

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

Band: 69 (1996)

Heft: 3-4

Artikel: Fekundität und Entwicklung alpiner Feldheuschrecken (Orthoptera :
Acrididae)

Autor: Ingrisch, Sigfrid

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-402644>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 06.10.2024

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

Fekundität und Entwicklung alpiner Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae)

SIGFRID INGRISCH

Ehem. Entomologisches Institut, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich
Jetzige Anschrift: Eichendorffweg 4, D-34385 Bad Karlshafen.

Fecundity and development of alpine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). – Fecundity and development of five species of grasshoppers living at high altitude in the Swiss Alps and belonging to the subfamilies Gomphocerinae (*Aeropedellus variegatus*, *Aeropus sibiricus*, *Podismopsis keisti*) and Catantopinae (*Podisma pedestris*, *Bohemanella frigida*) have been studied in laboratory. Reproduction rate was highest in a greenhouse at a daily temperature-cycle of about 17–29 °C. The mean number of eggs per female was 7.5–17.0 in *A. variegatus* (varying between years), 51.0–60.0 in *A. sibiricus*, 22.2–51.5 in *P. pedestris*, 18.2 in *B. frigida*, and 52.4 in *P. keisti*. At 20 °C, it was reduced to 2.2 in *A. variegatus*, 39.6 in *A. sibiricus*, and 10.0 in *P. pedestris*. At 10 °C no oviposition occurred. After oviposition, eggs were stored for a variable period (1–12 weeks) at 25 °C. Thereafter they were incubated for 5–7 months at 5 °C, 4 months at 25 °C, 5–7 months at 5 °C, and again at 25 °C until hatching. Eggs of *A. sibiricus* hatched almost exclusively after the first hibernation. But if the first warm treatment was one or two weeks only, hatching of a few eggs was delayed. This species has a univoltine life-cycle. In contrast, hatching of *A. variegatus*, *P. pedestris*, and *B. frigida* depended on the length of the first warm treatment. If the first warm treatment was 6 weeks or shorter, eggs hatched only after the second hibernation, if it was 8 weeks or longer, hatching after the first hibernation predominated. Thus, under the alpine field conditions with a short growing season, there is probably a two-year life cycle with a dormancy sequence in the egg stage, but some eggs may hatch already after the first winter. Post-diapause development after the final hibernation was fast at 25 °C (5 days in *B. frigida*, 8 days in *P. pedestris*, 10–11 days in *A. sibiricus* and *A. variegatus*). At alternating temperatures (5 or 22 °C), development time was about three times longer. Larval development in a greenhouse required about the same time (15–24 days) as in non-alpine species (e.g. *Chorthippus biguttulus*), bred under identical conditions. Breeding larvae in the laboratory, one macropterous male of each *P. pedestris* and *B. frigida* appeared, as well as two males and three females of the long-winged form of *A. variegatus*.

Keywords: alpine grasshoppers, fecundity, embryonic development, larval development, life-cycle, macroptery.

EINLEITUNG

Die Entwicklungszyklen der mitteleuropäischen Feldheuschrecken sind im allgemeinen univoltin, während jene der Laubheuschrecken ein- oder mehrjährig sein können (INGRISCH, 1986). Nach neueren Untersuchungen von BRUCKHAUS (1992) sollen auch Acrididae (*Chorthippus brunneus*, *C. biguttulus* und *C. parallelus*) die Potenz zu einer zweijährigen Eientwicklung besitzen. Doch schlüpfen nur etwa 0,5% der von ihm untersuchten Eier nach einer zweiten Überwinterung. Dagegen fanden WINGERDEN *et al.* (1993), daß Eier von *C. biguttulus* nur dann und auch nur zum Teil erst nach einer zweiten Überwinterung schlüpfen, wenn sie unmittelbar nach der Ablage eingekühlt wurden; also in einer Ausnahmesituation. Da die Eiablage normalerweise bei warmen Temperaturen stattfindet, kann man also weiterhin davon ausgehen, daß die mitteleuropäischen Acrididae im allgemeinen univoltin sind, unter Umständen aber einzelne Eier überliegen können.

Anders ist die Situation im Hochgebirge. Hier ist die für die Entwicklung nutzbare Jahreszeit mit zwei bis vier Monaten sehr kurz (NADIG, 1986; INGRISCH, 1995). Einige Acridoidea in den Gebirgen von Kanada, Australien und Neuseeland besitzen mehrjährige Entwicklungszyklen, wobei der erste Winter im Ei, der zweite als Larve überdauert wird (PICKFORD, 1953; GREEN, 1983; WHITE & SEDCOLE, 1991). Bei amerikanischen Gebirgsformen (*Melanoplus bibittatus* und *Aeropedellus clavatus*) wird aber eine zweimalige Überwinterung der Eier angenommen (PUTNAM *et al.*, 1956; ALEXANDER & HILLIARD, 1964). Die europäischen alpinen Arten waren diesbezüglich noch nicht untersucht.

Die vorliegende Arbeit zielt vornehmlich auf zwei Fragen:

1. Sind die alpinen Feldheuschrecken in der Lage auch tiefe Temperaturen für die Eiablage zu nutzen? Dadurch würde sich die für den Entwicklungszyklus nutzbare Zeit verlängern.

2. Sind die Entwicklungszyklen einjährig oder mehrjährig und wird die Entwicklungsdauer der Eier durch die Temperatursummen vor der Überwinterung beeinflusst?

Zu (1) wurden im Freiland gesammelte oder im Labor gezüchtete Heuschrecken auf ihre Fekundität bei drei unterschiedlichen Bedingungen geprüft: im Gewächshaus bei Wechseltemperaturen von circa 17–29 °C, bei konstant 20 °C und bei 10 °C.

Zu (2) wurden die Eier nach der Ablage und vor dem Einkühlen einer variablen Wärmebehandlung ausgesetzt. Das Schlüpfen wurde bei konstant hoher Temperatur (25 °C) und bei Wechseltemperaturen (5 oder 22 °C) verglichen, welche den starken täglichen Wechsel der Temperatur im Gebirge simulieren sollten.

Darüberhinaus soll über die Larvalentwicklung berichtet werden. Die Untersuchungen wurden vergleichend mit fünf alpinen bzw. subalpinen Arten aus den schweizerischen Alpen und Voralpen durchgeführt.

MATERIAL UND METHODEN

Es wurden 5 Arten untersucht, die zwei Unterfamilien der Acrididae angehören:

Gomphocerinae

Aeropedellus variegatus (FISCHER-WALDHEIM, 1846)

Aeropus sibiricus (LINNÉ, 1767)

Podismopsis keisti NADIG, 1989

Catantopinae – Podismini

Podisma pedestris (LINNÉ, 1758)

Bohemanella frigida (BOHEMAN, 1846)

Taxonomische Anmerkung zu *Bohemanella frigida* (BOHEMAN, 1846): *Bohemanella* RAMME, 1951, wurde für *Podisma frigidus* (BOHEMAN, 1846) errichtet (RAMME, 1951). Später wurde die Art als zur nordamerikanischen Gattung *Melanoplus* gehörig betrachtet (z.B. HARZ, 1975). Sie ist aber näher mit *Podisma* als mit *Melanoplus* verwandt (VICKERY, 1984). Durch eine nachträgliche Typusfestlegung wurde *Podisma gracilis* FISCHER-WALDHEIM, 1846, zum Synonym dieser Art (STOROZHENKO, 1993). Daraus leitet der Autor eine Synonymie von *Bohemanella* mit *Monopterus* ab. Der Name *Monopterus* MOTSCHOUJSKY [in lit.] in FISCHER-WALDHEIM (1846) ist aber ein jüngeres Homonym von *Monopterus* LACEPEDE, 1800, und daher nicht verfügbar (ZEUNER, 1942).

