

Zeitschrift: Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Graubünden

Band: 112 (2003)

Artikel: Zur Biologie der Alpinen Gebirgsschrecke, *Miramella alpina* (Kollar, 1833) (Acrididae : Catantopinae)

Autor: Asshoff, Roman / Köhler, Günter

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-594582>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 31.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Zur Biologie der Alpinen Gebirgsschrecke, *Miramella alpina* (Kollar, 1833) (Acrididae: Catantopinae)

von Roman Asshoff und Günter Köhler

Adresse:

Roman Asshoff
Universität Basel, Botanisches Institut
Schönbeinstr. 6, CH-4055 Basel, Schweiz
E-Mail: Roman.Asshoff@unibas.ch

Zum Andenken an Dr. Adolf Nadig (Chur), den Grossmeister der alpinen Heuschreckenforschung.

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

Zusammenfassung

Am Stillberg (2180 m ü. NN) bei Davos/Graubünden wurde eine Population von *Miramella alpina* über zwei Generationen im Freiland beobachtet und unter Gewächshausbedingungen gehalten. Dabei sind einige bislang wenig bekannte Aspekte zur Juvenil- und Imaginalentwicklung, Reproduktion, Parasitierung, Nahrungswahl und Embryonalentwicklung untersucht worden. Nach dem Schlupf im Juni entwickeln sich die Larven und Nymphen im Laufe von 40–50 Tagen frühestens Ende Juli zu Imagines. Die obligatorischen 5 Juvenilstadien lassen sich anhand der Postfemurlängen gut trennen. Adulte Gebirgsschrecken können im Freiland 2–3 Monate leben. Paarungen wurden bereits eine Woche nach Imaginalhäutung wie auch noch am Ende der Saison beobachtet, mit einem Höhepunkt Mitte August. Nach den Reproduktionsparametern dürfte ein Weibchen etwa 3 Ootheken mit insgesamt 30 Eiern während einer Generation im subalpinen Habitat produzieren. Nymphen und Imagines wurden von einem Pilz (*Entomophaga*), von einem Ne-

matoden (*Mermis* sp.) und Milben der Gattung *Eutrombidium* parasitiert. Von *M. alpina* sind etwa 40 Nahrungspflanzen bekannt, mit einem breiten Spektrum an sekundären Pflanzenstoffen. Innerhalb der bevorzugten Gattung *Vaccinium* wurden in einem Käfigexperiment je nach Nymphenstadium unterschiedliche Arten präferiert. Die in der Postdiapause breit gestreute Embryonalentwicklung ergab wenige geschlüpfte Nymphen, während sich die meisten noch in der Katatrepse und Anatrepse befanden.

Schlagworte: Alpine Gebirgsschrecke, *Miramella*, Life-history, Futterpflanzen, Nymphen-Entwicklung, Reproduktion, Davos.

Summary

In Stillberg (2200 m above sea level) near Davos/Graubünden, a population of *Miramella alpina* was observed over two generations in the field and reared under green-house conditions. Some hitherto insufficiently known aspects of juvenile and adult

development, reproduction, parasites, food-plants and embryogenic development were studied. After hatching in mid June, the juveniles developed over 40–50 days and reached the adult stage towards the end of July. The essential five juvenile stages can be singled out well due to the length of the postfemora. The adults can survive in the field for over 2–3 months. Copulation could be observed from about one week after the final ecdysis throughout the whole season, with a maximum in mid August. A female produces about 3 egg pods with a total of 30 eggs during one season in a subalpine habitat. Nymphs and adults were found to be infested by a fungus (*Entomophaga*), a nematode (*Mermis sp.*) and a mite of the genus *Eutrombidium*.

About 40 nutrition-plants of *M. alpina* are known, with a wide spectrum of secondary plant substances. Within the genus *Vacci-*

nium, leaves of *V. uliginosum* were preferred to those of *V. myrtillus* in early nymphal stages but this preference diminishes in later stages. The postdiapause embryonic development was broadly scattered with few eggs hatched and most of them still in katatrepsis and anatrepsis.

1. Einleitung

Die Gebirgsschreckengattung *Miramella* (Acrididae: Catantopinae) ist mit sechs Arten in Europa verbreitet (GALVAGNI 1987; HELLER et al. 1998), und nach den umfangreichen Untersuchungen von NADIG (1989) mit vier Arten in den Alpen und Voralpengebieten vertreten, von denen zwei jeweils zwei Unterarten bilden. Die am weitesten und disjunkt in Pyrenäen, Alpen und Kar-



Abb. 1: *M. alpina* (♀, 5. Nymphenstadium) auf *Gentiana punctata*.
(Foto: T. Zumbrunn)

M. alpina subalpina (Westalpen, Jura, Voge-
sen, Schwarzwald) auf, wobei aufgrund mor-
phologischer Merkmale breite Mischzonen
zwischen beiden existieren (NADIG 1989;
MAAS et al. 2002). Aufgrund intensiver aktu-
eller Kartierungen in den Alpen und Vor-
alpengebieten der Schweiz (THORENS und
NADIG 1997), Deutschlands (MAAS et al.
2002), Baden-Württembergs (DETZEL 1998)
und Bayerns (SCHLUMPRECHT und WAEBER
2003) sowie in den österreichischen Hohen
Tauern (ILLICH und WINDING 1998) sind mittlerweile die geographische und altitudinale
Verbreitung sowie die Habitatansprüche der
Alpinen Gebirgsschrecke (Abb. 1) recht gut
bekannt. Demgegenüber erweisen sich die
in den genannten Schriften zusammenge-
stellten biologischen Daten für *M. alpina* als
noch ziemlich lückenhaft.

Ausgehend davon sind deshalb im Folgen-
den einige Erkenntnisse zusammengestellt,
die zumeist im Rahmen eines grösseren
Freilandexperiments zur Wirkung erhöhter
Kohlendioxid-Konzentrationen auf herbi-
vore Insekten – hier also auf die Alpine Ge-
birgsschrecke – gewonnen wurden (ASSHOFF
und HÄTTENSCHWILER subm.). Damit bietet
sich auch die Möglichkeit, einige ökologi-
sche Parameter von *Miramella alpina* mit
jenen der Tessiner Gebirgsschrecke, *Mira-
mella formosanta* FRUHSTORFER, zu vergleichen,
welche vor Jahren bei völlig andersge-
arteten Untersuchungen anfielen (ASSHOFF
et al. 1999; KÖHLER et al. 1999).

