

**Offene Bodenstellen und eine heterogene Raumstruktur –
Schlüsselrequisiten im Lebensraum des Warzenbeißers
(*Decticus verrucivorus*)**

Oliver Schuhmacher und Thomas Fartmann

Abstract

The Wart-biter is an endangered species in most parts of Europe and in Germany. However due to the small number of detailed studies the knowledge of its ecology is still insufficient.

During summer 2001 the population dynamics and the habitat requirements of *Decticus verrucivorus* were studied on an acidic grassland in the eastern part of Lower-Saxony. On the one hectare study area each Water-biter individual as well as several structural parameters were analysed within a net of 10×10 m squares.

The vegetation in the Water-biter habitats is about 15 cm in height and bare soil covers 10 % of the ground. Vegetation density above 10 cm height is low. Mosses, lichens, low-growing herbs and grasses are predominant. Tall-growing herbs are still present. The Water-biter is well adapted to and depending on these habitat structures. Males and females as well as adults and larval stages differ partly in their preferences. Long-term conservation of the Water-biter must take into account the habitat requirements of each stage from egg to imago. Based on the results of this study recommendations for management are given.

Zusammenfassung

Der Warzenbeißer ist in weiten Teilen Europas und in Deutschland eine gefährdete Art. Dennoch gibt es bislang nur wenige detaillierte Studien zur Ökologie. Daher erfolgte während der Vegetationsperiode 2001 eine Untersuchung zur Populationsdynamik und Habitatnutzung von *Decticus verrucivorus* im Osten Niedersachsens. Bei der Untersuchungsfläche handelt es sich um eine ca. 1 ha große Brache mit ruderalisierten Sandtrockenrasen. Die Erfassung der individuell markierten Warzenbeißer erfolgte auf Basis eines 10×10 m-Rasters von Anfang Mai bis Anfang September. Für jedes Raster wurde eine Reihe von Strukturparametern aufgenommen.

Die Lebensräume des Warzenbeißers sind durch eine kurzrasige, kaum verfilzte und heterogene Struktur gekennzeichnet. Die Vegetationshöhen liegen um 15 cm und der Offenbodenanteil beträgt etwa 10 %. Die Raumwiderstände sind ab 10 cm über dem Boden nur noch gering. Die vorherrschenden Wuchsformtypen sind Kryptogamen, niedrigwüchsige Kräuter und Untergräser. Zudem sind meist einige höherwüchsige Pflanzen vorhanden. Der Warzenbeißer ist in vielfältiger Weise an diese Habitatstrukturen angepasst bzw. hiervon abhängig.

Sowohl bei Männchen und Weibchen als auch bei Larven und Imagines gibt es teilweise unterschiedliche Präferenzen. Ein dauerhafter Schutz des Warzenbeißers ist nur unter Berücksichtigung der Ansprüche aller Stadien vom Ei bis zur Imago möglich. Aufbauend auf diesen Erkenntnissen werden weitergehende Empfehlungen zur Entwicklung von Warzenbeißer-Lebensräumen gegeben.

Einleitung

Der Warzenbeißer ist eine eurosibirische Art (HARZ 1960, INGRISCH & KÖHLER 1998), die über weite Teile Europas verbreitet ist (KLEUKERS et al. 1997, DETZEL 1998). *Decticus verrucivorus* ist in Deutschland in allen Bundesländern auf der Roten Liste enthalten und gilt bundesweit als gefährdet (s. Übersicht bei MAAS et al. 2002). Für viele Länder Europas liegt eine ähnliche Gefährdungssituation vor und die Art geht zurück (CHERRILL & BROWN 1990a, 1992; HJERMANN & Ims 1996, KLEUKERS et al. 1997, ILLICH & WINDING 1998). Dennoch ist vergleichsweise wenig über die Ökologie der Art in Deutschland und Europa bekannt. Grundlegende Laborarbeiten über die Embryonalentwicklung des Warzenbeißers und die daraus folgende Bedeutung für die Habitatbindung stammen von INGRISCH (1986, 1988). Freilandstudien zur Habitatnutzung liegen für die kleinen Reliktpopulationen im Süden Englands (CHERRILL & BROWN 1990a, b; 1992), den Vogelsberg (INGRISCH 1979) oder das Allgäu vor (WEIDEMANN et al. 1990). Eine Mobilitätsuntersuchung wurde jüngst von SCHUHMACHER & FARTMANN (2003) publiziert.

In der Literatur wird ein weites Spektrum an Vegetationstypen von magerem Grünland und Heiden über Borstgrasrasen bis hin zu Trockenrasen als Lebensraum des Warzenbeißers angegeben (vgl. INGRISCH 1979, NADIG 1986, GLÜCK & INGRISCH 1990, FARTMANN 1997, KLEUKERS et al. 1997, DETZEL 1998, ILLICH & WINDING 1998, MAAS et al. 2002).

Als Untersuchungsgebiet wurde eine ruderalisierte Sandtrockenrasenbrache im Osten Niedersachsens mit einer individuenreichen Warzenbeißerpopulation ausgewählt. Folgende Fragen sollten durch die Studie beantwortet werden:

- Welche Phänologie hat der Warzenbeißer?
- Durch welche Faktoren wird die räumliche Verteilung der Warzenbeißer auf der Fläche bestimmt und wie stark ist ihr Einfluss?
- Gibt es unterschiedliche Präferenzen bei Larven und Imagines oder den Geschlechtern?
- Sind Veränderungen der Habitatnutzung im Verlauf der Vegetationsperiode oder in Abhängigkeit von der Witterung zu beobachten?
- Wie lassen sich die gewonnenen Erkenntnisse erklären und welche Konsequenzen hat dies für das Management der Warzenbeißer-Lebensräume?

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet »Sudewiesen« liegt rechtsseitig der Elbe (Gemeinde Amt Neuhaus) im nordöstlichen Teil des Landkreises Lüneburg in Niedersachsen (Abb. 1). Das etwa 460 ha große Gebiet ist nur schwach reliefiert und liegt nahe-

zu komplett unterhalb der 10-m-Höhenlinie. Die Rögnitz- und Sudeniederung sind als Naturschutzgebiet ausgewiesen.

Naturräumlich ist das Untersuchungsgebiet der Unteren Mittelelbe-Niederung zuzuordnen, die sich von Schnackenburg in Niedersachsen bis nach Lauenburg in Schleswig-Holstein erstreckt. Der Untersuchungsraum liegt am nördlichen Ausläufer des Dünenplateaus Carrenziner Forst, welches sich mit einer Breite von 0,5 bis 3 km über 22 km parallel zur Elbe von Südosten nach Nordwesten erstreckt (DIERKING 1992).

Von Nordwesten nach Südosten ist das Übergangsklima der Elbtalaue durch zunehmende Kontinentalität und sich abschwächende ozeanisch-maritime Einflüsse geprägt. Charakteristisch sind große Temperaturschwankungen im Jahresverlauf, rasch ansteigende Frühjahrs- und hohe Sommertemperaturen (NEWSCHULZ et al. 1994). Mit einem Jahresdurchschnitt des Niederschlags von 606 mm gehört die Region zu den niederschlagsarmen Gebieten Deutschlands. Die langjährige Jahresmitteltemperatur beträgt 8,3 °C (1961–1990, Station Boizenburg; schriftl. Originaldaten Deutscher Wetterdienst).

Die Witterung des Untersuchungsjahres 2001 war durch die überdurchschnittlich warmen und trockenen Monate Mai, Juli und August geprägt. Juni und September waren dagegen kühler und niederschlagsreicher als die langjährigen Monatsmittel (Station Boizenburg; schriftl. Originaldaten Deutscher Wetterdienst).

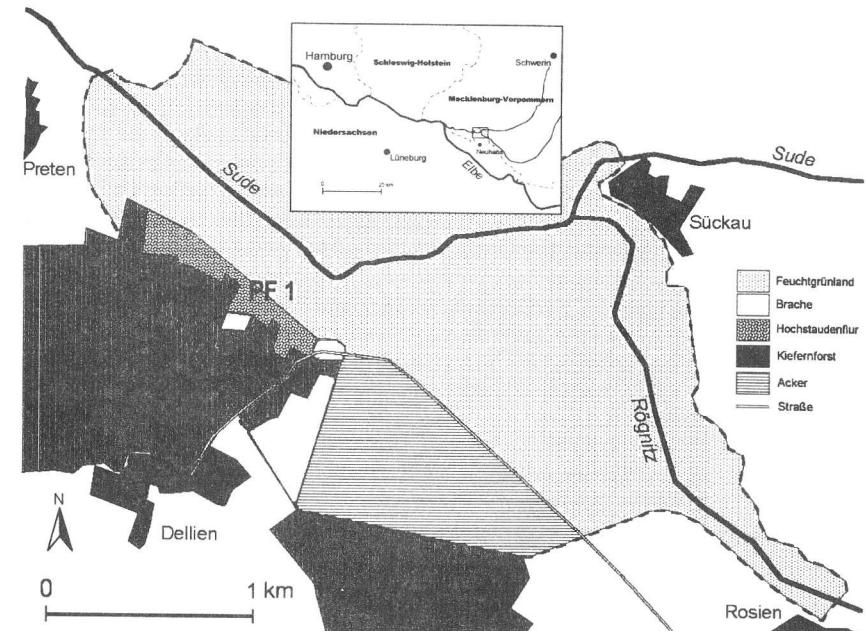


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes und der Probefläche (PF).

