

Die Heuschrecken-Gemeinschaften verinselter Trockenstandorte in Nordwestniedersachsen

Mike Herrmann

Summary

The grasshopper communities on isolated dry sites in north-western Lower Saxony: This study deals with the grasshopper communities of 12 dry sites of different sizes and isolation. A total of 16 grasshopper species were recorded. Five of these species were found on all sites, representing the characteristic combination of species in these areas. Only two dryland specialists, *Oedipoda caerulescens* and *Stenobothrus stigmaticus*, were detected; they occurred in few and mostly small populations. Other species which had been recorded in the area earlier were not found. Reasons for this will be discussed.

For isolated populations higher numbers were only detected on a site of 5000 m² and bigger, the entire area, however, being a multiple of this size. This size can therefore be regarded as constituting the minimum area required. In this examination the number of species and the occurrence of specialized grasshoppers do not increase significantly with area size. Due to large numbers of generalized and eurytopic grasshoppers, high numbers of species could also be found on small areas, the structural diversity and environment of the sites being a decisive factor for species richness.

The distances between sites that are populated with *St. stigmaticus* and those that are not are 2 to 5 kilometers. This distance obviously exceeds the dispersal capacity of the species. In the area examined appropriate habitats for the specialists are very isolated and in most cases too small for them to be continuously present.

Zusammenfassung

Bei der Bearbeitung von 12 unterschiedlich großen und isolierten Trockenstandorten ließen sich insgesamt 16 Heuschreckenarten erfassen. Fünf von ihnen waren auf allen Flächen vertreten und bilden hier eine charakteristische Artenkombination. Mit *Oedipoda caerulescens* und *Stenobothrus stigmaticus* ließen sich nur zwei trocken stenotope Heuschrecken in wenigen und meist kleinen Populationen feststellen. Weitere früher im Gebiet nachgewiesene Arten konnten nicht aufgefunden werden; die Gründe hierfür werden diskutiert.

Für isolierte Populationen wurden erst ab einer Trockenrasengröße von 5000 m² höhere Individuendichten festgestellt, wobei die Ausdehnung der gesamten Fläche ein Mehrfaches beträgt. Diese Größe kann als Hinweis auf das benötigte Minimalareal angesehen werden. In dieser Untersuchung nehmen die Artenzahlen und das Auftreten anspruchsvoller Heuschrecken nicht signifikant mit der Flächengröße zu. Durch die hohe Präsenz von Generalisten und eurytopen Arten

waren auch auf den kleinen Flächen hohe Artenzahlen festzustellen, wobei die Strukturvielfalt und Umgebung der Standorte für die Artenfülle entscheidend ist. Die Abstände zwischen von *St. stigmaticus* besiedelten und unbesiedelten Flächen betragen 2 - 5 km. Diese Distanz überschreitet offensichtlich das Ausbreitungsvermögen der Art. Im behandelten Gebiet sind zusagende Lebensräume für die Spezialisten sehr isoliert und in den meisten Fällen für eine dauerhafte Präsenz zu klein.

Einleitung

Durch die Intensivierung und Ausweitung der Landnutzung in unserem Jahrhundert haben nicht nur Anzahl und Größe naturnaher Biotope abgenommen, sondern die verbliebenen Reste sind oft auch weit voneinander entfernt. Schon bei verhältnismäßig geringen Abständen können sich Inseleffekte einstellen, die sich auf die Biozönosen der isolierten Biotope auswirken, wobei zu geringe Flächenausdehnungen der "Inseln" die negativen Einflüsse verschärfen. Während z.B. über Spinnen und Laufkäfer mehrere Untersuchungen vorliegen, ist zu den Auswirkungen der Verinselung naturnaher Biotopreste für Heuschrecken nur wenig bekannt.

Die früher im nordwestdeutschen Flachland weit verbreiteten Heiden und Sandtrockenrasen sind in besonderem Maße von der Ausräumung und Fragmentierung der Landschaft betroffen. Viele der hier vorkommenden Tierarten sind daher im Rückgang begriffen oder schon ganz aus diesem Lebensraum verschwunden. An den verbliebenen Xerothermbiotopen der nördlichen Wildeshauser Geest soll überprüft werden, wie sich deren Größe und Isolation auf die Heuschreckenfauna auswirken.

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im subatlantischen Klimabereich Nordwestdeutschlands auf der Wildeshausener Geest (Abb. 1). Die Böden bestehen hier aus extrem basen- und nährstoffarmen Sanden postglazialen bzw. fluviatilen Ursprungs. Noch bis Ende des letzten Jahrhunderts wurde hier großflächig Schafhaltung und Plaggewirtschaft betrieben, wodurch sehr große baumlose Heiden und Magerrasen entstanden (HETZEL 1957). Durch großangelegte Meliorationsmaßnahmen ab 1868 und das Aufkommen von Kunstdünger wurden die traditionellen Bewirtschaftungsformen innerhalb weniger Jahrzehnte aufgegeben und der Großteil der Heideflächen bis zur Mitte unseres Jahrhunderts in Grünland und Äcker umgewandelt (l.c.).

Das extreme Mikroklima von Sandböden, das auch im subozeanischen Klimagebiet Trockenrasen mit Steppencharakter wachsen lässt (TISCHLER 1993) und die Vegetation der vorliegenden Trockenbiotope wurden eingehend von BERGER-LANDEFELDT & SUKOPP (1965), LACHE (1976) und JECKEL (1984) beschrieben.

Für die vorliegende Untersuchung wurde das Gebiet flächendeckend nach naturnahen und halbnatürlichen Trockenbiotopen abgesucht. Die in Frage kommenden Bereiche wurden gezielt angefahren und überprüft. Es zeigte sich, daß fast die gesamte Fläche land- und forstwirtschaftlich intensiv genutzt wird und daß kaum

noch flächige Bereiche mit typischer Trockenvegetation vorhanden sind. Für zahlreiche xerothermophile Tiergruppen ist diese Landschaft ein Archipel, in dem die zerstreuten Trockenbiotope die Inseln darstellen.

Von den wenigen in Frage kommenden Flächen wurden die neun größten bzw. am besten ausgeprägten ausgewählt. Da dies die attraktivsten Standorte in der Region sind, sollten alle im Gebiet vorhandenen xerothermophilen Heuschreckarten hier vertreten sein. Zur Ergänzung wurden drei sandige, ruderale Flächen im Oldenburger Stadtgebiet, welche sich als Ersatzlebensräume für wärmeliebende Insekten anbieten, zusätzlich in die Untersuchung mit aufgenommen (Flächennr. 10, 11 & 12).

Die einzelnen Geeststandorte sind jeweils von forst- oder landwirtschaftlich intensiv genutzten Flächen umgeben und haben eine vergleichbare Habitatausprägung mit Calluna-Heiden-, Silbergrasflur- und Sandtrockenrasen-Elementen. Die Größe der untersuchten Gebiete variiert zwischen 150 m² und 200 ha (Standortübungsplatz) sehr stark. Bei den Flächen wurden sowohl die absoluten Größen inklusive der Gehölze, Hochstauden etc. als auch die Ausdehnung der eigentlichen Trockenrasenbereiche, die den engeren Lebensraum der hier behandelten Gruppe darstellen, berücksichtigt. Fläche Nr. 8 besteht aus vier kleinen Teilflächen, die durch Felder, Gärten, Gehölze und Wege getrennt sind und aufgrund ihrer räumlichen Nähe als ein Habitatverbund betrachtet werden können (Abb. 4).

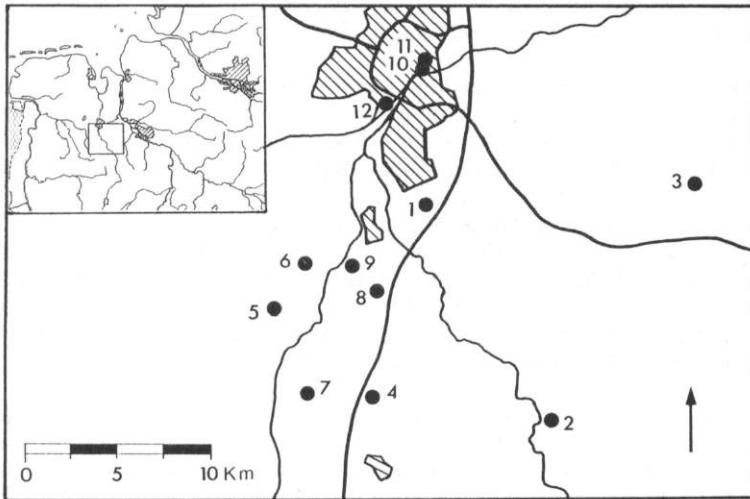


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes und der einzelnen Probeflächen.

