

Zur Biologie der Tessiner Gebirgsschrecke *Miramella formosanta* (Fruhstorfer, 1921) (Acrididae : Catantopinae)

Autor(en): **Köhler, Günter / Reinhardt, Klaus / Asshoff, Roman**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **72 (1999)**

Heft 3-4

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402762>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

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

Zur Biologie der Tessiner Gebirgsschrecke *Miramella formosanta* (FRUHSTORFER, 1921) (Acrididae: Catantopinae)

GÜNTER KÖHLER¹, KLAUS REINHARDT¹ & ROMAN ASSHOFF²

¹ Friedrich-Schiller-Universität Jena, Institut für Ökologie, Dornburger Str. 159, D-07743 Jena, Deutschland

² Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Zürcherstr. 111, CH-8903 Birmensdorf, Schweiz

Biology of the alpine grasshopper Miramella formosanta (FRUHSTORFER, 1921). – A population of *Miramella formosanta* originated from a gradation area in Southern Ticino, Switzerland, was reared over two generations under greenhouse conditions. Several aspects of life-history, mating, reproduction, and diapause were studied, focussing on the potential to become occasionally a pest species in deciduous forests. There are five juvenile instars in both sexes, distinctly separated by hind femur length. The lower temperature threshold for egg hatching was estimated to be 11.8 °C, the temperature sum was below 100 day-degrees. Under field conditions the first larvae hatch in the beginning of May. The adult phase extends considerably over 2–3 months from the end of June up to September. Mating activity peaked in the afternoon, possibly in accord with the temperature peak. On average, females spent 18 % of their time in mating position. The lifetime reproduction rate amounts to an average of 12 egg-pods each with 10 eggs. Both mating and oviposition activity declined with the season. Apparently, most of the embryos should hibernate at least twice until hatching, which also explains the recent gradation cycles.

Keywords: Alpine grasshopper, *Miramella*, Acrididae, life cycle, mating, reproduction, diapause

EINLEITUNG

Die Gebirgsschreckengattung *Miramella* (Acrididae: Catantopinae) ist mit sechs Arten und mehreren Unterarten in Europa verbreitet (HARZ, 1975; HELLER *et al.*, 1998). Davon sind einzelne Arten seit dem vorigen Jahrhundert nach Massenvermehrungen als Forstschädlinge aufgetreten. Als einer der ersten berichtete RATZEBURG (1868), dass in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts in der Umgebung von Graz die Art *M. alpina* in zweijährigem Abstand (1862, 1864, 1866) ein vor allem aus Buchen bestehendes Waldgebiet entlaubte, wobei auch eingestreute Eichen und Ahorne befressen wurden. Zuletzt fasste NADIG (1989) die Berichte über Massenvermehrungen von *Miramella*-Arten zusammen, welche aus dem Wienerwald, der Umgebung von Graz und aus Slowenien vorlagen. In einer Fussnote wird dabei erstmals auch ein Gradationsgebiet im südlichen Tessin erwähnt. Hier kam es am Ostzipfel des Luganerseees in Cantine di Gandria in den Jahren 1964, 1988 und 1992 zu Massenvermehrungen der Tessiner Gebirgsschrecke, *Miramella formosanta*, in deren Folge jährlich 10–100 ha Laubwald kahlgefressen wurden (PBMD, 1964–92; NADIG, 1989; MEIER *et al.*, 1993; THORENS & ANTOGNOLI, 1996). Solche Entlaubungen verringern durch Reduktion von Jahrringen auch das Dickenwachstum der Bäume (hier Linden: ASSHOFF *et al.*, 1999) und sind dadurch auch von forstlichem Interesse.

Über die Ursachen solcher für Heuschrecken in Mitteleuropa ungewöhnlichen Massenvermehrungen, noch dazu in Waldgebieten, ist bislang wenig bekannt, wobei im genannten Fall in erster Linie klimatische Auslöser diskutiert werden (NADIG, 1989; THORENS & ANTOGNOLI, 1996). Allerdings müssen auch Parameter der Lebensgeschichte einer Art derartige Gradationen begünstigen. Die Biologie der

Tessiner Gebirgsschrecke ist jedoch bisher weitgehend unbekannt. Im vorliegenden Beitrag werden deshalb verschiedene Aspekte der Lebensgeschichte von *M. formosanta* unter Gewächshausbedingungen als mögliche Schlüsselparameter zum raschen Aufbau grosser Populationen untersucht.

MATERIAL UND METHODE

Herkunftsgebiet

Die untersuchten Tiere entstammen einer Population aus einem Waldgebiet unmittelbar hinter der Ortslage von Cantine di Gandria (Blatt 1353 Lugano, Koord. 095200/722300) im südlichen Tessin. Es liegt in 270–450 m ü. M. am Fusse eines zum Luganersee steil abfallenden Nordhanges (Inklination bis 42°) des bereits auf italienischem Territorium befindlichen Massivs des Monte Generoso (bis 1610 m ü. M.). Das durch Terrassierung und extensive Nutzung (Holzeinschlag, Gärten, Weinbau) lange Zeit offengehaltene Gebiet, welches heute dicht mit Laubbäumen bestockt ist, dürfte auch die Voraussetzung für das an diesem Standort äusserst ungewöhnliche Vorkommen von *M. formosanta* sein, liegen doch die eigentlichen Fundorte dieser Art meist über 1000 m ü. M. Wahrscheinlich ist auch das feuchtere und kühlere Klima im Schatten des Monte Generoso der Population sehr zuträglich (THORENS & NADIG, 1997).

Als Beobachtungsfläche bei sporadischen Freilandstudien in den Sommermonaten 1998 und 1999 (R.A.) diente ein im Gradationsgebiet der Heuschrecke liegendes Areal von 60 x 40 m direkt oberhalb der in drei Terrassen angeordneten Häuser. Hier befanden sich wenige sehr kleine und bereits Mitte Mai (1998) teilweise gemähte Wiesenstücke und eine durch Kahlschlag entstandene Waldlichtung. Diese Stellen enthielten grosse Flecken an Moos, was auf ihren sauren Boden hinweist. Der Wald war überwiegend mit zirka 50 Jahre alten Linden (*Tilia platyphyllos*, *T. cordata*) bestockt (Abb. 1). An weiteren Baumarten kamen vereinzelt *Acer cam-*



Abb. 1: Laubwald-Habitat von *Miramella formosanta* bei Cantine di Gandria, Tessin. Sommer 1998. (Foto: R. ASSHOFF).

pestre, *Castanea sativa*, *Fraxinus excelsior* und *Ostrya carpinifolia* vor. In der Strauchschicht wurden im wesentlichen vier und in der Krautschicht 32 Arten gefunden. Bei der entsprechenden Pflanzenassoziation handelte es sich um ein *Carpino betuli*-Ostryetum auf sehr frischem, nährstoffreichem Boden mit typischen Kalkzeigern wie *A. campestre*, *Cyclamen europaeum* und *O. carpinifolia* (ELLENBERG & KLÖTZLI, 1972). Der Deckungsgrad der Baumkronen betrug 70 %. Am Boden waren etwa 15 % der Fläche durch Sträucher und 10 % durch krautige Pflanzen bedeckt. Entsprechend der qualitativen Pflanzenaufnahmen (R. A.) betrug die mittlere Feuchtezahl 5,3 und die mittlere Temperaturzahl 4,4 (nach ELLENBERG, 1974).