2. Herkunftsgebiet und Unterarten

Die untersuchten Tiere entstammen mehrheitlich einer Population vom Stillberg (Ko-
ordinaten 785.450/183.125), ca. 4 km SO
Davos, Graubünden/Schweiz. Hier in 2180
m ü. NN befindet sich an einem NO-expo-
nierten Hang seit den 1950er Jahren eine
Versuchsfäche der Eidgenössischen For-
schungsanstalt für Wald, Schnee und Land-



Abb. 2: Untersuchungsfläche für *M. alpina* am Stillberg bei Davos. Die Tiere wurden in den umgrenzten Parzellen in Gazebeuteln an *Vaccinium* gehalten. Sommer 2002.
(Foto: T. Zumbrunn)

schaft (WSL). Bei der Vegetation handelt es sich überwiegend um ein von Zwergsträu-
chern dominiertes Empetro-Vaccinietum (KUOCH 1970). Seit dem Frühjahr 2001 wird hier der Einfluss erhöhter atmosphärischer Kohlendioxid-Konzentrationen auf das Baumwachstum zweier Nadelbaumarten (*Larix decidua* und *Pinus uncinata*) und verschiedene Unterwuchspflanzen experimen-
tell untersucht (HÄTTENSCHWILER et al.
2002). Im Rahmen dieses Projekts sind – nach ersten Freilandbeobachtungen im August 2001 – dann im Sommer 2002 und 2003 auch Freilandversuche zu Pflanze-Insekt-Wechselwirkungen mit der Alpinen Gebirgsschrecke, *Miramella alpina*, durchgeführt worden (Abb. 2; ASSHOFF und HÄTTENSCHWILER subm.). Ergänzend dazu wurde die

Art nach vorjährigen Wildfängen auch im Jahre 2002 im Gewächshaus gezüchtet. Wenige ergänzende Angaben zu den Imagines stammen von Beobachtungen im September 1994 aus den Hohen Tauern/ Österreich sowie aus einer nachfolgenden Hälerung einiger Tiere in einem Jenaer Gewächshaus. An Begleitarten auf der Untersuchungsfläche am Stillberg traten in abnehmender Häufigkeit *Chorthippus parallelus*, *Gomphocerus sibiricus* (beide Arten ebenfalls an der Fuscher Lacke/Hohe Tauern) sowie *Bohemarella frigida* und *Metrioptera brachyptera* auf.

Hinsichtlich der Unterart ist davon auszugehen, dass es sich bei beiden zu den Ostalpen gehörenden Populationen um solche von *M. alpina alpina* handelt. Nach NADIG (1989) überwiegen sowohl in der Plessur-Gruppe der Rätischen Alpen (um Davos) als auch in den Hohen Tauern, wo die Art ohnehin nur auf der Nordabdachung vorkommt, die Merkmale der Nominatunterart. Allerdings wird auf eine erhebliche Variationsbreite in den diagnostischen Merkmalen verwiesen, so dass verschiedentlich auch auf Hybridpopulationen (mit der Unterart *M. a. subalpina*) geschlossen wird (NADIG 1989).

3. Material und Methoden

3.1. Larvalentwicklung

Aus im Jahre 2001 von Stillberg-Weibchen abgelegten Ootheken sind nach dem Schlupf im Jahre 2002 die Nymphen bis zur Imago im Gewächshaus aufgezogen worden. Während der Juvenilentwicklung wurden die Exuvien in wenigtägigen Abständen gesammelt, unter dem Stereomikroskop nach dem Geschlecht bestimmt und deren linke Postfemora mit einem elektronischen Messschieber (Messgenauigkeit 0.01 mm) vermessen. Auf diese Weise konnten Stadienzahl und -dauer von *M. alpina* ermittelt werden. Parallel dazu wurde am Stillberg an insgesamt 6 Terminen (zwischen 14. 6.–3. 8.)

in der Vegetationsperiode 2002 und stichprobenartig in 2003 die Phänologie der Wildpopulation im subalpinen Lebensraum verfolgt. Dazu sind an jedem Termin jeweils 10 Individuen gekeeschert und auf ihr Nymphenstadium hin bestimmt worden. Um Aufschluss über den Wassergehalt der Heuschrecken zu erhalten, sind 25 Individuen unterschiedlichster Stadien am Stillberg (2002) gesammelt und auf Frisch- und anschliessend Trockenmasse bestimmt worden.

3.2. Imaginalentwicklung

Von 20 Weibchen, die vom 2.–6. 9. 1994 an der Fuscher Lacke/Hohe Tauern (2340 m ü. NN) gesammelt wurden, sind die Ovariolenzahlen und Hinterfemurlängen (Messschieber) bestimmt worden. Ein weiteres Weibchen von Anfang September 1993 aus Kitai/Stubaier Alpen wurde mit einbezogen. Vom 24. 7.–9. 10. 2001 sind Tiere der Stillberg-Population im Gewächshaus des Botanischen Instituts Basel an *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Gentiana punctata* und *Rubus* sp. gezogen und deren Mortalität sowie Paarungsaktivität täglich dokumentiert worden. Die 30 adulten Weibchen legten in dieser Zeit insgesamt 90 Ootheken in Erdschalen ab. Von weiteren 9 Weibchen (2003) wurden ebenfalls Ovariolenzahlen und Hinterfemurlängen bestimmt.

3.3. Nahrungswahl

In mehreren Frassexperimenten wurde geprüft, ob sich drei der vier im Habitat am Stillberg vorkommenden *Vaccinium*-Arten (*V. oxycoccus* ausgeklammert) in ihrer Präferenz unterscheiden, und welche Nahrungsmenge dabei von den Heuschrecken aufgenommen wird. In einem ersten Experiment wurden in drei Käfigen den jeweils vier *Miramella*-Nymphen (frisch gehäuteten L3) über 24 h (16.00 Uhr – 16.00 Uhr) beblätterte Zweige von *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus* und *V. vitis-idaea* gleichzeitig angeboten. Nach einem Tag sind alle angefres-

senen Blätter der Arten (durchschnittlich 14 an *V.uliginosum*, 12 an *V.myrtillus* und keine an *V.vitis-idaea*) eingesammelt und die jeweils gefressenen Blattflächen bestimmt worden. Die weiteren Versuche wurden mit einzelnen von Zweigen abgetrennten Blättern (5–10 pro Art) in Petrischalen durchgeführt, da es die Bestimmung der konsumierten Blattflächen vereinfachte. Hierzu wurde die Fläche der dargebotenen Blätter vor und nach der Fütterung mit einem Planimeter bestimmt. In einem zweiten Experiment mit gleichem Design wurden L3-Nymphen von *M.alpina* (4 Individuen pro Käfig) über 18 h jeweils fünf einzelne Blätter von *V.uliginosum* (Gesamtblattfläche 5.8 cm²) und *V.myrtillus* (6.3 cm²) in einer Petrischale angeboten (*V.vitis-idaea* hier weggelassen) und anschliessend ebenfalls deren jeweils gefressene Blattfläche bestimmt. Zwei weitere Versuche wurden schliesslich mit L4-Nymphen und Imagines durchgeführt (jeweils nur ein Individuum pro Käfig), um mögliche Unterschiede in der Nahrungswahl zwischen juvenilen und adulten Gebirgschrecken festzustellen.

3.4. Embryonalentwicklung

Die 90 von Ende Juli bis Anfang Oktober 2001 im Gewächshaus abgelegten Ootheken sind bei 5–7°C im Kühlschrank einer Kühlphase ausgesetzt worden. Darunter befanden sich auch spät abgelegte Ootheken, die in Anlehnung an die herbstlichen Verhältnisse im Freiland gleichzeitig mit den anderen kühlgestellt wurden. Nach 132 Tagen in der Kühle wurden 21 Ootheken einer Wär-

mephase von 15 Tagen ausgesetzt, und am 11.03.02 sind 10 Gelege geöffnet und die Eier auf ihren Zustand und ihre Embryonalentwicklung (vereinfachtes System nach KÖHLER 1991) hin untersucht worden.

