

Phänologie und Populationsdynamik der Kurzflügeligen Beißschrecke (*Metrioptera brachyptera*) entlang eines Höhen- und Expositionsgradienten

Dominik Poniatowski & Thomas Fartmann

Abstract

First larvae of the bog bush-cricket (*Metrioptera brachyptera*) were observed in the study area at the end of April. Approximately one month later the species reached their population peak due to the clumped appearance of three larval stages (L_1-L_3). In access specimen numbers decreased continuously. In dependence of altitude and aspect phenology of the individuals varied. Furthermore, protandry was observed in *M. brachyptera*.

Zusammenfassung

Die ersten Larven der Kurzflügeligen Beißschrecke traten im Untersuchungsgebiet Ende April auf. Etwa einen Monat später erreichte die Art ihr Populationsmaximum durch das überlagerte Auftreten mehrerer junger Larvenstadien (L_1-L_3). Im Anschluss daran fielen die Individuenzahlen nahezu kontinuierlich wieder ab. In Abhängigkeit vom Höhen- und somit klimatischen Gradienten war die phänologische Entwicklung der Art in den Teilräumen des Untersuchungsgebietes unterschiedlich. *M. brachyptera* besaß aber auch auf unmittelbar benachbarten Probe- bzw. Untersuchungsflächen mit verschiedener Hangausrichtung eine unterschiedliche Phänologie. Bei Betrachtung der Geschlechter konnte eine Protandrie – also ein Entwicklungsvorsprung der Männchen – nachgewiesen werden.

Einleitung

Zum jahreszeitlichen Auftreten der Larven und Imagines von *M. brachyptera* liegen bereits verschiedene Arbeiten vor (u.a. DETZEL 1998, KÖHLER 2001, JANSEN 2003). Auch zur Phänologie der sechs Larvenstadien gibt es einige Studien (OSCHMANN 1969, 1993; INGRISCH 1978, KÖHLER 1989). Dagegen ist über die Populationsdynamik der Kurzflügeligen Beißschrecke kaum etwas bekannt (KÖHLER 1989).

Ähnliches gilt für die phänologische Entwicklung der Geschlechter (ČEJCHAN 1977). Obwohl ein früheres Auftreten männlicher Tagfalter (Protandrie) schon seit dem 19. Jahrhundert bekannt ist (PETERSEN 1892), liegen derartige Erkenntnisse für heimische Heuschreckenarten erst seit wenigen Jahren vor (Ensifera: SCHUHMACHER & FARTMANN 2003, PONIATOWSKI & FARTMANN 2005; Caelifera: SAMIETZ 1998, SCHULTE 2003, BEHRENS & FARTMANN 2004). Die Laborstudie von ČEJCHAN (1977) deutet an, dass dieses Phänomen auch bei *M. brachyptera* besteht. Detaillierte Freilanduntersuchungen gibt es bislang allerdings nicht. Mit der vorliegenden Studie sollten daher folgende Fragen beantwortet werden:

- Welche Phänologie hat *M. brachyptera* im Diemeltal und wie wirkt sich der Höhengradient auf die zeitliche Entwicklung der Art aus?
- Welche Rolle spielt die Exposition für die Phänologie der Beißschrecke?
- Wann erreicht *M. brachyptera* ihr Individuenmaximum?
- Gibt es phänologische Unterschiede zwischen den Geschlechtern?

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (UG) liegt nordwestlich von Kassel an der nordrhein-westfälisch-hessischen Landesgrenze und umfasst mit einer Größe von etwa 610 km^2 nahezu das gesamte Diemeltal. Das UG erstreckt sich von der Diemel-Quelle bis kurz vor die Mündung des Flusses in die Weser bei Bad Karlshafen über eine Länge von etwa 80 km und fällt hierbei von mehr als 800 m üNN bis auf 110 m üNN ab. Anhand der klimatischen und naturräumlichen Gegebenheiten lässt sich das UG in das Quellgebiet (PONIATOWSKI 2006) sowie das Obere, Mittlere und Untere Diemeltal (FARTMANN 2004) einteilen (Abb. 1).