Die ersten Freilandbeobachtungen an *M. formosanta* wurden am 12. Mai 1998 auf der Gradationsfläche unmittelbar am Hang (ca. 35° Neigung) hinter dem kleinen Ort Cantine di Gandria gemacht. Hier sind zunächst Kescherfänge, später Exhaustor-Fänge durchgeführt worden (G. K.), um *Miramella*-Larven zu finden und mitzunehmen. Bei den Exhaustor-Aufsammlungen wurden auch die Sitzpflanzen notiert. Weitere phänologische Beobachtungen (R. A.) wurden in Cantine am 25. Juni und 14. Juli 1998 gemacht. Vom 26. Juni 1998 liegt ausserdem eine solche vom Monte San Giorgio vor. Insgesamt sind aber nur 61 Individuen phänologisch ausgewertet worden.

Larvalentwicklung

Zum Aufbau einer Zucht sind 19 L1-Larven zusammen mit einigen krautigen Futterpflanzen der Fläche in einem Transportkäfig nach Jena mitgenommen worden. Die 18 überlebenden Individuen wurden am 14. Mai 1998 im Gewächshaus des Instituts für Ökologie in zwei Terrarien (15x30x50 cm) mit 10 bzw. 8 Larven überführt. Als Futter wurden zunächst Blätter mehrerer Baumarten angeboten, alsbald aber nur noch frisches, in Wasser stehendes Brombeerlaub verfüttert und bei Bedarf erneuert. Über die gesamte Zeit der Haltung sind die Temperaturen kontinuierlich auf Thermographenstreifen aufgezeichnet worden. Während der Juvenilentwicklung wurden die Exuvien in wenig täglichen Abständen gesammelt, unter dem Stereomikroskop nach dem Geschlecht bestimmt und mit einem elektronischen Messschieber (Messgenauigkeit 0,01 mm) vermessen (Hinterschenkel). Auf diese Weise konnten Stadienzahl und -dauer ermittelt werden.

Imaginalentwicklung und Zucht

Zur Registrierung der Paarungsaktivität in den Käfigen wurden an zufällig über den Tag verteilten Terminen vom 18. Juni bis 13. September 1998 an 79 Tagen 221 Kontrollen vorgenommen und dabei jeweils die Anteile verpaarter Männchen und Weibchen notiert. Im folgenden definieren wir Paarungsaktivität der Weibchen als den Anteil der sich in Paarung befindlichen Weibchen. In jenen der Männchen gingen sowohl Tiere ein, deren Genitalien mit den weiblichen verankert waren (vgl. Abb. 2) als auch solche, welche lediglich auf dem Weibchen sasssen. Um die übergebene Spermienmenge zu ermitteln, sind einzelne Weibchen unmittelbar nach einer Paarung abgetötet worden. Die entnommene Spermatheca wurde mit einem Okularmikrometer vermessen, in 0,7 ml Insektenringerlösung gegeben, mit einer kleinen Schere zerzupft und homogenisiert. Anschliessend konnten die Spermien in einer (Neubauer-)Zählkammer gezählt werden. Im Mikroskop wurde bei 400-facher Vergrösserung ausserdem versucht, die Länge der Spermien zu messen. Schliesslich sind die abgetöteten Weibchen auf im Vorderdarm sitzende Gregarinen unter-

sucht worden, wobei Häufigkeitsklasse 1 (1–100) und 2 (101–1000 Individuen) unterschieden wurden.

Die Cantine-Population ist über vier Monate (14. Mai bis 16. September 1998) im Gewächshaus untersucht worden. Dabei produzierten neun Weibchen vom 16. Juni bis 16. September 1998 insgesamt 73 Ootheken, von denen eine zerfiel, vier auf Embryonalentwicklung kontrolliert und 68 in Gartenerde/Sand-Gemisch vergraben und – bei regelmässiger Befeuchtung – zur Weiterzucht verwendet wurden.

Embryonalentwicklung

Diese 68 Eipakete wurden vom 16. September 1998 bis 19. Februar 1999 bei 5–7 °C im Kühlschrank einer (ersten) fünfmonatigen Kühlephase ausgesetzt. Danach kamen sie vom 19. Februar bis 16. März 1999 in zwei Klimakammern mit 16,0 °C (16 h bei 20 °C / 8 h bei 8 °C) bzw. 21,3 °C (16 h bei 28 °C / 8 h bei 8 °C), um bei verschiedenen Temperaturen den Schlupf aus den einzelnen, mit kleinen Käfigen bedeckten Ootheken zu verfolgen. Dabei konnten für die Postdiapausephase mit einer hyperbolischen Funktion der Entwicklungsnullpunkt und die Temperatursumme berechnet werden. Da aber nur ein geringer Teil schlüpfte, schlossen sich für die Ootheken weitere 2 Monate Kühle und 3 Wochen Wärme (Gewächshaus: kein weiterer Schlupf) sowie abermals 1 Monat Kühle und 1 Monat Wärme (Gewächshaus: auch kein Schlupf) an. Anschliessend sind am 12. August 1999 die Gelege geöffnet und die Eier auf ihren Zustand und ihre Embryonalentwicklung (System nach KÖHLER, 1991) hin untersucht worden.

Von den (nach der ersten Kühlephase) vom 1.–14. März 1999 geschlüpften 41 Larven (in der Folge als H1-Generation bezeichnet), konnten 36 Individuen weitergezüchtet werden, von denen schliesslich 11 adulte Weibchen und 18 Männchen verblieben. Diese Zucht endete am 02. Juni 1999, wobei noch 2 Weibchen und 5 Männchen am Leben waren. Von einer nicht genau bekannten Zahl an H1-Weibchen sind weitere 18 Ootheken produziert worden, davon 7 Ootheken von virginen und 11 von verpaarten Weibchen. Diese, in einem Gartenerde/Sand-Gemisch vergrabenen Eibehälter wurden nach der Ablage (zwischen Mitte April und Ende Mai) weiter bis Mitte August 1999 im Gewächshaus in Wärme gehalten und regelmässig befeuchtet. Am 13. August 1999 erfolgte die Kontrolle der Eier auf den Zustand der Embryonalentwicklung.

ERGEBNISSE

Larvalentwicklung

Stadiengrösse und -färbung

Miramella formosanta durchlief in beiden Geschlechtern obligatorisch fünf Juvenilstadien, von denen I–III nach ventral gerichtete, IV und V nach dorsal gerichtete Flügelanlagen aufwiesen. Innerhalb eines Geschlechts liessen sich die Stadien anhand ihrer Femurlängen eindeutig unterscheiden, da sich die Masse in ihren Spannbreiten nicht überlappten (Tab. 1). Selbst eine ausnahmsweise sehr kleine weibliche L4-Larve mit 6,6 mm Femurlänge (in Tab. 1 nicht verzeichnet) war noch deutlich grösser als das Vorstadium. In den ersten drei Stadien unterschieden sich weibliche und männliche Larven unerheblich in ihrer Grösse, während ab dem vierten Stadium die weiblichen Tiere deutlich grösser wurden.

Die jungen Larven sind grösstenteils sehr dunkel, fast schwarz (Kopf mit Antennen, Pronotum, Abdomen, Tibien), nur auf der Oberseite zieht ein aufgehell-

Tab. 1: Femurlängen (in mm) der Exuvien männlicher und weiblicher Juvenilstadien von *Miramella formosanta* (Herkunft: Cantine di Gandria, Tessin).

