

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 41 (1968)

**Heft:** 1-4

**Artikel:** Über die Bedeutung der Massifs de Refuge am südlichen Alpenrand (dargelegt am Beispiel einiger Orthopterenarten)

**Autor:** Nadig, A.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-401571>

### **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:** 02.04.2026

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

# Über die Bedeutung der Massifs de Refuge am südlichen Alpenrand (dargelegt am Beispiel einiger Orthopterenarten) \*

von

AD. NADIG

Zuoz

Im Rahmen des zoogeographischen Kolloquiums der SEG berichtete BESUCHET (S. 33) über die allgemeine Bedeutung der Massifs de Refuge (= MDR). In der vorliegenden Arbeit<sup>1</sup> soll gestützt auf die Verbreitung einiger Orthopterenarten zu einigen bestimmten Fragenkomplexen Stellung genommen werden. Ich beschränke mich dabei auf die MDR der insubrischen Region und auf das Engadin. Meine Feststellungen stützen sich auf Untersuchungen, die sich über drei Jahrzehnte erstreckten. Das gesammelte Material befindet sich in meiner Sammlung<sup>2</sup>.

Der Begriff « Insubrische Region » ist nicht klar definiert. Man versteht darunter im allgemeinen jenen Raum, der sich am Südrand der Alpen vom Lago Maggiore im Westen bis zum Lago di Como im Osten hinzieht und durch mildes, fast subtropisches Klima und entsprechende Vegetation ausgezeichnet ist.

Fig. 2 gibt einen Überblick über die wichtigsten MDR der insubrischen Region. Vom stark vergletscherten zentralalpiner Gebiet, in dem nur die höchsten Gipfel und Gräte als Nunataks über das Eis emporragten, ergossen sich die Gletscher durch tief eingeschnittene Täler bis weit hinaus in die Poebene. Sie erreichten zur Zeit der stärksten Vergletscherung (Riss) die heutigen Vororte von Mailand. Vom Addagletscher schob sich ein Seitenarm über den flachen Sattel zwischen Menaggio und Porlezza hinüber ins Gebiet des heutigen Lago di

---

\* Vortrag im Rahmen des zoogeographischen Kolloquiums an der Jahresversammlung der SNG 1967.

<sup>1</sup> Der von mir im Rahmen des Symposiums in der Sektionssitzung der SEG in Schaffhausen am 30. IX. 1967 gehaltene Vortrag stellte einen Auszug aus dieser Arbeit dar.

<sup>2</sup> Das hektographierte Fundortsverzeichnis mit Daten und Meereshöhen wird Interessenten vom Autor (Dr. A. Nadig, CH 7524, Zuoz) zugestellt.

Lugano, wo er sich mit dem über den M. Ceneri vorstossenden Arm des Tessingletschers vereinigte. So entstand nordöstlich von Lugano, im Gebiet des heutigen Grenzkammes zwischen der Schweiz und Italien, ein inselförmiges MDR ansehnlicher Grösse. Der Gipfel des M. Brè (933 m) war eben noch vom Eis bedeckt, während der M. Boglia (1516 m), die Denti della Vecchia (1491 m) und die Kette, die sich über den M. Garzirola (2119 m) zum Camoghè (2231 m) und Pizzo Paglia (2596 m) hinzieht, auch zur Zeit der stärksten Vergletscherung eisfrei blieben. Man muss annehmen, dass zwischen dem oberen Rand der Talgletscher und den Firnkämmen sich an den oberen Talhängen ein von Süden nach Norden immer schmaler werdendes eisfreies Band hinzog.

Westlich der Senke des M. Ceneri (554 m) schloss sich ein ebenfalls inselförmiges MDR an, das sich südlich des Lago Maggiore vom M. Gambarogno (1738 m), M. Tamaro (1965 m) über den M. Gradioli (1935 m) zum M. Lema (1623 m) hin erstreckte.

Weitere meist kleinere MDR lagen mehr im Süden gegen den Alpenrand hin: das Gebiet des Campo dei Fiori (1226 m) und des Piambello (1129 m) (wobei es fraglich ist, ob auch die sie trennenden Talsenken eisfrei blieben); der M. San Giorgio (1100 m), das Gebiet des M. Generoso (1705 m) sowie zwei inselförmige Gebiete zwischen den beiden Armen des heutigen Lago di Como: die Kette, die sich vom M. Bolettone (1236 m) über den M. Palanzone (1436 m) zum M. S. Primo (1686 m) hin erstreckt und, von ihr durch die Lambrosenke getrennt, südlich und östlich von Asso die Kette des M. Cornizzolo (1196 m) — M. Rai (1261 m) und der Corni di Canzo (1373 m).

Östlich des Leccoarmes des Lago di Como schloss sich das ausgedehnte, halbinselförmige, entomologisch noch wenig erforschte MDR der Bergamaskeralpen an.

Die nördlich und nordöstlich der Ticino-Lago Maggiore-Furche liegenden MDR waren, ihrer Nähe am stark vergletscherten zentral-alpinen Gebiet wegen, naturgemäss kleiner.

### **Die Bedeutung der MDR für die Verbreitung der *Ephippiger*-Arten der insubrischen Region**

Die *Ephippiger*-Arten sind relativ grosse, kurzflüglige, wenig vagile und darum für biogeographische Studien besonders geeignete Tiere. Sie leben zum Teil im Gras, zum Teil auf Sträuchern und Bäumen. Zwar sind sie in ihrer Farbe dem Untergrund meist angepasst und verhalten sich tagsüber meist ruhig. Wenn man ihre Biotope kennt und die in Betracht kommende Gewächse systematisch absucht, sind sie aber leicht zu finden. Sie verraten sich oft durch lautes Zirpen.

In der insubrischen Region kommen 2 *Ephippiger*-Arten vor. Die häufigere, in Europa weit verbreitete Art, ist *E. ephippiger* FIEBIG. Die am Südrand der Alpen lebende Form gehört — wie HARZ (1966) kürz-

lich überzeugend nachgewiesen hat — einer besonderen Rasse an, die von ihm als *E. ephippiger vicheti* beschrieben wurde. — Die zweite Art, *E. bormansi* BRUNNER v. W. zeigt ein viel kleineres Verbreitungsgebiet. Es erstreckt sich von den Basses Alpes dem südlichen Alpenrand folgend bis in die insubrische Region (vielleicht auch bis in den nördlichen Apennin). *E. bormansi* war von BRUNNER VON WATTENWYL im Jahre 1882 vom Campo dei Fiori über Varese beschrieben worden, wurde aber in den folgenden Jahren kaum mehr wiedergefunden oder mit anderen Arten verwechselt<sup>1</sup>. Eine Neubeschreibung erfolgte durch mich im Jahre 1960.

*E. bormansi* ist in der insubrischen Region auf italienischem und schweizerischem Boden keineswegs selten. Seine horizontale Verbreitung ist aber kleiner als jene von *E. e. vicheti*. Das Verbreitungsgebiet dieser Art erstreckt sich von den Moränenhügeln der Brianza durch die ganze insubrische Region bis tief in die Alpentäler hinein, z. B. in der Mesolcina bis gegen Soazza, in der Val Bregaglia bis zur Schweizergrenze bei Castasegna. *E. bormansi* fehlt dagegen im nördlichen Teil Insubriens, nach den bisherigen Funden zu schliessen nördlich der Linie: Lago Maggiore — Piano di Magadino — Bellinzona — V. d'Arbedo — Corno di Gesero — Pizzo Paglia — M. Berlinghera — Lago di Mezzola — Ostarm des Lago di Como bis ca. Abbadia (vergl. Fig. 1). Es fällt auf, dass das Verbreitungsgebiet von *E. bormansi* in der Mitte weit nach Norden, bis in den Sopraceneri, vorspringt, während seine Grenzen an den Flanken, die durch die tiefeingeschnittenen Furchen des Lago Maggiore im Westen und des Lago di Lecco im Osten gebildet werden, viel weiter im Süden verlaufen. *E. bormansi* fehlt im Gebiet der V. Maggia und V. Verzasca, in der ganzen Leventina und Mesolcina, im Talkessel von Chiavenna, sowie am Ostufer des Lago di Como (mit Ausnahme des südlichsten Ausläufers der Grigna meridionale).