Die Heuschrecken wurden als Imagines am Muottas Muragl, Engadin (GR) gesammelt, nur *P. keisti* an den Churfürsten (SG) (für die Fundorte vgl. INGRISCH, 1995 bzw. NADIG, 1989). Von drei Arten konnten auch die Nachkommen von im Labor gezüchteten Tieren verwendet werden. Dabei handelte es sich bei *A. sibili-*

cus und *P. pedestris* um Individuen, die aus einmal überwinterten Eiern geschlüpft waren, bei *A. variegatus* um Individuen aus zweimal überwinterten Eiern.

Für die Eiablage wurden die Imagines in Käfigen (48 x 37 x 41 cm) gehältert, in deren Boden neun zylindrische Einsätze (ø 63 mm) eingelassen waren. Diese waren mit einem trockenen Sand-Kies-Gemisch unterschiedlicher Körnigkeit gefüllt. Tendenziell wurden die Eikokons aller Arten etwas häufiger in den Einsätzen mit grobem Kies gefunden. Es liess sich aber keine deutliche Präferenz feststellen. Die Aufzucht der Larven erfolgte in Holzkäfigen mit Gazewänden (43 x 25 x 40 cm). In beiden Käfigtypen war in die Rückwand eine 60-Watt-Glühbirne eingelassen, welche die Tageslänge regulierte und den Heuschrecken gleichzeitig als Wärmequelle diente. Als Futter dienten Keimpflanzen von Weizen und Haferflocken, für die Catantopinae zusätzlich Himbeer- oder Brombeerblätter. Die Heuschrecken wurden zudem täglich mit etwas Wasser besprüht.

Die Hälterung der Heuschrecken erfolgte unter folgenden Bedingungen (vgl. Tab. 1):

Tab. 1. Mittlere Eiproduktion alpiner Feldheuschrecken bei unterschiedlichen Bedingungen im Labor. (e.o. = ex ovo; * nach 2. Überwinterung geschlüpft).

| Species | <i>Aeropedellus variegatus</i> | | | | |
|-----------------------|--------------------------------|--------------|---------------|----------------------------|---------|
| Licht-Dunkel-Wechsel | LD 16/8 | LD 16/8 | LD 16/8 | LD 12/12 | LD 16/8 |
| Temperatur | 17-28 °C | 18-27 °C | 18-29 °C | 20 °C | 10 °C |
| eingesetzt (Datum) | 20.8.91 | 17.8.92 | 14.5.93 e.o.* | 17.8.92 | 20.8.91 |
| Anzahl Weibchen | 16 | 7 | 8 | 6 | 7 |
| max. Lebensdauer (Tg) | 37 | 21 | 27 | 8 | 21 |
| Anzahl Eikokons | 33 | 26 | 14 | 5 | 0 |
| mittl. Kokonzahl / ♀ | 2.06 | 3.71 | 1.75 | 0.83 | |
| mittl. Eizahl / Kokon | 4.25 | 4.58 | 4.29 | 2.6 | |
| mittl. Eizahl / ♀ | 8.77 | 17.01 | 7.51 | 2.17 | 0 |
| Species | <i>Aeropus sibiricus</i> | | | <i>Podismopsis keisti</i> | |
| Licht-Dunkel-Wechsel | LD 16/8 | LD 16/8 | LD 12/12 | LD 16/8 | |
| Temperatur | 17-28 °C | 18-29 °C | 20 °C | 17-28 °C | |
| eingesetzt (Datum) | 20.8.91 | 21.4.92 e.o. | 21.4.92 e.o. | 26.8.91 | |
| Anzahl Weibchen | 16 | 30 | 10 | 5 | |
| max. Lebensdauer (Tg) | 38 | 56 | 56 | 24 | |
| Anzahl Eikokons | 112 | 225 | 60 | 32 | |
| mittl. Kokonzahl / ♀ | 7 | 7.5 | 6 | 6.4 | |
| mittl. Eizahl / Kokon | 7.29 | 7.98 | 6.6 | 8.19 | |
| mittl. Eizahl / ♀ | 51.03 | 59.85 | 39.6 | 52.42 | |
| Species | <i>Podisma pedestris</i> | | | <i>Bohemanella frigida</i> | |
| Licht-Dunkel-Wechsel | LD 16/8 | LD 16/8 | LD 14/10 | LD 16/8 | LD 16/8 |
| Temperatur | 17-28 °C | 18-29 °C | 20 °C | 17-28 °C | 10 °C |
| eingesetzt (Datum) | 20.8.91 | 24.5.92 e.o. | 17.8.92 | 20.8.91 | 20.8.91 |
| Anzahl Weibchen | 6 | 2 | 6 | 16 | 16 |
| max. Lebensdauer (Tg) | 30 | 39 | 46 | 37 | 37 |
| Anzahl Eikokons | 11 | 5 | 12 | 33 | 1 |
| mittl. Kokonzahl / ♀ | 1.83 | 2.5 | 2 | 2.06 | 0.06 |
| mittl. Eizahl / Kokon | 12.09 | 20.6 | 5 | 8.8 | 0 |
| mittl. Eizahl / ♀ | 22.17 | 51.5 | 10 | 18.15 | 0 |

1. Grundversuche und Larvenaufzucht. Die Käfige standen in einem Gewächshaus bei einem Licht-Dunkel-Wechsel von LD 16/8. Die Temperaturen schwankten im Tagesgang von etwa 17–29 °C, wobei in drei aufeinanderfolgenden Jahren geringfügige Unterschiede auftraten (Tab. 1).

2. Die Käfige standen in einer Klimakammer bei konstant 20 °C und LD 12/12 oder LD 14/10 (vgl. Tab. 1).

3. Kälteversuch. Die Käfige standen in einem Kühlraum bei 10 °C. Die Heuschrecken hatten aber Gelegenheit, sich während der Lichtphase (LD 16/8) durch «Sonnen» an der in den Käfigen befestigten Glühbirne aufzuwärmen.

Die Eikokons wurden ein- bis zweimal pro Woche dem Ablagesubstrat entnommen und in Petrischalen (ø 93 mm) auf einer Fliesspapierauslage inkubiert. Sie wurden während der gesamten Entwicklungsdauer feucht gehalten (Ausnahme siehe unten). Folgende Temperaturwechsel sollten die Jahreszeiten näherungsweise simulieren:

1. Wärmebehandlung (25 °C). Um einen unterschiedlichen Ablagetermin zu simulieren, wurden die Eier vor dem Einkühlen 1, 2, 4, 6, 8, 10 oder 12 Wochen lang warmen Temperaturen ausgesetzt (1 und 10 Wochen nicht mit allen Arten).

1. Kältebehandlung [Überwinterung] (5 °C), 5–7 Monate.

2. Wärmebehandlung (25 °C), 4 Monate. Nachdem die erste Schlupfperiode vorbei war, wurden die Eikokons geöffnet und die Eier auf ihren Zustand überprüft (geschlüpft, entwickelt, nicht entwickelt, abgestorben). Danach wurden die vitalen Eier weiter inkubiert.

2. Kältebehandlung [Überwinterung] (5 °C), 5–7 Monate.

3. Wärmebehandlung (25 °C) bis alle Larven geschlüpft oder die Eier abgestorben waren. Ein Teil der Eier wurde bei Wechseltemperaturen 5 °C nachts und 22 °C tags (im 12 Stunden-Wechsel) untersucht; einige Eier von *P. pedestris* auch bei konstant 15 °C.

