



## Weiter verbreitet als bisher bekannt – der Südalpen-Grashüpfer *Chorthippus eisentrauti* (Ramme, 1931) nördlich des Alpenhauptkammes

Inge Illich<sup>1</sup> | Brigitte Gottsberger<sup>2</sup> | Thomas Zuna-Kratky<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Haus der Natur, Museum für Natur und Technik, Museumsplatz 5, 5020 Salzburg, Österreich

<sup>2</sup>Universität Wien, Department für Botanik und Biodiversitätsforschung, Rennweg 14, 1030 Wien, Österreich

<sup>3</sup>Lange Gasse 58/20, 1080 Wien, Österreich

Korrespondenz: Thomas Zuna-Kratky; E-Mail: office@zuna-kratky.at  
eingereicht: 23.10.2023; akzeptiert: 30.10.2023

### Abstract

**Disjunct occurrence of Eisentraut’s Bow-winged Grasshopper *Chorthippus eisentrauti* (Ramme, 1931) (Orthoptera: Acrididae) also north of the alpine main ridge.** It is well documented, that *Chorthippus eisentrauti* is endemic to the southern parts of the Central European Alps. However, during the last decade populations of grasshoppers with features of *C. eisentrauti* were also found along the northern ridge of the Alps amidst the large area of its closest relative, the Bow-winged Grasshopper *C. biguttulus*. To assess the status of these disjunct populations, individuals of both species as well as of the Common Field Grasshopper *C. brunneus* were collected and measured and their songs were recorded from over 25 mountain ranges in the Northern Limestone Alps as well as from the “traditional” sites south of the alpine main ridge. Morphological parameters (ratio of the width of costal- to subcostal field, wing length, width of the head) and song parameters (length and number of verses) did not differ between the populations north and south of the alpine ridge, but showed significant differences to *C. biguttulus* and *C. brunneus* from the same mountains. The habitats of *C. eisentrauti* are typically steep, sun exposed limestone cliffs and scree fields with very sparse vegetation, where only few other species of Orthoptera occur syntopically. They differ markedly from the ones occupied by *C. biguttulus*. We conclude, that *C. eisentrauti* is therefore well established in the northern parts of the Alps and that colonization came from glacial refuges at the southern and northeastern edge of the ice-shield prior to *C. biguttulus*. This widespread species reached these areas later and

forced *C. eisentrauti* to retreat to its small isolated habitats too extreme to be inhabited by its sibling species. Differences in habitat choice and song preserved the status of the sister species despite the known potential of hybridization.

**Keywords:** bioacoustics, *Chorthippus biguttulus*-group, glacial refuges, morphology

## Zusammenfassung

Der Südalpen-Grashüpfer *Chorthippus eisentrauti* weist ein gut belegtes endemisches Verbreitungsareal am südlichen Rand der Alpen auf. In den letzten Jahren häuften sich jedoch Nachweise von Heuschreckenpopulationen nördlich des Alpenhauptkammes inmitten des Areals des nahe verwandten Nachtigall-Grashüpfers *Chorthippus biguttulus*, die Merkmale von *C. eisentrauti* zeigen. Zur Klärung des Artstatus dieser Populationen wurden an über 25 Gebirgsstöcken der Nördlichen Kalkalpen sowie an vier Regionen aus dem bekannten Areal südlich des Alpenhauptkammes Individuen von *C. eisentrauti* sowie von sympatrisch vorkommenden *C. biguttulus* und *C. brunneus* gesammelt und vermessen sowie Gesangsaufnahmen angefertigt. Die Vermessung morphologischer Merkmale (Verhältnis zwischen Costal- und Subcostalfeldbreite, Flügellänge, Kopfbreite) sowie von Gesangsparametern (Verslänge und Versanzahl) zeigte, dass sich die am Nordrand der Alpen vorkommenden *C. eisentrauti* in allen Parametern (mit Ausnahme der Flügellänge) nicht von denen im Süden unterscheiden, beide Populationen jedoch durchwegs signifikante Unterschiede zu dem nächstverwandten *C. biguttulus* zeigen. Auch die Habitatnische, mit der Bevorzugung sonnenexponierter Rohbodenstandorte wie vegetationsarmer Kalkfelswände durch *C. eisentrauti*, zeigte deutliche Unterschiede, sodass syntope Vorkommen der beiden Arten hier eine Ausnahme darstellen. Diese extremen Lebensräume von *C. eisentrauti* erwiesen sich als sehr artenarm mit durchschnittlich nur drei syntop vorkommenden Heuschreckenarten. Die in den Nördlichen Kalkalpen vorkommenden Populationen sind somit offensichtlich Folge von zwischen- oder nacheiszeitlichen Besiedlungen des gesamten Ostalpenbogens durch *C. eisentrauti* aus Refugialgebieten am Süd- bzw. Nordostrand der Alpen. Dieser wurde durch die später erfolgte Ausbreitung des euryöken *C. biguttulus* auf mikroklimatisch extreme Standorte in den steilen sonnenexponierten Felswänden der Kalkalpen abgedrängt. Die unterschiedliche Habitatbindung sowie signifikante Unterschiede im Gesang sichern den Artstatus von *C. eisentrauti* inmitten des Areals des nächstverwandten *C. biguttulus* dauerhaft ab, sodass diese Reliktorkommen bis in die heutige Zeit Bestand hatten.

**Schlüsselwörter:** Bioakustik, *Chorthippus biguttulus*-Gruppe, Eiszeitrefugien, Morphologie

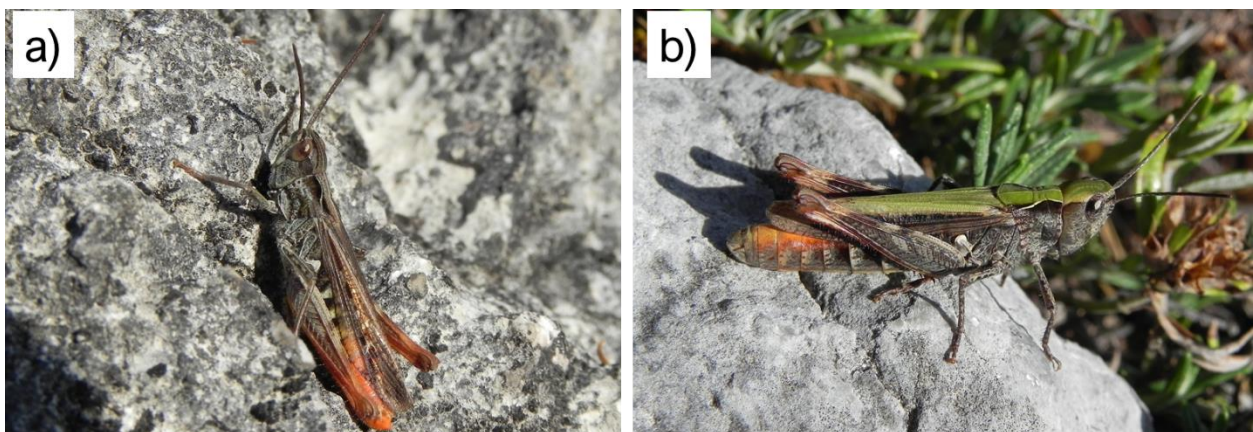
---

## Einleitung

Die *Chorthippus biguttulus*-Gruppe enthält eine ganze Anzahl recht junger, nah verwandter Arten, die eine entsprechend große Variationsbreite zeigen und sich durch morphologische Merkmale nicht immer eindeutig unterscheiden (Ingrisch 1995) und auch mit dem Vergleich mitochondrialer DNA nicht sicher auftrennen

lassen (Hawlitschek et al. 2017). Neben der Morphologie spielt bei der Zuordnung der Arten der Gesang eine wesentliche Rolle (Perdeck 1957, Ragge et al. 1990, Ingrisch 1995, Sirin et al. 2010, Vedenina & Mugue 2011, Tarasova et al. 2021). Zudem können etliche Vertreter dieser Artengruppe sowohl im Labor (Helvesen & Helversen 1975, Ingrisch & Bassangova 1995, Gottsberger & Mayer 2007, 2019, Hochkirch & Lemke 2011) als auch im Freiland (Ragge 1976, Bridle & Butlin 2002, Malkmus 2003, Kleukers et al. 2004, Saldamando et al. 2005, Nolen et al. 2020) unter Bildung reproduktionsfähiger Nachkommen hybridisieren. *Chorthippus biguttulus*, *C. brunneus* und *C. mollis* sind in dieser Artengruppe im Freiland reproduktiv jedoch weitestgehend isoliert (Helvesen & Helversen 1994). Der öfter in Frage gestellte Artstatus von *C. eisentrauti* (Abb. 1; Ragge et al. 1990, Ingrisch & Bassangova 1995, Cremer et al. 1998, Malkmus 2003) konnte durch neueste genetische Untersuchungen auf Basis von Kern-DNA jedoch bestätigt werden (Hawlitschek et al. 2022, Schmidt et al. under review mit Belegtieren aus unserem Untersuchungsgebiet in Kärnten und Berchtesgaden), wobei *C. biguttulus* als nächst verwandtes Taxon identifiziert wurde.

*Chorthippus eisentrauti* gilt im Gegensatz zum wesentlich weiter verbreiteten *C. biguttulus* als Endemit des südlichen Alpenrandes, der lediglich in fünf europäischen Ländern vorkommt (Zuna-Kratky et al. 2016). Sein Hauptverbreitungsgebiet zerfällt aktuell in drei getrennte Teilareale, die im Westen die Haute-Alpes zwischen Frankreich und Italien (Voisin 2003), im zentralen Bereich das Val d’Aosta, Graubünden und Tessin in Italien und der Schweiz (Baur & Roesti 2006), und im Osten die Südalpen von Italien, Österreich und Slowenien von der Brennerfurche ostwärts bis zum Triglav umfassen und nordwärts bis in den Salzburger Lungau reichen (Koschuh 2012, Massa et al. 2012, Illich 2017). Die von Ramme (1931) für die Artbeschreibung herangezogenen Belegtiere sammelte Martin Eisentraut am Pressegger See in den Kärntner Südalpen.



**Abb. 1:** Südalpen-Grashüpfer *Chorthippus eisentrauti* (links Männchen, rechts Weibchen) mit charakteristischer, intensiv roter Färbung des Abdomens und der Hinterschienen sowie – beim Männchen – gut erkennbaren Flügelmerkmalen (Tennengebirge, Achselkogel/Salzburg, 1.340 m ü. N. N.). Foto: I. Illich.

**Fig. 1:** Eisentraut’s Bow-winged Grasshopper *Chorthippus eisentrauti* (male left, female right) from a population north of the alpine main ridge (Tennengebirge, Achselkogel/Salzburg, 1.340 m a. s. l.), showing typical coloration and wing characteristics. Photo: I. Illich.

Davon deutlich abgesetzt liegen einige unpublizierte Belege und Beobachtungsmeldungen von der Nordseite der Alpen vor, die in Landmann & Zuna-Kratky (2016) bzw. bei Illich (2017) mit Vorbehalt dieser Art zugerechnet wurden, während andere Autoren ein Vorkommen nördlich des Alpenhauptkammes als zweifelhaft ansehen (z. B. Schlumprecht & Waeber 2003 zu einem Vorkommen bei Berchtesgaden aus Harz 1957, Ingrisch & Bassangova 1995). Koschuh (2012) veröffentlichte als erster seine Nachweise eines isolierten Vorkommens von *C. eisentrauti* am nordöstlichen Rand des Verbreitungsgebietes aus den Eisenerzer Alpen und dem Hochschwab in der Obersteiermark.

Im Zuge der jahrzehntelangen orthopterologischen Kartiertätigkeit der Erstautorin in den Ostalpen wurden vor allem in den Salzburger Kalkhochalpen an mehreren Standorten Individuen von „vermeintlichen“ *C. biguttulus* nachgewiesen, die optisch und akustisch aber nicht alle charakteristischen Merkmale dieser Art aufwiesen (Illich 2017). Daraus ergab sich die Frage, ob *C. eisentrauti* auch auf der Nordseite der Alpen an entsprechenden Standorten vorkommt oder aber ob es sich bei diesen Individuen um eine Ökomorphe von *C. biguttulus* handelt. Dass es im Gebirge speziell bei *C. biguttulus* und seinen Verwandten zu starker Variabilität bei Aussehen und Gesang kommen kann, belegen die Untersuchungen von Ingrisch (1995) und Ingrisch & Pavicévic (2012) sowie die genetischen Untersuchungen von Ustinova et al. (2006), die zeigen, dass Populationen von *C. biguttulus* generell eine hohe Variabilität aufweisen.

Ziel der vorliegenden Untersuchung aus den österreichischen Kalkalpen ist es zu klären, ob die hier auf klar abgrenzbaren Sonderstandorten vorkommenden *Chorthippus*-Populationen anhand morphologischer Merkmale sowie anhand der Gesangsstruktur *C. biguttulus* oder *C. eisentrauti* oder keiner der beiden Arten sicher zugeordnet werden können. Im Speziellen möchten wir dabei überprüfen, welche der drei folgenden Hypothesen zutrifft:

(1) Die Populationen in den Nördlichen Kalkalpen stellen Ökomorphen von *C. biguttulus* dar, die sich anhand der Lebensraumpräferenz, nicht jedoch anhand morphologischer und gesanglicher Merkmale von den hier in tieferen Lagen vorkommenden *C. biguttulus*-Populationen unterscheiden.