Stadium	Männchen	n	Weibchen	n
L1	3,3–3,7	10	3,2–3,8	7
L2	4,2–4,6	7	4,1–4,9	10
L3	5,3–5,6	6	5,4–6,1	9
L4	6,3–7,1	7	7,0–8,0	9
L5	8,0–8,8	7	9,1–10,1	9
Gesamt		38		44

ter Rückenstreifen vom Halsschild über den Hinterleib. Auch die Hinterfemora sind oberseits hell, und seitlich von zwei breiten, hellen Binden durchzogen. Die Tarsenglieder aller Beine sind ebenfalls teilweise aufgehellt. Ab dem 3. Larvenstadium färben sich die meisten Körperpartien in grün bis gelbgrün um, welches bei den jungen Imagines in geradezu leuchtender Brillanz auftritt (vgl. Abb. 2). Mit zunehmendem Imaginalalter verliert sich diese aber wieder.

Phänologie und Stadiendauer

Aus Cantine selbst liegen von insgesamt vier Terminen (1998/99) und 61 beobachteten Individuen nur wenige phänologische Angaben zu dieser der Art vor. Demnach wurden Mitte Mai ausschliesslich Erstlarven gefunden, die im ersten Mairdrittel geschlüpft sein müssen. Ende Juni (25. Juni 1998, 26. Juni 1999) traten dann die ersten Imagines auf und Mitte Juli (14. Juli 1998) waren dann nur noch adulte Heuschrecken zu finden. Im Vergleich dazu wurden zeitgleich Mitte Juni am Monte

Tab. 2: Juvenilentwicklung von *M. formosanta* im Gewächshaus anhand der aufgesammelten Exuvien, 1998.

Datum	L1	L2	L3	L4	L5	Im	Ø-Temp. (°C)
14.5.	18						25,5
17.5.	16	2					25,5
18.5.	6	12					26,0
19.5.		18					26,5
22.5.		17	1				25,0
24.5.		3	15				25,5
25.5.			17				26,0
27.5.			17				26,5
28.5.			10	7			28,5
29.5.			3	14			28,5
30.5.				16			26,0
31.5.				16			26,0
1.6.				13	3		26,5
2.6.				6	10		27,0
3.6.				1	15		26,5
4.6.					16		27,5
7.6.					11	5	28,0
8.6.					5	11	28,0

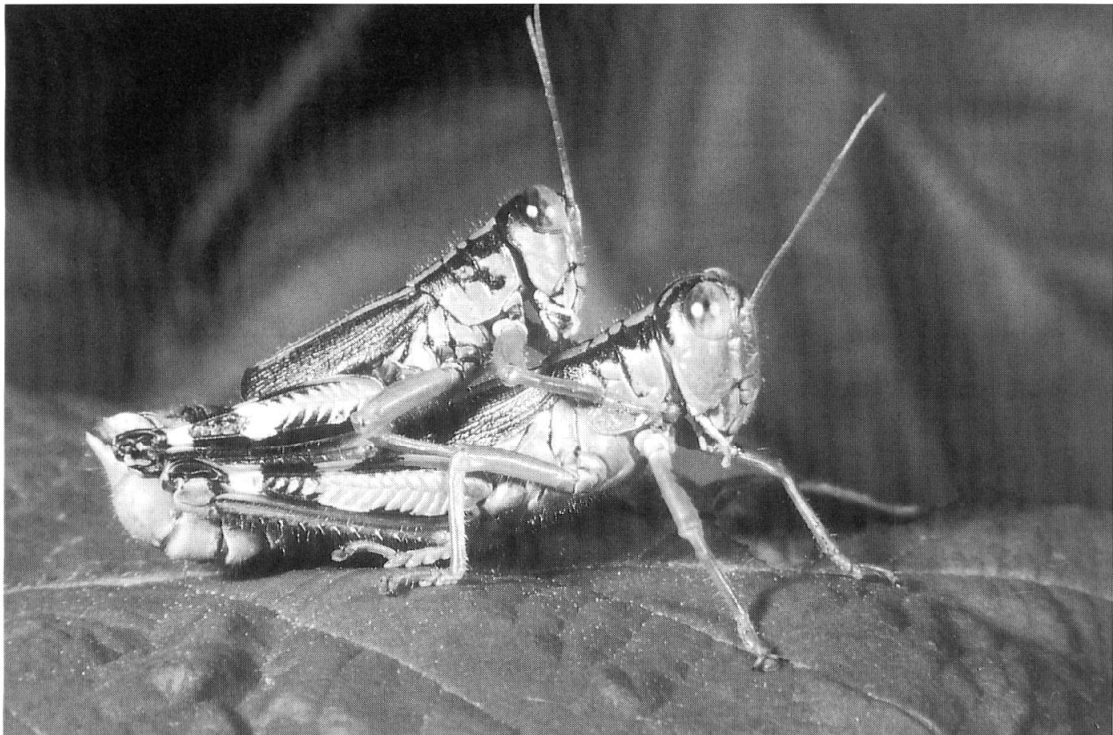


Abb. 2: *Miramella formosanta* in Paarung (Foto: F. JULICH).

San Giorgio (bis 1097 m ü. M.) noch keine Imagines und auch erst wenige L5 gefunden. Wie bei anderen Acrididae auch (INGRISCH & KÖHLER, 1998), weisen die Zuchtbefunde an *M. formosanta* ebenfalls auf eine etwas frühere Imaginalhäutung der kleineren Männchen gegenüber den doppelt so schweren Weibchen hin (vgl. Tab. 3).

Von den am 12. Mai 1998 aus dem Freiland entnommenen Erstlarven entwickelten sich im Gewächshaus die ersten Individuen bereits am 7. Juni zur Imago, wobei von den 18 anfangs eingesetzten Tieren immerhin 16 (9 Weibchen, 7 Männchen) das Adultstadium erreichten. Die Larvalsterblichkeit erwies sich als vernachlässigbar gering. Die mittlere Stadiendauer (ohne L1) schwankte bei durchschnittlichen Tagestemperaturen von 25–28,5 °C zwischen 4–7 Tagen (Tab. 2).

Imaginalentwicklung

Paarungsaktivität

Adulte *M. formosanta* waren häufig und lange in Paarungsstellung (Abb. 2) zu beobachten. So wurden im Gewächshaus vom 14. Juni bis 22. September 1998 bei insgesamt 221 Kontrollen in 64 Fällen (29%) Tiere in Paarung beobachtet. Werden die nur aufsitzenden, aber nicht angekoppelten Männchen mit einbezogen, erhöht sich diese Zahl auf 108 (49%). Ab September 1998 wurde keine Paarungsaktivität mehr berechnet, da nur noch drei Männchen und zwei Weibchen am Leben waren. Die Paarungsaktivität beider Geschlechter verteilte sich nicht gleichmässig über den Tag (zusammengefasst für jeweils vierstündige Intervalle: Kruskal-Wallis-Test: $H_{\text{Weibchen}} = 14.82$, $df = 5$, $p = 0.011$; $H_{\text{Männchen}} = 20.49$, $df = 5$, $p = 0.001$). Sie erreichte ihre höchsten Werte zwischen 14 und 22 Uhr MESZ, zu Zeiten auch der höchsten mittleren Tagestemperaturen von 25–28 °C (Abb. 3).

