galt es, eine möglichst effiziente, gleichzeitig der Vegetationsstruktur des betreffenden Gebietes angepasste Fangmethode zu finden. Wo möglich – in der Pufferzone und im Ried – wurden die Strecken flächendeckend abgekeschert. Der Kescher, dessen Rahmen rechteckig und stabil konstruiert war, wurde in wechselseitigen Schlägen bodennah durch die Vegetation geführt. Im Ried blieb wegen der hohen Seggenbulten einzig gezielter Handfang, bisweilen mit Hilfe eines Netzes. Die Tiere wurden jeweils pro Abschnitt bestimmt und gezählt und anschliessend auf derselben Strecke wieder freigelassen.

Als Vergleich zu *Stethophyma* und zur Verdeutlichung der Lebensbedingungen in unterschiedlichen Höhenstufen wurde die Entwicklung anderer Heuschreckenarten mitverfolgt. Auf der Engstligenalp wurde deshalb zusätzlich ein Abschnitt an einem südexponierten Hang (Neigungswinkel 22°) abgesucht. Die Arten wurden bestimmt (für Larven OSCHMANN (1969), RICHARDS und WALOFF (1954), für Imagines HARZ (1975), BELLMAN (1993a)) und eingeteilt in Adulte und Larven, bei denen je nach Art zwischen jungen mit lateralen (Ll) und älteren mit dorsalen (Ld) Flügelanlagen unterschieden wurde.

Die Aufnahmen erfolgten zwischen dem 3.5.95 und 17.10.95 im Bermoos, auf der Engstligenalp zwischen dem 20.6.95 und 15.10.95. Das Schwergewicht der Untersuchungen lag auf der Larvalentwicklung, weshalb die Populationen im Spätherbst

nicht weiterbeobachtet wurden. Aus der Pufferzone gelangten für die Phänologie von *Stethophyma* insgesamt 31 Aufnahmen zur Auswertung, vom Ried 15 und von der Engstligenalp 13. Um Trittschäden zu minimieren, wurde im Ried von Anfang Juli an nur bei jeder zweiten Begehung gefangen. Da Heuschrecken poikilotherm sind, ist ihre Aktivität bei niedrigen Temperaturen reduziert. Nach Möglichkeit fanden die Datenaufnahmen deshalb bei sonnigem, windstillem Wetter und Temperaturen über 15 °C statt. Auf der Engstligenalp freilich liessen sich suboptimale Bedingungen speziell in der zweiten Sommerhälfte nicht vermeiden. Bei jeder Aufnahme wurden ausserdem stridulierende Arten notiert, der Blühaspekt der Vegetation beschrieben und im Bermoos der Wasserstand im Graben gemessen.

2.2.3 Temperaturmessungen

Da das Klima bei der Entwicklung von Heuschrecken eine wichtige Rolle spielt, wurde auf der Engstligenalp sowie im Ried mit einem stationären Messgerät (Lite) stündlich die Temperatur des freien Luftraums (+160 cm) und des Bodens (–7 cm) als potentielles Eiablagesubstrat registriert (Expositionsdauer: Engstligenalp 7.7.95–14.10.95, Ried 9.6.95–30.10.95). Ergänzt wurden die Aufzeichnungen mit den Temperatur- und Niederschlagsdaten der Schweizerischen Meteorologischen Anstalt (SMA) der Stationen Bern Liebefeld (565 m ü.M.) und Adelboden (1320 m ü.M.).

Für einen Vergleich der Temperaturen zwischen Pufferzone und Ried sowie der bodennahen Luftschicht vor und nach der Mahd wurden zweimal (am 19.6.95 und 30.6.95) Messungen im Tagesverlauf durchgeführt. Zwischen 8.15 und 20.15 Uhr wurde in 90minütigen Intervallen auf beiden Untersuchungsflächen die Temperatur des Bodens (–3 cm), der bodennahen Luftschicht (+3cm) sowie des freien Luftraums (+160 cm) erfasst. Es wurden jeweils zwei Stichthermometer eingesetzt.

2.2.4 Umweltparameter im Zusammenhang mit der kleinräumigen Verteilung

In ihrer überschaubaren Grösse und aufgrund der Ergebnisse vom Vorjahr schien die Pufferzone für eine Untersuchung der kleinräumigen Verteilung von *Stethophyma* prädestiniert. Dazu wurden die beiden Transekte «Weg» und «Acker» zehnmal (am 3.5., 10.5., 23.5., 7.7., 21.7., 2.8., 17.8., 9.9., 23.9., 8.10.95) in ihrer gesamten Länge abgekeschert, um alle Abschnitte eines Transekts miteinander vergleichen zu können (vgl. Karte *Abb. 2b*). Die Pufferzone gliederte sich in drei Teile (A, B, C), wovon zwei an Äcker angrenzten und einer an den Wald. Die Abschnitte Nr. 1–13 des Wegtransekts lagen in Teil A der Pufferzone, Nr. 14–19 in Teil B und Nr. 20–32 in Teil C (vgl. Karte *Abb. 2a*).

Bei der Verbreitung von Heuschrecken auf kleinem Raum spielen Mikroklima sowie Vegetationsstruktur eine bedeutende Rolle (z.B. Sänger 1977, Brocksieper 1978). Vor allem im Eistadium sind die Tiere sämtlichen Umwelteinflüssen passiv ausgesetzt. Die ökologische Potenz während der Embryonalentwicklung dürfte somit für die Ver-

breitung einer Art limitierend sein. Auf dem Wegtransekt wurden deshalb Bodenfeuchtigkeit sowie die Temperatur des Bodens und der bodennahen Luftschicht gemessen. Das Ackertransekt liess aufgrund der Ergebnisse vom Vorjahr eine niedrige Sumpfschreckendichte vermuten, weshalb nur Messungen der Bodenfeuchtigkeit durchgeführt wurden. Ferner wurden auf beiden Transekten Höhe, Deckungsgrad und Zusammensetzung der Vegetation registriert.

Die Bodenfeuchtigkeit wurde zweimal gemessen, bei relativ trockenen Verhältnissen (6.5.95) und nach einer Regenperiode (6.6.95). Die Werte wurden mittels einer TDR-Sonde (Trime-Domain-Reflektometrie; Marke IMKO; Genauigkeit 1 Vol.%) erhoben – zweimal pro Abschnitt auf dem Wegtransekt und einmal pro Abschnitt auf dem Ackertransekt – wobei jeweils ein Volumen von 3 dm^3 erfasst wurde.

Die Temperatur des Bodens (–3 cm) und der bodennahen Luftschicht (+3 cm) auf dem Wegtransekt wurde am 19.6.95 jeweils innerhalb einer Stunde zu fünf verschiedenen Tageszeiten gemessen (Zeiten: 8.30, 11.00, 14.00, 17.30, 20.00 Uhr). Pro Abschnitt wurde je ein Wert registriert. Die Messungen wurden nach dem ersten Schnitt am 30.6.95 wiederholt.

Bezüglich Vegetation wurden im Frühsommer (18.6.95) und Herbst (26.9.95) auf beiden Transekten folgende Parameter pro Abschnitt bestimmt: die maximale und mittlere Höhe insgesamt sowie die Höhe der Dicotylen, die Deckung insgesamt und die Deckung der Moose und schliesslich die Anteile der Gramineen, Cyperaceen und Dicotylen am Total (= 100%). Für diese Aufnahmen wurden die Transekte auf 2 m verbreitert.

2.3 Auswertung

Zur Berechnung der Lebenstafeldaten von Insekten, die sich über verschiedene Stadien entwickeln, werden in der Literatur verschiedene Methoden genannt (für einen Überblick vgl. Bradley 1985). Die Verwendung mathematischer Modelle ist nur angebracht, wenn die tägliche Überlebensrate einer Population konstant ist und alle Entwicklungsstadien mit gleicher Wahrscheinlichkeit gefangen werden (Zimmermann, pers. Mitt.). Da diese Voraussetzungen in den vorliegenden Untersuchungen nicht mit Sicherheit gegeben waren, wurde darauf verzichtet.

Die statistischen Berechnungen in Kap. 3.1 erfolgten mit dem Mann-Whitney-U-Test für den Vergleich zweier unabhängiger Stichproben. Zur Überprüfung auf Korrelationen in Kap. 3.3.3 wurde der Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient berechnet.

3. Resultate

3.1 Morphologie

Stethophyma grossum durchlief ihre Entwicklung in beiden Geschlechtern in fünf Larvenstadien, sowohl im Mittelland als auch in der alpinen Stufe. Anhand morphometrischer Messungen an 941 Tieren aus dem Bermoos und 853 von der Engstligenalp liessen sich die einzelnen Stadien zu über 97% diskriminieren; dabei erwies sich die Kombination der Längen von Postfemur und Pronotum als vorteilhaft *(Abb. 6)*.

Bei der Zuordnung wurden ergänzend der Ausbildungsgrad des äusseren Genitalapparates und der Flügelanlagen berücksichtigt. Stadium vier liess sich von Stadium drei auf den ersten Blick unterscheiden durch die dorsale Verschiebung der Flügelanlagen, die bei Stadium fünf wiederum deutlich grösser und weiter entwickelt waren als bei Stadium vier (für Darstellungen der Larvenstadien von *Stethophyma grossum* vgl. GUÉGUEN 1983, für Entwicklung der Flügelanlagen und des Genitalapparates anderer Acridoidea-Arten vgl. THORENS 1991, CARRON 1994). Fünf Männchen auf der Engstligenalp wiesen intermediäre Merkmale auf: bezüglich ihrer Körpermasse lagen sie zwischen den Stadien eins und zwei, der Entwicklungsstand der Subgenitalplatte liess eher auf das zweite Stadium schliessen. Die Variationsbreite von Pronotum- und Postfemurlänge innerhalb eines Stadiums nahm mit steigendem Alter zu, ebenso die Differenz zwischen Männchen und Weibchen. Vom zweiten Larvenstadium an waren die Weibchen grösser als die Männchen ($p<0{,}001$). Bei den älteren Männchen beider Gebiete kam es zu Überschneidungen mit benachbarten Stadien, die Körpermasse der Weibchen unterschieden sich von Stadium zu Stadium jeweils um mindestens 0,2 mm. Bemerkenswert sind ausserdem die Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsgebieten: Die Sumpfschrecken waren auf der Engstligenalp kleiner als im Bermoos ($p<0{,}001$), und zwar in allen Altersstufen.

Aus den Messungen an Imagines geht hervor, dass die Tiere auf der Engstligenalp nicht nur kleiner, sondern auch verhältnismässig kurzbeiniger als im Bermoos waren. Das Verhältnis Postfemurlänge/Pronotumlänge war in beiden Geschlechtern kleiner ($p<0{,}05$; $N_{MEngs} = 51$, $N_{MBerm} = 92$; $N_{WEngs} = 35$, $N_{WBerm} = 95$). Ebenfalls reduziert war bei den Weibchen das Verhältnis Elytrenlänge/Postfemurlänge; bei den Männchen war die Differenz knapp nicht signifikant ($p_W < 0{,}05$; $p_M = 0{,}054$; $N_{MEngs} = 51$, $N_{MBerm} = 92$; $N_{WEngs} = 35$, $N_{WBerm} = 95$). Die Sumpfschrecken hatten also im Verhältnis zu ihrem Postfemur (und damit vermutlich auch zu ihrer übrigen Körpergrösse) auf der Engstligenalp tendeziell kürzere Flügel als im Bermoos. Beides dürfte erklären, weshalb die Tiere auf der Engstligenalp insgesamt etwas gedrungener erschienen.

Die Larven von *Stethophyma grossum* sind üblicherweise braun pigmentiert, wobei der Farbton mit zunehmendem Alter von dunkel nach hell wechselt. Neben dieser Entwicklung, wie sie sich auch im Bermoos präsentierte, fanden sich auf der Engstligenalp rote und dunkelbraune bis schwarze Morphen. Die Rotfärbung betraf mit 49

von total 995 Larven nur einen kleinen Teil der Population. Bei den Larven zweiten und dritten Stadiums war jeweils der etwas hellere Rückenstreifen rötlich verfärbt, durchgehend intensiv rote Tiere befanden sich meistens im fünften Larvenstadium. Weitaus häufiger waren Sumpfschrecken von unterschiedlich starker Dunkelfärbung, wobei

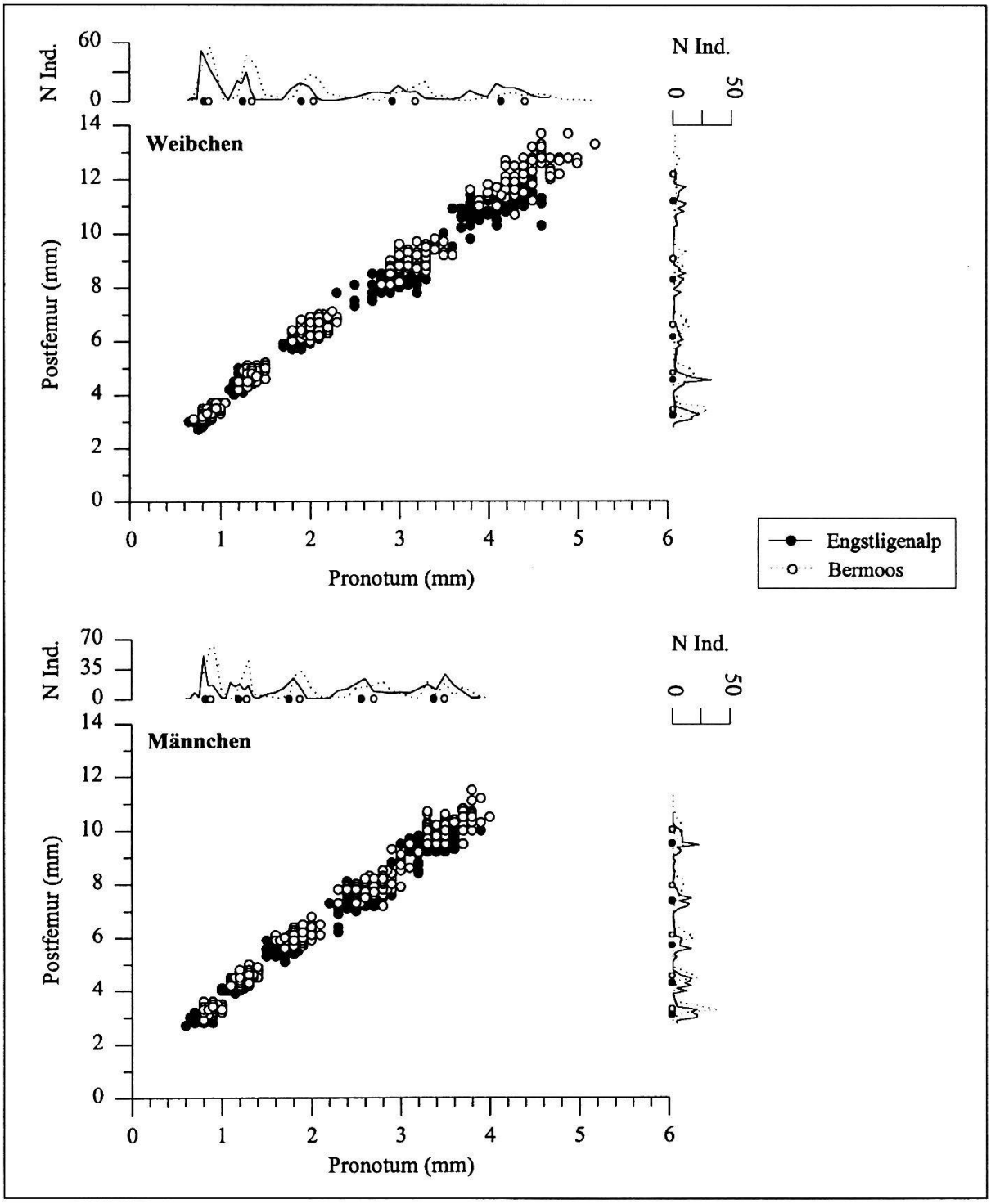

Abbildung 6: Morphometrie der fünf Larvenstadien von *Stethophyma grossum* im Bermoos und auf der Engstligenalp: Dargestellt sind die Längen von Halsschild (Pronotum) und Hinterschenkel (Postfemur), kombiniert in den Punktediagrammen, am Rande die Häufigkeitsverteilungen mit Mittelwerten.

das Spektrum von dunkelbraun bis schwarz reichte. Wegen der zahlreichen Farbschattierungen liessen sich diese Tiere schlecht klassifizieren. Beide Morphen betrafen Männchen und Weibchen gleichermassen. Die Rotfärbung liess sich im übrigen auch bei den Larven der syntop vorkommenden Arten *Chorthippus parallelus* (Gemeiner Grashüpfer) und *Omocestus viridulus* (Bunter Grashüpfer) beobachteten. Bei *Stethophyma* kam die dunkle Morphe auch bei den Imagines vor.