Die seit 1991 brachliegende Probefläche ist ca. 1 ha groß und wird allseits von für Warzenbeißer ungeeigneten Vegetationstypen umgeben (Abb. 1). Sind es im Norden Hochstaudenfluren, so grenzt in den anderen Himmelsrichtungen jeweils Kiefernforst an. Pflanzensoziologisch handelt es sich bei der Ackerbrache vor allem um lückige und niedrigwüchsige Sandtrockenrasen der *Koelerio-Coryne-phoretea* (vgl. SCHUHMACHER 2002). Die wichtigsten Einheiten sind ruderalisierte Bestände der Sandstrohblumen-Bergsandglöckchen-Gesellschaft (*Helichrysum arenarium-Jasione montana*-Gesellschaft) und der subkontinentalen Sandpionierfluren (*Sileno-Cerastion semidecandri*). Nahezu in allen Typen sind die Klassennkennarten *Cerastium semidecandrum*, *Ceratodon purpureus* und *Rumex acetosella* mit hoher Deckung und Stetigkeit vertreten. Darüber hinaus kommen z. B. *Agrostis capillaris*, *Bromus hordeaceus*, *Bromus tectorum*, *Senecio vernalis* oder *Viola arvensis* häufiger mit hoher Artmächtigkeit vor. Insbesondere an den frischeren und nährstoffreicher Rändern gehen die Sandtrockenrasen in dichte und hochwüchsige Ruderalgesellschaften der *Artemisietea* über.

Methoden

Die Untersuchungen erfolgten während der Vegetationsperiode 2001. Mit Hilfe von Holzplatten wurde ein 10×10 m-Raster auf der Probefläche abgesteckt. Die Holzplatten wurden in Nord-Süd-Richtung mit Nummern und in Ost-West-Richtung mit Buchstaben gekennzeichnet, so dass ein schachbrettartiges Koordinaten-System entstand.

Warzenbeißerfassung

Die Erfassung des Warzenbeißers erfolgte von Anfang Mai bis Mitte September. Am 10. Mai, 26. Mai und 25. Juni fanden Larvenzählungen statt. Vom 10. Juli bis 12. September wurden dann in wöchentlichem Abstand insgesamt 10 Erfassungen der Imagines durchgeführt. Sowohl für die Larvenzählungen als auch die Erfassung der Imagines wurden die Raster schleifenförmig in einem Abstand von 1–1,5 m abgegangen. Die aufspringenden Tiere wurden gezählt und unter Angabe des besiedelten Rasters notiert. Bei Imagines erfolgte zudem eine individuelle Markierung der Tiere nach dem von BUCHWEITZ & WALTER (1992) praktizierten Verfahren mit Lackmalstiften (edding 751) und Revell-Modellbaufarbe. Weitere Angaben zur Markierungsmethode befinden sich bei SCHUHMACHER & FARTMANN (2003). Die Determination der Larvenstadien des Warzenbeißers erfolgte nach INGRISCH (1977).

Strukturerfassung

Für jedes Raster wurde eine Reihe von Strukturparametern aufgenommen: Neben der Erfassung der Gesamt-, Krautschicht-, Kryptogamen- und Streudeckung sowie der mittleren Höhe der Krautschicht wurde der Anteil offener Bodenstellen geschätzt. Als Maß für den Raumwiderstand (HEYDEMANN 1956) erfolgte die Bestimmung der horizontalen Deckung der Vegetation in 0–10 und 10–30 cm Höhe. Die Erfassung geschah mit Hilfe eines 30 cm tiefen Holzrahmens gegen eine helle Stoffwand. Zusätzlich hierzu wurde die Deckung einzelner Wuchsformen geschätzt. Die Einteilung der Wuchsformtypen stellt eine ver-

einfachte Form des Systems von FARTMANN (1997) dar. Unterschieden wurden Kryptogamen (Moose und Flechten), niedrigwüchsige Kräuter (< 20 cm), hochwüchsige Kräuter (20–50 cm), Untergräser (< 50 cm, unterteilt in Horst- und Herdengräser) und Hochstauden (> 50 cm). Die Deckung von Krautschicht, Kryptogamen, Streu sowie einzelner Wuchsformtypen und der Anteil offenen Bodens wurden in Form von Klassen geschätzt (s. Tab. 1 und Abb. 7). Raumwiderstände und Gesamtdeckung wurden in 5-%-Schritten ermittelt, die mittlere Höhe in 5-cm-Einheiten geschätzt.

Auswertung

Alle nachfolgend genannten Mittelwerte sind Mediane (x_m). Von den Randrastern sind für die Auswertung nur solche berücksichtigt worden, deren Flächengröße mindestens 50 m^2 betrug. Bei allen dichtebezogenen Berechnungen wird als Bezugsgröße die Fläche der potentiell besiedelbaren Raster zu Grunde gelegt. Als potentiell besiedelbare Raster gelten die Quadrate, in denen während des Untersuchungszeitraumes mindestens eine Larve oder ein adultes Tier nachgewiesen werden konnte ($n = 80$ Raster).

Die Korrelationsberechnungen sind mit Hilfe des Statistikprogramms SPSS 11.0 durchgeführt worden. Da keine Normalverteilung vorlag und die Daten intervallskaliert sind, wird der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman (r_s) verwendet.

Ergebnisse

Populationsdynamik

Die 1. Larvenzählung ergab am 10. Mai 2001 insgesamt 384 Warzenbeißerlarven des 1. Stadiums. Bei der 2. Larvenzählung am 26. Mai konnten mit 394 Exemplaren – vor allem des 2. und 3. Stadiums – geringfügig mehr Individuen festgestellt werden als gut zwei Wochen vorher (vgl. Abb. 2). Die letzte Larvenzählung am 25. Juni ergab 134 Larven des 6. bzw. 7. Stadiums und 30 Adulti. Larven und geschlüpfte Imagines machen Ende Juni nur noch ca. 42 % des Larvenbestandes von Ende Mai aus. Während bei den Larven am 25. Juni ein Weibchenüberschuss mit 1 Männchen auf 1,53 Weibchen vorliegt, dominieren bei den Imagines zu diesem Zeitpunkt die Männchen (1 : 0,3). Bereits am 10. Juli überwiegen auch bei den Imagines die Weibchen. Dieses Verhältnis bleibt mit Schwankungen bis zum Ende der Untersuchungsperiode (12. 09.) bestehen. Über den gesamten Untersuchungszeitraum betrachtet kommen bei den Imagines auf 1 Männchen 1,69 Weibchen. Der Entwicklungshöhepunkt der adulten Tiere liegt bei beiden Geschlechtern gleich zum Ende des Julis ($x_m = 29. 07.$). Die durch Wiederfang markierter Tiere festgestellte Mindest-Imaginallebensdauer eines Männchens beträgt 63 Tage. Die Sterblichkeit der Imagines scheint gering zu sein, da von 132 am 10. Juli markierten Tieren nach 4 Wochen (7. August) noch mindestens 51 % am Leben waren. Diese wurden entweder am 7. August oder später wiedergefangen.

Die Dichten der Larven liegen im Mai bei 4,8 (10. 05.) bzw. 4,9 Tieren (26. 05.) auf 100 m^2 potentiell geeigneter Fläche. Ende Juni (25. 06.) kommen Larven und Imagines zusammen auf eine Individuendichte von 2 Tieren auf 100 m^2 besiedel-

barer Fläche. Von Anfang Juli bis Ende August bewegen sich die Imaginaldichten zwischen 1,4 und 2,1 Exemplaren auf 100 m². Der Median der Imaginaldichten beträgt 1,8 Tiere auf 100 m² potentiell besiedelbarer Habitate. Die Maximalwerte der an einem Tag in einem Raster (100 m²) festgestellten Tiere lagen zwischen 20 und 27 Larven bei den beiden Erfassungen im Mai bzw. 21 Imagines am 20. August.

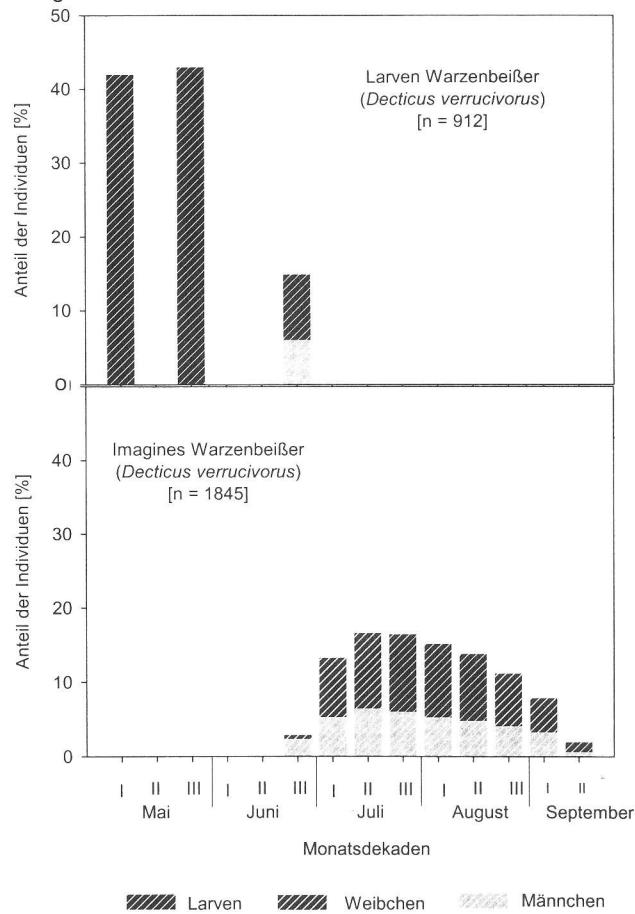


Abb. 2: Phänologie der Larven (a) und Imagines (b) des Warzenbeißers auf der Probefläche.