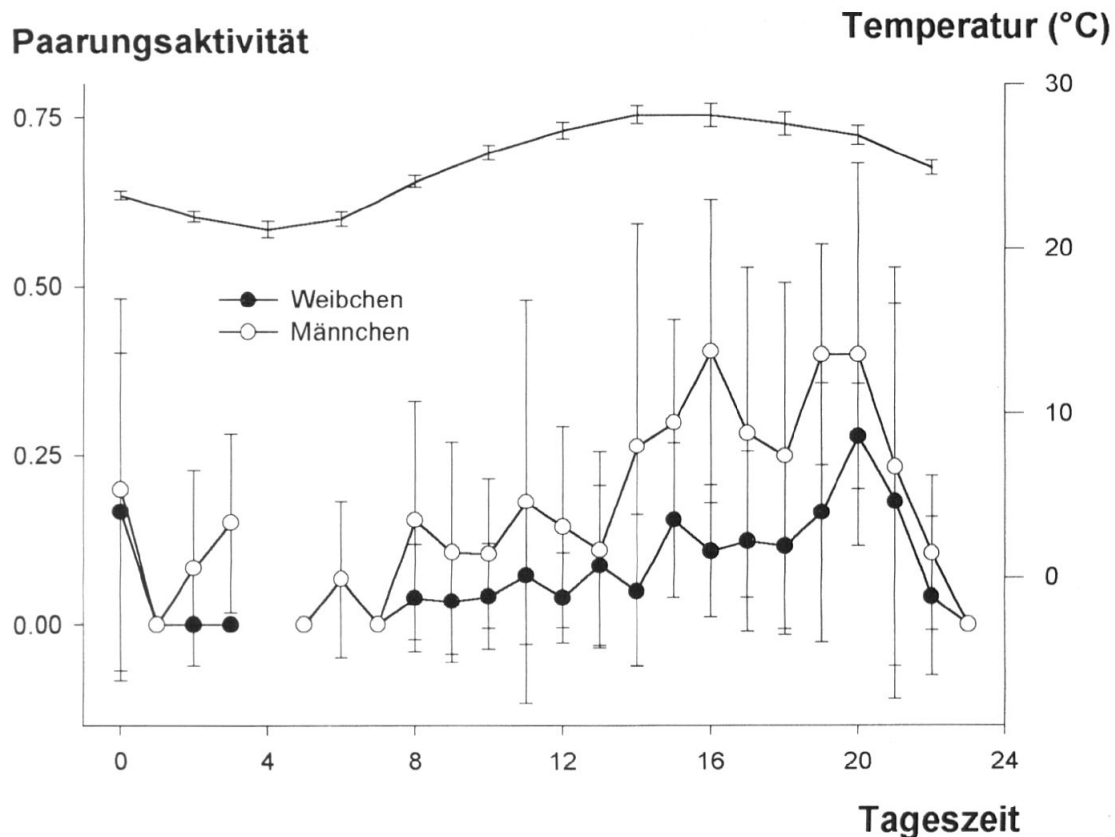


Abb. 3: Paarungsaktivität (± 1 Standardabweichung) der Männchen und Weibchen von *M. formosanta* im Tagesgang. Die obere Linie markiert die Temperatur (\pm Standardfehler) im Gewächshaus.

Wird nur diese Phase der höchsten tageszeitlichen Paarungsaktivität zwischen 14–22 Uhr betrachtet (90 Beobachtungen), zeigt sich ausserdem ein saisonales Muster. So befanden sich zwischen Mitte Juni und Ende Juli durchschnittlich 18% aller Weibchen in Paarung, danach fiel dieser Anteil auf unter 10% ab. Interessanterweise folgte auch die Eiablageaktivität dem saisonalen Muster der Paarungsaktivität (Spearman'sche Rangkorrelation, $r_s = 0.738$, $N = 8$, $p = 0.029$), wobei aber die Durchschnittstemperatur im Juli/August bei Werten um 25°C weitgehend gleich blieb (Abb. 4).

In sieben Fällen konnte die Paarungsdauer bis dato unverpaarter Tiere auf 30 Minuten genau beobachtet werden. Sie dauerte zwischen 80 und 840 min bei einem Median von 420 min. Dieser ist allerdings wenig aussagekräftig, da bei der nur 80 Minuten dauernden Paarung keine Spermien übergeben wurden und drei Paarungen (600 bis 840 min Kopplungsdauer) sogar über Nacht andauerten. Die anderen drei Paarungen endeten tagsüber nach 120, 180 und 420 min. Zwei Spermienzahlen, die kurz nach einer einzigen Paarung in den Weibchen gezählt wurden und damit der Ejakulatgrösse entsprechen dürften, lagen bei 1800 und 9600 Spermien und sind damit bemerkenswert klein. Drei direkt nach ihrem Tode untersuchte Weibchen hatten in ihrer Spermatheka folgende Zahlen an Spermien gespeichert: 1. September 1998 – 20000, 5. September 1998 – 5400, 13. September 1998 – 5400. Die Längenmessung der Spermien gestaltete sich schwierig, da Kopf- und Schwanzteil

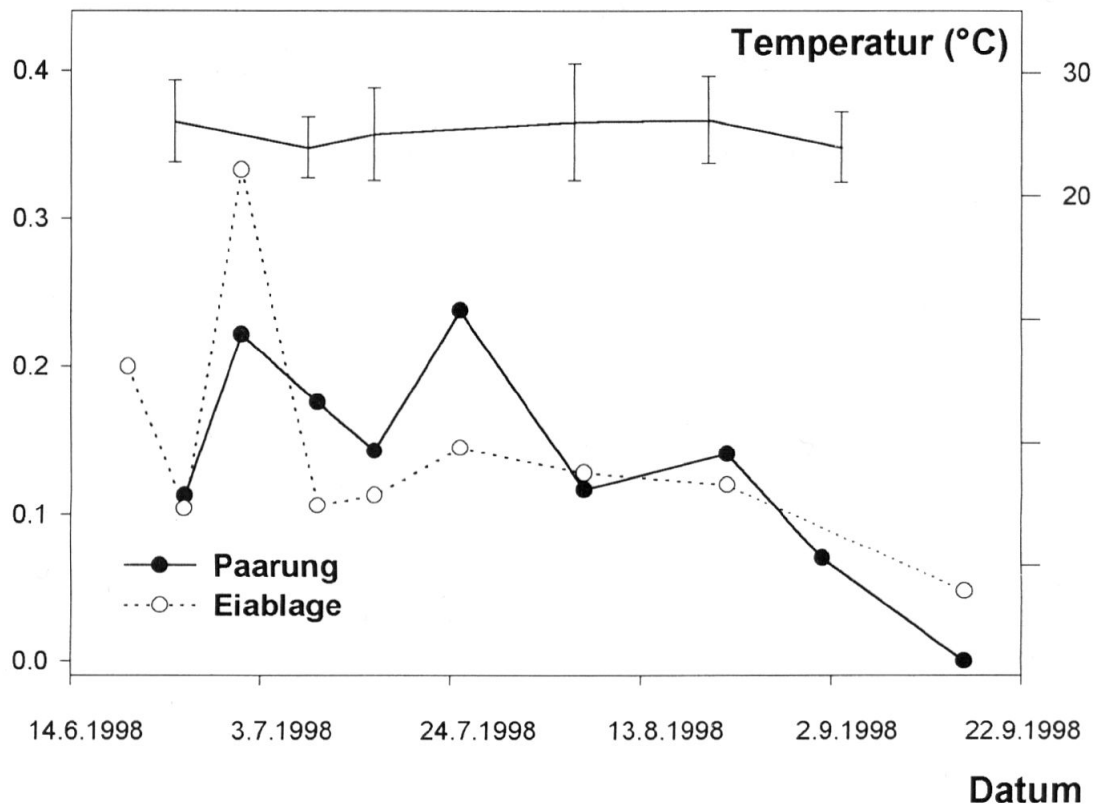
Aktivität/ Weibchen/ Tag

Abb. 4: Saisonaler Verlauf der Paarungs- und Eiablageaktivität von *M. formosanta*. Die obere Linie markiert die Temperatur (± 1 . Standardabweichung) im Gewächshaus.