Eigenartig ist das Bild der vertikalen Verbreitung: dort, wo beide Arten vorkommen, also südlich der genannten Linie, vikarieren sie: *E. e. vicheti* bewohnt die Talsohlen und unteren Hänge bis zur Höhe von rund 1000 m; *E. bormansi* tritt erst auf dieser Höhenstufe auf und steigt je nach den örtlichen Verhältnissen bis ca. 1400 und 1600 m. Der höchste Fundort liegt am Gipfel des M. Tamaro (1960 m). *E. e.*

<sup>1</sup> FRUHSTORFER (1921) erkannte die Art nicht. Die von ihm am M. d'Arbedo und auf dem Pian Dolce gefundenen und als *E. pliniana* n. sp. beschriebenen Tiere gehören zu *E. bormansi*. Zum Teil verwechselte er *E. bormansi* mit *E. ephippiger*. Seine *E. persicaria* ist, wie schon ZEUNER (1931) vermutete, nichts anderes als eine in der Farbe etwas abweichende Form von *E. ephippiger vicheti*. *E. perforatus*, der nach FRUHSTORFER im Tessin *E. ephippiger* ersetzen soll, kommt in der insubrischen Region nicht vor. Die von FRUHSTORFER als *perforatus* bestimmten Individuen gehören zu *E. ephippiger vicheti*. (Ich danke Herrn Dr. W. SAUTER, der mir in freundlicher Weise das *Ephippiger*-Material der FRUHSTORFER-Sammlung des Entomologischen Institutes der ETH in Zürich zur Kontrolle zur Verfügung gestellt hat.)



Fig. 1. Verbreitung von *E. ephippiger vicheti* HARZ und *E. bormansi* BRUNNER v. W. in der insubrischen Region.

v = Fundorte von *E. ephippiger vicheti*; b = Fundorte von *E. bormansi* (Fundorte anderer Autoren sind durch einen Punkt über dem Buchstaben gekennzeichnet).

— = 1000 m - Höhenkurve.

- - - = Landesgrenze.

· · · = Verbreitungsgrenze von *E. bormansi*.

Die Karte zeigt, dass das Verbreitungsgebiet von *E. e. vicheti* sich weiter nach Norden erstreckt als jenes von *E. bormansi* und dass diese Arten dort, wo beide vorkommen, vikarieren: ihre Verbreitungsgebiete werden durch die 1000 m - Höhenkurve geschieden.

*vicheti* ist ein Charaktertier der Flaumeichen-Kastanienwaldstufe; *E. bormansi* der Linden-Bergahorn- und Buchenstufe, welche in der insubrischen Region die Waldgrenze bildet. Fig. 1, auf welcher der Verlauf der 1000 m - Höhenkurve und sämtliche Fundorte eingezeichnet sind, zeigt, wie südlich der genannten Linie die Verbreitungsgebiete der beiden Arten (b = *bormansi*; v = *ephippiger vicheti*) durch diese Kurve deutlich getrennt werden. Zwischen ca. 950 m und 1100 m überschneiden sich ihre Verbreitungsgebiete stellenweise, wobei die Individuenzahl von *E. e. vicheti* stets rasch ab-, jene von *E. bormansi* rasch zunimmt. So liegt z. B. am M. Boglia der tiefste Fundort von *E. bormansi* bei 980 m, der höchste von *E. e. vicheti* bei 1050 m. Am Cortafongrat in der V. del Confine, wo ebenfalls beide Arten vorkommen, fand ich ein Weibchen von *E. ephippiger* als grosse Ausnahme noch bei 1180 m. Darüber kommt aber in dem von beiden Arten bewohnten Gebiet *E. e. vicheti* nicht vor!

Überall dort, wo *E. bormansi* nicht vorkommt, also nördlich der genannten Linie, steigt dagegen *E. e. vicheti* viel höher. Er besiedelt auch jene Höhenstufen, die im Süden nur von *E. bormansi* bewohnt werden. Dies ist derart gesetzmässig der Fall, dass man aus dem Vorkommen von *E. e. vicheti* über 1100 m mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen kann, dass *E. bormansi* im betreffenden Gebiet fehlt. So fand ich *E. e. vicheti* an der Cimetta über Locarno bei 1650 m; an den Hängen des Sassariente nördlich des Piano di Magadino bei 1400 m; in der Mesolcina und auf der Nordostseite der V. d'Arbedo bei 1100–1200 m; über Menarola im Talkessel von Chiavenna bei 1450 m; am M. Legnoncino, am M. di Muggio und bei Esino über Varenna bei 1300–1420 m.

Für dieses in verschiedener Hinsicht eigenartige Verbreitungsbild der beiden *Ephippiger*-Arten in der insubrischen Region können nicht ökologische Faktoren massgebend sein. Schon die Tatsache, dass der thermoxerophile *E. e. vicheti*, der — wie dargelegt — im Süden die Talsohlen und unteren Hänge bewohnt, im Norden viel höher steigt als *E. bormansi*, spricht dagegen: Wenn der thermoxerophile *E. e. vicheti* im Sopraceneri noch auf Höhen von 1400–1600 m ausreichende Lebensbedingungen findet, können zum mindesten nicht klimatische Bedingungen für sein Fehlen auf der gleichen Höhenstufe im milderen Sottoceneri verantwortlich sein. Aber auch der zur Verfügung stehende Raum und die zur Verfügung stehende Nahrung können nicht ausschlaggebend sein, stehen doch beide, zum mindesten bei der heutigen Dichte der Populationen, auch im Sottoceneri im Überfluss zur Verfügung.

Aber auch die Tatsache, dass *E. bormansi* auf gewissen Höhenzügen der insubrischen Region vorkommt, auf anderen fehlt, lässt sich nicht ökologisch erklären. *E. bormansi* ist weniger stenök, als man auf Grund der scharfen unteren Begrenzung seiner vertikalen Verbreitung annehmen könnte. Meine Vermutung, der petrographische Untergrund