Methoden und Erfassungszeitraum

Die Untersuchungsflächen wurden 1993 und 1994 jeweils von Mai bis September, je nach Größe drei bis acht mal pro Jahr, bei guter Witterung aufgesucht. Die Erfassung der Tiere erfolgte überwiegend durch Streif- und Sichtfänge sowie durch Verhören singender Männchen. Für den Nachweis von Arten, deren Lautäußerungen im Ultraschallbereich liegen, wurde ein Frequenzumwandler eingesetzt. Die Angaben der Populationsgrößen beruhen auf Zählungen bzw. Abschätzungen der gehörten, gefangenen und gesehenen Tiere. Die Nomenklatur folgt GREIN (1995).

Das Artenspektrum der Trockenbiotope

Insgesamt ließen sich für alle Flächen 16 Heuschreckarten nachweisen (Tab. 1). Dies entspricht 37,2 % der für Niedersachsen bekannten Fauna ($N = 43$, exkl. vier ausgestorbener und zwei synanthroper Arten) (GREIN 1995). Für den überwiegend betroffenen Landkreis Oldenburg wurden 65,2 % der 23 aktuell gemeldeten Arten festgestellt (PLAISIER & RITZAU 1992). Mit *Oedipoda caerulescens* konnte eine weitere Art hier erstmals nachgewiesen werden.

Von den 16 nachgewiesenen Arten sind nur sechs, die alle zu den Kurzfühlerschrecken gehören, charakteristische Bewohner trockener Lebensräume. Im äußersten Nordwesten Deutschlands sind Langfühlerschrecken in der Xerothermafauna kaum vertreten (vgl. SCHMIDT 1987), während im benachbarten Weserraum schon *Metrioptera roeselii* regelmäßig vorkommt und noch weiter östlich auch *Platycleis albopunctata*, *Gryllus campestris*, *Gampsocleis glabra* und *Metrioptera bicolor* zu finden sind (GREIN 1990, SCHWENNESEN 1993).

Zu den vier Kurzfühlerschrecken, die auf allen Flächen festgestellt wurden, gehören die weit verbreiteten *Ch. biguttulus* und *Ch. brunneus* (Tab. 1). Im Untersuchungsgebiet haben sie ihre Hauptvorkommen in halbtrockenen Übergangsbereichen und fallen in größeren offensandigen oder extrem trockenen Bereichen aus (vgl. RABELER 1955). Hier waren oft nur noch *M. maculatus* und *Ch. mollis* zu finden, die auf den trockenen Heiden und spärlich bewachsenen Sanden hochstet auftreten und in der behandelten Region Charakterarten dieser Biotope sind (s.a. RABELER 1947, MARCHAND 1953, SCHWENNESEN 1993). Obwohl die untersuchten Flächen für trockenstenöke Tiere noch die günstigsten Lebensbedingungen im Bearbeitungsgebiet bieten, konnten mit *Oe. caerulescens* und *St. stigmaticus* nur zwei anspruchsvolle Arten nachgewiesen werden.

Die übrigen 10 Arten leben nicht auf den eigentlichen Trockenrasen, konnten aber an deren Rändern z.T. regelmäßig und in hohen Abundanzen gefunden werden. *T. undulata*, *M. brachyptera* sowie *T. viridissima*, die als fünfte Art überall vertreten ist, kommen zwar auch in Heiden und Magerrasen vor, meiden aber die sehr trockenen Bereiche (vgl. SZIJJ 1985). *Ch. albomarginatus*, *Ch. dorsatus* und *O. viridulus* halten sich überwiegend in den dichter bewachsenen, mesotrophen Randzonen auf, strahlen aber in die trockenen Bereiche ein und können auf kleineren Flächen überall gefunden werden. Daß diese allgemein als meso- oder leicht hygrophil eingestuften Arten überhaupt auf Sandstandorten vorkommen, ist

v.a. auf die gute Trockenresistenz ihrer Eier zurückzuführen, die nur länger anhaltende Trockenperioden nicht überstehen (INGRISCH 1983a). Im ozeanisch geprägten Nordwesten können die Arten wegen der relativ geringen sommerlichen Evapotranspiration und der regelmäßigen Niederschläge auch dichtwüchsige Sandtrockenrasen besiedeln.

Ch. parallelus, *C. dorsalis*, *Ph. griseoaptera* und *M. thalassinum* wurden ausschließlich in feuchten Randbereichen bzw. an Gehölzen gefunden. Diese Arten kommen nicht auf den Trockenrasen vor und wurden nur zur Vervollständigung der Gesamtartenspektren notiert.

Tab. 1: Häufigkeiten der Heuschrecken auf den Probeflächen, nach Abundanz von *Ch. mollis* und *M. maculatus* geordnet: 1 = 1 Expl., 2 = 2-5, 3 = 6-10, 4 = 11-20, 5 = 21-50, 6 = 51-500, 7 > 500 Exemplare.

Flächennummer	4	1	3	8	6	10	2	9	7	5	11	12
Größe in m ² oder ha	1,5ha	200ha	2ha	10ha	6000	4ha	1,3ha	750	800	150	7000	5000
davon Trockenrasen i.e.S.	5000	70ha	6000	3000	4500	4000	9000	500	300	130	2000	3500
Artenzahl	12	12	11	10	8	9	10	8	7	5	7	8
<i>Oedipoda caerulescens</i>	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	7	-	-	5	-	-	-	3	-	-	-	-
<i>Chorthippus mollis</i>	7	7	7	7	6	6	6	6	6	6	4	4
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	7	7	7	7	7	6	6	6	6	6	4	3
<i>Chorthippus brunneus</i>	6	7	6	7	6	7	7	6	6	6	6	6
<i>Chorthippus biguttulus</i>	6	7	6	6	6	7	6	6	6	6	6	6
<i>Ch. albomarginatus</i>	6	6	2	6	5	5	5	6	4	-	6	6
<i>Omocestus viridulus</i>	6	5	-	4	5	4	6	4	5	-	-	4
<i>Tetrix undulata</i>	6	7	6	5	6	6	-	-	-	-	-	3
<i>Chorthippus dorsatus</i>	5	-	6	-	-	-	6	-	-	-	-	-
<i>Metrioptera brachyptera</i>	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chorthippus parallelus</i>	-	6	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-
<i>Conocephalus dorsalis</i>	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tettigonia viridissima</i>	5	6	4	3	4	4	4	3	2	2	3	2
<i>Meconema thalassinum</i>	2	3	1	2	-	2	-	-	-	-	2	-
<i>Pholidoptera griseoaptera</i>	-	-	6	-	-	-	5	-	-	-	-	-

Zum Vorkommen von *Stenobothrus stigmaticus* und *Oedipoda caerulescens*

Nach den bekannten Vorkommen muß *Stenobothrus stigmaticus* in der Region als selten und disjunkt verbreitet bezeichnet werden (Abb. 2). Die Art wurde aber auch früher nur vereinzelt in Nordwestdeutschland nachgewiesen (WEIDNER 1938, ANT 1971). Hierbei ist zu berücksichtigen, daß die Tiere aufgrund des häufig gemeinsamen Auftretens mit *M. maculatus* leicht übersehen werden können. Die von GRÜNITZ (1992) genannte Bevorzugung extrem feinkörniger Sande trägt sicher zu einer eingeschränkten Verbreitung bei, erklärt aber nicht hinreichend die sehr zerstreuten Nachweise, zumal sich die hier betrachteten Flächen nicht wesentlich in der Bodenart unterscheiden. Im Untersuchungsgebiet befinden sich sämtliche Nachweise westlich der Hunte. Da östlich bis zur Weser keine Funde bekannt sind, scheint hier eine regionale Verbreitungsgrenze zu liegen.

St. stigmaticus konnte auf drei, z.T. sehr kleinen Flächen mit 8, 35 und ca. 600 Exemplaren nachgewiesen werden. Es stellt sich die Frage, warum die Art nicht auf weiteren Flächen festzustellen war. Neben der Erreichbarkeit geeigneter Standorte ist sicher auch das Vorhandensein zusagender Habitat ausprägungen ein wesentlicher Faktor (s.a. WEBB & THOMAS 1994).

