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

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 81 (2008)

Heft: 1-2

Artikel: Habitatnutzung und Nahrung der Feldheuschrecken Sphingonotus caerulans (Linnaeus, 1767) und Oedipoda caerulescens (Linnaeus, 1758) (Caelifera, Acrididae) in zwei verschiedenen Zonationstypen im Pfynwald (VS, Schweiz)

Autor: Jaun-Holderegger, Barbara / Zettel, Jürg

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-402956

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: 15.10.2025

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
81: 17–38, 2008

Habitatnutzung und Nahrung der Feldheuschrecken *Sphingonotus caerulans* (Linnaeus, 1767) und *Oedipoda caerulescens* (Linnaeus, 1758) (Caelifera, Acrididae) in zwei verschiedenen Zonationstypen im Pfynwald (VS, Schweiz)

BARBARA JAUN-HOLDEREGGER[1] & JÜRG ZETTEL[2]

[1] Niederliweg 10, CH-3700 Spiez
[2] Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstr. 6, CH-3012 Bern; juerg.zettel@zos.unibe.ch

Habitat usage and food resources of the acridid species Sphingonotus caerulans (Linnaeus, 1767) and Oedipoda caerulescens (Linnaeus, 1758) within two vegetation zones of the Pfynwald (Valais, Switzerland). – At Pfynwald a severe flood created a large gravel area in 1993. In 1998 *Sphingonotus caerulans* (Linnaeus, 1767) was still the only species colonizing this area. *Oedipoda caerulescens* (Linnaeus, 1758) remained in the adjacent steppe. *S. caerulans* preferred a plant cover of < 10 %, *O. caerulescens* of 30–80 %. 215 *S. caerulans* and 93 *O. caerulescens* were individually marked, with colour dots on the pronotum as well as with a reflective flag at a hind femur. During the day 67 % of *S. caerulans* were recaptured and 44 % of *O. caerulescens*; during night with the aid of the reflecting flags these numbers increased to 71 % and up to 84 %, respectively.

Mean abundance was 2.1 ind. / 100 m^2 for *S. caerulans* on the gravel and 2.3 ind. / 100 m^2 for *O. caerulescens* in the steppe. In the latter it decreased after the second instar to 0.5 ind. / 100 m^2. *S. caerulans* covered larger distances per day than *O. caerulescens*: 4.8 m (♂♂) to 6.8 m (♀♀) and for larvae even up to 11.3 m / day (L4 ♀♀). In *O. caerulescens* males showed higher mobility in a late stage: means for ♂♂ 3.5 m, for ♀♀ 1.7 m / day. At night, up to 64 % of *S. caerulans* stayed above ground in the vegetation; although this phenomenon was not correlated with weather conditions, it can be considered as a preadaptation to life in a habitat on risk of inundations.

The diet composition was analyzed by faecal analysis. *O. caerulescens* preferred *Astragalus onobrychis* (51.6 %). Insect remains were present only in the faeces of 10 % of the L4-♀♀ and the adults. *S. caerulans* most frequently fed on the moss *Tortella inclinata* (36.25 %, weighted frequency), *Anthyllis vulneraria* (9.31 %), *Salix elaeagnos* (8.87 %) and *A. onobrychis* (4.9 %), *T. inclinata* and *A. onobrychis* being preferred food items. Insect remains were found in 30–70 % of the faeces of all instars and adult sexes. This fact may indicate the importance of animal food in a pioneer habitat with very scarce vegetation.

Key words: Caelifera Acrididae, Habitat, Mobilität, Nahrung, Kotanalyse

EINLEITUNG

Im Rottensand wurde die Heuschreckenfauna bereits 1996 in den unterschiedlichen, durch die Überschwemmung von 1993 entstandenen Zonationstypen untersucht (Müller 1998). Dabei erwies sich *Sphingonotus caerulans* als einzige Art, die das frühe Sukzessionsstadium der neuen Schotterfläche, mit einer Abundanz von 1 Ind. / 100 m^2, besiedelte. Im Steppenbereich wurde *S. caerulans* nur an extrem vegetationsarmen Stellen gefunden. Im Gegensatz dazu war *Oedipoda caerulescens* eine der dominanten Arten auf den sandigen Steppenflächen, zusammen mit *Chorthippus vagans* (Eversmann, 1848) und *Ch. mollis* (Charpentier, 1825), und drang nur bis in den Übergangsbereich zum Schotter vor. In mehreren anderen Teilen des

Pfynwaldes (spätere Sukzessionsstadien) kommen aber *S. caerulans* und *O. caerulescens* syntop vor, was den Angaben von Bellmann (2006) und Harz (1957) entspricht. Diese Differenzen zeigen, dass das Lokalklima und die Vegetationstruktur die Habitatwahl beeinflussen. Abgesehen vom Mikroklima der bodennahen Luftschichten ist laut Sänger (1977) die Raumstruktur der bestimmende Faktor für die Habitatbindung der Heuschrecken, unabhängig von der vorhandenen Pflanzengesellschaft (Ingrisch & Köhler 1998). Es stellte sich deshalb die Frage, inwiefern sich die beiden Arten im Laufe der Habitatsukzession in ihren Ansprüchen bezüglich Pflanzendeckung unterscheiden.

Fast alle Heuschreckenarten sind in sämtlichen Entwicklungsstadien in gewissem Grade herbivor. Während der Entwicklung verändert sich der Bedarf an bestimmten Elementen und Nährstoffen, so dass sich sowohl das Nahrungsspektrum als auch die aufgenommene Menge des jeweiligen Nahrungstyps verändern kann. Bei vielen Acridoidea ist fakultativer Kannibalismus bekannt (Bernays & Simpson 1990). Für die meisten Tettigonioidea (mit Ausnahme der rein herbivoren Phaneropterinae) gelten sowohl Pflanzen als auch Arthropoden als essentielle Nahrung, bei Grylloidea scheint Kannibalismus obligatorisch zu sein. Das Fressen von toten Artgenossen wurde bei verschiedenen Arten beobachtet, auch bei den graminivoren Gomphocerinae (Ingrisch & Köhler 1998). Da die Acridoidea keine zum Fangen von lebender Beute spezialisierten Extremitäten besitzen, wird angenommen, dass sie nur tote oder sich träge bewegende Tiere fressen können. *S. caerulans* und *O. caerulescens* wurden nach der Morphologie ihrer Mundwerkzeuge als ambivor (von Gräsern und Kräutern lebend) bezeichnet. Bei *O. caerulescens* wurden Nahrungspflanzen aus einem breiten Spektrum der Familien Fabaceae, Apiaceae, Scrophulariaceae, Asteraceae und Poaceae nachgewiesen (Kaufmann 1965; Merkel 1980; Ingrisch & Köhler 1998); Merkel (1980) fand eine Bevorzugung von *Lolium perenne* und *Rumex acetosella*, während Kaufmann (1965) feststellte, dass die Art eine ausschliessliche Fütterung mit Gräsern nicht überlebt. Für *S. caerulans* sind, entsprechend dem Pioniercharakter der bevorzugten Habitattypen, fast ausschliesslich Gräser (*Festuca*, *Agropyron*, *Poa*, *Dactylis*, *Setaria*, *Lolium*, *Deschampsia*, *Avenella*), selten Kräuter (*Rumex*) als Nahrungspflanzen bekannt (Merkel 1980; Detzel 1998). Eine von Müller (1998) im Rottensand durchgeführte Pilotstudie mit Kotanalyse ergab, dass sich *S. caerulans* nicht nur von Pflanzen (*Astragalus onobrychis*, *Erucastrum nasturtiifolium*, *Rumex scutatus*, *Salix elaeagnos*, Moose) sondern auch von Arthropoden ernährt.

Im Rahmen eines neuen Hochwasserschutzkonzeptes soll der Rhone in Zukunft ein Teil ihrer natürlichen Dynamik zurückgegeben werden. Die vorliegende Untersuchung ist Teil eines langfristigen Forschungsprojekts, das mit aktuellen Daten die Auswirkungen der erwarteten Flussdynamik auf verschiedene Insekten abzuschätzen und somit Grundlagen für ein geeignetes Habitatmanagement bereitstellen soll. Im weiteren sollten mit dieser Arbeit die Nahrungsspektren von *S. caerulans* und *O. caerulescens* im Rottensand bestimmt und verglichen werden. Hierzu stellte sich insbesondere die Frage, in welchem Masse die beiden Arten bei spärlichem Pflanzenangebot tierische Nahrung aufnehmen, und wie das z. T. sehr spärliche Nahrungsangebot genutzt wird.

MATERIAL UND METHODEN

Untersuchungsflächen

Die Untersuchung wurde von Mai bis September 1998 im Rottensand durchgeführt, der als Teil des Pfynwaldes (Zentralwallis, Schweiz) auf 570 m. ü. NN in der Talsohle des Rhonetals liegt. Aufgrund der inneralpinen Lage ist die Region gegen Niederschläge der atlantischen und mediterranen Tiefdruckzonen abgeschirmt (Werner 1985), so dass ein kontinentales Klima mit warmen, trockenen Sommern und ausgeprägten diurnalen und saisonalen Temperaturamplituden vorherrscht (Zehnder & Zettel 1999). Mai und August 1998 waren mit 35 % und 21 % des langjährigen Niederschlagsmittels ausgesprochen trockene Monate (Schweizerische Meteorologische Anstalt SMA, Station Sion).

Vor der Eindämmung der Rhone war der Rottensand ein dynamisches Auengebiet, auf dessen sich verändernden Sandbänken und Kiesflächen regelmässig neue Pionierhabitate entstanden. Heute stellen die offenen Geländeteile eine Trockenaue mit artenreicher Steppe (*Stipo-Poion carniolicae*) dar, die jedoch vom sich ausbreitenden Föhrenwald zunehmend verdrängt wird (Werner 1985; Bille & Werner 1986). Im September 1993 durchbrach die Rhone während eines Extremhochwassers den Damm und überflutete grosse Teile des Rottensands, worauf 6 ha Föhrenwald- resp. Steppengebiet durch Abschwemmung und Überdeckung mit Geröll und Sand in eine Rohbodenfläche verwandelt wurden (nach der Datenaufnahme für die vorliegende Studie kam es im Herbst 2000 nochmals zu einer grossflächigen Überschwemmung).

Die Untersuchung erfolgte auf zwei verschiedenen Zonationstypen, auf denen möglichst grosse und homogene Flächen festgelegt wurden. Die **Geröllfläche GE** (40 x 110 m = 4400 m^2) lag inmitten des von der Überschwemmung am stärksten veränderten Gebiets. *S. caerulans* hatte als bisher einzige Heuschreckenart die gesamte Geröllzone besiedelt. Die sehr spärliche Pioniervegetation bestand zur Zeit der Aufnahmen (1998) hauptsächlich aus Schösslingen von *Populus nigra*, *Salix elaeagnos*, *S. purpurea*, *Pinus sylvestris* und zahlreichen angeschwemmten, niedrig wachsenden Pionier- und Alpenpflanzen; die Gesamtdeckung betrug in der Regel wenige Prozent. Bei den Vegetationserhebungen wurde das Moos *Tortella inclinata* übergangen, was auf seinen unauffälligen, niedrigen Wuchs (3–5 mm) und sein kryptisches Vorkommen in Geröllritzen zurückzuführen ist. Die Temperaturen wurden stündlich mit einem Grant Squirrel Thermologger (SQ-1204) aufgezeichnet. Die mittlere Tagesmaximaltemperatur der Bodenoberfläche betrug zwischen 16. Juni und 7. September 42.9 °C, die mittlere Tiefsttemperatur 14.2 °C. Auf der Bodenoberfläche wurden Spitzenwerte von über 54 °C registriert.