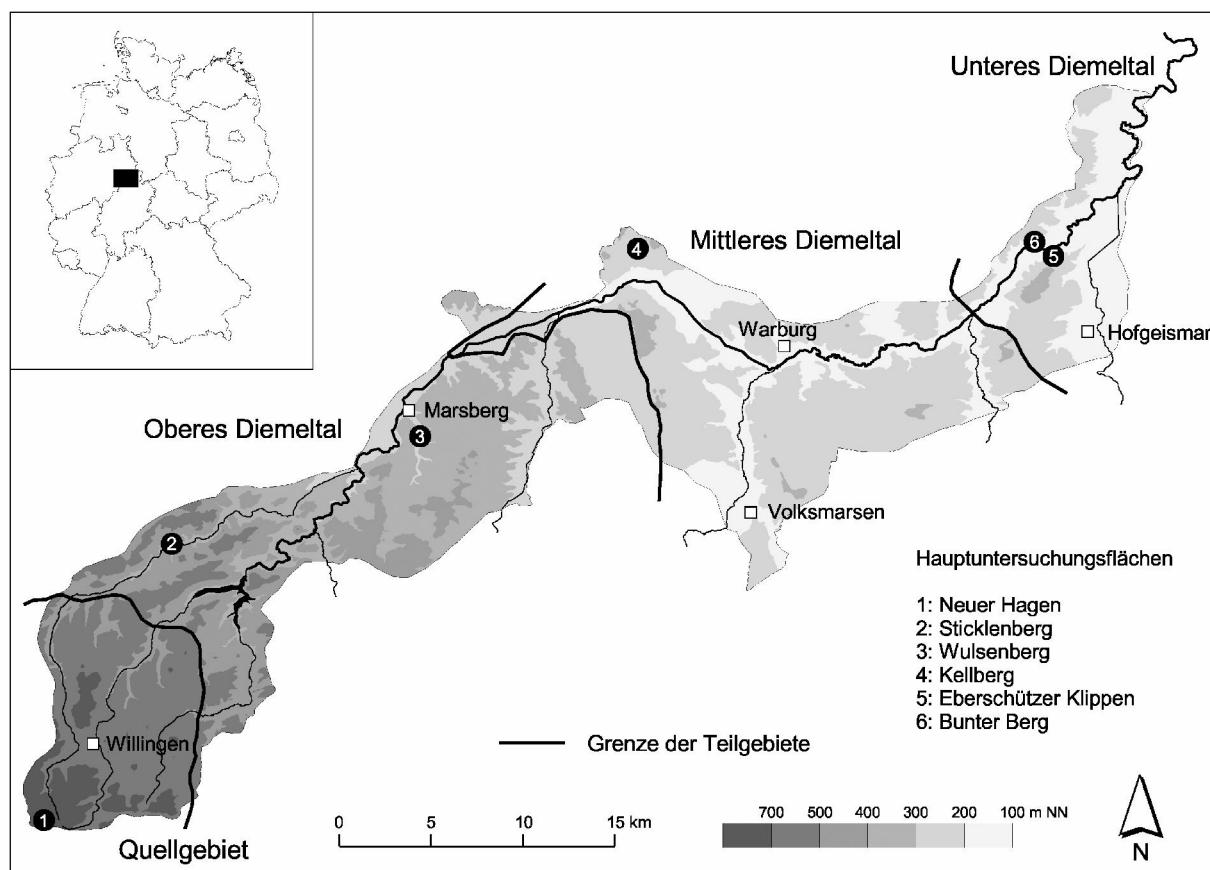


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes (UG) in Deutschland und der Hauptuntersuchungsflächen in den Teilgebieten des Diemeltals (Ostwestfalen/Nordhessen).

Das zur naturräumlichen Haupteinheit des Rothaargebirges gehörende Quellgebiet ist durch ein sehr raues Klima geprägt (vgl. BÜRGER 1963). Es weist mit einer Meereshöhe von etwa 600 bis 800 m üNN die geringsten Jahresmitteltemperaturen (5–6,5 °C) und die höchsten Niederschlagsmengen (950–1400 mm) des gesamten UG auf.

Flussabwärts schließt sich das Obere Diemeltal (300–500 m üNN) an. Die Niederschläge sind hier immer noch vergleichsweise hoch, nehmen aber mit fallender Meereshöhe fortlaufend ab (700–1000 mm). Die Jahresmitteltemperaturen betragen etwa 6,5–8 °C.

Das Mittlere Diemeltal stellt mit 200–300 m üNN den um Warburg gelegenen klimatischen Gunstraum des UG dar (MÜLLER-TEMME 1986, FARTMANN 2004). Bei vergleichsweise hohen Jahresmitteltemperaturen (8–8,5 °C) lassen sich hier im Schnitt die geringsten Niederschlagsmengen (600–800 mm) verzeichnen.

Im Unteren Diemeltal (100–200 m üNN) steigen, neben den immer noch hohen Durchschnittstemperaturen (7,5–9 °C), die jährlichen Niederschlagssummen (650–800 mm), aufgrund von Steigungsregen vor Reinhardswald und Solling, langsam wieder an (Klimadaten nach MURL NRW 1989, KLEIN & MENZ 2003).

Eine ausführlichere Charakterisierung des UG im Bezug auf Geomorphologie, Geologie, Boden, Vegetation sowie Natur- und Teileräume ist FARTMANN (2004) zu entnehmen. Weiterführende Informationen zum Quellgebiet finden sich bei PONIATOWSKI & FARTMANN (2007).