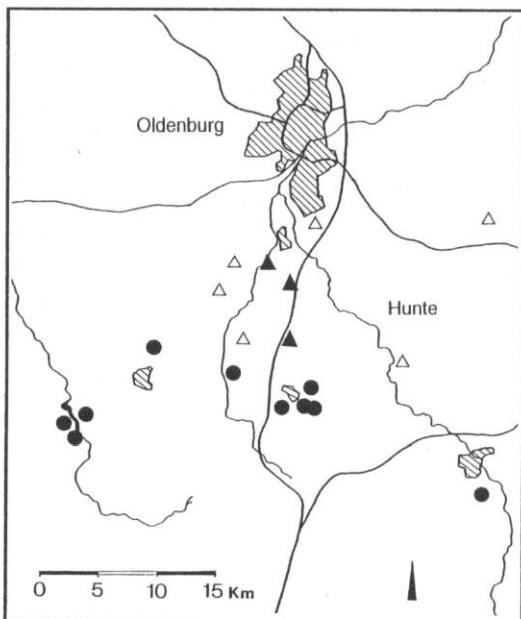


Abb. 2: Fundorte von *Stenobothrus stigmaticus* im Süden von Oldenburg.

- = Angaben des Nds. Landesamtes für Ökologie, alle Funde nach 1980;
- ▲ = eigene Nachweise;
- △ = Untersuchungsflächen ohne Nachweis



Abb. 3: Weibchen von *Stenobothrus stigmaticus*. Bei den älteren Weibchen sind die verkürzten Flügel gut zu erkennen.

Bei Fläche Nr. 8 stellen die Distanzen zwischen den vier kleinen, 120 bis 470 m auseinander liegenden Teilflächen (Abb. 4) für Heuschrechen offenbar kein erhebliches Problem dar, wie die Einzelnachweise von *T. undulata* und *St. stigmaticus* (1 ♂ am 19. Sept.) zeigen (Tab. 2). Hierbei dürfte es sich um verdriftete Exemplare von den benachbarten Teilflächen handeln, da auf den 180 bzw. 250 m² großen Standorten trotz mehrfacher gezielter Nachsuche keine weiteren Tiere gefunden werden konnten. Wird die gesamte Fläche als ein Habitatverbund mit mehreren Konzentrationsbereichen betrachtet, kann das begrenzte Auftreten von *St. stigmaticus* hier am Fehlen weiterer zusagender Bereiche liegen. Obwohl es sich bei den Teilflächen jeweils um Sandtrockenhabitatem handelt, können Unterschiede in Alter, Bodenbeschaffenheit, Strukturierung und Nutzung, die im Vegetationsbild nicht erkennbar in Erscheinung treten, ausschlaggebend für die Absenz der Art sein (vgl. SCHLUMPRECHT & VÖLKL 1992, WEBB & THOMAS 1994). Vergleichbare kleinstandörtliche Unterschiede zeigten sich auch bei den hier ebenfalls bearbeiteten Grabwespen (HERRMANN 1994).

Auf Teilfläche 8c kommt *St. stigmaticus* nur in einem eingeschränkten Bereich vor, in dem dichte Rasen aus *Agrostis vinealis* und *Festuca ovina* agg. in ältere, moosreiche Silbergrasrasen übergehen. Auf Fläche 9 hingegen war *St. stigmaticus* auf einem dicht bewachsenen, aber von Kaninchen kurz gehaltenen Abschnitt mit *Hieracium pilosella* beschränkt. Bei dem großen Vorkommen auf Fläche 4 war keine Bevorzugung bestimmter Bereiche zu erkennen. Die Art war in trockenen Calluna-Beständen gleichermaßen vertreten wie in dem Moos

dominierten Abschnitten oder in artenreichen Sandmagerrasen. Lediglich offene Sandflächen und hochwüchsige mesotrophe Wiesenformationen wurden gemieden.

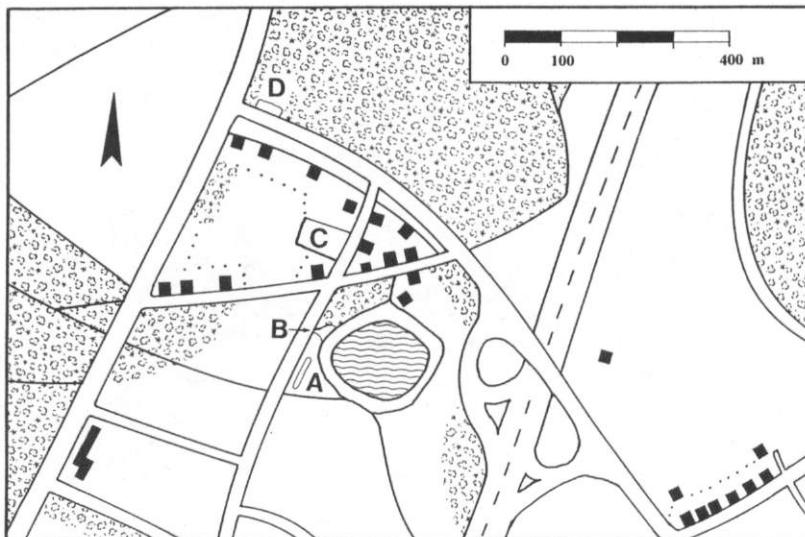


Abb. 4: Lage der vier Teilflächen von Standort Nr. 8.

Tab. 2: Häufigkeit der Heuschrecken auf den Teilflächen von Standort Nr. 8.
Größenklassen wie in Tab.1.

Teilfläche	C	B	A	D
Größe in m ²	4500	250	180	500
Trockenrasen i.e.S.	2000	250	180	450
Arten	8	10	8	6
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	5	1	-	-
<i>Chorthippus mollis</i>	7	6	6	6
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	7	6	6	5
<i>Chorthippus brunneus</i>	6	4	5	5
<i>Chorthippus biguttulus</i>	4	3	6	4
<i>Tetrix undulata</i>	-	5	1	-
<i>Omocestus viridulus</i>	-	3	3	-
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	4	4	6	2
<i>Tettigonia viridissima</i>	2	2	2	2
<i>Meconema thalassinum</i>	1	2	-	-

Mit *Oedipoda caerulescens* konnte eine in Nordwestdeutschland sehr selten gewordene Heuschrecke mit 61 gezählten Exemplaren auf einer Fläche festgestellt werden. Dieser Nachweis steht sicher im Zusammenhang mit den isolierten Vorkommen im Bremer Raum (Abb. 5). Diese Ödlandschrecke war hier - wie auch sonst in Nordwestdeutschland (RABELER 1955) - früher weit verbreitet und bewohnte die Heiden und Weserdünen (RITZAU 1985). Durch die Zerstörung dieser Lebensräume verschwand die Art dort im Laufe unseres Jahrhunderts großflächig von den naturnahen Standorten und kommt heute überwiegend auf alten Sandspülfeldern vor (GRÜNITZ 1992, HANDKE & HANDKE 1992). Sofern man eine Verschleppung ausschließt, könnte *Oe. caerulescens* die Fläche bei Hude - ggf. über nicht mehr existente Trittssteinbiotope - von den 10 km entfernten Weserufern aus besiedelt haben. Denn die Art ist trotz der intensiven Bearbeitung der regionalen Heuschreckenfauna nur aus der Bremer Umgebung bekannt und der Fundort liegt in einer ehemaligen, in den Nachkriegsjahren entstandenen Sandentnahmestelle ohne Anschluß an einen vergleichbaren naturnahen Standort.

Oe. caerulescens bevorzugt extrem trockene, vegetationsarme Böden, die bei uns natürlicherweise nur in Pionierökosystemen auftreten. Da diese oft kurzlebig sind, muß sie vigil genug sein, um neu entstandene geeignete Bereiche rasch besiedeln zu können. In solch dynamischen Landschaften können Arten als Metapopulation überleben, d.h. es besteht ein Netz aus Teilpopulationen, das durch lokale Aussterbe- und Neubesiedlungsprozesse bestimmt ist (u.a. GILPIN & HANSKI 1991).

In Bremen besiedelt *Oe. caerulescens* mehrere, einige Kilometer auseinanderliegende Sandspülfelder und Heiden. Bei diesen Vorkommen handelt es sich nur z.T. um alte, inzwischen weitgehend isolierte Reliktpopulationen. Neben der eigenen Ausbreitungsfähigkeit profitiert die Art bei der Besiedlung anthropogener Standorte von der Verschleppung mit Materialtransporten und kann so neu entstandene Habitate ggf. schnell besiedeln. Die Einzelnachweise an zwei Fundorten (Abb. 6) gelangen jeweils im Folgejahr nach größeren Bodeneintragungen (H. KLUGKIST mdl.). Es bleibt abzuwarten, ob sich *Oe. caerulescens* im Bremer Raum langfristig als Metapopulation auf Sekundärstandorten halten kann (KÜCHENHOFF 1994).