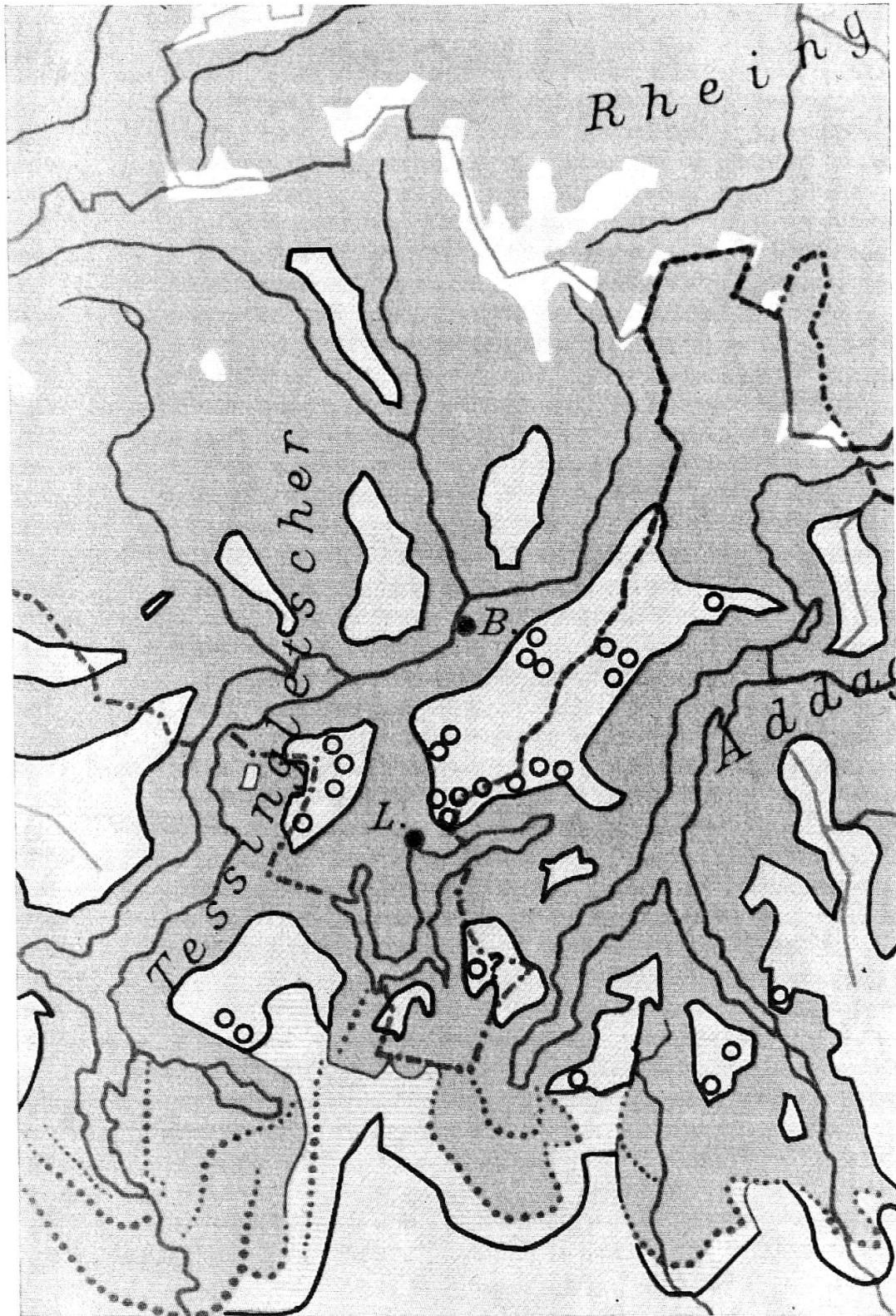


Fig. 2. Die Massifs de Refuge der insubrischen Region (stark umrandet und leicht schräg schraffiert) und die Fundgebiete von *E. bormansi* (O). Die Karte zeigt, dass die Fundgebiete von *E. bormansi* ausnahmslos in MDR liegen. Ausschnitt einer Karte aus dem Schweiz. Mittelschulatlas.

könnte von entscheidender Bedeutung sein, erwies sich als unrichtig : *E. bormansi* kommt sowohl auf Kalk und Dolomit vor (z. B. Campo dei Fiori, M. Boglia, Val Cavargna, V. Sanagra, Grigna meridionale, M. Cornizzolo, Corni di Canzo) als auch auf Urgestein (M. Lema, M. Tamaro, M. Bar, Motto d'Arbedo, Cortafongrat, Montemezzo). In bezug auf die Pflanzenassoziationen und Pflanzen, auf denen er lebt und von denen er sich ernährt, ist *E. bormansi* alles andere als wählerisch : Am Campo dei fiori, dieser südlichsten, unvermittelt aus der Poebene aufsteigenden und stark besonnten Alpenrandkette, fand ich *E. bormansi* vor allem auf einer *Laserpitium*-Art in Gesellschaft vorwiegend mediterraner Arten (NADIG, 1960) ; am M. Boglia, am M. Bar, in der Val Morobbia sowie am Cortafongrat auf *Pteridium aquilinum* und *Sarothamnus scoparius*, am M. Lema auf *Rhododendron ferrugineum* und am Gipfel des M. Tamaro, zum Teil auch des M. Boglia auf *Calunna* und *Vincetoxicum* in Gesellschaft angarischer Orthopteren. Auf der Nordseite des M. Lema lebt eine Population auf niedrigen *Sambucus*-Büschen ; an anderen Fundorten fand ich ihn vereinzelt auch auf *Urtica*, *Rosa* und einmal (M. Gradicioli) in einer Aufforstung, auf einer jungen noch kleinen Arve. Weniger die Art der Pflanzen scheint bedeutungsvoll zu sein, als vielmehr ihre Höhe. Im Gegensatz zu *E. e. vicheti* meidet *E. bormansi* Sträucher und Bäume. In Gefangenschaft nimmt er die verschiedensten Pflanzen als Nahrung an. An die relative Luftfeuchtigkeit, die für das Vorkommen resp. Fehlen mancher Orthopterenarten von entscheidender Bedeutung ist, stellt *E. bormansi* zwar höhere Anforderungen als der thermoxerophilere *E. e. vicheti* (vergl. DREUX, 1962). Innerhalb der von ihm besiedelten Höhenstufe kommt er aber in Biotopen mit stark voneinander abweichenden mikroklimatischen Bedingungen vor : er bevorzugt sonnige oder halbschattige Süd-, Südost- und Südwesthänge ; doch findet er auch an schattigen und relativ feuchten Nordhängen (z. B. Nordflanke des M. Boglia, des M. Lema und des Cortafongrates) mitten in Erlenbüschen noch ausreichende Lebensbedingungen. Die Tatsache, dass ich am 1. November 1958 auf dem Campo dei Fiori noch acht, am folgenden Tag am M. Boglia auf 1250 m Höhe noch zwei lebende Weibchen antraf, nachdem im Lauf des Monats Oktober schon mehrmals Schnee gefallen und die übrige Orthopterenfauna stark dezimiert war, zeigt, dass *E. bormansi* ausserordentlich kälteresistent ist.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass auf manchen Höhenzügen der insubrischen Region, auf denen *E. bormansi* heute fehlt, die ökologischen Bedingungen seinen Anforderungen genügen.

Das Verbreitungsbild der beiden *Ephippiger*-Arten in der insubrischen Region kann nur historisch erklärt werden. Fig. 2 zeigt, dass alle Fundorte von *E. bormansi* innerhalb der Grenzen oder auf den Grenzen ehemaliger MDR liegen. Wenn die 1000 m - Höhenkurve für die Verbreitung dieser Art von derart entscheidender Bedeutung ist, dann nur deshalb, weil diese Kurve — abgesehen von lokalen Abwei-