3.2 Phänologie

3.2.1 Schlüpfen und Entwicklung der Stadien

Erwartungsgemäss präsentierten sich die sechs Entwicklungsstadien der Sumpfschrecke *Stethophyma grossum* auf allen drei Untersuchungsflächen in zeitlicher Abfolge. In *Abbildung 7* und *Abbildung 8* ist der Verlauf der einzelnen Stadien in Form von Summenprozentkurven dargestellt. Dazu wurden die Sumpfschreckenzahlen der einzelnen Aufnahmetage nach Stadium getrennt aufsummiert und anschliessend in Prozente umgerechnet. Erreicht eine Kurve 100%, haben alle Tiere das betreffende Stadium abgeschlossen. Eine hohe Entwicklungsgeschwindigkeit wird somit durch steile Kurven angezeigt, eine niedrige durch einen flachen Kurvenverlauf. Wenn von einem Stadium zum Zeitpunkt der letzten Aufnahme noch einzelne Individuen vorhanden waren, ist dies durch eine unterbrochene Linie dargestellt. Der Tag null ist das den ersten Sumpfschreckenfunden im Bermoos vorangehende Aufnahmedatum.

Bermoos, Pufferzone *(Abb. 7):* Die Entwicklung war hier gekennzeichnet durch eine starke zeitliche Überlappung der einzelnen Altersstufen, Beginn und Ende eines Stadiums verliefen sukzessive und eher langsam. Bereits Anfang Juni traten Erstlarven auf, einen Monat bevor im Grosseggenried die ersten Tiere gefangen wurden. Der flache Kurvenverlauf zu Beginn verdeutlicht, dass in der Pufferzone über einen Zeitraum von etwa drei Wochen nach dem Schlüpfen nur einzelne Individuen gefunden wurden; allerdings schon vom 10.6.95 an auch zweite und dritte Larvenstadien. Erst Ende Juni - kurz nach der ersten Mahd (26.6.95) – stieg die Dichte der Erstlarven deutlich an bis zu ihrem Maximum am 5.7.95. Anfang August waren alle Altersstufen inklusive Imagines anzutreffen, und zwar beinahe zu gleichen Teilen. Drei Wochen später liessen sich erste Kopulationen beobachten. Vom zweiten Schnitt am 14.8.95 waren vor allem die drei letzten Entwicklungsstadien betroffen. Bei allen war die Dichte vorerst rückläufig, die Larven des Stadiums L5 und die Imagines wurden im Laufe der folgenden Wochen allmählich wieder zahlreicher. Die meisten Imagines wurden erst am 8.10.95 gefangen. Larven fanden sich bis Anfang Oktober, Imagines bis zum Ende der Feldsaison (17.10.95). Kurz vor dem letzten Aufnahmetag erfolgte ein Teilschnitt, der nur Abschnitte umfasste, die bereits zuvor spärlich besiedelt waren. Die restliche Fläche wurde erst nach Ende der Beobachtungszeit gemäht.

Bermoos, Ried *(Abb. 7):* Generell waren die Dichteschwankungen im Ried geringer als in der Pufferzone, die einzelnen Stadien deutlich voneinander getrennt. Die

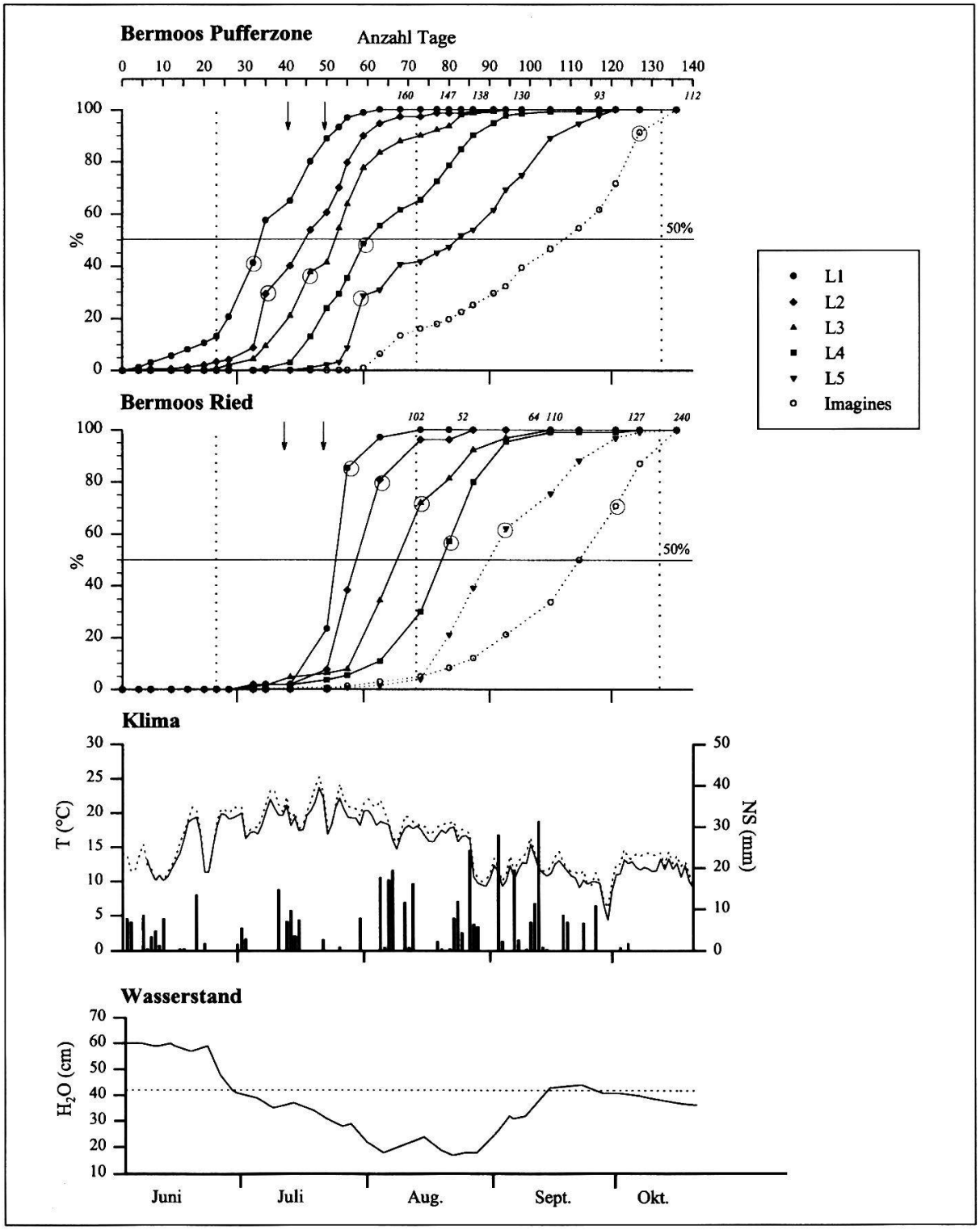

Abbildung 7: Stadienspezifischer Verlauf der Entwicklung von *Stethophyma grossum* im Bermoos in der Pufferzone und im Ried (Summenprozente), Klimaverlauf und Wasserstand (cm) 1995.

Phänologie: *kursiv* = Summe der Ind. pro Stadium, Symbole = Aufnahmetage, unterbrochene Linien = Stadium am Ende der Beobachtungszeit noch vorhanden; ○ Dichtemaximum, ····· Mahd der Pufferzone, ⟶ ungünstige Wetterbedingungen.

Klima: mittlere Tagestemperaturen (Linien) und Niederschlagsmengen (Säulen), vgl. Kap.3.2.2 ——— eigene Messreihe, ····· Daten SMA Bern (Liebefeld).

Wasserstand: ——— Wasserstand im Graben, ····· Überschwemmungshöhe, vgl. Kap.3.2.2

ersten Individuen traten erst Anfang Juli auf, wobei nicht nur gleichzeitig Einzeltiere aller Larvenstadien vorhanden waren, sondern auch bereits Imagines stridulierten. Vermutlich stammten vor allem ältere Tiere aus der Pufferzone. In grösserer Zahl schlüpften Larven erstmals zwischen 14.7.95 und 23.7.95. Die Dichte der Erstlarven stieg schnell an, erreichte am 28.7.95 ein Maximum und nahm danach rasch wieder ab. Beim Stadium L2 verhielt es sich gleich. Im Laufe der Saison glichen sich die Entwicklung in der Pufferzone und jene im Ried einander an. Deshalb ist der Kurvenverlauf der Imagines für die beiden Untersuchungsflächen recht ähnlich, ab Ende Juli war ein langsamer, aber kontinuierlicher Dichteanstieg zu beobachten. Wie in der Pufferzone waren während etwa 2 Wochen alle Altersstufen gleichzeitig vertreten, jedoch mit Schwergewicht auf den jüngeren Stadien. Nach dem 2.10.95 ging die Abundanz der Imagines zurück. Einzelne Larven waren bis zum Ende der Beobachtungszeit (17.10.95) zu finden. **Engstligenalp** *(Abb. 8):* Wie im Ried waren hier die einzelnen Altersstufen klar voneinander getrennt. Die Larven schlüpften später als im Bermoos, gegenüber der Pufferzone betrug der Rückstand 6 Wochen, gegenüber dem Ried jedoch etwa 1 Woche. Am 20.7.95, dem Datum der *Stethophyma*-Erstfunde, waren am

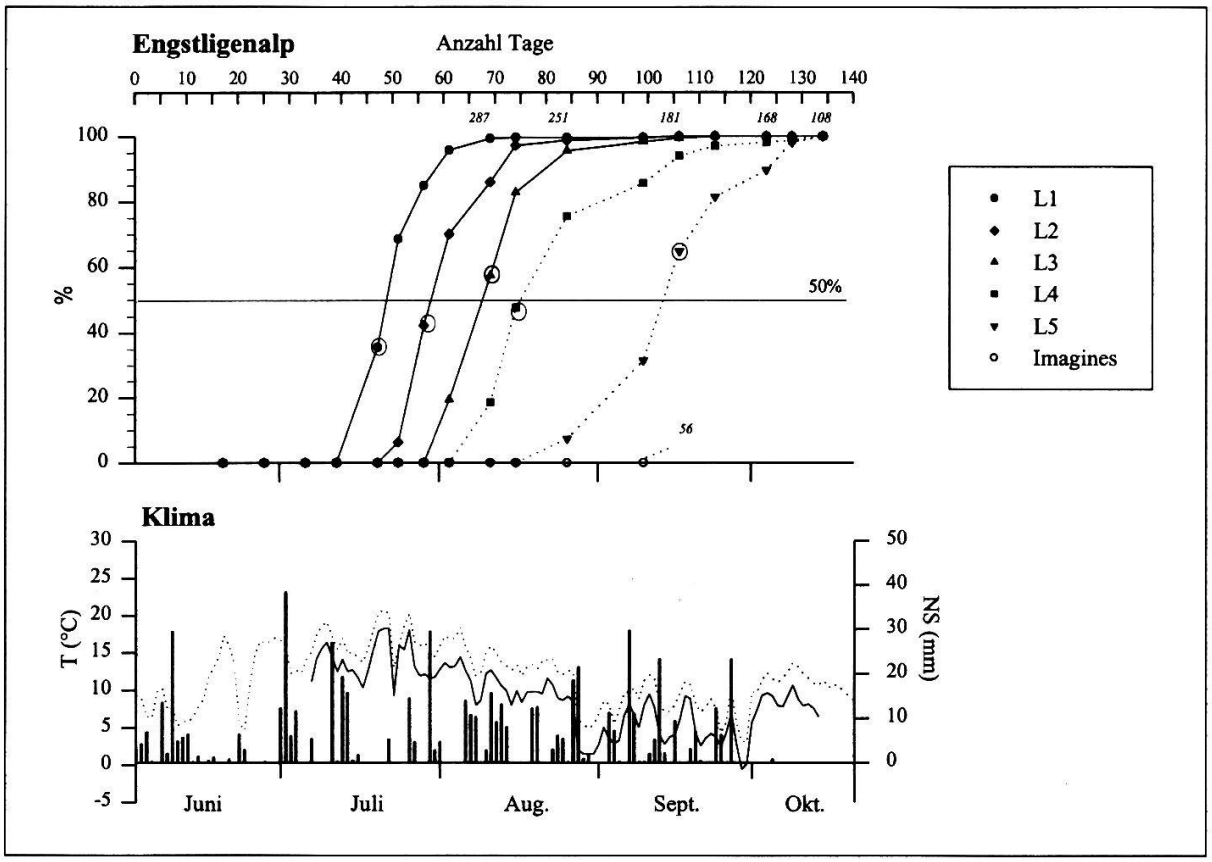

Abbildung 8: Stadienspezifischer Verlauf der Entwicklung von *Stethophyma grossum* auf der Engstligenalp (Summenprozente) und Klimaverlauf 1995.

Phänologie: kursiv = Summe der Ind. pro Stadium, Symbole = Aufnahmetage, unterbrochene Linien = Stadium am Ende der Beobachtungszeit noch vorhanden; ○ Dichtemaximum.

Klima: mittlere Tagestemperaturen (Linien) und Niederschlagsmengen (Säulen), vgl. Kap.3.2.2 ——— eigene Messreihe, ····· Daten SMA Adelboden.

meisten Erstlarven vorhanden. Ähnlich wie im Ried stiegen die Kurven der ersten Stadien zu Beginn sofort steil an, aber gegen Ende des vierten Stadiums verlangsamte sich die Entwicklung gegenüber dem Ried, und am letzten Aufnahmetag (15.10.95) waren nebst Imagines immer noch einzelne Tiere der beiden letzten Larvenstadien zu finden. Bis zu diesem Datum nahm die Dichte der Adulten kontinuierlich zu, erreichte aber im Vergleich zum Bermoos nur geringe Werte. Da die Dichte nach Ende der Beobachtungszeit möglicherweise weiter anstieg, konnten die Summenprozente für die Imagines nicht berechnet werden. Deshalb ist in *Abbildung 8* nur dargestellt, wann sie zum ersten Mal auftraten. Männchen stridulierten erstmals am 9.10.95, Kopulationen waren keine zu beobachten.

Auf der Engstligenalp entwickelten sich die Tiere synchroner als im Bermoos: Erstlarven waren während kürzerer Zeit (45 Tage) zu finden als im Bermoos (68 Tage in der Pufferzone, 54 Tage im Ried), jedoch verlief die Entwicklung bis zum adulten Stadium länger; der Zeitraum vom Schlüpfen bis zur Imago betrug 60 Tage, gegenüber 55 bzw. 30 Tagen im Bermoos.

Das Geschlechterverhältnis war über den gesamten Untersuchungszeitraum betrachtet nahezu ausgeglichen, mit einem geringen Männchenüberschuss auf allen drei Flächen. Ebenfalls gemeinsam war den Flächen ein Männchenüberschuss im Stadium L1 und eine Verschiebung zugunsten der Weibchen in den beiden folgenden Stadien. Wiederum mehr Männchen fanden sich im Grosseggenried bei den Larven des fünften Stadiums und den Imagines, auf der Engstligenalp zusätzlich bereits bei den Larven vierten Stadiums. In der Pufferzone war bei den Imagines der Weibchenanteil etwas höher. Die Unterschiede fielen allgemein bei den späteren Entwicklungsstadien stärker ins Gewicht als bei den frühen.

Aus dem Schnittpunkt der 50%-Marke mit den Stadienkurven *(Abb. 7, Abb. 8)* kann abgelesen werden, nach wieviel Tagen jeweils die Hälfte der Tiere den Übertritt ins entsprechende Stadium vollzogen hat. Damit ergibt sich ein Anhaltspunkt für die Dauer der einzelnen Larvenstadien. Die Entwicklung der älteren Stadien dauerte gegenüber den jüngeren erwartungsgemäss länger, wobei eine deutliche Verlangsamung generell vom vierten Larvenstadium an einzusetzen schien. Die Unterschiede zwischen den Untersuchungsflächen waren insgesamt gering. Über die Lebensdauer der Imagines kann anhand dieser Werte keine Aussage gemacht werden. Im Rahmen von Markierversuchen wurde ein Individuum über einen Zeitraum von 8 Wochen mehrmals wiedergefangen.

3.2.2 Einfluss der Umweltbedingungen

a) Klima

Temperaturmittel und Niederschlagssumme während der Feldsaison sind in *Abbildung 7* und *Abbildung 8* aufgetragen.