Nur mit Eiern von *A. sibiricus* wurde geprüft, welchen Einfluß Trockenheit vor dem ersten Einkühlen auf das Schlüpfverhalten hat. Hierzu wurden die Eikokons während der gesamten ersten Wärmebehandlung bei etwa 60 % RF trocken gelagert. Die Luftfeuchtigkeit wurde in einer Klimakammer eingestellt und durch kontinuierliche Messungen mittels Thermohygrograph überprüft.

ERGEBNISSE

Fekundität

Alle Arten erreichten die grösste Nachkommenzahl bei den höchsten Temperaturen (Grundversuche). Die mittlere Kokonzahl lag bei *Aeropus sibiricus* und *Podismopsis keisti* mit 6–8 Kokons pro Weibchen deutlich höher als bei *Podisma pedestris*, *Aeropedellus variegatus* und *Bohemanella frigida* mit 2–4 Kokons (Tab. 1). Da *P. pedestris* jedoch mehr Eier in einen Kokon verpackte als die übrigen Arten, lag die mittlere Eizahl zumindest bei der Laborgeneration etwa gleich hoch wie bei *A. sibiricus*. Bei den beiden arcto-alpinen Arten (*A. variegatus* und *B. frigida*) war die Eiproduktion (maximal 17 bzw. 18 Eier pro Weibchen) dagegen ausgesprochen niedrig.

Die Nachkommenzahl variierte von Jahr zu Jahr. Bei *A. sibiricus* und *P. pedestris* könnten die im Freiland gesammelten Weibchen einzelne Kokons bereits im Freiland gelegt haben, weshalb ihre Nachkommenzahl etwas niedriger war als bei der Laborgeneration. Dagegen ist bei *A. variegatus* die mittlere Eizahl der Freilandgeneration höher. Bei den 1991 gesammelten Weibchen sind die Unterschiede

aber gering, während die 1992 gesammelten Weibchen etwa doppelt so viele Eier legten (Tab. 1). Es wäre daher möglich, dass auch im Freiland Generationen mit unterschiedlicher Vitalität existieren.

Bei konstant 20 °C war die Eiproduktion von *A. sibiricus* etwas, jene von *A. variegatus* und *P. pedestris* stark reduziert (Tab. 1). Für die beiden letztgenannten Arten ist 20 °C offenbar nahe der Mindesttemperatur, bei der noch eine Fortpflanzung erfolgen kann.

In den Kälteversuchen mit *A. variegatus* und *B. frigida* lebten die Weibchen zwar genau so lange wie unter den warmen Bedingungen im Gewächshaus, legten aber keine Eier. Die Strahlung der Glühbirne allein war offensichtlich nicht ausreichend, um bei einer Umgebungstemperatur von 10 °C die Körpertemperatur der Heuschrecken so weit zu erhöhen, damit sie zur Fortpflanzung schreiten konnten.

Entwicklungsdauer der Eier

a) Annualität

Es konnten nur die Eier von *A. sibiricus*, *A. variegatus*, *P. pedestris* und *B. frigida* zum Schlüpfen gebracht werden; jene von *P. keisti* starben alle während der Entwicklung ab. Auch bei *B. frigida* war der Schlupferfolg gering.

Die Eier entwickelten sich nach zwei unterschiedlichen Reaktionstypen: (1) Sie schlüpften immer nach einmaliger Überwinterung oder (2) sie waren potentiell mehrjährig.

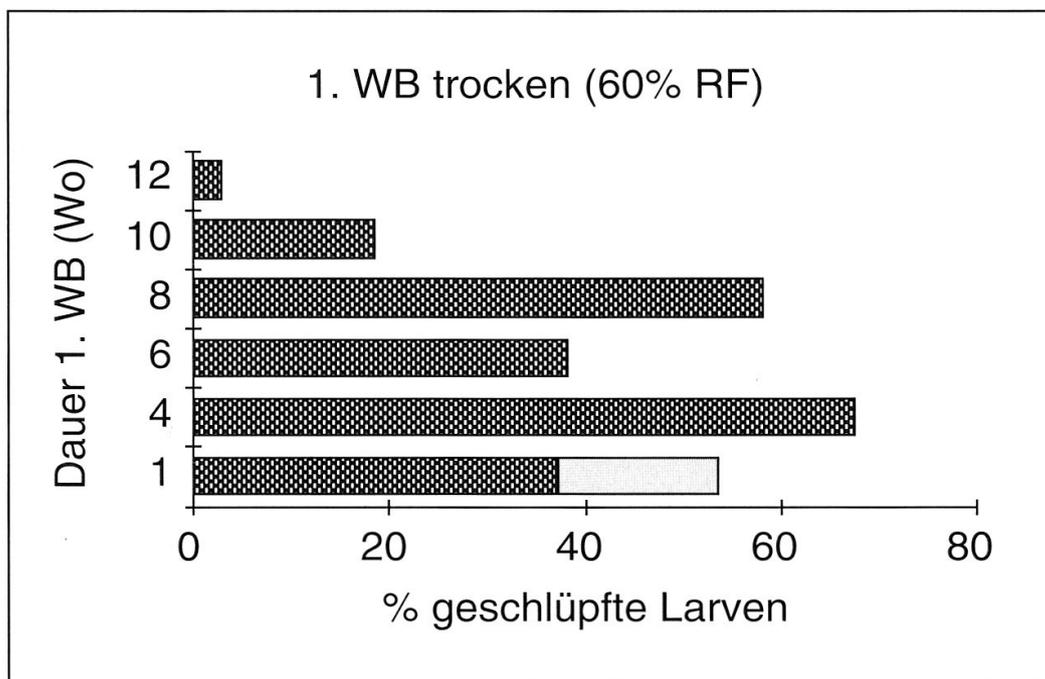
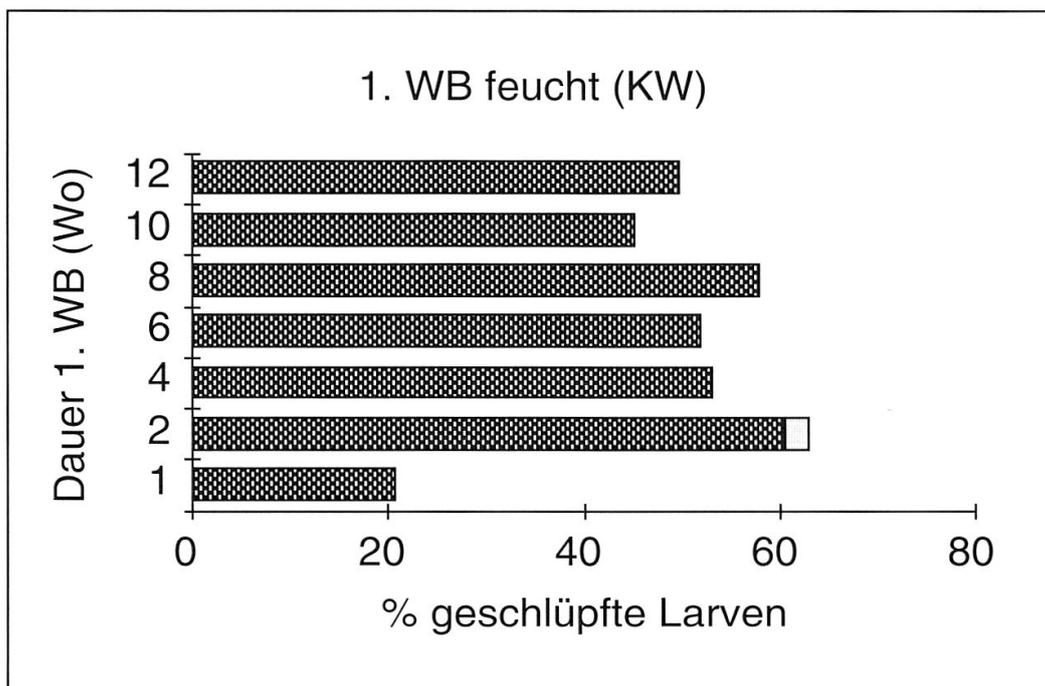
(1) Zum ersten Reaktionstyp gehört nur *A. sibiricus*. Larven dieser Art schlüpften unabhängig von der Dauer der ersten Wärmebehandlung immer nach einmaliger Überwinterung der Eier (Abb. 1). Dauerte die erste Wärmebehandlung nur eine Woche, war der Schlupferfolg deutlich reduziert. Aus den nicht geschlüpften Eiern schlüpften aber auch nach einer zweiten Überwinterung keine Larven. Als Ausnahme waren bei einer Dauer der ersten Wärmebehandlung von 2 Wochen fünf Larven nach zweimaliger Überwinterung der Eier geschlüpft.