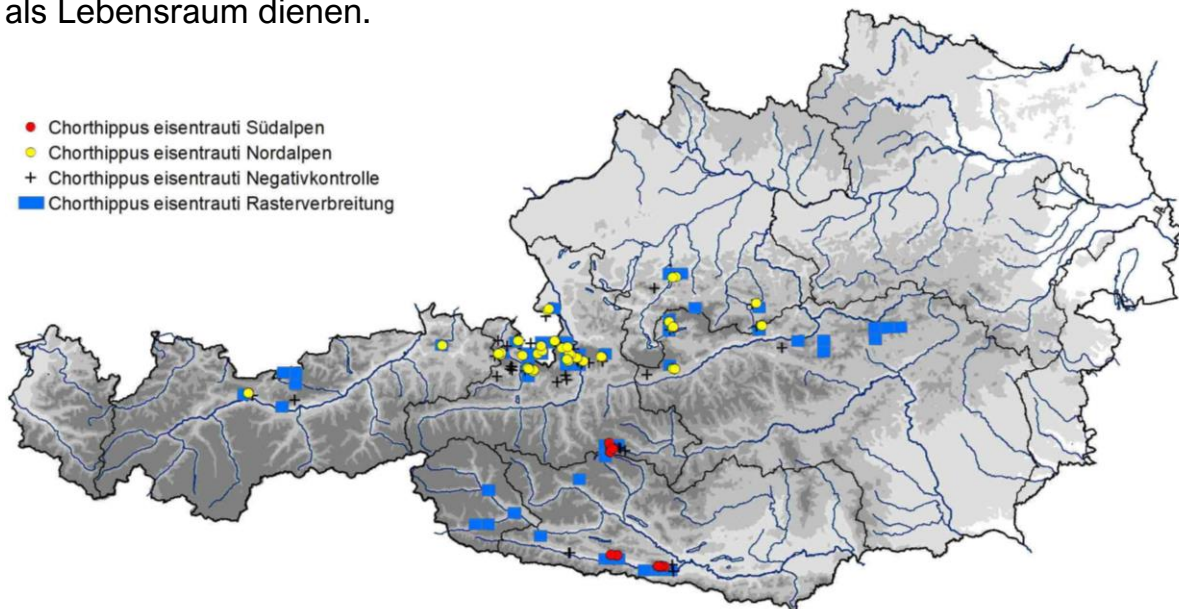
(2) Die Populationen in den Nördlichen Kalkalpen sind Reliktpopulationen von *C. eisentrauti* aus postglazialen oder interglazialen Zeiträumen mit weiterer Verbreitung dieser Art, die sich anhand der untersuchten Merkmale klar von den hier vorkommenden *C. biguttulus*-Populationen, nicht aber von *C. eisentrauti*-Populationen aus den Südalpen unterscheiden.

(3) Die Populationen in den nördlichen Kalkalpen können anhand ihrer Merkmale nicht eindeutig einer der beiden Arten zugerechnet werden, sondern stellen Übergangsformen dar, die belegen könnten, dass die Differenzierung der beiden Arten *C. biguttulus* und *C. eisentrauti* hier noch nicht abgeschlossen ist (ähnlich wie in Teilen des Schweizer Areals, Ingrisch 1995).

## Material und Methoden

### Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich über große Teile der österreichischen Ostalpen und umfasst einerseits die südlich des Alpenhauptkammes gelegenen unstrittigen Vorkommen von *C. eisentrauti* in Kärnten (Gailtaler Alpen, Dobratsch) und dem Salzburger Lungau, andererseits die Nördlichen Kalkalpen vom Tiroler Inntal im Westen bis zum Sengsengebirge im Osten, inklusive der in Bayern gelegenen Berchtesgadener Alpen (Abb. 2). Der Schwerpunkt der Erhebungen lag im Salzburger Lungau sowie in den mit ihren steilen, schroffen Felswänden aus den Talniederungen aufragenden Salzburger Kalkhochalpen. Das Untersuchungsgebiet umfasst durchwegs montane bis subalpine Lebensräume, die durch jahrhundertelange menschliche Nutzung – Grünlandnutzung und Forstwirtschaft in den tieferen Lagen, Almwirtschaft in den höheren Lagen – geprägt sind. Innerhalb dieses Kulturlandes finden sich isolierte, felsdominierte Sonderstandorte, die für die menschliche Nutzung ungeeignet sind, wohl aber bestimmten Heuschreckenarten als Lebensraum dienen.



**Abb. 2:** Nachweise von *Chorthippus eisentrauti* inklusive der bisher mit Vorbehalt dieser Art zugerechneten Funde in den nördlichen Ostalpen in Österreich nach Daten der ARGE Heuschrecken Österreichs (Illich 2017 ergänzt – blaue Rasterfelder) sowie die Verteilung der für die vorliegende Analyse gesammelten Belegexemplare bzw. Tonaufnahmen, getrennt nach Vorkommen südlich (rot) und nördlich (gelb) des Alpenhauptkammes, inklusive Negativnachweise.

**Fig. 2:** Distribution of *Chorthippus eisentrauti* in Austria (blue – data from ARGE Heuschrecken Österreichs and Illich 2017) and location of the sampled material for this study south (red dots) and north (yellow dots) of the alpine main ridge.

### Klima und Geologie

Aufgrund der markanten West-Ost-Ausdehnung der bis auf über 3.800 m Seehöhe aufsteigenden Ostalpen sowie des ausgeprägten Geländereiefs sind die klimatischen Bedingungen im Untersuchungsgebiet sehr unterschiedlich. Das aus der

Literatur bekannte Areal von *C. eisentrauti* südlich des Alpenhauptkammes ist gekennzeichnet durch eine weitgehende Abschirmung vor feuchten atlantischen Luftmassen, die über die in Mitteleuropa vorherrschenden Westwetterlagen eindringen und vorwiegend nördlich der zentralalpiner Erhebungen abregnen. Dementsprechend liegen die mittleren Jahresniederschläge im Süden des Untersuchungsgebietes teilweise deutlich unter 1.000 mm (z. B. entlang des Drautals), während in den Nordstaulagen der Hohen Tauern oder im Dachsteingebiet deutlich über 2.000 mm Niederschlag im Jahr fallen. Die südlich des Alpenhauptkammes gelegenen Vorkommen zeichnen sich somit durch ein kontinentaleres Klima mit geringeren Niederschlägen und höheren Temperaturen vor allem im Sommerhalbjahr aus. Regional bestehen jedoch auch im Norden, konkret im Oberinntal, vergleichbare klimatische Bedingungen, während in den Südalpen mit dem Einfluss des adriatisch-submediterranen Klimaregimes durch Stauregenlagen der Adriatiedruckgebiete regional ebenfalls hohe Niederschläge, besonders in den Hochlagen der Karnischen Alpen, üblich sind. Es handelt sich somit im Untersuchungsgebiet um ein Areal mit sehr unterschiedlichen klimatischen Bedingungen, wodurch dem Vorkommen kleinklimatischer Sondersituationen für das großräumige Auftreten des als wärmeliebend geltenden *C. eisentrauti* besondere Bedeutung zukommt.

Der geologische Untergrund im Untersuchungsgebiet ist hingegen weitaus homogener. Sämtliche Untersuchungsstandorte nördlich des Alpenhauptkammes sind den Nördlichen Kalkalpen zuzurechnen, die vorwiegend aus Kalken und Dolomit mit markanten, teils schroffen und sehr wasserarmen Kalkstöcken aufgebaut sind. Auch der überwiegende Teil der südalpinen Vorkommen liegt in den Kalkstöcken der Südlichen Kalkalpen. Lediglich das isolierte Vorkommen im Salzburger Lungau gehört geologisch zum Kristallin des Tauernfensters.

### **Verteilung der Nachweise auf die einzelnen Gebirgsstöcke**

Neben der Dokumentation von Gesängen und Belegtieren im klassischen Verbreitungsareal des *C. eisentrauti* südlich des Alpenhauptkammes wurde gezielt an geeignet erscheinenden Gebirgsstöcken der Nördlichen Kalkalpen nach Tieren mit Merkmalen dieser Art gesucht. Dabei wurden anhand von Luftbildern felsdominierte Standorte in den Kalkalpen ausgemacht und diese dann je nach Erreichbarkeit begangen. Aufgrund der Steilheit und der exponierten Lage im weglosen Gelände waren viele dieser Areale schwierig zu durchforschen. Parallel dazu wurden aus den angrenzenden Lebensräumen auch Individuen von *C. biguttulus* sowie *C. brunneus* für Vergleichszwecke erfasst.

Die Gebirgsstöcke wurden schwerpunktmäßig von 2016 bis 2022 beprobt, die ersten Aufnahmen erfolgten aber bereits 1999. Tabelle 1 informiert über die Anzahl der jeweils vermessenen Belegtiere sowie der Gesangsaufnahmen, die räumliche Verteilung der Standorte ist in Abb. 1 ersichtlich. Es wurden insgesamt 27 Gebirgsstöcke der Ostalpen mit einem Schwerpunkt im Bundesland Salzburg beprobt.

**Tabelle 1:** Verteilung der Belegtiere (Männchen) bzw. Gesangsaufnahmen von Tieren mit Merkmalen von *C. eisentrauti* (eis\_S – südlich bzw. eis\_N – nördlich des Alpenhauptkammes) sowie der nahestehenden Arten *C. biguttulus* und *C. brunneus* auf die untersuchten Gebirgsstöcke (siehe Abb.), getrennt nach vermessenen Belegtieren und Gesangsaufnahmen. T – Tirol, S – Salzburg, BGL – Berchtesgadener Land, Bayern, OÖ – Oberösterreich, ST – Steiermark. \* - Taxon hier nachgewiesen, aber keine Vermessung oder Gesangsaufnahme durchgeführt. 0 – Negativnachweis.

**Table 1:** Number of collected specimen (males) and recorded songs of individuals of *C. eisentrauti* north (eis\_N) and south (eis\_S) of the main alpine ridge and of *C. biguttulus* and *C. brunneus* in the different mountain ranges (see also Fig. 2). \* - species found but not collected, 0 – species not present.

| Gebirge  | N Flügelvermessungen |            |            | Gesang    |           |           |           |
|--|----------------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|  | eis_S                | eis_N      | big        | brun      | eis_S     | eis_N     | big       |
| <b><u>Nördlich Alpenhauptkamm</u></b>                            |                      |            |            |           |           |           |           |
| Mieminger Gebirge, Arzbergklamm, Telfs/T                         |                      | 8          | 4          | 2         |           | 2         |           |
| Nordkette, Hafelekar/T   |                      | 0          | 0          |           |           | 0         |           |
| Wilder Kaiser/T  |                      |            | *          |           |           | 1         | 4         |
| Reiter Alpe, Unken/S   |                      |            | 1          | 1         |           |           |           |
| Berchtesgadener Alpen/BGL  |                      | 16         | 8          | *         |           | 6         |           |
| Hochstaufen/BGL  |                      |            |            | *         |           |           |           |
| Untersberg/S   |                      | 10         |            |           |           | 5         |           |
| Göll/S   |                      | 14         | 2          |           |           | 3         |           |
| Loferer Steinberge/S   |                      | 10         | 16         |           |           | 2         | 2         |
| Leoganger Steinberge/S   |                      |            | 8          | 1         |           |           |           |
| Steinernes Meer/S  |                      | 20         | 7          | 2         |           | 4         | 2         |
| Hochkönig/S  |                      |            | 3          |           |           |           |           |
| Hagengebirge/S   |                      | 23         | 1          | 3         |           | 2         |           |
| Tennengebirge/S  |                      | 69         | 25         | 6         |           | 18        | 5         |
| Gosaukamm/S  |                      |            | *          | *         |           |           |           |
| Dachstein, Ramsau, Filzmoos/ST, OÖ                               |                      |            | 4          | 5         |           |           |           |
| Kemetgebirge, Stoderzinken/ST                                    |                      | 9          |            |           |           | 6         | 3         |
| Totes Gebirge, Loser, Trisselwand/ST                             |                      | 13         | 1          |           |           | 6         | 2         |
| Höllengebirge/OÖ   |                      |            | *          |           |           |           |           |
| Traunstein/OÖ  |                      | 5          |            |           |           | 8         |           |
| Sengsengebirge, Windischgarsten/OÖ                               |                      | 8          |            |           |           | 3         | 2         |
| Ennstaler Alpen/Pyhrngas/OÖ                                      |                      | 2          |            |           |           | 4         | 1         |
| Gesäuse, Kaibling/ST   |                      |            | *          |           |           |           |           |
| <b><u>Südlich Alpenhauptkamm</u></b>                             |                      |            |            |           |           |           |           |
| Hohe Tauern/Lungau, Schrovinscharte, Rotgülden, Jedl /S          | 42                   |            | 18         | 3         | 4         |           | 1         |
| Dobratsch/K  | 32                   |            | 3          | 2         | 7         |           | 1         |
| Untere Gailtaler Alpen, Pressegggen, Seeblickfelsen, Spitzegel/K | 19                   |            | 2          | 2         |           |           |           |
| Oberes Gailtal, Gailtaler Alpen, Reisach/K                       |                      |            | 4          | 5         |           |           |           |
| <b>Anzahl gesamt</b>   | <b>93</b>            | <b>207</b> | <b>107</b> | <b>32</b> | <b>11</b> | <b>70</b> | <b>23</b> |

## Probennahme und Gesangsdokumentation

Im Zuge der Begehungen wurde versucht, das Vorkommen von Taxa der *C. biguttulus*-Gruppe durch visuelle und akustische Nachsuche möglichst vollständig zu erfassen. Dies betrifft die Arten *C. biguttulus*, *C. brunneus* und *C. eisentrauti*. *Chorthippus mollis* – die vierte Art dieser Gruppe aus den Ostalpen – fehlte im Untersuchungsgebiet zur Gänze. Im Falle einer ausreichend hohen Gesangsaktivität wurden bei einer Temperatur von etwa 20 bis 25° C direkt vor Ort Tonbandaufnahmen der Spontangesänge der Männchen angefertigt. Dafür war ein TASCAM Linear PCM Recorder DR-05, Version 2 im Einsatz. Die Aufnahmen wurden in das Audacity-Audio Bearbeitungsprogramm Version 2.3.2 auf den Computer übertragen und als Datei gespeichert. An jedem Standort wurden charakteristische Vertreter der hier vorkommenden Taxa fotografiert und soweit möglich auch gesammelt, wobei besonderes Augenmerk auf Männchen mit Merkmalen von *C. eisentrauti* gelegt wurde. Diese wurden anschließend präpariert, um morphologische Merkmale vermessen werden konnten. Die Belegtiere befinden sich in der Orthopterologischen Sammlung des Hauses der Natur, Museum für Natur und Technik in Salzburg. Zusätzlich wurden an allen Standorten mit Vorkommen von Individuen mit *C. eisentrauti*-Merkmalen auch die anderen hier vorkommenden Heuschreckenarten dokumentiert, um die Vergesellschaftung dieser Art zu charakterisieren.