Die 11 weiteren Ootheken blieben im Gewächshaus. Die hier geschlüpften Tiere (im Zeitraum vom 15.03.03 bis zum 20.03.03) dienten für die Frassversuche. Die übrigen 69 Ootheken verblieben im Kühlschrank.

4. Resultate

4.1. Larvalentwicklung

Die Art *Miramella alpina* durchläuft in beiden Geschlechtern obligatorisch fünf Juvenilstadien, von denen I–III nach ventral gerichtete, IV und V nach dorsal gerichtete Flügelanlagen aufweisen. Für jedes Geschlecht lassen sich die Stadien anhand ihrer Postfemurlängen (von ca. 3 mm bis ca. 8 mm) eindeutig trennen, da sich ihre Spannbreiten nicht überlappen. Männliche und weibliche Nymphen unterscheiden sich in den Stadien I–IV nur unerheblich, während im Stadium V der Grössendiformismus deutlicher wird, indem die weiblichen Nymphen längere Postfemora als die männlichen aufweisen (t-Test, $P = 0.03$; Tab. 1).

Über die gesamte Juvenilentwicklung bis zur Imago sind Frisch- und Trockenmasse linear korreliert, was einem gleichbleibend hohen Wassergehalt von 67 % entspricht (Abb. 3).

Phänologisch nutzt *M. alpina* in Habitaten

Stadium	♂ (Min-Max)	Mittel ± SE	n	♀ (Min-Max)	Mittel ± SE	n
1	2.8 – 3.1	2.9 ± 0.4	7	3.0 – 3.1	3.1 ± 0.0	11
2	3.2 – 4.4	3.9 ± 0.2	6	4.0 – 4.4	4.2 ± 0.1	7
3	4.8 – 6.0	5.2 ± 0.2	6	4.8 – 5.5	5.2 ± 0.1	7
4	6.1 – 7.1	6.5 ± 0.2	6	6.5 – 7.1	6.7 ± 0.1	5
5	7.7 – 8.3	8.0 ± 0.1	6	8.3 – 9.1	8.5 ± 0.1	5

Tab. 1: Postfemurlängen (mm) der Exuvien männlicher und weiblicher Juvenilstadien von *Miramella alpina* (F1-Generation, Herkunft: Stillberg b. Davos). SE: Standardfehler.

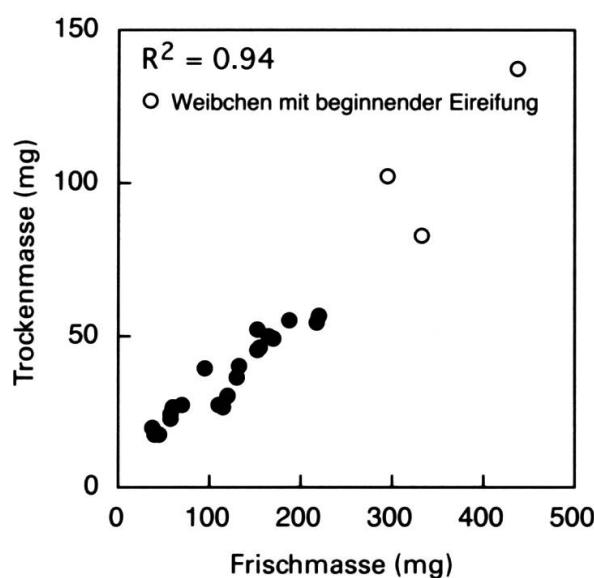


Abb. 3: Zunahme an Frisch- und Trockenmasse über die Juvenilentwicklung von *M. alpina* am Stillberg bei Davos, 2002.

über 2000 m ü. NN die gesamte, vergleichsweise kurze Vegetationsperiode von Juni bis September/Oktober mit jahrweisen witterungsbedingten Schwankungen (Abb. 4). So traten im Jahre 2002 am Stillberg die Erstnymphen um den 20. Juni herum, die ersten Imagines am 19. Juli auf. Dies entspricht einer Mindestentwicklungszeit von 29 Tagen. Im Durchschnitt lag die Entwicklungsdauer aber höher, da die meisten Imagines erst Ende Juli/Anfang August erschienen und jedes Stadium etwa 10 Tage für die Entwicklung benötigte. Im Jahre 2003 erfolgte der Eischlupf aufgrund höherer Mai-Temperaturen bereits zwei Wochen früher als im Jahr zuvor. Die erste L1-Larve wurde am 5. Juni beobachtet, die ersten Imagines traten am 13. Juli auf, woraus sich eine minimale Entwicklungszeit von 39 Tagen ergibt. Im Juni 2002 lag die Lufttemperatur mit 10.5 °C deutlich über dem langjährigen Mittel (6.9 °C, SCHÖNENBERGER und FREY 1988), ebenso im Juni 2003, dem zusätzlich auch ein sehr warmer Mai vorausging. Im Gewächshaus (2002) dauerte es bis zum Imaginalschlupf etwa 40 Tage.

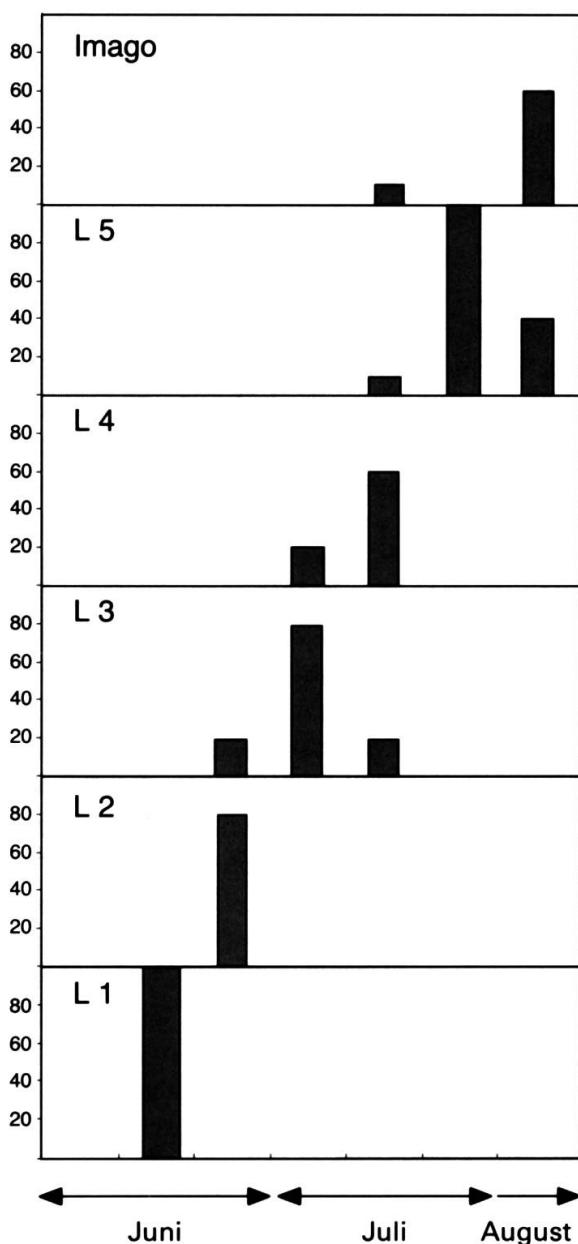


Abb. 4: Phänologie von *M. alpina* am Stillberg bei Davos (2180 m ü. NN), aus Beobachtungen und Erhebungen des Jahres 2002 (y-Achse: % der gefangen Individuen, n = 10 Individuen pro Sammeltermin).