Auch das Einwirken von Trockenstress während der ersten Wärmebehandlung hatte nur einen geringen Einfluss auf die Entwicklungsdauer, nach langer Einwirkung (10–12 Wochen) waren aber viele Eier abgestorben (Abb. 1, unten). Lediglich die Kombination kurze Wärmebehandlung (1 Woche) und Trockenheit hatte einen deutlichen Anteil von Larven zur Folge, die erst nach der zweiten Überwinterung schlüpften.

(2) *A. variegatus* und *P. pedestris* zeigten abhängig von der Dauer der ersten Wärmebehandlung ein unterschiedliches Schlupfverhalten (Abb. 2–3). War die erste Wärmebehandlung sechs Wochen oder kürzer, schlüpften die Larven erst nach der zweiten Überwinterung, war sie acht Wochen oder länger, schlüpften die meisten Larven bereits nach der ersten Überwinterung. Doch selbst nach zwölfwöchiger Wärmebehandlung schlüpfte ein Teil der Larven erst nach der zweiten Überwinterung. Legt man die Anzahl entwickelter Eier zugrunde, so überwog bei *A. variegatus* selbst nach achtwöchiger Wärmebehandlung die Zahl der Eier, die erst nach der zweiten Überwinterung schlupfreif waren (Abb. 2). Bei dieser Art schlüpften einzelne Larven aber auch nach nur sechswöchiger Dauer der ersten Wärmebehandlung bereits nach der ersten Überwinterung.

B. frigida zeigte ein ähnliches Schlupfverhalten, doch war der Erfolg gering. Nach zwei- und vierwöchiger Dauer der ersten Wärmebehandlung waren 8 von 31 bzw. 4 von 34 Eiern nach der 2. Überwinterung bis zur Schlupfreife entwickelt. Es

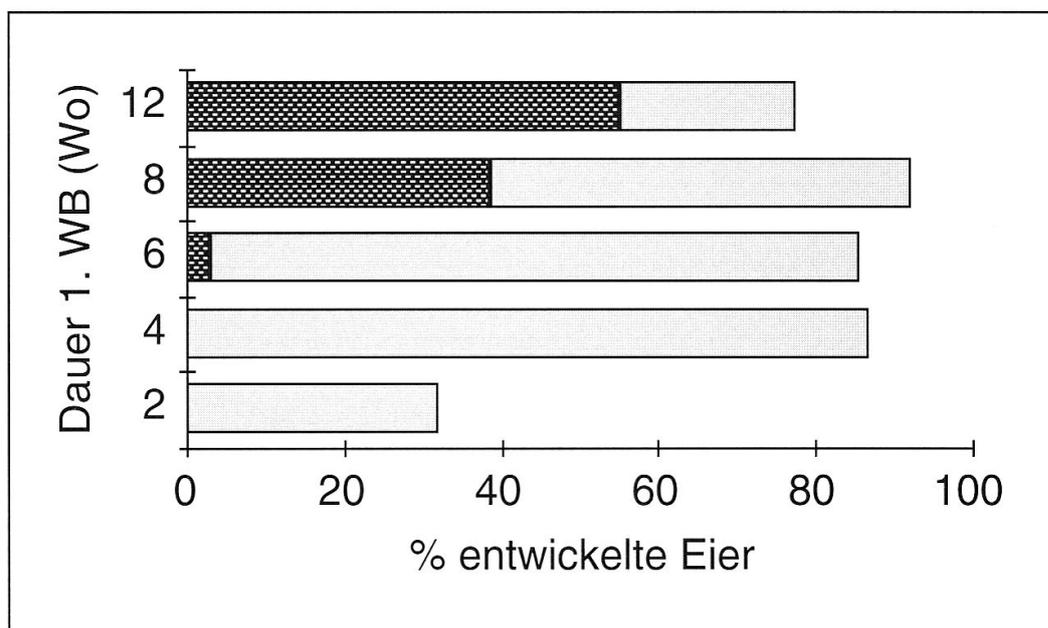
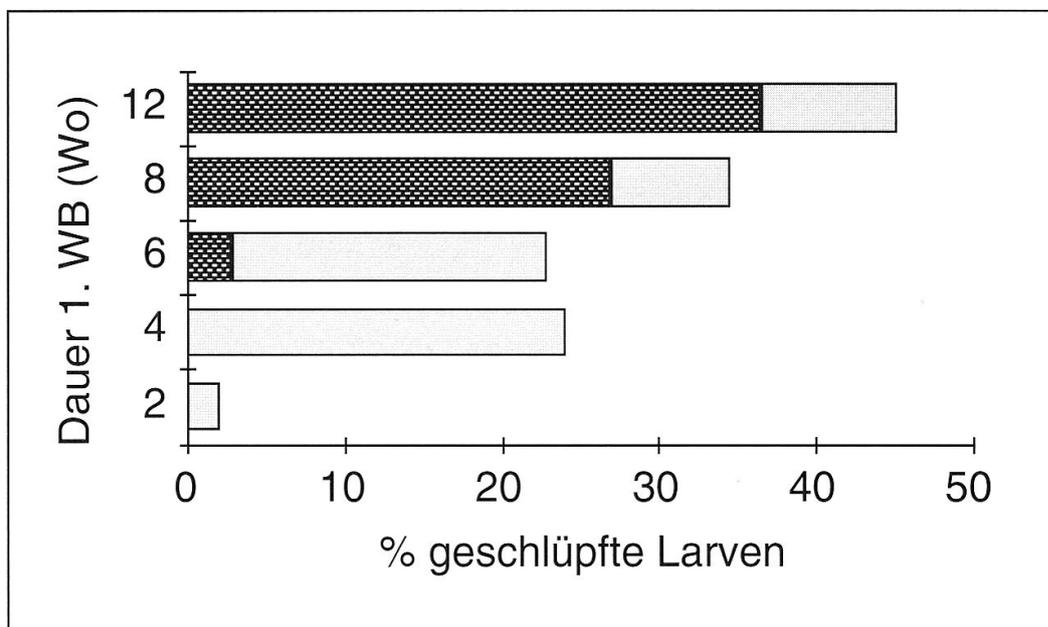
Aeropus sibiricus



Schlupf nach ■ 1. ÜW □ 2. ÜW

Abb. 1. Einfluss der Dauer der ersten Wärmebehandlung (WB) bei 25 °C auf den Schlupferfolg und den Schlupfzeitpunkt der Eier von *Aeropus sibiricus* (LINNÉ, 1767); oben: bei ständiger Inkubation der Eier mit Kontaktwasser (KW); unten: wenn die Eier während der ersten Wärmebehandlung bei 60% RF trocken gelagert wurden.