Habitatbindung

Strukturparameter

Warzenbeißer besiedeln sowohl im Larval- als auch Imaginalstadium die hinsichtlich der Gesamt- und Krautschichtdeckung lückigsten Ausbildungen der Probefläche. Während 91 der 100 Raster eine geschlossene Vegetationsdecke

aufweisen, konnten aber nur drei Viertel (Larven) bzw. zwei Drittel (Imagines) der Tiere in diesen Flächen gefunden werden. Nahezu alle übrigen Tiere wurden bei einer Gesamtdeckung von 95 % nachgewiesen. Hinsichtlich der Krautschichtdeckung ist eine noch deutlichere Abweichung vom Angebot auf der Fläche und eine Präferenz der offeneren Bereiche zu beobachten. Während etwa 80 Rasterflächen durch Deckungen der Krautschicht von über 75 % und ca. 20 von über 50 bis 75 % gekennzeichnet sind, entfallen auf die Klasse von über 50 bis 75 % Deckung ca. 55 % (Larven) bzw. 60 % (Imagines) der Individuenfunde. Die übrigen Tiere waren in Beständen mit geschlossenerer Krautschicht zu finden.

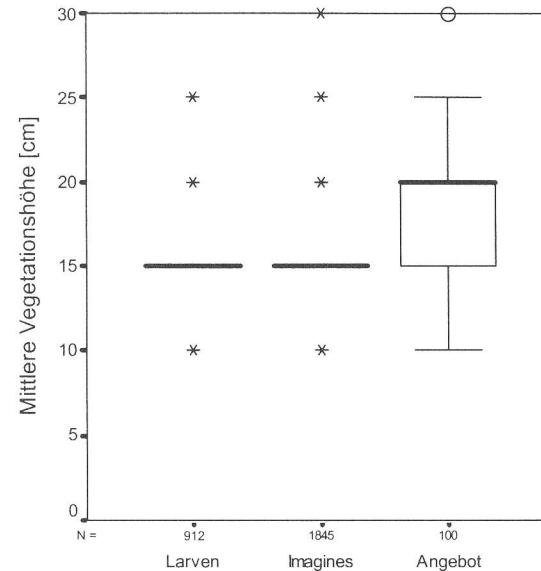


Abb. 3: Mittlere Vegetationshöhe an den Fundorten von Larven und Imagines des Warzenbeißers im Vergleich zum Angebot (alle Raster). Randraster wurden nur dann berücksichtigt, wenn ihr Flächenanteil über 50 m² lag. Dargestellt sind Median, 1. und 3. Quartil, 10 und 90 % Perzentil, Extremwerte sowie Ausreißer.

Die vom Warzenbeißer genutzten Mikrohabitatem sind durch einen Median der mittleren Vegetationshöhe von 15 cm gekennzeichnet und somit deutlich niedrigwüchsiger als dies in den meisten Rasterflächen der Fall ist ($x_m = 20$ cm) (Abb. 3). Die Streuauflage ist mit durchschnittlichen Werten von mehr als 1 bis 5 % sowohl auf den Rasterflächen als auch in den Habitaten von *Decticus verrucivorus* gering (Abb. 4). Sehr deutlich fällt die Bevorzugung der Flächen mit hohen Kryptogamendeckungen durch Larven und Imagines des Warzenbeißers auf (Abb. 5). Der überwiegende Teil der Tiere nutzt Raster mit Kryptogamendeckungen um die 20 %, während auf der Untersuchungsfläche Werte zwischen 1 und 5 % dominieren. Die Raumwiderstände erreichen auf der Untersuchungsfläche und den vom Warzenbeißer genutzten Rastern nur in den ersten 10 cm

über dem Boden mit 70 bis 90 % hohe Werte (Abb. 6a). Bereits für die Höhenschicht von 10 bis 30 cm bewegt sich die horizontale Vegetationsdeckung meist nur noch um 10 bis 30 % (Abb. 6b). Während zwischen Larven und Imagines keine deutlichen Unterschiede hinsichtlich der Raumwiderstände in der jeweiligen Höhenschicht bestehen, werden von beiden Entwicklungsstadien Raster mit geringeren Raumwiderständen überproportional besiedelt. Die Mediane für die Höhenschichten von 0 bis 10 bzw. von 10 bis 30 cm, bezogen auf alle Rasterflächen, liegen bei 80 bzw. 20 %. Larven und Imagines bevorzugen dagegen in jeder der beiden Höhenstufen Raster mit im Mittel um 5 %-Punkte niedrigeren Werten.

In unmittelbarem Zusammenhang mit den geringen Raumwiderständen steht der hohe Offenbodenanteil in den vom Warzenbeißer genutzten Habiten. Obwohl die meisten der Rasterflächen nur bis zu 1 % offene Bodenstellen aufweisen, konnte die überwiegende Zahl der Larven und Imagines bei Offenbodenanteilen um 10 % festgestellt werden (Abb. 7). Wie bei allen bislang behandelten Strukturparametern liegen auch hier keine ausgeprägten Unterschiede zwischen Larven und Imagines vor. Anders sieht es allerdings aus, wenn man die Beziehung der Individuendichte in den Rastern zum Offenbodenanteil für einzelne Zeittabschnitte betrachtet: Während bei den Imagines und den einzelnen Geschlechtern keine markanten Änderungen innerhalb der Untersuchungsperiode vorliegen, trifft dies für die Larven sehr wohl zu. Halten sich die Larven am 10. Mai ($r_s = 0,69, P < 0,001$) und 26. Mai ($r_s = 0,57, P < 0,001$) vor allem in den Rastern mit hohem Offenbodenanteil auf, so ist die Korrelation zwischen Larvendichte und offenem Boden am 25. Juni nur noch gering ($r_s = 0,23, P < 0,05$).

Wuchsformtypen

Die Lebensräume von *Decticus verrucivorus* fallen durch ihre heterogene Zusammensetzung hinsichtlich der Wuchsformtypen auf. Die Habitate werden selten von einer einzelnen Wuchsform dominiert. Lediglich Untergräser erreichen in einer höheren Zahl von besiedelten Flächen Deckungswerte über 50 % (vgl. Tab. 1). Die untersuchten Warzenbeißer-Habitate sind in absteigender Bedeutung durch hohe Anteile – je nach Wuchsformtyp vor allem zwischen 15 und 75 % – von herdenwüchsigen Untergräsern, Kryptogamen, niedrigwüchsigen Kräutern und horstwüchsigen Untergräsern gekennzeichnet. Die Anteile von hochwüchsigen Kräutern und Hochstauden sind dagegen mit jeweils 5 % oder weniger Deckung von untergeordneter Bedeutung. Deutlich präferiert werden Rasterflächen mit hohen Anteilen an Kryptogamen (> 15–50 % Deckung) und niedrigwüchsigen Kräutern (> 5–50 % Deckung). Keine deutlichen Unterschiede zwischen realer Nutzung durch den Warzenbeißer und dem Angebot bestehen bei den hochwüchsigen Kräutern und Untergräsern. Unter den Erwartungswerten aufgrund der Flächenanteile sind die Individuenanteile bei Vorkommen von Hochstauden.

Tab. 1: Anteile [%] der Individuennachweise von Larven (n = 912) bzw. Imagines (n = 1845) und des Angebotes (n = 100 Rasterflächen) in Abhängigkeit von der Wuchsformdeckung
Deckungsgradklassen:
0 = 0 %, 1 = ≤ 1 %, 2 = > 1–5 %, 3 = > 5–15 %, 4 = > 15–25 %, 5 = > 25–50 %, 6 = > 50–75 %, 7 = > 75 %. Abweichungen von 10- oder mehr %-Punkten vom Angebot nach oben sind **fett** und nach unten sind *kursiv* hervorgehoben. Randraster wurden nur dann berücksichtigt, wenn ihr Flächenanteil über 50 m² lag (n = 100 Raster). Präferenzen: ++ bzw. + = sehr starke bzw. starke Bevorzugung von höheren Deckungsgradklassen, +/- = indifferentes Verhalten, - = starke Meidung von höheren Deckungsgradklassen.

