

Phänologie und Abundanz der Heuschrecken in der alpinen Stufe am Muottas Muragl, Engadin (Orthoptera : Acrididae)

Autor(en): **Ingrisch, Sigfrid**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **68 (1995)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402578>

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.

Phänologie und Abundanz der Heuschrecken in der alpinen Stufe am Muottas Muragl, Engadin (Orthoptera: Acrididae)

SIGFRID INGRISCH

Ehem. Entomologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

jetzige Anschrift: Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt/M.

Phenology and abundance of grasshoppers in the alpine zone of Muottas Muragl, Engadine (Orthoptera: Acrididae). – Four study areas in the alpine zone of Muottas Muragl, situated between 2540 and 2690 m above sea level, were examined in 2- to 3-weeks intervals between June and September 1993. Hatching of eggs, development of larval instars and abundance of grasshoppers were investigated, and soil and surface temperatures recorded. Five species of Acrididae were found in the alpine zone: *Bohemanella frigida* (BOHEMANN, 1846), *Podisma pedestris* (LINNÉ, 1758), *Aeropedellus variegatus* (FISCHER-WALDHEIM, 1846), *Aeropus sibiricus* (LINNÉ, 1767) and *Stenobothrus lineatus* (PANZER, 1796). Only *B. frigida* and *A. variegatus* occurred in all four areas, the other species were restricted to the warmest locality. *B. frigida* was by far the most common species with maximal larval densities of 28.6 and maximal adult densities of 1.7 individuals per m². *A. variegatus* reached maximal larval densities of 2.9 and maximal adult densities of 1.0 individuals per m². Hatching of *B. frigida* and *A. variegatus* occurred during the daytime at soil temperatures varying between 17–22 °C. The hatching period was from early June to early July, depending on exposition and altitude. The fastest larvae of *B. frigida* required 7 weeks to reach the adult stage and that of *A. variegatus* 5 weeks. The highest number of adults occurred in mid-August. Density had declined markedly in early September. *S. lineatus* larvae hatched between the end of June and mid-July; most individuals had not reached the adult stage in early September. The reproduction rate in the alpine zone is low, with probably only 1–4 egg pods per female. It is uncertain, whether the short period of warm weather following oviposition is long enough to allow the embryonic development to proceed far enough that the eggs can hatch next spring, or if embryonic development is delayed until next summer.

Keywords: alpine Orthoptera, abundance, phenology, larval development, microclimate.

EINLEITUNG

Die klimatischen Bedingungen im Hochgebirge sind gekennzeichnet durch eine kurze Vegetationsperiode, grosse Temperaturschwankungen, wobei Minustemperaturen selbst im Hochsommer auftreten können, und eine intensive Strahlungsintensität bei Strahlungswetterlage (für Einzelheiten im Untersuchungsgebiet vgl. SCHWEIZER, 1991). Dennoch ist es einigen Arten der thermophilen Orthopteren gelungen, diesen Lebensraum zu besiedeln. Dabei stellt sich die Frage, welche Eigenschaften oder Anpassungen ihnen das Überleben unter den extremen Umweltbedingungen in der alpinen Stufe gestatten.

Ein Mangelfaktor im Gebirge ist die Temperatur. Larven und Imagines können niedrige Temperaturen oder eine kurze Vegetationsperiode wahrscheinlich durch Ausnutzung der Strahlungsenergie ausgleichen, die im Boden abgelegten Eier oder Eipakete sind jedoch unmittelbar der Umgebungstemperatur ausgesetzt. Die ökologische Potenz während der Eientwicklung ist vermutlich entscheidend, ob eine Art im Gebirge überleben kann. Zwei Möglichkeiten der Anpassung sind denkbar:

Die Eier entwickeln Mechanismen, die es ihnen gestatten, sich bei tiefen Temperaturen zu entwickeln und zu schlüpfen, oder die Entwicklungszyklen sind so eingepasst, dass die Embryonalentwicklung in der kurzen Zeitspanne der warmen Jahreszeit stattfinden kann.

Die Heuschreckenfauna des Engadins ist durch die Arbeiten von NADIG (1986, 1991) bereits gut bekannt. Es fehlen jedoch Angaben über die Phänologie der Entwicklungsstadien. Ziel der vorliegenden Freilandstudie ist es, erste Kenntnisse über die Entwicklungszyklen der Orthopteren in der alpinen Stufe zu erarbeiten. Dabei sollen die mikroklimatischen Bedingungen erfasst werden, die während der dem Schlüpfen unmittelbar vorausgehenden Zeit, zum Schlüpfzeitpunkt und während der postembryonalen Entwicklung auftreten. Ferner soll die Phänologie der Larvenstadien im Freiland und die Populationsentwicklung in der alpinen Stufe im Jahresverlauf untersucht werden. Aus diesen Daten sollte sich erkennen lassen, ob die Entwicklungsstadien in der Lage sind, tiefe Temperaturen zu nutzen oder ob die Entwicklung auf die Zeiten hoher Temperaturen beschränkt ist.

Die Untersuchungen wurden am Muottas Muragl (Engadin) in 2500-2700 m über Meer durchgeführt. Die Höhenverbreitung der Orthopteren am Muottas Muragl sowie in der Inntalfurche im allgemeinen wurde in der Arbeit von NADIG (1991) umfassend dargestellt. Dort sind auch Angaben über die klimatischen und vegetationskundlichen Aspekte des untersuchten Raumes nachzulesen (SCHWEIZER, 1991; TREPP, 1991). Verbreitungsgeschichtliche Überlegungen über das Vorkommen der arcto-alpinen Arten in den Alpen werden bereits von NADIG (1976) diskutiert.

Die vorliegende Arbeit war als mehrjährige Untersuchung konzipiert. Aufgrund der Auflösung des Entomologischen Instituts der ETH Zürich und meiner vorzeitigen Entlassung konnte aber nur eine einjährige Untersuchung abgeschlossen werden. Ich möchte die Ergebnisse dennoch vorstellen, da die Situation der Heuschrecken im Hochgebirge im Hinblick auf die diskutierten Klimaänderungen von besonderem Interesse ist. Mögliche Klimaänderungen werden auch Änderungen der Arealgrenzen und der Populationsdichten von Heuschrecken zur Folge haben, die vermutlich im Gebirge auffälliger in Erscheinung treten als im Mittelland. Mit der vorliegenden Untersuchung stehen wenigstens einige Basisdaten zur Verfügung, mittels derer solche Veränderungen in Zukunft nachvollzogen werden können.

METHODEN

Das Untersuchungsgebiet liegt im Engadin nördlich Pontresina und östlich Samedan (790 / 155 schweizerische Landeskoordinaten des Bundesamtes für Landestopographie, Abb. 1). Es umfasst neben dem Muottas Muragl im engeren Sinne auch den Tschimas da Muottas, und somit den ganzen Bergrücken, der sich von Nordwest nach Südost etwa zwischen der Bergstation der Muragl-Bahn bis zum Lej Muragl hinzieht. Auf der Basis faunistischer Voruntersuchungen in den Jahren 1991 und 1992 wurden 4 Probeflächen unterschiedlicher Höhenlage und Exposition ausgewählt:

1. ein Südost bis Südwest exponierter Hang an der ersten Kuppe oberhalb der Bergstation der Muragl-Bahn (2550-2560 m);

2. eine ebene Fläche in Gratlage (2545 m), die nach Nordosten und Südwesten offen, nach Nordwesten und Südosten aber in Troglage zwischen obiger Kuppe und dem Anstieg zum Tschimas da Muottas eingesenkt ist;

3. ein Südwest bis West exponierter Hang und eine kleine Kuppe, die dem Grat des Tschimas da Muottas im Süden vorgelagert ist (2580-2590 m); zwischen der Kuppe und dem Anstieg zum Grat, nur etwa 10 m von der Probefläche entfernt, waren bis Ende Juni noch Schneeereste aus dem vorausgegangenen Winter vorhanden;

4. ein leicht geneigter Westhang in einem weiten Übergangsbereich zwischen der Gratlage und dem steil abfallenden Westhang (2690 m).

Die Vegetation der Probeflächen bestand aus alpinen Borstgras-Weiden und Krummseggen-Rasen (vgl. SCHWEIZER & TREPP, 1991), die mit kristallinem Felsgestein und offenen Bodenstellen durchsetzt waren. Auf der Fläche 1 waren noch einzeln stehende Wacholderbüsche vorhanden. Die Fläche 2 wurde im Hochsommer beweidet (Rinder), und die Vegetation besass einen etwas feuchteren und fetteren Charakter als die Magerrasen der übrigen Flächen.

Die Untersuchungen wurden stichprobenartig in zwei- bis dreiwöchigen Abständen vom 6. Juni bis 1. September 1993 durchgeführt (vgl. Tab. 1).