Aeropedellus variegatus



Schlupf nach ■ 1. ÜW □ 2. ÜW

Abb. 2. Einfluss der Dauer der ersten Wärmebehandlung (WB) bei 25 °C auf den Schlupferfolg und den Schlupfzeitpunkt (oben) bzw. der Entwicklung bis zur Schlupfreife (unten) der Eier von *Aeropedellus variegatus* (FISCHER-WALDHEIM, 1846).

Podisma pedestris

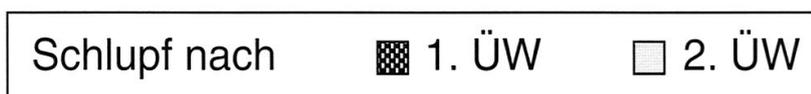
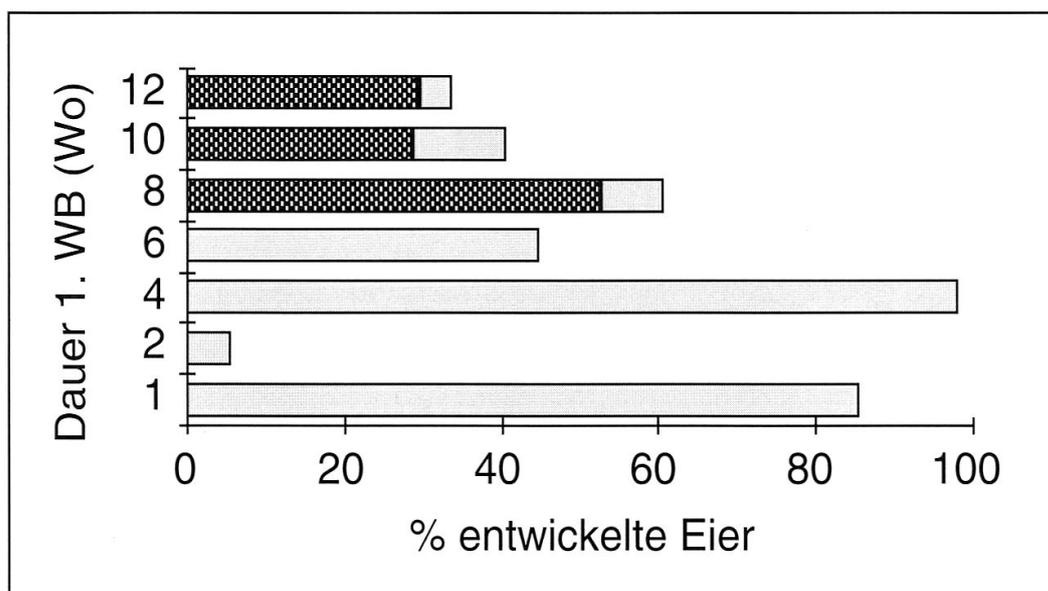
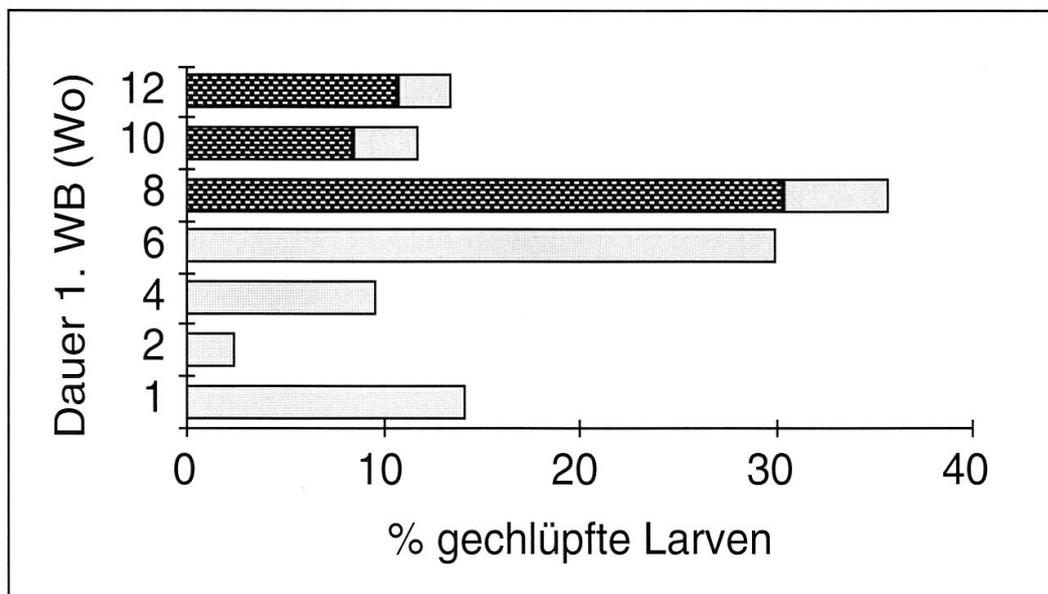


Abb. 3. Einfluss der Dauer der ersten Wärmebehandlung (WB) bei 25 °C auf den Schlupferfolg und den Schlupfzeitpunkt (oben) bzw. der Entwicklung bis zur Schlupfreife (unten) der Eier von *Podisma pedestris* (LINNÉ, 1758).

schlüpften nur vier Larven. Dauerte die erste Wärmebehandlung acht Wochen, waren 18 Eier (von 73) nach der ersten, 1 Ei nach der zweiten Überwinterung fertig entwickelt. Es schlüpfen 17 Larven.

b) Post-Diapauseentwicklung

Bei konstant 25 °C war die Dauer der Post-Diapauseentwicklung sehr kurz. Larven von *B. frigida* schlüpfen bereits 5 Tage nach dem Warmstellen der Eier, jene von *P. pedestris* nach 8 Tagen und jene von *A. variegatus* und *A. sibiricus* nach 10–11 Tagen (Tab. 2–3). Bei Wechseltemperaturen mit tiefer Nachttemperatur benötigten die Eier aller Arten etwa dreimal so lang bis zum Schlüpfen der Larven. Die Entwicklungsdauer von *P. pedestris* war bei konstant 15 °C am längsten (Tab. 2).