chungen — weitgehend mit den Grenzen der eiszeitlichen MDR zusammenfällt. In Gebieten, die während der Eiszeiten von Gletschern bedeckt waren, fehlt *E. bormansi*; in Gebieten, die auch zur Zeit der stärksten Vergletscherung inselartig über den oberen Rand der Talgletscher emporragten, kommt er vor, vorausgesetzt, dass diese Gebiete eine gewisse Grösse hatten. Dies gilt für den Campo dei Fiori, die Lema-Tamarokette, die MDR der Brianza, den Südwestgrat der Grigna meridionale und vor allem das grosse inselförmige MDR, das sich vom M. Boglia über den Garzirola zum Pizzo Paglia hin erstreckt. Wenn das Verbreitungsgebiet von *E. bormansi* sich hier weit nach Norden bis in den Sopraceneri hin erstreckt, dann nicht deshalb, weil in der Val Morobbia, am Motto d'Arbino, Cortafongrat und Montemzzo besondere ökologische Verhältnisse herrschen würden, sondern nur deshalb, weil sich diese Gebiete im Bereich eines ehemaligen MDR befinden; wenn *E. bormansi* den scharfen Kamm, welcher vom Pizzo Paglia über den M. Berlinghera zum Lago di Mezzola hinabzieht, nach Norden nicht überschreitet, dann nicht deshalb, weil die Lebensbedingungen an den Sonnenhängen über dem Piano di Chiavenna seinen Anforderungen heute nicht genügen würden, sondern weil dieser Kamm nicht nur die nördliche Grenze ihres heutigen Verbreitungsgebietes, sondern gleichzeitig auch die Nordgrenze des eiszeitlichen MDR darstellt. Ebenso kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Lebensbedingungen auf den Höhen am Ostufer des Lago di Como über Dorio, Bellano und Varenna den Anforderungen von *E. bormansi* ebensogut entsprechen wie jene auf den Höhen über dem Westufer, während aber diese im Bereich eines MDR lagen, waren jene wenigstens zeitweise von Eis bedeckt.

Schwerer zu deuten ist die Tatsache, dass *E. bormansi* auch im Gebiet gewisser MDR fehlt, z. B. an den Hängen des Sassariente über dem Piano di Magadino und der Cimetta über Locarno. Doch lagen diese MDR, die eher den Charakter von Nunataks hatten, schon sehr nahe am stark vergletscherten zentralalpinen Gebiet. Man muss annehmen, dass der zwischen dem oberen Rand der Talgletscher und den Firnen der Kämme und Gipfel eisfrei bleibende Raum begrenzt war und dass die dort während der Eiszeiten herrschenden Lebensbedingungen den Anforderungen von *E. bormansi* nicht mehr genügten. Dazu kommt, dass diese MDR — im Gegensatz zu jenem auf der Ostseite des Piano di Magadino — unter sich und vom Südrand der Alpen durch eine Reihe breiter Gletscherarme getrennt waren.

Die Tatsache, dass der thermoxerophile *E. e. vicheti* in den nach Süden sich öffnenden Alpentälern viel höher steigt als der kälteresistentere *E. bormansi* lässt sich erklären, wenn man annimmt, dass *E. e. vicheti* in der Wärmeperiode der Nacheiszeit den Talsohlen und Talhängen folgend bis in höher gelegene Gebiete vorstossen konnte, zu einer Zeit als der gegen hohe Temperaturen und Trockenheit empfindlichere *E. bormansi* beim Milderwerden des Klimas und Rückzug der

Gletscher nicht mehr die Möglichkeit hatte, aus seinen inselförmigen Refugien heraus sein Areal entscheidend zu erweitern.

**Über die Verbreitung von *Podisma pedestris* L.  
und die Bedeutung der MDR für die infraspezifische Evolution**

*Podisma pedestris* ist eine 2–3 cm grosse, kurzflügelige Feldheuschrecke. Sie lebt auf Gras und auf niedrigen Pflanzen. Die dickleibigen Weibchen und vor allem die schlankeren Männchen entfliehen, wenn sie aufgescheucht werden, in grossen Sprüngen. Markierungsversuche, die ich auf Muottas Muragl bei Pontresina durchführte, zeigen aber, dass die Art wenig vagil ist. Die Imagines entfernen sich in der Regel nur wenig vom Ort ihrer Entwicklung.

*Podisma pedestris* ist angarischer Herkunft. Sie ist heute in Europa sehr weit, aber disjunkt verbreitet. Während der Eiszeiten drang sie auf den drei grossen Mittelmeerhalbinseln, die so vielen Pflanzen- und Tierarten als Refugien dienten, bis weit in den Süden vor. Als in den Zwischeneiszeiten und in der Nacheiszeit das Klima milder wurde und ihr Areal zusammenschrumpfte, blieben auf den höchsten Erhebungen der drei Mittelmeerhalbinseln voneinander getrennte kleinere oder grössere Populationen zurück, die sich durch Mutationen unter dem Einfluss von Isolation und Selektion zu besonderen, heute endemischen Rassen, vielleicht auch Arten differenzierten. Auf der Appenninhalbinsel ist diese Entwicklung vor allem von BACCETTI (1954, 1955, 1957, 1958, 1963) und von LA GRECA (1951, 1954, 1955, 1966) studiert worden. LA GRECA (1966) gelangt zum Schluss, dass ein Stamm (« un ceppo ») der Gattung *Podisma* zu Beginn des Pleistocäns, vielleicht schon im ausgehenden Pliocän, einwanderte und sich im mittleren Appennin in drei getrennte Arten entwickelte: *P. goidanichi* BACCETTI (Gran Sasso, Mti. della Laga), *P. silvestrii* SALFI (Sibillini) und *P. emiliae* RAMME (Appennino Tosco-emiliano), während *P. pedestris* später, sicher aber vor der Würmeiszeit, einwanderte und sich im nördlichen Teil des Appennins in der kürzeren zur Verfügung stehenden Zeit zu zwei Rassen differenzierte: *P. pedestris dechambrei* LEPROUX, deren Verbreitungsgebiet sich von den Alpes Maritimes bis in den Appennino Tosco-emiliano erstreckt und später in *P. pedestris melisi* BACCETTI, deren Areal sich südlich anschliesst.

Im Jahre 1958 gelang mir der Nachweis von *P. pedestris* auch in den Apuanischen Alpen in einem nur wenige ha grossen Areal auf der Nordseite des M. Corchia, in einem von hohen Felswänden umgebenen, schattigen Kar. Von besonderem Interesse ist die Feststellung, dass die in den Apuanischen Alpen vorkommende Form eine Zwischenstellung zwischen *P. p. dechambrei* und *P. p. melisi* einnimmt (NADIG, 1959).

Im stark devastierten zentralalpinen Raum ist *P. pedestris* heute überall verbreitet. Sie gehört in der subalpinen und alpinen Stufe zu