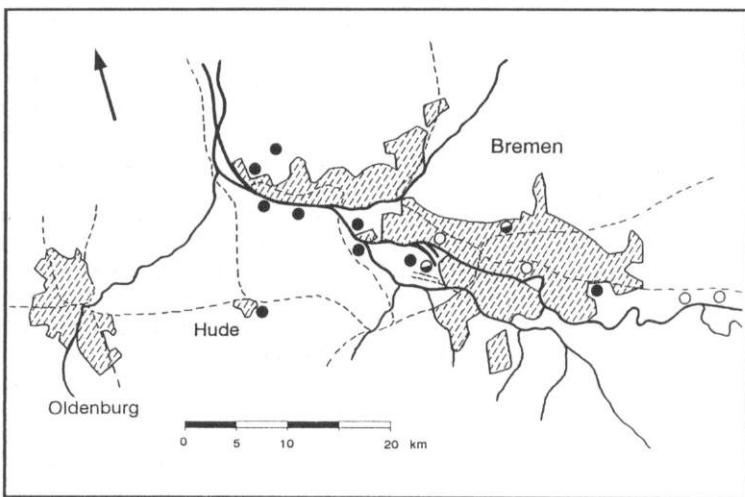


Abb. 5: Verbreitung von *Oedipoda caerulescens* im Bremer Raum, nach RITZAU (1985), GRÜNTZ (1992), HANDKE & HANDKE (1992) und eigenem Fund. ● = Vorkommen nach 1980; ○ = Einzelfunde nach 1980, ○ = ältere Nachweise (vor 1950).

Folgen der Verinselung

Die von MACARTHUR & WILSON (1967) aufgestellte Theorie der Inselbiogeographie lässt sich mit einigen Einschränkungen auch auf isolierte terrestrische Biotope übertragen (vgl. DIAMOND 1975, SIMBERLOFF & ABELE 1976, HOVESTADT et al. 1991). Demzufolge ist bei zunehmender Isolation oder bei abnehmender Flächengröße mit einer Verringerung von lebensraumtypischen Arten zu rechnen, da ein lokales Aussterben von Populationen wegen der schlechten Erreichbarkeit verinselter Biotope nicht im gleichen Maße durch Rekolonisationen ausgeglichen werden kann. Dies führt langfristig zu Unterschieden in den Arteninventaren der einzelnen Inseln und zu einem Inselbiotope kennzeichnenden Artendurchfluss (u.a. SOULÉ 1987, QUINN & HARRISON 1988, MADER 1990).

In der vorliegenden Untersuchung ist dies zunächst nur bedingt bei den Heuschrecken zu erkennen. Die festgestellten Artengemeinschaften sind einander so ähnlich, als ob es sich bei den Untersuchungsflächen nicht um isolierte Habitatinseln handeln würde. Die drei trockenpräferenten *Chorthippus*-Arten und *M. maculatus* dominieren überall die Artenspektren und besiedeln selbst kleinste und suboptimale Flächen. Sie besitzen im Untersuchungsgebiet eine allgemein hohe Präsenz und kommen auch auf den städtischen Brachen vor. Hierfür ist eine hohe Vagilität oder eine große Anzahl von Trittssteinbiotopen und Ausbreitungszentren notwendig. Ist eine Art so annähernd flächendeckend vertreten, kann ein regelmäßiger Individuenaustausch und eine schnelle Besiedlung zusagender Flächen gewährleistet sein (HOVESTADT et al. 1991: 99 ff.). Durch den Ausfall von Lokalpopulationen, Vernetzungselementen und Abundanzsenkungen infolge von Nutzungsänderungen kann das Netz der Gebietspräsenz zerissen werden, und

aus den Teilpopulationen werden isolierte Vorkommen. Mit sinkender Habitatdichte werden die Lokalpopulationen - u.a. durch negative Migrationsraten - kleiner, wodurch ihre Überlebenswahrscheinlichkeit abnimmt (HANSKI et al. 1995). Das Erlöschen jeder weiteren Lokalpopulation macht die Erneuerung des Präsenznetzes immer unwahrscheinlicher (s. BURKEY 1989) und kann letztendlich zum großflächigen Aussterben von Arten führen (PÄLKÄS 1993, zitiert in HANSKI et al. 1995).

Bei den Geestflächen handelt es sich nur für die anspruchsvollen *St. stigmaticus* und *Oe. caerulescens* um isolierte Biotopseln. Für die anderen Heuschreckarten müssen weitere geeignete Habitate wie Straßenränder, lichte Kiefernforste u.ä. vorhanden sein, die das stete Auftreten und hohe Abundanzen ermöglichen. Da nur (noch) zwei Spezialisten im Gebiet vertreten sind, ergibt sich ein Bild von einheitlichen Artengemeinschaften aus Generalisten und weitverbreiteten lebensraumtypischen Arten, wie es bei Inselbiotopen häufig der Fall ist. Auch der sonst als anspruchsvoll geltende *Ch. mollis* muß hier aufgrund seiner Häufigkeit und weiten Verbreitung den eurytopen Sandarten zugerechnet werden (vgl. SCHIEMENZ 1969).

Bei *St. stigmaticus* ist der Populationsdruck und die quantitative Abdrift aufgrund der wenigen und meist kleinen Populationen im Gebiet allgemein sehr niedrig (vgl. KÖHLER 1988). Die Wahrscheinlichkeit, daß von den wenigen verdrifteten Tieren ein neuer geeigneter Lebensraum erreicht und kolonisiert werden kann, ist entsprechend gering. Auch der Abstand von mehreren Kilometern zwischen den untersuchten Trockeninseln dürfte die normale Migrationsdistanz von Feldheuschrecken weit überschreiten (u.a. LAUßMANN 1993, BUCHWEITZ 1993, FIFB 1993, SAMIETZ & KÖHLER 1994). Dies gilt besonders für kurzflügelige Tiere (vgl. VÖLKL 1991, HERRMANN 1992), zu denen auch die Weibchen von *St. stigmaticus* zählen (Abb. 3). Es sind also wenige, mäßig vagile Tiere, die über größere Entferungen die wenigen geeigneten Habitate erreichen müssen. Da zumindest auf dem strukturreichen Militärgelände geeignet erscheinende Habitate für *St. stigmaticus* vorhanden sind, die Art hier aber nicht nachzuweisen war, ist sie gegenwärtig nicht in der Lage diese Fläche zu besiedeln.

Die untersuchten Geestflächen ohne *St. stigmaticus* liegen 2,2 - 5,1 km von den nächsten Vorkommen entfernt. Distanzen von wenigen Kilometern durch eine für sie lebensfeindliche Umgebung sind für diese kleinen Feldheuschrecken offensichtlich nur sehr schwer zu überbrücken. In ihrer umfangreichen Untersuchung zur fleckenhaften Verteilung von Habitate in großflächigen Heidelandschaften kamen WEBB & THOMAS (1994) für *Chorthippus vagans* zu ähnlichen Ergebnissen. Bei zwei - neun Jahre auseinanderliegenden - Untersuchungsdurchgängen betrug der Abstand zwischen zwei benachbarten (Teil-) Populationen durchschnittlich 0,5 bzw. 0,76 km und maximal 2,0 bzw. 5,0 km. Die Entfernungen zwischen alten und zwischenzeitlich neu besiedelten Habitate lagen durchschnittlich bei 0,13 und maximal bei 2,1 km.

Da nur ein Teil der in Frage kommenden Flächen von *St. stigmaticus* besiedelt sind, die Art aber erwartet wurde, sind die Fundorte für die Art weitgehend isoliert. Bei diesen handelt es sich um alte, zufällig erhalten gebliebene Sandtrockenrasenreste, die auch einige floristische Besonderheiten aufweisen. Die großen Abstände zwischen den Vorkommen und die geringen Individuenzahlen auf den zwei kleinen (Teil-) Flächen, welche unter der Grenze langfristig überlebensfähiger Populationen liegen (s.u.), zeigen ebenfalls den Reliktcharakter dieser Vorkommen an. Das disjunkte Auftreten von *St. stigmaticus* kommt demnach durch Reliktpopulationen im fragmentierten Verbreitungsgebiet zustande. Das Fehlen weiterer in Frage kommender Arten verdeutlicht, wie groß die Isolation der Trockenstandorte für xerothermophile Heuschrecken ist.