Bei *A. sibiricus* hatte auch die Dauer der ersten Wärmebehandlung einen Einfluss auf die Entwicklungsdauer nach der Überwinterung (Tab. 3). Doch hatte nur die einwöchige Wärmebehandlung eine Verzögerung des Schlupftermins gegenüber der vierwöchigen zur Folge. Nach zweiwöchiger Wärmebehandlung erfolgte das Schlüpfen bereits gleich schnell wie nach vierwöchiger Wärmebehandlung (in Tab. 3 nicht aufgelistet). Das deutet darauf hin, dass nach der Eiablage eine Woche bei 25 °C noch nicht ausreicht, damit die Eier das Diapausestadium erreichen können, wohl aber zwei Wochen. Eine lange Dauer der ersten Wärmebehandlung

Tab. 2. Dauer der Postdiapause-Entwicklung (in Tagen) der Eier alpiner Feldheuschrecken bei verschiedenen Temperaturen. (WT = Wechseltemperatur).

| Schlupf bei | 25 °C | WT (5 / 22 °C) | 15 °C |
|-------------|--------------------------------|-------------------|------------|
| | <i>Aeropedellus variegatus</i> | | |
| Median | 10 | 31 | |
| Mittel ± s | 11.0 ± 1.6 | 31.6 ± 3.0 | |
| Streuung | 10–17 | 26–40 | |
| n | 34 | 37 | |
| | <i>Bohemanella frigida</i> | | |
| Median | 5 | 15 | |
| Mittel ± s | 5.5 ± 9.6 | 16.5 ± 4.7 | |
| Streuung | 5–7 | 13–23 | |
| n | 17 | 4 | |
| | <i>Podisma pedestris</i> | | |
| Median | 8 | 26 | 36 |
| Mittel ± s | 8.4 ± 1.5 | 26.9 ± 1.2 | 35.3 ± 3.1 |
| Streuung | 6–14 | 26–29 | 31–40 |
| n | 59 | 7 | 6 |

(12 Wochen) sowie Trockenstress hatten ebenfalls eine Verzögerung des Schlupftermins zur Folge (Tab. 3).

Larvalentwicklung

Während der Larvalentwicklung durchliefen *A. sibiricus* (>100 Imagines) und *A. variegatus* (15 Imagines) vier Larvenstadien, *P. pedestris* (6 Imagines) und *B. frigida* (3 Imagines) fünf. [Die Angabe in Klammern bezeichnet die Zahl der Larven, die sich bis zur Imago entwickelten]. Die Gesamtdauer der Larvalentwicklung betrug bei *A. sibiricus* 15–24, bei *A. variegatus* 16–22, bei *P. pedestris* 17–22 und bei *B. frigida* 19–24 Tage (jeweils absolute Variation zwischen schnellster und langsamster Larve). Dabei häuteten sich die Larven im Abstand von 4–6 (*A. sibiricus* und *A. variegatus*), 3–5 (*P. pedestris*) und 4–5 Tagen (*B. frigida*). Die Entwicklungsdauer von *A. sibiricus* und *A. variegatus* war somit unter identischen Bedingungen gleich; auch jene von *P. pedestris* unterschied sich nicht von beiden Arten. Die um eins größere Zahl von Larvenstadien wurde durch kürzere Häutungsintervalle kompensiert. Nur *B. frigida* benötigte tendenziell etwas mehr Zeit für die Larvalentwicklung.

Von den im Labor aufgezogenen Larven entwickelte sich jeweils ein Männchen der normalerweise squamipteren *P. pedestris* bzw. brachypteren *B. frigida* zur langflügligen, macropteren Form (Abb. 4). Auch von *A. variegatus* entwickelten sich 2 Männchen und 3 Weibchen zu einer Form mit überlangen und breiten Flügeln (Abb. 5). Das war besonders bei den Weibchen auffällig, da bei diesen die Vorderflügel der typischen Form nur etwa die Hälfte des Abdomens bedecken, bei der langflügligen Form überragen sie Abdomen und Hinterknie. Diese Form wurde als f. *macroptera* FISCHER-WALDHEIM, 1846, beschrieben. Von dem normalerweise langflügligen *A. sibiricus* hatte ein Männchen verkürzte Flügel, die nur etwa die Hälfte des Abdomens bedeckten. Bei diesem Männchen handelte es sich aber wohl

Tab. 3. Dauer der Postdiapause-Entwicklung (in Tagen) der Eier von *Aeropus sibiricus* nach unterschiedlicher Dauer und unterschiedlicher Feuchte während der 1. Wärmebehandlung (WB).

| 1. WB: | 1 Wo | 4 Wo | 8 Wo | 12 Wo |
|------------|-------------------------|------------|------------|------------|
| | 1. WB mit Kontaktwasser | | | |
| Median | 19 | 10 | 11 | 11.5 |
| Mittel ± s | 17.6 ± 2.2 | 10.4 ± 1.0 | 10.7 ± 1.1 | 12.2 ± 1.6 |
| Streuung | 14–19 | 9–15 | 9–19 | 11–16 |
| n | 5 | 469 | 189 | 36 |
| | 1. WB trocken (60% RF) | | | |
| Median | 15 | 11 | 11 | 11 |
| Mittel ± s | 14.4 ± 1.6 | 12.0 ± 1.7 | 11.7 ± 1.2 | 12.0 ± 1.7 |
| Streuung | 12–17 | 10–19 | 10–16 | 11–14 |
| n | 25 | 37 | 46 | 3 |



Abb. 4. Macropteres Männchen von *Podisma pedestris* (LINNÉ, 1758); Muottas Muragl ex ovo.

um eine Kümmerform, da auch alle übrigen Körperproportionen kleiner waren als bei den anderen Tieren.

DISKUSSION

Die Lebensdauer der Imagines der alpinen Feldheuschrecken war unter den höchsten gebotenen Temperaturen (Gewächshaus bei circa 17–29 °C) am längsten, die Reproduktion unter diesen Bedingungen am größten. Bereits bei konstant 20 °C war die Reproduktion deutlich vermindert; und bei 10 °C fand trotz der Strahlungswärme durch eine 60-Watt-Glühbirne keine Fortpflanzung mehr statt. Ob für den Reproduktionserfolg im Gewächshaus auch die täglichen Temperaturschwankungen mit verantwortlich waren, erscheint möglich, wurde aber nicht untersucht.

Die Eientwicklung und besonders das Schlüpfen der Larven erforderten ebenfalls hohe Temperaturen und erfolgten am schnellsten bei 25 °C. Im Vergleich zu anderen mitteleuropäischen Arten erfolgte das Schlüpfen schneller. So benötigten 10 Gomphocerinae-Arten aus Deutschland bei konstant 24 °C im Mittel 12–18 Tage, um nach dem Warmstellen zu schlüpfen (INGRISCH, 1983). Die Mittelwerte für *A. variegatus* und *A. sibiricus* liegen mit 10–11 Tagen (bei 25 °C) allerdings nur wenig darunter. *B. frigida* und *P. pedestris* erschienen dagegen bereits nach 5 bzw. 8 Tagen. Es ist möglich, dass diese beiden Catantopinae in einem späteren Embryonalstadium überwintern als die Gomphocerinae, wie dies bei einigen amerikanischen Catantopinae (z.B. *Melanoplus bivittatus*) beobachtet wurde (CHURCH & SALT, 1952). Gomphocerinae überwintern normalerweise während der späten Anatrepsis oder frühen Blastokinese vor der Ausrollung der Embryonen (z.B. STEVANOVIC, 1961, für *A. sibiricus*).