## Morphologische Parameter

Zur Unterscheidung der einzelnen Taxa in der *C. biguttulus*-Gruppe können verschiedenste morphologische Parameter herangezogen werden (Ragge & Reynolds 1988, Ingrisch 1995, Willemse et al. 2009, Tarasova et al. 2021). Die Auswahl der hier gewählten Parameter bezog sich in erster Linie auf die Beschreibung von Ramme (1931, 1941) bzw. Hölzel (1955) welche bei *C. eisentrauti* neben der meist bunteren Färbung die Körpergröße, die längeren Fühler sowie die Form der Elytren und das allmählich erweiterte Subcostalfeld und den auffallend dicken Kopf als Unterscheidungsmerkmal gegenüber *C. biguttulus* nennen.

Folgende morphologische Parameter wurden bei den zu überprüfenden Individuen der *C. biguttulus*-Gruppe gemessen: Die Breite des Costal- und Subcostalfeldes (an der breitesten Stelle des Vorderflügels gemessen) und das daraus resultierende Verhältnis, die Länge des Vorderflügels und die Kopfbreite.

Bei der Präparation der Individuen wurde zumeist der rechte Vorder- und Hinterflügel des Männchens abgespreizt und mit einem Spannstreifen fixiert. Dabei wurde das oftmals etwas aufgewölbte Subcostalfeld flachgedrückt, sodass eine korrekte Vermessung möglich war. Durch die Microscope Camera Software Leica LAS EZ wurde jeweils ein Foto vom Flügel angefertigt. Anhand dieser Aufnahme wurde die Flügellänge sowie die Breite des Costal- und Subcostalfeldes an der breitesten Stelle des Deckflügels vermessen. Der Index wurde durch Division von Costalfeldbreite durch Subcostalfeldbreite ermittelt. Die Breite des Kopfes wurde von oben gesehen an seiner breitesten Stelle als Abstand von Gena zu Gena



(Wange) ermittelt. Die Vermessungen erfolgten mittels eines Leica MZ 6 Stereo Lichtmikroskopes mit einem Messokular 10x/21 B mit Kreuzlinie Mikrometer Lineal (x-Achse Fadenkreuz).

## Gesangsanalysen

Die Gesänge (vorliegend als .wav files) wurden manuell mit einem Macintosh Computer in einem in Python 3 geschriebenen Programm (Wolfram Schulze, Univ. Bayreuth) vermessen. Um Störgeräusche zu minimieren wurden die Aufnahmen für die visuelle Darstellung vom Programm hochpass-gefiltert (Grenzfrequenz 6,5 kHz). Es wurden jeweils die Verlängen, Verspausen und Gesangspausen vermessen. Für die Analysen wurden die besonders aussagekräftigen Verlängen (vgl. Ingrisch 1995) und die Anzahl an Versen ausgewertet.

## Statistische Tests

Die Unterschiede in den morphologischen Parametern zwischen den untersuchten Taxa wurden mittels Kruskal-Wallis One Way Analysis of Ranks auf Signifikanz geprüft, im Falle der Seehöhenverteilung sowie des Artenreichtums syntoper Arten mittels Mann-Whitney Rank Sum Test. Korrelationen zwischen den Messwerten sowie mit der Seehöhe wurden mittels Pearson Product Moment Correlation ermittelt. Da bei den Gesangsaufnahmen am selben Individuum mehrere Verse gemessen und auch am selben Standort zum Teil mehrere Individuen aufgenommen und ausgewertet wurden, könnte es Pseudoreplikation bzw. stochastische Abhängigkeiten geben. Für die statistische Auswertung wurde daher ein mixed model, mit Taxon als fixed effect und Individuum und Ort als random factor im Programm JAMOVI (The jamovi project 2023) gerechnet. Da die Datenverteilung der Zielvariablen „Verlänge“ rechts-schief ist, wurde für die statistische Analyse eine sqrt- und dann eine Box-Cox-Transformation durchgeführt. Somit wurden die Voraussetzungen für ein Mixed Model mit Gauss-Verteilung erfüllt (linearer Q-Q-Plot, Normalverteilung der Residuen).

## Ergebnisse

### Morphologische Merkmale

Die Ergebnisse der Messungen für das Verhältnis der Costal- zur Subcostalfeldbreite zeigt Tabelle 2. *Chorthippus biguttulus* wies dabei das engste, *C. brunneus* das weiteste Verhältnis auf, während die beiden *C. eisentrauti*-Gruppen mit sehr ähnlichen Werten dazwischen lagen. Die Messwerte der beiden *C. eisentrauti*-Gruppen unterschieden sich nicht signifikant voneinander, wichen aber signifikant von *C. biguttulus* und *C. brunneus* ab (Tabelle 3, Abb. 3). Die Verhältniswerte überlappten sich jedoch deutlich bei *C. eisentrauti* und *C. biguttulus* (Abb. 3).

Die beiden gemessenen Feldbreiten (Costal- und Subcostalfeld) waren bei allen Gruppen positiv miteinander korreliert, bei der *C. eisentrauti*-Gruppe besonders eng ( $r = 0,989$  bei „Süd“ und  $r = 0,982$  bei „Nord“, jeweils hoch signifikant). Die

Seehöhe des jeweiligen Vorkommens spielte für das gemessene Verhältnis von Costal- zu Subcostalfeld bei keiner der Arten eine Rolle.

**Tabelle 2:** Statistische Parameter der Werte von Costal- zu Subcostalfeldbreiten-Verhältnis, Flügellänge sowie Kopfbreite bei *C. eisentrauti* (getrennt nach Vorkommen nördlich und südlich des Alpenhauptkammes) sowie *C. biguttulus* und *C. brunneus*. SD = Standardabweichung, n = Stichprobe.

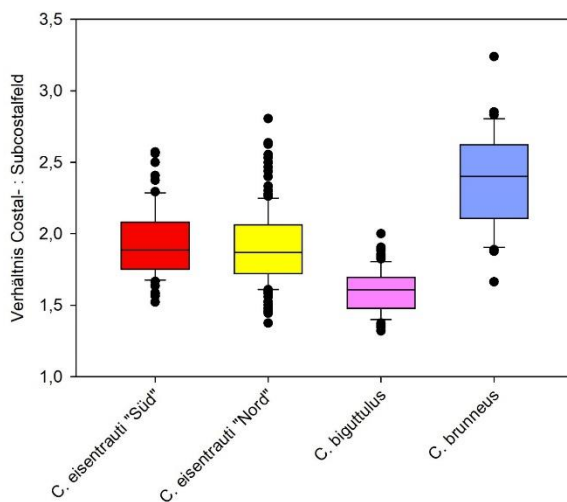
**Table 2:** Statistical parameters of the ratio width of costal- to subcostal-field, wing length and width of head for the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). SD = standard deviation, n = replicates.

| Art                                 | Mittelwert | Median | SD   | Min / Max     | n   |
|-------------------------------------|------------|--------|------|---------------|-----|
| <b>Costal-/Subcostalfeld-Breite</b> |            |        |      |               |     |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"         | 1,93       | 1,88   | 0,23 | 1,52 / 2,57   | 97  |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord"        | 1,91       | 1,87   | 0,26 | 1,38 / 1,87   | 203 |
| <i>C. biguttulus</i>                | 1,60       | 1,61   | 0,16 | 1,32 / 2,00   | 107 |
| <i>C. brunneus</i>                  | 2,39       | 2,40   | 0,34 | 1,66 / 3,24   | 32  |
| <b>Flügellänge (mm)</b>             |            |        |      |               |     |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"         | 13,84      | 13,80  | 0,67 | 12,10 / 15,40 | 94  |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord"        | 13,49      | 13,45  | 0,65 | 12,00 / 15,40 | 202 |
| <i>C. biguttulus</i>                | 13,32      | 13,40  | 0,69 | 11,50 / 15,00 | 97  |
| <i>C. brunneus</i>                  | 15,40      | 15,50  | 0,54 | 14,60 / 16,10 | 7   |
| <b>Kopfbreite (mm)</b>              |            |        |      |               |     |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"         | 2,82       | 2,80   | 0,13 | 2,40 / 3,00   | 52  |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord"        | 2,90       | 2,90   | 0,12 | 2,70 / 2,90   | 26  |
| <i>C. biguttulus</i>                | 2,54       | 2,55   | 0,12 | 2,30 / 2,55   | 52  |

**Tabelle 3:** Signifikanz der Unterschiede in den Parametern Costal- zu Subcostalfeldbreiten-Verhältnis, Flügellänge sowie Kopfbreite zwischen den untersuchten Taxa. p = Irrtumswahrscheinlichkeit; n. s. = Unterschied nicht signifikant.

**Table 3:** Significance of the differences of the ratio width of costal- to subcostal-field, wing length and width of head between the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). p = significance; n. s. = not significant.

| Art                                 | <i>C. eisentrauti</i> "Nord" | <i>C. biguttulus</i> | <i>C. brunneus</i> |
|-------------------------------------|------------------------------|----------------------|--------------------|
| <b>Costal-/Subcostalfeld-Breite</b> |                              |                      |                    |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"         | n. s.                        | p < 0,001            | p < 0,001          |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord"        |                              | p < 0,001            | p < 0,001          |
| <i>C. biguttulus</i>                |                              |                      | p < 0,001          |
| <b>Flügellänge</b>                  |                              |                      |                    |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"         | p < 0,001                    | p < 0,001            | p < 0,001          |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord"        |                              | p = 0,042            | p < 0,001          |
| <i>C. biguttulus</i>                |                              |                      | p < 0,001          |
| <b>Kopfbreite</b>                   |                              |                      |                    |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"         | n. s.                        | p < 0,001            |                    |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord"        |                              | p < 0,001            |                    |



**Abb. 3:** Box-Plot der Verhältniswerte von Costal- zu Subcostalfeldbreite bei den untersuchten Taxa. Dargestellt ist der Median (Querlinie), das 25 %-Quartil ober- und unterhalb des Medians, 90 % der Datensätze als senkrechte Linien sowie Ausreißer als Punkte.

**Fig. 3:** Boxplot of the ratio width of costal- to subcostal-field of the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). Median (horizontal line), 25 %-upper and lower quartile (Box), 90 % of the data (vertical line with whiskers) and outliers (dots) are depicted.

Die Verteilung der Längen der Deckflügel unterschieden sich zwischen allen vier untersuchten Gruppen signifikant, waren jedoch zwischen *C. eisentrauti* „Nord“ und *C. biguttulus* am ähnlichsten (Tabelle 2, 3, Abb. 4). *Chorthippus brunneus* wies die mit Abstand längsten Flügel mit nur sehr geringer Überschneidung (v. a. zu *C. eisentrauti* „Süd“) auf. Beide Populationen von *C. eisentrauti* unterschieden sich aber signifikant in ihrer Flügellänge vom kürzer geflügelten *C. biguttulus*. Die Flügellänge wurde mit steigender Seehöhe bei *C. eisentrauti* „Nord“ ( $r = -0,297$ ) und „Süd“ ( $r = -0,266$ ) schwach aber signifikant kürzer; dasselbe galt für *C. biguttulus*.

Die Kopfbreite wies ebenfalls eine klare Trennung zwischen *C. eisentrauti* und *C. biguttulus* auf. Während *C. eisentrauti* „Süd“ und „Nord“ sehr ähnliche Messwerte bezüglich der Kopfbreite aufwiesen, waren beide hoch signifikant dickköpfiger als *C. biguttulus* (Tabelle 3, Abb. 5). Flügellänge und Kopfbreite waren bei *C. eisentrauti* „Nord“ und „Süd“ signifikant positiv miteinander korreliert ( $r = 0,422$  und  $p = 0,032$  bzw.  $r = 0,368$  und  $p = 0,008$ ), nicht jedoch bei *C. biguttulus*.