4.2. Imaginalentwicklung und Reproduktion

Die Imagines von *M. alpina* sind vergleichsweise langlebig. So häuteten sich am 17. Juli 2001 vom Stillberg nach Basel als zumeist L5-Nymphen geholte Tiere kurz darauf und lebten als Imagines bis zum 10. September, was einer imaginalen Lebensdauer von 53

Tagen unter Hälterung entspricht. Im Jahre 2002 muss aufgrund der letzten, bis Anfang Oktober beobachteten Imagines am Stillberg sogar auf eine maximale imaginale Lebensdauer von zweieinhalb Monaten geschlossen werden. Im Jahre 2003 konnten die letzten Individuen am Stillberg bis Ende September beobachtet werden. Allerdings fanden sich in den letzten beiden Jahren ab Mitte September fast nur noch Männchen auf der Versuchsfläche. Auch nahm die Populationsgrösse augenscheinlich von 2001 bis 2003 ab.

Die erste Paarung im Gewächshaus konnte am 27.07.2001, etwa 5–8 Tage nach der Imaginalhäutung, beobachtet werden, doch die Hauptpaarungsaktivität fand erst Mitte August statt, und dabei jeweils in den frühen Nachmittagsstunden (12.00–16.00 Uhr).

An der Fuscher Lacke/Hohe Tauern wurden adulte Tiere (in ausgeglichenem Geschlechterverhältnis) ebenfalls noch in der Zeit vom 02.–06.09.1994 gefunden. Sie waren auch noch aktiv, da sich 2 Weibchen und 3

Männchen in kurzzeitig ausgesetzten (5) Bodenfallen fangen liessen. Zur Eiablage nach Jena mitgenommene und (mangels anderer Kost) mit Knaulgras (*Dactylis glomerata*) gefütterte Tiere (14 W, 11 M) starben dann aber relativ rasch; am 16.9. starb das letzte Weibchen, und es war nur noch 1 Männchen übrig. Von diesen 14 vermutlich schon recht alten Weibchen wurden vom 06.–16.09.94 nur noch insgesamt 2 Ootheken zwischen *Dactylis*-Blätter gelegt. Allerdings konnte im selben Zeitraum – am 10.09. (11.00 Uhr) und 12.09.1994 – jeweils noch eine Kopula beobachtet werden.

Einige Größen- und Reproduktionsparameter zu *M. alpina* sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die frisch gehäuteten adulten Gebirgsschrecken wogen in der Frischmasse durchschnittlich 151 mg (M) und 206 mg (W), was ein beträchtlicher Größenunterschied ist. Bei der Ovariolenzahl fällt auf, dass sie sowohl zwischen einzelnen Weibchen einer Population als auch geographisch unterschiedlichen Herkünften (Populatio-

Parameter	Min – Max	Mittel ± SE	n	Herkunftsart
Körpermasse ♀ (mg) ¹	174 – 230	206 ± 8	10	Stillberg
Körpermasse ♂ (mg) ¹	136 – 158	151 ± 3	10	Stillberg
Postfemur, li ♀ (mm)	10.3 – 11.8	11.2 ± 0.4	20	Fuscher Lacke
Postfemur, li ♀ (mm)	9.7 – 11.7	10.7 ± 0.2	9	Stillberg
Ovariolenzahl (1)	16 – 21	18.1 ± 3.0	21	Fuscher Lacke (20). Kitai (1)
Ovariolenzahl (2)	11 – 17	13.3 ± 0.7	9	Stillberg (2002)
Oothekenlänge (mm)	5.7 – 10.7	8 ± 0.1	90	Gewächshaus (vom Stillberg)
Oothekenbreite (mm)	3.9 – 8.3	5.9 ± 0.1	90	Gewächshaus (vom Stillberg)
Eizahl/ Oothek ²	6 – 15	9.3 ± 0.5	18	Stillberg (2002)
Eizahl/ Oothek ²	5 – 16	11.6 ± 0.6	22	Stillberg (2003)
Ootheken/♀ ²	0 – 2	0.5 ± 0.1	33	Stillberg (2002)
Ootheken/♀ ²	0 – 3	0.8 ± 0.2	28	Stillberg (2003)
Eizahl/ Oothek	6 – 12	9 ± 0.6	10	Gewächshaus (vom Stillberg)
Eizahl/ Oothek	–	13	2	Gewächshaus (Fuscher Lacke)
Ootheken/♀ ³	–	3	–	Gewächshaus (vom Stillberg)

Tab. 2: Ermittelte Größen- und Reproduktionsparameter von *M. alpina* (2002).

¹ direkt nach dem Imaginalschlupf

² Tiere ab dem Imaginalschlupf nur auf einer Futterpflanze (*Vaccinium*) im Freiland gehalten.

Der Versuch wurde in den Jahren 2002 und 2003 mit unterschiedlicher Fragestellung wiederholt. Weibchen, die keine Ootheken produzierten, sind mitberücksichtigt, woraus sich der tiefe Mittelwert erklärt.

³ 30 ♀ produzierten insgesamt 90 Ootheken

nen) beträchtlich variiert. Während die etwas kleineren Weibchen vom Stillberg im Mittel nur 13 Ovariole bei meist ungleicher Rechts/Linksverteilung angelegt hatten, wiesen jene aus den Hohen Tauern durchschnittlich 18 Ovariole mit häufiger Symmetrie (9+9) auf. Die tatsächliche Zahl an abgelegten Eiern betrug im Durchschnitt nur 70 % der potentiell möglichen Zahl (an Ovariole). Dies entspricht Befunden an präparierten Ovarien von ablagebereiten Stillberg-Weibchen, in denen jeweils 1–3 Eier weniger gereift als Ovariole angelegt waren. Unter Berücksichtigung aller Zahlenverhältnisse ergibt sich für ein Weibchen am Stillberg eine maximale Zahl von etwa 30 abgelegten Eiern in der Saison.

4.3. Parasiten

In der *Miramella*-Population am Stillberg traten zwei Endoparasiten und ein Ektoparasit auf. So wurden am 03.08.2001 zahlreiche von einem Pilz (c.f. *Entomophaga grylli*) infizierte und typischerweise an Stengel festgekrallte Nymphen und Imagines von *M. alpina* gefunden. Die Pilzhypfen waren in manchen Fällen noch nicht sichtbar, während sie in fortgeschrittenen Befallsstadien von den Intersegmentalhäuten ausgehend den Körper der Heuschrecke (ausser Antennen, Augen und Extremitäten) wattebauschartig bedeckten (Abb. 5). Im Folgejahr 2002 konnte hingegen kein derartiger Pilzbefall registriert werden. Unter den im Sommer 2002 gesammelten zehn Weibchen war eines durch *Mermis* sp. befallen. Dieser 26.3 cm lange Wurm füllte etwa drei Viertel des Abdomens der Gebirgsschrecke aus, deren Ovariole unentwickelt bzw. rückgebildet waren. Gebirgsschrecken mit Besatz an Laufmilben (*Eutrombidium* sp.) wurden vorwiegend in den Jahren 2002 und 2003 gefunden.