Auf der **Steppenfläche ST** (40 x 80 m = 3200 m^2) war *O. caerulescens* eine der dominanten Heuschreckenarten. Die Fläche lag weiter vom Rhoneufer entfernt als GE; während des Hochwassers wurde sie teilweise von Sand bedeckt, aber die ursprüngliche Steppenvegetation drang bereits kurz nach der Überschwemmung wieder durch diese Ablagerungen. Die Gesamtdeckung der Vegetation (ohne Moose) betrug ca. 30 %, dominant waren *Stipa pennata* und die übrigen Gräser mit 27 % Deckung; der Deckungsgrad von *Tortella inclinata* betrug ca. 10 %. Ein Schottersträsschen durchquerte diese Fläche. Die mittleren Maximal- und Minimaltem-

peraturen auf der Bodenoberfläche lagen bei 47.5 °C resp. 11.9 °C. Die höchste Temperatur von 65 °C wurde am 13. Juli gemessen.

Auf den beiden Untersuchungsflächen wurde mit reflektierenden Stäben ein 10 x 10 m-Raster ausgesteckt. Wie bereits in anderen Untersuchungen zur Mobilität (Walter 1994; Zöller 1995) wurden die 10 x 10 m-Quadrate zur Erhöhung der Lokalisierungsgenauigkeit optisch in vier 5 x 5 m-Quadrate unterteilt, so dass die Minimaldistanz zwischen zwei Beobachtungspunkten 5 m betrug. Die Absuche auf ST begann am 24. Mai, wurde aber aufgrund der geringen Anzahl Fänge erst am 24. Juni fortgesetzt. Die erste Absuche auf GE erfolgte am 23. Juni.

Habitatnutzung

Fang - Wiederfang, Markierung — Einmal pro Woche wurden die Quadrate der Untersuchungsflächen schleifenförmig begangen. Da die Tiere wegen ihrer kryptischen Färbung nur bei Bewegung wahrgenommen werden können, wurden sie aufgescheucht und anschliessend mit einem Kescher eingefangen. Um Verletzungen der Tiere während der Markierung zu vermeiden, wurden sie kurz mit CO_2 betäubt. Mit einem lichtbeständigen Lackstift (edding 780) wurde auf dem Pronotum ein individueller Punktcode aufgebracht (nach Buchweitz & Walter 1992). Da der Wiederfang mit Hilfe von Reflektormarkierungen bei Nacht viel effizienter ist (geringe Fluchtgefahr der Heuschrecken), wurde eine kleine Fahne aus selbstklebender Reflektorfolie (3M Scotchlite 8850) am rechten hinteren Femur angebracht (nach Heller & Helversen 1990). In offenen Lebensräumen ermöglicht diese Markierung einfache Wiederfunde bei Dunkelheit, da sogar nur 2 mm^2 grosse Stücke mit einer Stirnlampe aus 30–40 m wahrgenommen werden können. Bei Larven der frühen Stadien (L1–L3) wurden Streifen von ca. 2 mm^2 auf beide Femur-Aussenseiten geklebt. Nach der Markierung wurden die Tiere an der Stelle im Fundquadrat freigelassen, wo sie das erste Mal gesehen worden waren. Damit sie bei ihrer Freilassung nicht sofort flohen, wurden sie vorher während einiger Minuten in einer Kühlbox abgekühlt.

Das systematische nächtliche Absuchen der Flächen nach markierten Heuschrecken erfolgte zweimal pro Woche, an nicht aufeinander folgenden Tagen. Nebst der individuellen Nummer der Tiere wurden auch Fundort und Aufenthaltsort sowie dessen Struktur notiert. Folgende Kategorien wurden unterschieden:

- Sand, Kies und Steine bis zu einer Grösse von 15 cm.
- grössere Steine und am Boden liegende flache Pflanzenteile und Holzstücke.
- Pflanzen und Holzstücke, auf denen sich die Heuschrecken 2–20 cm über dem Boden befanden.
- Pflanzen, auf denen sich die Heuschrecken mehr als 20 cm über dem Boden befanden.

Tiere, die sich an Stellen der beiden letzten Kategorien aufhielten, wurden als kletternd eingestuft. Für die vorliegende Auswertung wurden je die beiden ersten und die beiden letzten Kategorien zusammengefasst. Da die Reflektormarkierung eine normale Häutung zulässt, wurden oft einzelne Folienstücke und solche an Larven-Exuvien gefunden. Falls sich der Punktcode darauf noch entziffern liess, wurde das Fundquadrat als letzter Beobachtungspunkt des Tieres aufgenommen, andernfalls wurde nur das Fundquadrat des Folienstücks registriert. Beobachtungen von

bereits markierten Tieren während dem Absuchen am Tag wurden ebenfalls als Wiederfunde klassiert.

Beziehung zwischen Vegetationsdeckung und Heuschreckenabundanz — Zur Abundanzberechnung dienten die tagsüber aufgenommenen Daten. Die Larvalstadien wurden nach Oschmann (1969) bestimmt. Nur bei *Oedipoda caerulescens* fanden wir L1, die aber für die Auswertungen mit den L2 gepoolt wurden. Das Geschlecht wurde nur bei L4 und den Imagines bestimmt.

Für die Ermittlung der Abundanz in Abhängigkeit vom Deckungsgrad der Vegetation wurden ausschliesslich diejenigen 5 x 5 m-Quadrate berücksichtigt, die bei allen Durchgängen abgesucht worden waren, was aus meteorologischen und zeitlichen Gründen nicht für alle Teilflächen der Fall war (GE: n = 40; ST: n = 24). Für jedes Quadrat wurde die mittlere Abundanz pro Absuche berechnet. Der Schattenwurf höher wachsender Büsche und Bäume wurde als Bedeckung mit in die Bestimmung des Pflanzendeckungsgrads einbezogen. Der Beschattung einer Fläche kommt insofern Bedeutung zu, als hohe Temperaturen und niedere Feuchtigkeit für die postembryonale Entwicklung fast aller Heuschreckenarten förderlich sind (Helfert & Sänger 1975; Ingrisch & Köhler 1998). Die Deckungsgrade der besiedelten Quadrate wurden mit einem Mann-Whitney-U-Test verglichen.

Mobilität — Für die Aussagen zur Mobilität wurden sämtliche Tages- und Nachtbeobachtungen beigezogen. Nach Samietz & Berger (1997) wurden vier Mobilitätsparameter verwendet:

1) Für die **maximale Wanderleistung** wurde jeweils nur dasjenige Tier pro Larvalstadium und Geschlecht ausgewählt, welches die höchste Summe von registrierten Einzeldistanzen (zwischen je zwei aufeinander folgenden Beobachtungsereignissen) aufwies.

2) Der **Aktionsradius** ist die Distanz zwischen den zwei am weitesten auseinander liegenden Fundorten eines Tieres. Für die Berechnung wurden nur Imagines berücksichtigt, die mindestens siebenmal beobachtet wurden. Damit die recht mobilen L4, die durchschnittlich weniger Beobachtungspunkte aufwiesen, in die Vergleiche miteinbezogen werden konnten, wurde auch der **mittlere Aktionsradius** berechnet. Er ist das arithmetische Mittel aller direkten Distanzen zwischen dem ersten und allen weiteren einzelnen Beobachtungspunkten eines Tieres. Dafür wurden alle Tiere verwendet, die mindestens 4 Beobachtungspunkte aufwiesen.

4) Für die Berechnung der **Tagesstrecken** konnten nur diejenigen Tiere verwendet werden, die in mindestens zwei aufeinander folgenden Nächten wiedergefangen wurden. Zu diesem Zweck wurden die Untersuchungsflächen vom 27. bis 30. Juli 1998 und vom 14. bis 18. September jede Nacht abgesucht. Die Mittelwerte der Tagesstrecken wurden pro Wiederfangphase getrennt berechnet.

Zur Berechnung der Gesamtwanderleistung und des Aktionsradius wurden das Geographische Informationssystem Idrisi (Version 2.00.000, Clark University) und das Kartenprogramm CartaLinx (Version 1.04, Clark University) verwendet. Die Mittelwerte wurden mit einem Mann-Whitney-U-Test verglichen.

Nahrungsanalysen

In allen Teilflächen erfolgte eine Vegetationsaufnahme nach Braun-Blanquet (1964, verändert nach Mühlenberg 1993), sofern darauf Tiere für die Kotentnahme

gefangen wurden. Für unsere Berechnungen rechneten wir die Deckungsklassen in mittlere Prozentwerte um (r und x = 0.1 %,1 = 5 %, 2m = 5 %, 2a = 10 %, 2b = 20 %, 3 = 40 %, 4 = 60 %). Es wurden ausschliesslich Pflanzenindividuen aufgenommen, welche grüne Teile auf einer geringeren Höhe als 10 cm über dem Boden aufwiesen und somit als Nahrung verfügbar waren. Für die Bestimmung der Pflanzen wurde Lauber & Wagner (1996) verwendet. In der Klasse «Dikotyle sp.» (vgl. Abb. 5 und 6) wurden diejenigen Arten zusammengefasst, die mit einer Häufigkeit von weniger als 5 % vorkamen oder im Kot mittels der vorliegenden Vergleichspräparate nicht bestimmt werden konnten.

Kotanalyse und Nahrungspräferenzen — Die zur Markierung eingefangenen Tiere wurden während 3 bis 5 Stunden in Plastikgefässen mit Gazedeckel und befeuchtetem Gipsboden im Schatten gehalten und anschliessend wieder freigelassen. Dabei fielen pro Individuum meist mehrere Kotstücke an, die zur weiteren Aufbewahrung während 8 Stunden bei 60–70 °C getrocknet wurden. Folgende Altersklassen wurden unterschieden: L1+2, L3, L4-♀, L4-♂, Imagines-♀♀ und Imagines-♂♂. Die Epidermisfragmente in den Kotstücken wurden nach Zettel (1974) präpariert und in Dauerpräparate eingeschlossen. Vergleichspräparate der häufigen Pflanzen und der potenziellen Nahrungspflanzen der Heuschrecken wurden nach der gleichen Methode hergestellt. Die präparierten Epidermisstücke wurden unter dem Lichtmikroskop (400 x) bestimmt. Jede in der Kotprobe gefundene Pflanzenart wurde in eine der Anteilsklassen 1–3 eingeteilt: 1 = < 30 %, 2 = 30 – 60 %, 3 = > 60 % aller Stücke.

Für jeden Datensatz wurde eine gewichtete Frequenz der Nahrungspflanzen berechnet, indem ihre Anteile für jeden Datensatz summiert und gemittelt wurden. Fragmente tierischer Nahrung wurden registriert und die Unterschiede zwischen deren Häufigkeiten im Kot beider Arten mit einem Mann-Whitney-U-Test überprüft; eine genaue Bestimmung war nicht möglich.

Um die Bevorzugung bzw. Meidung einer Pflanzenart als Nahrung zu beurteilen, wurden ihre Anteile in der Vegetation und im Kot der Tiere verglichen. Dazu wurde für die Spektren der Nahrungspflanzen Manly's Alpha mit der Situation der «konstanten Beutepopulation» berechnet (Krebs 1989).