Temperatur: In Bern (SMA, Messstation Liebefeld) lagen die mittleren Tagestemperaturen im Mai über dem langjährigen Mittel, im Juni etwas darunter. In der zweiten Junihälfte liess ein Kälteeinbruch die Temperaturen auf 11 °C sinken. Der Juli hingegen war mit einer überdurchschnittlich hohen Sonnenscheindauer und mit 22 Sommertagen (>25°C) sehr warm. Ende August fielen die Temperaturen auf etwa 10 °C. Anschliessend blieb es mehrheitlich kühl mit einem erneuten Temperatursturz Ende September. Im Oktober folgte für diese Jahreszeit sehr warmes Wetter (Mittelwert 12 °C).

In Adelboden (SMA) war der Temperaturverlauf in den Proportionen demjenigen Berns ähnlich, die Schwankungen synchron, wenn auch ausgeprägter. Die mittlere Tagestemperatur war im Schnitt um 4,1 °C tiefer (berücksichtigte Zeitspanne: 1.4.95–30.9.95). Temperaturen über 25 °C wurden in den Monaten Juni bis und mit September nur an sechs Tagen gemessen.

Die Daten der SMA-Station Bern (Liebefeld) waren im Mittel um 1 °C höher als die von mir im Bermoos Ried gemessenen Werte. Noch deutlicher fiel die Temperaturdifferenz zwischen Adelboden und Engstligenalp aus: auf der Engstligenalp war es durchschnittlich 3,3 °C kälter.

Niederschlag: In Bern fiel in den Sommermonaten Juni, Juli und August relativ wenig Regen, ebenso im Oktober. Feucht waren aber Mai und September.

In Adelboden war die Niederschlagsmenge mit Maximalwerten im Juli und August insgesamt höher. Während der beiden Temperatureinbrüche im Sommer und Herbst fiel ferner Schnee, der Ende September sogar eine geschlossene Decke zu bilden vermochte (pers. Mitt. der Anwohner).

Ausaperung: In Bern fiel der letzte Schnee (2 cm) Anfang März nach einem längeren Unterbruch. In Adelboden lag von Mitte Dezember bis Anfang April Schnee, den letzten Neuschnee gab es Mitte Mai (7 cm). Der genaue Ausaperungszeitpunkt auf der Engstligenalp ist mir nicht bekannt; bei der ersten Begehung am 20.6.95 war die Fläche noch grösstenteils schneebedeckt.

Analog zu den Temperatureinbrüchen im August und September verlaufen die Summenprozentkurven allgemein flach. Auf der Engstligenalp waren die Abundanzen an den auf die Schneefälle folgenden Aufnahmetagen jeweils geringer als zuvor (Stadium L4 und Imagines) oder nahmen nur sehr langsam zu (Stadium L5). Im Mittelland dagegen waren die unmittelbaren Auswirkungen weniger deutlich; die meisten Tiere konnten ihre Entwicklung bis zum Ende der Beobachtungszeit abschliessen.

b) Bodenfeuchtigkeit

Zwischen dem 23.6.95 und 26.6.95 wurde im Bermoos das Wehr geöffnet, worauf der Wasserspiegel im Graben binnen dreier Tage um 11 cm sank *(Abb. 7)*. Der Pegelstand, bei dem im Ried stehendes Wasser vorhanden ist, wurde im Verlauf der folgenden 10 Tage unterschritten (unterbrochene Linie bei 42 cm). Etwa zwei Wochen später schlüpften im Ried die ersten *Stethophyma*-Larven. Als Folge der trockenen Wetterverhältnisse erreichte der Wasserstand im Graben am 22.8.95 einen Tiefststand von 17 cm. Trotzdem blieb die Bodenoberfläche im Ried auch im Hochsommer feucht. Die Niederschläge vom September schlugen mit einem massiven Anstieg des Wasserstandes zu Buche, wobei der 42-cm-Pegel vorübergehend wieder überschritten wurde. Zu diesem Zeitpunkt befanden sich die jüngsten Sumpfschreckenlarven im dritten Stadium, die Mehrheit bildeten bereits die Imagines.

Die Pufferzone war bis Anfang Juni je nach Niederschlag streckenweise 2–3 cm hoch überschwemmt. Im Vergleich zum Ried trocknete der Boden hier im Sommer wesentlich stärker aus.

Auf der Engstligenalp war hinsichtlich Bodenfeuchtigkeit kein deutlicher Jahresverlauf zu erkennen. Im Sommer blieben die Verhältnisse feucht, erst im Oktober war der Boden etwas trockener.

c) Temperatur des Bodens und der bodennahen Luftschicht

Die Kurven in *Abbildung 9* zeigen, dass die Temperaturschwankungen im Jahresverlauf im Boden im Bermoos Ried geringer waren als auf der Engstligenalp. Die mittlere Bodentemperatur pendelte im Ried während der insgesamt erfassten Zeitspanne zwischen 9 und 18 °C, auf der Engstligenalp immerhin zwischen 4 und 17 °C.

Im Vergleich zur täglichen mittleren Lufttemperatur war die mittlere Bodentemperatur im Ried in den drei Sommermonaten im Schnitt zwischen 1 und 3 °C niedriger, im September und Oktober geringfügig höher. Auf der Engstligenalp verhielt es sich umgekehrt. Im Juli, August und September waren die Bodentemperaturen höher, im Oktober niedriger als die Lufttemperaturen. Die tageszeitlichen Fluktuationen waren mit einer mittleren Amplitude von 8,1 °C im Juli auf der Engstligenalp indessen viel grösser als im Ried. Im Ried betrug der entsprechende Wert lediglich 1,3 °C. Trotzdem lagen Bodenminima und -maxima beider Orte innerhalb der Extremwerte der Lufttemperatur. (Diese differierten im Bermoos im Juli und auf der Engstligenalp im Oktober am stärksten, und zwar im Mittel um 15,7 °C resp. 13,0 °C.)

Innerhalb des schraffierten Zeitraums begann im Ried bzw. auf der Engstligenalp das Schlüpfen der Larven von *Stethophyma* (Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Aufnahmetagen, wovon späterer mit *Stethophyma*-Erstfunden). Die Bodentemperaturen hatten bis dahin in beiden Gebieten schon beinahe die Jahresmaximalwerte erreicht. Die Mittelwerte für die fragliche Zeitspanne betrugen auf der Engstligenalp durchschnittlich 14,9 °C und im Bermoos 16,5 °C.

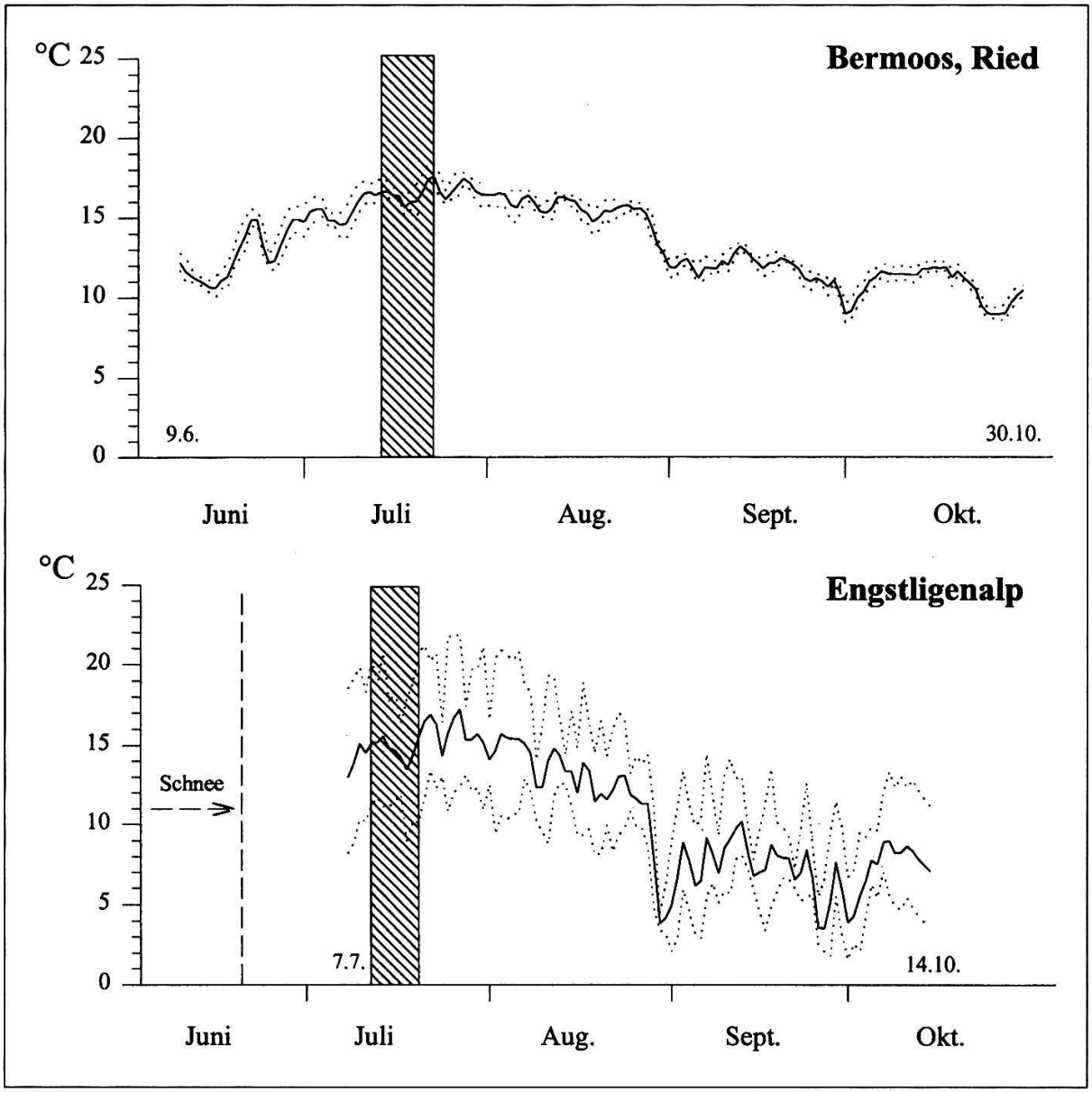

Abbildung 9: Verlauf der Bodentemperatur (Tagesmittelwerte, Minima und Maxima) in 7 cm Tiefe im Bermoos, Ried und auf der Engstligenalp 1995; ▨ Zeitraum des Schlüpfbeginns von *Stethophyma grossum.*

Dass die Temperatur im Boden vom Bermoos Ried im Laufe eines Tages kaum schwankte, zeigte sich deutlich in den beiden Tagesgängen *(Abb. 10).* Am ersten Messtag traf dies auch für die Pufferzone zu. Am zweiten Messtag hingegen – vier Tage nach der Mahd - betrug hier die Amplitude 10 °C. Deutlich ist die Verzögerung der Maximalwerte mit zunehmender Bodentiefe.

Die bodennahe Luftschicht erwärmte sich im Ried nicht annähernd so stark wie der freie Luftraum. Anders in der Pufferzone: Bereits am ersten Messtag waren die Temperaturen der bodennahen Luftschicht und des freien Luftraums etwa gleich hoch. Nach der Mahd stieg die Temperatur der bodennahen Luftschicht an bis auf 30,9 °C gegenüber einer maximalen Lufttemperatur von 28,9 °C.

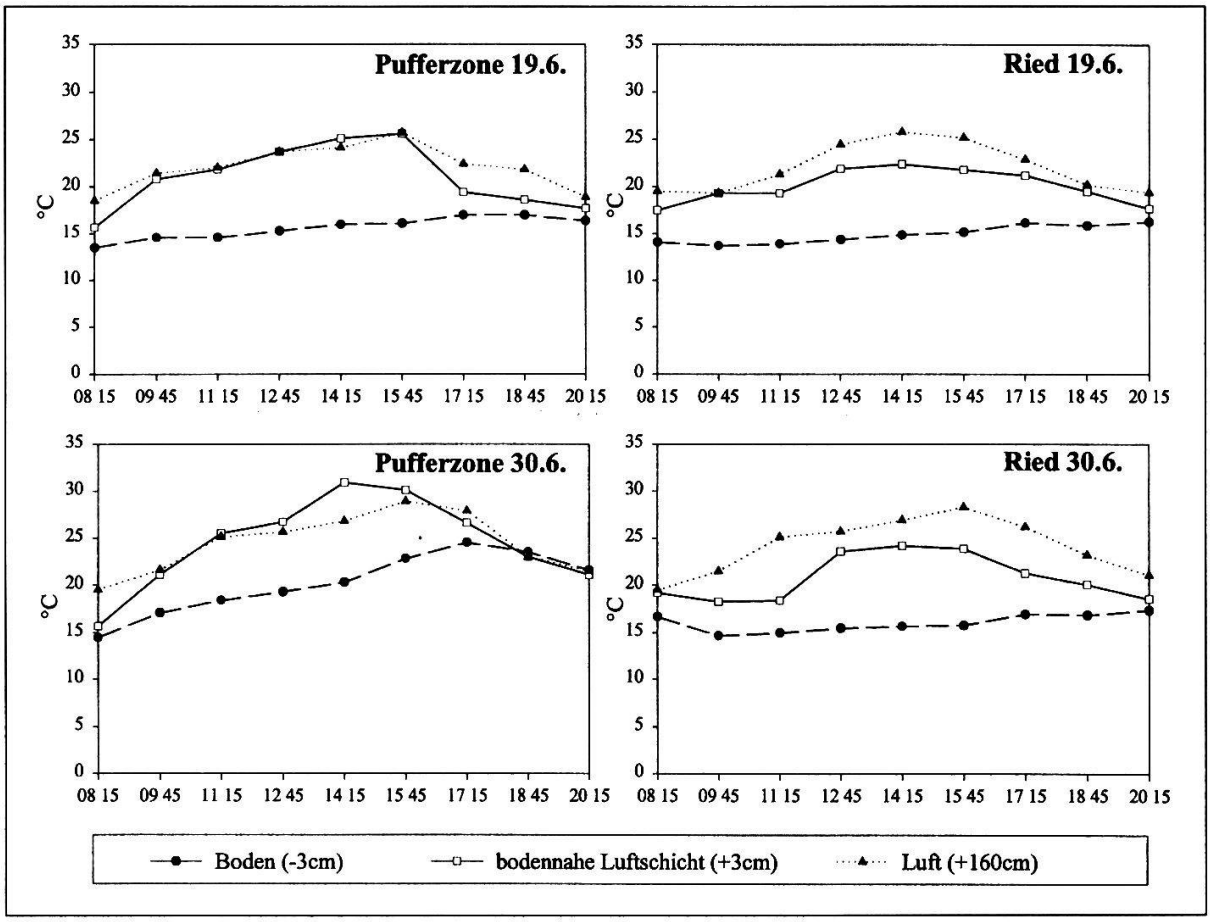

Abbildung 10: Temperaturmessungen im Tagesverlauf im Bermoos in der Pufferzone und im Ried vor (19.6.95) und nach (30.6.95) der Mahd.

d) Vegetation

Auf allen drei Untersuchungsflächen sind in erster Linie Gramineen und Cyperaceen bestandesbildend. Beide blühen im Verhältnis zur übrigen Vegetation früh im Jahr, die Seggen im Ried bereits am 3.5.95. Als die ersten *Stethophyma*-Larven auftraten, befanden sich die Cyperaceen bereits im Stadium der Seneszenz. Mitte August war der Aspekt braun, die Seggen mehrheitlich dürr. Zu diesem Zeitpunkt hatte ein Grossteil der Sumpfschrecken die Imaginalhäutung noch nicht vollzogen, es fanden sich dritte und sogar noch vereinzelt zweite Larvenstadien. Ende September kam es durch stellenweise flachliegende Pflanzen zu einer Veränderung der Vegationsstruktur.

In der Pufferzone verhindert der dreimalige Schnitt die Bildung grosser Streumengen. Das Gras wurde jeweils trocken abgeführt. Nach dem ersten Schnitt bei einer Vegetationshöhe von etwa 1,2 m wuchsen die Pflanzen weniger regelmässig nach. Ausserdem verschob sich der Anteil an Gramineen und Cyperaceen etwas zugunsten der Dicotylen. Dadurch entstand eine heterogenere und etwas stärker horizontal gegliederte Vegetationsstruktur.

