

Zum Einfluß der Temperatur auf den Jahreszyklus
von *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae)
in ungedüngten und schwach gedüngten Grasflächen

W.K.R.E. van Wingerden, W. Bongers, F. Cannemeijer & J.C.M. Musters

Abstract

The causes of the absence of *Chorthippus biguttulus* on two lightly fertilized grasslands were studied. We simulated hatching date using temperature series from the egg environment as driving variables. At simulated hatching date on an unfertilized meadow the eggs on a lightly fertilized pasture and meadow have to pass through 18.7% and 30.4%, respectively, of their Postdiapause Development (PoDE). Such delays reduce the chance of completion of the annual cycle, especially in cool summers, and may therefore be considered as a causal factor in the determination of the distribution of *C. biguttulus*.

Zusammenfassung

Die Ursachen für das Fehlen von *Chorthippus biguttulus* auf zwei leicht gedüngten Grasflächen wurden von uns anhand simulierter Schlupfdaten untersucht, wobei wir Temperaturserien aus der Umgebung der Eier für die Steuerung des Modells verwendeten. Ausgehend vom simulierten Schlupfdatum in einer ungedüngten Wiese (Wiese-UD) hatten die Eier (Embryonen) in einer schwach gedüngten Weide (Weide-D) und Wiese (Wiese-D) noch 18,7% bzw. 30,4% der Postdiapausären Entwicklung (PoDE) zu durchlaufen. Solche Verzögerungen verringern besonders in kühlen Sommern die Chance auf Vollendung des Lebenszyklus und können als Kausalfaktoren für den Verbreitungszustand von *C. biguttulus* betrachtet werden.

Einleitung

Die unterschiedliche Habitatbindung der Heuschreckenarten wird von verschiedenen Autoren (u.a. FRANZ 1933 und JAKOVLEV 1959) auf die mikroklimatischen Ansprüche der Nymphen und Imagines zurückgeführt. Des Weiteren wies INGRISCH (1983) auf die Ansprüche der Eier hin; so haben hygrophile Arten Eier eine niedrige Trockenresistenz. Ungeklärt bleibt aber, weshalb Arten mit hoher Trockenresistenz der Eier nicht auch in Feuchtbiotopen vorkommen, da sich deren Feuchteresistenzen nicht von jenen hygrophileren Arten unterscheiden (INGRISCH 1983). Wir konnten nun nachweisen, daß Arten, deren Verbreitung auf warme Biotope beschränkt ist, sich langsam entwickelnde Eier legen und daß Arten, die auch in

kühleren Biotopen vorkommen, dagegen sich schnell entwickelnde Eier legen (VAN WINGERDEN et al. 1991a, 1992a & b, BRUCKHAUS 1990). Infolge des Einflusses auf das Schlupfdatum und damit auf die Vollendung des Lebenszyklus wird die bodennahe Temperatur als wichtiger Habitatparameter für hygrophile Heuschrecken angesehen.

Diese Hypothese wird in der vorliegenden Arbeit durch Simulationsexperimente am Schlupfdatum an der sich verhältnismäßig langsam entwickelnden Art *Chorthippus biguttulus* (L.) untersucht (VAN WINGERDEN et al. 1991). Einbezogen wurden eine ungedüngte Wiese (Wiese-D) mit einer permanenten Population und zwei schwach gedüngte Grasflächen (Weide-D und Wiese-LD), auf denen diese Art fehlt. Die Ergebnisse stammen aus intensiven Erhebungen aus den Jahren 1982 und 1985 (bisher unpubliziert) sowie 1987 (VAN WINGERDEN et al. 1991b) und 1988 (VAN WINGERDEN et al. 1991b). Weiterhin wird überprüft, inwieweit die Unterschiede im Schlupfdatum auch Folgen für die Vollendung des Lebenszyklus haben, wobei experimentelle Ergebnisse zum Einfluß des Diapausezeitpunktes während der Embryonalentwicklung herangezogen werden.

Material und Methoden

Laborexperimente

Aus einer Laborzucht stammende Ootheken wurden während 4 Wochen unter Wechseltemperaturen (25°C/16 Std. und 15,4°C/8 Std.) inkubiert. Danach wurden diese Ootheken 7 Monate lang bei 1°C gelagert, anschließend in drei Gruppen aufgeteilt, und diese bei jeweils 15,4°C, 12,6°C und 10,4°C weiter gehalten. Später sind die Ootheken aufgebrochen und die Eier auf ihr Entwicklungsstadium nach CHAPMAN & WHITHAM (1968) kontrolliert worden. Heuschreckeneier haben eine obligatorische Diapause (UVAROV 1966, RICHARDS & WALOFF 1954) oder eine Oligopause vor oder in der Anatrepsis (BRUCKHAUS 1992), was dem vierten Embryonalstadium bei CHAPMAN & WHITHAM (1968) entspricht. Befanden sich die Embryonen im gut erkennbaren sechsten Stadium oder danach, wurde auf eine einsetzende postdiapausäre Entwicklung geschlossen. Als untere Entwicklungsschwelle wurde diejenige Temperatur festgelegt, bei der 25% der Eier solche Entwicklungsfortschritte aufwiesen. Diese Schwelle ist durch lineare Interpolation zwischen den Inkubationstemperaturen von 10,4°C und 12,6°C ermittelt worden.