4.4. Frasspflanzen und Nahrungspräferenzen

Die frühen *Miramella*-Nymphen (L2/3) wurden am Stillberg an mehreren Pflanzen-



Abb. 5: Verpilztes adultes Weibchen von *M. alpina* am Stillberg bei Davos, 3.8.2001.
(Foto: T. Zumbrunn)

arten sitzend und fressend gefunden: *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium myrtillus*, *Gentiana punctata*, *Adenostyles alliariae* und *Alnus viridis*. Dabei sassen die Tiere von Bodennähe bis in etwa 1 m Höhe (*Alnus*) auf den Blattoberseiten und insbesondere ältere Nymphen hielten sich pulkweise auf *Gentiana punctata* auf. Sie erzeugten als Frassspuren an den Blättern einen unregelmässigen Lochfrass, wobei die nervenfreien Blattbereiche bevorzugt wurden. Dieses Frassbild trifft für *M. alpina* und *M. formosanta* gleichermaßen zu (Abb. 6). Als interessante Beobachtung in Gefangenschaft sei hier noch vermerkt, dass ein *Miramella*-Weibchen einmal einem toten Männchen den Kopf abgefressen hat; das zeigt, dass bei dieser Art ebenfalls Saprophagie möglich ist.

Dagegen war es nicht möglich, aus Kropf inhalten auf die Art der Nahrungspflanzen zu schliessen, da *Miramella* das Blattma-

Abb. 6a



Abb. 6b

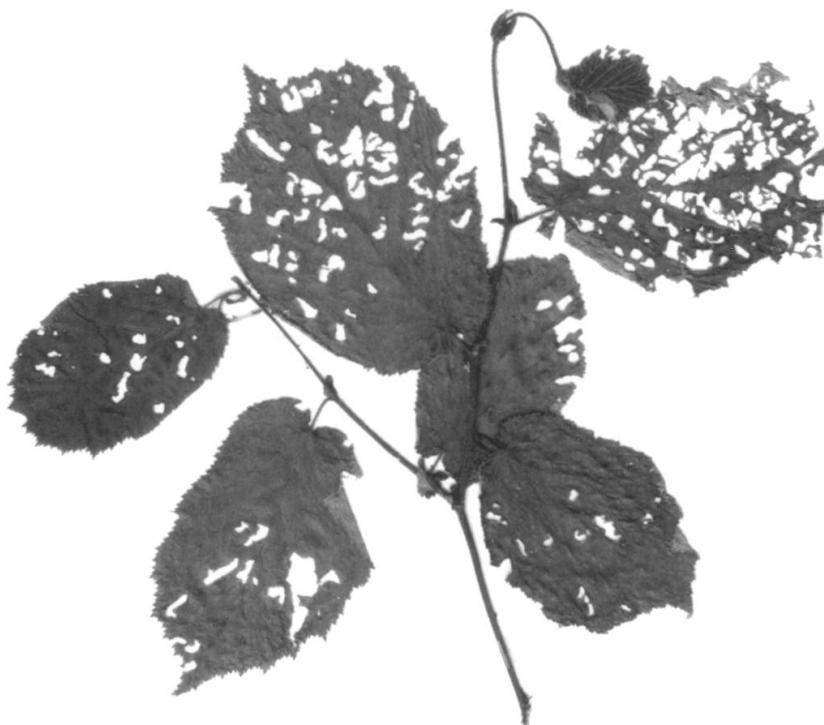


Abb. 6: Lochfrass in Blättern von (a) *Gentiana punctata* (Tüpfel-Enzian) durch *M. alpina* und von (b) *Corylus avellana* (Haselnuss) durch *M. formosanta*.

terial abschabt, so dass eine sehr feinteilige Kropfmasse entsteht.

In Tabelle 3 sind die von *M. alpina* bisher bekannten etwa 40 Frasspflanzen in 19 Familien mit ihren wichtigsten sekundären Inhaltsstoffen (soweit sie in Blättern gefunden wurden) aufgelistet. Die Inhaltsstoffe decken ein breites Spektrum ab, welches – wenn auch in teils niedrigen Konzentrationen – von ätherischen Ölen und Terpenen über Glykoside und Polyphenole bis zu Alkaloiden reicht. Dies belegt eine, für zentraleuropäische Heuschreckenarten ungewöhnliche polyphage Herbivorie der Alpinen Gebirgsschrecke, und zwar sowohl hinsichtlich der als Nahrung bekannten Pflanzenarten und -familien als auch ihrer Inhaltsstoffe. Allerdings scheint *M. alpina* al-

lerorten doch nur wenige bzw. eine Mischung aus einzelnen Pflanzenarten bevorzugt zu fressen, wobei möglicherweise die physikalische Beschaffenheit (Weichheit) der Blätter ausschlaggebend ist.

Im ersten Nahrungswahlversuch mit gleichzeitig angebotenen Zweigen von drei *Vaccinium*-Arten wurden von frisch gehäuteten L3-Nymphen die Blätter von *V. uliginosum* (18 % / 24 h gefressen) deutlich vor *V. myrtillus* (7 % / 24 h) bevorzugt, während *V. vitis-idaea* völlig ignoriert wurde. Dabei frass *M. alpina* die Blätter selten vollständig, sondern knabberte sie meist nur an, um danach zum nächsten Blatt zu wechseln. Im Durchschnitt konsumierten die 4 Individuen 2.5 cm^2 von *V. uliginosum* und 0.9 cm^2 von *V. myrtillus*. Im zweiten Versuch mit