Deckungsgradklassen	0	1	2	3	4	5	6	7	Präferenzen
Kryptogamen									
Angebot	0	32	29	8	14	17	0	0	
Larven	0	4	16	12	23	45	0	0	++
Imagines	0	1	7	14	31	47	0	0	++
Kräuter, niedrigwüchsig (< 20 cm)									
Angebot	2	20	36	8	18	16	0	0	
Larven	0	4	20	9	28	39	0	0	++
Imagines	2	10	9	35	44	0	0	0	++
Kräuter, hochwüchsig (20–50 cm)									
Angebot	29	38	21	8	4	0	0	0	
Larven	26	53	19	1	1	0	0	0	+
Imagines	19	59	20	1	1	0	0	0	+
Untergräser (< 50 cm), Herdengräser									
Angebot	0	2	5	0	22	20	15	36	
Larven	0	4	9	0	23	24	27	13	+-
Imagines	0	5	22	0	29	16	25	3	+-
Untergräser (< 50 cm), Horstgräser									
Angebot	13	24	18	0	9	20	16	1	
Larven	8	26	25	0	10	16	15	0	+-
Imagines	6	14	29	0	2	19	30	0	+-
Hochstauden (Kräuter > 50 cm)									
Angebot	80	7	6	2	4	1	0	0	
Larven	95	3	1	1	0	0	0	0	-
Imagines	97	3	0	0	0	0	0	0	-

Strukturtypen

Aufbauend auf der Einzelanalyse der strukturbildenden Faktoren wurden die untersuchten Rasterflächen anhand der für den Warzenbeißer relevanten Parameter zu Strukturtypen gruppiert (s. Tab. 2). Die Anordnung der Strukturtypen von links nach rechts in Tabelle 2 entspricht einem Gradienten zunehmenden Raumwiderstandes. Die *lückigen* und *niedrigwüchsigen Pionierrasen* (Struktur-

typ 1) sind durch viele offene Bodenstellen (> 15–25 %) geprägt. Vor allem niedrigwüchsige Kräuter und eine hohe Kryptogamendeckung (> 25–50 %) führen zu geringen Raumwiderständen. Die mittlere Wuchshöhe liegt zwischen 10 und 15 cm. Typische Pflanzengesellschaften dieses Strukturtyps sind das *Sileno conicae-Cerastietum semidecandri* und die *Helichrysum arenarium-Jasione montana*-Gesellschaft. Die niedrigwüchsigen Horstgrasrasen (Strukturtyp 2) unterscheiden sich von Typ 1 in erster Linie durch das dominante Auftreten von Horstgräsern und geringere Offenbodenanteile (> 1–15 %) sowie Kryptogamendeckungen (> 15–50 %). Die Raumwiderstände bis in 30 cm Höhe sind nur geringfügig höher. Eine weitere Abnahme der Kryptogamendeckung (> 5–25 %) und eine Zunahme der Krautschichtdeckung liegt bei den niedrigwüchsigen Herdengrasrasen (Strukturtyp 3) vor. Herdengräser (vorwiegend *Agrostis capillaris*) dominieren diesen Strukturtyp. Durch dichter stehende Horstgräser sind die Horstgrasrasen (Strukturtyp 4) gekennzeichnet. Die Krautschichtdeckung liegt zwischen 80–90 % und Kryptogamen machen nur noch maximal 15 % aus. Im Vergleich zu den niedrigwüchsigen Herdengrasrasen sind somit auch die mittleren Vegetationshöhen (15–20 cm) und die Raumwiderstände leicht erhöht. Von den Herdengrasrasen (Strukturtyp 5) an aufwärts beträgt die Krautschichtdeckung immer über 90 %. Kryptogamen und offene Bodenstellen sind in diesem und den nachfolgenden Typen kaum noch vorhanden. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Strukturtypen sind nun weniger auf Deckungsunterschiede als vielmehr auf Differenzen in der Zusammensetzung der Wuchsformtypen zurückzuführen, die sich in ansteigenden Raumwiderständen niederschlagen. Die Strukturtypen 6 und 7 werden als dichtwüchsige Rassen bezeichnet. Dominieren in Typ 6 vor allem hochwüchsige Kräuter und Herdengräser bei einer mittleren Vegetationshöhe von 20–25 cm, sind es bei Strukturtyp 7 von hochwüchsigen Kräutern und Herdengräsern geprägte Flächen mit einzelnen Hochstauden. In den Hochstaudenreichen Rassen (Strukturtyp 8) spielen offene Bodenstellen und Kryptogamen keine Rolle mehr. Selbst in der Höhenstufe von 10 bis 30 cm liegen die Raumwiderstände noch bei 40 %. Vielfach gehören die Bestände bereits zu den *Artemisietea* mit *Tanacetum vulgare* als strukturbildender Art.

Über die gesamte Untersuchungsperiode vom 25. Juni bis 12. September betrachtet liegen deutliche Präferenzen für die lückigen und niedrigwüchsigen Pionierrasen (Strukturtyp 1) sowie die niedrigwüchsigen Horstgrasrasen (Strukturtyp 2) vor (vgl. Abb. 8 und Tab. 3). Die nachgewiesenen Individuenanteile sind in beiden Typen um den Faktor 4 höher als es dem Flächenanteil entsprechen würde. So wurden 44 % der insgesamt 1845 Imagines in Typ 1 nachgewiesen, obwohl er nur einen Flächenanteil von 10 % hat. Weibchen bevorzugten die Pionierrasen mit 47 % aller Weibchenbeobachtungen noch deutlicher als dies bei Männchen der Fall war (38 %). Strukturtyp 2 macht nur 4 % der Fläche aus, beherbergt aber bei Weibchen und Männchen jeweils 16 % der beobachteten Individuen. Leicht präferiert werden die niedrigwüchsigen Herdengrasrasen (Strukturtyp 3) und in noch stärker abgeschwächter Form die Horstgrasrasen (Strukturtyp 4). Liegen die Flächenanteile bei 8 bzw. 10 %, so bewegt sich der Individuenanteil bei 17 bzw. 14 %. Typ 4 wird insbesondere von Weibchen mit Individuenanteilen von 12 % nur schwach bevorzugt. Die Strukturtypen 5 bis 8 werden

vom Warzenbeißer gemieden, die dichtwüchsigen Rassen (Strukturtyp 6 und 7) und die Hochstauden-reichen Rassen (Strukturtyp 8) sogar so gut wie gar nicht mehr besiedelt. Die maximalen Tagesdichten von 20 und mehr Tieren für ein Raster (100 m²) mit 20 bis 27 Larven (Raster K4, K5, L4 und J5) bzw. 21 Imagines (K5 und K6) wurden mit einer Ausnahme (L4: Strukturtyp 2) nur in Flächen des Strukturtyps 1 erreicht.

Tab. 2: Strukturtypen und ihre Charakteristika. Weitergehende Erläuterungen zu den Strukturtypen s. Text.

Strukturparameter	Strukturtyp							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Offene Bodenstellen [%]	> 15–25	> 1–15	> 0–15	> 0–15	> 0–5	> 0–5	–1	–1
Deckung der Kryptogamenschicht [%]	> 25–50	> 15–50	> 5–25	> 1–15	> 1–15	> 1–5	> 1–5	–1
Deckung der Krautschicht [%]	> 50–75	> 50–75	> 75–90	80–90	90–95	95–100	95–100	95–100
Mittlere Vegetationshöhe [cm]	10–15	10–15	15	15–20	15–20	20–25	25–30	30
Raumwiderstand in 0–10 cm Höhe [%]	70–75	70–80	70–85	70–85	75–85	75–85	80–85	90
Raumwiderstand in 10–30 cm Höhe [%]	5–20	10–20	10–20	15–20	15–25	20–30	20–30	40
Dominierende Wuchsformen	Kryptogamen, niedrigwüchsige Kräuter	Horstgräser, Kryptogamen, niedrigwüchsige Kräuter	Herdengräser (vorwiegend <i>Agrostis capillaris</i>)	Horstgräser	Herdengräser	Höherwüchsige Kräuter, Herdengräser	Höherwüchsige Kräuter, Herdengräser und Hochstauden	Hochstauden (vorwiegend <i>Tanacetum vulgare</i>)

Tab. 3: Flächen- und Gesamtindividuenanteile der Untersuchungsfläche aufgeteilt nach Strukturtypen. Randraster wurden nur dann berücksichtigt, wenn ihr Flächenanteil über 50 m² lag (n = 100 Raster). Weitergehende Erläuterungen zu den Strukturtypen s. Text. Durch Fettdruck sind Präferenzen hervorgehoben.

	Strukturtyp							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Flächenanteil [%]	10	4	8	10	41	14	3	10
Individuenanteil [%]								
Gesamt	44	16	17	14	7	1	0	1
Männchen	38	16	18	18	8	1	0	1
Weibchen	47	16	17	12	6	1	0	1

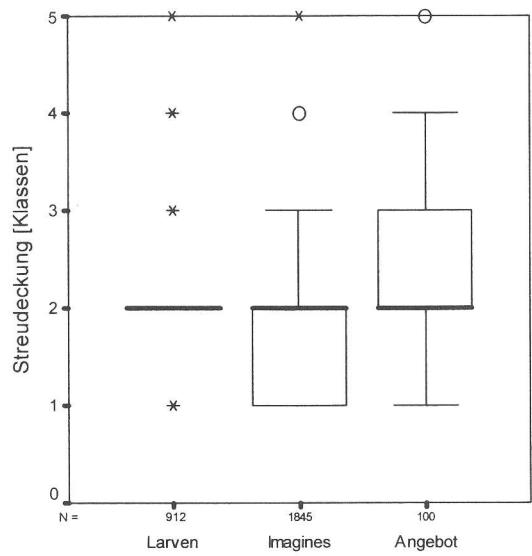


Abb. 4: Streudeckung an den Fundorten von Larven und Imagines des Warzenbeißers im Vergleich zum Angebot (alle Raster). Randraster wurden nur dann berücksichtigt, wenn ihr Flächenanteil über 50 m^2 lag. Dargestellt sind Median, 1. und 3. Quartil, 10 und 90 % Perzentil, Extremwerte sowie Ausreißer. Klasseneinteilung s. Tab. 1.