Weiterhin wurde an Ootheken aus einer Laborzucht geprüft, inwieweit eine angebrochene prädiapausäre Entwicklung (PräDE) die Dauer der postdiapausären Entwicklung beeinflußt. Dazu wurden die Ootheken unmittelbar nach Ablage (2x pro Tag) für 1 - 6 Tage bei 10°C in Petrischalen gelagert (VAN WINGERDEN et al. 1991a). Auf diese Weise wurden in fünf aufeinanderfolgenden Wochen fünf Gruppen von Ootheken gewonnen, die bei 25°C jeweils 14, 7, 0, 21 und 14 Tage vor der winterlichen Kühle inkubiert wurden. Diese Zusammensetzung der Gruppen schließt eventuelle Unterschiede, welche auf verschiedene Ablagezeitpunkte zurückzuführen sind, allerdings nicht aus. In den beiden

Gruppen mit 14-tägiger Inkubationszeit war es möglich, diesen Effekt zu minimieren; dennoch sollten die Ergebnisse mit Vorsicht interpretiert werden.

Nach dieser Inkubation wurden die Ootheken 4 Monate lang bei 1°C gelagert, danach wieder in 25°C überführt, um die PoDE zu ermitteln. Nach 56 Tagen Bebrütung stellten wir die Eikokons nochmals für 3 Monate und 10 Tage kalt, woran sich wieder eine Bebrütung bei 25°C anschloß. Nach weiteren 30 Tagen wurden die Eikokons geöffnet und die übrigen Eier gezählt.

Aus jeder Gruppe hälterten wir eine zufällig ausgewählte Zahl an Nymphen in Experimentierkäfigen bei 25°C. Eine Lampe (75 Watt) in 15 cm Abstand von den Käfigen brannte 2 Stunden pro Tag. Darüberhinaus wurde eine Photoperiode von L16 : D8 eingehalten.

Freilanderhebungen

Auf drei verschiedenen, ursprünglich landwirtschaftlich genutzten Grasflächen wurden im Frühjahr und Sommer 1987 die Heuschrecken-Nymphen erfaßt und die Temperaturen gemessen. Die Wiese-UD ist seit 1972 nicht mehr gedüngt, aber einmal pro Jahr Mitte Juni gemäht worden. Sie ist durch eine stark geneigte, ca. 50 cm hohe, ungemähte Böschung begrenzt. Die Weide-D war von Anfang Mai bis Anfang Oktober mit 2,3 Stück Vieh/ha besetzt. In den Jahren zuvor wurde sie schwach gedüngt (50 kg Stickstoff/ha und Jahr) und mit 3,6 Stück Vieh/ha beweidet, wobei ein Jahr vor Beginn unserer Untersuchungen letztmalig Dünger ausgetragen wurde. Die Wiese-D erhielt seit 1971 eine Düngergabe von 50 kg/ha und Jahr und wurde ebenfalls nur einmal jeweils Ende Juni gemäht.

Die Temperaturen wurden auf repräsentativen Ausschnitten der drei Grasflächen vom 7. April bis zum 26. Juli 1987 erfaßt. In der Weide-D wurde die Meßstelle mehrmals gewechselt und am 20. Mai (19 Tage nach dem Aufbringen des Viehs), 10. Juni und 30. Juni auf zufällig ausgewählten Stellen jeweils neu eingerichtet. Diese Stellen waren durch einen elektrischen Weidezaun geschützt. Je Fläche wurden fünf Sensoren etwa 1-2 cm tief in den Boden, entsprechend der Ablagetiefe von *C. biguttulus*, eingegraben. In einem Data-logger wurden die Temperaturen in 10-Minuten-Abständen gespeichert und daraus die entsprechenden Stundenmittel berechnet. Fehlende Werte sind durch solche unter ähnlicher Witterung ergänzt worden. Einer der fünf Sensoren befand sich auf der Böschung, doch wurden seine Daten nicht für die Computersimulation verwendet, da sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte, daß dieser Rand ungemäht blieb und infolgedessen die Vegetation den Boden vollständig bedeckte.

Es ist aber bekannt, daß *C. biguttulus* zur Eiablage unbewachsene Plätze bevorzugt (INGRISCH & BOEKHOLT 1983). Die Abschätzung der oberirdischen pflanzlichen Biomasse erfolgte durch Berechnung der Lichtstrahlungsextinktion, gemessen mit einem optischen Liniensor (4 cm hoch, 1 cm breit und 30 cm lang) (VAN DER HAGE 1984) am Boden und über der Vegetation.

Diese Methode unterschätzt jedoch die Biomasse in der Weide-D, da hier unter 4 cm eine im Vergleich zu den Wiesen dichtere Vegetation (unter 4 cm) infolge der Beweidung vorhanden ist.

Die Heuschrecken-Nymphen wurden vom 1.Mai bis 20.Juli 1987 wöchentlich mit einem Kescher (100 Schläge pro Erfassung) abgefangen.