Die Kopfbreite zeigte bei zwei Gruppen eine Abhängigkeit von der Seehöhe: Während die Werte bei *C. biguttulus* mit steigender Seehöhe der Standorte signifikant anstiegen ( $r = 0,300$ ,  $p = 0,030$ ), sanken diese bei *C. eisentrauti* „Süd“ ( $r = -0,488$ ,  $p < 0,001$ ) und näherten sich daher in höheren Lagen aneinander an. *C. eisentrauti* „Nord“ zeigte hingegen keine Höhenabhängigkeit der Kopfbreite.

Eine weitere morphologische Abgrenzung von *C. biguttulus* und *C. eisentrauti* zeigte das Verhältnis des Costal- zum Subcostal-Feld und die Kopfbreite (Abb. 6). Es bestand nur eine geringfügige Überlappung, vor allem von „kleinköpfigen“ *C. eisentrauti*-Individuen aus dem Süden mit einigen „großköpfigen“ *C. biguttulus*.

## Gesang

Die Verlängen der aufgenommenen Spontangesänge der drei verglichenen Taxon-Gruppen (Tabelle 4) unterschieden sich hochsignifikant ( $F = 66,4$ ,  $df = 2;47,1$ ,  $p < 0,001$ ). Paarweise Vergleiche mit Bonferroni-Korrektur ergaben, dass sich

Verlängen von *C. biguttulus* sowohl von *C. eisentrauti* „Nord“ als auch von *C. eisentrauti* „Süd“ hochsignifikant unterschieden ( $t = 11,292$ ,  $df = 113,7$ ,  $p < 0,001$ ;  $t = 3,546$ ,  $df = 31,4$ ,  $p = 0,004$ ). Die Verlängen von *C. eisentrauti* waren dabei deutlich kürzer und betragen im Mittel nur 44 % der Verlängen von *C. biguttulus*. Im Gegensatz dazu konnten zwischen *C. eisentrauti* „Nord“ und *C. eisentrauti* „Süd“ keine signifikanten Unterschiede in der Verlänge gefunden werden ( $t = 0,222$ ,  $df = 29,3$ ,  $p > 0,99$ ). Die Box-Plot-Darstellung in Abb. 7 stellt die Verteilung der Verlängen anschaulich dar, Abb. 8 zeigt die Oszillogramme typischer Vertreter dieser drei Gruppen.

Die Auswertung der Gesangsaufnahmen zeigte auch, dass *C. eisentrauti* im Schnitt deutlich mehr Verse pro Gesang produzierte als *C. biguttulus* (Tabelle 5). Vor allem anhaltende ungestörte Gesänge wiesen deutlich mehr Verse auf (bis zu 13 Verse) als bei *C. biguttulus*, der maximal fünf Verse pro Gesang äußerte.

**Tabelle 4:** Statistische Parameter der gemessenen Verlängen bei *C. eisentrauti* (getrennt nach Vorkommen nördlich und südlich des Alpenhauptkammes) sowie *C. biguttulus*. SD = Standardabweichung, n = Stichprobe.

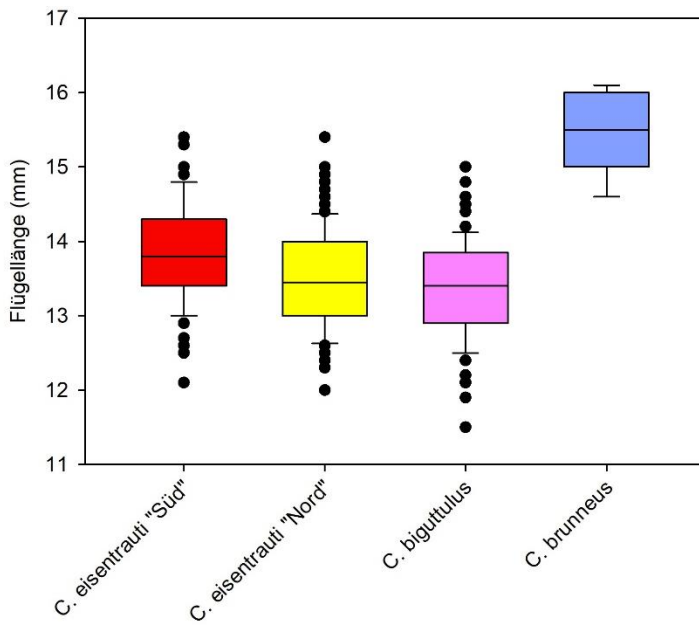
**Table 4:** Statistical parameters of the verse length for the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). SD = standard deviation, n = replicates.

| Art                          | Mittelwert | Median | SD   | Min / Max   | n   |
|------------------------------|------------|--------|------|-------------|-----|
| <b>Verlänge (sec)</b>        |            |        |      |             |     |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"  | 1,07       | 1,13   | 0,29 | 0,47 / 1,70 | 44  |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord" | 1,09       | 1,06   | 0,41 | 0,38 / 2,56 | 351 |
| <i>C. biguttulus</i>         | 2,44       | 2,36   | 0,69 | 0,99 / 4,30 | 78  |

**Tabelle 5:** Statistische Parameter der Anzahl der Verse pro Gesang bei *C. eisentrauti* (getrennt nach Vorkommen nördlich und südlich des Alpenhauptkammes) sowie *C. biguttulus*. SD = Standardabweichung, n = Stichprobe

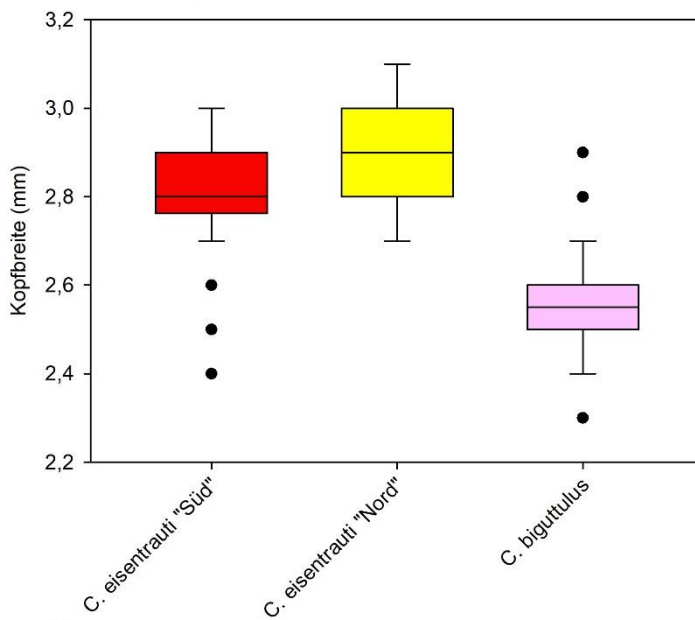
**Table 5:** Statistical parameters of the number of verses per song for the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). SD = standard deviation, n = replicates.

| Art                          | Mittelwert | Median | SD   | Min / Max | n  |
|------------------------------|------------|--------|------|-----------|----|
| <b>Anzahl Verse</b>          |            |        |      |           |    |
| <i>C. eisentrauti</i> "Süd"  | 5,63       | 5      | 3,70 | 2 / 12    | 8  |
| <i>C. eisentrauti</i> "Nord" | 4,17       | 3      | 2,29 | 2 / 13    | 82 |
| <i>C. biguttulus</i>         | 3,13       | 3      | 1,12 | 2 / 5     | 24 |



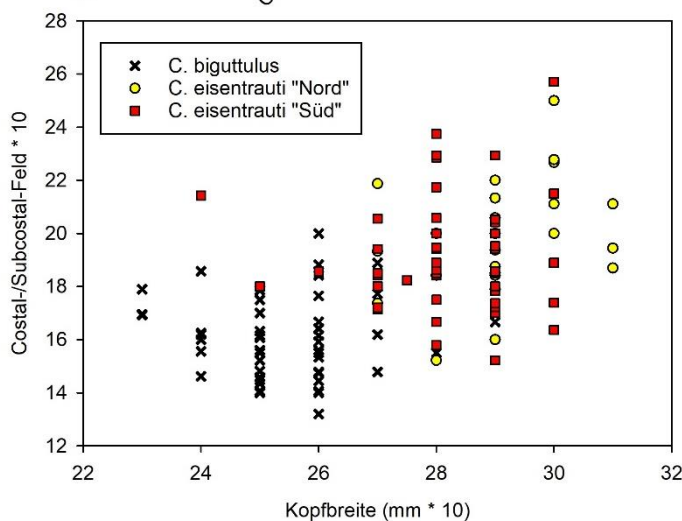
**Abb. 4:** Box-Plot-Darstellung der Messwerte der Flügellängen bei den untersuchten Taxa. Legende siehe Abb. 3.

**Fig. 4:** Boxplot of the wing length of the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). Explanation see Fig. 3.



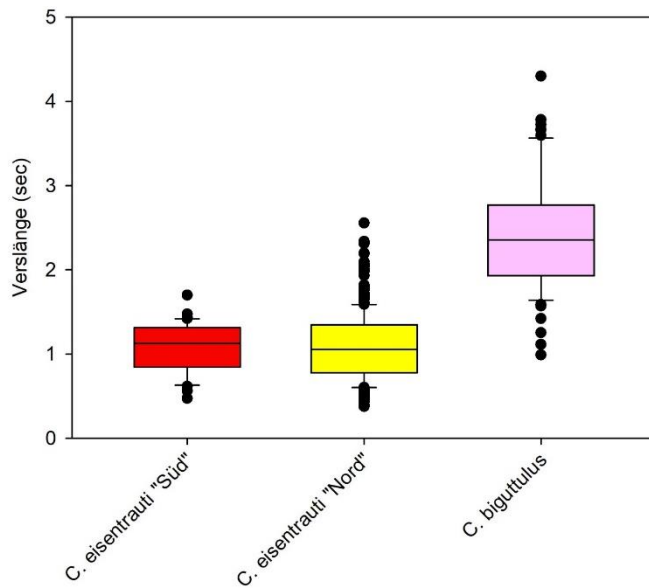
**Abb. 5:** Box-Plot-Darstellung der Messwerte der Kopfbreiten bei den untersuchten Taxa. Legende siehe Abb. 3.

**Fig. 5:** Boxplot of the width of the head of the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). Explanation see Fig. 3.



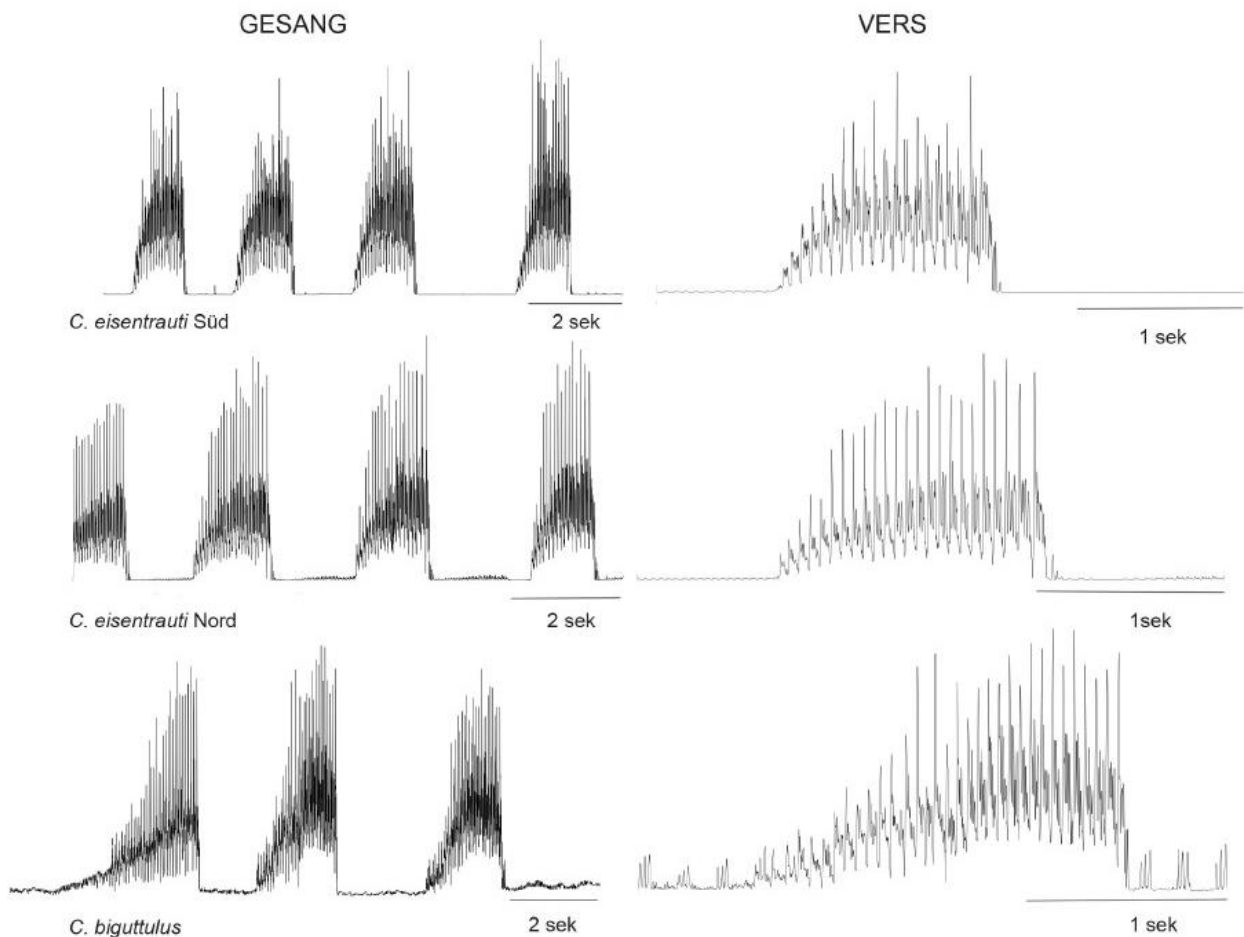
**Abb. 6:** Streudiagramm des Verhältnisses von Costal- zu Subcostal-Feld sowie Kopfbreite von *C. biguttulus* und den beiden *C. eisentrauti*-Populationen „Süd“ und „Nord“.