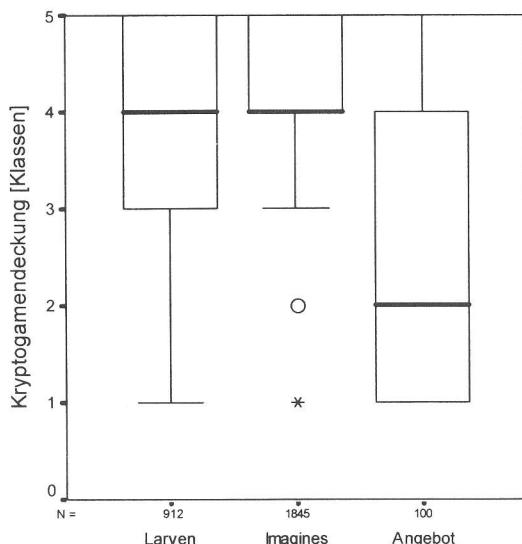


Abb. 5: Kryptogamendeckung an den Fundorten von Larven und Imagines des Warzenbeißers im Vergleich zum Angebot (alle Raster). Randraster wurden nur dann berücksichtigt, wenn ihr Flächenanteil über 50 m^2 lag. Dargestellt sind Median, 1. und 3. Quartil, 10 und 90 % Perzentil, Extremwerte sowie Ausreißer. Klasseneinteilung s. Tab. 1.

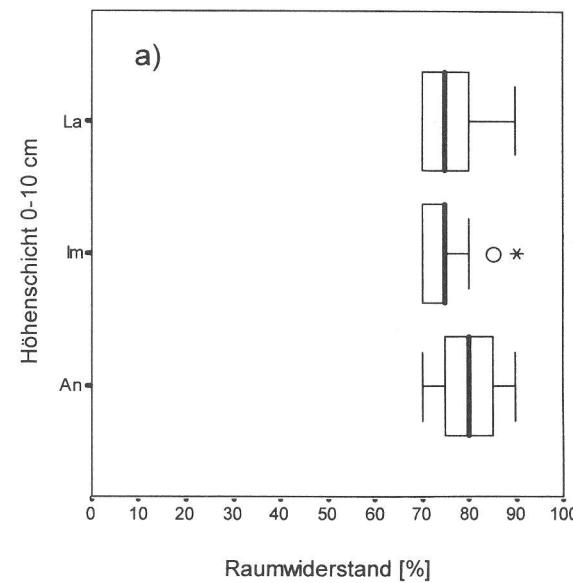
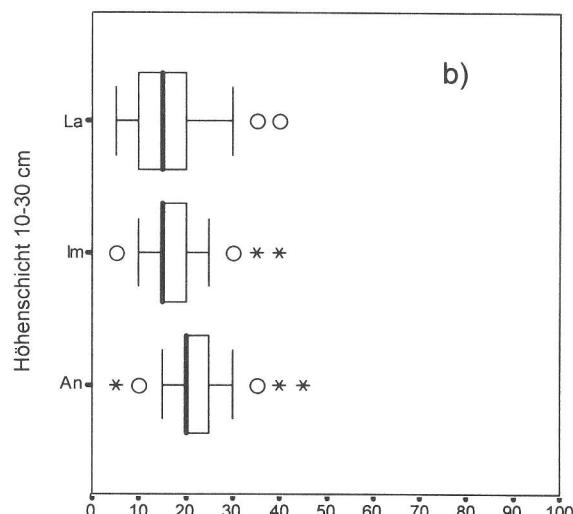


Abb. 6: Raumwiderstand in 0–10 cm (a) und 10–30 cm Höhe (b) an den Fundorten von Larven ($n = 912$) und Imagines ($n = 1845$) des Warzenbeißers im Vergleich zum Angebot (alle Raster; $n = 100$). Randraster wurden nur dann berücksichtigt, wenn ihr Flächenanteil über 50 m^2 lag. Dargestellt sind Median, 1. und 3. Quartil, 10 und 90 % Perzentil, Extremwerte sowie Ausreißer.

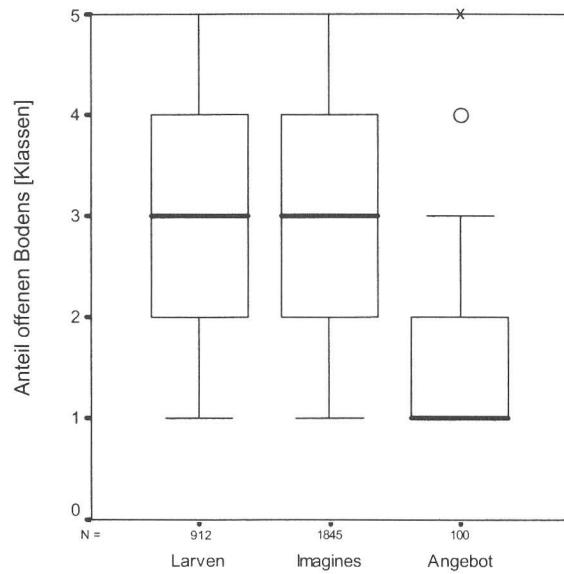


Abb. 7: Anteil offenen Bodens an den Fundorten von Larven und Imagines des Warzenbeißers im Vergleich zum Angebot. Randraster wurden nur dann berücksichtigt, wenn ihr Flächenanteil über 50 m^2 lag. Dargestellt sind Median, 1. und 3. Quartil, 10 und 90 % Perzentil, Extremwerte sowie Ausreißer. Klasseneinteilung: 0 = 0 %, 1 = < 1 %, 2 = 1 – < 3 %, 3 = 3 – < 5 %, 4 = 5 – < 10 %, 5 = ≥ 10 %.

Ergänzende autökologische Beobachtungen

Stridulierende Männchen konnten vor allem vormittags und nur bei Sonnenschein (mit wenigen Ausnahmen) nachgewiesen werden. Dabei hatte die Windstärke keinen Einfluss auf die Gesangsaktivität. Stridulierende Tiere wurden am Boden sitzend, umherlaufend und auf Singwarten beobachtet. Meistens saßen die Tiere dabei in einer Höhe von 10–30 cm, selten auch höher. *Artemisia campestris*, *Rumex thyrsiflorus* und verschiedene Gräser dienten als Singwarten. Bei Gefahr ließen sich die Tiere kopfüber fallen und waren dann oftmals nur noch schwer in der Vegetation zu finden.

Bei der Nahrung des Warzenbeißers handelte es sich vorwiegend um Feldheuschrecken der Gattung *Chorthippus*. Das größte Beutetier war ein *Stenobothrus lineatus*-Weibchen.

Zweimal konnten Eiablagen beobachtet werden, die in beiden Fällen in offenen, sandigen Boden erfolgten. Die Eier wurden mittels des Legebohrers in eine Bodentiefe von etwa 2 cm gelegt.

Fliegende Individuen konnten nicht nachgewiesen werden. Lediglich Flugsprünge flüchtender Tiere wurden beobachtet. Die dabei zurückgelegten Distanzen lagen maximal zwischen 3 und 4 m bei Männchen bzw. 1 und 2 m bei Weibchen.

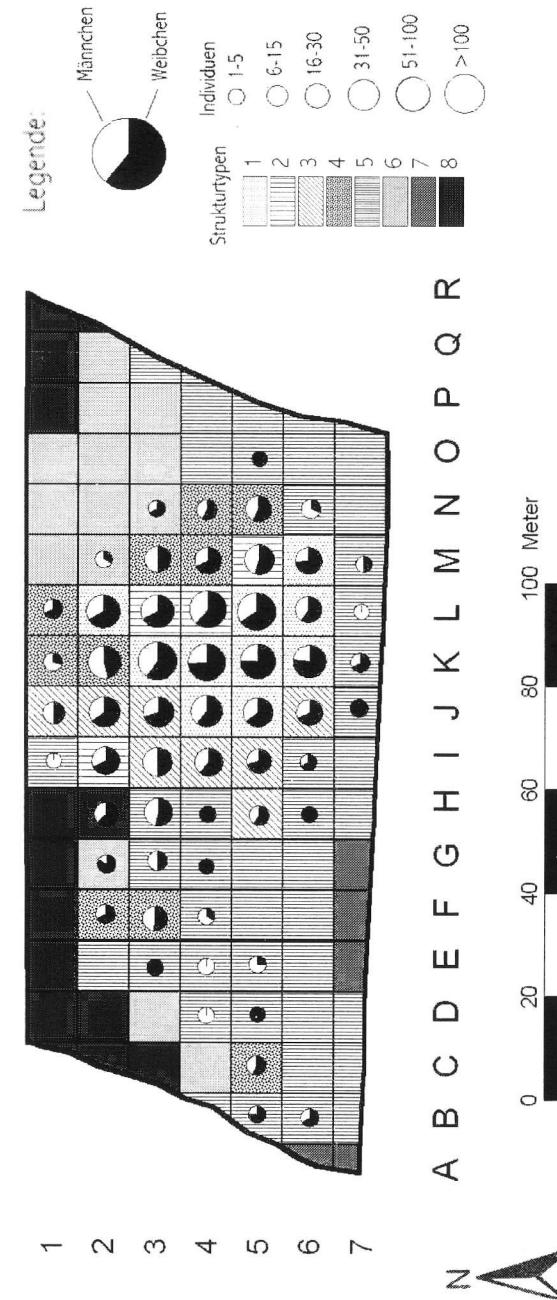


Abb. 8: Gesamtzahl nachgewiesener Imagines des Warzenbeißers in den einzelnen Rasterflächen.