RESULTATE

Fang - Wiederfang, Markierung

Auf GE wurden insgesamt 215 *S. caerulans* (davon 145 Imagines) markiert. Bei 1282 Wiederfängen lag die Wiederfangrate rWf am Tag zwischen 0 (L2 und L3) und 67 % (adulte Männchen), in der Nacht erreichte sie ein Mittel von 71 %. 48.6 % aller Imagines wurden 1–4 mal wieder gefangen. Die Gruppe mit der höchsten rWf (96 %) waren die adulten Weibchen mit durchschnittlich 6.2 Wiederfängen pro Tier. Von den 25 markierten *S. caerulans* auf ST (19 Imagines) konnten in der Nacht alle mindestens einmal kontrolliert werden. Auf ST wurden 93 *O. caerulescens* markiert (davon 55 Imagines) und insgesamt 551 Wiederfänge verzeichnet. Die rWf lag tiefer als bei *S. caerulans* (tags maximal 44 % für die Imagines, nachts maximal 84 % für L4). 55.6 % aller Imagines wurden 1–4 mal wieder gefangen. Die Gruppe mit der höchsten rWf waren mit durchschnittlich 6.32 Wiederfängen pro Tier die adulten Männchen, der individuelle Höchstwert betrug 28.

Tab. 1: Nächtliche Aufenthaltsorte, aufgetrennt nach Höhe über der Bodenoberfläche (in % der Beobachtungen).

	S. caerulans		O. caerulescens	
	Larven (101)	Ad. (735)	Larven (137)	Ad. (299)
> 20 cm	4	3	0	0
2-20 cm	6	11	0	1
Bodenoberfläche	90	86	100	99

Bei beiden Arten wurden mehr adulte Männchen als Weibchen gefunden und markiert. Der Anteil *S. caerulans*-♂♂ in GE betrug 63 %, der Anteil *O. caerulescens*-♂♂ in ST 75 %. Für L4 war der Männchen-Anteil bei *S. caerulans* 39 % und bei *O. caerulescens* 48 %.

Einige Individuen der als terricol bekannten *S. caerulans* wurden nachts nicht auf dem Boden, sondern bis in 60 cm Höhe auf Pflanzen gefunden (Tab. 1). 14.3 % der nachts gefundenen Imagines und 10 % der Larven hielten sich mindestens 2 cm über dem Boden auf (Maximalwert 64 %). Im Gegensatz dazu konnten von *O. caerulescens* nur 1 % der Imagines und keine Larven an erhöhten Schlafplätzen gefunden werden. Eine Korrelation zwischen der Häufigkeit kletternder Tiere und schlechten Wetterbedingungen war nicht vorhanden.

Beziehung zwischen Vegetationsdeckung und Heuschreckenabundanz

Die von *S. caerulans* besiedelten Quadrate wiesen im Mittel mit 9.1 % eine signifikant geringere mittlere Vegetationsdeckung auf als die von *O. caerulescens* bewohnten (68.2 %) ($P < 0.001$).

S. caerulans bevorzugte offene und weitgehend vegetationsfreie Flächen (Abb. 1), mit den höchsten Abundanzen auf GE-Flächen mit 5 % Vegetation (Median: 1.33 Tiere / 100 m^2); bei einer Pflanzendeckung von über 10 % fehlte die Art. In der Steppe war *S. caerulans* zwar vorhanden, jedoch nur auf dem Kiesträsschen und seinen fast vegetationslosen Seitenrändern.

O. caerulescens fehlte auf GE, kam jedoch in allen Quadraten auf ST vor. Sie bevorzugte eine höhere Pflanzendeckung als *S. caerulans*, doch nahm die Populationsdichte wieder ab, sobald die Deckung 63 % überschritt (Abb. 2). Der höchste Deckungsgrad, bei dem *O. caerulescens* noch mit mehr als 0.4 Individuen / 100 m^2 gefunden wurde, lag bei 80 %.

Der Verlauf der mittleren Abundanzen war bei den zwei Arten verschieden: bei *S. caerulans* schwankte die Gesamtabundanz (inkl. Larven) über die ganze Saison um einen Mittelwert von 2.16 Ind. / 100 m^2, mit einem Einbruch auf 1.07 am 14. Juli, zur Zeit der Imaginalhäutung (Abb. 3). Der Mittelwert bei *O. caerulescens* war mit 2.3 Ind. / 100 m^2 gleich gross, jedoch nahm die Gesamtdichte ständig ab: am 23.6., zu Beginn der Aufnahmen, wurden 5.67 Larven / 100 m^2 erfasst, und bis Ende August sank die Zahl kontinuierlich ab auf ein Minimum von 0.4 Ind. / 100 m^2 (Abb. 4). Das Maximum der Imagines wurde bei *O. caerulescens* einen Monat früher (Anfang Juli) erreicht als bei *S. caerulans* (Anfang August).

Mobilität

S. caerulans erwies sich generell mobiler als *O. caerulescens*. Die Wanderleistungen, als Tagesstrecken betrachtet, waren bei Larven von *S. caerulans* um ein Vielfaches höher als bei *O. caerulescens* (Tab. 2). Durch die längere Beobachtungszeit resultierten jedoch bei den L2 und L3 von *O. caerulescens* grössere beobachtete Gesamtdistanzen. Die Imagines beider Arten wiesen einen signifikant grösseren mittleren Aktionsradius auf als die L4 (Tab. 3). Zwischen den Geschlechtern bestand kein signifikanter Unterschied; nur die Männchen von *O. caerulescens* zeigten tendenziell grössere mittlere Aktivitätsradien als die Weibchen.

Im Juli legten die Männchen und Weibchen von *S. caerulans* täglich signifikant grössere Strecken zurück als diejenigen von *O. caerulescens*. Bei *O. caerulescens* lagen die Werte im September signifikant höher als im Juli ($P < 0.001$ – $P = 0.005$) und unterschieden sich deshalb nicht mehr von denjenigen bei *S. caerulans*, welche sich kaum verändert hatten.

Nahrungsanalysen

Pflanzliche und tierische Nahrung — Von *S. caerulans* wurden 53 Kotproben aus GE analysiert, von *O. caerulescens* 54 aus ST.

S. caerulans (Abb. 5): der grösste Anteil der im Kot von gefundenen Epidermisfragmente stammte von *Tortella inclinata* (36.3 %,), vor den nächsthäufigen Arten *Anthyllis vulneraria* (9.3 %), *Salix elaeagnos* (8.9 %), *Gypsophila repens* (5.0 %) und *Astragalus onobrychis* (4.9 %). *T. inclinata* wurde von allen Altersklassen gefressen, Gräser (Anteil in der Vegetation 8 %) nur von Imagines. *Populus nigra* liess sich in keiner Probe nachweisen.

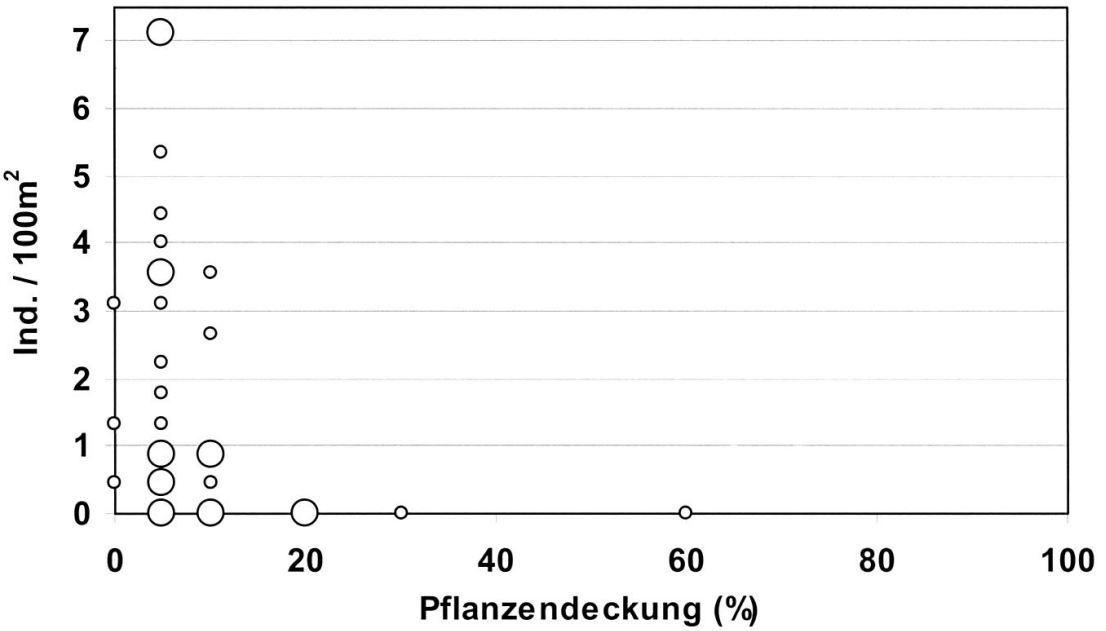

Abb. 1: Abundanzen von *S. caerulans* auf der Geröllfläche GE, in Abhängigkeit vom Deckungsgrad der Vegetation. Jeder Datenpunkt repräsentiert ein 5x5 m Quadrat. Bei deckungsgleichen Punkten: ○ = 1 Ind., ◯ = 2–4 Ind.

O. caerulescens (Abb. 6): die häufigste nachgewiesene Art war *A. onobrychis*. (in 51.6 % aller Proben, maximaler Anteil 69.2 % bei L3). *T. inclinata* und *Odontites luteus* waren mit 9.5 und 8.1 % vertreten; *O. luteus* wurde nur im Kot der L3 und der adulten Männchen gefunden. Alle anderen potenziellen Nahrungspflanzen waren nur in kleinen Anteilen zu finden. *Stipa pennata*, das die Vegetation dominierende Federgras, und *Pinus sylvestris* waren in keinem Kotstück vorhanden.

Die Fragmente tierischer Herkunft (Beinteile, Krallen, Cuticulastücke) konnten nicht näher bestimmt werden. 55 % aller Kotproben von *S. caerulans* enthielten Chitinreste, wobei die L4-♂ ♂ den höchsten und die adulten Weibchen den tiefsten Wert aufwiesen (Tab. 4). Der Maximalwert bei einem einzelnen Individuum (♀) betrug mehr als 90 % der Fragmente. Bei *O. caerulescens* wurden Chitinfragmente in geringerer Menge und nur bei den L4-♀ ♀ und den Imagines gefunden. Der Unterschied zu *S. caerulans* ist signifikant ($P < 0.001$ für alle Stadien, $P = 0.022$ für die Imagines).

Präferenzen — T. inclinata dominierte in der Nahrung von *S. caerulans*, jedoch konnte kein Manly's Alpha berechnet werden, da der Anteil in der Vegetation nicht bekannt war. *A. onobrychis* wurde stark bevorzugt ($\alpha = 0.56$), *G. repens* und *Trifolium* sp. schwach ($\alpha = 0.16$ bzw. 0.09). Gemieden (d.h. gegenüber dem Angebot untervertreten) wurden *P. nigra*, *P. sylvestris*, *S. elaeagnos*, *Erucastrum nasturtiifolium* und die Gräser (alle $\alpha < -0.06$). Trotz einem Vegetationsanteil von lediglich 4.6 % erschien *A. onobrychis* in über 50 % der Kotproben von *O. caerulescens* und war damit die am stärksten bevorzugte Art ($\alpha = 0.47$), vor *O. luteus* und *G. repens* (α je $= 0.1$). *P. sylvestris*, *Euphorbia seguieriana*, *Artemisia campestris*, *S. pennata* und die übrigen Gräser wurden gemieden (alle $\alpha < -0.06$).