Familie	Gattung/Art	Hauptinhaltsstoffe
Fagaceae	<i>Fagus sylvatica</i> , jung	Zimtsäuren, Flavonoide
	<i>Castanea sativa</i>	Quercetin (Flavonoide)
Betulaceae	<i>Alnus viridis</i> , jung	Polyphenole, Triterpene
	<i>Betula sp.</i>	Polyphenole, Triterpene
Urticaceae	<i>Urtica dioica</i>	Polyphenole, Nicotin (Alkaloid)
Polygonaceae	<i>Polygonum bistorta</i>	Zimtsäuren, Flavonoide, Gerbstoffe
Salicaceae	<i>Salix sp.</i> (Zwergweide)	Salicin (Phenolglucoside), Flavonoide
Ericaceae	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Gerbstoffe, Quercetin (Flavonoide), Ursolsäure (Triterpene)
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	Gerbstoffe, Hyperosid (Flavonoide)
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Gerbstoffe, Hyperosid (Flavonoide), Ursolsäure (Triterpene)
Rosaceae	<i>Filipendula ulmaria</i>	Ursolsäure (Triterpene), Quercetinglykoside
	<i>Geum sp.</i>	Gerbstoffe
	<i>Potentilla sp.</i>	Tormentol (Triterpene), Gerbstoffe
	<i>Rosa sp.</i>	Glykoside, Gerbstoffe
	<i>Sorbus aucuparia</i>	Flavonolglykoside, Prunasin (Cyanogene)
Fabaceae	<i>Trifolium sp.</i>	cyanogene Glukoside, Curarine
Apiaceae	<i>Chaerophyllum sp.</i>	Alkaloidartige Verbindungen
Oleaceae	<i>Fraxinus excelsior</i> , jung	Glykoside, Cumarine, Rutin (Flavonoid), Orsolsäure (Triterpene)
Gentianaceae	<i>Gentiana lutea</i>	Gentiopikrin (Glukoside – Bitterstoffe)
	<i>Gentiana punctata</i>	Gentiopikrin (Glukoside – Bitterstoffe)
Valerianaceae	<i>Valeriana sp.</i>	Valepotriate (Iridoide Ester), Alkaloide, Diosmin (Polyphenole)
Scrophulariaceae	<i>Euphrasia sp.</i>	Iridoidglukoside
Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>	Ancubin (Glykoside)
Lamiaceae	<i>Lamium galeobdolon</i>	Iridoidglukoside
Asteraceae	<i>Adenostyles alliariae</i>	Sesquiterpene (Ätherische Öle), Pyrrolizidin-Alkaloide
	<i>Leontodon sp.</i>	Sesquiterpenlactone
	<i>Petasites albus</i>	Sesquiterpene (ätherische Öle) wahrscheinlich
	<i>Senecio fuchsii</i>	Alkaloid-Cocktail, Sesquiterpene (ätherische Öle)
	<i>Taraxacum officinale</i>	Sesquiterpenoide, Taraxasterol (Triterpene)
	<i>Tussilago farfara</i>	Pyrrolizidin-Alkaloide
Liliaceae	<i>Veratrum album</i>	Alkaloid-Cocktail
Juncaceae	<i>Luzula sp.</i>	Gerbstoffe
Poaceae	<i>Bromus sp.</i>	Flavone
	<i>Calamagrostis sp.</i>	Saponin (Sterine)
	<i>Dactylis glomerata</i>	Dactylin (Flavonol)
	<i>Festuca (cinerea)</i>	Festucin (Fructan)
	<i>Molinia caerulea</i>	Cyaonogene (nicht in Blättern)
	<i>Nardus stricta</i>	keine Angaben
	<i>Poa annua</i>	Poain (Fructan), Cyanogene
Bryophyta	keine Artangaben	gerbstoffartige Verbindungen, org. Säuren
Lichenes	keine Artangaben	Triterpene

Tab. 3: Spektrum an Futterpflanzen von *Miramella alpina* in den Alpen und Voralpen. Zusammen-gestellt nach HARZ (1960, 1982), BELLMANN (1985), ILLICH und WINDING (1989), DETZEL (1998), HÄGELE und ROWELL-RAHIER (1999, 2000), SCHAFFNER et al. (2001), SCHLUMPRECHT und WAEBER (2003) sowie eigenen Beobachtungen. Fett: verschiedentlich bevorzugt gefressen. Wichtige sekundäre Pflanzenstoffgruppen in den Blättern nach HEGNAUER (1962–2001); in Klammern die jeweils übergeordnete Stoffgruppe.

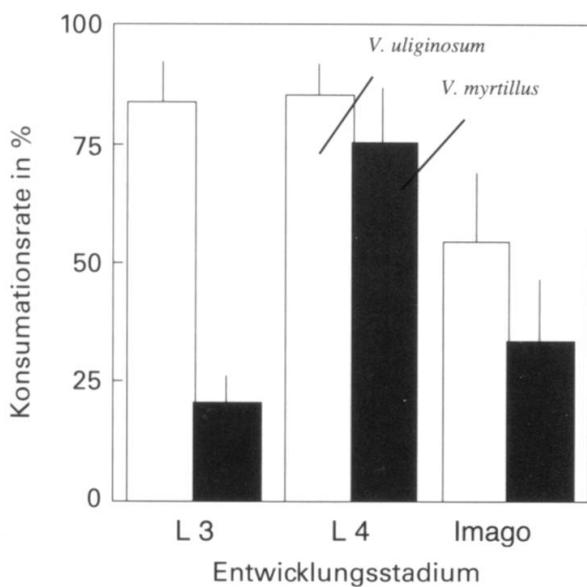


Abb. 7: Von *M. alpina* (L3, L4 und Imagines) gefressene Blattfläche von *V. uliginosum* und *V. myrtillus* bei gleichzeitiger Gabe von Einzelblättern ($n = 5$ bis 10 pro Art).

dargebotenen *Vaccinium*-Blättern konsumierten die Tiere von *V. uliginosum* je Käfig zwischen 75–100 % des angebotenen Materials, hingegen waren es bei *V. myrtillus* nur 5–25 % der verfügbaren Blattsubstanz ($p < 0.01$, t-Test, Abb. 7). Im L4-Stadium und bei Imagines wurde zwar auch etwas mehr von *V. uliginosum* gefressen, doch ergab sich keine signifikante Bevorzugung von einer der beiden *Vaccinium*-Arten mehr (Abb. 7).

Weibliche L4-Nymphen frasssen das 1.3fache im Vergleich zu männlichen L4-Nymphen. Adulte Weibchen frasssen insgesamt etwa 2.7 mal soviel wie adulte Männchen und damit proportional mehr als es ihrem Masseunterschied entsprochen hätte. Über das Geschlecht gemittelt konsumierten Imagines das 3.9fache von L3-Nymphen.