Mikroklimatischen Messungen wurden an allen Untersuchungstagen durchgeführt, jeweils um 8:30 Uhr begonnen und, abhängig von der Witterung, zwischen 16:00 und 20:00 beendet (Tab. 1). Gemessen wurden die Bodentemperaturen in einer Tiefe von 1 - 2 cm (das entspricht in etwa der Lage der Eikokons im Boden) und die Temperaturen am Erdboden (Aufenthaltort der Larven). Regelmäßige Messungen fanden auf den Flächen 1 (2 Meßstellen), 2 (1 bis 2 Meßstellen) und 4

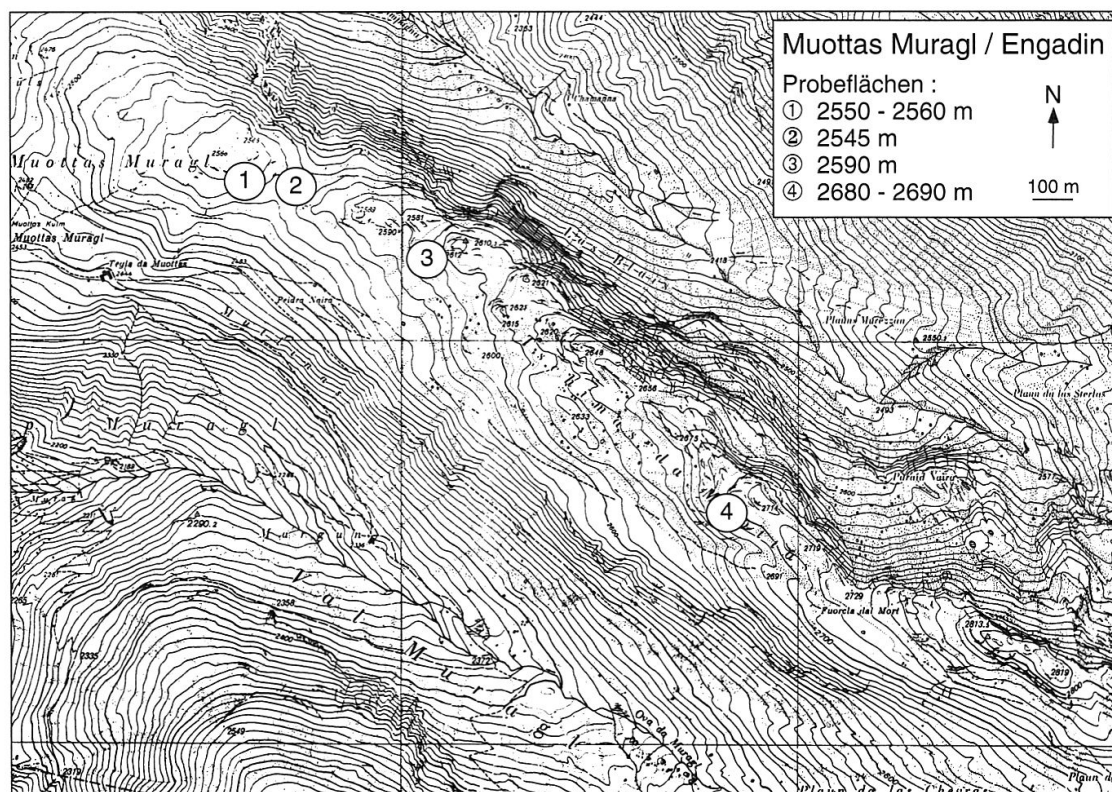


Abb. 1. Das Untersuchungsgebiet mit Lage der Probeflächen 1-4. Am linken Bildrand die Bergstation der Muragl-Bahn. Wiedergabe des Ausschnitts aus dem Übersichtsplan 5372 mit freundlicher Genehmigung des Meliorations- und Vermessungsamts Graubünden vom 13.12.1993.

(1 Meßstelle) statt. Gemessen wurde mittels digitaler Mini-Max-Thermometer mit Meßfühler (Ablesgenauigkeit $d = 0,1 \text{ }^{\circ}\text{C}$), die in stündlichen Abständen abgelesen wurden (teilweise häufiger).

Die Bestimmung der Heuschreckendichte erfolgte mittels Isolationsquadrat. Dieses war aus starkem Karton gefertigt, zusammenlegbar, mit einer Seitenlänge von $50 \times 50 \text{ cm}$ und einer Höhe von 20 cm . Die Stichproben wurden zufällig jedoch annähernd gleichmässig über die Probeflächen verteilt. Pro Fläche und Tag wurden mindestens 80 Stichproben ausgezählt, an Tagen mit günstiger Witterung meist mehr. Das entspricht mindestens 20 m^2 pro Probefläche. Die Zählungen fanden zwischen 10:00 und 18:00 Uhr statt. Bei starker Bewölkung wurden sie unterbrochen, da die Larven sich dann versteckten und nicht ohne weiteres auffindbar waren. Die Flächen 1 und 2 wurden im gesamten Untersuchungszeitraum bearbeitet, die Fläche 3 ab 26. Juni 1993 und die Fläche 4 ab 17. Juli 1993. Für jede Stichprobe wurde die Anzahl der Heuschrecken nach Arten, Larvenstadien und bei adulten Tieren nach Geschlechtern getrennt protokolliert und die Tiere danach wieder freigelassen.

ERGEBNISSE

Artenzusammensetzung

Oberhalb von 2500 m konnten in den Jahren 1991 - 1993 fünf Caelifera-Arten nachgewiesen werden, nämlich zwei Catantopinae-Podismini: *Bohemanella frigida* (BOHEMANN, 1846) und *Podisma pedestris* (LINNÉ, 1758), und drei Gomphocerinae: *Aeropedellus variegatus* (FISCHER-WALDHEIM, 1846), *Aeropus sibiricus* (LINNÉ, 1767) und *Stenobothrus lineatus* (PANZER, 1796). In etwas tieferer Höhenlage kommen weitere Arten vor (NADIG, 1991). Ensifera traten bei 2500 m nicht mehr auf.

Von den fünf Arten konnten nur *B. frigida* und *A. variegatus* regelmässig auf allen 4 Flächen festgestellt werden. Das Vorkommen der drei anderen Arten beschränkte sich auf die wärmste Fläche (1). Einzelne adulte Individuen des sehr vagilen *A. sibiricus* (vgl. VOISIN, 1987) tauchten aber sporadisch auf allen Flächen auf.

Auf der Fläche 1 war *B. frigida* mit Abstand am häufigsten (Abb. 2). Besonders im Juni kamen die Larven dieser Art dort fast allein vor. Ab Mitte Juli wurde ihre Dominanz durch das Schlüpfen weiterer Arten (besonders von *S. lineatus*) geringer und erreichte am 1. September mit 52 % ein Minimum (Abb. 2). Bei *A. sibiricus* und *P. pedestris*, die erst ab Mitte August nachgewiesen wurden, ist unklar, ob es sich um nach der Imaginalhäutung eingewanderte Tiere handelte, oder ob die Larven aufgrund der geringen Dichte bei den vorherigen Aufnahmen übersehen worden waren. Da auch der Anteil von *A. variegatus* Mitte August größer wurde, ist wahrscheinlich, dass in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf kleinräumige Wanderungen stattfinden können.

Abundanz

Die Abundanzen für die Flächen 1 und 2 zeigen einen für Heuschreckenpopulationen normalen Verlauf mit einer Zunahme der Dichte während der Schlüpfperiode und einer nachfolgenden allmählichen Abnahme der Individuenzahlen (Abb. 3). Auf den Flächen 3 und 4 wurde mit den Zählungen erst begonnen, als das Schlüpfen weitgehend abgeschlossen war, so dass nur noch der abnehmende Teil der Dichte erfasst wurde. Das Schlüpfen der dominanten Arten erfolgte auf der

Tab. 1. Luft- und Bodentemperaturen am Muottas Muragl an den Untersuchungstagen im Sommer 1993. Lufttemperatur am Erdboden, Bodentemperatur in 1-2 cm Tiefe. Obere Zeile jeweils Minimum, untere Maximum.