Diskussion

Anhand der eigenen Studie lassen sich die Warzenbeißer-Lebensräume als kurzrasige, kaum verfilzte und heterogen strukturierte Habitate mit offenen Bodenstellen charakterisieren. Die Vegetationshöhen liegen im Schnitt um 15 cm und der Offenbodenanteil beträgt etwa 10 %. Entsprechend ist die Vegetation nur in der Höhenschicht bis 10 cm mit im Mittel 75 % horizontaler Deckung vergleichsweise dicht. Die Wuchsformenzusammensetzung ist dadurch gekennzeichnet, dass kein Gestalttyp dominiert. Die wichtigsten Bestandsbildner sind Kryptogamen, niedrigwüchsige Kräuter und Untergräser. Höherwüchsige Kräuter sind meist eingestreut. Die vorgestellten Habitatcharakteristika scheinen für weite Teile des europäischen Verbreitungsgebietes in ähnlicher Form zu gelten (CHERRILL & BROWN 1990a, b, 1992; FARTMANN 1997, ILLICH & WINDING 1998). Während bei der Betrachtung der Einzelfaktoren keine stärkere Präferenz der Weibchen im Vergleich zu den Männchen für geringere Raumwiderstände, niedrigere Vegetationshöhen oder höhere Offenbodenanteile besteht, lässt sich dies bei der Zusammenschau der Einzelfaktoren in Form der Strukturtypen nachvollziehen. Die Bevorzugung der lückigen und niedrigwüchsigen Pionierrasen (Strukturtyp 1) durch die Weibchen ist erheblich stärker ausgeprägt als bei den Männchen. Die Präferenzen der Larven sind zwar über die gesamte Zeit betrachtet ähnlich denen der Imagines, allerdings gibt es beträchtliche Differenzen zwischen den Stadien: Vom L1-Stadium Anfang Mai bis hin zum letzten Larvenstadium Ende Juni nimmt die Bindung an offene Bodenstellen kontinuierlich ab. Wie nachfolgend gezeigt werden soll, ist der Warzenbeißer in vielfältiger Weise an die oben skizzierten Habitatstrukturen angepasst bzw. von diesen abhängig. INGRISCH & BOEKHOLT (1982) konnten durch Laborexperimente nachweisen, dass die Weibchen des Warzenbeißers unbewachsenen Boden zur Eiablage bevorzugen. Auch bei den eigenen Beobachtungen dienten offene Bodenstellen als Ablagesubstrat. Somit lässt sich auch schlüssig die ausgeprägte Bevorzugung der lückigen und kurzrasigen Pionierrasen (Strukturtyp 1) durch die Weibchen erklären. Zu vergleichbaren Ergebnissen kommen CHERRILL & BROWN (1990b). Die starke Häufung der Junglarven auf Flächen mit hohem Offenbodenanteil ist ein Abbild der Eiablageorte. Insbesondere die Junglarven des Warzenbeißers dürften wenig mobil sein (vgl. CHERRILL & BROWN 1992) und sich somit noch relativ nah an den ehemaligen Schlupfporten aufzuhalten. Die mögliche Sprungweite von Heuschrecken nimmt z. B. in aller Regel mit der Hinterfemurlänge und somit dem Larvenstadium zu (UVAROV 1977). CHERRILL & BROWN (1992) konnten ebenfalls bis zum 5. Larvenstadium eine Häufung der Tiere an vegetationsfreien Stellen, im 6. und 7. Stadium aber eine Abwanderung in dichtere Bereiche nachweisen. Stärkere Zerstreuungserscheinungen zum Ende der Larvalentwicklung des Warzenbeißers beschreibt auch INGRISCH (1979). Die gute Erwärmung des offenen Bodens ist ein entscheidender Grund für die Auswahl als Eiablageort. Sowohl Embryonal- als auch Larvalentwicklung von Heuschrecken sind temperaturabhängig (INGRISCH & KÖHLER 1998). Da Larven und Imagines des Warzenbeißers als warm-stenotherm mit Vorzugstemperaturen von über 30 °C gelten (INGRISCH 1978, 1979), ist auch bei den Eiern ein hoher Wärmebedarf anzunehmen (s. auch INGRISCH 1984). Die notwendigen hohen Temperatursummen während der Embryonal- und Larvalentwicklung werden beim Warzenbeißer nur an

offenen Bodenstellen erreicht und sind in Mitteleuropa meist der limitierende Faktor hinsichtlich der Verbreitung einer Art (BRUCKHAUS 1992). Hier stellt sich die Frage: Warum verlassen die älteren Larvenstadien im Juni die lückigeren Bestände und suchen dichtere Vegetation auf? CHERRILL & BROWN (1992) führen an, dass hierdurch das Prädationsrisiko für die Larven sinkt. Im Vergleich zu den Offenbodenstellen sind die dichteren Strukturen zwar kühler, aber die Temperaturen dürften im Juni in den besiedelten Mikrohabitaten immer noch im Bereich der Werte der vegetationsfreien Stellen im Mai liegen (s. auch Tab. 2 bei CHERRILL & BROWN 1992). So führen die Larven zwar einen Mikrohabitatwechsel durch, der einen größeren Prädationsschutz zur Folge hat, aber gleichzeitig keine Einbußen hinsichtlich der Erwärmung der Standorte nach sich zieht. Dies gilt umso mehr, als sowohl alte Larven als auch Imagines bei geringen Umgebungstemperaturen ein ausgeprägtes Sonnverhalten zeigen (CHERRILL & BROWN 1992, eig. Beob.).

Während für einen etwa 14-tägigen Abschnitt zwischen Anfang und Ende Mai ein sehr leichter Anstieg der Larvenzahlen von 384 auf 394 nachgewiesen werden konnte, trat danach bis Ende Juni ein Rückgang der Individuenzahlen von etwa 50 % ein. Mit einer an zunehmenden Gesamtlarvensterblichkeit von über 50 % liegen die Werte deutlich unter den Angaben von 99 % Juvenilensterblichkeit bei CHERRILL & BROWN (1990a). Die beiden Autoren führen als Grund für die hohe Larvensterblichkeit das zur Zeit der Larvalentwicklung meist ungünstige Frühjahrswetter an. KÖHLER & BRODHUHN (1987) konnten in Abhängigkeit von der Witterung Schwankungen der Larvenmortalität bei Feldheuschrecken von 9 bis 72 % nachweisen. In der vorliegenden Studie spiegeln sich die Witterungsverhältnisse in der Larvalmortalität ebenfalls gut wider. So war der Mai überdurchschnittlich warm bzw. trocken und somit keine deutliche Larvensterblichkeit nachzuweisen. Die hohe Sterblichkeit im Juni ist dagegen Ausdruck der überdurchschnittlich kühlen und feuchten Witterung.

Bei den Imagines wäre aufgrund der Größe der Tiere eine hohe Prädationsrate zu erwarten. Die eigenen Ergebnisse zeigen, dass die Imaginalsterblichkeit für den Zeitraum eines Monats unter 50 %, vermutlich sogar deutlich darunter liegt. Die Überlebensraten der Imagines in der Studie von CHERRILL & BROWN (1990a) sind ebenfalls hoch. Einerseits scheinen die Imagines weniger empfindlich als Larven gegenüber ungünstiger Witterung zu sein, andererseits dürfte die Prädationsrate gering sein.

Obwohl der Warzenbeißer offene und kurzrasige Bereiche zur Eiablage und Thermoregulation aufsucht, kommt angrenzenden dichteren Strukturen (z. B. *Artemisia campestris*-Pflanzen) eine große Bedeutung als Zufluchtsort zu. Der Warzenbeißer entzieht sich potentiellen Feinden durch das Aufsuchen schützender Vegetation. Hierzu werden einerseits Fluchtsprünge durchgeführt, andererseits lassen sich Männchen von ihren Singwarten in die Vegetation fallen. Neben der Rolle, die höhere und dichtere Vegetation als Zufluchtsort spielt, sind höhere Pflanzen als Singwarten für die Männchen wichtig (INGRISCH 1979, KEUPER et al. 1986, FARTMANN 1997). An den bevorzugten Aufenthaltsorten – der bodennahen Schicht – ist die Ausbreitung der Schallwellen durch die umgebende Vegetation gedämpft. Aus diesem Grund suchen die Männchen erhöhte Warten auf bzw. vergrößern durch Umherlaufen ihre Reichweite (KEUPER et al. 1986). Wie in der

eigenen Studie beobachtet, sind die in der Literatur angegebenen Singwarten ebenfalls meist in 10 bis 30 cm Höhe gelegen (INGRISCH 1979, KEUPER et al. 1986, TIENSTRA 1994).

Die circadiane Gesangsrhythmis des Warzenbeißers hängt in doppelter Weise von den Temperaturen in der bodennahen Schicht ab. Zunächst sind hohe Mindesttemperaturen notwendig, damit der Gesang des Warzenbeißers einsetzt (INGRISCH 1979). Der Gesang beginnt im Freiland meist morgens und setzt über die Mittagszeit und den frühen Nachmittag aus. Am späten Nachmittag ist dann teilweise ein weiterer abgeschwächter Gesangsgipfel zu beobachten (INGRISCH 1979, KEUPER et al. 1986). Das Einstellen des Gesangs um die Mittagszeit ist indirekt auf die Temperaturverhältnisse zurückzuführen, da es bei Strahlungswetterlage zu Temperaturschichtungen kommt, die eine Ausbreitung der Schallwellen hemmen (KEUPER et al. 1986, INGRISCH & KÖHLER 1998). Wie eigene Beobachtungen zeigen, kann bei Temperaturen von deutlich über 30 °C der Gesang am Tage sogar ganz unterbleiben.

Hinsichtlich des Körperbaus ist der Warzenbeißer vor allem an das Leben in Bodennähe angepasst. Die Tiere weisen einen kurzen und massigen Körper auf, der sie als schlechte Kletterer kennzeichnet. Zur Fortbewegung ist der Warzenbeißer auf horizontale Strukturen angewiesen, die ihm ein Laufen ermöglichen (FARTMANN 1997, SCHUHMACHER & FARTMANN 2003). Bei diesen Strukturen handelt es sich vor allem um offene Bodenstellen, Kryptogamen oder niedrigwüchsige Kräuter (z. B. Polster- oder Rosettenpflanzen).