DISKUSSION

Fang - Wiederfang, Markierung

Obwohl Fress- und andere Aktivitäten in der Nacht nicht auszuschliessen sind, gelten die meisten Feldheuschrecken als tagaktiv (Mulkern 1967). *S. caerulans* wird allgemein als geophil und Bewohner spärlich bewachsener Habitate beschrieben, daher erstaunt die Häufigkeit der nächtlichen Funde auf Pflanzen. Es wurde kein Zusammenhang mit den aktuellen Wetterfaktoren Regen oder Wind gefunden (was als Ausweichen vor potenziellen Hochwassern interpretiert werden könnte). Trotzdem wäre eine Präadaption der an Schotterufern der Rhone lebenden Pionierart an Überschwemmung möglich. Auch die Prädation durch die dominante Ameisenart *Formica selysi* (Bondroit 1918) erklärt das Phänomen ungenügend. Auf GE war deren Aktivitätsdichte vier mal grösser als auf ST (Keller & Zettel 2002) und das Risiko, nachts von fouragierenden Ameisen entdeckt zu werden, ist auf einer Pflanze nicht unbedingt reduziert. Die Untersuchung der bekletterten Pflanzen auf Blattlauszahl und –arten könnte jedoch Hinweise zu dieser Frage geben. Bei der abseits des Flusses lebenden *O. caerulescens* war der Anteil der nachts erhöhten Aufenthaltsorte gering. Dass ihre Larven wesentlich häufiger klettern als adulte Tiere (Sänger 1977), konnte nicht bestätigt werden.

Die Markierung mit reflektierender Folie hat sich bewährt; selbst kleine Larven konnten einfach markiert und nachts wieder gefunden werden. Auch nächtliche Aktivitäten sowie kleinräumige Bewegungen könnten auf diese Weise leicht unter-

sucht werden. Würde die Folie mit der individuellen Nummer des Tieres versehen, könnte ein einzeln wieder gefundenes Folienstück zusätzliche Informationen liefern.

Der beschriebene Einbruch in der summierten Abundanzkurve von *S. caerulans* ist nicht auf eine Abnahme der Populationsdichte zurückzuführen. Vielmehr muss eine durch physiologische Parameter ausgelöste Verhaltensänderung während der stark synchronisierten Imaginalhäutung dafür verantwortlich sein. Queathem (1991) erwähnte, dass das maximale Sprungvermögen von Larven erst vier Tage nach der Häutung erreicht wird und vor der nächsten Häutung wieder massiv absinkt. Zudem entwickeln die jungen Imagines erst 10 Tage nach der Imaginalhäutung ihr volles Sprungvermögen; Gründe für diese Verzögerungen liegen in der nur langsam aushärtenden Cuticula sowie in der Entwicklung der Flugmuskulatur, die während der ersten drei Tage mit einer starken Gewichtszunahme einhergeht (Uvarov 1966). Wegen der dadurch reduzierten Sprungbereitschaft konnten die Tiere nicht im üblichen Mass aufgescheucht werden.

Auf gleiche Weise könnte der höhere Anteil markierter Männchen mit der geringeren Sprungbereitschaft der Weibchen zusammenhängen: Männchen haben ein generell höheres Sprungvermögen als die Weibchen, deren Sprungvermögen zudem während der Reproduktionszeit Schwankungen zeigt (Queathem 1991).

Beziehung zwischen Vegetationsdeckung und Heuschreckenabundanz

S. caerulans und *O. caerulescens* sind beide terricol und xerothermophil, doch stellen sie unterschiedliche Ansprüche an Habitatsstrukturen und –grössen (Ingrisch & Köhler 1998). Die gefundenen mittleren Abundanzen von *O. caerulescens* sowie der Maximalwert (5.7 Ind. / 100 m^2 am 23. Juni) liegen im Bereich von bisherigen Untersuchungen. Wancura (1996) registrierte z.B. im Oberrheintal bei Ichenheim

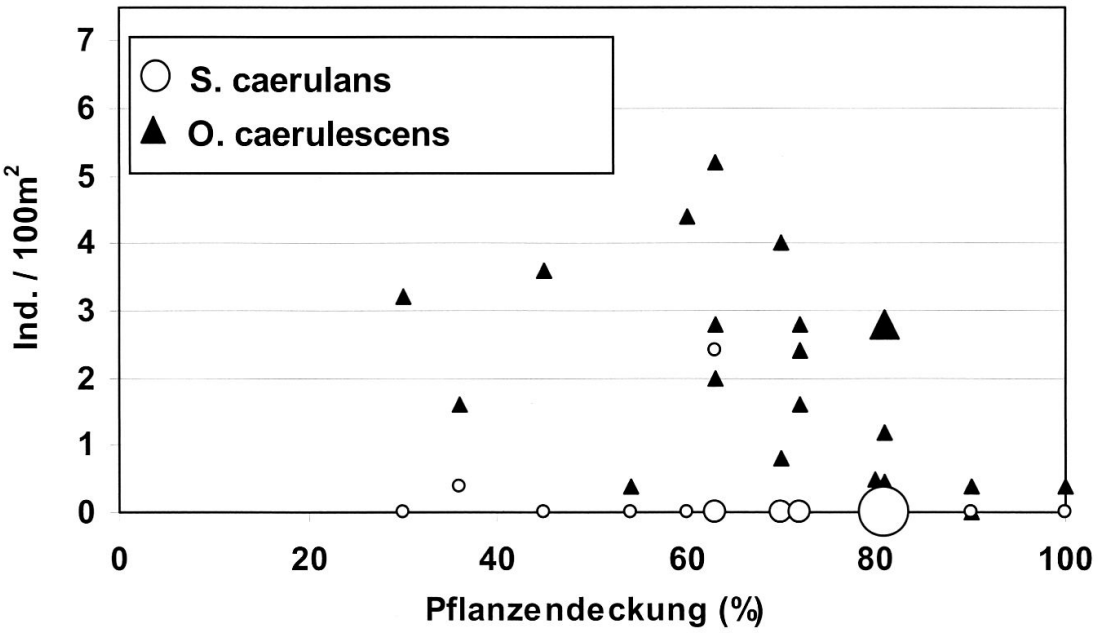

Abb. 2: Abundanzen von *S. caerulans* (○) und *O. caerulescens* (▲) auf der Steppenfläche ST, in Abhängigkeit vom Deckungsgrad der Vegetation. Jeder Datenpunkt repräsentiert ein 5x5 m Quadrat. Bei deckungsgleichen Punkten: ○,▲ = 1 Ind., ○,▲ = 2–4 Ind., ◯ = 7 Ind.

1.8 bis 7.1 *O. caerulescens* / 100 m^2, Detzel (1998) erwähnt aus Esslingen bis 9.8 Ind. / 100 m^2. So hohe Populationsdichten wie sie Marti (1989) in der Camargue fand (25 *O. caerulescens* pro 100 m^2) wurden nicht erreicht. Ein Grund dafür könnten die im Rottensand stärker isolierten offenen Habitate sein, die nur einen eingeschränkten Individuenaustausch zulassen.

S. caerulans ist eine typische Pionierart auf offenem, bevorzugt kiesigem Boden mit geringer Vegetationsdeckung. Als natürliche Lebensräume kommen deshalb in Mitteleuropa fast nur noch natürliche Flussufer und karge Felsensteppen in Frage. Beide Typen existieren im Pfynwald und sind auch von *S. caerulans* besiedelt. Ersatzbiotope stellen bei uns anthropogene kiesige Böden dar, z.B. Kiesgruben und Bahnareale (Baur *et al.* 2006). Dass die grosse neu entstandene Schotterfläche sehr schnell besiedelt wurde, entspricht dem Pioniertyp mit ausgezeichnetem Flugvermögen, das von Harz (1957), Maas *et al.* (2002) und Baur *et al.* (2006) hervorgehoben wurde. Merkel (1980) konnte die Art nur auf offenen, vegetationsarmen Flächen von über 200 m^2 feststellen, was mit den Angaben von Bellmann (2006) übereinstimmt. Geeignete Flächen im Pfynwald, Uferbänke entlang der Rhone und einige sehr karge Steppenflächen, übertreffen diese Dimensionen bei Weitem. Gemäss Köhler (2001) werden von *S. caerulans* Vegetationsdeckungen von mehr als 20 % gemieden, was durch unsere Daten bestätigt wird. Eine Pflanzendeckung von 5 % scheint im Pfynwald ideal, denn die in diesen Quadraten erreichte Populationsdichte von 6.4 Tieren / 100 m^2 ist als hoch einzuschätzen: Marti (1989) verzeichnete in der Camargue bis 6 Ind. / 100 m^2, Korbun & Reich (1998) fanden in der Chautagne maximale Dichten von 8 Ind. / 100 m^2. 5 der im Rottensand nicht besiedelten Quadrate waren zumindest teilweise von einer kleinen Föhrengruppe bewachsen (> 10 % Deckung), die restlichen 8 (5–10 % Deckung) grenzten an diese Föhrengruppe an. Da sie sich in ihren Boden- und Vegetationsstruktur

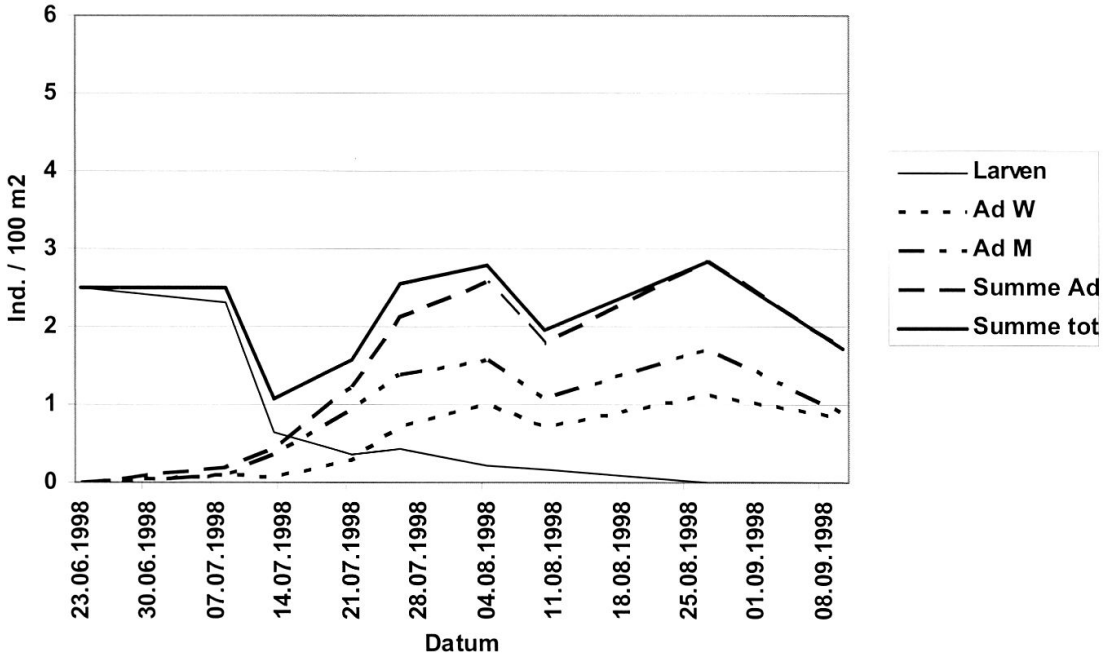

Abb. 3: Phänologie von *S. caerulans* auf der Geröllfläche GE.

nicht von besiedelten Flächen unterschieden, kann angenommen werden, dass hohe Vegetationsstrukturen sogar auf gewisse Distanzen gemieden werden oder die durch die Beschattung tiefere Oberflächentemperatur (Urech 2003) ausschlaggebend ist. In ST wies kein Quadrat eine Pflanzendeckung unter 25 % auf, was das Vorkommen von *S. caerulans* ausschliesst. Durch die zwei einzigen besiedelten Quadrate führt ein Kiessträsschen. Nach unseren Beobachtungen benutzte *S. caerulans* diese lineare Struktur nicht nur als Migrationskorridor, sondern pflanzte sich hier auch fort.