Simulationsmodell und -experimente

Wir simulierten das Schlupfdatum mit einem empirischen dynamischen Modell, in dem vom 7.April an (Anfangswert) das Fortschreiten des embryonalen Entwicklungszustandes (Zustandsvariable S) von der jeweiligen Bodentemperatur (Steuerungsvariable) abhängt. Dabei wird vorausgesetzt, daß die aufeinanderfolgenden Stufen der PoDE - entgegen der Annahme von CHERRILL und BEGON(1989) - nicht unterschiedlich temperaturabhängig sind.

Ist S die Fraktion der kompletten postdiapausären Entwicklung und tritt Schlupf bei $S >= 1$ ein, so lautet das Modell:

$\Delta S / \Delta t = \delta T \geq T^0 / y$, worin der Anfangswert $S^0 = 0$, T = Temperatur, T^0 = Unterschwelle für Entwicklung, $\delta T \geq T^0 = 1$ wenn $T \geq T^0$ und $\delta T \geq T^0 = 0$ wenn $T < T^0$.

Der Zusammenhang zwischen der PoDE-Dauer (y; in Tagen) und der Temperatur (T; in °C) wurde durch eine polynomiale Regressionsgleichung vom Typ

$$In (Y) = a + bT + cT^2$$

beschrieben.

Für die Berechnung der Regressionsgleichung verwendeten wir die im Temperaturbereich zwischen 15°C und 37,5°C ermittelten Medianwerte der PoDE-Dauer (VAN WINGERDEN et al. 1991a), ergänzt durch jene bei 15,4°C und 12,6°C (Abb. 1, Tab. 1).

Tab.1: Eizahl(n), prozentualer Anteil der Eier bis zur 6. Entwicklungsstufe (6), der weiterentwickelten Eier(6) und der ausgeschlüpften Nymphen (Schl) von *C. biguttulus*, ermittelt bei drei verschiedenen Temperaturen.

Temp	N	nNient	nPilz	< 6	≥ 6	nSchl
15,4°C	126	0	13	14,2	4,4	81,4
12,6°C	109	9	38	4,8	67,7	27,4
10,4°C	117	34	14	98,6	1,4	0

Für jeden Sensor berechneten wir die stündlichen Entwicklungsfortschritte durch Einsetzen des Stundenmittels der Temperatur in die Regressionsgleichung. Das Wetter war in der Zeit vom 29.Juni bis zum 16.Juli überaus sonnig und sehr heiß. Um zu Schätzungen über die Schlupfdaten von *C. biguttulus* in kühleren Sommern als im Untersuchungsjahr zu gelangen, machten wir drei zusätzliche Simulationen mit modifizierten Temperaturdaten. Dazu verwendeten wir vom 29.Juni an wiederholte 24-Stunden-Zyklen von drei relativ kühlen Tagen.

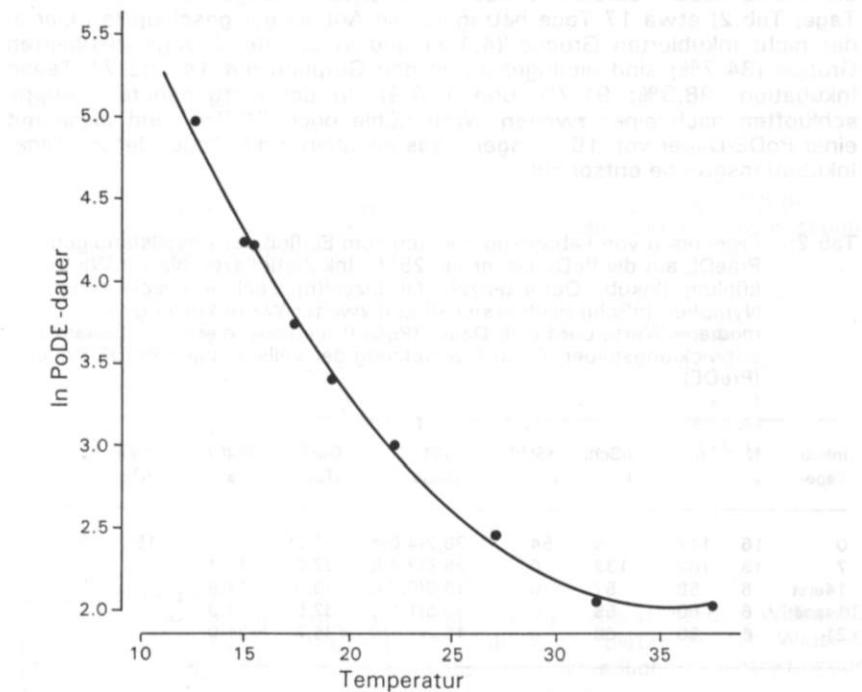


Abb.1: Die Abhängigkeit der medianen Postdiapause(PoDE)-Dauer (in Tagen) von der Temperatur (°C) bei *C. biguttulus*. Regressionsgleichung: $\ln(\text{PoDE}) = 8,98 - 0,40T + 0,0056T^2$; QD-Werte zwischen 0,3-3,1 %

Ergebnisse

Laborexperimente

Die polynomiale Regressionsgleichung, welche den Zusammenhang zwischen Temperatur und PoDE-Dauer beschreibt (Abb. 1), stimmt gut mit den medianen Werten überein; die erklärte Varianz beträgt 99,6%. Der Entwicklungsnullpunkt wurde von uns auf 11,0°C geschätzt (Tab.1).