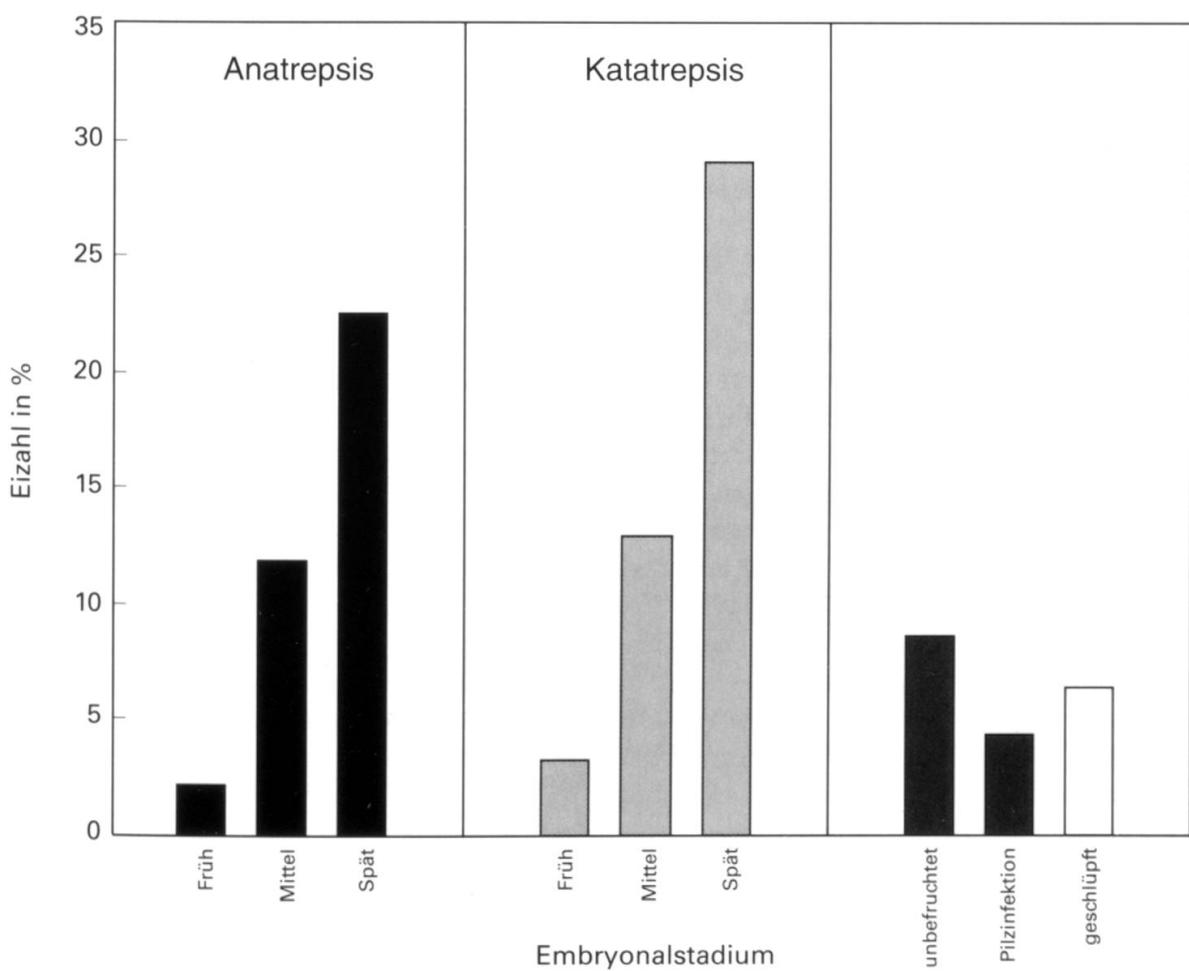


Abb. 8: Embryonalzustand von 90 Eiern aus 10 Ootheken von *M. alpina* nach Überwinterung.

4.5. Embryonalentwicklung

Die nach zweiwöchiger Wärmephase (in der Postdiapause) kontrollierten 10 Ootheken von *M. alpina* wiesen in ihren 90 Eiern das gesamte mögliche embryonale Entwicklungsspektrum auf (Abb. 8). Während ein reichliches Zehntel unbefruchtet und/oder verpilzt war, schlüpften dennoch Nymphen aus nur etwa 6 % aller Eier. Auf dem Wege zum Schlupf, in der Katatrepsis, befanden sich weitere 45 % der Eier, mit den meisten Embryonen bereits in der späten Katatrepsis. Rechnet man alle diese noch zu den Schlupfkandidaten, ergibt sich ein Anteil von etwa 50 %. Gleichzeitig lagen noch etwa 36 % der Eier in der Anatrepse und damit in einem Vordiapausestadium. Bemerkenswert war dabei, dass sich in 5 Ootheken nur (alle) Anatrepse-Eier, in den anderen 5 Ootheken aber nur Katatrepsis-Eier befanden, was auf die jeweilige Vorgeschichte der Gelege schliessen lässt. Die Entwicklungsstreung innerhalb einzelner Ootheken war hingegen gering und reichte höchstens über zwei benachbarte Embryonalphasen, von denen eine immer weit dominiert.

Aus den elf weiteren Ootheken, die am 28.02.2002 ins Gewächshaus gestellt wurden, schlüpften im Zeitraum vom 15.03.03 bis zum 20.03.03 (bei Temperaturen von ca. 20 °C), weitere 22 Individuen. Die Eizahl der Ootheken wurde nicht bestimmt, dennoch lässt sich auf einen Schlupfanteil von ca. 22 % schliessen (geht man von einer Eizahl von 9 pro Oothek, Tab. 2) aus. Die restlichen im Kühllhaus verbliebenen 69 Ootheken stellten sich im Laufe des Sommers 2002 als vertrocknet heraus.

Aus den beiden Ootheken der Weibchen von der Fuscher Lacke/Hohe Tauern, die 8 Monate Kühle erhielten, schlüpften keine Nymphen. Eine Kontrolle nach einer zweiten Kühleperiode ergab auch hier, dass die insgesamt 26 Eier allesamt vertrocknet waren.

5. Diskussion

Die altitudinale Verbreitungsgrenze von *Miramella alpina* in den Alpen liegt bei 2400 m – 2530 m ü. NN (THORENS und NADIG 1997; ILLICH und WINDING 1998). Die knapp darunter am Stillberg lebende Population tritt dort über die gesamte Vegetationsperiode mit einem Imaginalpeak im August auf. Eine ausgeprägte imaginal Langlebigkeit, verbunden mit anhaltender Paarungsbereitschaft und Reproduktion, sorgt dabei für den Populationserhalt in subalpin-alpinen Lebensräumen. Aufgrund der Embryonalentwicklung ist zu vermuten, dass nur die in den ersten Wochen, nicht aber die später abgelegten Eier im Folgejahr auch schlüpfen, was – neben Einflüssen von Witterung (ILLICH und WINDING 1999) und Räubern (NADIG 1989) – zu jahrweise unterschiedlicher Dynamik bei oft sehr niedrigen Dichten führt (max. 4–5 Ind./100 m²; ILLICH und WINDING 1999).

Unter Berücksichtigung aller bekannten Futterpflanzen und deren Inhaltsstoffen erweist sich *M. alpina* als ausgesprochener Generalist, wobei Gemischtnahrung mitunter einen höheren Stoffumsatz und Körpermassezuwachs zur Folge hat (HÄGELE und ROWELL-RAHIER 1999). Das relativ weite potentielle Nahrungsspektrum reduziert sich im subalpin/alpinen Bereich wohl doch auf viel weniger Arten, insbesondere der Gattungen *Vaccinium* und *Gentiana* (ILLICH und WINDING 1989, 1990). Ein Präferenzversuch mit den drei, auch am Stillberg vorkommenden *Vaccinium*-Arten ergab eine deutliche Bevorzugung von *V. uliginosum* in früheren Nymphenstadien, die bei den Imagines aber nicht mehr festgestellt wurde. ILLICH UND WINDING (1989) stellten in den Hohen Tauern *V. myrtillus* als am meisten gefressene Pflanze fest. Die Präferenz beider Arten und die Ablehnung von *V. vitis-idaea* lässt sich hingegen vor allem aufgrund der unterschiedlichen Blattbeschaffenheit (hart bei *V. vitis-idaea*) erklären. Aus den Präferenz-

versuchen wird auch deutlich, dass sich die Konsumationsmenge (zwischen *V. uliginosum* und *V. myrtillus*) im Laufe der Juvenilentwicklung nivelliert und später Nymphen und Imagines keine signifikante Bevorzugung mehr zeigen.

Die im Vergleich zu *M. formosanta* (KÖHLER et al. 1999) in ihrer Frischmasse in beiden Geschlechtern etwa nur halb so schwere *M. alpina* unterscheidet sich demzufolge auch noch in anderen, größenbestimmten Merkmalen. Während die Postfemurlängen aller männlichen Juvenilstadien beider Arten gleich sind, liegen jene der weiblichen *alpina* im L4- und L5-Stadium bereits unter denen von *formosanta*. So ist die Larvalentwicklung von *alpina* wohl mindestens eine Woche kürzer, es werden kleinere (und vermutlich auch weniger) Ootheken produziert, obwohl die Eizahl pro Oothek mit im Mittel 9–10 (aber bei höherer Ovarioenzahl von *alpina*) ähnlich sein dürfte. Gattungsspezifisch hingegen dürften die gleiche Zahl an Juvenilstadien (mit obligatorisch 5 in beiden Geschlechtern) und das potentiell hohe Alter adulter Gebirgsschrecken von 2–3 Monaten sein. Auch der relativ geringe Schlupferfolg nach einmaliger Überwinterung deckt sich auch mit den Angaben zu *M. formosanta* (KÖHLER et al. 1999), wobei aber Embryonalentwicklung und Diapause in der Gattung *Miramella* noch weitgehend unverstanden sind.