schwer voneinander zu unterscheiden waren. Ausserdem wurden noch verschieden lange Bruchstücke festgestellt, die wohl teilweise von halb abgebrochenen Spermenschwänzen herrührten. In 17 Fällen konnte höchstwahrscheinlich die Gesamtlänge eines einzelnen Spermiums gemessen werden, wobei der Durchschnitt $0,211 \pm 0,002$ mm betrug. Vier vermessene Spermienköpfe waren $0,07 \pm 0,002$ mm lang. Elf weitere Bruchstücke massen $0,11 \pm 0,02$ mm, so dass die Vermutung nahe liegt, dass es sich um Spermenschwanzbereiche handelte. Die Spermien wurden stets in Bündeln übergeben und in verschiedenen Abschnitten der Spermatheca nachgewiesen. In allen drei Fällen, in denen lebende Spermien in der Spermatheca beobachtet wurden, sind diese jeweils nur in einem oder zwei der Spermatheca-Abschnitte I–III festgestellt worden (Abb. 5).

Alle sieben auf Parasiten hin untersuchte Weibchen wiesen einen Gregarinenbefall in beiden Häufigkeitsklassen (1 und 2) auf. Davon entstammten vier Weibchen der Cantine- und drei der H1-Generation.

Lebensdauer und Eiablage

Die wesentlichen Reproduktionsparameter während der Gewächshaushaltung sind in Tab. 3 zusammengestellt. Das dort nicht verzeichnete Erstablagealter der Weibchen dürfte bei 28°C im Bereich von 5–10 Tagen nach Imaginalhäutung liegen. Die mittlere Lebensdauer der Imagines erwies sich mit etwa zwei Monaten bei

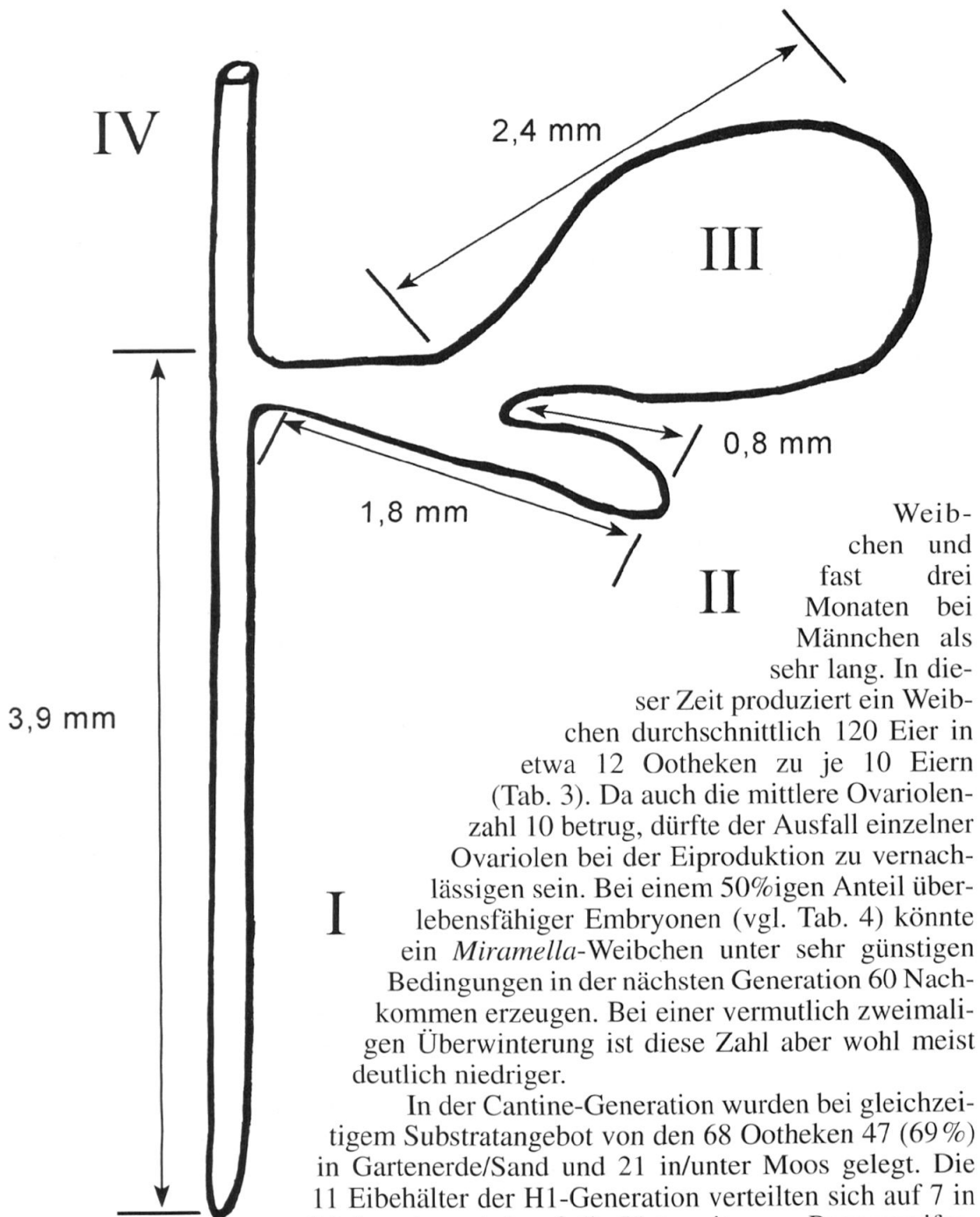


Abb. 5: Bau und Masse der dreiteiligen Spermatheka von *M. formosanta*.

I Weibchen und fast drei Monaten bei Männchen als sehr lang. In dieser Zeit produziert ein Weibchen durchschnittlich 120 Eier in etwa 12 Ootheken zu je 10 Eiern (Tab. 3). Da auch die mittlere Ovariolenzahl 10 betrug, dürfte der Ausfall einzelner Ovariolen bei der Eiproduktion zu vernachlässigen sein. Bei einem 50%igen Anteil überlebender Embryonen (vgl. Tab. 4) könnte ein *Mirameλλα*-Weibchen unter sehr günstigen Bedingungen in der nächsten Generation 60 Nachkommen erzeugen. Bei einer vermutlich zweimaligen Überwinterung ist diese Zahl aber wohl meist deutlich niedriger.