Je kürzer die prädiapausäre Inkubationszeit ist, umso länger dauert die postdiapausäre Entwicklung (Tab.2). Als minimale PoDE-Dauer bei vorhergehender vollständiger prädiapausärer Entwicklung wurden 14,6 Tage bei 21 Tagen Inkubation vor der winterlichen Kühle ermittelt. Folglich würde die PräDE-Dauer, berechnet aus Gesamtentwicklungsduer minus 14,6 Tage; Tab.2) etwa 17 Tage betragen. Die Anteile der geschlüpften Eier in der nicht inkubierten Gruppe (4,1%) und in der für 7 Tage inkubierten Gruppe (84,7%) sind niedriger als in den Gruppen mit 14 und 21 Tagen Inkubation (98,3%; 91,7% und 100%). In der erstgenannten Gruppe schlüpften nach einer zweiten Winterkühle noch 36,7%, und diese mit einer PoDE-Dauer von 16,3 Tagen, was annähernd der Dauer der 21 Tage-Inkubationsgruppe entspricht.

Tab.2: Ergebnisse von Laborexperimenten zum Einfluß der unvollständigen PräDE auf die PoDE-Dauer bei 25°C. Inkubationszeit bis zur Winterkühlung (Inkub); Oothekenzahl (N); Eizahl(n); Zahl der geschlüpften Nymphen (nSchl) nach erster (I) und zweiter Winterkühlung (II); mediane Werte der PoDE-Dauer (PoDE); mediane Werte der Gesamtentwicklungsduer (GesE); Schätzung der vollständigen PräDE-Dauer (PreDE).

Inkub Tage	N	n	nSchl I	nSchl II	PoDE I(Tage)	GesE (Tage)	PräDE (Tage)	PoDE II(Tage)
0	16	147	6	54	38,2(4,0)A	(38,2)		15,7(0,5)D
7	18	163	138	0	25,6(2,4)B	32,6	17,4	
14erst	6	58	57	0	19,0(0,7)C	33,0	17,8	
14spät	6	60	55	0	18,5(1,1)C	32,5	17,3	
21	6	60	60	0	15,2(1,1)D	<36,2	<21,0	

In allen fünf experimentellen Gruppen waren die Überlebensraten im 1. Nymphenstadium ziemlich hoch (80,8% - 98,1%; Tab.3). Mit zunehmender Anfangsbebrütungsdauer scheint die Dauer des ersten Nymphenstadiums abzunehmen (Tab.3). Von 96 Nymphen der Gruppe mit 7 Tagen Bebrütungsdauer erreichten innerhalb von 52 Tagen 81 Individuen (84,4%) das Adultstadium.

Tab.3: Überleben im ersten Nymphenstadium und dessen Dauer. Zahl der gestorbenen Nymphen (n - tot); Zahl der nach dem zweiten Nymphenstadium gehäuteten (Häut); mittlere Dauer des ersten Stadiums (Dauerl); * 4 Std.Licht/Tag anstatt 2 Stunden in den anderen Gruppe.

Inkub (Tage)	nach erster Winterkühlung				nach zweiter Winterkühlung			
	n	nTot	nHäut(%)	Dauerl (Tage)	n	nTot	nHäut(%)	Dauerl (Tage)
0	6	1	5(83,3)	13,5	36	7	29(80,6)	10,4*
7	41	2	39(95,1)	12,1	0			
14	48	8	40(83,3)	11,0	0			
14	54	1	53(98,1)	10,8	0			
21	48	7	41(85,4)	10,7	0			

Tab.4: Lichtextinktion in 4 cm Höhe über dem Boden in der Wiese-UD (8 Meßpunkte) und in den Grasflächen-LD (10 Meßpunkte). 1 Mahddatum 15.Juni, 2 - 29.Juni.

	23.April	6.Mai	27.Mai	18.Juni
Wiese-UD ¹	0,25 ± 0,31	0,31 ± 0,22	0,86 ± 0,43	0,11 ± 0,11
Weide-D	0,72 ± 1,39	1,20 ± 0,66	0,44 ± 0,29	1,05 ± 0,69
Wiese-D ²	0,87 ± 0,60	1,40 ± 0,58	2,16 ± 0,64	3,16 ± 0,43

Simulationsexperimente

Der simulierte Schlupf tritt in zeitlicher Folge zuerst in der Wiese-UD (5.Juli), dann auf der Weide-D (11.Juli) und zuletzt in der Wiese-D (12.Juli) auf (Abb.2), entsprechend der unterschiedlichen Lichtextinktion (Tab.4) und Temperatur (Tab.5) in den Grasflächen.

Tab.5: Monatliche Zahl der Stunden mit Bodentemperaturen über 20°C.1 Mahddatum 15.Juni, 2- 29.Juni.