6. Dank

Stephan HÄTTENSCHWILER, Tanya HANDA und Thomas ZUMBRUNN (alle Basel) für die Zusammenarbeit und Austausch im Laufe des Projekts. Franz LEUENBERGER (SLF, Davos) und seinem Team für die logistische Unterstützung während der Arbeiten am Stillberg. Ein Forschungsaufenthalt der ehemaligen AG Populationsökologie des Jenaer Instituts für Ökologie in den Hohen Tauern wurde massgeblich unterstützt von Norbert WINDING und Frau Ingeborg ILLICH (Salzburg). Dabei gesammelte Daten zu *M. alpina* stellten Jörg SAMIETZ (Zürich), Jörg PERNER (Jena) und Steffen HAHN (Maarsen/Niederlan-

de) zur Verfügung. Eine Exkursion in die Stubaier Alpen (G.K.) nach einer GfÖ-Tagung in Innsbruck wurde durch Werner WITSACK (Halle) ermöglicht. Allen Genannten danken wir für die unentbehrliche Unterstützung.

7. Literatur

- ASSHOFF, R.; HÄTTENSCHWILER, S. (subm.): Nymphal Growth and reproduction of the Alpine grasshopper *Miramella alpina* feeding on CO₂ enriched dwarf shrubs at treeline.
- ASSHOFF, R.; KÖHLER, G.; SCHWEINGRUBER, F.H. (1999): Dendroökologische Untersuchungen an Linden (*Tilia* sp.) in einem Gradationsgebiet der Tessiner Gebirgsschrecke *Miramella formosanta* (FRUHSTORFER 1921). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 72: 329–339.
- BELLMANN, H. (1985): Heuschrecken beobachten – bestimmen. Verlag Neumann-Neudamm, Melsungen, 210 S.
- DETZEL, P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 580 S.
- GALVAGNI, A. (1987): The genus *Miramella* DOVANAR-ZAPOLSKIJ, 1933, in the Balkan and Carpathian regions. In: BACCETTI, B. M. (ed.): Evolutionary Biology of Orthopteroid Insects. Ellis Harwood Ltd. Publs, Chichester et al., 208–218.
- HÄGELE, B. F.; ROWELL-RAHIER, M. (1999): Dietary mixing in three generalist herbivores: nutrient complementation or toxin dilution? Oecologia 119: 521–533.
- HÄGELE, B. F.; ROWELL-RAHIER, M. (2000): Choice, performance and heritability of performance of specialist and generalist insect herbivores towards cacao and seneciphylyne, two allelochemicals of *Adenostyles alpina* (Asteraceae). J. Evol. Biol. 13: 131–142.
- HÄTTENSCHWILER, S.; HANDA, I.T.; EGLI, L.; ASSHOFF, R.; AMMANN W.; KÖRNER, C. (2002): Atmospheric CO₂ enrichment of alpine tree-line conifers. New Phytologist 156: 363–375.
- HARZ, K. (1960): Gerafflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera). In: DAHL, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 232 S.

- HARZ, K. (1982): Der Status der Alpenschrecke, *Miramella alpina* (KOLL.) 1833 im Schwarzwald. *Articulata* 1: 214–216.
- HEGNAUER, R. (1962–2001): Chemotaxonomie der Pflanzen. Eine Übersicht über die Verbreitung und die systematische Bedeutung der Pflanzenstoffe (Bd. I – XIb2). Birkhäuser Verlag, Basel u. Stuttgart.
- HELLER, K.-G.; KORSUNOVSKAYA, O.; RAGGE, D.R.; VEDENINA, V.; WILLEMSE, F.; ZHANTIEV, R.D.; FRANTSEVICH, L. (1998): Check-List of European Orthoptera. *Articulata*, Beih. 7: 1–61.
- ILLICH, I.P.; WINDING, N. (1989): Aut- und Synökologie der Feldheuschrecken (Acrididae: Orthoptera) einer subalpinen/alpinen Almweide (Gasteinertal, Hohe Tauern, Österreich): Habitat und Nahrung. *Zool. Jb. Syst.* 116: 121–131.
- ILLICH, I.; WINDING, N. (1990): Die Heuschrecken-Fauna (Orthoptera: Saltatoria) der Salzburger Hohen Tauern: Vorläufige Artenliste. *Jahresber. Haus der Natur, Salzburg* 11: 153–167.
- ILLICH, I. P.; WINDING, N. (1998): Die Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) der Hohen Tauern: Verbreitung, Ökologie, Gemeinschaftsstruktur und Gefährdung. *Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern* 4: 57–158.
- ILLICH, I. P.; WINDING, N. (1998): Dynamik von Heuschrecken-Populationen (Orthoptera: Saltatoria) in subalpinen und alpinen Rasen des Nationalparks Hohe Tauern (österreichische Zentralalpen) von 1990 bis 1997. *Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern* 5: 63–85.
- KÖHLER, G. (1991): Investigations on diapause and non-diapause in Central European grasshopper eggs (Acrididae: Gomphocerinae). *Zool. Jb. Syst.* 118: 323–344.
- KÖHLER, G.; REINHARDT, K.; ASSHOFF, R. (1999): Zur Biologie der Tessiner Gebirgsschrecke, *Miramella formosanta* (FRUHSTORFER, 1921) (Acrididae: Catantopinae). *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 72: 315–328.
- KUOCH, R. (1970): Die Vegetation auf Stillberg (Dischmatal, Kt. Graubünden). *Schweizerische Anstalt für das forstliche Versuchswesen* 46: 329–342.
- MAAS, S.; DETZEL, P.; STAUDT, A. (2002): Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands. *Verbreitungsatlas, Gefährdungseinstufung und Schutzkonzepte*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg, 401 S.
- NADIG, A. (1989): Die in den Alpen, im Jura, in den Vogesen und im Schwarzwald lebenden Arten und Unterarten von *Miramella DOVNAR-ZAP.* (Orthoptera, Catantopidae) auf Grund populationsanalytischer Untersuchungen. *Atti Acc. Rov. Agiati (Calliano, Trento)* 28(B): 101–264.
- SCHAFFNER, U.; KLEIJN, D.; BROWN, V; MÜLLER-SCHÄRER, H. (2001): *Veratrum album* in montane grasslands: a model system for implementing biological control in land management practices for high biodiversity habitats. *Biocontrol/News and Information* 22: 19–28.
- SCHÖNENBERGER, W.; FREY, W. (1988): Untersuchungen zur Ökologie und Technik der Hochlagenauforstung. *Forschungsergebnisse aus dem Lawinenanrissgebiet Stillberg*. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 139: 735–820.
- SCHLUMPRECHT, H.; WAEBER, G. (2003): Heuschrecken in Bayern. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 515 S.
- THORENS, PH.; NADIG, A. (1997): *Atlas de Distribution des Orthoptères de Suisse*. Sauterelles, Grillets, Criquets (Orthoptera), Mante religieuse (Mantodea). Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel, 236 S.