Datum Messzeit	6.6.93 8:30-16:00	19.6.93 8:30-20:00	26.6.93 8:30-16:00	17.7.93 8:30-20:00	29.7.93 8:30-20:00	17.8.93 8:30-20:00	1.9.93 8:30-18:00
Probefl.	Lufttemperatur						
1	7,6 21,8	7,2 17,9	2,5 15,8	6,3 16,5	4,9 20,6	7,2 23,5	0,6 15,8
2	8,7 19,9	7,1 17,7	3,1 16,0	6,4 17,8	7,1 20,4	6,0 20,8	0,5 9,4
4	10,6 22,6	7,4 15,1	4,2 7,5	7,8 20,6	7,3 19,9	7,1 20,2	0,2 6,8
	Bodentemperatur						
1	11,6 23,3	6,9 20,9	3,3 14,2	6,3 18,7	7,0 30,2	8,4 38,2	1,8 20,2
2	12,4 20,0	9,8 25,3	6,4 11,7	7,4 19,9	6,9 29,8	7,7 37,4	0,2 18,4
4	7,3 16,4	5,9 20,3	3,7 9,0	7,5 21,2	6,1 26,2	6,9 29,5	0,1 16,4

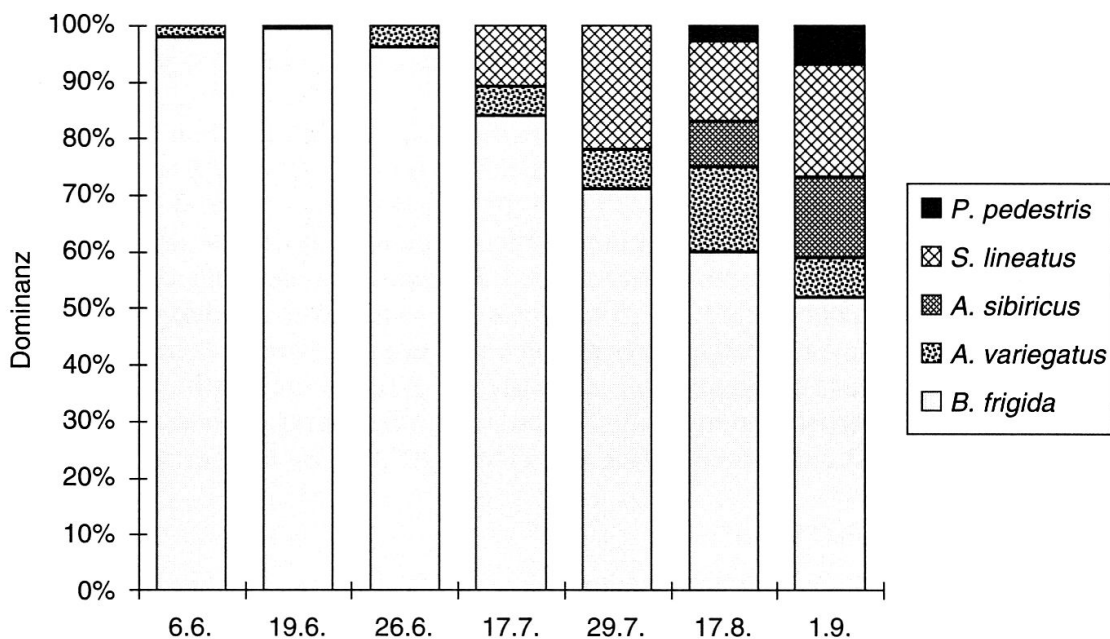


Abb. 2. Dominanzverhältnisse der Acrididae auf Fläche 1 (2550-2560 m) am Muottas Muragl im Verlauf des Sommers 1993.

wärmsten Fläche (1) ab Anfang Juni und war Mitte Juni bereits weitgehend abgeschlossen. Das Schlüpfen der rezedenten Arten im Juli wurde dort von der Populationsentwicklung der hochdominanten *B. frigida* überlagert. Auf den drei übrigen Flächen schlüpften die Larven zwischen Mitte Juni und Mitte Juli, auf Fläche 3 nach subjektiven Beobachtungen ein wenig früher als auf Fläche 2 und 4.

Die Individuendichte über alle Arten war auf der wärmsten Fläche (1) am grössten. Mitte Juni war die Dichte mit 28,6 Larven pro m² ausserordentlich hoch. Es ist jedoch zu beachten, dass dieser Wert einen hohen Anteil frisch geschlüpfter Larven mit beinhaltet. An diesem Untersuchungstag, aber auch an den anderen Tagen während der Schlüpfperiode, konnte wiederholt beobachtet werden, wie Larven mittags und am frühen Nachmittag aus dem Boden krochen. Dabei erschienen die Larven eines Kokons nacheinander an der Bodenoberfläche. Ab Mitte Juli unterschied sich die Heuschreckendichte auf der Fläche 1 nicht mehr wesentlich von den Werten auf den Flächen 2 und 3. Auf diesen beiden Flächen wurde eine maximale Dichte von 9,2 Larven pro m² erreicht. Auf der kältesten Fläche (4) war die Dichte am geringsten. Die maximale Larvendichte (Mitte Juli) betrug hier nur 3,5 Tiere pro m². Mitte August, nachdem die meisten Heuschrecken adult waren, variierte die Dichte auf den vier Flächen noch zwischen 1,3 und 3,5 Heuschrecken pro m², und Anfang September waren nur noch 0,6 - 1,3 Tiere pro m² vorhanden (Abb. 3).

Betrachten wir nur die Dichte von *B. frigida*, so ergibt sich ein gleicher Verlauf der Dichte-Entwicklung im Untersuchungszeitraum wie bei Betrachtung aller Arten, die absoluten Dichtewerte für die Flächen 2 bis 4 waren aber im Durchschnitt nur etwa ein halb so hoch (Abb. 4). Dies liegt daran, dass die Art auf der Fläche 1 hochdominant war und auf den übrigen Flächen mindestens gleich häufig wie *A. variegatus*. Auf der ebenen Fläche 2 erfolgte das Schlüpfen der Larven von *B. frigida* etwa drei Wochen später als auf der Fläche 1; auch die maximale Dichte blieb weit hinter jener auf der Fläche 1 zurück (Abb. 4). Die warme Hanglage der Fläche 1 gestattete somit einen deutlich früheren Schlüpftermin. Zudem war die Dichte der schlüpfbereiten Eier viel grösser gewesen als auf der Fläche 2. Im Untersuchungsjahr verursachte aber offenbar ein Kälteeinbruch Ende Juni eine erhöhte Larvenmortalität, so dass die Dichte ab Mitte Juli nicht mehr wesentlich von jener auf der Fläche 2 abwich.

Im Gegensatz zu voriger Art war *A. variegatus* auf den Flächen 2 und 3 am häufigsten (Abb. 5). Mit einer maximalen Dichte von 2,9 bzw. 3,9 Larven pro m² lagen die Dichtewerte immer deutlich höher als auf den Flächen 1 und 4, wo maximal 0,6 bzw. 1,2 Larven pro m² gezählt werden konnten. Zu Beginn der Imaginalperiode Mitte August konnten immer noch 1,3 bzw. 1,5 gegenüber 0,5 bzw. 0,3 Tiere pro Quadratmeter gezählt werden. Diese Art war damit auf den Flächen am häufigsten, die klimatisch eine Mittelstellung einnehmen. Sowohl auf der wärmsten Fläche (1) als auch auf der kältesten Fläche (4) war ihre Dichte deutlich verringert. Es ist allerdings festzustellen, dass die Art an den Stellen ihrer grössten Häufigkeit nur annähernd die Dichte von *B. frigida* erreichte, sie aber nicht übertraf.

Mikroklimatischen Messungen

Bezüglich der mikroklimatischen Messungen interessierte besonders die Frage, welchen Temperaturbedingungen die Eier während der Entwicklung ausgesetzt sind, und bei welchen Temperaturen das Schlüpfen der Larven erfolgt. Schwerpunktmässig wurden daher Tagesgänge der Bodentemperatur in 1-2 cm Tiefe erfasst. In dieser Tiefe werden vermutlich die Eikokons abgelegt. Zum Vergleich

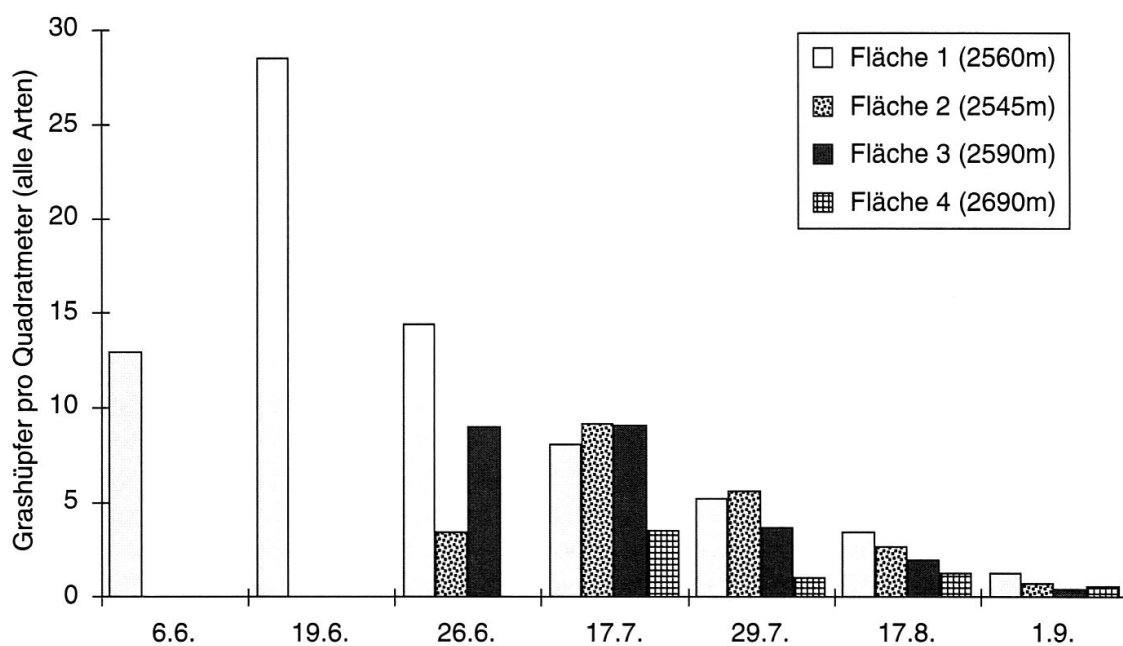


Abb. 3. Veränderungen der Heuschreckendichte (alle Arten) auf den vier Probestflächen am Muottas Muragl im Verlauf des Sommers 1993.