	April	Mai	Juni	Juli
Wiese-UD ¹	0	15	40	93
Weide-D	0	1	23	65
Wiese-D ²	0	0	21	99

In der Wiese-UD stimmt das simulierte Schlupfdatum, abgesehen von wenigen frühen Individuen, ziemlich gut mit jenem des ersten Auftretens der Nymphen überein (Abb.2). Zur Zeit des mittleren Schlupfdatums (88,1 \pm 2,5 Tage nach dem Anfangsdatum 7.April) mußten in der Weide-D noch 18,6% und in der Wiese-D noch 30,4% der PoDE durchlaufen werden. Im Untersuchungsjahr 1987 entsprechen diesen Prozentsätzen auch Verzögerungen im Schlupf von 6,2 bzw. 7,6 Tagen (Tab.6). Die Temperaturen lagen vor dem 7.April wie auch vom 7.-14. April sehr niedrig, was in dieser Woche einer Entwicklung von nur etwa 1% entsprach, so daß auch jene Temperaturen vor dem 7.April vernachlässigbar sind.

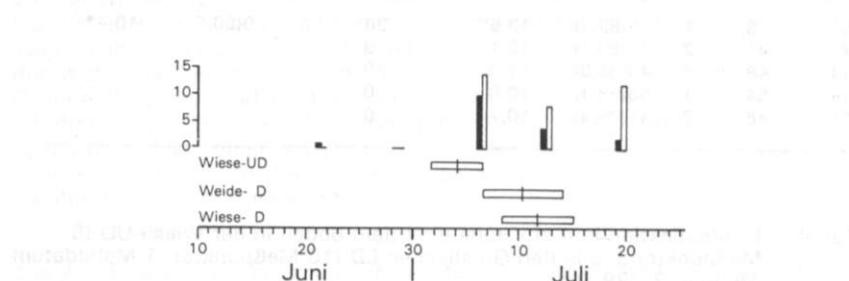


Abb.2: Die Kescherfangzahlen der Nymphen des ersten (schwarze Säulen) und zweiten Stadiums (weiße Säulen) in der Wiese-UD und die simulierten Schlupfdaten (+- Standardabweichung, horizontale Balken) in der Wiese-UD, Weide-D und Wiese-D.

In kühleren Sommern würde *C. biguttulus*, nach den Simulationen mit modifizierten Temperaturdaten, in der Wiese-UD 2,8 bis 8,9 Tage, auf der Weide-D 1,9 bis 11,6 Tage und in der Wiese-D 4,2 bis 16,7 Tage später schlüpfen als im Untersuchungsjahr 1987 (Tab.6). Außerdem träte der Schlupf auf der Weide-D 5,9 bis 8,9 Tage, auf der Wiese-D 9,0 bis 15,4 Tage später ein als auf der Wiese-UD (Tab. 6). Dies entspricht 14 bis 17% (Weide-D) bzw. 27 bis 32% (Wiese-D) der noch zu durchlaufenden PoDE (Tab.6, Abb.3).

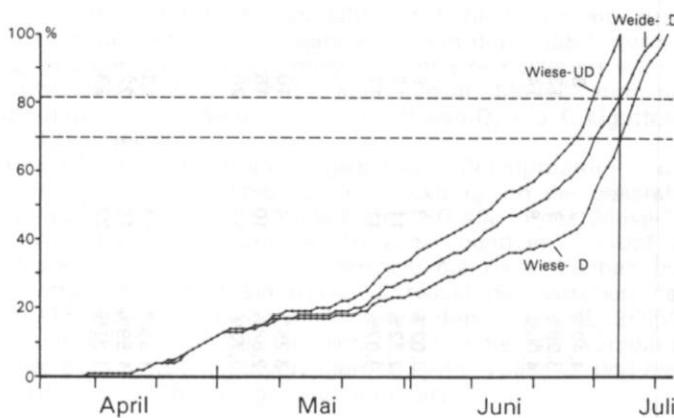


Abb.3: Simulierte Embryonalentwicklung (mit akkumulierten Tageswerten) bei *C. biguttulus*. Zum simulierten mittleren Schlupfdatum in der Wiese-UD (5.Juli) hatten die Eier in der Weide-D noch 18,7% und in der Wiese-D noch 30,4% der postdiapausären Entwicklung (PoDE) zu durchlaufen.

Tab.6: Simulationen der Schlupfdaten von *C. biguttulus* auf drei Grasflächen, für vier verschiedene Temperaturbereiche, d.h. jenen von 1987 und drei modifizierte Bereiche. Mittelwerte der simulierten PoDE-Dauer ab Anfangswert 7.April (PoDE); mittleres Schlupfdatum im Juli (mSchl); in Klammern: Anteil am Tage, nach welchem Schlupf stattfindet; Schlupfverzögerung (Tage) im Vergleich zum Untersuchungsjahr (Verzö 1987); prozentualer Anteil der unvollständigen Entwicklung in den D-Grasflächen am Schlupf in der Wiese-UD (Unvoll); Schlupfverzögerung (Tage) im Vergleich zur Wiese-UD (Verzö Wiese-UD); mittlerer Entwicklungsanteil pro Tag in der Zeit ab 28.Juni (PoDE.Tag-1); Schlupfdatum am wärmsten Meßpunkt im Juli (1stSchl); geschätztes Datum der ersten Eiablage (1stEi). * Schätzung des prozentualen Anteils durch Kombination der Werte am 9.und 10.Juli.