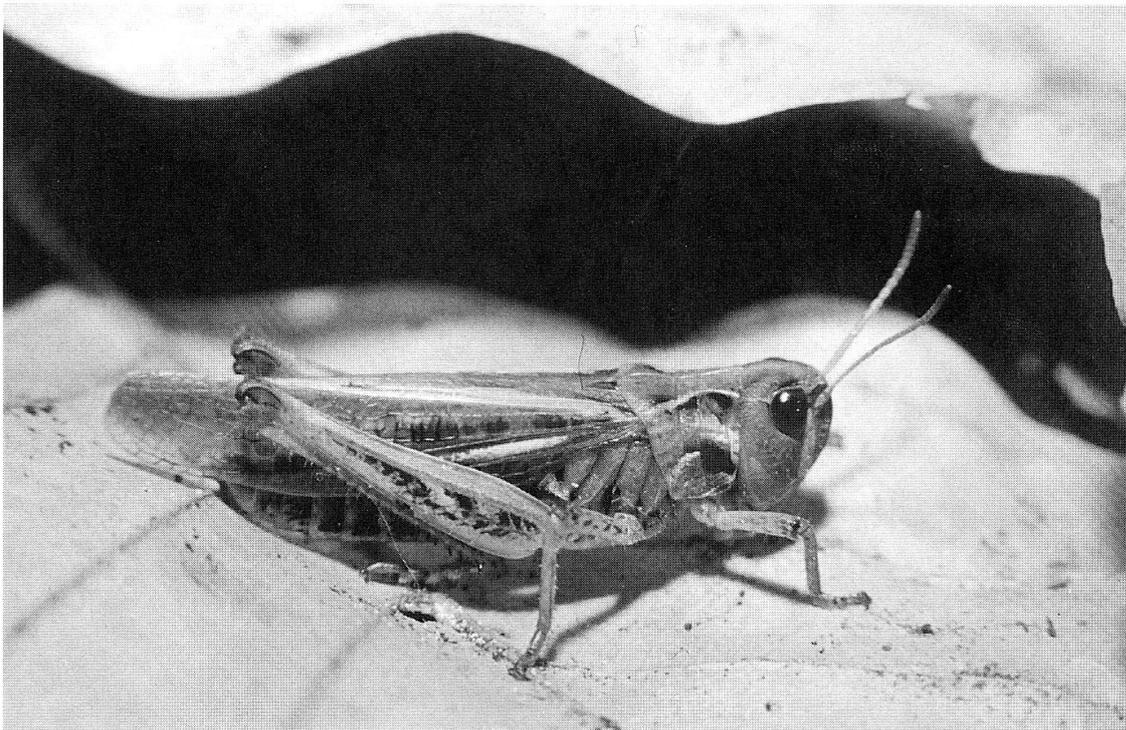


Abb. 5. Macropteres Weibchen von *Aeropedellus variegatus* (FISCHER-WALDHEIM, 1846); Muottas Muragl ex ovo.

In den Versuchen mit Wechseltemperaturen (5 / 22 °C), mit denen die kalten Nächte im Hochgebirge simuliert werden sollten, benötigten die Larven etwa dreimal so lang bis zum Schlüpfen wie bei konstant 25 °C. Dies zeigt, dass Wechseltemperaturen die Embryonalentwicklung offenbar nicht zu beschleunigen vermögen. Bei anderen Gomphocerinae konnte gezeigt werden, daß die Postdiapause-Entwicklung bei Wechseltemperaturen nicht schneller verläuft als bei einer mittleren konstanten Temperatur (WINGERDEN *et al.*, 1991). In den Versuchen mit den alpinen Arten lag die Nachttemperatur (5 °C) vermutlich auch bereits unterhalb des Entwicklungsnullpunkts. Die Tagestemperatur (22 °C) lag 3 °C unter jener bei den Versuchen mit konstant 25 °C. Wäre sie 25 °C gewesen, hätte man eine doppelt so lange Entwicklungsdauer als bei dieser konstanten Temperatur erwartet. Die stärkere Verzögerung könnte auf zwei Ursachen beruhen: 1. die Entwicklung ist so stark temperaturabhängig, daß eine Erhöhung um 3 °C bereits eine starke Beschleunigung zur Folge hat, oder 2. die Entwicklung wurde durch die tiefen Nachttemperaturen gehemmt. *P. pedestris* wurde auch bei konstant 15 °C untersucht. Dabei war die Zeit bis zum Schlüpfen der Larven mehr als viermal so lang als bei 25 °C, was eine starke Temperaturabhängigkeit der Postdiapause-Entwicklung nahelegt.

Im Freiland am Muottas Muragl (GR) auf 2500–2600 m schlüpfen Larven von *B. frigida* und *A. variegatus* bei Bodentemperaturen von 17–22 °C (INGRISCH, 1995). Da die Bodentemperaturen dort am frühen Morgen auch im Sommer oft nur 3–6 °C betragen, ist anzunehmen, dass die Schlupfergebnisse aus den Versuchen mit Wechseltemperaturen den Verhältnissen im Freiland nahekommen. Das würde bedeuten, dass dem Schlüpfen von *B. frigida* eine wenigstens zweiwöchige Bodenwärmung vorausgehen müsste, dem Schlüpfen von *A. variegatus* aber eine etwa

vierwöchige. Hieraus erklären sich auch die Unterschiede in den Erscheinungszeiten der Larven im Freiland (vgl. INGRISCH, 1995).

Die Ergebnisse belegen, dass für die Entwicklung und Fortpflanzung auch der alpinen Acrididae hohe Temperaturen erforderlich sind. Als Anpassung an die kurze warme Jahreszeit im Gebirge haben wenigstens *A. variegatus*, *P. pedestris* und *B. frigida* einen mehrjährigen Entwicklungszyklus ausgebildet, wobei zweimal im Ei-stadium überwintert wird. Als Folge entwickeln sich die Embryonen im ersten Jahr nach der Eiablage, Larvalentwicklung und Fortpflanzung finden im zweiten Jahr statt. Die gesamte, für die Entwicklung genutzte warme Jahreszeit dürfte damit auch nicht kürzer sein als bei den Arten aus dem Mittelland, bei denen die Embryonalentwicklung bereits im Jahr der Eiablage einsetzt.

Es stellt sich die Frage, ob während der Eientwicklung eine Diapausesequenz auftritt oder ob wenigstens die erste Überwinterung durch eine temperaturabhängige Quieszenz geregelt wird. Die Tatsache, dass bei kurzer Einwirkung hoher Temperatur vor dem Einkühlen ein Schlüpfen der Larven erst nach der zweiten Überwinterung erfolgt, bei langer Einwirkung hoher Temperatur dagegen bereits nach der ersten Überwinterung, würden für eine Quieszenz sprechen. Die Larven könnten aber erst dann bei einer Wiedererwärmung der Eier schlüpfen, wenn die Embryonen vor dem Einkühlen ein gewisses Mindeststadium überschritten haben. Bei anderen europäischen Acrididae (vgl. WINGERDEN *et al.*, 1993) und auch bei *A. sibiricus* ist die erforderliche Einwirkungszeit mit einer Woche aber sehr viel niedriger als bei den alpinen Arten mit zweijähriger Entwicklung. Darüber hinaus waren selbst nach zwölfwöchiger Wärmebehandlung vor dem Einkühlen nicht alle Eier von *A. variegatus* und *P. pedestris* in der Lage, nach der ersten Überwinterung zu schlüpfen, so dass wenigstens in einem Teil der Eier eine Sequenz aus zwei Diapausen in unterschiedlichen, aufeinanderfolgenden Embryonalstadien aufgetreten sein muss. Eine teilweise mehrjährige Entwicklung der Eier von *P. pedestris* kommt nach eigenen Beobachtungen auch bei einer Population vom Durmitor in Montenegro vor, dürfte also ein generelles Merkmal dieser Art darstellen.

Bei *A. sibiricus* trat eine zweijährige Entwicklung nur als Ausnahme auf und dürfte im Freiland keine oder höchstens eine untergeordnete Rolle spielen. Diese Art vermag auch mit einjährigem Entwicklungszyklus im Gebirge zu überleben, steigt aber allgemein nicht in so extrem hohe Lagen wie *A. variegatus* oder *B. frigida*. Es besteht zudem die Möglichkeit, dass der Bestand dieser häufigen und vagilen Art an der oberen Verbreitungsgrenze durch Zuwanderung aus tieferen Lagen aufrechterhalten wird.