In der Cantine-Generation wurden bei gleichzeitigem Substratangebot von den 68 Ootheken 47 (69%) in Gartenerde/Sand und 21 in/unter Moos gelegt. Die 11 Eibehälter der H1-Generation verteilten sich auf 7 in Mulmerde und 4 auf die Unterseite von Pappestreifen. Weder die Eizahl/Oothek noch die Oothekenmasse (in Erde/Sand) folgten über die gesamte Ablageperiode irgendeinem Trend. Die Masse der in Gartenerde/Sand gelegten Eibehälter war grösser als jene der in Moos gelegten (U-Test: $U_{18,21} = 525,0$; $p \leq 0,0001$), was bei ersteren wohl auf die höhere Masse der angeklebten Erdpartikel zurückzuführen ist. An der Oothekenmasse sind die Eier mit etwa 70% und die umgebende Schaummasse ist mit 30% beteiligt. Setzt man die reine Oothekenmasse (ohne anhaftende Partikel) zur Körpermasse der Weibchen in Beziehung, so liegt die Reproduktionsinvestition für jede Ablage bei etwa 20% der Körpermasse.

Tab. 3: Reproduktionsparameter einer aus Erstlarven (Cantine di Gandria) gezogenen Gewächshaus-Generation von *M. formosanta*. 1998.

Parameter	n	min-max	Median	Bemerkungen
Körpermasse (G) ♂	7	0,26–0,29	0,28	junge Imagines
♀	9	0,50–0,68	0,58	
Ovariolenzahl	5	9–10	10	aus Cantine, 14.7.98, stammend
Oothekenmasse (g)	46	0,13–0,31	0,20	nach Ablage in Gartenerde/Sand
	21	0,08–0,16	0,12	in Moos
Oothekenlänge (mm)	7	8,4–12,0	10,5	in Gartenerde/Sand
Oothekenbreite (mm)	7	6,5–7,3	6,9	in Gartenerde/Sand
Eizahl/Oothek	64	5–13	10	nach Zuchtende, Eier graubraun
Eimasse (mg)	28	5,40–9,18	7,62	nach Ablage in Prädiapause

Embryonalentwicklung

Diapause und Schlupf

Aus den einmal überwinterten 658 Eiern (in 68 Ootheken) schlüpften 41 Larven, was einem Anteil von nur 8,7% an den insgesamt (470) noch Embryonen enthaltenden Eiern ausmachte. Diese Larven schlüpften aus insgesamt 21 Ootheken (30,9% aller Ootheken), wobei zumeist nur 10–30% der Eier eines Eibehälters betroffen waren. Als Höchstwert schlüpften aus einer Oothek einmal 5 Larven von 9 Eiern. Dieser Befund spricht zunächst dafür, dass *M. formosanta* für den Abschluss ihrer Embryonalentwicklung mehr als eine Kühleperiode (einen Winter) benötigt. Jedoch kam es auch nach zwei weiteren zwei- bzw. einmonatigen Kühlephasen (allerdings im Sommer) zu keinem weiteren Schlupf.

Die Kontrollen der Embryonalentwicklung brachten nur teilweise Klarheit in diesem Befund (Tab. 4). Alle unmittelbar nach der Ablage weiter in der Wärme gehaltenen Eier entwickelten sich in der Prädiapause nach drei Wochen (bei 26,7°C) nur bis zur mittleren Anatrepsis, also nicht einmal bis zur Blastokinesis (Keimumrollung). Erst nach den anschliessenden Kühlephasen hatten die Embryonen zum überwiegenden Teil die Keimumrollung überwunden und befanden sich in der mittleren (bis späten) Katatrepsis, wo sie sich nicht weiter bis zum Schlupf zu entwickeln schienen. Dagegen befanden sich 85% der H1-Embryonen, also Nachkommen jener Tiere, die nach nur einer Überwinterung schlüpften, ohne jegliche Kühle (d.h. noch in der Prädiapause) bereits im Stadium der mittleren Katatrepsis.

Die Dauer der Postdiapause-Entwicklung nach einer Überwinterung wurde unter zwei Temperaturregimes verfolgt. So betrug bei 16,0°C die mittlere Entwick-

Tab. 4: Entwicklungszustand der Embryonen von *M. formosanta* nach verschiedenen Kühle/Wärme-Phasen, gegeben nach dem Ablagezeitraum (16. Juni bis 16. September 1998); geschlüpfte Tiere nicht berücksichtigt. FA, MA, SA – frühe, mittlere, späte Anatrepsis; FK, MK, SK – frühe, mittlere, späte Katatrepsis; Mo – Monate, Wo – Wochen.

Kühle	Wärme	Eizahl	tot	lebend	Embryonalzustand	Bemerkungen
—	3 Wo	46	24 (52%)	22 (48%)	3 FA, 19 MA	Cantine-Gen.
5/2 Mo	4/3 Wo	35	12 (34%)	23 (66%)	23 MK/SK	Cantine-Gen.
5/2/1 Mo	4/3/4 Wo	576	170 (30%)	406 (70%)	368 MK, Rest verteilt	Cantine-Gen.
—	12 Wo	90	42 (47%)	48 (53%)	6 SA, 1 FK, 41 MK	H1-Gen.

lungsdauer bis zum Schlupf 18,0 Tage, bei 21,3 °C nur 10,6 Tage. Eine hyperbolische Anpassung (Abb. 6) ergab einen Entwicklungsnullpunkt (T_0) von 11,8 °C, woraus sich eine Temperatursumme von nur 70–90 Tagesgraden errechnet.

Frasspflanzen und Habitatnutzung

Bei der Haltung im Gewächshaus wurden Blätter von Linde, Esche, Ulme und vor allem Brombeere angefressen, während solche von Maulbeere nicht akzeptiert wurden. Später ist ausschliesslich Brombeerlaub angeboten worden, was sich für sämtliche Stadien hervorragend als Futter eignete. Offensichtlich frisst *M. formosanta* gleichermassen an Kräutern, Sträuchern und Bäumen, was sie als eine recht polyphage Art charakterisiert. Nach den Frassspuren an den Blättern erzeugen die Tiere eine Art unregelmässigen Lochfrass, wobei die nervenfreien Blattbereiche bevorzugt werden.

Die jungen *Miramella*-Larven (L1) wurden in Cantine an 7 Pflanzenarten sitzend gefunden: *Urtica dioica*, *Cardamine heptaphyla*, *Rubus fruticosus*, *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Primula spec.* und Grasblätter (u.a. *Brachypodium sylvaticum*). Ein Foto vom Befall 1992 zeigt auch ein adultes Tier auf Bergahorn

Entwicklungsdauer in Tagen (y)