	PoDE	mSchl (Juli)	Verzö (1987)	Unvoll	Verzö (Wiese-UD)	PoDE.Tag ⁻¹	1stSchl (Juli)	1stEi (September)
<i>Temperaturdaten von 1987</i>								
Wiese-UD	88,1 ± 2,5	5(0,13)				4,40%	2	8
Weide-D	94,3 ± 3,8	11(0,33)		18,6%	6,2*	3,08%	7	13
Wiese-D	95,7 ± 3,3	12(0,75)		30,4%	7,6**	4,00%	8	14
<i>Modifizierte Temperaturdaten (kühlere Sommer): ab 28.Juni ein wiederholter 24-Stunden-Temperaturzyklus von 9.Juli</i>								
Wiese-UD	90,9 ± 3,9	7(0,94)	2,8			3,02%	3	9
Weide-D	98,4 ± 5,0	15(0,40)	4,1	17,0%	7,5*	2,32%	11	17
Wiese-D	99,9 ± 4,2	16(0,90)	4,2	27,0%	9,0**	3,07%	11	17
<i>idem, von 22.Juli</i>								
Wiese-UD	90,3 ± 3,2	7(0,31)	2,2			3,25%	4	10
Weide-D	96,2 ± 2,7	13(0,20)	1,9	16,4%	5,9*	2,68%	10	16
Wiese-D	102,2 ± 4,8	19(0,17)	6,4	32,4%	11,9***	2,73%	14	20
<i>idem, von 10.Juli</i>								
Wiese-UD	97	13	8,9			1,8%*	7	13
Weide-D	105,9 ± 5,9	22(0,90)	11,6	14,0%	8,9	1,59%	16	22
Wiese-D	112,4 ± 6,0	29(0,40)	16,7	28,0%	15,4	1,81%	22	28

Diskussion

Die Übereinstimmung zwischen simuliertem Schlupfdatum und Datum des ersten Auftretens der Nymphen läßt die Schlußfolgerung zu, daß das Schlupfdatum im Untersuchungsjahr vor allem durch die Entwicklungsrate (1/PoDE) und die Umgebungstemperatur der Eier bestimmt wurde. Infolge dieser Übereinstimmung konnte auch unser Modell zum simulierten Schlupfdatum auf die Weide-D und die Wiese-D, wo *C. biguttulus* fehlte, angewandt werden.

Die auf den D-Grasflächen im Vergleich zum Schlupfdatum in der Wiese-UD fehlende prozentuale Embryonalentwicklung (an der gesamten PoDE-Dauer) betrug 18,6% in der Weide-D und 30,4% in der Wiese-D (Tab.6). Diesen Prozentsätzen entsprechen Verzögerungen im Schlupf von etwa einer Woche bei warmem und anderthalb bis zwei Wochen bei kühltem Sommerwetter. Der Anteil simulierter Entwicklung zwischen den Mahdterminen (15.-28.Juni) betrug in der gemähten Wiese-UD 20,5%, in der ungemähten Wiese-D 0%. Folglich verursachte die verspätete Mahd 10,5% der gesamten Schlupfverzögerung in der Wiese-D, und eine frühere Mahd hätte die Schlupfverzögerung verringert.

Die in die Simulationen einbezogenen kühlen Witterungsumstände entsprechen auch der Sommersaison. So war der simulierte tägliche Entwicklungsfortschritt in der Wiese-UD vom 15.-28.Juni (unmittelbar nach der Mahd) mit 1,6% niedriger als der in den Simulationen angewandte niedrigste Prozentsatz von 1,8% für diese Fläche und für die kurz vorher gemähte Wiese-D.

Die Wiese-UD könnte infolge der Böschung am Nordrande ein etwas wärmeres Mesoklima als die D-Grasflächen aufweisen, und die Temperaturunterschiede könnten somit eine Folge dieser Mesoklimas wie auch der pflanzlichen Biomasse sein (Tab.4 und 5). Allerdings betrug der Entwicklungsfortschritt vom 3.-9.Juli (während beide Wiesen eine ähnlich kurze Vegetation aufwiesen) in der Wiese-UD 30% und in der Wiese-D 31% (siehe Tab.6, PoDE- Tag am 9.Juli). Demzufolge waren die mesoklimatischen Unterschiede auf unbewachsenem Boden wahrscheinlich derart gering, so daß die Temperaturdifferenzen zwischen den Grasflächen wohl allein durch die verschiedene pflanzliche Biomasse zu erklären sind.

Um Aussagen darüber machen zu können, inwieweit bei *C. biguttulus* die Verzögerungen im simulierten Schlupf in den D-Grasflächen die Vollendung des Lebenszyklus beeinflussen, sind weiterhin Schätzungen der nymphalen Entwicklungsduer und der Präovipositionsperiode notwendig. Da für das Fortbestehen von Populationen von Arten mit langfristiger Entwicklung die sich am schnellsten entwickelnden Individuen am wichtigsten sind, verwendeten wir den wärmsten der fünf Meßpunkte für die simulierten Schlupfdaten (Tab.6) sowie aus der Literatur die kürzeste nymphale Entwicklungsduer im Freiland (54 Tage, LENSSINK 1963).