**Fig. 6:** Scatterplot of the ratio costal-/subcostal field against width of the head of the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge).



**Abb. 7:** Box-Plot-Darstellung der Messwerte der Verslängen bei den drei untersuchten Taxa. Legende siehe Abb. 3.

**Fig. 7:** Boxplot of the length of the verses of the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). Explanation see Fig. 3.



**Abb. 8:** Oszillogramme (x-Achse Zeit, y-Achse Amplitude) der Gesänge und Verse von Individuen der drei untersuchten Taxa (*C. eisentrauti* Süd Dobratsch/Kärnten; *C. eisentrauti* Nord NP Kalkalpen/Oberösterreich, *C. biguttulus* Loferer Steinberge/Salzburg). Die Gesänge wurden hochpass-gefiltert

**Fig. 8:** Oscillogram (x-axis time, y-axis amplitude) of typical songs and verses of the three taxa. The songs were highpass-filtered.

## Lebensraum

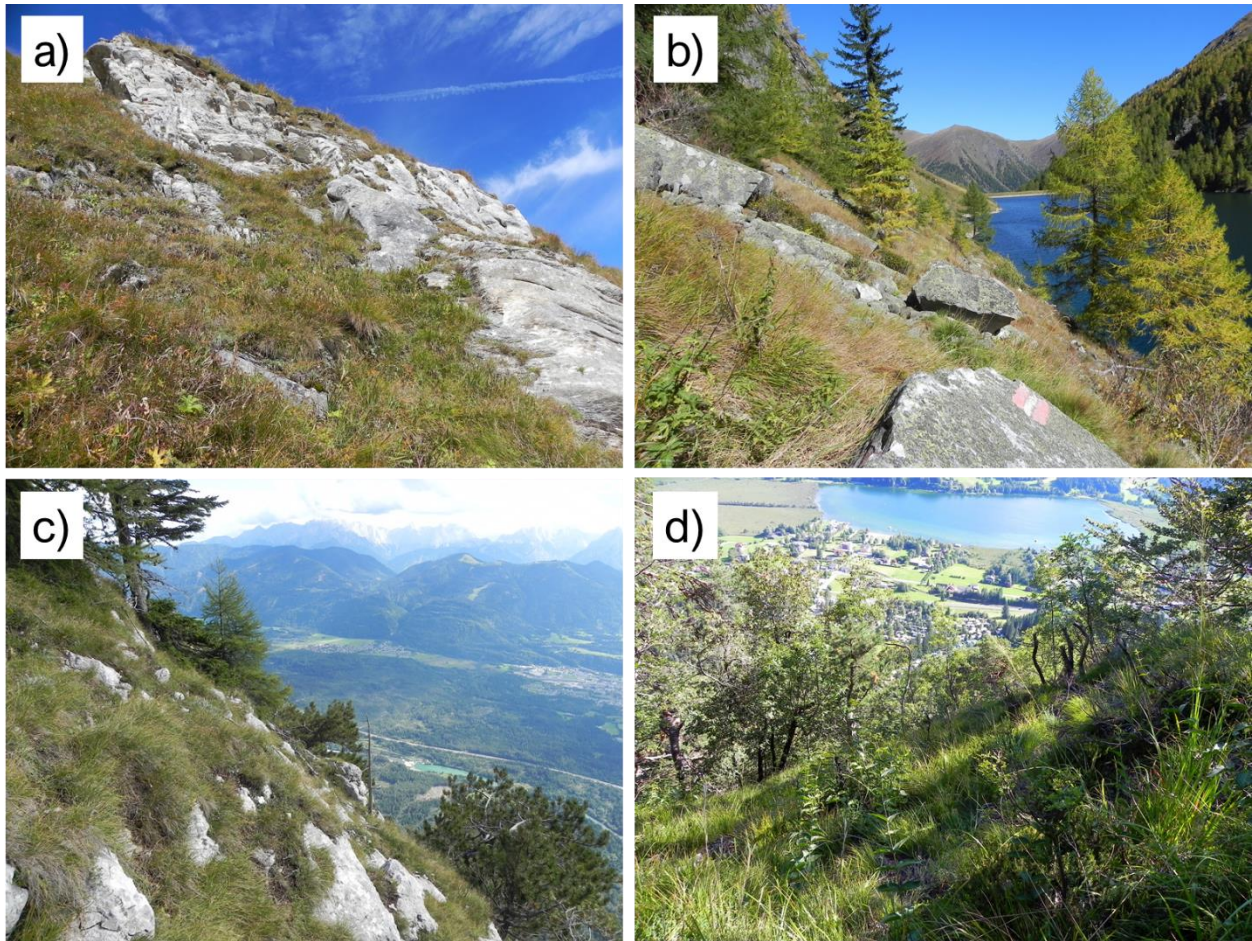
Im disjunkten Areal in den Ostalpen erwiesen sich spezielle und lokalisiert vorkommende Lebensraumcharakteristika als entscheidende Voraussetzung für den Nachweis von *C. eisentrauti*. Besonders kennzeichnend ist dabei die Dominanz von Rohböden in Kombination mit vorwiegend steiler Hangneigung und Südexposition. Das Bildmaterial der Lebensräume von *C. eisentrauti* südlich (Abb. 9) und nördlich (Abb. 10) des Alpenhauptkammes zeigt deutlich diese charakteristischen Habitatelemente unabhängig davon, ob man im „klassischen“ Verbreitungsareal in den südlichen Alpen oder im bisher kaum bekannten „nördlichen“ Vorkommen auf diese Art trifft.

Die Nachweise von *C. eisentrauti* weisen eine große Höhenamplitude auf. Die Fundorte in den untersuchten Standorten südlich des Alpenhauptkammes erstrecken sich von 900 m (am Pressegger See/Kärnten) bis 2.100 m (Schrovinscharte im Lungau/Salzburg), der Median liegt bei 1.592 m. Die Fundorte nördlich des Alpenhauptkammes erstrecken sich sogar von 422 m (am Fuße des Traunsteins/Oberösterreich) bis auf 2.000 m (Hoher Göll/Salzburg) mit einem Median bei 1.510 m. Die Verteilung der Nachweise auf die Höhenlagen unterscheidet sich nicht signifikant zwischen den beiden Vorkommensarealen ( $p = 0,140$ , Abb. 11).

Die nächstgelegenen Vorkommen von *C. biguttulus* sind typischerweise in Lebensräumen unterhalb der *C. eisentrauti*-Standorte anzutreffen – der Median der Seehöhe der für die Gesangsauswertung herangezogenen Individuen von *C. biguttulus* ( $n = 78$ ) liegt bei 1.220 und damit etwa 300 m tiefer als bei *C. eisentrauti*. Der Unterschied ist statistisch signifikant ( $p = 0,037$ , Abb. 11).

## Vergesellschaftung

Die extremen Lebensräume, in denen *C. eisentrauti* vorkommt, werden üblicherweise nur von wenigen anderen Heuschreckenarten besiedelt. An den 75 Einzelstandorten von *C. eisentrauti* aus den 27 beprobten Gebirgsstöcken (Tabelle 1) konnten 25 verschiedene Heuschreckenarten syntop mit *C. eisentrauti* nachgewiesen werden. Aber nur drei davon – *Gomphocerippus rufus*, *Pholidoptera aptera* und *C. brunneus* – wurden an zumindest einem Drittel dieser Standorte nachgewiesen, während zwei Drittel dieser Arten an weniger als 10 % der Vorkommen mit dem Südalpen-Grashüpfer gemeinsam vorkamen (Tabelle 6). Der nächstverwandte und als potentieller Hybridisierungspartner einzustufende *C. biguttulus* war zwar in allen untersuchten Gebirgsstöcken nachweisbar (Tabelle 1), an den Standorten, wo *C. eisentrauti* aufgesammelt bzw. gesanglich dokumentiert wurde, fehlte er aber in 88 % der Fälle. Dies gilt sowohl für die „klassischen“ Vorkommen im Süden, als auch die in den Nördlichen Kalkalpen. Während *C. brunneus* ein vergleichsweise regelmäßiger Begleiter an einem Drittel der Standorte war, fehlte *C. mollis* – die vierte Art dieses nah verwandten Artenkomplexes – zur Gänze.

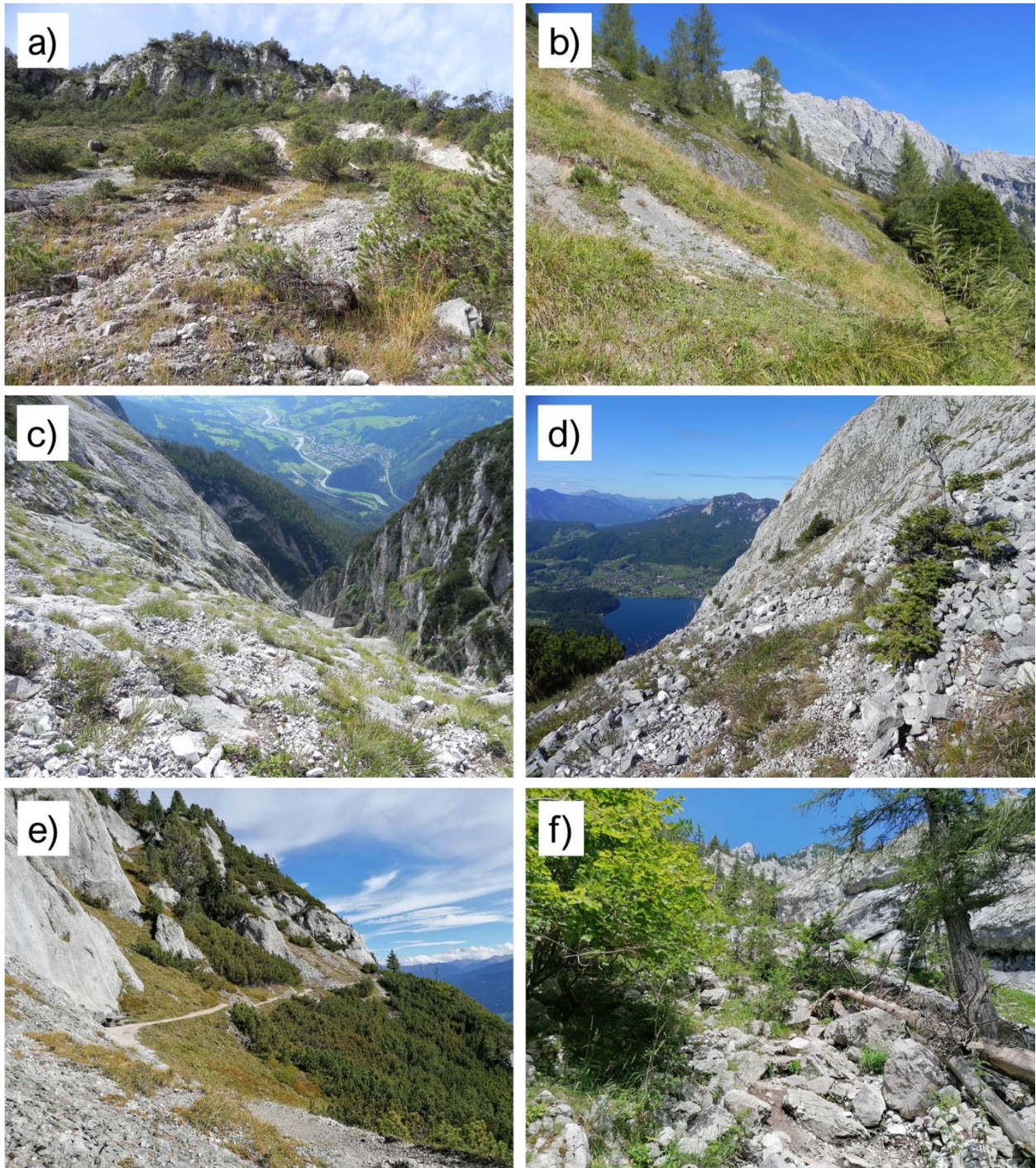


**Abb. 9:** Charakteristische Lebensräume von *C. eisentrauti* aus den untersuchten Gebirgsstöcken südlich des Alpenhauptkammes. (a) Hohe Tauern, Schrovinscharte/Salzburg; (b) Hohe Tauern, Rotgüldensee/Salzburg; (c) Gailtaler Alpen, Dobratsch/Kärnten; (d) Gailtaler Alpen, Presseggen/Kärnten. Alle Fotos: Inge Illich.