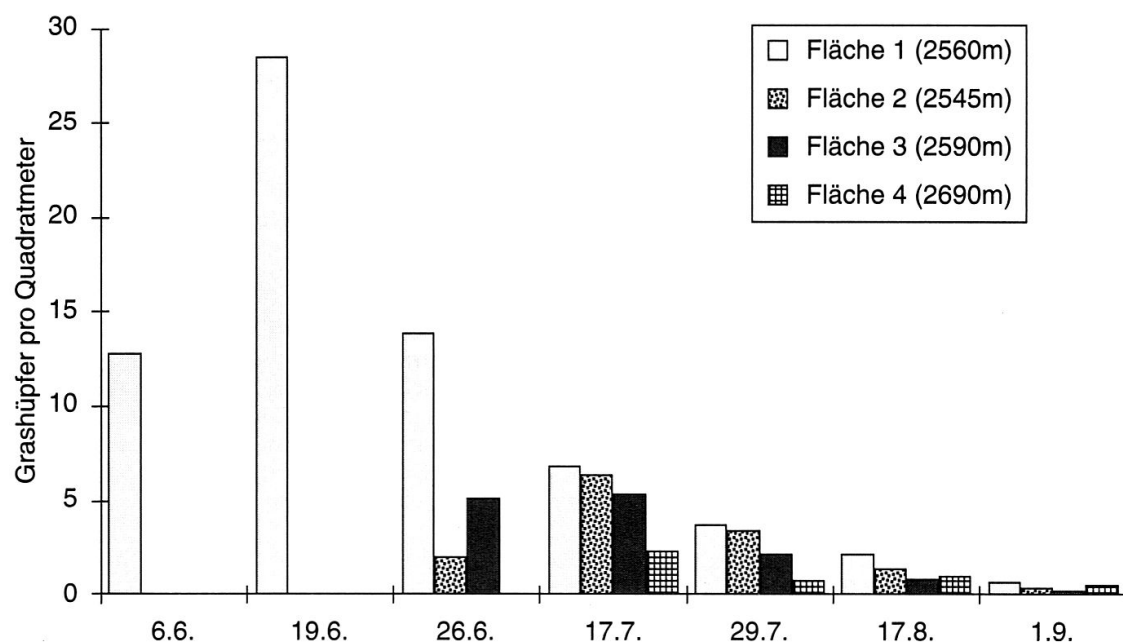


Abb. 4. Dichte von *Bohemanella frigida* (BOHEMANN, 1846) auf den vier Flächen am Muottas Muragl im Verlauf des Sommers 1993.

wurden die Schatten-Temperaturen der bodennahen Luftschicht in 0-3 cm Höhe gemessen. In diesem Bereich werden die jungen Larvenstadien häufig angetroffen. Diese besitzen allerdings die Möglichkeit, durch Sonnenbaden die Körpertemperatur zu erhöhen oder durch Aufsuchen von Schatten Überhitzung zu vermeiden.

Ein typischer Tagesgang der Temperatur zur Zeit des Schlüpfmaximums auf Fläche 1 und kurz vor Beginn der Schlüpfperiode auf den Flächen 2 und 4 zeigt Abb. 6. Die Bodentemperaturen lagen zu Beginn der Messungen zwischen 6 °C und 10 °C, dürften aber zur Zeit des Sonnenaufgangs noch niedriger gewesen sein. Ab Mittag lagen die Temperaturen bei 14 °C bis 22 °C, und die maximalen Temperaturen lagen bei 19,5 °C bis 22 °C. Unterschiede zwischen den Messstellen ergaben sich ausser aus der Hangneigung auch daraus, dass die Flächen 1 und 2 am frühen Morgen bereits gut besonnt waren, während die Fläche 4 am Vormittag ungünstig zur Sonne ausgerichtet war, und die volle Erwärmung erst am Nachmittag einsetzte. Auf dieser Fläche war die Temperatur um 20:00 Uhr noch kaum gesunken, während auf den übrigen Flächen ab 17:00 oder 18:00 Uhr die Abkühlung wegen Beschattung einsetzte. Die ebene Fläche 2 wurde an dem Untersuchungstag etwas besser erwärmt als die Hanglage der Fläche 1. Das lag daran, dass an dem Messtag ein kalter Wind wehte, der besonders die Hänge kühlte, während die Ebene durch die Troglage windgeschützt war.

Die Schattentemperaturen am Erdboden lagen erwartungsgemäss deutlich niedriger als die Bodentemperaturen, glichen sich aber am frühen Morgen und am Abend, wenn die Sonnenstrahlung den Boden nur unwesentlich erwärmte, den Bodentemperaturen an.

Die höchsten und niedrigsten Temperaturen der übrigen Untersuchungstage sind in Tab. 1 zusammengefasst. Obgleich für die mikroklimatischen Messungen vorzugsweise sonniges Wetter gewählt wurde, um den Temperaturverlauf an Strahlungstagen zu erfassen, konnte dieses Ziel doch nur an drei der sieben Messtage annähernd erreicht werden. Im einzelnen herrschten an den Untersuchungsterminen folgende Witterungsbedingungen:

6.6.93. Wechselnd wolkig mit längeren sonnigen Abschnitten, am späten Nachmittag Regen. Am frühen Nachmittag schlüpften Larven von *B. frigida*.

19.6.93. Nach einem Kälterückfall in den vergangenen 2 Wochen war es durchweg sonnig, doch wurden die Hanglagen von einem kalten Wind gekühlt. An vielen Stellen lagen noch Schneereste; die Probeflächen waren jedoch schneefrei. Larven von *B. frigida* schlüpften um die Mittagszeit.

26.6.93. Nur morgens noch sonnig, ab dem späten Vormittag dunstig bedeckt, Sonne verschleiert.

17.7.93. In den vorausgegangenen Wochen war es überwiegend kalt und regnerisch, oberhalb von 2000 m war Neuschnee gefallen, der auf den Probeflächen aber bereits wieder getaut war. Morgens Nieselregen, ab 9:00 Uhr wechselnd wolkig mit längeren sonnigen Abschnitten.

29.7.93. Ganztags sonniges Sommerwetter. Der Almauftrieb war erfolgt.

17.8.93. Warmes, sonniges Sommerwetter; am späten Nachmittag jedoch einige Wolkenfelder. Grashüpfer-Ansammlungen auf Kuhfladen und in Zwergsträuchern; letzteres am Nachmittag aufgrund der grossen Wärme. Zahlreiche *B. frigida* in Paarung angetroffen.

1.9.93. In der vorausgehenden Nacht hatte es gefroren. Der Boden war morgens noch bereift, der Himmel bedeckt. Ab dem späten Vormittag sonnig, doch weht ein eisiger Wind.

Aus der Summe der Witterungsbeobachtungen und Messungen kann man ableiten, dass die Dauer der für die Heuschreckenentwicklung förderlichen Zeit in den Kammlagen des Muottas Muragl im Jahr 1993 auf den wärmeren Hanglagen (Fläche 1) etwa 3-4 Monate, auf den kühleren Stellen (Flächen 2 bis 4) nur etwa 2-3 Monate dauerte. Diese kurze Periode wurde noch durch Kälteeinbrüche und Neuschnee unterbrochen.