Mangels Freilandwerten nahmen wir aus Laborzuchten eine Präovipositionsperiode von 14 Tagen. Damit setzten wir die Nymphen- und Imaginalentwicklung in den drei verschiedenen Grasflächen als gleich voraus. Dies ist insofern realistisch, als diese vor allem von der Sonnenstrahlung abhängen (BEGON 1983), welche in allen drei Grasflächen gleich war. Auf

diese Weise müßten in der Wiese-UD die ersten Ootheken in der zweiten Septemberwoche abgelegt worden sein (Tab.6). In den D-Grasflächen würde die erste Ablage 5-9 Tage (Weide-D) bzw. 6-15 Tage später (Wiese-D), d.h. in der dritten und vierten Septemberwoche, einsetzen. Zu dieser Jahreszeit kann aber eine ein- bis zweiwöchige Verzögerung entscheidend für das Fortbestehen der Population sein. Da ihr die ein oder zwei wärmsten Wochen des Spätsommers fehlen, kann auch die Eiablage verhindert werden, welche an relativ hohe Temperaturen gebunden ist (REMMERT 1985, BRUCKHAUS 1992). Werden jedoch Eier abgelegt, bleibt ihre Prädiapause-Entwicklung, die mit 54% der Gesamtentwicklung etwas länger als die PoDE ist (Tab.2), vor dem Winter unvollständig. Überdies ist die PreDE wahrscheinlich in ähnlicher Weise temperaturabhängig wie die PoDE (MORIARTY 1969, CHERRILL & BEGON 1989, BRUCKHAUS 1992). Eine unvollständige PräDE wiederum hat eine Verlängerung der PoDE zur Folge (Tab.5), was bereits für *C. brunneus* (MORIARTY 1969, CHERRILL & BEGON 1992) und einige Tettigoniiden (INGRISCH 1986) nachgewiesen wurde, und bei *C. parallelus* vermutet wird (BRUCKHAUS 1990). Offensichtlich läuft die fehlende PräDE in Kühle nicht (langsam) ab. Außerdem zeigen die Befunde, daß Kühle vor der Blastokinese bereits dia-pauseterminierend wirken kann.

Im ungünstigsten Fall können 60% der PräDE für einen großen Teil der Eier ohne Vitalitätsverlust der Nymphen wieder ausgeglichen werden, sofern die Witterungsbedingungen im Folgejahr günstig sind. Andernfalls verringert sich die Chance auf Vollendung des nächsten Jahreszyklus. Sinkt die PräDE unter 40%, verringert sich auch der Anteil geschlüpfter Nymphen (Tab.2). Wurden jedoch die Eier gleich zu Beginn des Experiments (also unmittelbar nach der Ablage) gekühlt, waren für den erfolgreichen Schlupf zwei Kühleperioden notwendig, wobei die PoDE-Dauer etwas länger als diejenige nach nur einer Überwinterung war (16,4 gegenüber 14,6 Tagen - Tab.2 bzw. 13,8 Tage - VAN WINGERDEN et al. 1991a). Dies stimmt mit Ergebnissen von BRUCKHAUS (1992) überein, der nach zweimaliger Überwinterung eine längere (etwa 45%) PoDE fand. Diese Eier wurden im Spätherbst abgelegt und bei relativ niedrigen Temperaturen gehalten. Dennoch ist die PoDE-Dauer nach zweimaliger Kühlung noch kürzer als jene in den Gruppen, welche von uns 7 bzw. 14 Tage inkubiert wurden, und die dann nach nur einer Winterkühlung schlüpften (24,3 bzw. 18,0 Tage gegenüber 16,4 Tagen; Tab.6), was die Chancen zur Vollendung des Lebenszyklus erhöht. Andererseits sind zweimalig überwinternde Eier sicherlich einer höheren Mortalität infolge Austrocknung, Prädation und Parasitierung ausgesetzt, was der niedrige Schlupfanteil von 36,7% bereits vermuten läßt.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß eine durch Stickstoffdüngung und -niederschlag bewirkte Zunahme der pflanzlichen Biomasse zu niedrigeren Temperaturen in der oberen Bodenschicht und folglich zur Verzögerung des Nymphenschlupfes bei Heuschrecken führt (VAN WINGERDEN et al. 1992a). Bei der sich relativ langsam entwickelnden Art *C. biguttulus* kann diese Verzögerung, besonders in kühlen Sommern, zum Unterbleiben der Eiablage bzw. zur Unvollständigkeit der PräDE führen, wobei letzteres durch Verlängerung der PoDE wieder ausgeglichen werden

kann. Dadurch verringert sich jedoch die Chance auf Vollendung des Lebenszyklus im nächsten Jahr. Ein Schlupfaufschub auf das übernächste Jahr führt zumindest unter Laborbedingungen zu hoher Eimortalität, welche vermutlich im Freiland noch höher sein wird. Daraus schließen wir, daß bei *C. biguttulus* der verzögerte Nymphenschlupf Ursache für das Fehlen dieser Art in unseren LD-Grasflächen ist. Wir halten es nicht für wahrscheinlich, daß mangels unbewachsener Stellen (INGRISCH u. BOEKHOLT 1983) die Weibchen ihre Ootheken nicht in den D-Grasflächen ablegen könnten. Solche Stellen gibt es infolge der Aktivität der Maulwürfe und Rinder im Sommer und Herbst auf der Weide-D überall. Im Frühjahr werden diese aber wieder überwachsen, so daß für die postdiapausäre Entwicklung der Wärmevorteil verloren geht.