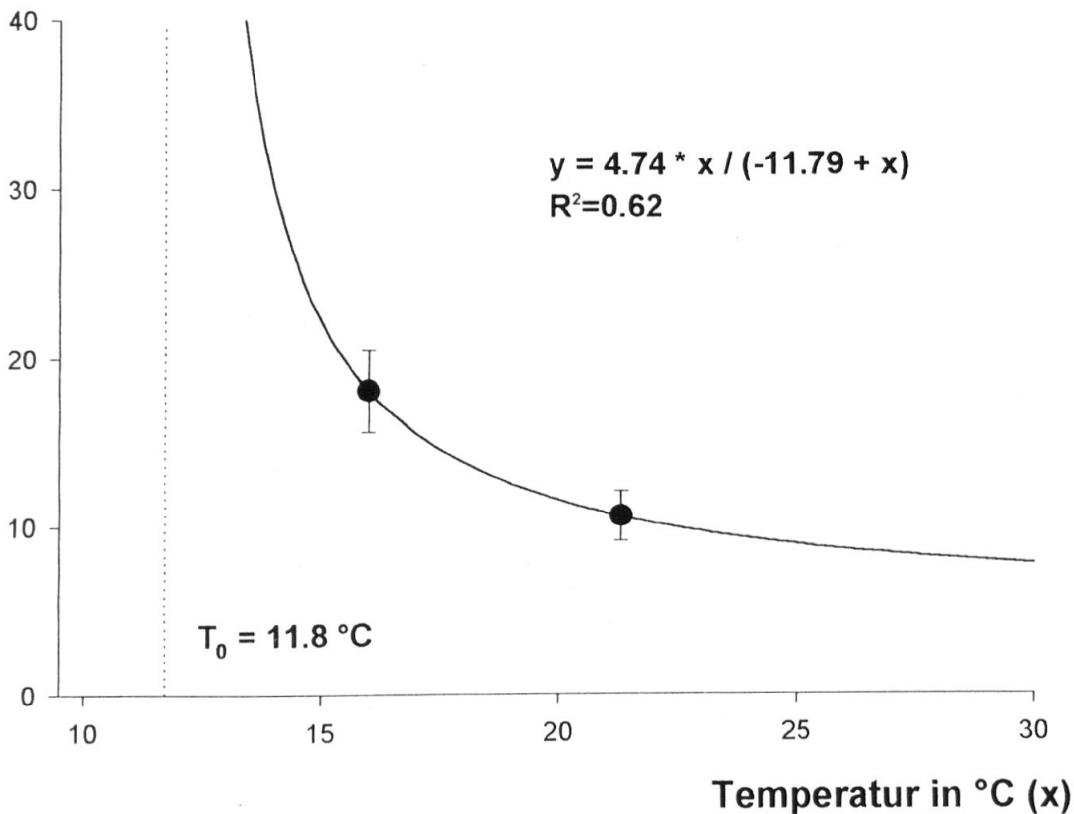


Abb. 6: Hyperbolische Anpassung der temperaturabhängigen Entwicklungsdauer von Embryonen in der Postdiapause-Phase von *M. formosanta*.

(MEIER *et al.*, 1993) Etwa die Hälfte (46%) der insgesamt 26 beobachteten Larven sassen auf der Grossen Brennessel, von der ein grösserer Bestand vorhanden war. Von Bodennähe bis in etwa 1,50 m Höhe (an jungen Eschen) sassen die Tiere auf den Oberseiten der Blätter.

Während der kurzen Untersuchung Mitte Mai 1998 (G. K.) konnten in Cantine di Gandria keine Erstlarven von der untersten, am Waldrand gelegenen gemähten Wiesenterrasse gekeschert werden. Dagegen wurden zwei Larven von der noch ungemähten ebenen Wiese (ca. 3 x 6 m) im westlichen Teil hinter dem obersten Haus gekeschert. Die übrigen Beobachtungen wurden sämtlich im östlichen Teil am ungemähten, ruderalisierten Steilhangbereich (ca. 10 x 15 m) sowie vereinzelt auf einer Waldschneise (ca. 25 x 25 m) gemacht. Im Wald selbst konnten zu dieser Zeit weder im Unterwuchs noch an den Baumstämmen Junglarven gefunden werden. Ende Juni 1999 (26.6., R. A.) fanden sich bei günstigen Witterungsbedingungen (26 °C, etwas schwül) und nach zweieinhalbstündiger Suche nur 10 Tiere, von denen drei auf der oben genannten kleinen Wiese hinter dem Dorf gekeschert wurden und sieben an Bäumen sassen. Es handelte sich insgesamt um 2 adulte Männchen und 8 Weibchen im 4./5. Larvenstadium. Die Imagines konnten zumeist in 1 m Höhe auf der Rinde (vor allem von Linden) beobachtet werden. Die Tiere sassen hier einzeln, aber immer auf der Schattenseite des Baumes.

DISKUSSION

Die Art *M. formosanta* ist in der insubrischen Region und im Tessin im Soprawie Sottoceneri nahezu ausschliesslich in Höhen von 1200–1700 m ü. M. verbreitet (NADIG, 1989; ANTOGNOLI, 1994; THORENS & NADIG, 1997). Das mit Abstand tiefstgelegene Vorkommen ist dabei jenes von Cantine di Gandria in 280–360 m ü. M. (THORENS & NADIG, 1997), für das bisher drei, mit Kahlfrass einhergehende Massenvermehrungen dokumentiert sind (PBMD, 1964–92; MEIER *et al.*, 1993). Allerdings liegen aus den Gradationsjahren keine genauen Zahlen über *Miramella*-Dichten vor. Erst 1994–95 wurden umfangreiche vergleichende Populationsanalysen begonnen, die im Jahre 1994 Höchstwerte von immerhin 19,2 Larven (bzw. 1,8 Imagines) pro m² und 1995 solche von 26,9 Larven (bzw. 13,1 Im.) pro m² ergaben (THORENS & ANTOGNOLI, 1996). Eine Erklärung der *Miramella*-Massenvermehrungen gerade an dieser Stelle durch makroklimatische Einflüsse wird durch diese Erhebungen in Cantine di Gandria gestützt. So wies 1990 (vor der Gradation 1992) die Jahresdurchschnittstemperatur ein Maximum (1987–1993) von 13 °C auf, was vor allem auf die hohen Sommerwerte zurückzuführen war. Dagegen lag der Jahresniederschlag mit etwas unter 1500 mm im Minimum und damit ca. 500 mm unter dem Normalwert (THORENS & ANTOGNOLI, 1996).

Es ist nun zu vermuten, dass sich solche warmen und trockenen Sommer (wie generell bei Acrididae bekannt – INGRISCH & KÖHLER, 1998) sehr vorteilhaft auf die Reproduktion der Population auswirken. Aus den vorliegenden Untersuchungsergebnissen lassen sich dazu mehrere günstige Eigenschaften der Lebensgeschichte anführen. Eine niedrige Temperatursumme von unter 100 Tagesgraden für die postdiapausäre Embryonalentwicklung führt bereits zu einem frühen Larvenschlupf Anfang/Mitte Mai. Wie mikroklimatische Messungen in Cantine 1989/90 ergaben, stiegen nach dem Winter die Tagesmitteltemperaturen Anfang April erstmals über 12 °C (THORENS & ANTOGNOLI, 1996), dem Entwicklungsnullpunkt für die Postdiapausephase von *M. formosanta*. Dies hat wiederum einen zeitigen Beginn der Imaginalphase Ende Juni/Anfang Juli zur Folge. Der Maturitätsgipfel liegt bereits Mitte

Juli, danach können die Imagines aber noch bis September gefunden werden (THORENS & ANTOGNOLI, 1996). Ein Diapositiv vom 26. August 1964 (MEIER, unpubl.) zeigt noch Kahlfrassschäden im August. Eine zwei- bis dreimonatige mittlere Lebensdauer der Imagines von *M. formosanta* ist immerhin mindestens doppelt so lang wie jene der meisten Oedipodinae und beträgt ein Mehrfaches der Lebensdauer von Gomphocerinae. Die offensichtlich mit der hohen Paarungsaktivität gekoppelte hohe Eiablage rate von etwa 120 Eiern pro Weibchen stellt ebenfalls einen Spitzenwert untern zentraleuropäischen Caelifera dar (KÖHLER, 1999). Obwohl die Reproduktionsinvestition bei einmaliger Ablage mit 20% genauso hoch wie das Maximum bei den daraufhin untersuchten Gomphocerinae ist (KRIEGBAUM, 1988), dürfte infolge der langen Lebensdauer und längeren Eiproduktion auch der Nahrungsbedarf insgesamt recht hoch sein. Die polyphage Ernährung von allerlei krautigen Pflanzen bis zu Laubblättern erweist sich dabei ebenfalls als günstig, ist jedoch für andere Arten der Catantopinae ebenfalls belegt (zusammenfassend in INGRISCH & KÖHLER, 1998).