**Fig. 9:** Characteristic habitats of *C. eisentrauti* from the examined mountain ranges south of the alpine main ridge. (a) Hohe Tauern, Schrovinscharte/Salzburg; (b) Hohe Tauern, Rotgüldensee/Salzburg; (c) Gailtaler Alpen, Dobratsch/Carinthia; (d) Gailtaler Alpen, Presseggen/Carinthia. All photos: Inge Illich.

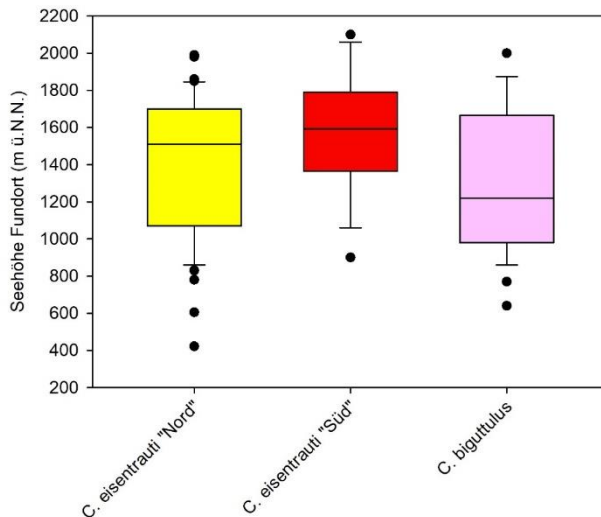
Die Anzahl begleitender Arten schwankte an den 75 Einzelstandorten zwischen 0 (an neun Standorten kam nur *C. eisentrauti* vor) und neun Arten (auf der Schrovinscharte im Lungau). Der Median lag bei drei Begleitarten. Nicht unerwartet sind die Vorkommen von *C. eisentrauti* südlich des Alpenhauptkammes artenreicher als die in den großklimatisch ungünstiger gelegenen Gebirgsstöcken auf der Nordseite der Ostalpen, der Unterschied ist statistisch signifikant (Median 2,0 gegen 4,0 Arten,  $p = 0,003$ ). Der höhere Begleitartenreichtum dürfte jedoch zumindest zum Teil auf eine intensivere Begehung der Standorte im Süden (v.a. im Lungau) zurückzuführen sein. Vergleicht man nur die Standorte, an denen bei lediglich einer Begehung die Begleitarten dokumentiert wurden ( $n = 46$  bzw. 9), so besteht nur mehr eine nicht signifikante Tendenz zu einer höheren Artenzahl im Süden (Median 2,0 gegen 3,0 Begleitarten,  $p = 0,177$ ). Die Artenarmut der *C. eisentrauti*-Standorte ist somit ein für beide Vorkommensgebiete charakteristisches Merkmal.





**Abb. 10:** Charakteristische Lebensräume von *C. eisentrauti* aus den untersuchten Gebirgsstöcken nördlich des Alpenhauptkammes (von West nach Ost). (a) Mieminger Gebirge, Arzbergklamm/Tirol; (b) Göll, Carl v. Stahlhaus/Salzburg; (c) Tennengebirge, Achselkogel/Salzburg; (d) Totes Gebirge, Trisselwand/Steiermark; (e) Kemetgebirge, Stoderzinken/Steiermark; (f) Traunstein/Oberösterreich. Alle Fotos: Inge Illich.

**Fig. 10:** Characteristic habitats of *C. eisentrauti* from the examined mountain ranges north of the alpine main ridge. (a) Mieminger Gebirge, Arzbergklamm/Tyrol; (b) Göll, Carl v. Stahlhaus/Salzburg; (c) Tennengebirge, Achselkogel/Salzburg; (d) Totes Gebirge, Trisselwand/Styria; (e) Kemetgebirge, Stoderzinken/Styria; (f) Traunstein/Upper Austria. All photos: Inge Illich.



**Abb. 11:** Box-Plot-Darstellung der Seehöhenverteilung der Fundorte von *C. eisentrauti* nördlich und südlich des Alpenhauptkammes sowie von sympatrisch vorkommenden *C. biguttulus*. Legende siehe Abb. 3.

**Fig. 11:** Boxplot of the elevation of the sampling-sites (m a.s.l.) for the different taxa (*C. eisentrauti* divided in south and north of the alpine main ridge). Explanation see Fig. 3.

**Tabelle 6:** Übersicht über die an den Untersuchungsstandorten mit nachgewiesenem *C. eisentrauti* vorkommenden anderen Heuschreckenarten unter Angabe der Anzahl der besiedelten Standorte. Die Arten sind nach besiedelten Standorten absteigend gereiht.

**Table 6:** Orthoptera species found syntopically at the locations of *C. eisentrauti* (north and south of the alpine main ridge separately). The number of sites where the other species was present is given.

| Art                                 | <i>C. eisentrauti</i><br>„Nord“ | <i>C. eisentrauti</i><br>„Süd“ | Gesamt     |
|-------------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|------------|
| Anzahl Standorte                    | 58                              | 17                             | 75 (100 %) |
| <i>Gomphocerippus rufus</i>         | 29                              | 6                              | 46,7 %     |
| <i>Pholidoptera aptera</i>          | 24                              | 8                              | 42,7 %     |
| <i>Chorthippus brunneus</i>         | 19                              | 6                              | 33,3 %     |
| <i>Omocestus viridulus</i>          | 8                               | 5                              | 17,3 %     |
| <i>Euthystira brachyptera</i>       | 7                               | 4                              | 14,7 %     |
| <i>Psophus stridulus</i>            | 11                              | 0                              | 14,7 %     |
| <i>Pseudochorthippus parallelus</i> | 3                               | 7                              | 13,3 %     |
| <i>Chorthippus biguttulus</i>       | 7                               | 2                              | 12,0 %     |
| <i>Pholidoptera griseoaptera</i>    | 7                               | 1                              | 10,7 %     |
| <i>Stenobothrus rubicundulus</i>    | 2                               | 5                              | 9,3 %      |
| <i>Metrioptera saussuriana</i>      | 1                               | 6                              | 9,3 %      |
| <i>Gomphocerus sibiricus</i>        | 1                               | 5                              | 8,0 %      |
| <i>Miramella alpina</i>             | 6                               | 0                              | 8,0 %      |
| <i>Metrioptera brachyptera</i>      | 5                               | 0                              | 6,7 %      |
| <i>Tetrix bipunctata</i>            | 5                               | 0                              | 6,7 %      |
| <i>Tetrix kraussi</i>               | 2                               | 2                              | 5,3 %      |
| <i>Miramella carinthiaca</i>        | 2                               | 2                              | 5,3 %      |
| <i>Decticus verrucivorus</i>        | 1                               | 2                              | 4,0 %      |
| <i>Roeseliana roeselii</i>          | 0                               | 3                              | 4,0 %      |
| <i>Podisma pedestris</i>            | 3                               | 0                              | 4,0 %      |
| <i>Tettigonia cantans</i>           | 0                               | 2                              | 2,7 %      |
| <i>Stauroderus scalaris</i>         | 0                               | 2                              | 2,7 %      |
| <i>Tettigonia viridissima</i>       | 0                               | 1                              | 1,3 %      |
| <i>Anonconotus italoaustriacus</i>  | 0                               | 1                              | 1,3 %      |
| <i>Antaxius pedestris</i>           | 1                               | 0                              | 1,3 %      |

## Diskussion

### Morphologie

Nach der Artbeschreibung von Ramme (1931) sind *C. biguttulus* und *C. eisentrauti* zwei typische „Schwesternarten“. Der Gesang und der Lebensraum in Kombination mit morphologischen Unterschieden sichern *C. eisentrauti* aber ganz eindeutig den Platz als eigene Art (Ramme 1931). Auch Harz (1957) bezeichnet *C. eisentrauti* als seinen nächstverwandten Arten „unheimlich ähnlich“, nennt aber vor allem den auffallend dicken Kopf und das nur allmählich erweiterte Subcostalfeld als gut trennende Merkmale. Die Ergebnisse unserer morphologischen Analyse untermauern diese Aussagen. In der sehr umfassenden Studie von Ingrisch (1995) waren es das Verhältnis Costal- zu Subcostalfeldbreite sowie dieser Wert in Relation zur Flügellänge, die unter den zahlreichen vermessenen Parametern die größten Unterschiede zwischen den Arten zeigten. Die Überlappungen der individuellen Messwerte zwischen *C. eisentrauti* und *C. biguttulus* waren in seinem Material jedoch so groß, dass er eine Unterscheidung der Arten nur bei entsprechend großen Serien erkennen konnte. Malkmus (2003) beschränkte sich im morphologischen Vergleich auf die Kopfbreite, die aber wie in unserem Material eine gute Trennung zwischen *C. eisentrauti* und *C. biguttulus* erlaubte.

Unsere umfangreichen Messungen von Costal- zu Subcostalfeldbreite und Kopfbreite zeigten, dass die Populationen von *C. eisentrauti* nördlich und südlich des Alpenhauptkammes anhand dieser Messwerte keine signifikanten Unterschiede zeigen. Sehr wohl aber unterscheiden sie sich von denen der sympatrisch vorkommenden Individuen von *C. biguttulus* und *C. brunneus*, was zusätzlich für die Flügellänge gilt. Dies sehen wir als gewichtigen Beleg für die Hypothese, dass es sich bei den geografisch deutlich isolierten Populationen in den Nördlichen Kalkalpen nicht um ökomorphologisch abweichende *C. biguttulus*-Populationen oder um Hybriden handelt, sondern um *C. eisentrauti* im engeren Sinn.

Zu beachten ist, dass es in unserem Material bei allen drei analysierten Messwerten einen deutlichen Überschneidungsbereich zwischen *C. eisentrauti* und *C. biguttulus* gibt und daher Messwerte von Einzeltieren vielfach nicht zu einer eindeutigen Zuordnung führen können. Das stimmt mit den Erkenntnissen von Ingrisch (1995) überein, der bei *C. eisentrauti* aus den klassischen Vorkommen in den Südalpen deutliche Überlappungen der gemessenen bzw. errechneten Parameter mit den nächstverwandten Arten feststellte.

Mittels genetischer Untersuchungen waren die Arten der phylogenetisch sehr jungen *C. biguttulus*-Gruppe nur unzureichend zu trennen. Aufgrund populationsgenetischer Untersuchungen gingen Cremer et al. (1998) nicht von eigenständigen Arten, sondern höchstwahrscheinlich von unterschiedlichen Ökotypen aufgrund einer Hybridisierung aus. Malkmus (2003) vermutet ebenfalls an einigen seiner Fundstellen in den Gailtaler Alpen die Ausbildung von Hybridpopulationen zwischen *C. biguttulus* und *C. eisentrauti*, ähnlich wie Ingrisch (1995) bei Chur in Graubünden.

In den letzten Jahren hat sich jedoch die Methodik zur Analyse populationsgenetischer Fragen stark verbessert, sodass sich auch das große Genom der *Chorthippus biguttulus*-Gruppe besser entschlüsseln lässt und der Artstatus von *C. eisenrauti* untermauert werden konnte (Husemann et al. 2020, Hawlitschek et al. 2022). Neueste genetische Untersuchungen von Schmidt et al. (under review) liefern nun auch ergänzende Belege zu unseren Befunden zum Vorkommen von *C. eisenrauti* in den Nördlichen Kalkalpen. Im Gegensatz zu Hawlitschek et al. (2022) wurden nun auch Individuen aus den Berchtesgadener Alpen – also dem hier beschriebenen nördlichen Reliktareal – untersucht und als genetisch mit den südlichen Vorkommen von *C. eisenrauti* übereinstimmend eingestuft.

## Gesang

Unsere Gesangsanalysen zeigen deutlich, dass die untersuchten Individuen von *C. eisenrauti* nördlich und südlich des Alpenhauptkammes mit derselben Verslänge singen, diese Verslängen sind jedoch deutlich kürzer als bei *C. biguttulus*. Zusätzlich produzieren die Männchen von *C. eisenrauti* durchschnittlich deutlich mehr Verse innerhalb eines Gesangs. Das entspricht dem bekannten Gesangs-schema dieser beiden Arten (Baur et al. 2006, Roesti & Rutschmann 2023), demzufolge der gewöhnliche Gesang von *C. biguttulus* meist aus drei bis fünf Versen besteht, wobei die erste meist deutlich länger dauert als die folgenden. Der Gesang von *C. eisenrauti* ist sehr ähnlich, klingt jedoch etwas metallischer und besteht aus einer Serie von vier bis zehn Versen von kürzerer Dauer. In unserem Material konnten bis zu 13 Versen belegt werden, gegenüber maximal fünf bei *C. biguttulus*.

Die signifikanten Unterschiede der Gesänge nah verwandter Arten sind für die Partnerfindung von großer Bedeutung und somit auch entscheidend zur Aufrechterhaltung der Fortpflanzungsbarriere (Ingrisch 1995, Rhode et al. 2017). Der trennenden Wirkung der unterschiedlichen Gesänge in Kombination mit einer markant unterschiedlichen Habitatwahl kommt daher bei dem im Vergleich zum nah verwandten *C. biguttulus* sehr seltenen *C. eisenrauti* eine besondere Bedeutung zur Aufrechterhaltung des Artstatus zu.