Übereinstimmend mit WEDELL (1992) belegt die eigene Studie aufgrund des Geschlechterverhältnisses von Männchen zu Weibchen zum Ende der Larval- bzw. zum Beginn der Imaginalphase eine ausgeprägte Protandrie beim Warzenbeißer. Wie ČEJCHAN (1977) durch Laborstudien zeigen konnte, verläuft die Larvalentwicklung bei Männchen mit ca. 9 Wochen deutlich schneller als bei Weibchen mit 9–11 Wochen. WEDELL (1992) sieht den Vorteil des früheren Schlupfes der Männchen darin, dass für die männlichen Tiere eine größere Chance besteht, unbefruchtete Tiere zu begatten. Hiermit wird sichergestellt, dass die Spermien nicht in Konkurrenz mit denen anderer Männchen stehen. Darüber hinaus nimmt die Zahl der Eier pro Ablage bei den Weibchen mit der Zeit ab. Somit besteht bei der Begattung unbefruchteter Weibchen eine höhere Wahrscheinlichkeit auf viel (eigenen) Nachwuchs als bei alten Weibchen.

Die im Rahmen der eigenen Studie erhobenen Daten zur Phänologie des Warzenbeißers spiegeln das aus der Literatur bekannte Bild wider (INGRISCH 1978, CHERRILL & BROWN 1990a, FARTMANN 1997, KLEUKERS et al. 1997, DETZEL 1998). Allerdings vermitteln die Beobachtungen keinen vollständigen Überblick über den Beginn der Larval- und das Ende der Imaginalphase aufgrund fehlender Erhebungen zu dieser Zeit. In Mittel- und Nordwesteuropa ist mit Larven bereits ab Mitte April zu rechnen (INGRISCH 1978, CHERRILL & BROWN 1990a, FARTMANN 1997). Imagines können bis in den Oktober hinein beobachtet werden (INGRISCH 1978, CHERRILL & BROWN 1990a, DETZEL 1998, eig. Beob.). In warmen Jahren treten in Deutschland auch schon zu Beginn des Junis adulte Tiere auf (VORWALD 1998).

In der vorliegenden Studie setzt ein abrupter Rückgang der Individuenzahlen Anfang September ein. Während die Witterung im Juli und August günstig war

(hohe Temperaturen und geringe Niederschläge), fiel die erste Septemberdekade durch starke Niederschläge und niedrige Temperaturen auf (schriftl. Originaldaten Deutscher Wetterdienst). Der starke Rückgang der Tiere in dieser Phase dürfte direkt oder indirekt – über eine geringere Beweglichkeit der Tiere aufgrund der geringen Temperaturen und somit einer höheren Prädationsrate – auf die ungünstige Witterung zurückzuführen sein. Im Gegensatz zu den oben gemachten Ausführungen scheint also auch bei Imagines bei kühler und feuchter Witterung und zudem hohem Alter eine große Sterblichkeit vorzuliegen.

Die auf der Untersuchungsfläche festgestellten Dichten von 4,8 bzw. 4,9 Larven pro 100 m² potentiell geeigneter Fläche im Mai müssen als hoch eingeschätzt werden. Gleches gilt für den Median von 1,8 Imagines pro 100 m² besiedelbarer Habitate während der Imaginalphase. Die insgesamt geeignete Fläche umfasst 8.000 m². Die Maximaldichten in einem Raster von 100 m² mit Werten von 27 Larven bzw. 21 Imagines sind ebenfalls hoch. Die Dichteangaben in der Literatur sind nicht immer direkt vergleichbar: So ergeben Populationsgrößenschätzungen anhand wiedergefangener markierter Tiere deutlich höhere Dichten als dies bei der alleinigen Zählung der Tiere der Fall ist. Unterschätzungen der realen Dichten erfolgen, wenn Flächen, die für den Warzenbeißer nicht geeignet sind, mit in die Berechnung einfließen. WEIDEMANN et al. (1990) geben anhand von Lincoln-Schätzungen durchschnittliche Populationsdichten der Imagines von 3,1 Individuen auf 100 m² an. GLÜCK & INGRISCH (1989) nennen als maximale Individuendichte 10 Adulti auf 100 m². Für die Bergmähder der Hohen Tauern kommen ILLICH & WINDING (1998) auf durchschnittliche Werte von 2,5 und maximal 3 Imagines auf 100 m². Die Angaben bei MAAS et al. (2002) mit etwa 20 Tieren auf 100 m² aus dem Schwarzwald sind den Maximalwerten dieser Studie vergleichbar. Allerdings wird nicht deutlich, ob es sich um größere Flächen handelt, die diese Dichten aufweisen oder lediglich kleinflächige Optimalhabitare (also den hier vorgestellten Maximalwerten vergleichbar sind).

Wie HAES et al. (1990) gezeigt haben, korrelieren die Dichten des Warzenbeißers mit der Zahl der Sonnenstunden zwei Jahre vor dem Auftreten der Imagines. Dies lässt sich darauf zurückführen, dass beim Warzenbeißer in Mitteleuropa eine 2- und maximal bis zu 8-jährige Embryonalentwicklung vorliegt (INGRISCH 1986). Auch im Untersuchungsgebiet war der Sommer 1999 außergewöhnlich warm und sonnig, so dass die hohen Dichten im Jahr 2001 verständlich werden. Nach INGRISCH (1988) sind die Eier des Warzenbeißers hygrophil und entsprechend wird in der Literatur immer wieder die Bindung an feuchte Lebensräume bzw. Gebiete mit hohen Niederschlägen betont (SCHMIDT & SCHACH 1978, INGRISCH 1979, GLÜCK & INGRISCH 1989, DETZEL 1998). Insbesondere im Nordosten Deutschlands tritt der Warzenbeißer wie im Untersuchungsgebiet häufig auf trockenen Sandstandorten ohne Anbindung an feuchtere Habitate auf (vgl. FARTMANN 1997). Dies erstaunt insbesondere vor dem Hintergrund als das es sich um subkontinental beeinflusste Landschaften mit Niederschlägen von nur 650 bis unter 500 mm handelt. Eine mögliche Erklärung könnte eine einjährige Embryonalentwicklung sein (FARTMANN 1997), wie sie INGRISCH (1988) unter dem kontinentalen Klima Belgrads nachweisen konnte.

Management

Ein sinnvoller Schutz des Warzenbeißers ist nur möglich unter Berücksichtigung der Habitatansprüche aller Stadien (CHERRILL & BROWN 1990b). Wie ein Abgleich mit der Literatur zeigt, werden die höchsten Dichten von *Decticus verrucivorus* auf extensiv genutzten Flächen erreicht und nur auf diesen kann die Art dauerhaft überleben (INGRISCH & GLÜCK 1989, CHERRILL & BROWN 1990a, b, 1992; BRUCKHAUS 1994, FARTMANN 1997, DETZEL 1998, ILLICH & WINDING 1998, SCHUHMACHER & FARTMANN 2003). Bei zu geringer Nutzungsintensität (CHERRILL & BROWN 1990a) oder zu langer Brachedauer tritt die Art nur in geringen Dichten auf. Die Hauptgründe sind der Mangel an geeigneten Eiablageorten und die schlechte Erwärmung der Standorte aufgrund der Verfilzung (s. zusammenfassende Darstellung bei FARTMANN & MATTES 1997). Bei zu intensiver Nutzung kann es zu direkten Verlusten unter den Tieren kommen. Darüber hinaus wird die vor Prädatoren schützende dichtere Vegetation zerstört. Insbesondere bei einer großen und auffälligen Art – wie dem Warzenbeißer – können dann die Verluste durch Räuber (insbesondere Vögel) groß sein (vgl. FARTMANN & MATTES 1997, SCHUHMACHER & FARTMANN 2003).

Ziel muss es daher sein: Einerseits das für den Warzenbeißer notwendige Mosaik aus offenen Bodenstellen, kurzrasiger Vegetation und eingestreuten höherwüchsigen Pflanzen mit den entsprechenden mikroklimatischen Bedingungen zu erhalten bzw. herzustellen. Andererseits aber Verluste durch Nutzungsereignisse bzw. Prädation gering zu halten. Hierfür sind mehrere Wege denkbar: Die Nutzung kann in einer Zeit erfolgen, in der keine oder kaum Larven geschlüpft sind (Frühjahr) bzw. die reproduktive Phase weitgehend abgeschlossen ist (Herbst; Anzahl der abgelegten Eier nimmt mit dem Alter der Weibchen ab [WEDELL 1992]). In England wird daher auf eine extensive Rinderbeweidung im Frühjahr und Herbst zurückgegriffen (CHERRILL & BROWN 1990a, 1992). Ebenfalls denkbar ist eine späte Mahd im Jahr, wie sie z. B. aus Streuwiesengebieten bekannt ist. FARTMANN (1997) konnte individuenreiche Populationen des Warzenbeißers in Flächen mit einschüriger Herbstmahd nachweisen. Als weitere Alternative erscheint auch eine sehr extensive Beweidung – insbesondere mit Rindern – bei geringer Viehdichte während der Vegetationsperiode denkbar.