O. caerulescens bevorzugt als geophile Art offenes Gelände und ist stark horizontal orientiert (Sänger 1977; Köhler 2001). Sie lebt in Felsensteppen, auf steinigen Trockenrasen und spärlich bewachsenen Schotterbänken; Steinbrüche und Sandgruben stellen Ersatzbiotope dar (Köhler 2001; Baur *et al.* 2006). Sie ist bereits auf Flächen ab 40 m^2 zu finden, die minimale Habitatgrösse für eine überlebensfähige Population wird aber auf 500–600 m^2 geschätzt (Appelt 1996; Merkel 1980). Sie zeigt generell eine breitere ökologische Valenz als ihre Schwesterart *O. germanica* (Latreille, 1804) und *S. caerulans*. Merkel (1980) fand eine negative Korrelation zwischen Populationsdichte und Pflanzendeckung, bei Werten über 50 % wurden keine Tiere mehr gefangen. Dieser Unterschied zum Pfynwald kann mit der geographischen Lage der Untersuchungsgebiete erklärt werden, indem im Pfynwald (46°17' nördliche Breite) mit seinem mediterranen Klima in dichterer Vegetation ausreichende Temperaturen erreicht werden als im Untersuchungsgebiet von Merkel (Raum Erlangen – Nürnberg, im Mittel 49°38' nördliche Breite). *O. caerulescens* bevorzugte eine dichtere Vegetation als *S. caerulans*. Tiere, die auf dem Kiesweg beobachtet wurden, waren bereits beim nächsten Wiederfund wieder in der Steppe anzutreffen.

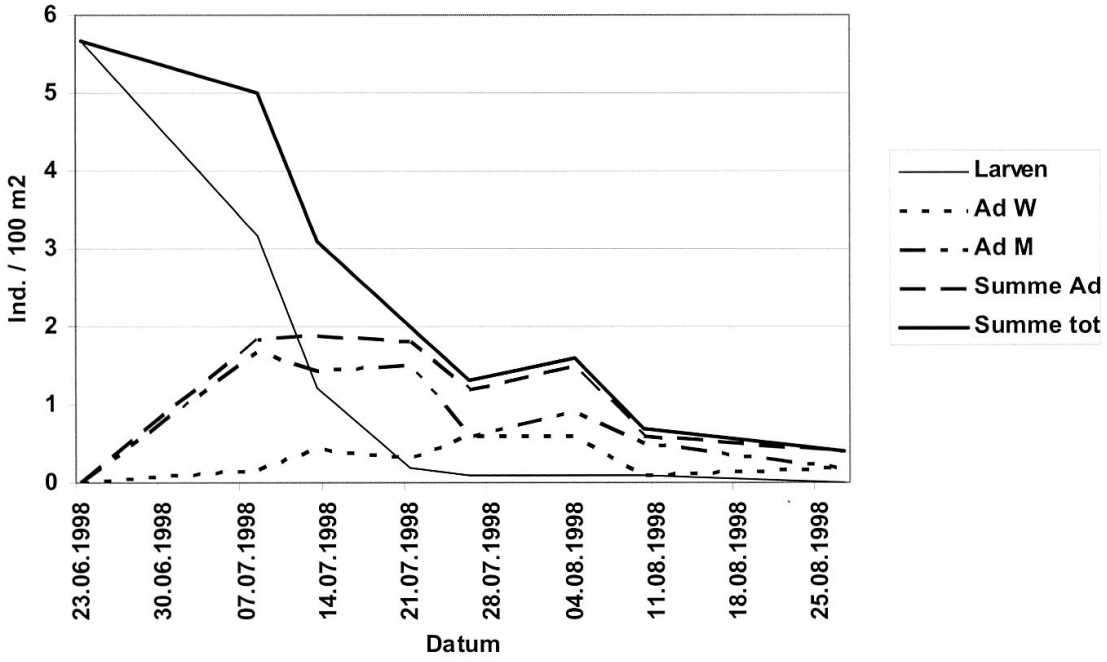

Abb. 4: Phänologie von *O. caerulescens* auf der Steppenfläche ST.

Tab. 2: Maximale Gesamtwanderleistungen (von Einzeltieren, in m), und mittlere Tagesstrecken (kursiv, in m / d). Bei *O. caerulescens* sind L1 und L2 gepoolt.

	L2	L3	L4 ♂	L4 ♀	Ad. ♂	Ad. ♀
S. caerulans	**11.2** **5.6**	**18.25** **9.13**	**19.15** **9.58**	**90.2** **11.28**	**314.2** **4.83**	**340.2** **6.8**
O. caerulescens	**29.15** **1.08**	**35.5** **1.78**	**16.2** **2.03**	**53.25** **1.24**	**289.9** **3.45**	**123.65** **1.74**

Die Hypothese von Sänger (1977), dass Larven in dichterer Vegetation vorkommen als Imagines, konnten in unserem Untersuchungsgebiet nicht bestätigt werden, auch nicht durch die Resultate von Urech (2003). Im pannonischen Raum Österreichs war *O. caerulescens* während des Sommers an Felsensteppen gebunden, trat jedoch ab Mitte September, wenn der Raumwiderstand abnimmt und geeignete Eiablageplätze aufgesucht werden, zunehmend auch in Federgrasfluren und niedrigen Trockenrasen auf (Sänger 1977). Die Bindung von Heuschrecken an eine bestimmte Fläche wird durch Änderungen der Raumstruktur während der Vegetationsperiode verwischt. In den niederschlagsarmen Sommern dürften deshalb das frühe Vertrocknen der Gräser und die daraus folgende Veränderung der Raumstruktur (und des Nahrungsangebots) Verschiebungen der bevorzugten Aufenthaltsplätze bewirken (Ingrisch & Köhler 1998).

Ein Grund für die abnehmenden Abundanzen der adulten *O. caerulescens* könnte im Prädationsdruck liegen, der in der Steppe vermutlich stärker ist als auf dem offenen Geröll. Mauereidechsen (*Podarcis muralis*) wurden zwar auch auf GE gefunden, wiesen aber auf ST eine grössere Populationsdichte auf. Die Prädation durch die Smaragdeidechse (*Lacerta bilineata*), die nur ST besiedelte, konnte dank dem Fund von reflektierender Folie in Eidechsenkot nachgewiesen werden. Auch Heller & v. Helversen (1990) fanden Reste von Reflektorfolie in Eidechsenkot. Tote, ausgehöhlte, aber noch markierte Heuschrecken deuteten auf Prädation durch Ameisen hin. Gruppen von *F. selysi*, der häufigsten Ameisenart im Rottensand (Aktivitätsdichte auf GE 4x höher als auf ST (Keller & Zettel 2002)), liessen sich sowohl tags wie auch nachts beim Transport von markierten Heuschrecken beobachten. Die Prädation durch Vögel (Ingrisch & Köhler 1998) dürfte in der Steppe ausgeprägter sein, da die Vögel von Warten auf Bäumen und Sträuchern aus jagen können. Über der kargen GE wurden nur vorbeifliegende Vögel beobachtet. Als mögliche Feinde kommen in der Steppe schliesslich einige Grabwespenarten in Frage (Zehnder & Zettel 1999).

Es ist denkbar, dass *O. caerulescens* die Geröllfläche besiedeln könnte, sobald dort die Bodenvegetation eine Gesamtdeckung von 30 % erreicht hat, die Gehölze aber noch eine geringe Beschattung verursachen. Da die Sukzession auf Schotterboden aber (zumindest vorläufig) direkt Richtung Bewaldung verläuft, ist zu erwarten, dass *O. caerulescens* diese Flächen nie besiedeln kann und *S. caerulans* verschwinden wird, sobald die Gehölze eine minimale Dichte und Höhe erreicht haben. 2006 waren noch immer keine *O. caerulescens* zu finden, während die Dichte von *S. caerulans* in den stärker bewachsenen Bereichen bereits zurückging.

Tab. 3: Aktionsradius und mittlere Tagesstrecken im Sommer und Herbst. In Klammer der Stichprobenumfang.

	S. caerulans					
	L2/3	L4	L4 ♀	Ad ♂	Ad ♀	Ad total
mittl. Aktionsradius		7.7 (13)	7.6 (10)	22.7 (56)	20.6 (42)	21.8 (98)
Tagesstrecken Juli				8.0 (22)	12.6 (14)	
Tagesstrecken September				8.6 (22)	7.5 (19)	

	O. caerulescens					
mittl. Aktionsradius	7.3 (7)	5.6 (17)	5.4 (7)	12.1 (23)	7.9 (10)	10.8 (33)
Tagesstrecken Juli				3.5 (15)	5.26 (7)	4.1 (22)
Tagesstrecken September				8.2 (6)	6.4 (3)	8.0 (9)

Mobilität

Über die Mobilität der beiden Arten ist wenig bekannt. Altmoos (1999) fand bei zwei Dritteln von *O. caerulescens* und der Hälfte von *S. caerulans* Aktionsdistanzen von maximal 50 m und beschrieb die Tiere deshalb als stationär und kaum mobil, jedoch legten die Männchen beider Arten signifikant grössere Distanzen zurück als die Weibchen, wie das auch in unseren Daten zum Ausdruck kam. *O. caerulescens* wird von Detzel (1998) als ortstreu, mit einzelnen wanderfreudigen Tieren beschrieben. Im Pfynwald nahm die Mobilität bei beiden Arten mit dem Alter der Tiere zu. Da vor allem auf GE das Nahrungsangebot gering ist, könnte sich der erhöhte Futterbedarf der älteren Stadien auf deren Mobilität ausgewirkt haben.

Primärlebensräume von *S. caerulans* sind vegetationsarme, trockene Sand- und Kiesflächen (Baur *et al.* 2006; Bellmann 2006), wie sie im Pfynwald im aktiven Flusskorridor noch bestehen. Für die Pionierart ist es wichtig, immer wieder neu geschaffene Sukzessionsflächen zu besiedeln und der Unvorhersehbarkeit der Habitate mit Metapopulationsstrukturen zu begegnen. Korbun & Reich (1998) registrierten zwar eine grössere individuelle Maximaldistanz bei Weibchen (682 m gegenüber 452 m bei Männchen), jedoch waren die Männchen im Mittel mobiler. Die Weibchen sind nach ihren Aussagen mobiler als bei anderen Oedipodini. Gleichzeitig bezeichnen sie die Art als besten Flieger unter den einheimischen Heuschrecken. Deshalb kann sie auch abgelegene und isolierte Habitate erreichen, wie dies von Ingrisch & Köhler (1998) beschrieben wurde. Appelt (1996) und Detzel (1998) fanden keine Mobilitätsunterschiede zwischen den Geschlechtern, was unsere Beobachtungen bestätigen: *S. caerulans* legte grössere Maximaldistanzen zurück, hatte signifikant grössere Aktionsradien und legte (in der früheren Adultphase) längere Tagesstrecken zurück als *O. caerulescens*. Dafür könnte das sehr spärliche Pflanzenangebot auf GE verantwortlich sein, aber auch ein spezifisches Verhalten eines Rohbodenpioniers mit Metapopulationsstruktur kann eine Rolle spielen. Meist wurden die Tiere tagsüber auf mineralischem Untergrund (Geröll, Kies oder Sand) und nicht auf einer Pflanze entdeckt, was sich durch den regelmäs-

sigen Ortswechsel zwischen Futterpflanzen (Bernays *et al.* 1992) oder durch kryptisches Verhalten in passender Umgebung (Homochromie) erklären lässt. Denkbar ist auch, dass in der Paarungszeit möglichst vegetationsfreie Stellen aufgesucht wurden, damit potenzielle Geschlechtspartner auf Distanz erkannt werden können. Es wurden Männchen beobachtet, die über Distanzen von bis 10 m auf auffliegende Weibchen reagierten. Das Aufspringen eines Weibchens führte dazu, dass meist mehrere Männchen nahe zu ihm hinflogen, stridulierten, es verfolgten und Kopulationsversuche unternahmen. Wurde ein Weibchen zu stark bedrängt, so flüchtete dieses nicht selten fliegend über 20 oder mehr Meter. Daneben konnten Weibchen bei Wanderungen am Boden beobachtet werden, wahrscheinlich auf der Suche nach Nahrung oder geeigneten Eiablageplätzen.