## Lebensraum

Neben den morphologischen und gesanglichen Übereinstimmungen der nördlichen und südlichen Populationen von *C. eisenrauti* sind auch die charakteristischen Merkmale des Lebensraumes in beiden Vorkommensgebieten vergleichbar und überdies deutlich anders ausgestattet als beim eng verwandten *C. biguttulus*. Felsrasen und Felstrockenrasen, Schutt- und Blockhalden, rohbodendominierte Wegböschungen sowie alpine, spärlich bewachsene Rasen sind jene Habitattypen, die bevorzugt besiedelt werden (Illich 2017). Bereits Ramme (1941) und Hölzel (1955) beschreiben den Kalkschotter von Bergabbrüchen im Lebensraum von *C. eisenrauti*. Als stenotope Art (Nadig 1991) besiedelt *C. eisenrauti* auch in den Vorkommen in den Nördlichen Kalkalpen fast ausschließlich steile, karg bewachsene, südexponierte Felsstandorte der Montan- und Subalpinstufe.

Die hier beschriebenen Lebensräume decken sich überdies weitgehend mit den von Koschuh (2012) und Ingrisch & Pavicevic (2012) geschilderten Lebensraumbeschreibungen von ebenfalls „isolierten“ Populationen aus dem *C. eisentrauti/biguttulus*-Komplex. Koschuh (2012) fand *C. eisentrauti* in den Eisenerzer Alpen auf anstehendem Fels in steinigten Hängen, steilen Wänden mit Felsspaltenvegetation sowie auf Schuttfächern und Schutthalden mit oft mittelgroßen Felsblöcken. Ingrisch & Pavicevic (2012) beschreiben vom Durmitor Plateau (Serbien) u. a. eine „Durmitor form“ von *C. biguttulus*, die ähnlich wie bei den hier beschriebenen nördlichen *C. eisentrauti* auch in wesentlich trockeneren und felsigeren Habitaten als *C. biguttulus* lebt.

Diese „extremen“ Lebensräume erreichen bei Sonneneinstrahlung sehr hohe Temperaturen der Bodenoberfläche und müssen mikroklimatisch als große Herausforderung selbst für die wärme- und trockenheitsliebende Gruppe der Heuschrecken gelten. Andererseits lässt die Höhenlage der Fundorte von *C. eisentrauti* mit einem Median von etwa 1.500 m Seehöhe offensichtlich nur in solchen mikroklimatisch entsprechenden Wärmeinseln ein Überleben dieser heliophilen Art zu. Die euryöke Schwesterart *C. biguttulus* kommt an diesen Standorten nicht oder nur sehr vereinzelt vor und ist bestenfalls in den unterhalb der Felsstandorte angrenzenden Almweiden vertreten. *Chorthippus biguttulus* besiedelt in Mitteleuropa im Gegensatz zu *C. eisentrauti* eine Vielzahl von Lebensräumen, wobei in Österreich eindeutige Habitatpräferenzen für das Wirtschaftsgrünland wie z. B. warme und trockene Magerwiesen und Weiden mit lückiger und offener Vegetation sowie Trockenrasen vorliegen. Im Unterschied zu *C. eisentrauti* ist der Deckungsgrad der Vegetation bei den von *C. biguttulus* besiedelten Lebensräumen wesentlich höher und der Gräser- und Kräuteranteil überwiegt bezüglich der Bodenbedeckung deutlich (Illich & Winding 1998, Malkmus 2003).

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass *C. biguttulus* in Österreich im klimatisch besonders warmen und trockenen Seewinkel/Burgenland ebenfalls eine lokale Verbreitungslücke aufweist, was auch einst für die im 19. Jahrhundert noch intakten, ebenfalls klimatisch extremen Sanddünen und Schotterrasen des Wiener Beckens galt (Zuna-Kratky 2009). Diese weit verbreitete, wenig anspruchsvolle „Massenart“ weist offensichtlich mikroklimatische Schwellenwerte auf, die ihr die Besiedlung derartiger Lebensräume nicht mehr ermöglicht. *C. eisentrauti* hat hingegen eine höhere Toleranz gegenüber diesen Lebensbedingungen. Dadurch kann diese Art an entsprechenden Sonderstandorten selbst unter mitteleuropäischen Klimabedingungen mit hohen Niederschlagssummen inmitten des großen Verbreitungsgebietes von *C. biguttulus* existieren, ohne verdrängt zu werden oder über Hybridisierung in diese weitaus häufiger anzutreffende Schwesternart aufzugehen. Auch Koschuh (2012) nennt explizit das weitgehende Fehlen von *C. biguttulus* an den Standorten, wo *C. eisentrauti* vorkam. Da Hybridisierung von nah verwandten Arten wohl deutlich öfter auftritt als vermutet (Hochkirch & Lemke 2011), kommt einer klaren Trennung durch die Lebensraumpräferenzen – neben dem Gesang – eine besondere Bedeutung bei der Stabilisierung des Vorkommens der „seltenen“ Schwesternart zu.

## Entstehung des ostalpinen Verbreitungsbildes

Unsere Analysen hinsichtlich morphologischer und gesanglicher Merkmale sowie Lebensraumpräferenzen belegen, dass die Populationen von *C. eisentrauti* in den Nördlichen Kalkalpen sich kaum von denen im Kernareal südlich des Alpenhauptkammes unterscheiden und beide Areale nördlich und südlich des Alpenhauptkammes von demselben Taxon besiedelt werden. Keine andere in Mitteleuropa vorkommende Heuschreckenart weist ein derartiges Verbreitungsbild mit einer West-Ost verlaufenden Verbreitungslücke auf, die auch an der schmalsten Stelle im Salzburger Pongau 40 km breit ist. Ansatzweise ähnliche Muster sind bei *Podisma pedestris* und *Stenobothrus rubicundulus* zu erkennen, die jedoch eine deutlich weitere Verbreitung, vor allem am Alpenostrand einnehmen, wo *C. eisentrauti* überall fehlt. Auch bei der Überprüfung der Verbreitungsbilder von über 700 österreichischen (Sub-)Endemiten (Rabitsch & Essl 2009) zeigte sich, dass ein derartiges Verbreitungsmuster in den Ostalpen eine große Ausnahme darstellt.

Wie konnte nun dieses ungewöhnliche Areal des Südalpen-Grashüpfers zustande kommen? Dieses charakteristische Verbreitungsmuster könnte das Ergebnis einer Serie spätglazialer und postglazialer Wanderbewegungen in der *Chorthippus biguttulus*-Gruppe sein. Die Arten der erdgeschichtlich relativ jungen *C. biguttulus*-Gruppe dürften erst im Laufe des Quartärs im Zuge der wiederholten Vorstöße und anschließenden Rückzüge der europäischen Eisschilde aus den gemeinsamen Vorfahren hervorgegangen sein (Ragge 1987, Sirin et al. 2010), wobei sich in den Refugialgebieten Südeuropas und Anatoliens neue Formen aus *C. biguttulus*, *C. brunneus* und *C. mollis* entwickelt haben, die im Gesang und Verhalten unterschiedlich, jedoch in der Morphologie sehr ähnlich sind und zu denen auch *C. eisentrauti* zu rechnen ist (Ragge & Reynolds 1988, Ragge et al 1990, Sirin et al. 2010, vgl. auch der hypothetische Stammbaum bei Ingrisch 1995).

Die Besiedlung des aktuellen Verbreitungsareals von *C. eisentrauti* konnte jedenfalls erst nach dem Ende der letzten eiszeitlichen Maximalvergletscherung stattfinden, da das alpine Gesamtareal der Art fast vollständig vergletschert war (Geologische Bundesanstalt 2013). Im Hochwürm, vor 20.000 bis 18.000 Jahren, kam es zum letzten großen Gletschervorstoß wobei nördlich des Alpenhauptkammes große Eismassen entstanden, sodass in den Nördlichen Kalkalpen der Eisstrom bis zu 1.900 m Mächtigkeit erreichte (Van Husen 1987, Gamerith & Heuberger 1999, Geologische Bundesanstalt 2013). Es ist davon auszugehen, dass während dieser Vereisungsperiode mit dem Rückgang der Jahresmittel-Temperaturen die meisten alpinen Tier- und Pflanzenarten verdrängt wurden oder ausstarben, zumal auch nur noch die höchsten Gipfel aus dem mächtigen Eisstromnetz der letzten Eiszeit herausragten (Holdhaus 1954). Lediglich die am Nordostrand der aktuellen Verbreitung liegenden Vorkommen von *C. eisentrauti* am Traunstein, im Sengsengebirge oder in den Eisenerzer Alpen lagen knapp außerhalb des geschlossenen Eisschildes, sodass die Art hier nahe der aktuellen Vorkommen überdauert haben könnte. Die bedeutenden Refugialgebiete der Art lagen aber wahrscheinlich in einigen eisfreien Gebirgsstöcken am Südrand der Alpen („Massifs de Refuge“) sowie in den südlich vorgelagerten Landschaftsräumen (Nadig 1968, Ingrisch 1995).

Im Spät- und Postglazial (und vielleicht auch interglazial) dürften die waldfreien Südhänge der Alpen großflächig verfügbare Lebensräume für den in randalpinen Refugien die Kältephasen überdauernden *C. eisentrauti* geboten haben. Gleichzeitig dürfte die sukzessive Bewaldung der Tallagen ein Vordringen des euryöken, offenbar – aufgrund der deutlich weiter entfernten Refugien – später aus dem Osten im Gebiet eintreffenden *C. biguttulus* erschwert oder verhindert haben. Erst mit der Öffnung der Naturlandschaft durch die menschliche Besiedlung und Bewirtschaftung konnte sich die nah verwandte Art flächig ausbreiten und *C. eisentrauti* auf die für *C. biguttulus* ungeeigneten Sonderstandorte abdrängen. In der großen Verbreitungslücke entlang des Alpenhauptkammes fehlen derartige Reliktstandorte für *C. eisentrauti* mit wenigen Ausnahmen (wie etwa im Lungau), sodass früher womöglich bestehende Verbindungen zwischen den nördlichen und südlichen Arealteilen erloschen sind. Das Ausbreitungspotential von Heuschreckenarten war dabei nach der letzten Eiszeit vermutlich relativ hoch. So dürfte sich z. B. der deutlich weniger mobile *Pseudochorthippus parallelus* mit mindestens 200-500 Metern pro Jahr ausgebreitet haben (Hewitt 1990, 1996).

Spekulativ bleibt, ob die rezenten Vorkommen in den Nördlichen Kalkalpen aus Eiszeitrefugien am Südalpenrand besiedelt wurden, oder eine Einwanderung nach Westen ausgehend von Refugien am nordöstlichen Alpenrand, wo auch heute noch *C. eisentrauti* vorkommt (Koschuh 2012), stattfand. Postglazial kam es immer wieder zu jahrhundertlang andauernden Wärmephasen, die ein Überqueren des Alpenhauptkammes auch für thermophile Arten ermöglicht haben könnte, wie etwa 8.000 Jahre alte Torf- und Holzfragmente aber auch Käferreste aus dem Pasterzengletscher in den Hohen Tauern belegen (Geiser 1998, Slupetzky et al. 1998, Nicolussi & Patzelt 1999). Für eine Einwanderung aus Refugialgebieten am Nordostalpenrand spricht hingegen die weitgehend barrierefreie Gebirgsmorphologie auf dem Weg nach Westen.

Bezeichnenderweise haben Schönswetter et al. (2005) auf Basis phylogeographischer Studien zu alpinen Blütenpflanzen drei Refugialräume am Südrand sowie eines am Ostrand der Alpen identifiziert, die auch für *C. eisentrauti* geeignet erscheinen. Die Refugien am Alpensüdrand liegen in räumlicher Nähe zu den rezenten Vorkommen von *C. eisentrauti* (Zuna-Kratky et al. 2016), während das östliche Refugium auch die Vorkommen am östlichen Rand der Nördlichen Kalkalpen einschließt. Möglicherweise stammen die letzten Kontakte der beiden rezent getrennten Populationen von *C. eisentrauti* somit aus dem letzten Interglazial, was leichte morphologische Unterschiede wie etwa die signifikant längeren Flügel der südlichen Populationen erklären könnte.

## Danksagung

Wir danken Dr. Erich Weigand vom Nationalpark OÖ Kalkalpen für die Genehmigung zur Entnahme einiger *C. eisentrauti* und *C. biguttulus* sowie Sebastian König von der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden für die Bereitstellung von Belegexemplaren von *C. eisentrauti* für morphologische Untersuchungszwecke. Besonderer Dank gebührt auch Prof. Konrad Fiedler (Universität Wien) für die statistische

Hilfe bei der Auswertung der Gesänge, Dr. Wolfram Schulze (Universität Bayreuth) für die Bereitstellung des Programmes für die Gesangsanalyse, Prof. Dr. Andreas Tribsch (Paris Lodron Universität Salzburg) für wertvolle Diskussionsbeiträge und Peter Kaufmann, MSc (Kurator der Biodiversitätsdatenbank am Haus der Natur Salzburg) für seine Unterstützung. Für die konstruktive Durchsicht unseres Manuskripts danken wir Mag. Liesbeth Forsthuber.