Die Dauer der Larvalentwicklung der alpinen und subalpinen Arten unterschied sich nicht von jener anderer Acrididae, die gleichzeitig unter identischen Bedingungen gezüchtet wurden (z.B. *Chorthippus biguttulus*, *C. brunneus*, *C. eisentrauti*). Aufgrund der durchgehend warmen Bedingungen war sie aber schneller als im Freiland. Auch das Auftreten macropterer Individuen von brachypteren Arten in Laborzuchten war zu erwarten (vgl. SÄNGER & HELFERT, 1975). Von der normal squamipteren *P. pedestris* sind macroptere Individuen aber selten und waren von schweizerischen oder generell westalpinen Populationen bisher noch nicht bekannt, während sie in den Ostalpen etwas häufiger auftreten sollen (NADIG, 1984). Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß die Reaktionsnorm für vollständige Flügelausbildung auch bei den westalpinen Formen erhalten ist, das Auftreten von macropteren Individuen durch die Umweltbedingungen während der Ontogenese bestimmt wird. Auch von *A. variegatus* ist eine langflüglige Form aus den Alpen bisher offenbar nicht bekannt geworden. In Sibirien neigt die Art dagegen bisweilen zu Massenvermehrung, wobei

dann überwiegend die langflüglige Form auftritt (LAVROVA *in* HARZ, 1975). In den Alpen mag die Art in zu geringen Dichten vorkommen, als dass macroptere Individuen erscheinen. Die Macropterie soll nämlich nach manchen Vorstellungen durch hohe Populationsdichten während der Larvalentwicklung induziert werden (SÄNGER, 1984). Da langflüglige Individuen brachypterer Arten aber auch in individuenarmen Populationen auftreten können, sind vermutlich andere Umweltfaktoren ebenfalls beteiligt (MEINEKE, 1994). Nach NADIG (1988) fördert in den Alpen hohe Feuchtigkeit das Auftreten macropterer Individuen. Bei *Chorthippus parallelus* legen neuere Untersuchungen nahe, dass es sich bei der langflügligen Form um eine Ausbreitungsphase handeln könnte (MEINEKE, 1994; MANZKE, 1995).

LITERATUR

- ALEXANDER, G. & HILLIARD, J.R. 1964. Life history of *Aeropedellus clavatus* (Orthoptera: Acrididae) in the alpine tundra of Colorado. *Ann. Ent. Soc. Am.* 57: 310–317.
- BRUCKHAUS, A. 1992. Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz. *Articulata, Beiheft 2*: 1–115.
- CHURCH, N.S. & SALT, R.W. 1952. Some effects of temperature on development and diapause in eggs of *Melanoplus bivittatus* (SAY) (Orthoptera: Acrididae). *Can. J. Zool.* 30: 173–184.
- GREEN, K. 1983. Alternative strategies in the life cycles of alpine grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea). *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 12: 125–133.
- HARZ, K. 1975. *Die Orthopteren Europas*, II. The Hague: 939 pp.
- INGRISCH, S. 1983. Zum Einfluss der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). *Dtsch. Ent. Z.* 30: 1–15.
- INGRISCH, S. 1986. The plurennial life cycles of the European Tettigoniidae 1.–3. *Oecologia (Berlin)* 70: 606–630.
- INGRISCH, S. 1995. Phänologie und Abundanz der Heuschrecken in der alpinen Stufe am Muottas Muragl, Engadin (Orthoptera: Acrididae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 68: 7–22.
- MANZKE, U. 1995. Freilandbeobachtungen zum Abflugverhalten macropterer *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Acrididae: Gomphocerinae). *Articulata* 10: 61–72.
- MEINEKE, T. 1994. Verbreitung brachypterer und makropterer Individuen von *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) im Hochharz (Orthoptera: Acrididae). *Göttinger naturkundl. Schriften* 3: 55–66.
- NADIG, A. 1984. Über die macroptere Form von *Podisma pedestris* (LINNÉ, 1758). *Articulata* 2: 61–74.
- NADIG, A. 1986. Oekologische Untersuchungen im Unterengadin 10. Lieferung D6 Heuschrecken (Orthoptera). *Ergebn. wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalpark* 12: D103–D167, 3 sep. Tab.
- NADIG, A. 1988. Massenvermehrung und Makropterie bei *Bicolorana bicolor*, *Chorthippus parallelus* und *Arcyptera fusca* (Insecta: Orthoptera). *Atti Accad. Roveretana Agiati, Contr. Cl. Sci. Matem., Fis. e Nat. a.* 236 (1986), Ser. 6, 26(B): 135–140.
- NADIG, A. 1989. Eine aus den Alpen bisher unbekannt Unterart in der Schweiz: *Chrysochraon (Podismopsis) keisti* sp.n. (Saltatoria, Acridinae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 62: 79–86.
- PICKFORD, R. 1953. A two-year life-cycle in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) overwintering as eggs and nymphs. *Can. Ent.* 85: 9–14.
- PUTNAM, L.G. & HANDFORD, R.H. 1956. Two-year and one-year life cycles in *Melanoplus bivittatus* (SAY) (Orthoptera: Acrididae) in western Canada. *Proc. 10th int. Congr. Ent.* 2: 651–656.
- RAMME, W. 1951. Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. *Mitt. zool. Mus. Berlin* 27: 1–432, pl.1–39.
- SÄNGER, K. 1984. Die Populationsdichte als Ursache makropterer Ökomorphosen von *Tessellana vittata* (Charp.) (Orthoptera, Tettigoniidae). *Zool. Anz.* 213: 68–76.
- SÄNGER, K. & HELFERT, B. 1975. Spontanes Auftreten holopterer Formen von *Tessellana vittata* und *Metriopectera roeseli* (Orthoptera: Tettigoniidae) in Laborzuchten. *Anz. Öster. Akad. Wiss. math.-nat. Kl.* 1975(11): 192–194.
- STEVANOVIC, D. 1961. Ecologija i dinamika populacije *Aeropus sibiricus* L. na Kopaoniku. *Biološki Institut N. R. Srbije, Posebna Izdanja, Beograd* 8: 1–87.
- STOROZHENKO, S.Y. 1993. To the knowledge of the tribe Melanoplini (Orthoptera, Acrididae: Catantopinae) of the Eastern Palearctica. *Articulata* 8(2): 1–22.
- VICKERY, V.R. 1984. The orthopteroid insects of Yukon. *Lyman Ent. Mus. Res. Lab., Note No.* 10: 1–42.
- WHITE, E.G. & SEDCOLE, J.R. 1991. A 20-year record of alpine grasshopper abundance, with interpretations for climate change. *New Zealand J. Ecol.* 15: 139–152.

- WINGERDEN, W.K.R.E. VAN, MUSTERS, J.M.C. & 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.
- WINGERDEN, W.K.R.E. VAN, BONGERS, W., CANNEMEIJER, F. & MUSTERS, J.M.C. 1993. Zum Einfluß der Temperatur auf den Jahreszyklus von *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) in ungedüngten und schwach gedüngten Grasflächen. *Articulata* 8: 61–75.
- ZEUNER, F.E. 1942. The fossil Acrididae (Orth. Salt.). Part III. Acridinae. *Ann. Mag. nat. Hist. (11)* 9: 304–314.

(erhalten am 18. März 1996; angenommen am 31. Mai 1996)