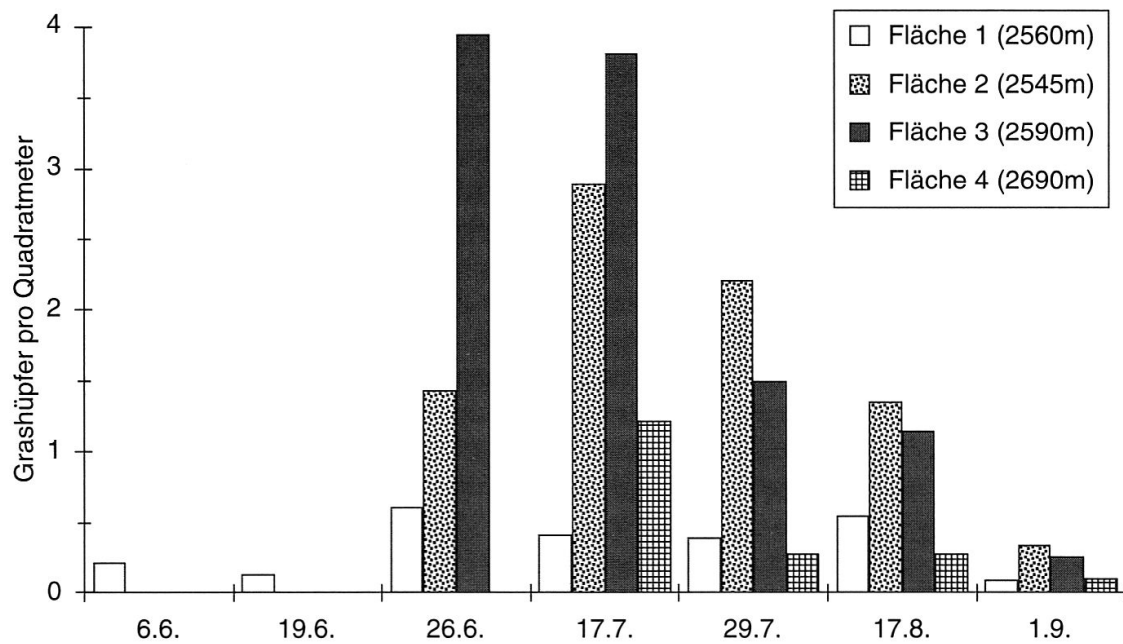


Abb. 5. Dichte von *Aeropedellus variegatus* (FISCHER-WALDHEIM, 1846) auf den vier Flächen am Muottas Muragl im Verlauf des Sommers 1993.

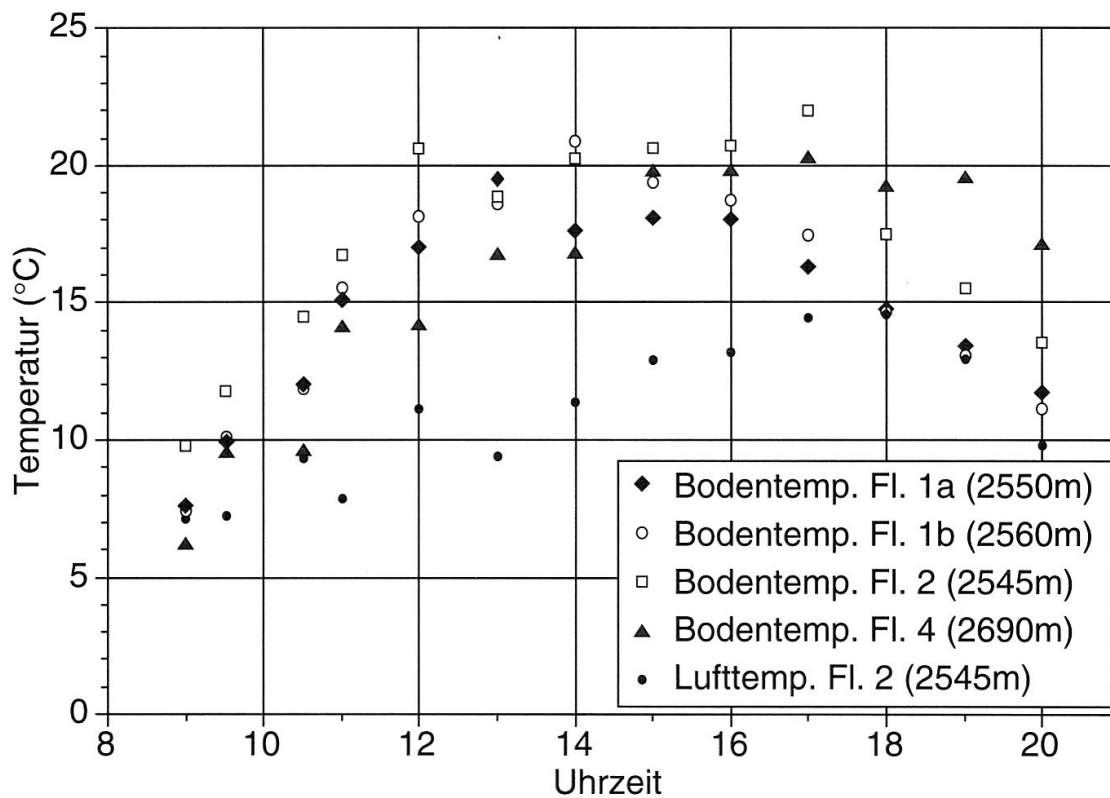


Abb. 6. Tagesgang der Bodentemperatur in 1-2 cm Tiefe und Lufttemperatur am Erdboden auf den Flächen 1 (zwei Messungen), 2 und 4 am 19.06.1993.

Postembryonale Entwicklung

Die drei Arten *B. frigida*, *A. variegatus* und *S. lineatus* kamen in genügender Anzahl vor, um Aussagen über den Fortgang der Entwicklung im Freiland zu gestatten. Von *B. frigida* konnten fünf Larvenstadien festgestellt werden. Das gilt zumindest für die weiblichen Larven und entspricht Angaben für andere Podismini, z.B. *P. pedestris* (PICHLER, 1957). Aufgrund der vorliegenden Freilandbeobachtungen erscheint es aber möglich, dass die männlichen Larven nur 4 Larvenstadien durchlaufen. *A. variegatus* und *S. lineatus* hatten in beiden Geschlechtern 4 Larvenstadien. Auch für *A. sibiricus* werden 4 Larvenstadien genannt (STEVANOVIC, 1961).

Für *B. frigida* wird exemplarisch der Entwicklungsverlauf auf der Fläche 1 dargestellt (Abb. 7). Am 6. Juni konnten nur auf dieser Fläche Larven beobachtet werden. Sie befanden sich alle im 1. Larvenstadium. Dieser Tag kam damit dem frühesten Schlüpftermin im Freiland sehr nahe. Das wird auch dadurch bekräftigt, dass an diesem Tage zahlreiche Larven beim Schlüpfvorgang beobachtet werden konnten. Schlüpfende Larven wurden auf spärlich bewachsenen Bodenstellen gesichtet. Das legt nahe, dass die Eipakete vorzugsweise an solchen Stellen abgelegt worden waren. Unbewachsene Bodenstellen können sich bei Strahlungswetertlage besser erwärmen als solche, die durch Vegetation beschattet werden.

Am 19. Juni war die Zahl der 1. Larvenstadien etwa gleich geblieben, doch traten etwa gleich viele 2. und auch bereits einige 3. Larvenstadien auf (Abb. 7). Dies ist so zu interpretieren, dass sich die Anfang Juni geschlüpften Larven bereits weiterentwickelt hatten, und dass die Zahl der Erstlarven dem Neuschlupf in den vergangenen zwei Wochen entsprach. Auch an diesem Tage konnten Larven beim Schlüpfen beobachtet werden. Das Schlüpfen auf derselben Fläche erstreckte sich also über mindestens zwei Wochen, wahrscheinlich aber über einen längeren Zeitraum, da bis zum 17. Juli noch Erstlarven gefunden wurden. Am 19. Juni konnten auch auf den Flächen 3 und 4 die ersten Larven gesichtet werden, jedoch noch nicht auf Fläche 2; dort wurden Larven erst ab 26. Juni beobachtet.

Im weiteren Verlauf zeigte sich, dass die Larven sich im Abstand von 2 Wochen im Mittel um etwa 1 Larvenstadium weiter entwickelt hatten. Die frühesten Imagines (aufgetreten am 29. Juli) haben mindestens 7 Wochen für die Larval-Entwicklung benötigt. Die grösste Sterblichkeit trat im 1. und 2. Larvenstadium auf, da die enormen Dichten in späteren Stadien nicht mehr erreicht wurden. Die Abnahme der Populationsdichte geht einher mit den Kälteeinbrüchen und Schneefall Ende Juni / Anfang Juli.