## Literatur

- Baur B, Baur H, Roesti C, Roesti D (2006) Die Heuschrecken der Schweiz. Haupt Verlag, Bern, 352 S.
- Bridle JR, Butlin RK (2002) Mating signal variation and bimodality in a mosaic hybrid zone between *Chorthippus* grasshopper species. *Evolution* 56 (6): 1184-1198. doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01431.x
- Cremer S, Mayer F, Helversen O von (1998) Two sibling grasshopper biotypes: Differences in song structure but a single genepool. 91. Annual Meeting of the Deutsche Zoologische Gesellschaft at Leipzig, 1.6.-4.6.1998. *Zoology* 101, Suppl. I: 25
- Gamerith W, Heuberger H (1999) Daten zur Eisstromhöhe des eiszeitlichen Salzachgletschers im Salzachquertal zwischen Schwarzach-St. Veit und Salzburg. *Mitteilungen der Gesellschaft für Salzburger Landeskunde* 139: 317-342
- Geiser E (1998) 8000 Jahre alte Reste eines Bergblattkäfers *Oreina cacaliae* (Schrank) von der Pasterze. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern* 4: 41-47
- Geologische Bundesanstalt (Hrsg., 2013): Der Alpenraum zum Höhepunkt der letzten Eiszeit – Posterkarte. Geologische Bundesanstalt, Wien. [www.geologie.ac.at/fileadmin/user\\_upload/dokumente/Rocky\\_Austria/Graphiken/04\\_Entwicklungsgeschichte/10\\_Quartaer/eiszeitkarte.pdf](http://www.geologie.ac.at/fileadmin/user_upload/dokumente/Rocky_Austria/Graphiken/04_Entwicklungsgeschichte/10_Quartaer/eiszeitkarte.pdf)
- Gottsberger B, Mayer F (2007) Behavioral sterility of hybrid males in acoustically communicating grasshoppers (Acrididae, Gomphocerinae). *Journal of Comparative Physiology A* 193 (7): 703-714. doi.org/10.1007/s00359-007-0225-y
- Gottsberger B, Mayer F (2019) Dominance effects strengthen premating hybridization barriers between sympatric species of grasshoppers (Acrididae, Orthoptera). *Journal of Evolutionary Biology* 32 (9): 921-930. doi.org/10.1111/jeb.13490
- Harz K (1957) Die Geradflügler Mitteleuropas. Gustav Fischer Verlag, Jena, 494 S.
- Hawlitshchek O, Morinière J, Lehmann GUC, Lehmann AW, Kropf M, Dunz A, Glaw F, Detcharoen M, Schmidt S, Hausmann A, Szucsich NU, Caetano-Wyler SA, Haszprunar G, (2017) DNA barcoding of crickets, katydids and grasshoppers (Orthoptera) from Central Europe with focus on Austria, Germany and Switzerland. *Molecular Ecology Resources* 17 (5): 1037-1053. doi.org/10.1111/1755-0998.12638



- Hawlitsek O, Edgardo M, Ortiz EM, Noori S, Webster KC, Husemann M, Pereira RJ (2022) Transcriptomic data reveals nuclear-mitochondrial discordance in Gomphocerinae grasshoppers (Insecta: Orthoptera: Acrididae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 170: 107439. doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107439
- Helversen O von, Helversen D von (1994) Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshoppers. *Fortschritte der Zoologie* 39: 253-284
- Helversen D von, Helversen O von (1975) Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae). I. Der Gesang von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis*. *Journal of Comparative Physiology* 104: 273-299
- Helversen D von, Helversen O von (1975) Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae). II. Das Lautschema von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis*. *Journal of Comparative Physiology* 104: 300-323
- Hewitt G (1990) Divergence and speciation as viewed from an insect hybrid zone. *Canadian Journal of Zoology* 68: 1701-1715
- Hewitt G (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276. doi.org/10.1006/bijl.1996.0035
- Hochkirch A, Lemke I (2011) Asymmetric mate choice, hybridization, and hybrid fitness in two sympatric grasshopper species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 1637-1645
- Holdhaus K (1954) Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. *Abhandlungen zoologisch-botanische Gesellschaft Wien* 18: 1-493
- Hölzel E (1955) Heuschrecken und Grillen Kärntens. *Carinthia II, Sonderheft* 19, Klagenfurt, 112 S.
- Husemann M, Sadílek D, Dey L-S, Hawlitsek O, Seidel M (2020) New genome size estimates for band-winged and slant-faced grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae, Gomphocerinae) reveal the so far largest measured insect genome. *Caryologia* 73(4): 111-120. doi.org/10.13128/caryologia-966
- Illich I, Winding N (1998) Die Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) der Hohen Tauern: Verbreitung, Ökologie, Gemeinschaftsstruktur und Gefährdung. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern* 4: 57–158
- Illich I (2017) Südalpen-Grashüpfer *Chorthippus eisentrauti* (Ramme, 1931). In: Zuna-Kratky T, Landmann A, Illich I, Zechner L, Essl F, Lechner K, Ortner A, Weißmair W, Wöss G: Die Heuschrecken Österreichs. *Denisia* 39: 777-781
- Ingrisch S (1995) Evolution of the *Chorthippus biguttulus* group (Orthoptera, Acrididae) in the Alps based on morphology and stridulation. *Revue Suisse Zoologie* 100: 475–535

- Ingrisch S, Bassangova N (1995) Paarungswahlverhalten von *Chorthippus biguttulus* und *C. eisenrauti* (Orthoptera: Acrididae). Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 68: 1-6
- Ingrisch S, Pavicevic D (2012) Faunistics, distribution and stridulation of orthopteroid insects of the Durmitor plateau and the surrounding canyons. Fauna Balkana 1: 13-120
- Kleukers R, Odé B, Willemse F (2004) Hybridization of *Glyptobothrus brunneus* and *Glyptobothrus bornhalmi* in northeastern Italy (Orthoptera Acridomorpha). Memorie della Società Entomologica Italiana 82 (2): 547-556
- Koschuh A (2012) Der Südalpen-Grashüpfer *Chorthippus eisenrauti* (Ramme, 1931) (Orthoptera: Caelifera) in den östlichen Nordalpen als Erstnachweis für die Steiermark. Joannea Zoologie 12: 117-126
- Landmann A, Zuna-Kratky T (2016) Die Heuschrecken Tirols. Berenkamp, Innsbruck, 304 S.
- Malkmus T 2003 Vorkommen und Habitatvergleich zweier nahe verwandter Feldheuschrecken der *Chorthippus biguttulus*-Gruppe in einer sekundären Kontaktzone. Diplomarbeit, Universität Erlangen-Nürnberg. 95 p.
- Massa B, Fontana P, Buzzetti FM, Kleukers R, Odé B (2012) Fauna d'Italia - XLVIII - Orthoptera. Calderini, Bologna, 563 S.
- Nadig A (1968) Über die Bedeutung der Massifs de Refuge am südlichen Alpenrand. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 41: 341-358
- Nadig A (1991) Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) auf einem Diagonalprofil durch die Alpen (Inntal-Maloja-Bregaglia-Lago di Como-Furche). Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden 106 (2): 1-380
- Nicolussi K, Patzelt G (1999) Discovery of early Holocene wood and peat on the forefield of the Pasterze Glacier, Eastern Alps, Austria. The Holocene 10 (2): 191-199. doi.org/10.1191/095968300666855842
- Nolen ZJ, Yildirim B, Liu S, Crego CG, Amby DB, Mayer F, Gilbert MTP, Pereira RJ (2020) Historical isolation facilitates species radiation by sexual selection: Insights from *Chorthippus* grasshoppers. Molecular Ecology 29 (24): 4985-5002. doi.org/10.1111/mec.15695
- Perdeck AC (1957) The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus* L.). Behaviour 12: 1-77. doi.org/10.1163/156853957X00074
- Rabitsch W, Essl F (2009) Endemiten – Kostbarkeiten in Österreichs Pflanzen- und Tierwelt. Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten & Umweltbundesamt GesmbH, Klagenfurt und Wien, 924 p.
- Ragge DR (1976) A putative hybrid in nature between *Chorthippus brunneus* and *C. biguttulus* (Orthoptera: Acrididae). Systematic Entomology 1:71-74. doi.org/10.1111/j.1365-3113.1976.tb00033.x

- Ragge DR (1987) Speciation and biogeography of some southern European Orthoptera, as revealed by their songs, In: Bacetti BM (ed.): Evolutionary biology of Orthopteroid Insects, Ellis Haarwood Ltd. Publs, Chichester et al: 418-426
- Ragge DR, Reynolds WJ (1988) The songs and taxonomy of the grasshoppers of the *Chorthippus biguttulus* group in the Iberian Peninsula (Orthoptera: Acrididae). Journal of Natural History 22: 897-929. doi.org/10.1080/00222938800770611
- Ragge DR, Reynolds WJ, Willemse F (1990) The songs of the European grasshoppers of the *Chorthippus biguttulus* group in relation to their taxonomy, speciation and biogeography (Orthoptera, Acrididae). Boletín de Sanidad Vegetal Plagas (Fuera de serie) 20: 239-245
- Ramme W (1931) Beiträge zur Kenntnis der palaearktischen Orthopterenfauna (Tettig. et Acrid.). Mitteilungen Zoologisches Museum Berlin 17 (1): 165-200
- Ramme W (1941) Die Orthopterenfauna von Kärnten. Carinthia II, 131 (51): 121–131
- Rhode K, Hau Y, Kranz N, Weinberger J, Elle O, Hochkirch A (2017) Climatic effects on population declines of a rare wetland species and the role of spatial and temporal isolation as barriers to hybridization. Functional Ecology 31 (6): 1262-1274. doi.org/10.1111/1365-2435.12834
- Roesti C, Rutschmann F (2023) *Chorthippus eisentrauti*. <https://www.orthoptera.ch/arten/item/chorthippus-glyptobothrus-eisentrauti> [abgefragt am 23.9.2023]
- Saldamando CI, Miyaguchi S, Tasuta H, Kishino H, Bridle JR, Butlin RK (2005) Inheritance of song and stridulatory peg number divergence between *Chorthippus brunneus* and *C. jacobsi*, two naturally hybridizing grasshopper species (Orthoptera: Acrididae). Journal of Evolutionary Biology 18(3): 703-12. doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00838.x
- Schlumprecht H, Waeber G (2003) Heuschrecken in Bayern. Eugen Ulmer, Stuttgart, 515 S.
- Schmidt R, Dufresnes C, Krištín A, Künzel S, Vences M, Hawlitschek O (under review): Phylogenetic Insights into Central European *Chorthippus* and *Pseudochorthippus* (Orthoptera: Acrididae) Species Using ddRADseq Data. Molecular Phylogenetics and Evolution.
- Schönswetter P, Stehlik I, Holderegger R, Tribsch A (2005) Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. Molecular Ecology 14: 3547-3555
- Sirin D, Helversen O von, Çiplak B. (2010) *Chorthippus brunneus* subgroup (Orthoptera, Gomphocerinae) in Anatolia with description of two new species: data suggest an Anatolian origin for the lineage. Zootaxa 2410: 1-28. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2410.1.1>
- Slupetzky H, Krisai R, Lieb GK (1998) Hinweise auf kleinere Gletscherstände der Pasterze (Nationalpark Hohe Tauern, Kärnten) im Postglazial – Ergebnisse von 14C-Datierungen und Pollenanalysen. Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern 4: 225-240

- Tarasova T, Tishechkin D, Vedenina V (2021) Songs and morphology in three species of the *Chorthippus biguttulus* group (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) in Russia and adjacent countries. ZooKeys 1073: 21-53 doi.org/10.3897/zookeys.1073.75539
- The jamovi project (2023) jamovi (Version 2.3) [Computer Software]. Retrieved from <https://www.jamovi.org>
- Ustinova J, Achmann R, Cremer S & Mayer F (2006) Long repeats in a huge genome: Microsatellite loci in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. Journal of Molecular Evolution 62 (2): 158-167. doi: 10.1007/s00239-005-0022-6
- Vedenina V, Mugue N (2011) Speciation in gomphocerine grasshoppers: molecular phylogeny versus bioacoustics and courtship behavior. Journal of Orthoptera Research 20 (1): 109-125. doi.org/10.1665/034.020.0111
- Van Husen D (1987) Die Ostalpen in den Eiszeiten. Aus der Geologischen Geschichte Österreichs. Populärwiss. Veröff. d. Geol. Bundesanstalt, Wien, 24 p.
- Voisin J-F (coord.) (2003) Atlas des Orthoptères et des Mantides de France [French; abstract English], Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, (Patrimoines naturels 60), 108 p.
- Willemse F, Helversen O von, Odé B (2009) A review of *Chorthippus* species with angled pronotal lateral keels from Greece with special reference to transitional populations between some Peloponnesean taxa (Orthoptera, Acrididae). Zoologische Mededelingen 83 (2): 319-507
- Zuna-Kratky T, Fontana P, Roesti C, Braud Y, Hochkirch A, Monnerat C, Rutschmann F, Presa JJ (2016) *Chorthippus eisentrauti*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T16084410A70645049. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T16084410A70645049.en>
- Zuna-Kratky T (2009) Nachtigall-Grashüpfer *Chorthippus biguttulus* (Linnaeus, 1758). In: Zuna-Kratky T, Karner-Ranner E, Lederer E, Braun B, Berg H-M, Denner M, Bieringer G, Ranner A, Zechner L: Verbreitungsatlas der Heuschrecken und Fangschrecken Ostösterreichs. Verlag Naturhistorisches Museum Wien, Wien: 258-259