Flächengröße und Minimalareal

Aus dem mesotrophen und halbtrockenen Umfeld strahlen die ubiquitären Heuschrecken, v.a. *Ch. albomarginatus* und *O. viridulus*, regelmäßig in die trockenen Bereiche ein und meiden nur die Zentren der größeren Flächen. Durch die gleichzeitige Präsenz der eurytopen Sandarten kommen so auch auf kleinen Flächen, hier 180 - 750 m², viele Arten vor und heben die Artenzahlen somit auf ein nivellierendes Niveau an (vgl. MADER 1981). Nur wenn halbtrockene Randbereiche fehlen, wie dies z.B. bei der zwischen Kiefernforst und Getreidefeld übergangslos eingebetteten Fläche Nr. 5 der Fall ist, bleiben die ubiquitären Arten aus.

Da auch die kleinen Flächen verhältnismäßig hohe Artenzahlen aufweisen, ergibt sich bei den vorliegenden Daten kein signifikanter Zusammenhang zwischen Flächengröße und Artenvielfalt ($r = 0,70$), wie er nach MACARTHUR & WILSON (1967) für verinselte Lebensräume zu erwarten ist (Abb. 6). Die leichte Zunahme der Gesamtartenzahl mit steigender Flächengröße kommt ausschließlich durch das Vorhandensein von zusätzlichen Biotoptypen und Strukturelementen mit den dort vorkommenden abricolen oder hygrophilen Arten zustande (vgl. DUELLI 1992). Die Anzahl der hier vorrangig betrachteten xerothermophilen Heuschrecken ist dagegen nahezu unbeeinflußt von der Größe der trockenen Bereiche, wie beim Herausstellen dieser Arten offensichtlich wird (Abb. 6). Die gleichbleibende Anzahl trockenstenotoper Arten bei zunehmender Flächengröße deutet auch darauf hin, daß diese ökologische Gruppe in der Region nur mit wenigen Arten vertreten ist.

In der vorliegenden Untersuchung beherbergen die großen Flächen nicht per se viele bzw. alle in Frage kommenden Arten. Das größte Gebiet ist um ein Vielfaches größer als die Ausdehnung der übrigen Flächen zusammen, weist aber nur 75 % aller festgestellten Arten auf. Der Artenreichtum der Trockenstandorte ist also nicht primär von deren Größe, sondern von anderen Faktoren wie z.B. der vorhandenen Habitatvielfalt, der Gestaltung der Übergangs- und Randbereiche sowie von dem Alter der Fläche abhängig (vgl. MADER 1980, 1983, QUINN & HARRISON 1988).

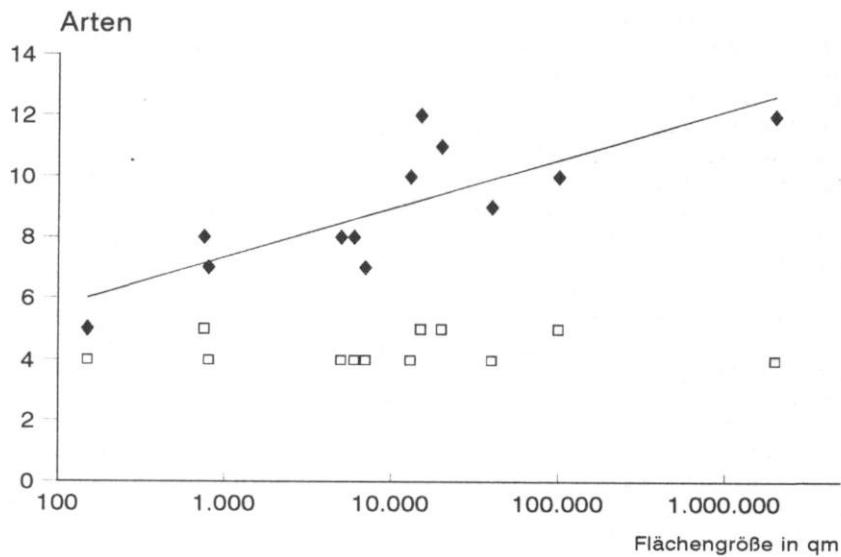


Abb. 6: Arten-Areal-Relation: ◆ = alle Arten, □ = xerothermophile Arten.

Die Flächengröße ist nicht nur als Aufenthaltsort, sondern auch für kleinklimatische Effekte wie die Luftfeuchtigkeit und Aufheizung bodennaher Luftsichten wichtig und somit für die Habitatqualität von Belang. Beim Auftreten bestimmter Arten lässt sich hier aber kein offensichtlicher Einfluss der Flächengröße erkennen. Während auf dem großen Militärgelände keine Spezialisten gefunden werden konnten, war *St. stigmaticus* auch auf sehr kleinen Geestresten anzutreffen. Die Ursprünglichkeit und die historische Kontinuität eines Standortes scheinen hier für das Vorkommen von Spezialisten wichtiger als die Flächengröße zu sein.

Isolierte Populationen benötigen für ihre langfristige Präsenz aber eine bestimmte Mindest-Flächengröße, die die hierfür erforderliche Individuenzahl (MVP = minimum viable population) beherbergen kann. Wie groß eine MVP sein muß, ist v.a. von der Biologie der einzelnen Arten abhängig.

Bei einer Grillenpopulationen in Franken konnte REMMERT (1979) nach außergewöhnlichen Witterungsverläufen eine Bestandesschwankung bis zum Faktor 100 feststellen. Um das Überleben von mindestens 100 zur Fortpflanzung kommender Pärchen zu gewährleisten, errechnete er daraufhin einen Flächenbedarf von 3 ha eines optimalen Grillenbiotopes. Erst bei dieser Flächengröße können in günstigen Jahren hinreichend große Populationen aufgebaut werden, die auch Bestandseinbußen bei mehreren schlechten Jahren in Folge überstehen.

Da das Überleben kleiner verinselner Populationen stark von unvorhersehbaren Ereignissen bestimmt wird, kann hierfür nur eine statistische Überlebenschance ermittelt werden. Eine öfters geforderte und bei mathematischen Modellen zu Grunde gelegte Wahrscheinlichkeit ist z.B., daß die betrachtete Population die nächsten 100 Jahre zu 95 % überdauert. Da kleine Flächen auch entsprechend nur begrenzte Populationen beherbergen können, ist für deren langfristiges Überleben die zur Verfügung stehende Größe des Lebensraumes ein wesentliches Kriterium. Mit sinkender Populationsgröße nehmen Inzuchteffekte, Verringerung der genetischen Variabilität und die damit einhergehenden Fitnessverluste zu, wodurch sich die Aussterbewahrscheinlichkeit erhöht. Die Gefahr des zufälligen Aussterbens von Populationen durch Naturkatastrophen, ungünstige Witterungsexreme oder durch natürliche demographische Schwankungen, die sich bei Insekten im Bereich mehrerer Potenzen bewegen können, steigt ebenfalls mit abnehmender Populationsgröße (u.a. FRANKLIN 1980, FRANKEL & SOULÉ 1981, SCHAFFER & SAMSON 1985, SOULÉ 1987, SIMBERLOFF 1988, HOVESTADT et al. 1991, McCUALEY 1993, CAUGHLEY 1994).

Bei der Abschätzung von Minimalarealen dürfen nur weiträumig isolierte Vorkommen betrachtet werden. In dieser Untersuchung betrifft dies *St. stigmaticus* und mit Einschränkung *Ch. mollis* und *M. maculatus* auf den urbanen Standorten (vgl. HERRMANN 1992). Mit meist weniger als 50 festgestellten Tieren sind diese Vorkommen sehr klein und anfällig für zufälliges Erlöschen. Vergleichbar große Geestreste hingegen besitzen in der Regel viel höhere Individuenzahlen. Bei Betrachtung der o.g. stark isolierten Vorkommen zeigt sich, daß die untersuchten Trockenbiotope bis zu einer Größe von 5000 m² nur kleine Populationen der betreffenden Arten beherbergen, welche ein langfristiges Überleben an diesen Standorten nicht gewährleisten können. Ab 5000 m² werden höhere Abundanzen erreicht, wie bei *St. stigmaticus* auf Fläche Nr. 4 zu sehen ist. Die Fläche mit *Oe. caerulescens* besitzt mit 6000 m² einen ähnlich großen Trockenrasenanteil. In diesen beiden Fällen betragen die Gesamtflächen mit 1,5 bzw. 2 ha aber ein Mehrfaches, und die eigentlichen Sandtrockenrasen werden größtenteils von ausgeprägten Rand- und Übergangszonen umgeben.