Das von Huber (1952) ausführlich beschriebene Paarungsverhalten von *O. caerulescens* lässt vermuten, dass die Männchen viel mobiler als die Weibchen sind. Ausser einem tendenziell grösseren Aktionsradius der adulten Männchen konnten wir jedoch keinen Unterschied feststellen. Altmoos (1999) fand signifikant grössere Aktionsradien und Aktionsräume bei den Männchen beider Arten, wobei vor allem der grössere Anteil an Individuen mit Distanzen von über 150 m ins Gewicht fiel. Auch bei *O. germanica* (Latreille, 1804) und *Bryodemella tuberculata* (Fabricius 1775), die ein ähnliches Paarungsverhalten zeigen, wurden Mobilitätsunterschiede

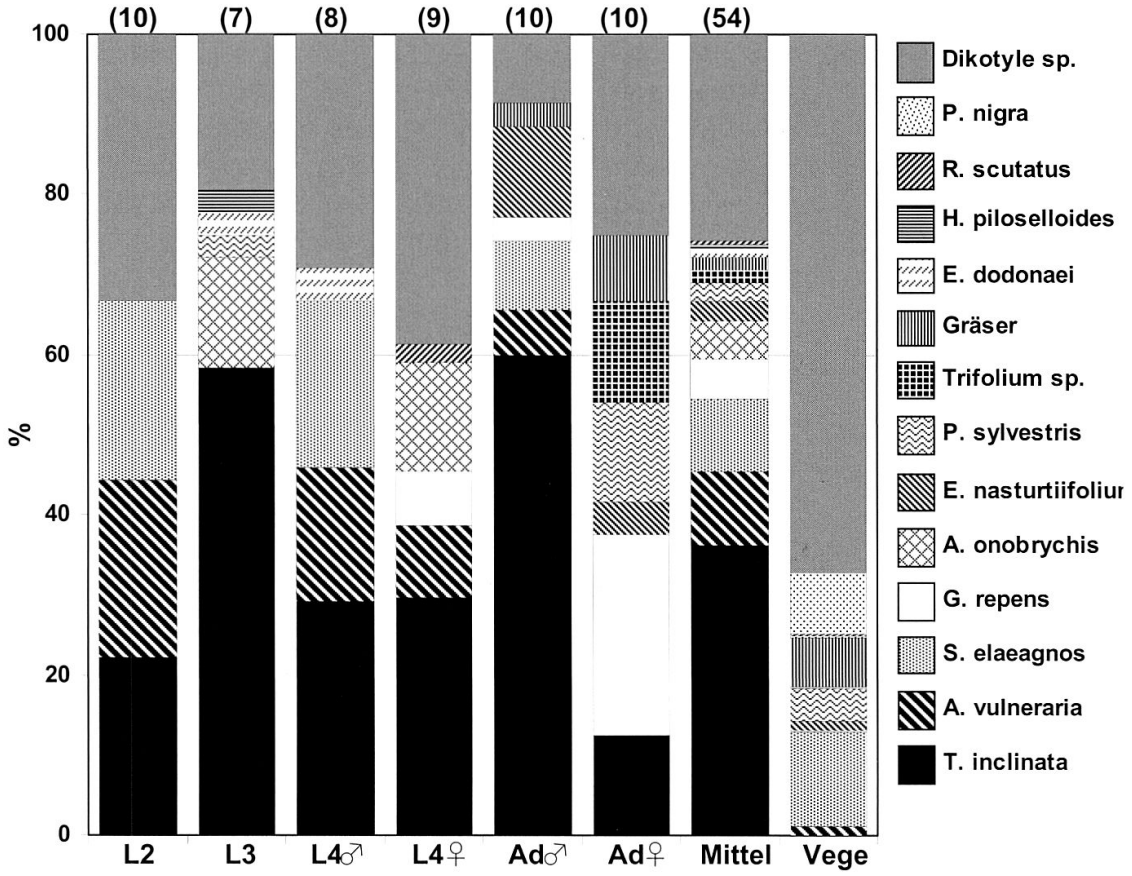

Abb. 5: Nahrungszusammensetzung von *S. caerulans* auf der Geröllfläche GE, aufgetrennt nach verschiedenen Entwicklungsstadien. Stichprobenumfang in Klammern über den Säulen. Vege = Zusammensetzung des Nahrungsangebots.

zwischen den Geschlechtern durch Wagner (1995), Zöller (1995) und Reich (1991) festgestellt, nicht aber durch Appelt (1996) und Detzel (1998). Der Grund dürfte darin liegen, dass die Daten unterschiedlich ausgewertet wurden. Janssen & Reich (1998) untersuchten eine Population von *Psophus stridulus* (Linnaeus, 1758) in einer dynamischen Flussaue. Selbst in einem derartigen, instabilen Lebensraum verhielten sich die flugunfähigen Weibchen sehr standorttreu, so dass bei dieser Population nicht von einer Metapopulation mit regelmässigen Habitatverschiebungen ausgegangen werden konnte.

Die Tatsache, dass *O. caerulescens*-Männchen in der späten Adultphase Ende September aktiver waren als Mitte Juli deutet auf Verhaltensänderungen hin. Männchen werden generell als dasjenige Geschlecht bezeichnet, welches gegen Ende der Phänologie in neue Habitate auswandert. Bei *B. tuberculata*-Weibchen liess sich gegen Ende der Lebenszeit eine starke Ausweitung der Aktionsräume feststellen, was von Reich (1991) als Ausbreitungsphase interpretiert wurde. Die Ursache der erhöhten Mobilität der *O. caerulescens*-Männchen und der gepoolten Imagines könnte in einer zunehmenden Paarungsaktivität liegen. Noch gegen Ende September wurden sowohl optisch als auch akustisch sehr aktive Männchen registriert.

Erstaunlich sind die auch von den Larven zurückgelegten Strecken, insbesondere bei *S. caerulans*. Larven gelten allgemein als standorttreu. Einzig Krause (1996) beobachtete bei *Stethophyma grossum* (Linnaeus, 1758) auch bei Larven beachtliche Wanderdistanzen, was bei dieser Art als Reaktion auf die Habitatnutzung (Mahd der Feuchtwiesen) gelten kann. Ohne solche Eingriffe bleiben auch die Imagines mehr oder weniger stationär (Malkus *et al.* 1996).

Im Rottensand konnten noch im November Individuen von *O. caerulescens* beobachtet werden, so dass das Ende unserer Untersuchung Ende September noch keineswegs am Ende der Phänologie dieser Art zu stehen scheint. Auch dass wir bei *S. caerulans* im Herbst keine zunehmende Mobilität feststellten, könnte dadurch bedingt sein, dass diese Phase durch das Ende unserer Beobachtungszeit (18. September) gar nicht mehr abgedeckt wurde.

Nahrungsanalysen

Kotanalyse — Wie schon bei anderen Untersuchungen über die Nahrung von Heuschrecken (Ben Halima *et al.* 1984; Cherill 1989) erwies sich die Methode der Kotanalyse auch für *S. caerulans* und *O. caerulescens* als geeignet. Ihr Vorteil besteht im Vergleich zur Darmanalyse (Bernays & Chapman 1970) darin, dass die Tiere nicht getötet werden müssen und deshalb auch die Analyse mehrerer Proben desselben Tieres in zeitlichen Abständen möglich ist. Die Bestimmung der Pflanzen anhand von unverdauten Epidermisstrukturen im Kot erbrachte gute Resultate über die Nahrungszusammensetzung, wobei der Verdauungsgrad der meisten Fragmente sogar eine zusätzliche Mazerierung notwendig machte (Zettel 1974; Nelson & Gangwere 1981). Wenn pro Individuum nur wenige Kotstücke gewonnen und analysiert werden, so geben diese Daten nur die Nahrungszusammensetzung einer einzigen und kurzen Fressphase wieder. Diesem Nachteil, der auch bei der Darmanalyse besteht, kann begegnet werden, indem eine ausreichende Zahl von Proben bearbeitet wird.

Nahrungszusammensetzung — Ob eine Pflanze von Heuschrecken oder anderen herbivoren Insekten gefressen wird, hängt von ihrer Erreichbarkeit und von der

chemisch und mechanisch bedingten Akzeptanz ab. Die Akzeptanz hängt von verschiedenen Eigenschaften der Pflanze ab (Form, Dicke, Behaarung, Härte, Wassergehalt; Bernays & Chapman 1970). Vermeidung oder Bevorzugung sind auch stark abhängig von chemischen Inhaltsstoffen (Ben Halima *et al.* 1984; Bernays & Simpson 1990; Bernays *et al.* 1995). Ob eine Pflanze als Nahrung akzeptiert wird, kann nach Bernays *et al.* (1992) auch von der Zusammensetzung der letzten Mahlzeit abhängen.

Die Tatsache, dass bei *S. caerulans* 36.3% und bei *O. caerulescens* 9.5% der nachgewiesenen Epidermisfragmente vom Moos *T. inclinata* stammten, ist erstaunlich. Die Struktur ihrer Mandibeln gilt als ambivor, nimmt also eine Mittelstellung zwischen dem graminivoren und herbivoren Typ ein, wobei die Unterschiede zwischen dem ambivoren und dem bryovoren Typ gross sind (Ingrisch & Köhler 1998). *T. inclinata* ist für *S. caerulans* und *O. caerulescens* sehr leicht erreichbar. Moose weisen aber allgemein keinen grossen Nährwert auf (I. Bisang, pers. Mitt.), und bryovore Nahrungsspezialisten sind selten. Bekannt ist z.B. die weitgehende Spezialisierung der Tetrigidae (Orthoptera) auf verschiedene Moose (Zusammenfassung in Detzel 1998; aktuell für *T. tuerki* im Pfynwald: C. Rovina, pers. Mitt.). Wie auch andere, besonnte Felsen besiedelnde Laubmoose ist *T. incli-*