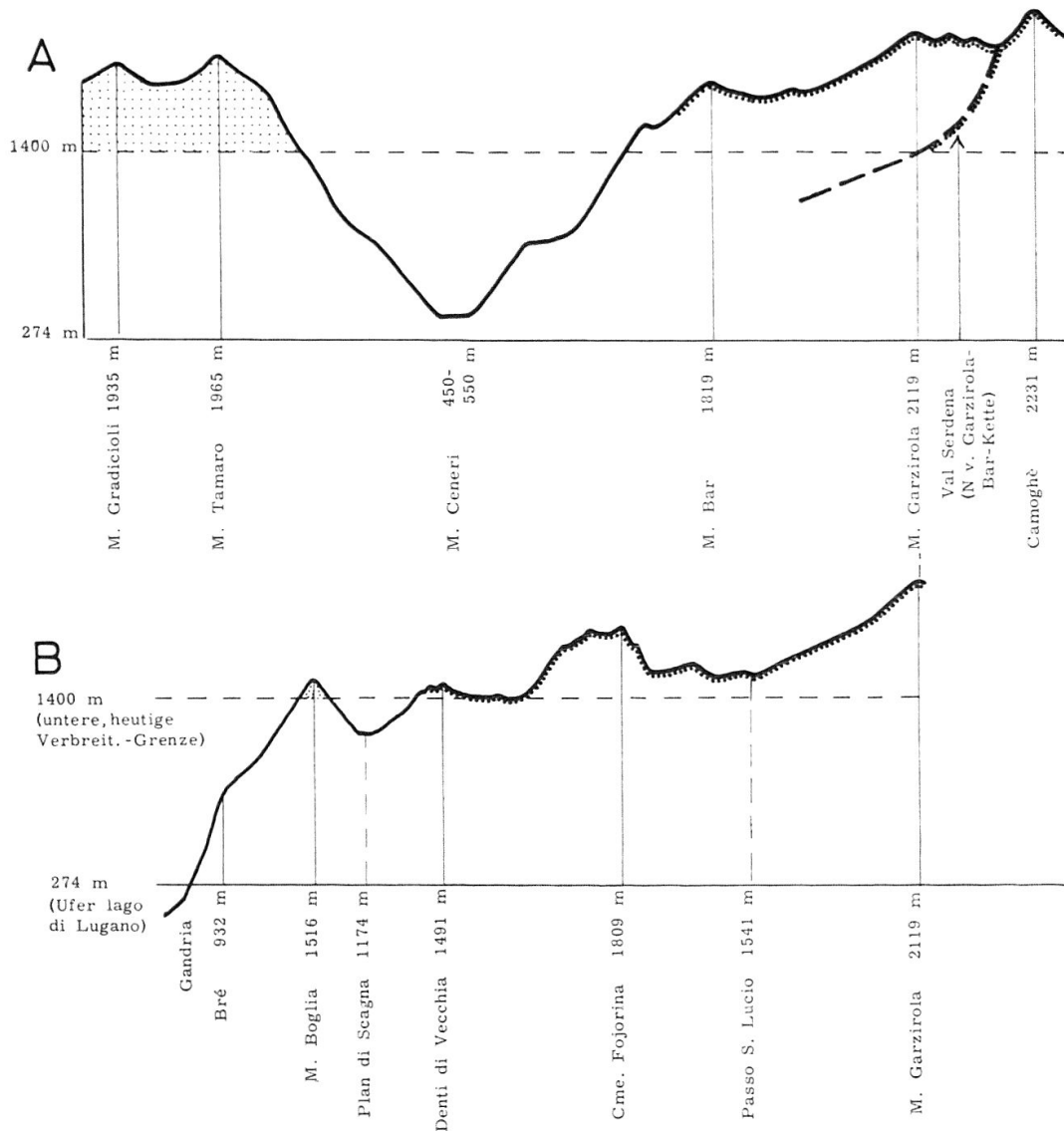


Fig. 3. Die Verbreitung von *P. pedestris* L. auf den vom Camoghè/Garzirola ausgehenden Gebirgsketten.

..... Abschnitte, in denen *P. pedestris* vorkommt.

..... Erhebungen über 1400 m, auf denen *P. pedestris* fehlt.  
Der Tamaro ist durch den tiefen Einschnitt des M. Ceneri; der M. Boglia durch den Sattel des Pian di Scagna vom Areal von *P. pedestris* getrennt.

A. Profil vom Camoghè/Garzirola dem Westgrat folgend über den M. Bar und die Einsattelung des M. Ceneri zum Tamaro.

In der auf der Nordseite der Garzirola-Bar-Kette steiler abfallenden V. Serdena tritt *P. pedestris* schon bei 1400 m Höhe auf.

B. Profil vom Garzirola dem Südgrat folgend über den Passo di S. Lucio, die Cime di Fojorina und Denti della Vecchia zum M. Boglia und Lago di Lugano bei Gandria.

den häufigsten Orthopterenarten. Von diesem zentralen Raum erstreckt sich ihr heutiges Areal den Alpenketten und Alpentälern nach Norden und Süden folgend mehr oder weniger weit in die Voralpen hinaus. Die Frage, ob die Besiedlung des devastierten Raumes aus MDR des nördlichen und südlichen Alpenrandes oder (und) aus weiterentfernten Refugien (besonders aus dem mitteleuropäischen eisfreien Korridor) erfolgte, lässt sich heute kaum beantworten.

Ihre Verbreitung am südlichen Alpenrand, besonders in den Bergamasker- und Brescianeralpen ist noch wenig erforscht. SALFI (1935) beschrieb eine, heute als subspecies gewertete Form aus dem Biellese: *P. pedestris caprai*. FRUHSTORFER gelang der Nachweis in der insubrischen Region. Auch aus dem Trentino sind Fundorte bekannt. Meine eigenen Nachforschungen ergänzen die Feststellungen FRUHSTORFERS und zeigen, dass *P. pedestris* an der markanten Kette, welche vom Pizzo Tambo über den Pizzo Paglia, Camoghè und Garzirola bis zum M. Boglia zieht und sich vor ihrem Südenende in eine Reihe von Seitenketten verzweigt (M. Bar; M. Bregagno) auf Höhen von ca. 1450 m bis 2200 m überall verbreitet und stellenweise häufig ist. Der südlichste Fundort liegt südwestlich des Passo Pairolo (1406 m), am Anstieg zu den Denti della Vecchia (1491 m). Am Südgrat der Denti della Vecchia und an dem durch den Pian di Scagna (nur 1174 m!) davon getrennten M. Boglia (1516 m) fehlt *P. pedestris*. Wie eine sich am Ende erweiternde Zunge stösst das zentralalpine Verbreitungsgebiet von *P. pedestris* zwischen der Mesolcina und dem Piano di Magadino im Westen und der V. San Giacomo und dem Lago di Como im Osten bis weit in das insubrische Gebiet vor. Da diese Kette bis zum Pian di Scagna von keinem unter 1400 m liegenden Pass durchschnitten wird (ein Übergang südlich des Passo S. Lucio, welcher die Val Colla mit der Val Cavargna verbindet, ist 1514 m hoch), stehen die in diesem Raum lebenden Populationen miteinander und mit jener des grossen, ehemals devastierten zentralalpiner Areales in Verbindung (Fig. 3). Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet eine kleine, isolierte Population, die ich im Val Colla, auf nur 1320 m Höhe, am relativ schattigen Nordwesthang der Cima dell'Oress auf einer nur wenige Aren messenden, völlig von Wald umschlossenen Lichtung fand.

Merkwürdigerweise fehlt *P. pedestris* in der ganzen übrigen insubrischen Region, vor allem auch auf dem 1965 m hohen Tamaro, der in der Luftlinie gemessen nur wenige Kilometer vom nächsten Fundort von *P. pedestris* am M. Bar und Camoghè entfernt liegt — im Gegensatz zu dem ebenfalls angarischen *Gomphocerus sibiricus* L., der am Camoghè mit *P. pedestris* zusammen vorkommt. Da die Lebensbedingungen an der Tamaro-Lema-Kette den Anforderungen von *P. pedestris* sicher ebensogut entsprechen wie am Camoghè, müssen für dieses Fehlen historische Gründe massgebend sein. Im Gegensatz zum Camoghè ist der Tamaro vom zentralalpiner Raum durch die breite und tiefe Furche des Lago Maggiore und Piano di Magadino (die Talsohle

liegt auf nur 200–250 m) und von den westlichen Ausläufern des Camoghè (M. Bar) durch die zwar schmale aber auch nur 554 m hohe Einsattelung des M. Ceneri getrennt. Man darf einer Hypothese LA GRECAS (1951) folgend annehmen, dass die kaltstenothe *P. pedestris* in der ipsothermischen Periode der Postglazialzeit, als das Klima milder war als heute, nur mehr in der Gipfelregion des Garzirola (2119 m) und Camoghè (2231 m) ausreichende Lebensbedingungen fand, dann aber in der kühleren katathermischen Periode aus diesen Refugien heraus wieder hangabwärts wanderte und ihr Areal ausweiten, dabei aber nur solche Gipfel erreichen konnte, die nicht durch zu tiefe Senken mit für sie ungünstigen klimatischen Bedingungen von ihren Refugien getrennt waren. Die Einsattelung des M. Ceneri stellte für die kurzflüglige *P. pedestris* im Gegensatz zum gutfliegenden *Gomphocerus sibiricus* ein unüberwindliches Hindernis dar (vergl. Fig. 3).