Auf der Engstligenalp war der Aspekt der feuchten Flächen am 6.7.95 immer noch von der Vorjahresstreu geprägt. Im Laufe der beiden folgenden Wochen entwickelte

sich die Vegetation recht schnell; bis zum Erstauftreten von *Stethophyma* bildete sie eine geschlossene grüne Decke von etwa 15 cm Höhe. Mitte September begannen sich Gräser und Kräuter gelb bis rot und anschliessend braun zu verfärben, was den Flächen bis zum Ende der Feldsaison ein steppenartiges Aussehen verlieh. Aufgrund des verhältnismässig geringen Graswuchses und der Wetterverhältnisse wurde die Alp nur während etwas mehr als 9 Wochen beweidet (8.7.95–ca. 5.9.95).

3.2.3 Gegenüberstellung der Jahre 1994 und 1995

Temperatur: Der Sommer von 1994 war ausserordentlich warm und dauerte länger als 1995. Die monatlichen Mitteltemperaturen lagen bis zu 2,5 °C höher als im Folgejahr. In Bern (SMA, Messstation Liebefeld) gab es von Juni bis Ende September 1994 56 Sommertage (>25 °C) gegenüber 38 1995, in Adelboden (SMA) waren es immerhin deren 11. Wie im Folgejahr kam es 1994 im Frühsommer und Herbst zu Temperatureinbrüchen, im Juni jedoch etwas mehr als zwei Wochen früher, im Herbst etwa ebensoviel später.

Niederschlag:. Im Juli war es 1994 in Bern wie in Adelboden deutlich trockener als 1995. In Bern waren die Niederschlagsmengen 1994 im August niedriger, in Adelboden von April bis Oktober höher als 1995. Auch 1994 fiel auf der Engstligenalp im Spätsommer Schnee.

Ausaperung: In Bern gab es die letzten Schneefälle Mitte April (2 cm), wobei der Winter 1994 sehr schneearm war. Adelboden war 1994 bereits im März schneefrei, in der ersten Aprilhälfte fielen nochmals grössere Mengen Neuschnee. Auf der Engstligenalp waren die Flächen des Feuchtgebietes am ersten Feldtag, dem 4.6.94, zum grössten Teil aper.

Da aus der Feldsaison von 1994 kein vollständiger Datensatz vorliegt, folgt hier lediglich ein qualitativer Vergleich.

Die Verlängerung der für die Entwicklung günstigen Zeitspanne dürfte hauptsächlich für die Sumpfschrecken auf der Engstligenalp von Bedeutung gewesen sein. Am 22.7.94 konnten in einer kleinen, feuchten Mulde relativ nahe der Bergstation erstmals einige *Stethophyma*-Larven gefunden werden; sie befanden sich im ersten bis dritten Stadium. Als am 7.8.94 Flächen mit höherer Dichte entdeckt wurden, bestand der grösste Teil der Tiere bereits aus Larven des fünften Stadiums – sogar Imagines waren vereinzelt vorhanden – und Ende August waren praktisch alle Tiere adult. 1995 wurde die Population zur selben Zeit vom Stadium L4 dominiert. Nachzügler gab es 1994 keine. Die Entwicklung erfolgte nicht nur früher, die Tiere kamen auch in wesentlich höherer Dichte und weiter verbreitet vor (vgl. Karte *Abb. 4*: ungefähres Verbreitungsgebiet von *Stethophyma* in den Jahren 1994 und 1995). 1995 fanden sich auf den vom Vorjahr übernommenen Transektstrecken lediglich Einzeltiere, ebenso auf den stärker beweideten, von *Nardus stricta*-Horsten geprägten Flächen des Caricetum nigrae.

Unterschiede zeigten sich auch im Verhalten. 1994 erwiesen sich die Tiere als sehr flugtüchtig. Bis zu 100 m ausserhalb des eingezeichneten Verbreitungsgebietes wurden bei Kontrollgängen vereinzelt adulte Männchen gefunden. Imagines konnten oft in kleinen Aggregationen auf sonnseitig exponierten Stellen beobachtet werden, beispielsweise auf Steinen, auf den spärlich bewachsenen Erhebungen zwischen den wassergefüllten Trittsiegeln, auf Viehpfaden oder auf angetrockneten Kuhfladen, von denen auch gefressen wurde. Eine Bewegung der älteren Larven (v.a. fünftes Stadium) Richtung Bachufer, wo die Bodenoberfläche auf einer Breite von 1–2 m sandig und die Vegetation wegen gelegentlicher Überschwemmungen lückig ist, liess sich auch 1995 festellen. Tiere, die sich sonnten, wurden in der zweiten Saison keine gesehen, möglicherweise wegen der ungünstigen Wetterbedingungen an den Aufnahmetagen.

Im Bermoos setzte die postembryonale Entwicklung der Sumpfschrecken 1994 ebenfalls frühzeitig ein. In der Pufferzone hatten die Erstlarven ihre Maximaldichte etwa eine Woche früher erreicht als im Jahr darauf (1. Schnitt 15.6.94) und bereits von Anfang September an wurden nur noch Imagines gefangen. Im Ried wurden Mitte August am meisten Adulttiere gezählt, wie im Folgejahr waren aber auch noch am Ende der Beobachtungszeit Mitte Oktober einzelne Larven des Stadiums L5 zu finden. Grosse Unterschiede bezüglich Dichte und Verbreitung waren nicht zu erkennen.

3.2.4 Andere Arten

Auf allen drei Untersuchungsflächen kamen neben *Stethophyma grossum* weitere Heuschreckenarten vor. Ihr Anteil war jeweils unterschiedlich hoch *(Tab. 1)*. Im Grosseggenried wurden ausser den Sumpfschrecken nur einzelne Tiere gefunden, die dem Artenspektrum der umliegenden Flächen entstammten, sowie arboricole Laubheuschrecken (Tettigoniidae). In der Pufferzone dagegen dominierte insgesamt *Chorthip-*

	Pufferzone	Ried	Engstligenalp
Stetophyma grossum	**19%**	**91%**	**78%**
Chortippus parallelus	58%	2%	14%
übrige Kurzfühlerschrecken	16%	3%	8%
Laubheuschrecken	7%	4%	–
Gesamtartenzahl	15	9	6
Gesamtindividuenzahl	4145	761	1355

Tabelle 1: Anteile von *Stethophyma grossum* und von *Chorthippus parallelus* an der Heuschreckenfauna in Pufferzone und Ried des Bermooses und auf der Engstligenalp 1995. Gesamtindividuenzahl = sämtliche Fänge für die Phänologie aufsummiert.

pus parallelus (Gemeiner Grashüpfer). Neben *Stethophyma* waren *Tetrix subulata* (Säbeldornschrecke) und *Chorthippus albomarginatus* (Weissrandiger Grashüpfer) die einzigen an feuchte Verhältnisse gebundenen Arten (BELLMANN 1993a). Auf der Engstligenalp bestand die Heuschreckenfauna des Feuchtgebietes hauptsächlich aus *Stethophyma*. Die übrigen Arten, vor allem *Omocestus viridulus* (Bunter Grashüpfer) und *Ch. parallelus*, kamen auf den umliegenden Hängen wesentlich häufiger vor.

Für die nachfolgende Darstellung *(Abb. 11)* wurden nur Arten berücksichtigt, deren Entwicklung im betreffenden Untersuchungsgebiet mehr oder weniger kontinuierlich verfolgt werden konnte. (*T. subulata* wurde aufgrund ihres anderen Lebenszyklus nicht miteinbezogen.)

Bermoos: In der Pufferzone gab es bezüglich Schlüpfzeitpunkt und postembryonaler Entwicklung beträchtliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten. Als erste schlüpften die beiden Tettigoniiden *Metrioptera roeseli* (Roesels Beissschrecke) und *Pholidoptera griseoaptera* (Gewöhnliche Strauchschrecke); ihre Larven fanden sich bereits am ersten Aufnahmetag, dem 3.5.95. *Tettigonia viridissima* (Grünes Heupferd) erschien dagegen erst Anfang Juni; da die Art nicht sehr häufig war, ist es möglich, dass Tiere übersehen wurden. Zwischen Mai und Mitte September fand Schlüpfen und Larvalentwicklung von *Ch. parallelus*, *Ch. albomarginatus* und *Gomphocerus rufus* (Rote Keulenschrecke) statt. Ihre Larven wurden wegen Bestimmungsproblemen in einer Gruppe «übrige Acrididen» zusammengefasst. Aufgrund des Dichteverhältnisses der Imagines dürften die meisten zu *Ch. parallelus* gehört haben. *Stethophyma* schlüpfte später als alle anderen Arten; vier Wochen nach den übrigen Acrididen, im Ried sogar mehr als zehn (unterbrochener Balken = Einzelfunde Anfang Juli). Sie war auch die einzige Art, bei der am Schluss der Feldsaison noch Larven zu finden waren. Bei den Tettigoniiden konnten die Imagines nur in unregelmässigen Abständen erfasst werden, besonders durch ihre Stridulation. *Ph. griseoaptera* lebt als Imago in erster Linie auf Sträuchern, weshalb sie mit dem Streifkescher nicht gefangen werden konnte; sie sang jedoch bis Oktober. Dasselbe galt für *T. viridissima*, die fast ausschliesslich im Ried zu hören war, obschon sie teilweise in der Pufferzone schlüpfte. Bei *M. roeseli* waren vor allem nach der Mahd im Juni Bestandeseinbussen zu verzeichnen. Dagegen zeigten sich die Larven der Gruppe «übrige Acrididen» kaum beeinflusst vom ersten Schnitt. Nach dem zweiten Schnitt nahm die Zahl der Imagines von *Ch. parallelus* um rund die Hälfte ab. Wie bei der Sumpfschrecke überlagerten sich auch bei dieser Art die einzelnen Entwicklungsstadien zeitlich sehr stark. Adulttiere von *Ch. albomarginatus* und *G. rufus* traten relativ spät auf, wobei *G. rufus* zum Teil auch eingewandert sein könnte.

Engstligenalp: Im Vergleich zur Pufferzone im Bermoos verlief die Entwicklung der verschiedenen Arten hier synchroner. Im Feuchtgebiet schlüpften *O. viridulus* und *Ch. parallelus* etwa gleichzeitig mit der Sumpfschrecke. *Ch. parallelus* hatte somit gegenüber dem Mittelland von Beginn an einen Rückstand von etwa 10 Wochen. Der intraspezifische Entwicklungsunterschied zwischen den beiden Höhenstufen war für

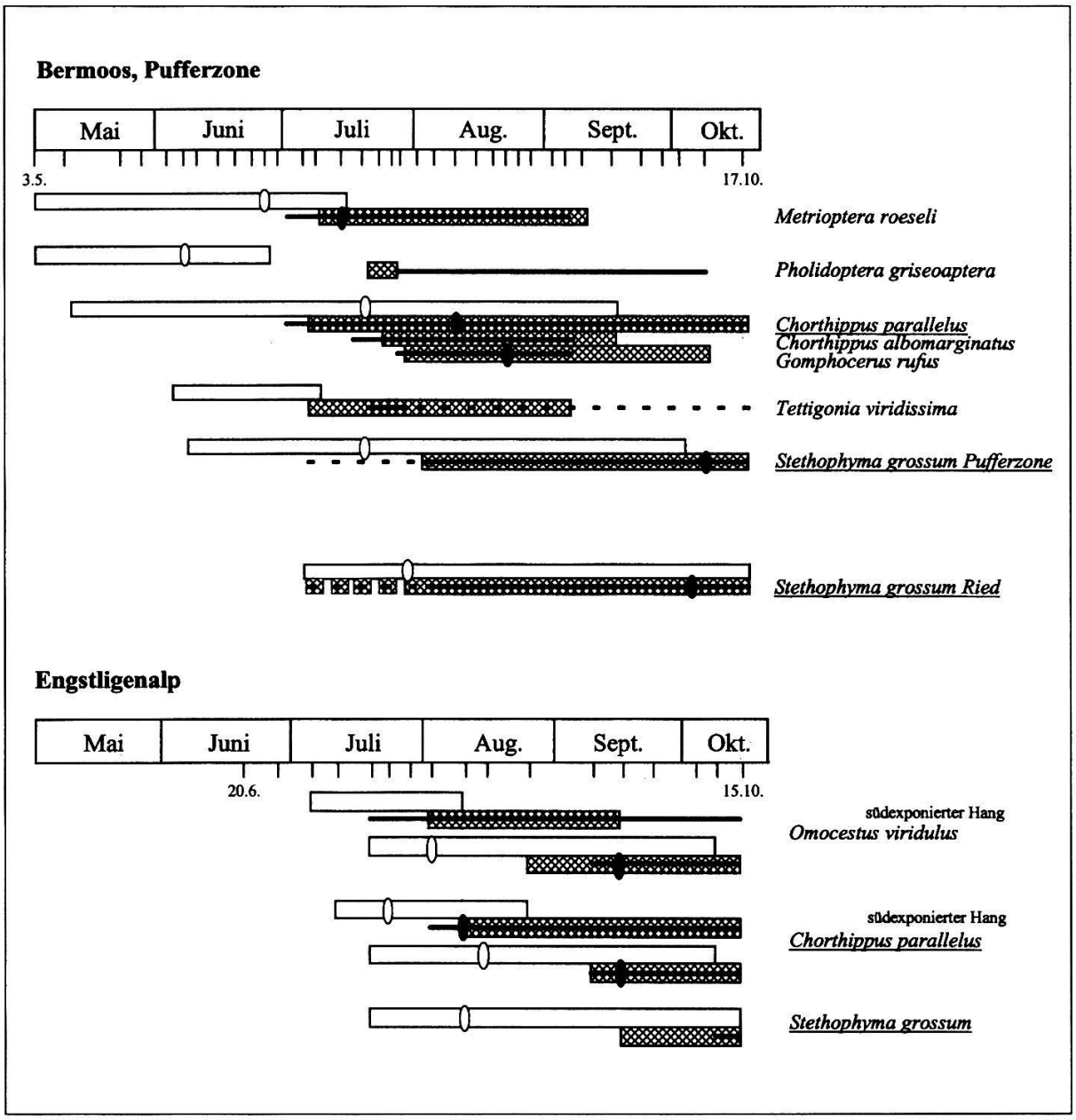

Abbildung 11: Beobachtete Präsenz von Larven und Imagines ausgewählter Heuschreckenarten im Bermoos und auf der Engstligenalp 1995; unterstrichene Arten existierten in beiden Gebieten. ▭ Larven und ○ maximale Dichte, ▬ Imagines und ● maximale Dichte, unterbrochene Balken = Einzelfunde, ——— Stridulation, - - - Stridulation nur im Ried.

diese Art also grösser als für *Stethophyma*. Ihre geringe Dichte lässt allerdings vermuten, dass sich sowohl *Ch. parallelus* als auch *O. viridulus* im Feuchtgebiet nicht in ihrem Primärhabitat befanden. Am trockenen, südexponierten Hang am Rand der kartierten Flächen erfolgten Schlüpfen und Entwicklung der beiden Arten bis zu einem Monat früher. *Ch. parallelus* und *O. viridulus* waren auch auf den feuchten Flächen vor *Stethophyma* adult, und sie erreichten ihr Dichtemaximum vor Ende der Beobachtungszeit.

3.3 Verteilung in der Pufferzone im Bermoos

3.3.1 Feuchtigkeit, Temperatur und Vegetation

Bodenfeuchtigkeit: Auf dem Wegtransekt war es im Mittel in Teil B am feuchtesten. Die Transekte der beiden Aufnahmetage waren sich in ihren Proportionen ähnlich, am 6.6.95 beispielsweise lagen die Mittelwerte in Teil B bei 72,9%, in C bei 53,9% und in A bei 49,0%. Auf dem Ackertransekt war es überall trockener; die mittlere Bodenfeuchtigkeit war in Teil A am höchsten und betrug 42,2%.

Temperatur des Bodens und der bodennahen Luftschicht: Die Temperaturen des Bodens und der bodennahen Luftschicht waren auf dem Wegtransekt im feuchten Teil B niedriger und die tageszeitlichen Fluktuationen geringer als in den beiden andern Teilen. Am 30.6.95 beispielsweise lag die mittlere Bodentemperatur um 17.30 Uhr in Teil B bei 21,8 °C, in C bei 24,6 °C und in A bei 26,6 °C.

Vegetation: Die Gesamtvegetationsdeckung war überall hoch; am geringsten war sie in Teil A, wo die Minimalwerte 85% betrugen.

Die Zusammensetzung der Vegetation widerspiegelte weitgehend die Bodenfeuchtigkeit. Auf dem Wegtransekt waren der Anteil der hygrophilen Cyperaceen und die Deckung der Moose in Teil B am höchsten, in A am niedrigsten. Die Cyperaceen erreichten beinahe überall auf dem Transekt nur auf einer Breite von etwa 2 m hohe Deckungsgrade; auf dem Ackertransekt gab es ausschliesslich Gramineen und Dicotyle.