Für *A. variegatus* wird die Entwicklung auf der Fläche 2 vorgestellt (Abb. 8). Die ersten Larven wurden am 26. Juni gesichtet, doch müssen sie zum Teil schon in den vorausgehenden Tagen seit dem 19. Juni geschlüpft gewesen sein, da auch bereits die ersten 2. Larvenstadien auftraten. Am 17. Juli war die Zahl der Erstlarven etwa gleich geblieben, während gleichzeitig zahlreiche 2. und einige 3. Larvenstadien gezählt wurden. Dies ist, analog den Verhältnissen bei *B. frigida*, so zu interpretieren, dass das Schlüpfen der Larven mindestens bis Mitte Juli andauerte, während jene Larven, die bereits Ende Juni geschlüpft waren, sich zum Untersuchungstermin bereits weiterentwickelt hatten. Bei dieser Art war keine sprunghafte Abnahme der Dichte zwischen aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien zu beobachten. Das lässt darauf schliessen, dass deren Mortalität im Untersuchungsjahr ziemlich konstant war. Bei dieser Art war ein hoher Anteil der Larven erst nach dem Kälteeinbruch geschlüpft. Es ist zudem denkbar, dass die Kälteresistenz der jüngsten Larven grösser ist, als wenn die Entwicklung bereits fortgeschritten ist. Im Ver-

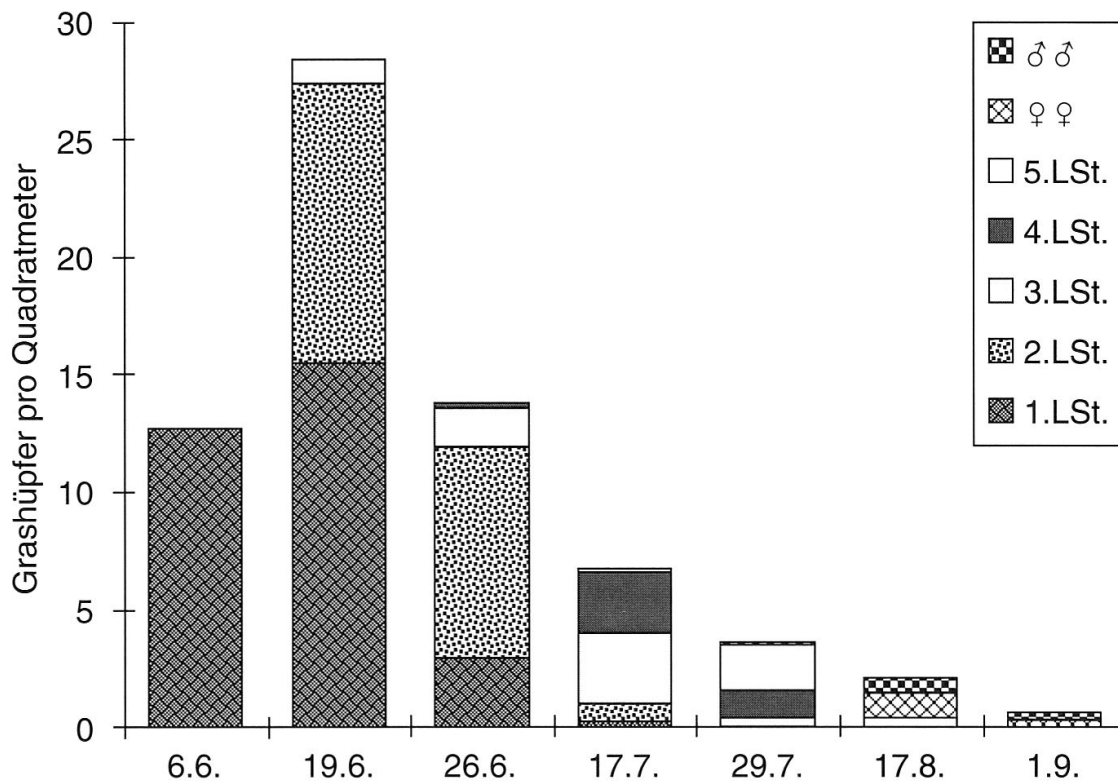


Abb. 7. Anteil der 5 Larvenstadien und der Imagines an der Gesamtdichte von *Bohemanella frigida* (BOHEMANN, 1846) am Muottas Muragl 1993 (Fläche 1).

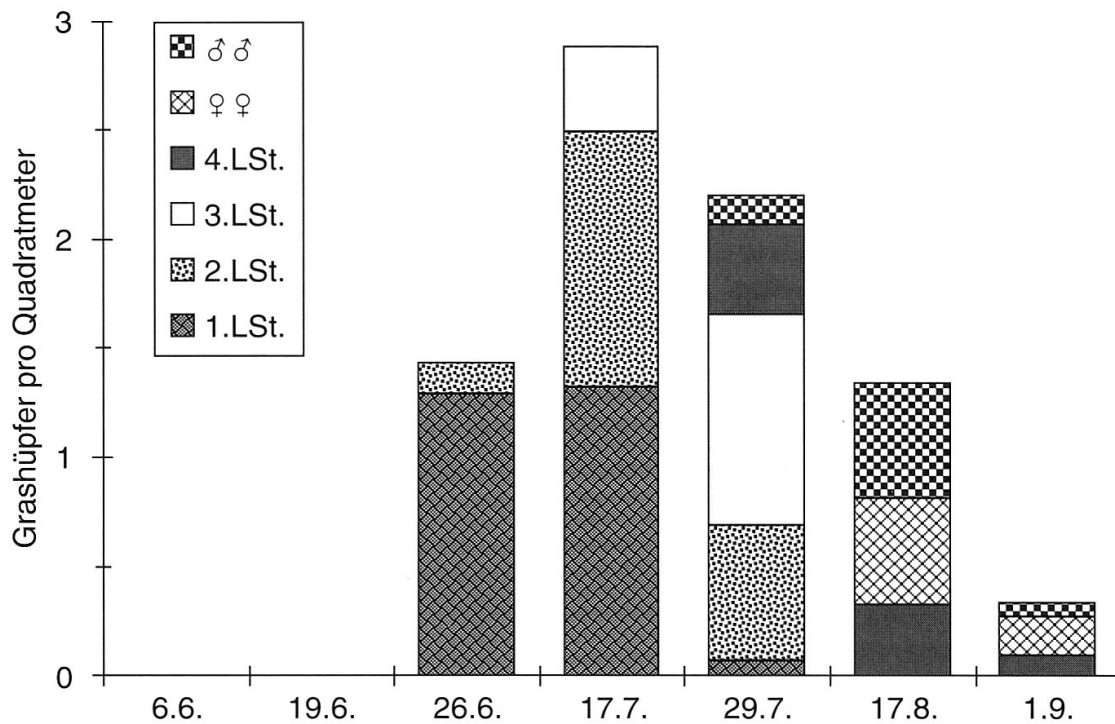


Abb. 8. Anteil der 4 Larvenstadien und der Imagines an der Gesamtdichte von *Aeropedellus variegatus* (FISCHER-WALDHEIM, 1846) am Muottas Muragl 1993 (Fläche 2).

gleich zu *B. frigida* fällt ausserdem auf, dass die Larvalentwicklung von *A. variegatus* schneller ablief. Aus den vorliegenden Daten kann man auf eine mittlere Larvalperiode von 7 Wochen schliessen, wobei die schnellsten Larven in etwa 5 Wochen erwachsen gewesen sein können. Die kürzere Entwicklungsdauer könnte einerseits auf den späteren Schlüpftermin zurückgehen, da ab Mitte Juli eine sommerliche Wärmeperiode mit höheren Temperaturen als vorher auftrat, andererseits aber auch auf die um eins geringere Zahl von Larvenstadien.

S. lineatus kam nur auf der Fläche 1 vor. Das Schlüpfen der Larven erfolgte zwischen dem 26. Juni und 17. Juli (Abb. 9). Obgleich die Larven damit kaum später schlüpften als die zuletzt schlüpfenden Larven von *A. variegatus* auf der Fläche 2, waren am 1. September noch weniger als die Hälfte der Tiere erwachsen, und selbst Larven im vorletzten Stadium waren noch vertreten. Diese Fläche stellt sicher ein Grenzbiotop für das Vorkommen von *S. lineatus* dar, auf dem die Art sich nur in klimatisch günstigen Jahren in ausreichender Zahl fortpflanzen kann, während in ungünstigen Jahren nicht genügend Tiere zur Fortpflanzung schreiten. Der Erhalt der Population könnte aber durch Zuwanderung aus etwas tieferen Lagen gesichert sein.