TRAUTNER & SIMON (1993) entdeckten auf einer ebenfalls 2 ha großen, heterogen strukturierten Heide bei Heilbronn ein Vorkommen von *St. stigmaticus*, dessen nächste bekannte Fundorte über 60 km entfernt liegen. Will man aus Naturschutzgründen das Überleben isolierter Populationen dieser Arten über einen längeren Zeitraum gewährleisten, muß sich die Ausdehnung der Biotoptächen wohl in dieser Größenordnung bewegen.

Angaben über einzelne Populationen, die auf kleinstem Raum länger überdauern können, sind selten. Solche Vorkommen sind als sog. 'living death', deren Erlöschen unter den gegebenen Umständen vorprogrammiert ist, zu bewerten. Ein Beispiel hierfür ist eine völlig isolierte Population von *Oedipoda germanica*, die sich nach der Nutzungsaufgabe im ehemaligen Lebensraum auf einer nur 350 m² großen, von Bäumen umgebenen Gesteinsschutthalde hält (JÜRGENS & REHDING 1992).

In anderen Fällen muß gründlich überprüft werden, ob es sich wirklich um verinselte Standorte oder um einen heterogenen Lebensraum handelt. Gebiete, die nur "durch einen mindestens 7 m breiten Streifen von andersartigem Gelände voneinander getrennt" sind, dürfen für *Oedipoda caerulescens* und *Sphingonotus caeruleans* nicht als isolierte Habitate betrachtet werden (vgl. MERKEL 1980), da Entfernung in diesen Größenordnungen für die Tiere keine ernsthaften Hindernisse darstellen. Hierdurch können sich unrealistische Werte ergeben, wie z.B. 40 m² als Minimalareal für *Oedipoda caerulescens*, die dann von anderen Autoren übernommen wurden.

Artenarmut oder Artenverlust?

Dank der zahlreichen aktuellen Untersuchungen sind das gegenwärtige Artenpektrum, Häufigkeit und Verbreitung der Heuschrecken in der hier behandelten Region gut bekannt (GRENZ 1985, RITZAU 1989, GREIN 1990, HERRMANN 1992, GRÜNITZ 1992, HANDKE & HANDKE 1992, PLAISIER & RITZAU 1992). Bei der Durchsicht der älteren Literatur (ALFKEN 1906, SCHÜTTE 1913, WEIDNER 1938) werden Veränderungen in der Heuschreckenfauna offenkundig, die Rückschlüsse auf die Entwicklungen ermöglichen, die zum Aussterben bzw. disjunkten Auftreten einzelner Arten geführt haben. So ließen sich noch in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts *Gryllus campestris*, *Bryodema tuberculata*, *Psophus stridulus*, *Stenobothrus lineatus* und *Gryllotalpa gryllotalpa* für den hier untersuchten Landkreis Oldenburg belegen, deren nächste bekannte Vorkommen heute bestenfalls in über 60 km Entfernung liegen (GREIN 1990). SCHÜTTE (1913) erwähnt noch *Sphingonotus caeruleans* für das Herzogtum Oldenburg, jedoch ohne nähere Ortsangabe. In den angrenzenden Geestbereichen kommen gegenwärtig auch *Chorthippus vagans* und *Omocestus haemorrhoidalis* sehr selten vor. Für diese Arten kann angenommen werden, daß sie - so wie andere Heidearten auch - früher weiter verbreitet und im Gebiet vertreten waren. Es gibt also neben den festgestellten Heuschrecken mehrere in der Region nachgewiesene Arten, die zum potentiellen Artenpektrum der untersuchten Biotope gehören.

Da sich gleich mehrere xerothermophile Heuschreckenarten nicht halten konnten, sind die Gründe hierfür in umfassenden Umweltveränderungen zu suchen. Hierbei ist zu bedenken, daß sich das Untersuchungsgebiet durch seine nördliche und küstennahe Lage für die betrachtete Artengruppe im Bereich einer Verbreitungsgrenze befindet, wo die Populationen besonders empfindlich auf Veränderungen reagieren (vgl. DUIJM 1969).

Als Hauptursache für den Artenschwund werden oft direkte anthropogene Eingriffe genannt. Im vorliegenden Fall können die Aufgabe alter Wirtschaftsweisen, Festlegung der Binnendünen, Aufforstungen und Bewässerungsmaßnahmen schon zur Jahrhundertwende zu einer weitreichenden Zerstörung und Verinselung der Heiden und Sandmagerrasen geführt haben (HETZEL 1957). Isolationseffekte traten somit schon früh auf und könnten zum Aussterben von Arten geführt haben (vgl. WILCOVE et al. 1986). Daß es sich bei den verschwundenen Heuschrecken vorwiegend um große Arten handelt, steht im Einklang mit der Inseltheorie. Demzufolge sind bei den Spezialisten die großen Arten nach einer Lebensraumeinengung in stärkerem Maße vom Aussterben betroffen als die kleinen (u.a.

SIMBERLOFF 1988). Am Beispiel von Laufkäfern und Spinnen wiesen MÜHLENBERG & WERRES (1983) diesen Zusammenhang auch für Arthropoden nach.

Wäre die Vernichtung bzw. Fragmentierung der Habitate die alleinige Ursache, so hätte sich das ursprüngliche Arteninventar zumindest teilweise auf den größeren Flächen erhalten können. Die beiden Spezialisten wurden zwar überwiegend auf älteren Standorten nachgewiesen, doch ist ein Zusammenhang mit der Flächengröße nicht zu erkennen. Es ist überraschend, daß auf dem 200 ha großen Standortübungsplatz keine Spezialisten festgestellt werden konnten, obwohl gerade Militärgelände selten gewordenen Arten oft noch hinreichende Rückzugsmöglichkeiten bieten (CLAUSNITZER 1994, DETZEL 1991: 213). Wenn sich die betreffenden Arten selbst in sehr großen Rückzugsräumen nicht halten können, liegen die Ursachen für ihr großflächiges Verschwinden weniger in direkter Lebensraumzerstörung, als in übergeordneten Vorgängen.

Für den Artenrückgang wird gelegentlich auch eine natürliche Klimaschwankung in Betracht gezogen, welche sich dann besonders an den Vorkommensgrenzen von Arten auswirkt (INGRISCH 1983b, BÖHME 1989). Da es in Mitteleuropa in der Vergangenheit aber zu einer deutlichen Erwärmung kam (ca. + 0,8° C seit 1857 (RAPP 1994)), scheidet die Jahresmitteltemperatur als Grund aus. Auch die relevanten Wärmesummen in den Aktivitätsperioden der Tiere sind in dem betroffenen Naturraum in den letzten Dekaden nicht zurückgegangen (BEHRENDTS 1994: 30). Wahrscheinlich haben aber die milden Winter, in Oldenburg stieg der Jahresmittelwert für die Wintermonate während der letzten 30 Jahre um 1,3° C, einen negativen Einfluß auf die Ruhestadien vieler Tierarten (vgl. PETERS 1970).

Neben den bisher genannten sollten zwei weitere, in ihrer subtilen und schleiernden Form kaum wahrnehmbare, anthropogene Belastungen in Betracht gezogen werden. Zum einen kommt es infolge der seit Mitte des Jahrhunderts stark gestiegenen atmosphärischen Stickstoffeinträge zu einer Verschiebung im Vegetationsbild oligotropher Ökosysteme (ELLENBERG 1992). Heiden und Magerrasen, die oft erst durch die frühere Übernutzung und Aushagerung entstanden sind, reagieren besonders empfindlich auf Nährstoffzufuhren. Wie gravierend sich Düngerabgaben auf Sandböden auswirken, ist auf den landwirtschaftlich genutzten Geestflächen überall deutlich zu sehen. Durch die diffuse Düngung aus der Luft verändert sich auch auf den ungenutzten Flächen die Vegetation und mit ihr das Mikroklima, welches für das Vorkommen von Insekten oft entscheidend ist (u.a. SCHMIDT 1970, WINGERDEN et al. 1993).