Die Höhe der Vegetation schwankte auf beiden Transekten in den Teilen A und C stark, in B wenig. Die Differenz zwischen mittlerer und maximaler Höhe war in Teil B am kleinsten, was den Eindruck einer homogenen Struktur hervorrief.

Im Herbst waren die Befunde bis auf einen allgemein etwas höheren Anteil an Dicotylen dieselben wie im Frühsommer.

3.3.2 Heuschrecken

Stethophyma grossum *(Abb. 12):* Auf dem Wegtransekt waren die Sumpfschrecken sowohl 1994 als auch 1995 in den Teilen C und B zahlreicher als auf A. Die mittlere Dichte betrug 1995 in Teil C 23 Ind., in B 22 Ind. und in A 5 Ind. pro Abschnitt, wobei die Unterschiede zwischen den einzelnen Abschnitten innerhalb eines Teils oft beträchtlich waren. Die verschiedenen Altersstufen wiesen überwiegend dasselbe Verteilungsmuster auf. Auf dem Ackertransekt gab es nur Einzeltiere; 1995 fanden sich hier total lediglich 6 Individuen gegenüber 490 auf dem Wegtransekt.

Chorthippus parallelus *(Abb. 12): Ch. parallelus* war wesentlich homogener über die Pufferzone verteilt als *Stethophyma*. Auf dem Wegtransekt erreichte sie 1995 in Teil C eine mittlere Dichte von 35 Ind., in A von 25 Ind. und in B von 20 Ind. pro Abschnitt. Auch auf dem Ackertransekt waren die Tiere zahlreich, 1995 wurden hier total immerhin 547 Individuen gefangen, auf dem Wegtransekt waren es 893.

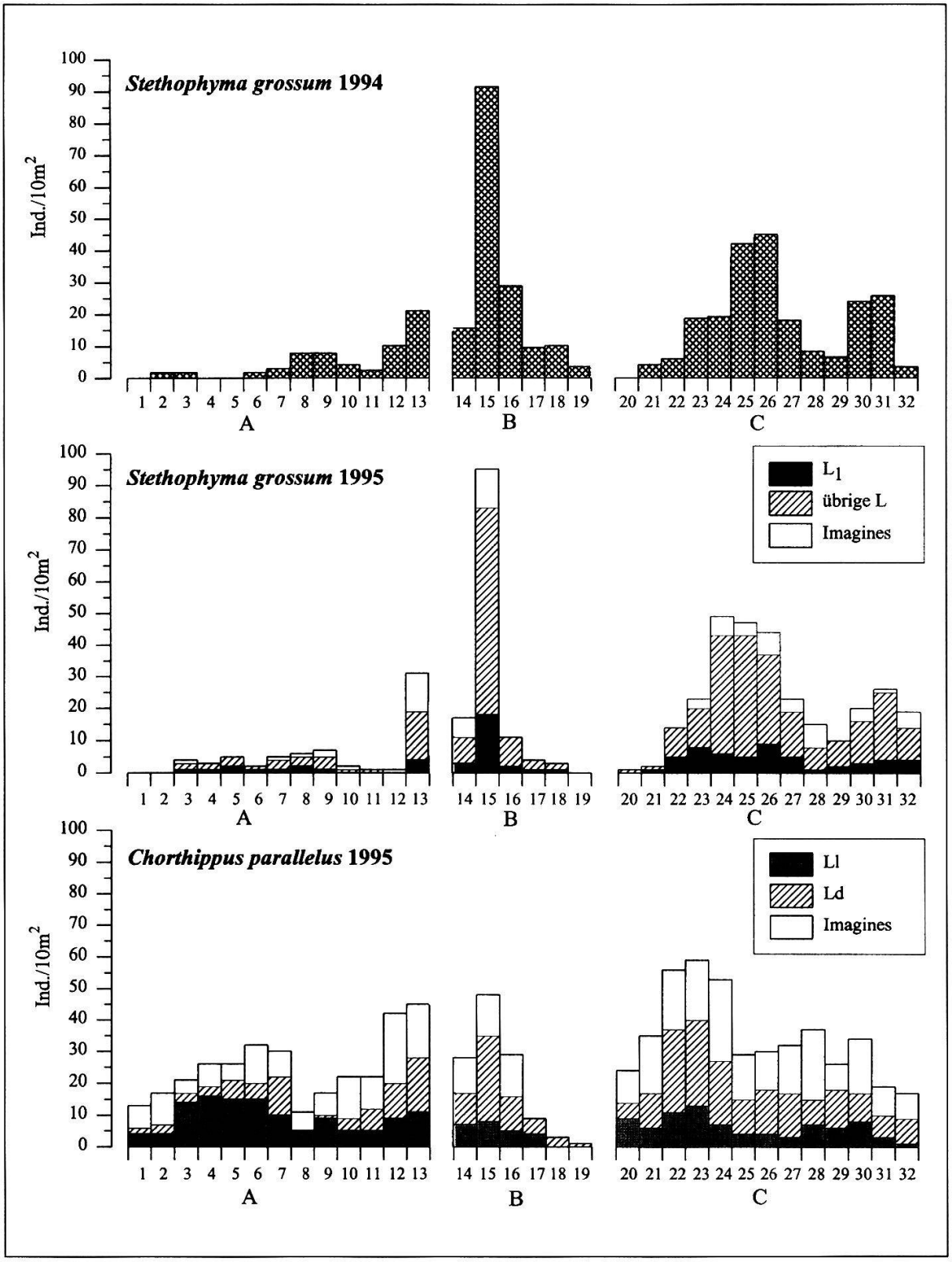

Abbildung 12: Verteilung von *Stethophyma grossum* 1994 und 1995 und von *Chorthippus parallelus* 1995 auf den Abschnitten des Wegtransekts in der Pufferzone im Bermoos (Summe).

St. grossum: Erstlarven (L_1), übrige Larven (L2-5) und Imagines.

Ch. parallelus: jüngere Larven mit lateralen Flügelanlagen (Ll), ältere Larven mit dorsalen Flügelanlagen (Ld) und Imagines.

3.3.3 Erfasste Umweltparameter und Häufigkeit von *St. grossum* auf dem Wegtransekt

Korrelationen: Die Häufigkeit von *Stethophyma* auf den einzelnen Abschnitten war mit den erfassten Umweltparametern generell schwach korreliert, weshalb hier nicht näher auf die Ergebnisse der Tests eingegangen wird. Am deutlichsten fiel die positive Korrelation zwischen Sumpfschreckendichte und der Bodenfeuchtigkeit am 6.6.95 aus: Der Koeffizient von r = +0,489 bedeutet, dass sich 23,9% der Variation der Sumpfschreckendichte auf dem Transekt durch die Bodenfeuchtigkeit erklären lässt.

Vergleich zweier Abschnitte, Nr. 15 und Nr. 18: Obschon beide Abschnitte nahe beieinander in Teil B liegen, fanden sich auf Nr. 18 nur einzelne Individuen, während Nr. 15 in beiden Jahren mit Abstand die höchste Sumpfschreckendichte aufwies; 1995 wurden auf Nr. 15 20% aller Tiere gefunden *(Abb. 12)*.

Der Boden von Nr. 18 war von dunkler Farbe und selbst im Hochsommer zeitweise von matschiger Konsistenz. Hier wurde die höchste Bodenfeuchtigkeit der Pufferzone insgesamt gemessen, am 6.6.95 erreichte sie zwischen 85,2% und 91,6%. Auf Nr. 15 trocknete die Bodenoberfläche stärker aus, blieb aber immer bindig. Die Werte waren tiefer und variierten stark, sie betrugen am 6.6.95 zwischen 58,5% und 73,1%.

Die Temperaturen des Bodens und der bodennahen Luftschicht waren auf beiden Abschnitten vergleichsweise niedrig und die Amplituden klein, auf Nr. 18 deutlicher als auf Nr. 15. Die Bodentemperatur betrug am 30.6.95 auf Nr. 18 zwischen 15,9 °C und 20,3 °C, auf Nr. 15 zwischen 17 °C und 22,2 °C. Grund für die niedrigen Werte dürfte die geringe Sonneneinstrahlung sein: Wegen der Lage zwischen Wald einerseits und ans Ried angrenzenden Weidenbüschen andererseits lag Nr. 18 zur wärmsten Tageszeit am Nachmittag im Schatten, und ab Ende September blieb die Vegetation durch Tau und Bodennebel ganztags nass. Nr. 15 war dank des grösseren Abstandes zum Wald sowohl im Tages- als auch im Jahresverlauf etwas länger besonnt.

Die Vegetationsstruktur war auf beiden Abschnitten relativ homogen, und der Anteil an Cyperaceen betrug über 50%, wobei der Seggengürtel eine Breite von bis zu 8 m erreichte. Während jedoch auf Nr. 18 *Scirpus silvaticus* dominierte, war die Vegetation auf Nr. 15 artenreich.

3.4 Phänologische Unterschiede auf kleinem Raum

Die Entwicklung von *Stethophyma grossum* wies innerhalb der einzelnen Untersuchungsflächen kleinräumige Variationen auf, wobei sich meistens nur auf Abschnitten mit relativ hoher Dichte eine klare Stadienabfolge abzeichnete.

Bermoos, Pufferzone: Auf Abschnitt 15 in Teil B waren die Tiere nicht nur sehr zahlreich, das Stadium L1 war auch überdurchschnittlich lange zu finden. Während rund 8 Wochen – vom 3.6.95 bis 5.8.96 – erschien es in jeder Aufnahme; die im Juni insgesamt gefangenen Erstlarven stammten überwiegend aus diesem Abschnitt. Auch auf den Abschnitten 24 und 30 war die Dichte der Sumpfschrecken hoch (vgl. *Abb. 12*),

dennoch schlüpften sie erst am 29.6.95, und das Stadium L1 war nur über einen Zeitraum von 4 Wochen vorhanden. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass es sich um kleine Zahlen handelt.

Gegenüber *Stethophyma grossum* gab es bei *Chorthippus parallelus* innerhalb der Pufferzone grössere Entwicklungsunterschiede. Zwischen dem Auftreten der Erstlarven auf dem trockenen Abschnitt 2 und dem feuchten Abschnitt 15 vergingen rund 5 Wochen, die Entwicklung erstreckte sich über 8 resp. 6,5 Wochen.

Bermoos, Ried: Die Dichte der Sumpfschrecken auf den 11 abgesuchten Abschnitten war unterschiedlich. Am meisten Tiere, insgesamt 237, wurden auf Nr. 42 gefangen (vgl. Karte *Abb. 2a*), der in einer von *Carex vesicaria* dominierten, moosfreien Fläche mit homogener Vegetationsstruktur lag. Auf drei Abschnitten wurden im Laufe der Saison jeweils weniger als 20 Individuen gefunden: Nr. 35 war reich an *Sphagnum*, Nr. 43 schattig und *Scirpus silvaticus* bestandbildend, Nr. 39 mit *Potentilla palustris* überwachsen und somit horizontal strukturiert.

Das Stadium L1 fand sich nur auf 5 Abschnitten. Alle lagen auf bultenfreien Flächen mittelhoher Vegetation; drei davon – Nr. 34, 35 und 38 – wiesen eine *Sphagnum*-Deckung von 70–100% auf. Imagines und ältere Larven gab es in unterschiedlicher Dichte überall, sie waren auch auf den bultigen Flächen zuweilen in grosser Zahl anzutreffen.

Die beiden Larven des ersten Stadiums, die zeitlich isoliert am 5./8.7.95 gefangen wurden, entstammten einer torfmoosreichen Fläche; punktuelle Messungen der Bodentemperatur zeigten, dass sich die Moosschicht bei direkter Sonnenbestrahlung bis in eine Tiefe von einigen Zentimetern bis zu 12 °C stärker erwärmte als die Erde anderer Flächen. Auf dieser Fläche konnte jedoch infolge der dünnen Besiedlung wie auf fünf weiteren keine kontinuierliche Phänologie ermittelt werden. Zwischen den verbleibenden Flächen gab es bezüglich der Entwicklung der Sumpfschrecken keine nennenswerten Unterschiede.

Engstligenalp: Die 15 Strecken im Davallseggenried wiesen mit einer Summe von 752 Sumpfschrecken 71,6% des Totals auf. Es existierten aber in beiden Pflanzengesellschaften sowohl spärlich als auch dicht besiedelte Abschnitte, insgesamt wurden auf 17 von total 30 Abschnitten im Laufe der Saison weniger als 20 Tiere gefunden, auf 4 über hundert. Messungen abiotischer Parameter wurden nicht durchgeführt, und die verschiedenen Strecken boten ein relativ einheitliches Erscheinungsbild. Es scheint jedoch, dass es auf feuchten Stellen mit hoher und dichter Vegetation (20 cm mittlere Höhe) weniger Tiere gab; ebenso dort, wo es verhältnismässig trocken war und die Horste von *Nardus stricta* dominierten.

Die Tiere der beiden ersten Larvenstadien erreichten allgemein auf den Abschnitten mit hohen Zahlen ihre Dichtemaxima etwas früher als auf den übrigen. Andererseits fanden sich auf dem Abschnitt mit der höchsten Sumpfschreckendichte (165 Tiere) nach einigen Schwankungen erst 1–2 Wochen später am meisten Erstlarven. Es handelte sich um eine der fünf Strecken, die unterhalb des Skilifts lagen. Die Vegetation war hier teilweise niedriger (10 cm) und wies geringere Deckungsgrade (80%) auf.

4. Diskussion

4.1 Schlüpfzeitpunkt

Feldheuschrecken schlüpfen bei höheren Temperaturen als Laubheuschrecken (GLÜCK und INGRISCH 1989). Die Sumpfschrecken erschienen jedoch auch im Verhältnis zu den anderen Feldheuschreckenarten relativ spät. Dies deckt sich mit den Angaben von HOFMÄNNER (1951) und RAGGE (1965). BARRIÈRE (1995) dagegen fand Erstlarven im Tiefland bereits Anfang Mai. Ein direkter Vergleich gestaltet sich wegen der jährlich wechselnden klimatischen Situation schwierig. OSCHMANN (1968) führt die Schlupfverzögerung bei den Sumpfschrecken auf den ungünstigen Wärmehaushalt nasser und feuchter Standorte zurück. HARZ (1959) erwähnt ebenfalls, dass bei Bewohnern feuchter Biotope durch Beschattung und lang andauernde Überschwemmungen Schlüpfen und Entwicklung verlangsamt sein können.

In der Entwicklung von Heuschrecken treten manchmal bereits lokal erhebliche Variationen auf, selbst bei einer stenöken Art wie der Sumpfschrecke. Dies zeigte sich besonders deutlich bei den im Bermoos unterschiedenen Bereichen Pufferzone und Ried. Im Ried erschienen Erstlarven in grösserer Zahl rund sechs Wochen später als unter denselben makroklimatischen Bedingungen in der Pufferzone, aber beinahe gleichzeitig wie auf der Engstligenalp. Gründe hierfür sind vermutlich der anhaltend hohe Wasserstand im Ried und die Beschattung durch die hohe, dichte und streubildende Vegetation, die einen zeitigen Anstieg der Bodentemperatur im Frühjahr verhinderten. In der Pufferzone war es trockener, und Ende Juni wurde die Vegetation gemäht (vgl. weiter unten). Das Habitat Ried ist für die Sumpfschrecke typisch, denn die Art bevorzugt zeitweilig überschwemmte Flächen (LORZ und CLAUSNITZER 1988, MÜLHAUSER 1993, SANDKÜHLER und HEYDENREICH 1994).

Auf bultenreichen Abschnitten wurden nur fortgeschrittene Altersstufen gefunden, was auf die Apparenz kleiner Larven im schlecht überschaubaren Gelände zurückzuführen sein dürfte. Andererseits ist es denkbar, dass auf diesen Flächen die zur Embryonalentwicklung erforderliche Wärmesumme nicht gewährleistet ist, denn zwischen den Bulten war es überdurchschnittlich schattig und lange nass. WOLF (1987) beobachtete die Art in Grosseggenrieden nur in eben strukturierten und nicht in bultig wachsenden Bereichen. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, wo im Ried die Ootheken abgelegt wurden; gemäss Literatur kann dies in der Erde zwischen den Bulten oder in der dichten Vegetation auf den Seggenhorsten (Höhendifferenz bis 50 cm!) erfolgen (SCHMIDT und BAUMGARTEN, zit. in GLÜCK und INGRISCH 1989, HARZ 1957, DECLEER 1990, BELLMANN 1993a, MÜLHAUSER 1993).