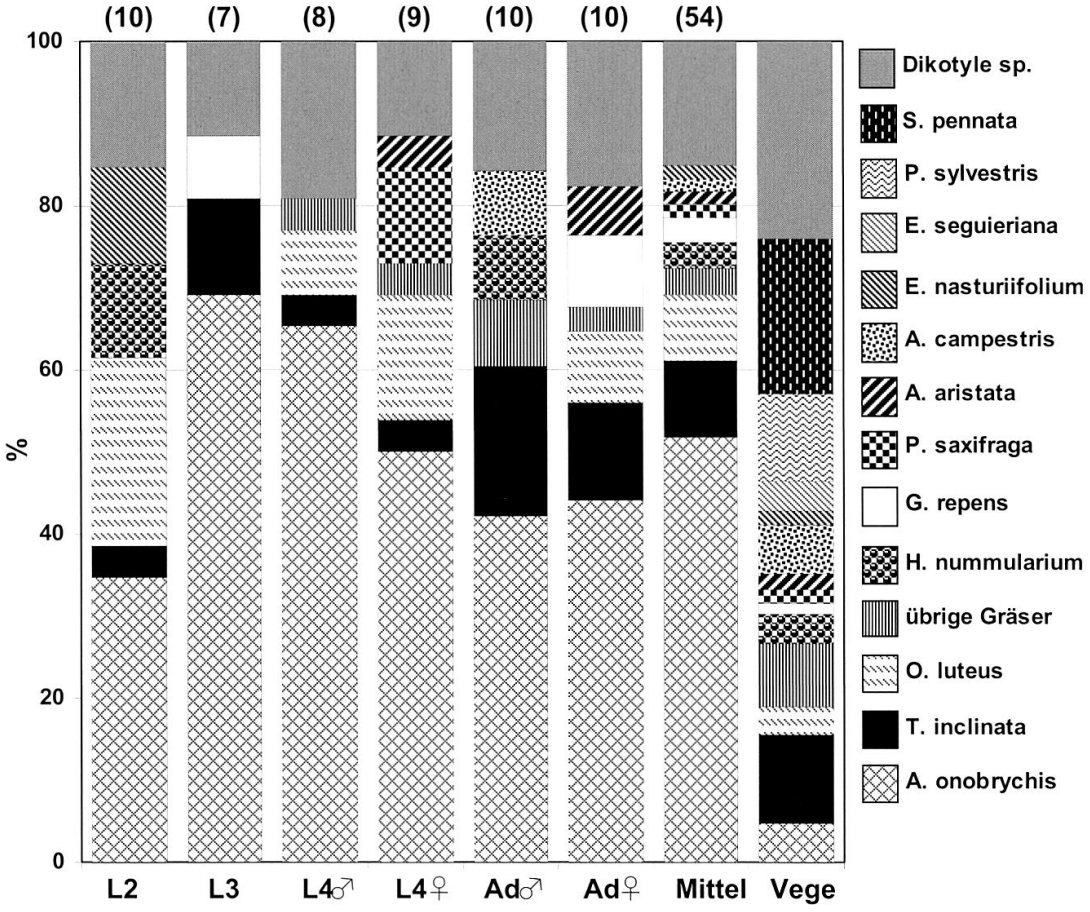

Abb. 6: Nahrungszusammensetzung von *O. caerulescens* auf der Steppenfläche ST, aufgetrennt nach verschiedenen Entwicklungsstadien. Stichprobenumfang in Klammern über den Säulen. Vege = Zusammensetzung des Nahrungsangebots.

Tab. 4: Mittlere Anzahl tierischer Fragmente im Kot (in %). In Klammer der Stichprobenumfang.

	L1+2	L3	L4 ♂	L4 ♀	Ad ♂	Ad ♀
S. caerulans	**60 (5)**	**70 (10)**	**71 (7)**	**50 (12)**	**50 (10)**	**33 (9)**
O. caerulescens	**0 (10)**	**0 (7)**	**0 (8)**	**11 (9)**	**10 (10)**	**10 (10)**

nata trockenresistent (B. Senn-Irlet, pers. Mitt.; Aichele & Schwegler 1999). In den frühen Morgenstunden, wenn die Lufttemperatur den Taupunkt unterschreitet, wird *T. inclinata* innerhalb weniger Minuten hydratisiert und könnte deshalb eine leicht verfügbare Wasserquelle auf der vegetationsarmen Schotterfläche darstellen; gemäss Bernays & Simpson (1990) nehmen Heuschrecken Wasser hauptsächlich über die Nahrung auf. Im Habitat von *O. caerulescens* ist zwar die Bodenbedeckung durch Moose ca. 10 %, jedoch sind genügend Kräuter mit hohem Wassergehalt verfügbar, so dass *O. caerulescens* nicht gezwungen ist, Moose speziell als Wasserquelle zu nutzen. Im Pfynwald registrierte Müller (1998) *T. inclinata* in 54 % der untersuchten Kotproben von *S. caerulans*. Steiner (2006) fand ebenfalls im Pfynwald im Kot von *Chorthippus pullus* (Philippi, 1830) bis 45 % Mengenanteil Moose (v.a. *Dicranoweisia crispula*, Deckungsanteil bis 60 %), bei *Ch. vagans* (Eversmann, 1848) bis 42 %. Vermutlich wurde der Anteil von *T. inclinata* in der Kotanalyse leicht überschätzt, denn wegen ihrer charakteristischen Struktur konnte die Art bereits anhand von sehr kleinen Fragmenten bestimmt werden.

Dass Gräser nur von den Imagines gefressen wurden, kann auf ihren hohen Silikatgehalt zurückgeführt werden. Er ist in den xeromorphen Wuchsformen noch gesteigert und bewirkt eine grosse Härte und Abrasivität (Bernays & Chapman 1970).

Die Fabaceae waren die von beiden Heuschreckenarten bevorzugte Pflanzenfamilie. Die am häufigsten vertretenen *A. vulneraria*, *A. onobrychis* und *Trifolium* sp. weisen eine niedrige Wuchsform auf und können deshalb von den terricolen Heuschrecken problemlos erreicht werden. Steiner (2006) und Walther (2006) fanden *A. onobrychis* als wichtigste und stark bevorzugte Futterpflanze von *C. pullus* im Pfynwald. Es ist denkbar, dass sich die Raumstruktur dieser Pflanzen indirekt auf deren Bevorzugung auswirkt: sie können Schutz vor Feinden und Sonne bieten und oft findet man die Heuschrecken auf diesen lockeren Poster sitzend, die nicht so heiss werden wie der benachbarte mineralische Boden.

Dass *P. nigra* von *S. caerulans* nicht gefressen wurde, könnte darauf zurückzuführen sein, dass sich auch bei den Schösslingen die untersten Blätter zu weit über dem Boden befanden; aber auch chemische Inhaltsstoffe dürften eine Rolle spielen. Der relativ hohe Anteil der meist hoch wachsenden Weide *S. elaeagnos* kann durch den Umstand erklärt werden, dass Jungpflanzen auch unter 10 cm Höhe noch Blätter aufwiesen. Skleromorphie und sekundäre Inhaltsstoffe (Harze, Tannine) der *Pinus*-Nadeln sind vermutlich der Grund dafür, dass die jungen Schösslinge ausschliesslich von adulten Weibchen in geringer Menge gefressen wurden. *O. luteus* wurde wohl deshalb am häufigsten bei den L1+2 von *O. caerulescens* gefunden, weil sie schon im Frühsommer keimt und für die kleineren Larven gut erreichbar ist, während sich in der Blütezeit August-September die untersten Blätter auf etwa 10 cm Höhe befinden und auch von den Imagines nur mehr schwer erreicht werden können.

Tierische Nahrung — Unsere Resultate können dahin gehend interpretiert werden, dass umso mehr tierische Nahrung aufgenommen wird, je spärlicher das pflanzliche Nahrungsangebot ist. Dies trifft besonders für Besiedler von Pionierflächen zu, in unserem Fall für *S. caerulans*. Es kann nur tierische Nahrung nachgewiesen werden, welche unverdauliche und somit nachweisbare Teile aufweist. In den xerothermen Habitaten des Rottensandes ist nicht zu erwarten, dass etwas anderes als Arthropoden zur Verfügung stehen. Detaillierte Analysen der tierischen Nahrung sind kaum realistisch; wenn nicht spezifische morphologische Merkmale vorhanden sind, können Chitinfragmente nicht zugeordnet werden. Es ist zu erwarten, dass vor allem tote Arthropoden gefressen werden. Coleoptera sind wegen ihrer starken Sklerotisierung als Nahrung eher unwahrscheinlich, aber trotzdem nicht auszuschliessen. Tote Spinnen (Lycosidae) wurden in Experimenten von Imagines beider Arten gefressen. Die potenziell häufigsten Nahrungsinsekten dürften die Ameisen sein, vor allem die dominante Art *F. selysi* (Grossrieder & Zettel 1998). Die Nutzung von windverfrachtetem Arthropoden-Fallout, wie dies z.B. von Edwards & Sugg (1993) für den Mount St. Helens beschrieben wurde, ist im Rottensand sehr unwahrscheinlich; Testversuche mit Fallout-Fallen ergaben keine nutzbaren Mengen. Erstaunlich mag die Tatsache sein, dass bei *S. caerulans* die adulten Weibchen weniger tierische Nahrung angenommen hatten als die Männchen; für die Eiproduktion wäre ein erhöhter Proteinbedarf zu erwarten. Der Datenumfang ist jedoch gering und der Unterschied nicht signifikant.

ZUSAMMENFASSUNG

Nachdem 1993 ein Extremhochwasser die Landschaft im Pfynwald (Kt. Wallis) umgestaltet hatte, wurden 1998 in zwei unterschiedlichen Zonationstypen (kiesige Pionierfläche und nur marginal von der Überschwemmung betroffene alte Federgrassteppe) des Rottensandes die Habitat- und Nahrungspräferenzen von *Sphingonotus caerulans* und *Oedipoda caerulescens* untersucht. Während die Geröllfläche ausschliesslich von *S. caerulans* neu besiedelt wurde, fanden sich auf der Steppenfläche beide Arten, *S. caerulans* allerdings nur auf einem Kiesweg. Diese Art bevorzugte Habitate mit 0–10 % Pflanzendeckung, *O. caerulescens* solche mit 30–80 %. Von *S. caerulans* wurden 215 Tiere individuell markiert, von *O. caerulescens* 93, sowohl mit einem Punktecode auf dem Thorax als auch mit Reflektorfolie am rechten Postfemur. Die Wiederfangquote tagsüber betrug bei *S. caerulans* 67 %, nachts mit Hilfe der Reflektorfolien 71 %; bei *O. caerulescens* betrug sie tags 44 %, nachts bis 84 % (für Stadien L4). Die mittlere Abundanz über den gesamten Untersuchungszeitraum betrug im jeweils bevorzugten Habitat 2.1 *S. caerulans*, bzw. 2.3 *O. caerulescens* / 100 m^2. Sie blieb bei *S. caerulans* konstant; bei *O. caerulescens* war nach den ersten zwei Larvenstadien eine starke Abnahme auf 0.5 Ind. / 100 m^2 zu verzeichnen. *S. caerulans* wies eine höhere Mobilität auf als *O. caerulescens*, zwischen den Geschlechtern konnte kein Unterschied festgestellt werden: die Mittelwerte in m / Tag betrugen 4.8 (♂♂) bis 6.8 (♀♀), für Larven gar bis 11.3 (L4-♀♀). Adulte *O. caerulescens*-♂♂ legten in einem späten Adultstadium grössere Distanzen zurück als in früheren Stadien: Mittelwerte / Tag für ♂♂ 3.5 m, für ♀♀ 1.7 m. In der Nacht wurden bis 64 % der beobachteten Individuen von *S. caerulans* über dem Boden auf Pflanzen gefunden, wobei keine Korrelation zu der aktuellen Wettersituation bestand; trotzdem könnte dieses Verhalten als Präadaptation eines Pioniers in überschwemmungsgefährdetem Lebensraum betrachtet werden.