Als zweiter Faktor ist die Abnahme der Sonnenscheindauer und -intensität anzuführen. Durch die Verschmutzung der Luft mit Stäuben und Aerosolpartikeln kommt es vermehrt zu Dunst- und Wolkenbildung und somit zu einer verringerten Insolation. In Deutschland nahmen die Sonnenscheinstunden in den letzten 30 Jahren im Mittel um 2 - 5 %, regional sogar bis zu 10 % ab (QUENZEL 1992). In Oldenburg lag der Durchschnittswert von 1961-1990 unter dem langjährigen Mittel, wobei sich die letzten 10 Jahren wieder mit den langjährigen Werten decken (BEHRENDTS 1994: 17). Dies kann auf eine Trendwende infolge der eingeleiteten Luftreinhaltungsmaßnahmen deuten.

Gerade xerothermophile Insekten sind bei uns in ihrer Aktivität und Entwicklung maßgeblich von der Insolation abhängig (REMMERT 1985, SCHOENE & TENGÖ 1992) und reagieren an ihren Verbreitungsgrenzen besonders empfindlich auf Veränderungen. So zeigte HAESELER (1985), daß die Ostfriesischen Inseln, die die meisten Sonnenstunden in Nordwestdeutschland aufweisen, für mehrere im Binnenland extrem selten gewordene thermophile Insekten wichtige Rückzugsräume darstellen. Es ist anzunehmen, daß sich die Lebensbedingungen für heliophile Arten durch die genannten Luftverunreinigungen flächenübergreifend verschlechtert haben.

Im Nordwesten, wo viele xerothermophile Arten unter suboptimalen Bedingungen und in zerstreuten Vorkommen leben, wirken sich die schlechenden Verschlechterungen durch Großklima, Vegetationsänderung und Insolationsabnahme besonders stark auf die Überlebenswahrscheinlichkeit aus. Bei den durch Verinselung und Einengung der Lebensräume geschwächten Populationen beschleunigen sich so die negativen Entwicklungen, die dann im regionalen Verschwinden von Arten münden. Welches die entscheidenden Ursachen im einzelnen auch sein mögen: es bleibt bemerkenswert, daß es sich bei den ausgestorbenen Heuschrecken vorwiegend um große Arten handelt.

Danksagung

Kerstin Kind (Konstanz), Henrich Klugkist (Bremen) und Dr. Walter Schultz (Oldenburg) danke ich für die Diskussionen und Anmerkungen zum Manuskript. Das Niedersächsische Landesamt für Ökologie stellte Fundmeldungen von *St. stigmaticus* zur Verfügung (Melder: G. Grein, L. Frye & W. Dirks). Fam. Müller und die Bundeswehr gestatteten mir freundlicher Weise das Betreten ihrer Grundstücke.

Verfasser

Mike Herrmann

Universität Konstanz

Lehrstuhl f. Verhaltensbiologie

Postfach 5560 M657

D-78434 Konstanz

Literatur

- ALFKEN, J. D. (1906): Verzeichnis der bei Bremen und Umgebung aufgefundenen Geradflügler (Orthoptera genuina). - Abh. Naturw. Ver. Bremen 18: 301-309.
- ANT, H. (1971): Fundorte von *Stenobothrus stigmaticus* in Nordwestdeutschland. - Natur und Heimat 31: 18-20.
- BEHRENDS, H. (1994): Klimaatlas Weser-Ems. - BSH/NVN - Nat. spec. Report: 15, Wardenburg, 126 S.
- BERGER-LANDEFELDT, H. & H. SUKOPP (1965): Zur Synökologie der Sandtrockenrasen, insbesondere der Silbergrasflur. - Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 102: 41-98.
- BÖHME, W. (1989): Klimafaktoren und Artenrückgang am Beispiel mitteleuropäischer Eidechsen (Reptilia: Lacertidae). - Schriftenr. f. Landschaftspfl. u. Naturschutz 29: 195-202.

- BUCHWEITZ, M. (1993): Zur Ökologie der Rotflügeligen Schnarrschrecke (*Psophus stridulus* L. 1758) unter besonderer Berücksichtigung der Mobilität, Populationsstruktur und Habitatwahl. - Articulata 8(2): 39-62.
- BURKEY, T. V. (1989): Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. - Oikos 55: 75-81.
- CAUGHLEY, G. (1994): Directions in conservation biology. - J. Animal Ecology 63: 215-244.
- CLAUSNITZER, H.-J. (1994): Zur Ökologie der Heideschrecke *Gampsocleis glabra* (HERBST 1786) in der Heide. - Beitr. Naturk. Niedersachsen 47: 7-21.
- DETZEL, P. (1991): Ökofaunistische Analyse der Heuschreckenfauna Baden-Württembergs (Orthoptera). - Diss. Univ. Tübingen, Fak. Biol., 365 S.
- DIAMOND, J. M. (1975): The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. - Biol. Conserv. 7: 129-146.
- DUELLI, P. (1992): Mosaikkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft. - Verh. GfÖ 21: 379-383.
- DUIJM, M. (1969): Die Verbreitung der Feldgrille (*Gryllus campestris* L., Orthoptera) in den Niederlanden. - Ent. Ber. 29: 27-33.
- ELLENBERG, H. (1992): Ökologische Veränderungen in Biozönosen durch Stickstoffeintrag. - In: HENLE, K. & G. KAULE (Hrsg): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland, Ber. aus der ökol. Forschung Bd. 4: 75-90.
- FIFB (1993): Bedeutung von Isolation, Flächengröße und Biotopqualität für das Überleben von Tier- und Pflanzenpopulationen in der Kulturlandschaft am Beispiel von Trockenrasen. - Z. Ökol. Naturschutz 2: 58-60.
- FRANKEL, O. H. & M. E. SOULÉ (1981): Conservation and evolution, Cambridge University Press, Cambridge.
- FRANKLIN, I. R. (1980): Evolutionary change in small populations. - in: SOULÉ, M. E. & B. A. WILCOX (eds.): Conservation biology: an evolutionary ecological perspective. - Sinauer Ass., Sunderland, Mass., 135-149.
- GILPIN, M. & I. HANSKI (eds.) (1991): Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. - Academic Press, London.
- GREIN, G. (1990): Zur Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) in Niedersachsen und Bremen. - Inform.d. Naturschutz Nieders. 10: 133-196.
- GREIN, G. (1995): Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Heuschrecken. - Inform.d. Naturschutz Nieders. 15: 17-36.
- GRENZ, M. (1985): Die Heuschrecken im Landkreis Wesermarsch. - Unveröff. Gutachten für den Landkreis Wesermarsch.
- GRÜNITZ, K. (1992): Zur Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) in Bremen und der näheren Umgebung. - Abh. Naturw. Ver. Bremen 42: 23-40.
- HAESELER, V. (1985): Nord- und Ostfriesische Inseln als Reservate thermophiler Insekten am Beispiel der Hymenoptera Aculeata. - Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent. 4: 447-452.
- HANDKE, K. & U. HANDKE (1992): Zur Heuschreckenfauna eines Flussmarschen-Gebietes bei Bremen (Niedervieland und Ochtumniederung)(Saltatoria). - Abh. Naturw. Ver. Bremen 42: 65-86.
- HANSKI, I., T. PAKKALA, M. KUUSSAARI & L. GUANGCHUN (1995): Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. - Oikos 72: 21-28.
- HERRMANN, M. (1992): Die Heuschreckenfauna (Saltatoria) der Stadt Oldenburg (in Oldenburg) im Vergleich zum angrenzenden Umland. - Drosera '92: 155-170.