Auf der Engstligenalp schlüpften die Sumpfschrecken etwa sechs Wochen später als in der Pufferzone. Auch INGRISCH (1995) fand bei *Stenobothrus lineatus* im Mittelland bereits Imagines, als in der alpinen Stufe noch keine Larven geschlüpft waren. Ähnliches zeigte sich in den Arbeiten von DINGLE et al. (1990).

Die Sumpfschrecke benötigt zur Vollendung der Eientwicklung nach der Diapause weniger lange als andere Feldheuschreckenarten. Dies ist vermutlich eine Anpassung an ihr nasses und verhältnismässig kühles Habitat (VAN WINGERDEN et al., 1991). Über die zur Embryonalentwicklung insgesamt erforderlichen Temperatursummen ist nichts bekannt, ebensowenig, ob diesbezüglich zwischen den Höhenstufen Unterschiede bestehen. BRUCKHAUS (1990) stellte in Bebrütungsversuchen an einer Tieflandpopulation von *Chorthippus parallelus* fest, dass sich Eier auch bei Temperaturen von 5 °C entwickelten. In den Experimenten von KÖHLER (1991) benötigte eine montane Population von *Ch. parallelus* eine längere Kälteperiode zur Vernalisation als eine Flachlandpopulation, und die Embryonalentwicklung verlief anschliessend schneller. Dies entspricht in etwa den Befunden von INGRISCH (1985, zit. in INGRISCH 1995) bei Tettigoniiden, die bei niedrigen Temperaturen schlüpfen können und auf eine Verlängerung der Kälteperiode mit einer Beschleunigung der Entwicklung nach der Eidiapause reagieren. INGRISCH (1995) vermutet aber, dass bei alpinen Acrididenarten der Entwicklungsnullpunkt zwischen 10 und 15 °C liegt und dass die Embryonalentwicklung nur an jenen Tagen stattfindet, an denen die mittlere Bodenerwärmung deutlich darüber liegt. Dafür sprechen auch die vorliegenden Befunde: Sowohl im Ried als auch auf der Engstligenalp ist dem Schlüpfen ein beträchtlicher Anstieg der mittleren Bodentemperatur vorausgegangen, und zum Schlüpfzeitpunkt betrug die Temperaturdifferenz zwischen den beiden Untersuchungsflächen weniger als 2 °C. In den phänologischen Untersuchungen von INGRISCH (1995) erschienen die alpinen Acrididenarten bei Bodentemperaturen zwischen 17 und 22 °C. In unseren Messungen waren die Werte etwas niedriger, wobei zu berücksichtigen ist, dass die Sonden (um ein Ausschwemmen zu verhindern) etwas tiefer vergraben wurden als vermutlich die Eiablage erfolgt. Die hohen tageszeitlichen Fluktuationen der Bodentemperatur auf der Engstligenalp (vgl. *Abb. 9*) sind für die Embryonalentwicklung der Sumpfschrecken vermutlich unbedeutend: In den Untersuchungen von VAN WINGERDEN et al. (1991) an *Stethophyma* und anderen Acrididen stieg das Entwicklungstempo nach der Diapause bei hohen Temperaturen sprunghaft an; es spielte jedoch keine Rolle, ob die Wärmesumme den Eiern in Form von tageszeitlich wechselnden oder von konstanten Temperaturen zugeführt wurde.

Gemäss KÜHNELT (1950) ist bei *Stethophyma* die Bindung an feuchte Habitate in hohen Lagen weniger ausgeprägt. Da eine erhöhte Milieufeuchtigkeit die Entwicklungsgeschwindigkeit offensichtlich reduziert, wäre dies in Anbetracht der verkürzten Vegetationsperiode sinnvoll. In den Flachmooren der Engstligenalp wurde die (hohe) Bodenfeuchtigkeit nicht gemessen, eine Vorliebe für trockenere Stellen war bei den Larven jedoch nicht zu beobachten.

In der Pufferzone erschienen grössere Mengen Erstlarven in beiden Jahren jeweils nach dem ersten Schnitt. Auch *Ch. parallelus* tauchte auf den feuchteren Stellen des Wegtransekts mehrheitlich erst nach dem Mähen auf. Es stellt sich die Frage, ob die Mahd das Schlüpfen wenn auch nicht verursacht, so doch begünstigt hat. Wegen der erhöhten Einstrahlung steigt nach dem Mähen die Temperatur des Bodens und der

bodennahen Luftschicht an (GLÜCK und INGRISCH 1989). Dies ging auch aus den vorliegenden Messungen hervor (vgl. Kap. 3.2.2). BONESS (1953, zit. in GLÜCK und INGRISCH 1989) stellte fest, dass Feldheuschrecken erst nach dem ersten Schnitt schlüpften. Nach einem zweiten Schnitt Anfang Juli fand BARRIÈRE (1995) in bewässerten Wiesen wieder junge Larven von *Stethophyma.* In der Pufferzone wurde Mitte August ein zweites Mal gemäht, worauf jedoch keine weiteren Larven schlüpften. Vermutlich kann der zweite Schnitt nur dann ein erneutes Schlüpfen bewirken, wenn er innerhalb eines z.B. photoperiodisch festgelegten Zeitfensters erfolgt.

Überraschend war in der Pufferzone das Schlüpfen von Erstlarven auf trockenen Abschnitten, beispielsweise entlang der Äcker und auf Nr. 2 des Wegtransekts. Es handelte sich dabei zwar insgesamt um wenige Tiere, aber ihr Anteil an der Gesamtdichte auf diesen Abschnitten war hoch, und sie schlüpften relativ früh. Offensichtlich beinhalten solche Stellen für die Sumpfschrecken positive und negative Aspekte: Da der Boden nicht sehr feucht ist, erwärmt er sich schneller und ermöglicht ein frühzeitiges Schlüpfen. Andererseits ist er für die Entwicklung der meisten Embryonen zu trocken, denn Sumpfschrecken benötigen im Eistadium eine hohe Milieufeuchtigkeit (INGRISCH 1983). Zur Eiablage auf diesen Abschnitten kam es wahrscheinlich durch die etwas höhere Sumpfschreckendichte im Vorjahr, die mit einer Tendenz zur Ausbreitung einherging.

4.2 Larvalentwicklung

Die Sumpfschrecke zeigte unabhängig von Gebiet und Geschlecht eine Entwicklung über fünf Larvenstadien. In der Literatur existieren verschiedene Angaben: RICHARDS und WALOFF (1954) beschreiben für *Stethophyma* vier Larvenstadien, OSCHMANN (1969) für Männchen vier, für Weibchen dagegen fünf. In beiden Geschlechtern fünf Stadien fanden GUÉGUEN und LEFEUVRE (1971), KRAUSE (1995) und CARRON (pers. Mitt.). HEYDENREICH (pers. Mitt.) stellte bei einer Freilandpopulation sowohl fünf als auch vier Stadien fest. Es ist demnach denkbar, dass die Anzahl Larvenstadien von Umweltfaktoren, beispielsweise Temperatur oder Nahrung, beeinflusst wird. In Laborversuchen fand KRAUSE (pers. Mitt.) bei beiden Geschlechtern im Gegensatz zu ihren Freilandtieren sowohl vier als auch fünf Larvenstadien. In unseren Aufzuchtversuchen, die wegen hoher Mortalität frühzeitig abgebrochen werden mussten, häuteten sich die meisten Tiere dreimal vor der dorsalen Verschiebung der Flügelanlagen (was einer Entwicklung über fünf Larvenstadien entspricht), ein Individuum dagegen nur zweimal, ein anderes viermal. Es zeigte sich, dass Tiere in Zuchten ihre abgestreifte Haut (Exuvie) gelegentlich auffressen, wodurch bei jungen Larven Häutungen übersehen werden können.

In Anbetracht dieser Flexibilität ist es überraschend, dass die Sumpfschrecken der Engstligenalp trotz der kurzen Vegetationsperiode fünf Larvenstadien durchliefen, denn in der Literatur wird die Verringerung der Stadienzahl bei Acrididen als möglicher Anpassungsmechanismus an die verkürzte Vegetationsperiode in höheren Lagen be-

schrieben (GREEN 1983). Um die postembryonale Entwicklungszeit zu verkürzen, gibt es grundsätzlich folgende Möglichkeiten: Eine Reduktion der Anzahl Larvenstadien, eine Reduktion der Körpergrösse sowie die Bildung spezieller Farbmorphen (vgl. Kap. 4.4) und eine Steigerung des Metabolismus durch Verhaltensstrategien, z.B. Sonnenbaden (vgl. weiter unten).

In der Pufferzone schlüpften die Erstlarven gestaffelt, worauf sich die einzelnen Larvenstadien während der ganzen Saison stark überlappten. Im Gegensatz dazu entwickelten sich im Ried und auf der Engstligenalp die Tiere eines Stadiums allgemein synchron.

Bei *Stethophyma* ist über die Ursachen dieser Entwicklungsformen nichts bekannt, aber für *Chorthippus parallelus,* dessen Larvenstadien manchmal über längere Zeit gleichzeitig auftreten, liegen verschiedene Befunde vor: Gemäss KÖHLER (1983) benötigen die Tiere zum Abschliessen der Embryonalentwicklung aufgrund eines genetisch fixierten Polymorphismus individuell verschiedene Temperatursummen, wodurch es zu einem gestaffelten Schlüpfen kommt; Umwelteinflüsse wie das Bodenmikroklima wirken erst sekundär. Demgegenüber hält BRUCKHAUS (1990) äussere Faktoren für hauptverantwortlich für die Schlupfstaffelung, da sie in seinen Untersuchungen den Zeitpunkt des Diapauseeintritts beeinflussten: Bei tiefen Temperaturen setzte die Diapause früh in der Embryonalentwicklung ein, beispielsweise bei spät abgelegten Eiern. Dies führte im Frühjahr im Entwicklungsstand der Eier zu individuellen Unterschieden, die bis zum Schlüpfen nicht mehr ausgeglichen wurden. CHERRILL und BEGON (1991) stellten fest, dass auch *Chorthippus brunneus* aus früh im Jahr abgelegten Eiern im Folgejahr relativ synchron schlüpfte, während das Schlüpfen aus spät abgelegten Eiern infolge eines unausgeglichenen Entwicklungsstandes zu Diapausebeginn breit streute. Synchronisierend kann eine Dormanz nur dann wirken, wenn sie in Form einer Parapause (MÜLLER 1992) die Weiterentwicklung z.B. bei sinkender Temperatur nur bis in ein bestimmtes Stadium zulässt.

Für die synchrone Entwicklung der Tiere auf der Engstligenalp gibt es weitere Erklärungen: Die ökologische Potenz der Sumpfschrecke ist auf der Engstligenalp vermutlich weniger gross als im Bermoos, da nach NADIG (1991) die Bedeutung des Mikroklimas für eine Art steigt, wenn die makroklimatischen Verhältnisse den Anforderungen nicht optimal entsprechen. Möglicherweise konnten nur jene Tiere ihre Embryonalentwicklung abschliessen, die im Eistadium optimalen mikroklimatischen Bedingungen ausgesetzt und daher in ihrer Entwicklung etwa gleich weit fortgeschritten waren. Andererseits stellte DEARN (1977) in Australien bei drei Acrididenarten fest, dass die Weibchen mit zunehmender Höhenlage insgesamt weniger Eier legten, diese jedoch in grösseren Gelegen. Falls dies auch auf *Stethophyma* zutrifft und das Schlüpfen einer einzelnen Gelegeeinheit wie bei *Ch. parallelus* nicht länger als 4 Stunden dauert (BRUCKHAUS 1990) oder wie bei *Ch. brunneus* höchstens einen Tag (CHERRILL und BEGON, 1991), würde sich der Schlüpfzeitraum der Population verkürzen.

Mit zunehmendem Alter entwickelten sich die Sumpfschrecken auf allen drei Untersuchungsflächen weniger synchron, und die Körpermasse streuten stärker. Neben

der Tatsache, dass sich Differenzen summieren, dürfte das individuelle Verhalten von Bedeutung sein. Sowohl im Bermoos als auch auf der Engstligenalp (nur 1994) waren immer wieder Sumpfschrecken zu beobachten, die sich sonnten. Bei *Ch. brunneus* beträgt die Differenz zwischen Körper- und Umgebungstemperatur bei Sonnenschein 3–9 °C, bei Bewölkung ist der Unterschied minim (BEGON 1983); die direkte Sonneneinstrahlung führte zu einer fünf- bis sechsfachen Beschleunigung der Entwicklung und bei Imagines zu einer früheren Reifung und einer erhöhten Eiproduktion. Nach BEGON (1983) spielt deshalb die den Larven über die Lufttemperatur zugeführte Wärmesumme bei der Entwicklung nur eine untergeordnete Rolle.

Wie der steile Kurvenverlauf in *Abbildung 8* zeigt, entwickelten sich die beiden ersten Larvenstadien von *Stethophyma* im Ried zu Beginn schneller als in der Pufferzone, was auf die veränderten makroklimatischen Bedingungen nach dem Schlüpfen zurückzuführen sein dürfte: Zur Zeit der beiden ersten Larvenstadien war es im Ried saisonbedingt bereits wärmer und sonniger. Die spätere Angleichung der Stadienkurven – vor allem bei den Imagines – deutet ebenfalls darauf hin, wobei sich dies auch mit einem Austausch von Individuen zwischen Pufferzone und Ried erklären liesse. Insgesamt aber schien die Entwicklung eines Larvenstadiums auf allen Untersuchungsflächen etwa gleich lange zu dauern. Dies ist im Hinblick auf die unterschiedlichen klimatischen Verhältnisse in den beiden Höhenstufen erstaunlich: Auf der Engstligenalp wäre in Anbetracht der kurzen Vegetationsperiode eine schnellere Entwicklung zu erwarten gewesen, wobei die insgesamt niedrigere Temperatursumme möglicherweise durch vermehrte Ausnutzung der Strahlungsenergie hätte ausgeglichen werden können (INGRISCH 1995).

In den Aufzuchtversuchen von HEYDENREICH (pers. Mitt.) wiesen bei der Sumpfschrecke die Erstlarven mit 10–16 Tagen die längste Stadiendauer auf. In unseren Untersuchungen nahm die Stadiendauer mit steigendem Alter eher zu. Unter Freilandbedingungen wird die postembryonale Entwicklung von verschiedenen Faktoren, wie beispielsweise Wetter und Mahd, beeinflusst:

- Die Temperatureinbrüche von 1995, verbunden mit dem Mangel an Sonnenschein, hatten vor allem für die Sumpfschrecken auf der Engstligenalp fatale Konsequenzen: Nachdem die lang andauernde Kälte im Frühjahr bereits ein spätes Schlüpfen verursacht hatte, verlangsamte sich die Entwicklung gleichzeitig mit der Wetterverschlechterung im Spätsommer. Dadurch betrug die für Larvalentwicklung und Reproduktion günstige Zeitspanne nur etwas mehr als 60 Tage. Die ungünstige Witterung hatte jedoch nicht nur eine verzögerte Entwicklung und reduzierte Aktivität zur Folge, sondern von Anfang an auch eine massive Verringerung der Populationsdichte. Es gab verschiedene Abschnitte, auf denen keine Larven zu finden waren, obschon sie im Vorjahr so dicht besiedelt waren, dass zweifelsohne Eier abgelegt wurden. Nach den Schneefällen im Spätsommer und Herbst war die Dichte der Tiere jeweils überall geringer, obwohl – wie bei einer alpinen Population zu erwarten – ein Teil das Einschneien überlebte. NADIG (1991) erwähnt, dass im Hochgebirge in schlechten Jahren speziell Larven stark dezimiert werden, wobei sich vor

allem die Kombination von kaltem Frühsommer und kaltem Herbst katastrophal auswirken kann. Nach KALTENBACH (1962) können Klimaschwankungen sogar dazu führen, dass stenöke Orthopterenarten vorübergehend oder dauernd aus Landschaftsteilen verschwinden.

- In der Pufferzone hat die Mahd Mitte August einen Dichteanstieg der beiden letzten Entwicklungsstadien unterbrochen. Es ist schwierig zu beurteilen, ob die Abnahme der Zahlen auf Mortalität, Abwanderung oder auch schlechtere Fängigkeit zurückzuführen ist. Vermutlich ist zumindest einem Teil der Tiere die Flucht ins angrenzende Ried gelungen, denn mit zunehmendem Alter steigt die Mobilität, und zum Zeitpunkt des Schnitts waren die Stadien L4, L5 und die Imagines am häufigsten. Die Funde der älteren Larven und Imagines im Ried nach der Mahd in der Pufferzone unterstützen diese Annahme.