Der zum Aufbau einer Gradation einzige offensichtliche Nachteil in der Lebensgeschichte von *M. formosanta* ist eine vermutlich weitgehend zweimalige Überwinterung, die wohl über 90% der Eipopulation betrifft. Nur ein Bruchteil schlüpft bereits nach nur einem Winter. Nach den bisherigen Laborbefunden dürfte aber eine normal zweimal überwinternde Generation zumeist solche Eier erzeugen, die ebenfalls zweimal – in der mittleren Anatrepsis und der mittleren Katatrepsis – diapausieren, während die immer vorhandenen wenigen Weibchen aus nur einer Überwinterung wiederum Eier legen, die auch nur einmal – aber hier schon in der mittleren Katatrepsis – diapausieren. Zur genauen Klärung dieses Sachverhalts sind aber weitere experimentelle Untersuchungen notwendig.

Dagegen sprechen die wenigen Freilandbefunde nicht ganz so klar für einen zweijährigen Zyklus. Zumindest lassen die bisherigen Populationsuntersuchungen in Cantine für die beiden Gradationsjahre 1988 und 1992 einen solchen vermuten, wonach 1994 wiederum mit höheren Dichten zu rechnen gewesen wäre. Die Erhebungen von THORENS & ANTOGNOLI (1996) ergaben aber 1994 deutlich niedrigere Werte als 1995. Die kursorischen Beobachtungen der letzten beiden Jahre (R. A.) scheinen aber einem Zwei-Jahres-Zyklus wieder zu entsprechen, nachdem 1998 vergleichsweise häufig (Larven und) Imagines gefunden wurden, während 1999 an derselben Stelle eine zweistündige Suche nur 10 Tiere ergab.

Ungeklärt ist ebenfalls die Dispersionsdynamik sowohl in Normal- als auch in Gradationsjahren. Während die Juvenilstadien bisher nur im Unterwuchs des Waldes und seiner Randbereiche beobachtet worden sind, fanden sich Imagines beider Geschlechter immer wieder regelmässig an Baumstämmen. Demnach müssen Imagines auch die Bäume besteigen und das Laub in den Kronenbereichen verzehren, was bei Weibchen aber auch eine Eiablage in den Bäumen vermuten lässt. Die Akzeptanz verschiedener Ablagesubstrate (darunter Moos) im Laborversuch legt nahe, dass die Weibchen möglicherweise sowohl in Bodennähe als auch auf Bäumen die Eier ablegen könnten.

VERDANKUNG

Für die Freilanduntersuchungen standen R. A. Dienstwagen und Infrastruktur des Instituts für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf (Schweiz) zur Verfügung. Herr Prof. Dr. SCHWEINGRUBER überliess uns dabei auch sein Berghaus im Tessin zur Übernachtung. Herr F. MEIER (WSL) stellte Beobachtungsprotokolle und eine Fotodokumentation zur Verfügung. Frau Dr. C. ANTOGNOLI (Bellinzona) überliess uns einen unveröffentlichten Untersuchungsbericht (zusammen mit Dr. Ph. THORENS, Neuchâtel) zur *Miramella*-Dynamik. F. JULICH (Jena) fotografierte die Tiere in der Gewächshauszucht. Ihnen allen gilt unser Dank.

LITERATUR

- ANTOGNOLI, C. 1994. Ortoteri (Insecta, Saltatoria) e Mantidi (Insecta, Mantodea) degli ambienti pratici della fascia montana del cantone Ticino (Svizzera). *Boll. Soc. Tic. Sci. Natur. (Lugano)* 82: 51–68.
- ASSHOFF, R., KÖHLER, G. & SCHWEINGRUBER, F.H. 1999. Dendroökologische Untersuchungen an Linden (*Tilia* sp.) in einem Gradationsgebiet der Tessiner Gebirgsschrecke, *Miramella formosanta* (FRUHSTORFER, 1921) (Acrididae: Catantopinae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 72: 329–339.
- ELLENBERG, H. 1974. *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. Scripta Geobotanica IX, Verlag Erich Goltze, Göttingen, 122 S.
- ELLENBERG, H. & KLÖTZLI, F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.* 48: 587–930.
- HARZ, K. 1975. *Die Orthopteren Europas II*. Dr. W. Junk B.V. Publs, The Hague, 939 S.
- HELLER, K.-G., KORSUNOVSKAYA, O., RAGGE, D.R., VEDENINA, V., WILLEMSE, F., ZHANTIEV, R.D. & FRANTSEVICH, L. 1998. Check-List of European Orthoptera. *Articulata, Beih.* 7: 1–61.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. 1998. *Die Heuschrecken Mitteleuropas*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 460 S.
- KÖHLER, G. 1991. Investigations on diapause and non-diapause in Central European grasshopper eggs (Acrididae: Gomphocerinae). *Zool. Jb. Syst. (Jena)* 118: 323–344.
- KÖHLER, G. 1999. *Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera)*. Laurenti, Bochum, 253 S.
- KRIEGBAUM, H. 1988. *Untersuchungen zur "Lebensgeschichte" von Feldheuschrecken (Acrididae, Gomphocerinae): Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im natürlichen Habitat*. Inaugural-Diss., Univ. Erlangen, 98 S.
- MEIER, F., ENGESSER, R., FORSTER, B., JANSEN, E. & ODERMOLT, O. 1993. *Forstschutz-Überblick 1992*. – PBMD-Bulletin, April 1993, Eidgen. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf.
- NADIG, A. 1989. Die in den Alpen, im Jura, in den Vogesen und im Schwarzwald lebenden Arten und Unterarten von *Miramella* DOVNAR-ZAP. (Orthoptera, Catantopidae) auf Grund populationsanalytischer Untersuchungen. *Atti Acc. Rov. Agiati (Calliano, Trento)* 28(B): 101–264.
- PBMD. 1964–92. *Beobachtungsprotokolle und Schriftenwechsel zu Miramella-Gradationen in den Jahren 1962, 1988 und 1992 in Cantine di Gandria*. Unveröff., Birmensdorf, 7 S.
- RATZEBURG, J.T. 1868. *Die Waldverderbniss oder dauernder Schade, welcher durch Insektenfrass, Schälen, Schlagen und Verbeissen an lebenden Waldbäumen entsteht*. 2. Bd. Nicolaische Verlagsbuchhandlung, Berlin, 464 S.
- THORENS, Ph. & ANTOGNOLI, C. 1996. *Pullulation de criquets à Cantine die Gandria (TI), 1^{er} rapport: années 1994–95*. Unveröff. Gutachten, Neuchâtel, Bellinzona, 12 S., 3 Tab., 8 Abb.
- THORENS, Ph. & NADIG, A. 1997. *Atlas de Distribution des Orthoptères de Suisse. Sauterelles, Grillons, Criquets (Orthoptera), Mante religieuse (Mantodea)*. Centre suisse de cartographie de la faune, 236 S.

(erhalten am 6. September 1999; angenommen am 14. Oktober 1999)