Die Kotanalyse ergab, dass bei *O. caerulescens* das Nahrungspflanzenspektrum von *Astragalus onobrychis* dominiert (51.6 %) wurde. Reste von Arthropoden konnten nur in je 10 % der Kotproben von Imagines resp. L4-♀♀ nachgewiesen werden. Bei *S. caerulans* stammten die am häufigsten gefundenen Fragmente vom Moos *Tortella inclinata* (36.3 %), der Fabacee *Anthyllis vulneraria* (9.3 %) sowie der Weide *Salix elaeagnos* (8.9 %). *T. inclinata* und *A. onobrychis* (Fabaceae) erwiesen sich als relativ zu ihrem Anteil in der Vegetation bevorzugte Nahrungspflanzen. Reste von Arthropoden konnten bei allen Stadien und in 30–70 % aller Proben gefunden werden; das kann so interpretiert werden, dass bei dem sehr spärlichen pflanzlichen Nahrungsangebot auf den Schotterflächen tierische Nahrung eine grössere Rolle spielt als auf Steppenflächen.

DANK

Unser Dank geht an A. Jaun für die Hilfe bei den nächtlichen Kontrollen, I. Keller für die gute Zusammenarbeit, J.-P. Airoldi für die statistische Beratung, F. und T. Bieri für die Gastfreundschaft, F. Witschi für technische Hilfe.

LITERATUR

Aichele, D. & Schwegler, H.-W. 1999. Unsere Moos- und Farnpflanzen. — Franckh-Kosmos, Stuttgart, 378 pp.

Altmoos, M. 1999. Systeme von Vorranggebieten für den Tierarten-, Biotop- und Prozessschutz: Auswahlmethoden unter Einbeziehung von Habitatmodellen für Zielarten am Beispiel der Bergbaufolgelandschaft im Südraum Leipzig. — UFZ-Bericht. Dissertation Universität Leipzig, 252 pp.

Appelt, M. 1996. Elements of population vulnerability of the Blue-winged Grasshopper, *Oedipoda caerulescens* (Linnaeus, 1758) (Caelifera, Acrididae). *In*: Settele, J., Margules, C., Poschlod, P. & Henle, K. (eds), Species survival in fragmented landscapes, pp. 320–323. — Kluwer, Dordrecht.

Baur, B., Baur, H., Roesti, C. & Roesti, D. 2006. Die Heuschrecken der Schweiz. — Haupt, Bern, 352 pp.

Bellmann, B. 2006. Der Kosmos Heuschreckenführer. — Franckh-Kosmos, Stuttgart, 350 pp.

Ben Halima, T., Gillon, Y., & Louveaux, A. 1984. Utilisation des ressources trophiques par *Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) (Orthopt.: Acrididae). Choix des espèces consommées en fonction de leur valeur nutritive. — Acta Oecologica - Oecologia Generalis 5: 383–406.

Bernays, E.A. & Chapman, R.F. 1970. Experiments to determine the basis of food selection by *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Orthoptera: Acrididae) in the field. — Journal of Animal Ecology 39: 761–776.

Bernays, E.A. & Simpson, S.J. 1990. Nutrition. *In*: Chapman, R.F. (ed.), Biology of grasshoppers, pp. 105–127. — Wiley & Sons, New York.

Bernays, E.A., Bright, K., Howard, J.J., Raubenheimer, D. & Champagne, D. 1992. Variety is the spice of life: frequent switching between foods in the polyphagous grasshopper *Taenipoda eques* Burmeister (Orthoptera: Acrididae). — Animal Behaviour 44: 721–731.

Bernays, E.A., Gonzales, N., Angel, J. & Bright, K.L. 1995. Food mixing by generalist grasshoppers: plant secondary compounds structure the pattern of feeding. — Journal of Insect Behaviour 8: 161–180.

Bille, R.-P. & Werner, P. 1986. Natur entdecken im Pfynwald. — SVHS, Liestal, 144 pp.

Braun-Blanquet, J. 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. *In*: Mühlenberg, M., 1993. — Quelle & Meyer, Heidelberg.

Buchweitz, M. & Walter, R. 1992. Individualmarkierung von Heuschrecken – ein Erfahrungsbericht. — Articulata 7: 55–61.

Cherill, A. 1989. The diet of the Wart Biter, *Decticus verrucivorus* (L.). — Bulletin of the British Ecological Society 20: 115–118.

Detzel, P. 1998. Die Heuschrecken Baden-Württembergs. — Ulmer, Stuttgart, 580 pp.

Edwards, J.S. & Sugg, P. 1993. Arthropod fallout as a resource in the recolonization of Mount St. Helens. — Ecology 73: 954–958.

Grossrieder, M & Zettel, J. (1999). Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS). III. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Ameisen (Hymenoptera, Formicidae). — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 72: 153–164.

Harz, K. 1957. Die Geradflügler Mitteleuropas. — Fischer, Jena, 494 pp.

Helfert, B. & Sänger, K. 1975. Haltung und Zucht europäischer Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) im Labor. — Zeitschrift für angewandte Zoologie 62: 267–279.

Heller, K.-G. & von Helversen, O. 1990. Survival of a phaneropterid bush-cricket studied by a new marking technique (Orthoptera: Phaneropteridae). — Entomologia Generalis 15: 203–208.

Huber, W. 1952. Das Paarungsverhalten von *Oedipoda caerulescens* (Orthoptera, Acrididae). — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 25: 97–106.

Ingrisch, S. & Köhler, G. 1998. Die Heuschrecken Mitteleuropas. — Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 460 pp.

Janssen, B. & Reich, M. (1998). Zur Populationsstruktur und Mobilität von *Psophus stridulus* in einer alpinen Wildflusslandschaft. — Articulata 13: 121–125.

Kaufmann, T. 1965. Biological studies on some bavarian Acridoidea (Orthoptera), with special reference to their feeding habits. — Annals of the Entomological Society of America 58: 791–801.

Keller, I. & Zettel, J. 2002. Contribution to the autecology of *Formica selysi* (Bondroit, 1918) (Hymenoptera, Formicidae) in a mature steppe and a newly created alluvial zone at Pfynwald (CH) II. Habitat use. — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 74: 227–236.
Köhler, G. 2001. Fauna der Heuschrecken (Ensifera et Caelifera) des Freistaates Thüringen. Naturschutzreport 17, 378 pp.
Korbun, T. & Reich, M. (1998). Überlebensstrategien von *Sphingonotus caerulans* (L. 1767) in einer Flusslandschaft mit anthropogen stark veränderter Dynamik. — Articulata 13; 127–138.
Krause, S. (1996). Populationsstruktur, Habitatbindung und Mobilität der Larven von *Stethophyma grossum* (Linné, 1758). — Articulata 11: 77–89.
Krebs, C.J.(1989). Ecological Methodology. — Harper & Row, New York. 654 pp.
Lauber, K. & Wagner, G. (1996). Flora Helvetica. — Haupt, Bern. 1614 pp.
Maas, S., Detzel, P. & Staudt, A. (2002). Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands. — Bundesamt für Naturschutz, Bonn. 401 pp.
Malkus, J., Reich, M. & Plachter, H. (1996). Ausbreitungsdynamik und Habitatwahl von *Mecostethus grossus* (L., 1758)(Orthoptera, Acrididae). — Verhandlungen der Gesellschaft für Oekologie 26: 253 – 258.
Marti, T. 1989. Heuschrecken und Landschaft. Ein exemplarischer Einblick in Theorie und Praxis goetheanischer Naturwissenschaft. — Haupt, Bern, 206 pp.
Merkel, E. 1980. Sandtrockenstandorte und ihre Bedeutung für zwei «Ödland»-Schrecken der Roten Liste. — Schriftenreihe Naturschutz und Landschaftspflege 12: 63–69.
Mühlenberg, M. 1993. Freilandökologie. 3. Aufl. — Quelle & Meier, Heidelberg, 512 pp.
Mühlheim, D. 2002. Survival and development of grasshoppers (Saltatoria) in the flood plain of the Rottensand at Pfynwald (CH). — Diplomarbeit Zoologisches Institut der Universität Bern, 35 pp.
Mulkern, G.B. 1967. Food selection by grasshoppers. — Annual Review of Entomology 12: 59–78.
Müller, P. 1998. Sukzession und Zonation im Rottensand (VS): Die Heuschreckenfauna (Saltatoria) im dritten Jahr nach der Überschwemmung. — Diplomarbeit Zoologisches Institut der Universität Bern, 80 pp.
Müller, P. & Zettel, J. 1999. Auenzukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS). IV. Die Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Heuschrecken (Saltatoria). — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 72: 165–174.
Nelson, M.L. & Gangwere, S.K. 1981. A key to grasshopper food plants based on anatomical features. — Michigan Botanist 20: 111–126.
Oschmann, M. 1969. Bestimmungstabellen für die Larven mitteldeutscher Orthopteren. — Deutsche Entomologische Zeitschrift N.F. 16: 115–168.
Queathem, E. 1991. The ontogeny of grasshopper jumping performance. — Journal of Insect Physiology 37: 129–138.
Reich, M. 1991. Struktur und Dynamik einer Population von *Bryodema tuberculata* (Fabricius, 1775) (Saltatoria: Acrididae). — Dissertation Universität Ulm, 105 pp.
Samietz, J. & Berger, U. 1997. Evaluation of movement parameters in insects – bias and robustness with regard to resight numbers. — Oecologia 110: 40–49.
Sänger, K. 1977. About the relations between grasshopper (Orthoptera: Saltatoria) and the spatial structure of their habitats. — Zoologische Jahrbücher – Systematik und Ökologie 104: 433–488.
Steiner, A. (2006). Contributions to the nutritional ecology of the endangered grasshopper *Chorthippus pullus* (Philippi, 1830) (Orthoptera: Acrididae). — Diplomarbeit Zoologisches Institut der Universität Bern. 43 pp.
Urech, R. 2003. Influence of spreading woody plants and surface cover on the distribution of *Calliptamus italicus* and *Oedipoda caerulescens* (Saltatoria, Caelifera) in a steppe habitat. — Diplomarbeit Zoologisches Institut der Universität Bern, 47 pp.
Uvarov, B. 1966. Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol. 1. — University Press, Cambridge, 481 pp.
Wagner, G. 1995. Populationsökologische Untersuchungen an der Rotflügeligen Ödlandschrecke, *Oedipoda germanica* (Latr.) (Saltatoria: Acrididae). — Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 24: 227–230.
Walter, R. 1994. Zur Mobilität und zum Habitat von *Platycleis albopunctata* (Goeze, 1778). — Articulata 9: 1–23.
Walther, D. (2006). Habitatpräferenz und Populationsstruktur des Kiesbank-Grashüpfers *Chorthippus pullus* (Philippi, 1830) (Orthoptera, Acrididae) an zwei Standorten im Pfynwald (VS). — Diplomarbeit Zoologisches Institut der Universität Bern. 56 pp.
Wancura, R. 1996. Faunistisch-ökologische Untersuchungen der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) in mittelbadischen, rheinnahen Kiesgruben. — Diplomarbeit Universität Tübingen, 141 pp.

Werner, P. 1985. La végétation de Finges et de son Rhône sauvage. — Bulletin la Murithienne 103: 39–84.
Zehnder, G. & Zettel, J. 1999. Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS). I. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Grabwespen (Hymenoptera: Sphecidae). — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 72: 123–137.
Zettel, J. 1974. Mikroskopische Epidermiskennzeichen als Bestimmungshilfen. — Mikrokosmos 63: 106–111, 136–139, 177–181, 201–206.
Zöller, S. 1995. Untersuchungen zur Ökologie von *Oedipoda germanica* (Latreille, 1804) unter besonderer Berücksichtigung der Populationsstruktur, der Habitatbindung und der Mobilität. — Articulata 19: 21–59.

(erhalten am 4. Februar 2008; angenommen am 25. März 2008)