4.3 Imaginalphase

Die Zeitspanne von der Imaginalhäutung bis zur ersten Eiablage dauert bei Acrididen je nach Umgebungsbedingungen etwa ein bis zwei Wochen (UVAROV 1966, INGRISCH 1995). Ein Weibchen von *Stethophyma grossum* legt anschliessend im Tiefland im Mittel 4,3 Eipakete (Ootheken) mit je etwa 13 Eiern (RICHARDS und WALOFF 1954). Die Fruchtbarkeit eines Heuschreckenweibchens kann von seinem Alter und vom Zeitpunkt seiner Imaginalhäutung beeinflusst werden; bei *Chorthippus parallelus* ist bei den zuletzt in der Vegetationsperiode erscheinenden Tieren die Anzahl Eier pro Gelege kleiner und der Anteil steriler Eier höher, wobei vermutlich das phänologische Alter der Nahrungspflanzen eine Rolle spielt (KÖHLER 1983).

Im Vergleich zum Vorjahr wurden die Sumpfschrecken beider Gebiete später im Jahr adult, die Seggenvegetation im Ried und auf der Engstligenalp war zu diesem Zeitpunkt schon beinahe abgedorrt. Es fragt sich, ob diese möglicherweise minderwertige Nahrung die Reifeentwicklung und Fortpflanzung der Tiere beeinflusste. Markierversuche im Bermoos zeigten, dass sich im Herbst mehr Tiere vom Ried in die Pufferzone bewegten als umgekehrt, was darauf hindeuten könnte, dass die Sumpfschrecken die seneszenten Seggen auf der Suche nach Futter höherer Qualität verliessen.

Im Bermoos erfolgte die postembryonale Entwicklung 1995 im Vergleich zum Vorjahr etwas später, was aber kaum negative Auswirkungen auf den Fortpflanzungserfolg der Population hatte. Die ersten Imagines erschienen bereits im Juli, womit die für die Reproduktion günstige Zeitspanne mindestens 2 Monate betrug. Auf der Engstligenalp dagegen war der Entwicklungsrückstand gegenüber dem Vorjahr viel grösser, woraus möglicherweise eine ernsthafte Gefahr für den Fortbestand der Population resultierte: Die Imagines erschienen erst nach den ersten Temperaturstürzen Mitte September und lebten etwa bis Ende Oktober, denn aus den Klimadaten von Adelboden (SMA) geht hervor, dass es bereits von Anfang November an in unregel-

mässigen Abständen schneite. Damit blieb den Imagines auf der Engstligenalp deutlich weniger Zeit für die Eiablage als im Bermoos, wobei vermutlich viele Tiere aufgrund der schlechten Witterung gar nicht zur Fortpflanzung gelangten. Problematisch dürfte die späte Imaginalhäutung insbesondere für die Embryonalentwicklung in den anschliessend abgelegten Eiern gewesen sein: Die bis zum Winterbeginn verbliebene Zeit war verkürzt, gleichzeitig waren die Bodentemperaturen niedrig, wie um diese Jahreszeit üblich; zwischen Mitte September und Mitte Oktober schwankte die mittlere Bodentemperatur zwischen 3,5 °C und 8,9 °C. Es ist fraglich, ob Zeit und Temperaturen ausreichten, damit sich die Embryonen genügend entwickeln konnten, um im nächsten Frühjahr rechtzeitig zu schlüpfen.

Grundsätzlich vorstellbar wäre eine Erhaltung der Population durch Zuwanderung aus tieferen Lagen (Ingrisch 1995). Auf die Sumpfschreckenpopulation der Engstligenalp trifft dies wahrscheinlich nicht zu, denn einerseits ist die Alp durch ihre eingekesselte Lage und den rund 500 m hohen Absturz ins Tal stark isoliert, andererseits migrieren Sumpfschrecken kaum (Decleer 1990, Sandkühler und Heydenreich 1994).

Es ist zu erwarten, dass eine derart isolierte und exponierte Heuschreckenpopulation, wie sie die Sumpfschrecken auf der Engstligenalp darstellen, im Lebenszyklus über Anpassungen verfügt, die ihre Existenz längerfristig sichern. Folgende Strategien sind denkbar:

- Ablage überdurchschnittlich grosser Ootheken, welche die Synchronizität erhöhen (vgl. Kap. 4.2)
- Anpassungen des Metabolismus an niedrige Temperaturen (vgl. Kap. 4.1): herabgesetzter Entwicklungsnullpunkt, Reduktion der zur Embryonalentwicklung erforderlichen Wärmesumme, Beschleunigung des Metabolismus durch verlängerte Kältephasen, Flexibilität in Beginn, Ende und Intensität der Dormanz
- Ausdehnung der Embryonalentwicklung über mehr als 1 Jahr

Ein mehrjähriger Lebenszyklus wurde bei einzelnen Acrididenarten in Nordamerika und Neuseeland beobachtet; der Nachweis ist im Freiland allerdings schwierig zu erbringen, weshalb die Angaben in der Literatur spärlich sind (Green 1983). Auf der Engstligenalp wäre ein mehrjähriger Zyklus in zweifacher Hinsicht von Vorteil: 1. Dank der fortgeschrittenen Embryonalentwicklung wäre bei günstiger Witterung ein zeitiges Schlüpfen im Frühsommer gewährleistet. 2. Das Risiko der Larvenmortalität bei schlechtem Wetter, wie es in der alpinen Stufe oft vorkommt, würde jeweils nur einen Teil der Population betreffen. Ob sich der Lebenszyklus der Sumpfschrecken auf der Engstligenalp über zwei oder mehr Jahre erstreckt, müsste in weiteren Untersuchungen abgeklärt werden.

4.4 Morphologische Anpassungen

Die Reduktion der Körpergrösse ist für Insekten hoher Lagen charakteristisch (MANI 1968, LEE und DENLINGER 1991). Bei den Heuschrecken sind fast alle alpin-endemischen Arten bemerkenswert kurzbeinig und kurzflüglig und erscheinen in ihren Proportionen gedrungener als die Tiere im Tiefland. Die Höhe übt aber auch intraspezifisch einen Einfluss auf die Körperproportionen aus (BELLMANN 1993b). So waren bei *Stenobothrus ursulae* auf über 2000 m ü.M. Femur und Pronotum deutlich verkürzt, und bei *Miramella irena* war die Flügellänge reduziert, wie dies auch bei unseren *Stethophyma* der Fall war.

Während der Saison 1995 wurden auf der Engstligenalp keine fliegenden Sumpfschrecken beobachtet, was mit den schlechten Wetterverhältnissen zusammenhängen dürfte. Im Vorjahr dagegen veranlasste bereits eine minimale Störung die Tiere zum Fliegen. Die Männchen, die 1994 abseits des engeren Verbreitungsgebietes (vgl. Karte *Abb. 4*) gefunden wurden, waren auffallend lang geflügelt. Die Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsjahren können mehrfach interpretiert werden: Es ist denkbar, dass die Witterung innerhalb einer Saison Variationen im Körperwachstum verursacht, wobei unter optimalen Entwicklungsbedingungen mehr in die Ausbildung der Flügel investiert werden kann (Migrationsfähigkeit). Andererseits könnte es sich um einen hauptsächlich genetisch fixierten Polymorphismus handeln, der von Umweltbedingungen modifiziert wird.

Da weniger Biomasse produziert werden muss, bedeutet die Reduktion der Körpergrösse eine Verkürzung der postembryonalen Entwicklung, weshalb sie von GREEN (1983) als Anpassung an eine kurze Vegetationsperiode bezeichnet wird. Eine geringe Körpergrösse verbessert die Möglichkeit, in kleineren Schlupfwinkeln Schutz zu finden und könnte auch eine Anpassung an reduzierte Nahrungsressourcen sein (LEE und DENLINGER 1991). Bei einem kleinen Körper ist die Gefahr der Austrocknung allerdings erhöht (JAKOVLEV und KRÜGER 1954). Dem wird vermutlich durch den kompakten Körperbau entgegengewirkt, der für alpine und arktische Insekten typisch ist (LEE und DENLINGER 1991) und sich bei den Imagines auf der Engstligenalp in einer Verrringerung des Verhältnisses zwischen Postfemur- und Pronotumlänge zeigte.

Als weiterer Anpassungsmechanismus an die klimatischen Bedingungen in der alpinen Stufe dürfen die beiden Farbmorphen gewertet werden. Die schwarze Pigmentierung, der Höhenmelanismus, ist für viele Insekten der alpinen Stufe typisch; der Grad der Dunkelfärbung nimmt mit der Höhe zu. Es handelt sich dabei um eine Reaktion auf die starke Ultraviolett-Strahlung (MANI 1968). Bei Heuschrecken ist Höhenmelanismus u.a. bei *Chorthippus parallelus* bekannt (KÖHLER 1990). Die melanistische Färbung bietet einerseits Schutz gegen die starke Ultraviolett-Strahlung, ermöglicht aber andererseits auch eine effizientere Wärmeaufnahme, wodurch Metabolismus und Entwicklung beschleunigt werden (MANI 1968). Bei der australischen Feldheuschreckenart *Kosciuscola tristis* sind die Individuen befähigt, in Abhängigkeit von der Temperatur die Farbe zu wechseln (GREEN 1983). Im Verhältnis zu anderen

Heuschreckenarten sind die Larven der Sumpfschrecke generell dunkel gefärbt. Damit sind sie farblich gut auf den feuchten, braunschwarzen Untergrund ihres Habitats abgestimmt. Die ebenfalls beobachtete rote Pigmentierung, der Rufinismus, ist nach SØMME (1989) vor allem bei Käfern bekannt; es zeigte sich, dass deren rote Elytren in Laborversuchen infrarotes Licht besser absorbierten als schwarze. Für die Sumpfschreckenpopulation auf der Engstligenalp dürfte die Rotfärbung insgesamt von untergeordeter Bedeutung sein, da sie nur selten auftritt.

4.5 Verteilung

In der Literatur finden sich widersprüchliche Angaben über Verteilungsmuster und Habitatbindung, was auf unterschiedliche Untersuchungsgebiete und Methoden zurückzuführen sein dürfte. Mit Sicherheit ist das Verteilungsmuster immer das Resultat komplexer Interaktionen von mehreren Parametern (z.B. SÄNGER 1977, BROCKSIEPER 1978, INGRISCH 1980), die aber im einzelnen für *Stethophyma* nur unvollständig bekannt sind.

In der Pufferzone war das Verteilungsmuster von *Stethophyma grossum* in beiden Untersuchungsjahren praktisch identisch. Auch HOFMÄNNER (1951) betont, dass die Art oft Jahr für Jahr an denselben Stellen anzutreffen ist. Bemerkenswert waren insbesondere die kleinräumigen Akkumulationen, wie sie auch andere Autoren bei der Sumpfschrecke beobachteten (HARZ 1957, LORZ und CLAUSNITZER 1988). Während sich beispielsweise auf dem Wegtransekt auf dicht besiedelten Strecken bei einmaligem Abkeschern bis zu 40 Tiere fangen liessen, war die Dichte wenige Meter weiter auf dem Ackertransekt sehr gering.

INGRISCH (1983) stellte fest, dass die Sumpfschrecke im Eistadium im Vergleich zu allen anderen mitteleuropäischen Feldheuschreckenarten am empfindlichsten gegenüber Austrocknung ist. Ohne Kontaktwasser schlüpften keine Tiere, und die höchste Schlupfrate wurde bei ständiger Präsenz von Kontaktwasser erzielt. Für das Fehlen der Art am Ackerrand ist der Mangel an Feuchtigkeit mit Sicherheit mitverantwortlich. Wenn die Abschnitte des Wegtransekts in den Teilen A, B und C zusammengefasst werden, scheinen Feuchtigkeit und Individuenzahl ebenfalls positiv zu korrelieren. Bei genauerer Betrachtung stimmt dieser kausale Zusammenhang jedoch nur bedingt; denn gerade auf den feuchtesten Strecken waren nur Einzelfunde zu verzeichnen. Da Feuchtigkeit und Temperatur eng miteinander verknüpft sind, überrascht es nicht, dass es dort kühler war. Die niedrige Sumpfschreckendichte kann jedoch nicht ausschliesslich auf den Temperaturmangel zurückzuführen sein; auch auf dem Abschnitt mit der höchsten Dichte war es verhältnismässig kühl. Hauptgrund für das Fehlen der Art dürfte hier die sowohl im Tages- als auch im Jahresverlauf fehlende Sonneneinstrahlung sein, denn die Sumpfschrecke meidet schattige Stellen (OSCHMANN 1968, DECLEER 1990).

Laborexperimente, in denen versucht wurde, die Bevorzugung verschiedener Heuschreckenarten für unterschiedliche Mikroklimata zu verifizieren, erbrachten oft keine eindeutigen Befunde: JAKOVLEV und KRÜGER (1954) stellten in einer Temperaturorgel für alle untersuchten Acrididenarten einschliesslich der Sumpfschrecke unabhängig ihres Habitats einen bevorzugten Bereich von 38–40 °C fest. Unterschiede zwischen xero- und hygrophilen Arten liessen sich hingegen im Regulationsvermögen der Transpiration erkennen und durch mikroklimatische Messungen in verschiedenen Biotoptypen bestätigen. Bei *Stethophyma* steigt die Transpirationsrate bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von weniger als 65% stark an (JAKOVLEV 1957). Demgegenüber stellte INGRISCH (1980) weder für Larven noch für Imagines von *Stethophyma grossum* eine Bevorzugung für hohe Luftfeuchtigkeit fest. Da beide Autoren in ihren Versuchen sowohl Feuchtigkeit als auch Temperatur berücksichtigt haben, wurden die unterschiedlichen Ergebnisse möglicherweise durch herkunftsbedingte Unterschiede im Genotyp der Versuchstiere verursacht.

Sumpfschrecken- und Cyperaceenvorkommen deckten sich in der Pufferzone zu einem grossen Teil. Dies dürfte nicht auf einem kausalen Zusammenhang, sondern auf einer Koinzidenz beruhen, indem beide zum Teil von denselben Umweltbedingungen – beispielsweise Feuchtigkeit – abhängig sind. Eine Bindung an einzelne Pflanzenarten als Eiablagesubstrat oder Nahrungsressource ist bei der Sumpfschrecke nach bisherigen Erkenntnissen nicht gegeben. Obschon verschiedene Pflanzenarten Fertilität, Mortalität (SCHÄLLER und KÖHLER 1981) und sogar die Anzahl Häutungen bzw. Larvenstadien (UVAROV 1966) beeinflussen können, sind bei der Habitatwahl von Heuschrecken letztlich andere Faktoren ausschlaggebend. So scheint etwa die Verfügbarkeit von thermoregulatorisch günstigen Aufenthaltsorten wichtiger zu sein als die Qualität der dort vorhandenen Nahrung (CHAPMAN 1990).

Während der Larvalentwicklung war die Vegetation auf dem Abschnitt mit der höchsten Sumpfschreckendichte von mittlerer Höhe und relativ homogen strukturiert. In der Literatur sind die Angaben bezüglich der für Sumpfschrecken günstigen Vegetationsstruktur widersprüchlich: Gemäss FRICKE und NORDHEIM (1992) ist ein mittelhoher und sehr dichter Pflanzenwuchs optimal, nach DECLEER (1990) wird eine lückige und niedrige Grasvegetation bevorzugt. SANDKÜHLER (1995) stellte bei verschiedenen Altersstufen ein unterschiedliches Verteilungsmuster fest; Larven fanden sich nur in mosaikartig zusammengesetzter Vegetation, während Imagines gleichermassen auf Stellen mit hoher und dichter Vegetation vorkamen. Daraus lässt sich schliessen, dass die Vegetationsstruktur nicht allein ausschlaggebend ist für die Verteilung. Vermutlich spielen u.a. makroklimatische Unterschiede eine Rolle, indem sie das Mikroklima beeinflussen.

Im Ried wies das Stadium L1 im Vergleich zu den übrigen Altersstufen ein eingeschränktes Verteilungsmuster auf: In den Bulten von *Carex elata* und damit auf dem grössten Teil dieser Untersuchungsfläche wurden keine Erstlarven gefangen, vermutlich, weil sie in diesen Vegetationsstrukturen sehr schlecht zu finden sind (vgl. Kap. 4.1). Die Imagines waren mit Ausnahme der schattigen Stellen und der von Torfmoos oder Sumpfblutauge dominierten Flächen etwa gleichmässig über das Grosseggenried

verteilt. Das Fehlen der Art auf *Sphagnum* erwähnen auch HARZ (1957), DECLEER (1990) und BELLMANN (1993a) ohne weitere Erklärungen.