- HERRMANN, M. (1994): Einfluß von Flächengröße und Isolation auf die Präsenz von Grabwespen und Heuschrecken in Trockenbiotopen. - Diplomarbeit, Univ. Oldenburg, 63 S.
- HETZEL, W. (1957): Wiesenbewässerung und Agralandschaft des oldenburgischen Huntetales. - Veröff. d. nds. Amtes f. Landesplanung u. Statistik, Reihe A: Schriftenr. d. Wirtschaftswissenschaftlichen Ges. z. Studium Niedersachsens N.F. Bd. 39, 118 S., Bremen.
- HOVESTADT, T., J. ROESER & M. MÜHLENBERG (1991): Flächenbedarf von Tierpopulationen. - Ber. aus der ökol. Forschung 1: 1-277.
- INGRISCH, S. (1983a): Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken. - Dt. ent. Z. N.F. 30: 1-15.
- INGRISCH, S. (1983b): Veränderungen in der Orthopterenfauna von Hessen. - Verh. GfÖ 10: 193-200.
- JECKEL, G. (1984): Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sandrockenrasen (Sedo-Scleranthetea). - Phytocoenologia 12: 9-153.
- JÜRGENS, K. & G. REHDING (1992): Xerothermophile Heuschrecken (Saltatoria) im Hegau - Bestandsaufnahme von *Oedipoda germanica* und *Calliptamus italicus*. - Articulata 7: 19-38.
- KÖHLER, G. (1988): Zur Heuschreckenfauna der DDR. - Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden 16: 1-21.
- KÜCHENHOFF, B. (1994): Zur Verbreitung der Blauflügeligen Ödlandschrecke (*Oedipoda caerulea* L. 1758) im Kölner Raum. - Articulata 9(2): 43-53.
- LACHE, D. W. (1976): Umweltbedingungen von Binnendünen- und Heidegesellschaften im Nordwesten Mitteleuropas. - Scripta Geobot. 11, 96 S.
- LAUßMANN, H. (1993): Die Besiedlung neu entstandener Windwurfflächen durch Heuschrecken. - Articulata 8(1): 53-59.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967): The Theory of Island Biogeography. - Princeton University Press, Princeton, N. J., 203 p.
- MADER, H. J. (1980): Die Verinselung der Landschaft aus tierökologischer Sicht. - Natur u. Landschaft 55: 91-96.
- MADER, H. J. (1981): Untersuchungen zum Einfluß der Flächengröße von Inselbiotopen auf deren Funktion als Trittstein oder Refugium. - Natur u. Landschaft 56: 235-242.
- MADER, H. J. (1983): Warum haben kleine Inselbiotope hohe Artenzahlen? - Natur u. Landschaft 58: 367-370.
- MADER, H. J. (1990): Die Isolation von Tier- und Pflanzenpopulationen als Aspekt einer europäischen Naturschutzstrategie. - Natur u. Landschaft 65: 9-12.
- MARCHAND, H. (1953): Die Bedeutung der Heuschrecken und der Schnabelkerfen als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. - Beitr. Ent. N.F. 3: 116-162.
- MCCAULEY, D. E. (1993): Genetic consequences of extinction and recolonization in fragmented habitats. - in: KAREIRA, P. M., J. G. KINGSOLVER & R. B. HUEY (eds): Biotic interactions and global change. - Sinauer Ass., Sunderland, Mass. 217-233.
- MERKEL, E. (1980): Sandrockenstandorte und ihre Bedeutung für zwei "Ödland"-Schrecken der Roten Liste. - Schriftenr. Naturschutz u. Landschaftspfl. 12: 63-69.
- MÜHLENBERG, M. & W. WERRES (1983): Lebensraumverkleinerung und ihre Folgen für einzelne Tiergemeinschaften. - Natur u. Landschaft 58: 43-50.

- PETERS, G. (1970): Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. IV. Zur Ökologie und Geschichte der Populationen von *Lacerta v. viridis* (Laurenti) im mitteleuropäischen Flachland. - Beitr. Tierw. Mark. Potsdam 7: 49-119.
- PLAISIER, F. & C. RITZAU (1992): Beitrag zur Heuschreckenfauna des Landkreises Oldenburg (Insecta: Saltatoria). - Oldenb. Jb. 92: 315-329.
- QUENZEL, H. (1992): Ausprägungen anthropogener Klimaänderungen und ihre Auswirkung auf die Biosphäre. - Politische Studien, Sonderheft 2: 22-31.
- QUINN, J. F. & S. P. HARRISON (1988): Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. - Oecologia 75: 132-140.
- RABELER, W. (1947): Die Tiergesellschaften der trockenen Callunaheiden in Nordwestdeutschland. - Jahresber. Naturhist. Ges. Hannover: 357-375.
- RABELER, W. (1955): Zur Ökologie und Systematik von Heuschreckenbeständen nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften. - Mitt. flor. soz. Arbeitsgem. N.F. 5: 184-192.
- RAPP, J. (1994): Klimatrends in Deutschland und Europa. - Natur und Museum 124: 434-439.
- REMMERT, H. (1979): Grillen - oder wie groß müssen Naturschutzgebiete sein?. - Nationalpark 22: 6-9.
- REMMERT, H. (1985): Crickets in the sunshine. - Oecologia 68: 29-33.
- RITZAU, C. (1985): Neue Funde der Blauflügeligen Ödlandschrecke (*Oedipoda caerulescens* (L.)) in Bremen (Saltatoria: Acrididae). - Beitr. Naturk. Niedersachs. 38: 96-98.
- RITZAU, C. (1989): Die Heuschreckenfauna des Landkreises Ammerland (Insecta: Saltatoria). - Oldenb. Jb. 89: 325-335.
- SAMIETZ, J. & G. KÖHLER (1994): Mobilitätsuntersuchungen an zwei Feldheuschreckarten (Saltatoria) in Halbtrockenrasen Thüringens. - Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent. 9: 431-434.
- SCHAFFER, M. L. & F. B. SAMSON (1985): Population size and extinction: a note on determining critical population size. - Am. Naturalist 125: 144-152.
- SCHIEMENZ, H. (1969): Die Heuschreckenfauna mitteleuropäischer Trockenrasen. - Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden 25: 241-258.
- SCHLUMPRECHT, H. & W. VÖLKL (1992): Der Erfassungsgrad zoologisch wertvoller Lebensräume bei vegetationskundlichen Kartierungen. - Natur u. Landschaft 67: 3-7.
- SCHMIDT, G. H. (1970): Insekten als Indikatoren des Mikroklimas. - Naturwiss. u. Medizin, 7(35): 41-50.
- SCHMIDT, G. H. (1987): Adaption of Saltatoria to various climatic factors with regard to their survival in different geographical regions. - In: BACCHETTI, B. (ed.): Evolutionary Biology of Orthopteroid Insects. - Ellis Horwood Publ.: 550-565.
- SCHÖNE, H. & J. TENGÖ (1992): Insolation, Air Temperature and Behavioural Activity in the Digger Wasp *Bembix rostrata* (Hymenoptera: Sphecidae). - Ent. Gener. 17: 259-264.
- SCHÜTTE, H. (1913): Die Tierwelt unseres Landes. - In: SCHWECKE, W., W. v. BUSCH & H. SCHÜTTE (Hrsg): Heimatkunde des Herzogtums Oldenburg: 250-289, Nieders.-V., Schünemann, Bremen.
- SCHWENNESEN, C. (1993): Die Arthropodafauna trockener Straßenränder im Vergleich zu großflächigen Sandtrockenrasen. - Faun.-Ökol. Mitt. Suppl. 15: 65-100.
- SIMBERLOFF, D. S. (1988): The contribution of population and community biology to conservation science. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 473-511.
- SIMBERLOFF, D. S. & L. G. ABELE (1976): Island biography theory and conservation practice. - Science 191: 285-286.

- SOULÉ M. E. (1987): Viable Populations for Conservation (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, 189 p.
- SZIJJ, J. (1985): Ökologische Einnischung der Saltatoria im Artland (Niedersachsen) und ihre Verwendung für naturschützerische Wertanalyse. - Dtsch. ent. Z., N.F. 32: 265-273.
- TISCHLER, W. (1993): Einführung in die Ökologie. - 4. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 528 S.
- TRAUTNER, J. & A. SIMON (1993): Maßnahmen zum Schutz des Kleinen Heidegrashüpfers *Stenobothrus stigmaticus* (RAMBOUR, 1838) an einer isolierten Fundstelle bei Heilbronn / Bad.-Württ. - Articulata 8(2): 63-67.
- VÖLKL, W. (1991): Besiedlungsprozesse in kurzlebigen Habitaten: Die Biozönose von Waldlichtungen. - Natur u. Landschaft 66: 98-102.
- WEBB, N. R. & J. A. THOMAS (1994): Conserving insect habitats in heathland biotops: a question of scale. - In: EDWARDS, P. J., R. M. MAY & N. R. WEBB (eds.): Large scale ecology and conservation biology. - Blackwell scientific publ., Oxford: 129-151.
- WEIDNER, H. (1938): Die Gerafflügler (Orthopteroidea und Blattoidea) der Nordmark und Nordwestdeutschlands. - Verh. Ver. naturwiss. Heimatforsch. 26: 25-65.
- WILCOVE, D. S., C. H. MCLELLAN & A. P. DOBSON (1986): Habitat fragmentation in the temperate zone. - In: SOULÉ, M. E. (ed): Conservation Biology, Sinauer Ass., Sunderland, Mass., 237-256.
- WINGERDEN, W. K. R. E. van, W. BONGERS, F. CANNEMEIJER & J. C. M. MUSTERS (1993): Zum Einfluß der Temperatur auf den Jahreszyklus von *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) in ungedüngten und schwach gedüngten Grasflächen. - Articulata 8(1): 61-75.