Auf allen anderen Erhebungen des Sottoceneri und des Varesotto genügen die heute herrschenden Lebensbedingungen den Anforderungen von *P. pedestris* nicht. Da ihr in diesen Gebieten während der ipsothermischen Periode keine genügend hohen Rückzugsgebiete zur Verfügung standen, muss angenommen werden, dass sie schon damals vernichtet wurde. Ob ihr Fehlen auf dem 1516 m hohen M. Boglia ökologisch bedingt ist oder ob die schmale, nur 1174 m hohe Einsattelung des Pian di Scagna für sie bereits ein unüberwindliches Hindernis darstellte, kann nicht entschieden werden (vergl. Fig. 3).

Nach diesen Feststellungen war ich zunächst überrascht, östlich des Lago di Como *P. pedestris* nicht nur am Westgrat des M. Legnone (2600 m), sondern auch weiter im Süden auf den Piani di Bobbio (1550–1700 m) über Barzio und an der Grigna (2410 m) in starken Populationen anzutreffen.

Ähnlich wie der Tamaro durch das Nordende des Lago Maggiore und den Piano di Magadino wird der M. Legnone durch das Nordende des Lago di Como und die ebenfalls tief eingeschnittene Furche der Valtellina (die Talsohle liegt auf 200–250 m) vom zentralalpinen Gebiet getrennt. Doch ist der M. Legnone fast 700 m höher als der Tamaro. Vor allem aber setzt er sich im Osten ohne tiefe Einsattelung in das ausgedehnte Kettensystem der Orobischen- und Bergamasker-Alpen fort, welche *P. pedestris* während der ipsothermischen Periode der Postglazialzeit günstige Refugien boten.

Dagegen steht das spindelförmige Massiv der Grigna — ähnlich wie der Tamaro — völlig isoliert da. Es wird im Westen durch den See, im Osten durch die tiefe Furche der Valsassina und Val del Gerenzone von allen benachbarten Gebirgszügen getrennt. Während aber der Tamaro den Mittelpunkt eines MDR bildete, war zum mindesten der nördliche Teil des Grignamassivs von Eis bedeckt. Man muss annehmen, dass *P. pedestris* die für sie ungünstigen klimatischen Bedingungen der ipsothermischen Periode in der Gipfelregion der Grigna selbst, vor allem im Gebiet des grossen Kars auf der Nordostflanke, über-

dauerte und von dort aus in der katathermischen Periode verlorengegangenes tieferliegendes Gebiet wiederbesiedeln konnte.

Diese Darlegungen zeigen, dass die Populationen am Südrand der Alpen zum Teil noch heute mit jener des ehemals stark devastierten zentralalpinen Raumes verbunden, zum Teil in inselartigen kleineren oder grösseren Arealen von diesem getrennt sind. Wann die Aufsplitterung des einst zusammenhängenden Areals stattgefunden hat, steht nicht fest. Mit der Möglichkeit, dass sich gewisse Populationen in einer Zwischeneiszeit, vielleicht auch noch in der anathermischen Phase der Postglazialzeit vermischten, muss gerechnet werden.

Die in der insubrischen Region und östlich des Lago di Como lebenden Populationen unterscheiden sich von solchen zentralalpiner Täler (Engadin, Hinterrhein, Gotthard, Wallis) nicht nur durch lebhaftere Färbung, sondern auch durch morphologische Merkmale: vor allem durch das Längenbreitenverhältnis der Flügelstummel. Man ist geneigt anzunehmen, dass sich in den MDR der insubrischen Region — ähnlich wie auf den Appenninketten — durch Mutation und unter dem Einfluss von Isolation und Selektion besondere geographische Rassen differenzieren konnten, wie dies von anderen Pflanzen- und Tierarten bekannt ist. Merkwürdigerweise zeigen aber nicht nur die in isolierten Arealen lebenden Populationen, sondern auch jene, welche noch heute mit dem zentralalpinen Gebiet verbunden ist, diese abweichenden Merkmale.

Zur Klärung der Frage, ob diese auf Modifikationen beruhen, also ökologisch bedingt, oder — was wahrscheinlicher ist — auf Mutationen zurückzuführen sind, wird es notwendig sein, die Nachforschungen auf benachbarte Alpenrandketten (vor allem die Bergamaskeralpen) auszudehnen und an grösseren Serien nicht nur das Längenbreitenverhältnis der Flügelstummel, sondern vor allem auch die Gestalt der männlichen Kopulationsorgane vergleichend zu untersuchen.

### **Über die Verbreitung von *Antaxius difformis* BRUNNER v. W. und die Wiederbesiedelung devastierter Gebiete**

Man nimmt an, dass die MDR als Zentren wirkten, von denen aus in der Postglazialzeit die Wiederbesiedelung der devastierten Gebiete ihren Anfang nahm, und dass die Fauna dieser Gebiete um so reicher sei, je näher sie an MDR liegen.

Das zu den extrem devastierten Gebieten gehörende Engadin liegt in der Luftlinie gemessen nur etwa 70–100 km von den MDR der Bergamaskeralpen und der insubrischen Region entfernt. Man ist deshalb überrascht, dass die Zahl der Insektenarten, von denen angenommen werden kann, dass sie von MDR aus in der Postglazialzeit ins Engadin ein- oder zurückwanderten, klein ist.