Auf der Engstligenalp wurden die meisten Tiere auf den Strecken des Caricetum davallianae gefangen. Entsprechende Beobachtungen machte TEUSCHER (unpubl.) in den Jahren 1991 und 1992. Innerhalb der beiden Cariceten verteilten sich die Sumpfschrecken aber sehr unterschiedlich, weshalb nicht unbedingt auf eine Bevorzugung des Caricetum davallianae geschlossen werden kann. Gemäss NADIG (1986) sind die Pflanzengesellschaften für das Vorkommen der Sumpfschrecke nicht massgebend. Auf Stellen mit niedriger Vegetationsdeckung fanden sich nicht wie bei SANDKÜHLER (1995) in Norddeutschland vor allem Erstlarven, sondern eher ältere Entwicklungsstadien. Es ist denkbar, dass diese Abweichungen mit der unterschiedlichen geographischen Breite und Höhenlage zusammenhängen.

Auffällig war das Fehlen der Art auf Flächen, die gemäss den heutigen Kenntnissen ihren Ansprüchen gerecht werden sollten. Im westlichen Teil der Alp gibt es entlang des Ammertenbaches verschiedentlich feuchte Stellen, die in beiden Untersuchungsjahren stichprobenartig nach Sumpfschrecken abgesucht wurden, jedoch ohne Erfolg. Vermutlich ist dort die Sonneneinstrahlung zu gering, da der westliche Teil der Alp durch das im Süden angrenzende Bergmassiv vor allem im Winterhalbjahr stark beschattet wird. Das Fehlen der Art in scheinbar geeigneten Gebieten wird in der Literatur verschiedentlich erwähnt und teilweise mit den reliktartigen Vorkommen erklärt (z.B. DECLEER 1990).

5. Zusammenfassung

Die postembryonale Entwicklung der hygrophil stenöken Sumpfschrecke *Stethophyma grossum* (L.) wurde in ihrem natürlichen Habitat in zwei unterschiedlichen Höhenstufen untersucht. Die Datenaufnahme erfolgte 1994 und 1995 im Bermoos, einem Naturschutzgebiet im Berner Mittelland (545 m ü.M.) und in den Flachmooren der Engstligenalp im Berner Oberland (1950 m ü.M.). Im Bermoos wurden zwei Bereiche unterschieden: Das eigentliche Sumpfgebiet und Grosseggenried wird nicht bewirtschaftet und ist während mehrerer Monate im Winter und Frühjahr überschwemmt; die Pufferzone, die am Südrand ans Ried angrenzt, wird zweimal pro Jahr gemäht und darf weder mit Dünger noch mit Pestiziden behandelt werden. Auf den drei Untersuchungsflächen wurde während der Larvalentwicklung regelmässig der Heuschreckenbestand auf jeweils definierten Strecken von 10 m Länge und 1 m Breite ermittelt. Die Fangmethode richtete sich nach der Vegetationsstruktur der einzelnen Untersuchungsflächen; in der Pufferzone und auf der Engstligenalp wurden die Strecken flächendeckend abgekeschert, im Ried war wegen der hohen und dichten Vegetation nur gezielter Handfang möglich. In der Pufferzone wurde die Verteilung der Sumpfschrecken auf einem Transekt in 32 aufeinanderfolgenden Abschnitten von je 10 m Länge und 1 m Breite erfasst und in Beziehung zu biotischen und abiotischen Parametern gesetzt.

1. Mit Hilfe morphometrischer Messungen an Hinterschenkel (Postfemur) und Halsschild (Pronotum) konnten für *Stethophyma grossum* unabhängig von Geschlecht und Gebiet fünf Larvenstadien festgestellt werden.
2. *Stethophyma grossum* schlüpfte später als andere, syntop vorkommende Feldheuschreckenarten.
3. Auf der Engstligenalp schlüpften die Larven später als im Bermoos, gegenüber der Pufferzone betrug der Rückstand 6 Wochen, gegenüber dem Ried nur etwa 1 Woche. Diese Differenzen beruhen wahrscheinlich auf der für die Embryonalentwicklung benötigten Temperatursumme; im Ried wirkten Überschwemmung und stark beschattende Vegetationsstruktur verzögernd, auf der Engstligenalp die Höhenlage. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass das Schlüpfen in der Pufferzone durch die Bodenerwärmung nach der Mahd beschleunigt wurde.
4. In der Pufferzone überlappte sich das Auftreten der einzelnen Larvenstadien zeitlich, im Ried und auf der Engstligenalp waren die Stadien phänologisch klar getrennt.
5. Ungünstige Wetterverhältnisse auf der Engstligenalp reduzierten in hohem Masse Aktivität, Entwicklungsgeschwindigkeit sowie Dichte und Verbreitung von *Stethophyma grossum*. Es stellt sich die Frage, ob der ganze Entwicklungszyklus wie im Tiefland in einem Jahr abgeschlossen werden kann.
6. Mechanismen, die die postembryonale Entwicklungszeit verkürzen, wurden bei *Stethophyma grossum* auf der Engstligenalp in Morphologie und Verhalten festgestellt: Alle Altersstufen waren kleiner als im Bermoos, die Larven oft dunkel bis schwarz, selten rot pigmentiert. Bei günstiger Wetterlage erhöhten die Tiere ihren Metabolismus durch Sonnenbaden auf exponierten Stellen.
7. Die Dichte von *Stethophyma grossum* in der Pufferzone und die erfassten Umweltparameter (Bodenfeuchtigkeit, Temperatur des Bodens und der bodennahen Luftschicht, Vegetationsstruktur) korrelierten nur bedingt, was darauf schliessen lässt, dass das Verteilungsmuster nicht auf einem einzelnen Faktor basiert. Sehr nasse Stellen wurden gemieden, wenn sie gleichzeitig schattig waren.

6. Dank

Für die Unterstützung bei der Realisierung der vorliegenden Arbeit danken wir B. Baur, C. Binggeli, A. Heitzmann, K. Jäger, E. Jutzi, A. Luginbühl, M. Portner, W. Roder, D. Roesti, R. Teuscher, Ph. Thorens, Ch. Webb, E. Weiss, M. Wey, U. Zettel und M. Zimmermann, sowie dem Naturschutzinspektorat des Kantons Bern.

7. Literatur

BARRIÈRE, P. (1995): Ökologische Untersuchungen an Heuschrecken (Orthoptera, Saltatoria) der Wässermatten des Rottals (Schweizerisches Mittelland). Diplomarbeit Zool. Inst. Univ. Bern.

BEGON, M. (1983): Grasshopper populations and weather: the effects of insolation on *Chorthippus brunneus*. Ecol. Entomol. 8: 361–370.

BELLMANN, H. (1993a): Heuschrecken beobachten, bestimmen; inkl. Compact Disc. Naturbuch Verlag, Augsburg.

BELLMANN, H. (1993b): Morphologische Anpassungen alpiner Heuschrecken (Saltatoria). In Pfannenstiel, H.-D. (ed): Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 86.1; Kurzpublikationen; p.3, Fischer, Jena.

BRADLEY, J. S. (1985): Comparative demography of four species of grasshopper on a Common site. In Cook, L. M. (ed): Case studies in population biology, Manchester Univ. Press.

BROCKSIEPER, R. (1978): Der Einfluss des Mikroklimas auf die Verbreitung der Laubheuschrecken, Grillen und Feldheuschrecken im Siebengebirge und auf dem Rodderberg bei Bonn (Orthoptera, Saltatoria). Decheniana, Beiheft 21: 1–141.

BRUCKHAUS, A. (1990): Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einheimischer Feldheuschrekkenarten. Articulata 5: 43–57.

CARRON, G. (1994): Développement postembryonnaire, phénologie et répartition des acridiens (Orthoptera: Acridoidea) dans le Haut-Val de Réchy (Alpes Valaisannes, Suisse). Travail de diplome Univ. Neuchâtel.

CHAPMAN, R. F. (1990): Food selection. In Chapman, R. F. and Joern, A. (eds): Biology of grasshoppers. Wiley und Sons, New York.

CHERRILL, A. und BEGON, M. (1991): Oviposition date and pattern of embryogenesis in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Orthoptera, Acrididae). Holarctic Ecology 14: 225–233.

DEARN, J. M. (1977): Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshopper. Oecologia 28: 67–85.

DECLEER, K. (1990): Voorkomen, ekologie en beheer van de moerassprinkhaan (*Mecostethus grossus*) in Belgie. De levende Natuur 91: 75–81.

DINGLE, H./MOUSSEAU, T. A./SCOTT, S. M. (1990): Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.). Oecologia 84: 199–206.

DREUX, P. (1962): Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. Thèses de doctorat Univ. Paris.

FRICKE, M. und NORDHEIM VON, H. (1992): Auswirkungen unterschiedlicher landwirtschaftlicher Bewirtschaftungsweisen des Grünlandes auf Heuschrecken (Orthoptera, Saltatoria) in der Oker-Aue (Niedersachsen) sowie Bewirtschaftungsempfehlungen aus Naturschutzsicht. Braunschw. naturk. Schr. 4: 59–89.

GLÜCK, E. und INGRISCH, S. (1989): Heuschrecken und andere Geradflügler des Federseebeckens. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 64/65: 289–321.

GREEN, K. (1983): Alternative strategies in the life cycle of alpine grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea). Proc. Ecol. Soc. Aust. 12: 125–133.

GUÉGUEN, A. und LEFEUVRE, J. C. (1971): Donnés biologiques et écologiques sur *Mecostethus grossus* L. (Orthoptère). Bull. Soc. Zool. France 96: 26–27.

GUÉGUEN, A. (1983): Criquets, sauterelles et espèces voisines. Atlas visuel Payot Lausanne; Série «Comment vivent-ils?», No 10.

HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. Fischer, Jena.

HARZ, K. (1959): Orthopterologische Beiträge II. Spätes Auftreten von Feldheuschreckenlarven. Nachr. bl. Bayer. Entomol. 8: 84–85.

HARZ, K. (1975): Die Orthopteren Europas. Vol. 2 (Caelifera). Junk, The Hague.

HESS, H. E./LANDOLT, E./HIRZEL, R. (1976): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Bd.I: Pteridophyta bis Caryophyllaceae. 2. Aufl., Birkhäuser, Basel.

HOFMÄNNER, B. (1951): Die Geradflügler des Schweizerischen Nationalparks und der angrenzenden Gebiete. Erg. wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks 25: 241–307.

INGRISCH, S. (1980): Zur Feuchte-Präferenz von Feldheuschrecken und ihren Larven (Insecta: Acrididae). Verh. Ges. Ökol. 8: 403–410.

INGRISCH, S. (1983): Zum Einfluss der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Grösse des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zool. Anz. 210: 357–368.

INGRISCH, S. (1995): Phänologie und Abundanz der Heuschrecken in der alpinen Stufe am Muottas Muragl, Engadin (Orthoptera: Acrididae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 68: 7–22.

JAKOVLEV, V. und KRÜGER, F. (1954): Untersuchungen über die Vorzugstemperatur einiger Acrididen. Biol. Zb. 73: 633–650.

JAKOVLEV, V. (1957): Wasserdampfabgabe der Acrididen und Mikroklima ihrer Biotope. Zool. Anz. Suppl. 20: 136–142.

KALTENBACH, A. (1962): Zur Soziologie, Ethologie und Phänologie der Saltatoria und Dictyoptera des Neusiedlerseegebietes. Wiss. Arb. Burgenland 29: 78–102.

KÖHLER, G. (1983): Untersuchungen zum Schlupfpolymorphismus und dessen intrapopularen Folgen bei *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Orthoptera: Acrididae). Zool. Jb. Syst. 110: 31–44.

KÖHLER, G. (1990): Altitudinale Anpassungen im Lebenszyklus von Feldheuschrecken (Acrididae). In: Jahrestagung Dt. Ges. Orthopterologie.

KÖHLER, G. (1991): Investigations on diapause and non-diapause in Central European grasshopper eggs. Zool. Jb. Syst. 118: 323–344.

KRAUSE, S. (1995): Die Larvenstadien der Sumpfschrecke (*Mecostethus grossus*). Dt. Ges. allg. angew. Ent. Tagungsführer, Kurzfassungen 1995; p. 272.

KÜHNELT, W. (1950): Verbreitung und Lebensweise der Orthopteren der Pyrenäen. Zool. Beitr. N.F. 5: 557–580.

LAUBER, K. und WAGNER, G. (1992): Flora des Kantons Bern inkl. Bestimmungsschlüssel. Haupt, Bern; 2.Aufl.

LEE, R. E. und DENLINGER, D. L. (1991): Insects at low temperature. Chapman and Hall, New York.

LORZ, P. und CLAUSNITZER, H.-J. (1988): Verbreitung und Ökologie von Sumpfschrecke (*Mecostethus grossus* L.) und Sumpfgrashüpfer (*Chorthippus montanus* Charp.) im Landkreis Celle. Beitr. Naturk. Niedersachsens 41: 91–98.

MANI, M. S. (1968): Ecology and biogeography of high altitude insects. Series entomologica Vol. 4; Junk, The Hague.

MÜLHAUSER, B. (1993): Effets de l'entretien des lisières sur les peuplements d'orthoptères, de papillons diurnes et d'araignées. Grande Cariçaie, surveillance scientifique Champ-Pittet, Rapport de gestion No 19.

MÜLLER, H.-J. (1992): Dormanz bei Arthropoden. Fischer, Jena.

NADIG, A. und THORENS, P. (1994): Rote Liste der gefährdeten Heuschrecken der Schweiz; in Duelli, P. (ed): Rote Listen der gefährdeten Tierarten der Schweiz. BUWAL-Reihe Rote Listen, EDMZ Bern: 66–68.

NADIG, A. (1986): Ökologische Untersuchungen im Unterengadin. Heuschrecken. Erg. wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks 12: 103–167.

NADIG, A. (1991): Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen (Inntal-Maloja-Bregaglia-Lago di Como-Furche). Jber. Naturf. Ges. Graubündens 106: 277–378.

NSI (1968): Naturschutzinspektorat Bern: Bermoos Schutzbestimmungen. Auszug aus dem Sitzungsprotokoll des Regierungsrates, 10. Sept.1968.

OSCHMANN, M. (1968): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Orthopteren im Raum von Gotha. Hercynia 6: 116–168.

OSCHMANN, M. (1969): Bestimmungstabellen für die Larven mitteldeutscher Orthopteren. Dtsch. Ent. Z. 16: 277–291.

OSCHMANN, M. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden 4: 177–206.

RAGGE, D. R. (1965): Grasshoppers, crickets and cockroaches of the British Isles. Warne, London.

RICHARDS, O. W. und WALOFF, N. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. Anti-Locust Bull. 17: 1–182.

SANDKÜHLER, K. und HEYDENREICH, M. (1994): Dispersal of *Mecosthetus grossus* (Orthoptera) on a fen meadow in the Drömling area, Germany. In Jankovska-Hufleijt, H. und Golubrewska, E. (eds): Conservation and management of fens. Proc. int. Symp. Poland; p. 389–398.

SANDKÜHLER, K. (1995): Dispersionsmuster von Larven und Imagines ausgewählter Heuschreckenarten einer Feuchtwiese im Drömling (SO Niedersachsen). Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 10: 525–528.

SÄNGER, K. (1977): Über die Beziehung zwischen Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) und der Raumstruktur ihrer Habitate. Zool. Jb. Syst. 104: 433–488.

SCHÄLLER, G. und KÖHLER, G. (1981): Untersuchungen zur Nahrungspräferenz und zur Abhängigkeit biologischer Parameter von der Nahrungsqualität bei zentraleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zool.Jb.Syst. 108: 94–116.

SØMME, L. (1989): Adaptions of terrestrial arthropods to the alpine environment. Biol. Rev. 64: 367-407.

TEUSCHER, R. (1994): Pflanzensoziologische Untersuchung der beweideten Flachmoore auf der Engstligenalp (1950 m) bei Adelboden (Kt. Bern). Mitt. Naturf. Ges. Bern 51: 156–183.

THORENS, P. (1991): Développement et morphologie comparé de *Chorthippus mollis* (Charp.) (Orthoptera, Acrididae). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 64: 9–25.

UVAROV, B. P. (1966): Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol. 1; Cambridge Univ. Press.

WINGERDEN, W. K. R. E. VAN/MUSTERS, J. C. M./MAASKAMP, F. I. M. (1991): The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Oecologia 87: 417–423.

WOLF, K. (1987): Die Heuschreckenfauna (Orthoptera, Saltatoria) in ausgewählten Feucht- und Nasswiesenbrachen im südlichen Pfälzerwald. In Roweck, H. (ed): Beiträge zur Biologie der Grünlandbrachen im südlichen Pfälzerwald. Pollichia-Buch 12: 221–239.