Danksagung

Herrn Dr. G. Köhler (Institut für Ökologie, Universität Jena) danken wir für seine Unterstützung bei der Übersetzung und - zusammen mit Herr PD Dr. A. Bruckhaus (Institut für Landwirtschaftliche Zoologie und Bienenkunde, Universität Bonn) - für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Den Herren P. Bouwman und R. Nederstigt danken wir für ihre Unterstützung bei der Feldarbeit. Herr Dr. J.C.H. van der Hage (Instituut voor Meteorologie en Oceanografie, Rijksuniversiteit Utrecht), Dr. E. Weijers und Prof. Dr. Hans Vugts (Instituut voor Aardwetenschappen, Vrije Universiteit Amsterdam) danken wir für ihre Mitarbeit im meteorologischen Teil der Untersuchungen. F. Maaskamp und J. Burgers (DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Arnhem) halfen den Laborversuchen. Herr Ing. L.A. Mol (Vakgroep Landbouwplantteelt en Graslandkunde, Landbouwuniversiteit Wageningen) ermöglichte uns den Zugang zu die Bovenbuurtse und Achterbergse Grasflächen. Und A. Griffioen danken wir für die Bearbeitung der Abbildungen.

Verfasser

Walter K.R.E. van Wingerden

Jack C.M. Musters

DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)

Postbus 9201, 6800 HB ARNHEM

Willem Bongers

Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwuniversiteit Wageningen

Postbus 8080, 6700 DD WAGENINGEN

Fred Cannemeijer

Instituut voor Aardwetenschappen, Vrije Universiteit Amsterdam

De Boelelaan 1085, 1081 HV AMSTERDAM

Literatur

- BEGON, M. (1983): Grasshopper populations and weather: the effects of insolation on *Chortippus brunneus* - *Ecol. Entomol.* 8: 361-370.
- BRUCKHAUS, A. (1990): Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einiger einheimischer Feldheuschreckenarten - *Articulata* 5: 43-57.
- BRUCKHAUS, A. (1992): Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz. *Articulata Beiheft* 2: 1-..
- CHAPMAN, R.F. & WHITHAM, F. (1968): The external morphogenesis of grasshopper embryos - *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. (A)* 43: 161-169.
- CHERRILL, A.L. & BEGON, M. (1989): Timing of life cycles in a seasonal environment: the temperature-dependence of embryogenesis and diapause in a grasshopper (*Chorthippus brunneus* Thunberg) - *Oecologia* 78: 237-241.
- CHERRILL, A.L. & BEGON, M. (1992): Oviposition date and pattern of embryogenesis in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Orthoptera, Acrididae) - *Holarctic. Ecol.* (im Druck).
- FRANZ, H. (1933): Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren - *Zoogeographica* 1: 511-565.
- HAGE, J.C.H. van der (1984): A small optical line sensor for radiation measurement in vegetation - *J. exp. Bot.* 35: 762-766.
- INGRISCH, S. (1983): Zum Einfluss der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsduer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae) - *Dtsch. Entomol. Z.* 30: 1-15.
- INGRISCH, S. (1986): The pluennial life cycles of the European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). 1. The effect of temperature on embryonic development and hatching - *Oecologia* 70: 606-616.
- INGRISCH, S. & BOEKHOLT, I. (1982): Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria - *Zool. Beitr. N.F.* 28: 33-46.
- JACOVLEV, V. (1959): Mikroklimatische Untersuchungen in einigen Acrididenbiotopen - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 48: 89-101.
- LENSINK, B.M. (1963): Distribution ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands - *Tijdschr. Entomol.* 106: 357-443.

- MORIARTY, F. (1969): The laboratory breeding and embryonic development of *Chortippus brunneus* (Thunberg) (Orthoptera: Acrididae) - Proc. R. Entomol. Soc. London (A) 44: 25-34.
- REMMERT, H. (1985): Crickets in sunshine - Oecologia 68: 29-33.
- RICHARDS, O.W. & WALOFF, P.D. (1954): Studies on biology and population dynamics of British grasshoppers - Anti-Locust Bull. 17: 1-182.
- UVAROV, B.P. (1966): Grasshoppers and Locusts 1. Cambridge (Cambridge University Press), 481 S.
- WINGERDEN, W.K.R.E. van, MUSTERS, J.C.M. & MAASKAMP, F.I.M. 1991a): The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) - Oecologia 87: 417-423.
- WINGERDEN, W.K.R.E. van, MUSTERS, J.C.M., KLEUKERS, R.M.J.C., BONGERS, W. & BIEZEN, J.B. van (1991): The influence of cattle grazing intensity on grasshopper abundance (Orthoptera: Acrididae) - Proc. Exper. & Appl. Entomol., N.E.V. Amsterdam 2: 28-34.
- WINGERDEN, W.K.R.E. van, MUSTERS, J.C.M., CANNEMEIJER, F. & BONGERS, W. (1992a): Simulation of hatching dates in three *Chorthippus* species (Orthoptera: Acrididae) in unfertilized and lightly fertilized grasslands - Proc. Exper. & Appl. Entomol., N.E.v. Amsterdam 3: 86-93.
- WINGERDEN, W.K.R.E. van, KREVELD, A.R. van & BONGERS, W. (1992b): Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orth., Acrididae) in natural and fertilized grasslands - J. Appl. Ent. 113: 138-152.