*Antaxius difformis* BRUNNER v. W. ist eine der wenigen Orthopteren-

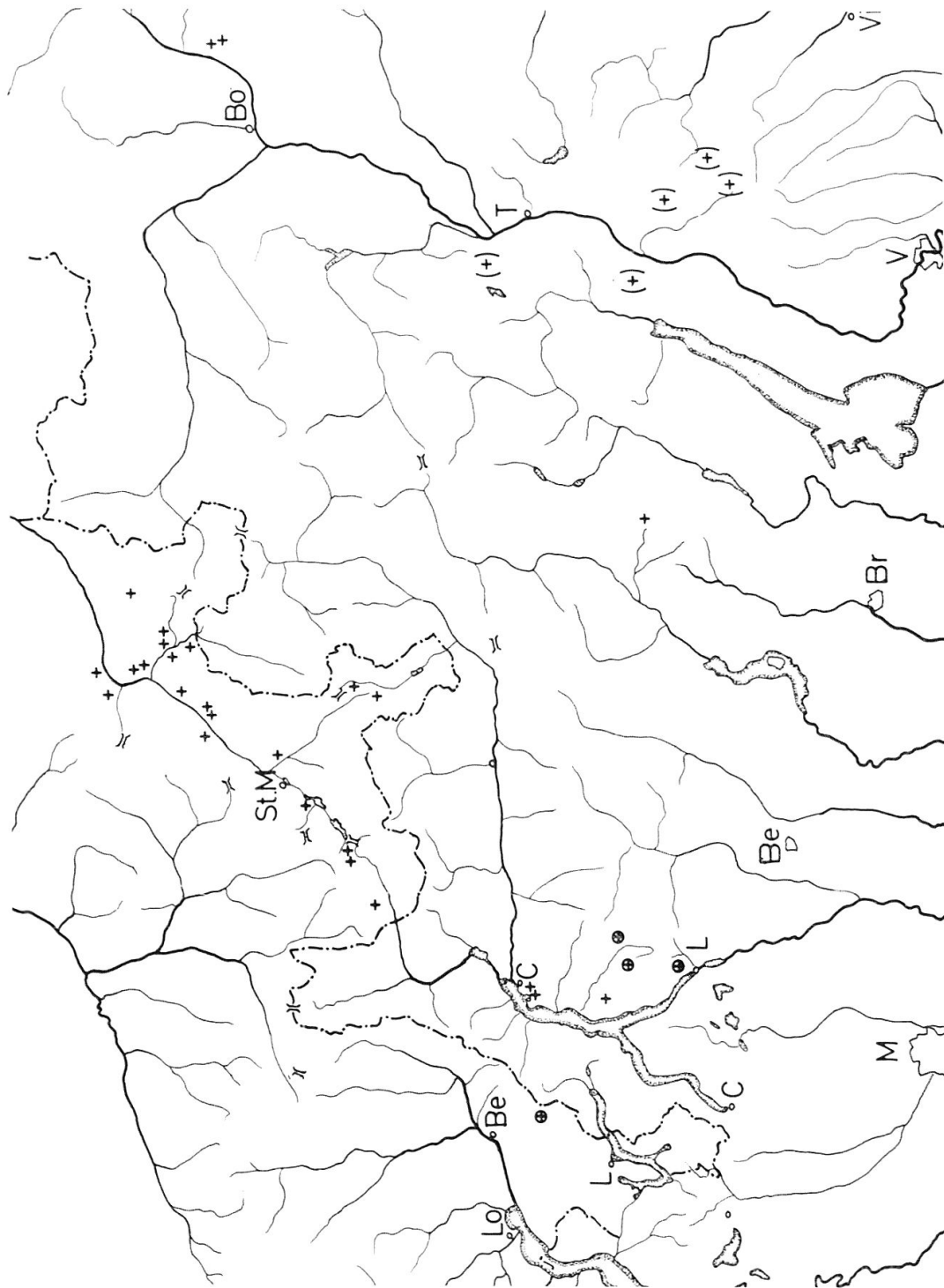


Fig. 4. Fundorte von *A. difformis* BRUNNER v. W. im Engadin, Bergell und Puschlav, in der insubrischen Region, in den Brescianeralpen, im Trentino und in Südtirol. + Fundorte ausserhalb; ⊕ Fundorte innerhalb von ehemaligen Massifs de Refuge; (+) unbestimmt.

arten, die nur in den Alpen vorkommen, und zwar nur auf ihrer Südseite. Der westlichste bis heute bekannte Fundort liegt im Biellese, östlich von Torino; die östlichsten Fundorte liegen in den Karawanken und Julischen Alpen (vergl. HARZ, 1962). Fig. 4 gibt Überblick über die bis heute bekannten Fundorte im Engadin und seinen Nachbar-tälern (Poschiavo, Bregaglia), in der insubrischen Region, in den Brescianeralpen, im Trentino und Alto Adige. Die eingekreisten Fundorte liegen im Gebiet ehemaliger MDR (bei den eingeklammerten im Trentino ist dies fraglich); die nichteingekreisten Fundorte liegen ausserhalb von MDR in eiszeitlich devastierten Gebieten. Im Bereich von MDR fand ich *A. difformis* am Camoghè (2100 m), an den Süd- und Südosthängen der Grigna (1400–1650 m), auf den Höhenzügen, welche die Valsassina im Osten begrenzen (Piani di Bobbio, 1550–1700 m). Ausserhalb von MDR fand ich sie auf der Nordseite der Grigna settentrionale über dem Rif. Monza in einer durch Rundhöcker und Kare glazial gezeichneten Landschaft (1750–1850 m), am M. Legnoncino über Dorio (1220–1714 m), an verschiedenen Stellen in der Val Bregaglia (A. Cavio, 1850–1900 m; Val Maroz und Pilagraben, 1630–2000 m), auf der Südseite des Berninapasses (1600–2050 m), am Passo Croce Domini in den Brescianeralpen (1850 m) sowie an zahlreichen Fundorten im Ober- und Unterengadin (1450–2000 m), also mitten im extrem devastierten Gebiet.

Dieses Verbreitungsbild zeigt, dass es *A. difformis* — im Gegensatz zu *E. bormansi* — gelungen ist, die Grenzen der MDR, in denen sie die Eiszeiten überdauerte, in der Nacheiszeit zu überschreiten, in benachbarte Gebiete einzuwandern und bis ins Engadin vorzustossen. *Antaxius difformis* ist eine thermoxerophile Art. Sie fand in dem durch kontinentales Klima ausgezeichneten Hochtal günstige Lebensbedingungen und konnte sich hier optimal entwickeln und bis zum heutigen Tag in starken Populationen halten. Die Frage, ob die Einwanderung von Westen her, aus den MDR der insubrischen Region oder von Osten her, aus jenen des Trentino oder aus beiden erfolgte, ist von untergeordneter Bedeutung. Im Münstertal und Vintschgau konnte sie noch nicht nachgewiesen werden.

Im Gegensatz zu der am Südrand der Alpen in der Flaumeichen-Kastanienwaldstufe viel häufigeren *A. pedestris*, die in Reliktpopulationen im untersten Unterengadin und Churer Rheintal vorkommt, ist es *A. difformis* offenbar nicht gelungen, den Alpenkamm nach Norden zu überschreiten. Zum mindesten konnte sie bis jetzt nördlich der Inn-Rhein-Wasserscheide nirgends festgestellt werden. Es muss allerdings mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass ihr Fehlen in Mittelbünden ökologisch bedingt ist, wird doch die unter atlantischem Klimaeinfluss stehende Nordabdachung der Alpen viel stärker befeuchtet als das im Regenschatten liegende Engadin.

Warum ist die Zahl der Insektenarten, welche die Eiszeiten in MDR überdauerten und von dort aus in devastierte Gebiete einwanderten,

nicht grösser? Diese Frage wurde oft gestellt. Alle Antworten, die darauf gegeben werden können, haben hypothetischen Charakter.

Es wird darauf hingewiesen, dass ein grosser Prozentsatz der in den MDR lebenden Arten kurzflügelig sei. Dies gilt nicht nur für die Orthoptera, sondern auch für andere Insektengruppen (z. B. Käfer, Limnobiiden). Man ist geneigt anzunehmen, dass in den räumlich begrenzten, von Eisströmen umflossenen MDR — ähnlich wie auf windumtosten Inseln — geflügelte Arten immer wieder über die Grenzen ihres Areals hinausgetragen und durch Selektion ausgemerzt wurden, während flugunfähige, schwerfällige Arten in Bodennähe Schutz fanden. Diese Hypothese wird durch die Feststellung gestützt, dass auch heute die in der alpinen Stufe über der Waldgrenze lebenden Arten zu grossem Teil zurückgebildete Flügel haben und sich bei ungünstigen Witterungsbedingungen in Bodennähe unter Flechten und im Geäst von Alpenrosen und Wachholderbüschen verkriechen, wo sie selbst Schneefälle und Temperaturen unter 0° überdauern. Bei Ciuoschel im Engadin fand ich auf 1800 m in einem schneearmen Winter beim Suchen nach *Chionea* einmal am Weihnachtstag im Wachholdergestrüpp ein lebendes Weibchen von *Podisma pedestris* und ein solches von *Ch. longicornis*! LA GRECA (1951) weist darauf hin, dass auch der weniger intensive Energiebedarf und Stoffwechsel flugunfähiger Formen dazu beigetragen haben könnte, diesen zu ermöglichen, die Unbilden der Eiszeit in den MDR zu überdauern. So interessant die Frage nach den Gründen der Kurzflügeligkeit ist — in diesem Zusammenhang ist lediglich die Tatsache wichtig, dass ein grosser Prozentsatz der Arten, die in MDR überdauerten, kurzflügelig war. Es leuchtet ein, dass es für solche wenig bewegliche Arten schwerer sein musste, ihr Areal in der Nacheiszeit durch aktive Wanderung zu erweitern als für gute Flieger. Gerade das Beispiel von *Antaxius pedestris* und *Podisma pedestris* zeigt aber, dass dies nicht allgemein der Fall war — immer unter der Voraussetzung, dass die ökologischen Bedingungen in den durchwanderten Gebieten den Anforderungen der betreffenden Arten genügten.