Obwohl – abweichend von HJERMANN & IMS (1996) – viele Warzenbeißerpopulationen trotz starker Isolation eine hohe Persistenz aufweisen (DETZEL 1998, eig. Beob.), dürfte das Aussterberisiko deutlich minimiert sein, wenn ein Austausch zwischen Populationen möglich ist. Da die Ausbreitung des Warzenbeißers am Boden laufend oder durch Sprünge erfolgt, kommt der bodennahen Struktur der potentiellen Wanderkorridore eine besondere Bedeutung zu. Wie SCHUHMACHER & FARTMANN (2003) zeigen konnten, kann der Warzenbeißer bei geeigneter Struktur sehr mobil sein. Der Warzenbeißer benötigt niedrigwüchsige Vegetation bzw. offenen Boden zum Laufen. Darüber hinaus müssen die Wanderkorridore aber auch dichtere Vegetation als Zufluchtsorte enthalten. Zumal sich bewegende Tiere leichter von möglichen Feinden wahrgenommen werden können und somit einem höheren Prädationsrisiko unterliegen. Aus diesen Gründen ist für Ausbreitungskorridore ein ähnlicher struktureller Aufbau notwendig, wie es für die oben skizzierten Larval- und Imaginalhabitare der Fall ist (SCHUHMACHER & FARTMANN 2003).

Danksagung

Unser herzlicher Dank gilt Herrn Prof. Dr. Hermann MATTES (Institut für Landschaftsökologie, Universität Münster) für die Betreuung der Diplomarbeit des Erstautors und viele anregende Diskussionen. Der »Stork Foundation« (Preten) und insbesondere Herrn Hartmut HECKENROTH gebührt Dank für das große Engagement im Untersuchungsgebiet, was die Durchführung dieser Arbeit erst ermöglichte. Dr. Axel Markus SCHULTE (Münster) war ein wertvoller Gesprächspartner – insbesondere bei statistischen Fragen. Ihm, Herrn Martin BEHRENS (Münster) und Frau Kerstin ARNOLD (Münster) verdanken wir wichtige Anregungen zum Manuskript.

Verfasser:
Oliver Schuhmacher
Altendorferweg 18
44879 Bochum
E-Mail: oschuhmacher@hotmail.com

Dr. Thomas Fartmann
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Institut für Landschaftsökologie
AG Biozönologie
Robert-Koch-Str. 26
48149 Münster
E-Mail: fartmann@uni-muenster.de

Literatur

- BRUCKHAUS, A. (1992): Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz. – *Articulata*, Beih. 2: 1–112.
- BRUCKHAUS, A. (1994): Das Springschreckenvorkommen von bewirtschafteten und unbewirtschafteten Kalkmagerrasen der Nordeifel. – *Articulata* 9 (2): 1–14.
- BUCHWEITZ, M. & WALTER, R. (1992): Individualmarkierung bei Heuschrecken – ein Erfahrungsbericht. – *Articulata* 7: 55–61.
- ČEJCHAN, A. (1977): The postembryonic development of the bush crickets *Tettigonia cantans* (Fuessly), *Decticus verrucivorus* (L.) and *Metrioptera brachyptera* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae, Tettigoniidae). – *Acta entomol. Mus. Nation. Pragae*, Suppl. 8: 1–89.
- CHERRILL, A. J. & BROWN, V. K. (1990a): The life cycle and distribution of the Wart-biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) within a chalk grassland in southern England. – *Biological Conservation* 53: 125–143.
- CHERRILL, A. J. & BROWN, V. K. (1990b): The habitat requirements of adults of Wart-biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in southern England. – *Biological Conservation* 53: 145–157.
- CHERRILL, A. J. & BROWN, V. K. (1992): Ontogenetic changes in the micro-habitat preferences of *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae) at the edge of its range. – *Ecography* 15: 37–44.

- DETZEL, P. (1998): *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) – Warzenbeißer. In: DETZEL, P. (Hrsg.) (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. (Verlag Eugen Ulmer), Stuttgart, 249–253.
- DIERKING, H. (1992): Untere Mittelelbe-Niederung zwischen Qitzöbel und Sassendorf. Naturschutzfachliche Rahmenkonzeption. Hannover.
- FARTMANN, T. (1997): Biozönologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna auf Magerrasen im Naturpark Märkische Schweiz (Ostbrandenburg). In: MATTES, H. (Hrsg.): Ökologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna in Brandenburg und Westfalen. – Arb. Institut Landschaftsökologie Bd. 3. Münster, 1–62.
- FARTMANN, T. & MATTES, H. (1997): Heuschreckenfauna und Grünland – Bewirtschaftungsmaßnahmen und Biotopmanagement. In: Mattes, H. (Hrsg.): Ökologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna in Brandenburg und Westfalen. – Arb. Institut Landschaftsökologie Bd. 3. Münster: 179–188.
- GLÜCK, E. & INGRISCH, S. (1990): Heuschrecken und andere Gerafflügler des Federseebeckens. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 64/65: 289–321.
- HAES, E. C. M., CHERRILL, A. J. & BROWN, V. K. (1990): Meteorological correlates of Wart-biter (Orthoptera: Tettigoniidae) abundance. – The Entomologist 109: 93–99.
- HARZ, K. (1960): Gerafflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera). In: DAHL, F.: Die Tierwelt Deutschlands und angrenzender Meeresteile. Jena, 46. Teil.
- HEYDEMANN, B. (1956): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. – Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 332–347.
- HJERMAN, D. O. & IMS, R. A. (1996): Landscape ecology of the Wart-biter *Decticus verrucivorus* in a patchy landscape. – J. Anim. Ecol. 65: 768–780.
- ILLICH, I. P. & WINDING, N. (1998): Die Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) der Hohen Tauern: Verbreitung, Ökologie, Gemeinschaftsstruktur und Gefährdung. – Wiss. Mitt. Nationalpark Hohe Tauern 4: 57–158.
- INGRISCH, S. (1977): Beitrag zur Kenntnis der Larvenstadien mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). – Zeitschr. angew. Zool. 64: 459–501.
- INGRISCH, S. (1978): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Dauer der postembryonalen Entwicklung einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) und ihre Beeinflussung durch Temperatur und Feuchte. – Zool. Anz. 200: 309–320.
- INGRISCH, S. (1979): Experimentell-ökologische Freilanduntersuchungen zur Monotopbindung der Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) im Vogelsberg. – Beitr. Naturkd. Osthessen 15: 33–95.
- INGRISCH, S. (1984): Embryonic development of *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). – Entomol. Gener. 10: 1–9.
- INGRISCH, S. (1986): The pluriennial life cycles of the European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). 1. The effect of temperature on embryonic development and hatching. – Oecologia 70: 606–616.
- INGRISCH, S. (1988): Wasseraufnahme und Trockenresistenz der Eier europäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). – Zool. Jb. Physiol. 92: 117–170.
- INGRISCH, S. & BOEKHOLT, I. (1982): Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria. – Zool. Beitr. 28: 33–46.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. (Westarp Wissenschaften), Magdeburg.
- KEUPER, A., KALMRING, K., SCHATRAL, A., LATIMER, W. & KAISER, W. (1986): Behavioural adaptations of groundliving bushcrickets to the properties of sound propagation in low grassland. – Oecologia 70: 414–422.
- KLEUKERS, R., VAN NIEUKERKEN, E., ODÉ, B., WILLEMESE, L. & VAN WINGERDEN, W. (1997): De Sprinkhanen en Krekels van Nederland (Orthoptera). – Nederlandse Fauna 1: 1–415.
- KÖHLER, G. & BRODHUHN, H.-P. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik zentraleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). – Zool. Jb. Syst. 114: 157–191.
- MAAS, S., DETZEL, P. & STAUDT, A. (2002): Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands – Verbreitungsatlas, Gefährdungseinstufung und Schutzkonzepte. (Bundesamt für Naturschutz), Bonn-Bad Godesberg.
- NADIG, A. (1986): Oekologische Untersuchungen im Unterengadin. Heuschrecken (Orthoptera). – Ergebnisse wiss. Untersuch. Schweizer Nationalpark 12: 103–167.
- NEUSCHULZ, F., PLINZ, W. & WILKENS, H. (1994): Elbtalaue. Landschaft am großen Strom. Überlingen
- SCHMIDT, G. H. & SCHACH, G. (1978): Biotopmäßige Verteilung, Vergesellschaftung und Studiation der Saltatorien in der Umgebung des Neusiedlersees. – Zool. Beitr. N. F. 24: 201–308.
- SCHUHMACHER, O. (2002): Zur Mobilität, Populationsstruktur und Habitatbindung des Warzenbeißers (*Decticus verrucivorus* L.) auf ruderalisierten Sandrohrenrasen der Unteren Mittelelbe-Niederung. – Diplomarbeit. Institut für Landschaftsökologie, Universität Münster.
- SCHUHMACHER, O. & FARTMANN, T. (2003): Wie mobil ist der Warzenbeißer? Eine populationsökologische Studie zum Ausbreitungsverhalten von *Decticus verrucivorus*. – Naturschutz und Landschaftsplanung 35 (1): 20–28.
- TIENSTRA, R. (1994): Behaviour of the Wartbiter (*Decticus verrucivorus*) (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in relation to biotope. – Nieuwsbrief Saltabel 11: 7–13.
- UVAROV, B. P. (1977): Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Bd. 2, (Centre for Overseas Pest Research), London.
- VORWALD, J. (1998): Extrem frühes Auftreten adulter *Decticus verrucivorus* (LINNAEUS, 1758). – Articulata 13 (2): 139–147.
- WEDELL, N. (1992): Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). – Behav. Ecol. Sociobiol. 31: 301–308.
- WEIDEMANN, S., STIEDL, O. & KALMRING, K. (1990): Distribution and population density of the bushcricket *Decticus verrucivorus* in a damp meadow biotope. – Oecologia 82: 369–373.