Da im selben Untersuchungszeitraum quantitative Untersuchungen an Orthopteren am Randen bei Merishausen SH stattfanden, bei denen auch *S. lineatus* erfasst wurde (GERLOFF, 1993), bietet sich ein Vergleich an, um die Verzögerung der Phänologie in der alpinen Stufe zu verdeutlichen. Am Randen waren zu Beginn der

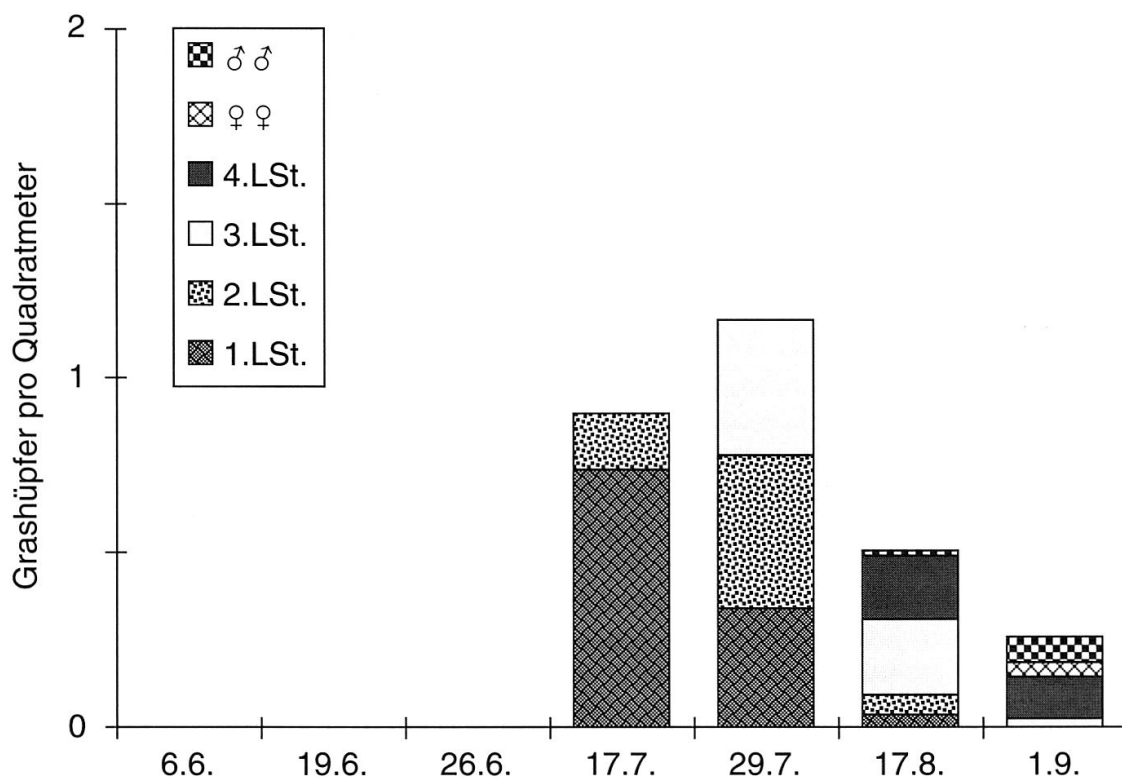


Abb. 9. Anteil der 4 Larvenstadien und der Imagines an der Gesamtdichte von *Stenobothrus lineatus* (PANZER, 1796) am Muottas Muragl 1993 (Fläche 1).

Untersuchung am 7.-17. Juni bereits 3 von 18 Tieren erwachsen, es traten die Larvenstadien 2 bis 4 auf (Stadium 1 wurde nicht von anderen Arten unterschieden). Am 28.-29. Juli waren 7 von 8 Tieren adult und 1 Larve im 4. Stadium (GERLOFF, 1993). Im Mittelland traten also bereits Imagines auf, als in der alpinen Stufe noch keine Larven geschlüpft waren.

DISKUSSION

Die maximale Heuschreckendichte zur Imaginalperiode Mitte August variierte zwischen 1,3 auf der kältesten und 3,5 Individuen pro m² auf der wärmsten Fläche. Im Vergleich zu anderen Gebieten in der alpinen Stufe der Alpen (z.B. Schweizerischer Nationalpark: DETHIER, 1982; Tirol: MEYER, 1980; Hohe Tauern: ILLICH & WINDING, 1989) oder der Pyrenäen (ISERN-VALLVERDU, 1990) ist die Heuschreckendichte am Muottas Muragl sehr hoch. Es mag dies dadurch begründet sein, dass das zentralalpine Hochtal des Engadin vergleichsweise niederschlagsarm ist und daher eine hohe Sonneneinstrahlung erfährt. Beides ist für die Heuschreckenentwicklung günstig. Die Verbreitungsgrenze vieler Orthopteren ist im Engadin im Vergleich zu anderen Regionen nach oben verschoben (NADIG, 1991).

Die Heuschreckensaison begann am Muottas Muragl im Untersuchungsjahr auf der wärmsten Fläche (1) Anfang Juni mit dem Schlüpfen der Larven. Auf den übrigen Flächen schlüpften Larven erst zwischen Mitte und Ende Juni. Das Absterben der Heuschrecken im Herbst wurde nicht gezielt untersucht, doch kann man annehmen, dass mindestens bis Mitte September Imagines vorhanden waren. Männchen und Weibchen von *A. variegatus* wurden am Piz Cotschen in 2880 m auf einer aperen Fläche zwischen Schneewänden noch am 1. Oktober gefunden (NADIG, 1986). Ob diese spät auftretenden Imagines noch wesentlich zum Fortpflanzungserfolg der Population beitragen, ist allerdings fraglich.

NADIG (1986) schätzte, dass die für Larvalentwicklung und Reproduktion in der alpinen Stufe verfügbare Zeit für die arcto-alpinen Arten nur 50-70 Tage beträgt. Nach den vorliegenden Ergebnissen kann sie aber auf den mikroklimatisch wärmeren Hanglagen am Muottas Muragl auf bis zu 4 Monate verlängert sein. Auf den mikroklimatisch weniger günstigen Flächen betrug die für die Heuschreckenentwicklung nutzbare Zeit 2-3 Monate und entsprach damit etwa den Schätzwerten von NADIG (1986). Inwieweit diese Werte jedoch im langjährigen Mittel gültig sind, ist noch offen. Immerhin ist festzustellen, dass die mikroklimatischen Bedingungen und damit die Entwicklungsbedingungen für die Heuschrecken in der alpinen Stufe eine relativ grosse Variationsbreite aufweisen. In wärmeren Lagen kommen Tiefland-Arten (*S. lineatus*) und boreal-subalpine Formen (*P. pedestris*, *A. sibiricus*) vor. Diese Lagen sind aber möglicherweise bereits ausserhalb des optimalen Bereichs für die typisch arcto-alpinen Arten, wenigstens für *A. variegatus*, der die grösste Dichte auf den klimatisch mittleren Flächen erreichte. *B. frigida* war über das ganze Jahr betrachtet auf der Fläche 1 am häufigsten, doch könnte man vermuten, dass diese Fläche bereits nahe der Grenze des optimalen Bereichs gelegen hat. Zwar schlüpften die Larven auf Fläche 1 früher als auf den anderen Flächen und in sehr viel höherer Dichte; die potentielle Reproduktionsrate zu Beginn der Schlüpfperiode lag damit sehr viel höher als auf den übrigen Flächen, da sowohl die Dichte grösser als auch die für Entwicklung und Reproduktion verfügbare Zeit länger war. Doch hatte ein Kälterückfall während der frühen Larvalperiode eine hohe Mortalität zur Folge und verzögerte die Weiterentwicklung, so dass die Imaginaldichte nicht höher war als auf Fläche 2 und das Grossteil der Tiere nicht früher erwach-

sen wurde als auf den anderen Flächen. Aufgrund der früheren Erwärmung der Hanglagen erfolgte das Schlüpfen der Larven überwiegend bereits vor dem Kälterückfall, auf den kühleren Flächen 2 bis 4 aber erst danach. KÖHLER & BRODHUN (1987) stellten fest, dass die Larvenmortalität zentraleuropäischer Gomphocerinae, abhängig von den Witterungsbedingungen im Frühjahr, zwischen 9 und 72 % schwankte.

Für die Frage nach dem Potenzbereich während der Embryonalentwicklung und damit nach der Dauer des Entwicklungszyklus ist von Bedeutung, ob dem Larvenschlupf eine merkliche Bodenerwärmung vorausgegangen sein muss, oder ob Anpassungen bestehen, die Eientwicklung und Schlüpfen bei tiefen Temperaturen erlauben. Westeuropäische Gomphocerinae-Arten waren in der Lage, ihre Postdiapause-Entwicklung bei konstanten Temperaturen in einem Bereich zwischen 15 °C und 37 °C abzuschließen, wobei jedoch die Extremwerte für einige Arten bereits zu kühl bzw. zu warm waren (VAN WINGERDEN *et al.*, 1991). Die hier untersuchten alpinen Arten schlüpften im Freiland bei Bodentemperaturen zwischen 17 °C und 22 °C. Damit scheinen sich die Arten der alpinen Stufe in ihrem Potenzbereich kaum oder nur wenig von den westeuropäischen Arten aus dem Flachland zu unterscheiden, wenngleich der Potenzbereich etwas zu den unteren Grenzwerten hin verschoben sein mag. Ob die Arten der alpinen Stufe zu den sich schneller oder zu den sich langsamer entwickelnden Arten zählen, lässt sich aus den Freilanddaten allerdings nicht ableiten, obgleich man vermuten könnte, dass ersteres zutrifft. Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu Ergebnissen mit Tettigoniidae, die bei niedrigen Temperaturen schlüpfen können und die auf eine Verlängerung der Kälteperiode mit einer Beschleunigung der Postdiapause-Entwicklung nach Erwärmung reagieren (INGRISCH, 1985). Die in der alpinen Stufe am Muottas Muragl angetroffenen Arten gehören alle zu den Acrididae. Bei Angehörigen dieser Familie erfolgt keine Beschleunigung der Postdiapause-Entwicklung durch Wechseltemperaturen im Vergleich zu entsprechenden konstanten Temperaturen (VAN WINGERDEN *et al.*, 1991). Es ist daher wahrscheinlich, dass die Embryonalentwicklung der hier untersuchten Arten nur an jenen Tagen voranschreitet, an denen die Bodenerwärmung einen nennenswerten Umfang annimmt. Experimentelle Untersuchungen über die untere Entwicklungsgrenze liegen zwar nicht vor, doch darf man vermuten, dass, analog den Verhältnissen bei Tettigoniidae, der Entwicklungsnullpunkt etwa zwischen 10 °C und 15 °C liegen könnte (vgl. INGRISCH, 1986).