Eine andere Hypothese geht von der Annahme aus, dass nur eurytherme und besonders kaltstenotherme Arten die Eiszeiten in den MDR überdauern konnten. Als in der Postglazialzeit das Klima milder wurde, mussten solche Arten — wie bereits dargelegt wurde — das Bestreben haben, nach oben zu wandern, sicher nicht in umgekehrter Richtung hangabwärts. Ihre an sich schon kleinen Areale wurden somit eingeengt, nicht erweitert. Tiefeingeschnittene Täler mussten für sie unüberwindliche Hindernisse darstellen. Nun ist aber gerade das Engadin von den in Betracht kommenden MDR durch sehr tiefe Talfurchen getrennt, von jenen der insubrischen Region durch die tief ins Alpeninnere vorstossende Furche des Lago di Como und des Piano di Chiavenna; von den MDR der Bergamaskeralpen durch das ebenfalls tief eingeschnittene rechtwinklig dazu verlaufende Veltlin.

Diese und ähnliche Hypothesen vermögen nicht voll zu befriedigen. Man muss sich bei der Beurteilung der zur Diskussion stehenden Frage stets bewusst bleiben, dass die Tatsache, dass gewisse Arten heute in MDR vorkommen, in devastierten Gebieten, also z. B. im Engadin, aber fehlen, noch keineswegs Beweis dafür ist, dass ihnen die Einwanderung in der Postglazialzeit nicht gelang. Das Vorkommen gewisser thermoxerophiler Arten (z. B. *Antaxius pedestris*, *Oecanthus pellucens*, *Calliptamus italicus*) in Föhntälern am nördlichen Alpenrand zeigt, dass es solchen Arten in der ipsothermischen Periode der Postglazialzeit offenbar gelang, selbst hohe Gebirgszüge zu überschreiten und ihr Areal stark zu erweitern, dass sie sich aber beim Kühlerwerden des Klimas nur mehr an wenigen, klimatisch begünstigten Standorten halten konnten und im dazwischenliegenden Gebiet vernichtet wurden. Die klimatischen Bedingungen haben sich auch im Engadin im Lauf der Postglazialzeit wiederholt grundlegend geändert. Die heutigen Lebensbedingungen in diesem durch kontinentales Klima ausgezeichneten, niederschlagsarmen Hochtal, weichen ganz erheblich von jenen der stark besonnten, aber auch stark befeuchteten insubrischen Region ab. Mit der Möglichkeit, dass gewisse Arten in der ipsothermischen Periode ins Engadin einwanderten, dass sie aber heute in diesem Tal keine ihnen zusagenden Lebensbedingungen mehr finden, dass ihr Fehlen somit ökologisch bedingt ist, muss gerechnet werden.

#### LITERATURVERZEICHNIS

- BACCETTI, B., 1954. *Note su alcuni Ortotteri di alta montagna*. Redia XXXIX.  
 — 1955. *Precisazioni sistematiche sulla Podisma pedestris pedestris L.* Redia XL.  
 — 1957. *Osservazioni zoogeografiche e cariologiche sul genere Podisma*. Redia XLII.  
 — 1958. *Indagini sugli Ortotteri del Gran Sasso d'Italia*. Redia XLIII.  
 — 1963. *Ricerche sugli Ortotteroidei dell'Appennino ligure orientale*. Redia XLVIII.  
 DREUX, P., 1962. *Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes Françaises*. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris.  
 FRUHSTORFER, H. 1921. *Die Orthopteren der Schweiz und der Nachbarländer auf geographischer sowie ökologischer Grundlage mit Berücksichtigung der fossilen Arten*. Archiv f. Naturg., 87, Abt. A, 5. Heft.  
 GALVAGNI, A. 1950. *Contributo alla conoscenza dell'Ortotterofauna del Trentino e del Veneto*. Boll. Soc. Ent. Ital. LXXX.  
 HARZ, K., 1957. *Die Orthopteren Mitteleuropas*. Gustav Fischer Verlag, Jena.  
 — 1960. *Die Geradflügler oder Orthopteren*. Die Tierwelt Deutschlands. Gustav Fischer Verlag, Jena.  
 — 1962. *Orthopterologische Beiträge IV: Zur Revision der Gattung Antaxius BR.* Nachrichtenblatt Bayer. Entomolog. 11, N. 5, 6 u. 7.  
 — 1966. *La chicharra Ehippiger ehippiger FIEB. y sus razas*. Graellsia XXII.  
 HOFMÄNNER, B., 1951. *Die Geradflügler des Schweizerischen Nationalparkes und der angrenzenden Gebiete*. Erg. wiss. Unters. schweiz. Nationalp. III, 25.  
 HOLDHAUS, K., 1954. *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas*. Abh. Zool. Bot. Ges. Wien, XVIII.

- IMHOF, E., 1965. *Schweizerischer Mittelschulatlas*, Zürich.
- LA GRECA, M., 1951. *Sulla distribuzione ed origine della fauna ortotterologica degli Appennini*. Ann. Ist. Mus. Zool. Un. Napoli, III, N. 6.
- 1954. *Le Cophopodisma dell'Appennino ed il loro differenziamento infraspecifico*. Ann. Ist. Mus. Zool. Un. Napoli, VI, N. 7.
- 1955. *Influenza delle variazioni climatiche del Quaternario sul popolamento entomologico d'alta montagna*. Boll. Zool. XXII.
- 1962. *Sul significato della presenza di forme brachittere nel popolamento entomologico delle alte montagne*. Verh. Deut. Zool. Ges. Wien.
- 1966. *Origine degli Ortotteri appenninici di alta quota*. Rendic. Acc. Naz. Ital. Entomol. XIII.
- NADIG, A., 1931. *Zur Orthopterenfauna Graubündens*. Jahresb. Naturf. Ges. Graubd. LXIX.
- 1959. *Über Podisma pedestris und andere ökologisch und zoogeographisch interessante Orthopterenfunde in den Apuanischen Alpen*. Jahresb. Naturf. Ges. Graubd. LXXXVIII.
- 1960. *Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren der Schweiz und angrenzender Gebiete. I. Neubeschreibung von Ephippiger bormansi* BRUNNER VON WATTENWYL. Mitt. Schw. Ent. Ges. XXXIII, H. 1.
- 1961. *Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren der Schweiz und angrenzender Gebiete. II neue und wenig bekannte Formen aus der insubrischen Region*. Mitt. Schw. Ent. Ges. XXXIV, N. 3.
- SALFI, M., 1935. *Su alcune specie del genere Podisma* LATR. Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Portici XXVIII.
- RAMME, W., 1951. *Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien*. Mitt. Zool. Mus. Berlin 27.
- RENSCH, B., 1954. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Die transspezifische Evolution. Ferd. Enke Verlag Stuttgart.
- ZEUNER, F., 1931. *Die Orthopterenfauna des Tessins (mit kritischen Bemerkungen zu H. FRUHSTORFER, die Orthopteren der Schweiz)*. Deut. Ent. Zeitschr.