Etwa ab Mitte August war die Imaginaldichte sowohl von *A. variegatus* als auch *B. frigida* hoch genug, damit eine Reproduktion in nennenswerten Umfang beginnen konnte. Weibchen von Gomphocerinae benötigen je nach Art etwa 1 bis 2 Wochen von der Imaginalhäutung bis zur ersten Eiablage; danach können sie im Abstand von etwa 3 bis 4 Tagen einen Eikokon produzieren (KRIEGBAUM, 1988). Diese Angaben gelten jedoch für Tiere aus dem Tiefland; ob sie auch in der alpinen Stufe zutreffen, müsste noch untersucht werden. Da im September die Temperaturen bereits häufig wieder unter den Gefrierpunkt fallen und auch die Strahlung nicht mehr so intensiv ist wie im Hochsommer, ist der zeitliche Abstand zwischen zwei Eigelegen im Gebirge sicher viel länger als der von KRIEGBAUM (1988) für Tieflandarten ermittelte Wert. Nach eigenen Beobachtungen im Labor zeigten sowohl *A. variegatus* als auch *B. frigida* bei 10 °C nur noch eine verminderte Nahrungsaufnahme und keinerlei Fortpflanzungsaktivität, trotz zusätzlicher Erwärmung der Käfige mit einer 60-Watt-Glühbirne (INGRISCH, unpubl.). Die Imaginaldichte der beiden arcto-alpinen Arten hatte von Mitte August bis Anfang Septem-

ber bereits stark abgenommen, doch war von *A. variegatus* ein nennenswerter Anteil der Tiere Anfang September noch larval. Aus den phänologischen Daten ergibt sich, dass der Hauptzeitpunkt der Eiablage in der zweiten Augushälfte gelegen hat. Larven, die erst später adult wurden, hatten vermutlich Anfang September noch günstige Bedingungen für die Reproduktion vorgefunden. Danach dürften höchstens noch einzelne Eikokons produziert worden sein, selbst wenn man annimmt, dass einige Heuschrecken bis Mitte Oktober überlebt haben mögen. Aufgrund der schnellen Absterberate von Mitte August bis Anfang September lässt sich schliessen, dass die alpinen Arten etwa 1 bis 4 Eikokons pro Weibchen produziert haben können, die Anfang September noch nicht adulten Weibchen höchstens 1 bis 2. Diese Werte entsprechen niedrigeren Werten aus Feldstudien im Tiefland (vgl. RICHARDS & WALOFF, 1954; MONK, 1985; KÖHLER & BRODHUN, 1987; KRIEGBAUM, 1988). Für *S. lineatus*, dessen Weibchen in der alpinen Stufe nicht vor Anfang September adult wurden, kann man annehmen, daß die Zahl der produzierten Eigelege nur 1 bis 2 pro Weibchen betragen hat, wobei viele Tiere vermutlich gar nicht zur Fortpflanzung gelangten.

Für Eier, die in der zweiten Augushälfte gelegt werden, sind die Temperaturen zunächst noch ausreichend, um die Entwicklung einzuleiten; doch dürfte es bereits im Verlaufe des September zu kalt dafür werden. Anfang September waren die Maxima der Bodentemperaturen gegenüber den Juli- und August-Werten schon wieder deutlich verringert (Tab. 1). Damit erhebt sich die Frage, ob der gesamte Entwicklungszyklus (Embryonalentwicklung, Larvalentwicklung und Reproduktion) wie bei Acrididae aus dem Tiefland in einem Jahr abgeschlossen werden kann. Für die im September gelegten Eier dürfte die Zeit hierfür wahrscheinlich nicht mehr ausreichen, doch müßte das Auftreten einer mehrjährigen Entwicklung erst durch experimentelle Untersuchungen abgeklärt werden.

LITERATUR

- DETHIER, M. 1982. Les Orthoptères des pelouses alpines du Munt La Schera (Parc National Suisse, GR). *Bull. Murithienne* 99: 9-19.
- GERLOFF, C. 1993. *Der Einfluss von Entbuschungsmassnahmen auf die Zusammensetzung der Heuschreckenfauna (Orthoptera) im Schaffhauser Randen bei Merishausen SH*. Diplomarbeit, ETH Zürich, 79 pp.
- ILLICH, I.P. & WINDING, N. 1989. Aut- und Synökologie der Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae) einer subalpinen/alpinen Almweide (Gasteinertal, Hohe Tauern, Österreich): Habitat und Nahrung. *Zool. Jb. Syst.* 116: 121-131.
- INGRISCH, S. 1985. Effect of hibernation length on termination of diapause in European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). *Oecologia (Berlin)* 65: 376-381.
- INGRISCH, S. 1986. The plurennial life cycles of the European Tettigoniidae 1. The effect of temperature on embryonic development and hatching. *Oecologia (Berlin)* 70: 606-616.
- ISERN-VALLVERDU, J. 1990. A quantitative ecology of Orthopteran communities on Pyrenean grasslands above timberline (Huesca, Spain). *Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie)* 20: 311-320.
- KÖHLER, G. & BRODHUN, H.P. 1987. Untersuchungen zur Populationsdynamik zentraleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). *Zool. Jb. Syst.* 114: 157-191.
- KRIEGBAUM, H. 1988. *Untersuchungen zur "Lebensgeschichte" von Feldheuschrecken (Acrididae, Gomphocerinae): Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im natürlichen Habitat*. Dissertation, Erlangen, 97 pp.
- MEYER, E. 1980. Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpiner Hochgebirges. IV. Aktivitätsdichte, Abundanz und Biomasse der Makrofauna. *Alpin. Biol. Studien XIII. Veröff. Univ. Innsbruck* 125: 1-54.
- MONK, K.A. 1985. Effect of habitat on the life history strategies of some British grasshoppers. *J. anim. Ecol.* 54: 83-88.
- NADIG, A. 1976. Über die Verbreitung zweier arcto-alpiner Heuschreckenarten in den Alpen. *Revue Suisse Zool.* 83: 277-282.

- NADIG, A. 1986. Ökologische Untersuchungen im Engadin D6. Heuschrecken (Orthoptera). *Ergebnisse wiss. Unt. Schweiz. Nationalpark 12*: 103-167.
- NADIG, A. 1991. E. Die Orthopteren. In: NADIG, A., SCHWEIZER, W. & TREPP, W.: Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen. *Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden 106*: 227-380.
- PICHLER, F. 1957. Zur postembryonalen Entwicklung einiger Feldheuschrecken aus der Gattung *Podisma* LATR. *Zool. Anz.* 159: 291-303.
- RICHARDS, O.W. & WALOFF, P.D. 1954. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull. London 17*: 1-182.
- SCHWEIZER, W. 1991. B. Das Untersuchungsgebiet (Physiographie). In: NADIG, A., SCHWEIZER, W. & TREPP, W.: Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen. *Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden 106*: 13-85.
- SCHWEIZER, W. & TREPP, W. 1991. Charakterisierung der einzelnen Talabschnitte. In: NADIG, A., SCHWEIZER, W. & TREPP, W.: Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen. *Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden 106*: 183-223.
- STEVANOVIC, D. 1961. Ekologija i dinamika populacije *Aeropus sibiricus* L. na Kopaoniku. *Biol. Inst. N.R. Srbije, Posebna Izdanja, Beograd 8*: 1-87.
- TREPP, W. 1991. Die Pflanzenwelt. In: NADIG, A., SCHWEIZER, W. & TREPP, W.: Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen. *Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden 106*: 87-182.
- VOISIN, J.F. 1987. Observations sur une pullulation d'*Aeropus sibiricus* en Grande-Sassière (Savoie). *Bull. Soc. ent. Fr.* 91: 213-218.
- VAN WINGERDEN, W.K.R.E., MUSTERS, J.C.M. & MAASKAMP, F.I.M. 1991. The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia (Berlin) 87*: 417-423.

(erhalten am 22. August 1994; nach Revision angenommen am 27. Oktober 1994)