Die Monatsmitteltemperaturen im Untersuchungszeitraum 2005 (April bis September) waren zumeist etwas höher als im langjährigen Mittel. Lediglich der August fiel geringfügig kühler und deutlich niederschlagsreicher aus. Ebenfalls hohe Niederschlagsmengen ließen sich im April verbuchen, während der Juli trockener war als im mehrjährigen Durchschnitt. Die Monate Mai und September entsprachen weitgehend den langjährigen Mittelwerten (Klimastation Willingen/Upland [580 m üNN], Deutscher Wetterdienst 2006).

Material und Methoden

Untersuchungsflächen

Als Untersuchungsflächen (UF) dienten hauptsächlich Halbtrockenrasen-Komplexe. Lediglich im Quellgebiet wurden Hochheiden beprobt. Eine detaillierte Beschreibung der UF ist PONIATOWSKI (2006) zu entnehmen.

Heuschreckenerfassung

Die Suche nach Larven erfolgte gezielt ab dem 15. April 2005 auf verschiedenen Halbtrockenrasen-Komplexen des klimatisch begünstigten Unteren und Mittleren Diemeltals. Als Hilfsmittel kam ein Streifkescher zum Einsatz.

Um die Phänologie und Populationsdynamik von *M. brachyptera* im Diemeltal repräsentativ abbilden zu können, wurden für jeden Teilraum des UG 1–2 UF mit jeweils 2–7 Probeflächen (PF) ausgewählt. Soweit absehbar handelte es sich hierbei um PF mit individuenreichen Populationen, wodurch eine große Stichprobe und somit hohe Aussagekraft der Daten erreicht werden sollte. Auf jeder dieser PF erfolgte mittels Isolationsquadrat (zur Methodik s. PONIATOWSKI 2006)

einmal pro halbem Monat (15 bzw. 16 Tage) von der 2. Mai- bis zur 2. September-Hälfte eine quantitative Erfassung sämtlicher Postembryonalstadien von *M. brachyptera* (L_1 – L_6 , Im).

Die Determination der Larven und Imagines erfolgte im Gelände. Als Hilfsmittel zur Unterscheidung der Larvenstadien diente INGRISCH (1977) sowie eine Schieblehre mit 0,1 mm-Genauigkeit. Auf eine Geschlechtsbestimmung der jungen Larvenstadien (L_1 – L_2) wurde jedoch verzichtet, um eine Beschädigung der noch sehr empfindlichen Tiere zu vermeiden.

Ergebnisse

Nach intensiver Suche konnte die erste *M. brachyptera*-Larve am 21. April 2005 am Bunten Berg (Unteres Diemeltal) nachgewiesen werden. In den folgenden Tagen gelangen weitere Larven-Funde im Unteren und Mittleren Diemeltal. Die Hauptschlupfphase begann aber erst gegen Ende der ersten Mai-Hälfte. Kurze Zeit später erreichte die Kurzflügelige Beißschrecke ihr Individuen-Maximum (Zweite Mai-Hälfte); zu diesem Zeitpunkt waren vor allem junge (L_1 – L_2), aber auch schon mittelalte Larven (L_3 –[L_4]) am Aufbau der Population beteiligt (Abb. 2). Nach einer langsamen Abnahme des Larven-Anteils bis in die erste Juli-Hälfte, konnten nach weiteren sechs Wochen auf den PF keine Präimaginalstadien mehr nachgewiesen werden (zweite August-Hälfte).

Tab. 1: Phänologie der Larvenstadien (L_1 – L_6) und Imagines (Im) von *M. brachyptera* in den Teilgebieten des Diemeltals (Individuenanteil [%]). Summe jeder Spalte = 100%; k. D. = keine quantitativen Daten; Ind. = Individuen. Zur besseren Vergleichbarkeit der Teilgebiete wurden mit Ausnahme des fast ebenen Quellgebietes nur Probeflächen (PF) mit ± südlicher Hangausrichtung dargestellt. Die Phänologie der *M. brachyptera*-Populationen des Mittleren Diemeltals fand keine Berücksichtigung, da zu Beginn der Untersuchung keine individuenreichen und südexponierten Hänge in diesem Teilgebiet bekannt waren.

| Mai | Juni | | Juli | | August | | |
|-------|----------|----------|----------|----------|--------|------------|-------------|
| | II | I | II | I | II | I | II |
| L_1 | k. 25 4 | 14 1 | . | . | . | . | . |
| L_2 | D. 45 29 | 71 9 6 | . | . | . | . | . |
| L_3 | 30 54 | 14 37 17 | 17 3 | . | . | . | . |
| L_4 | 13 | 46 67 | 33 17 | 25 1 | . | . | . |
| L_5 | . | 6 11 | 50 54 85 | 50 3 | 33 | . | . |
| L_6 | . | . | 25 15 | 25 64 81 | 67 7 4 | 25 | . |
| Im | . | . | . | 32 19 | 93 96 | 75 100 100 | 100 100 100 |

| | | |
|---|---|--|
| Quellgebiet (n = 27 Ind.) | Oberes Diemeltal (n = 521 Ind.) | Unteres Diemeltal (n = 131 Ind.) |
|---|---|--|

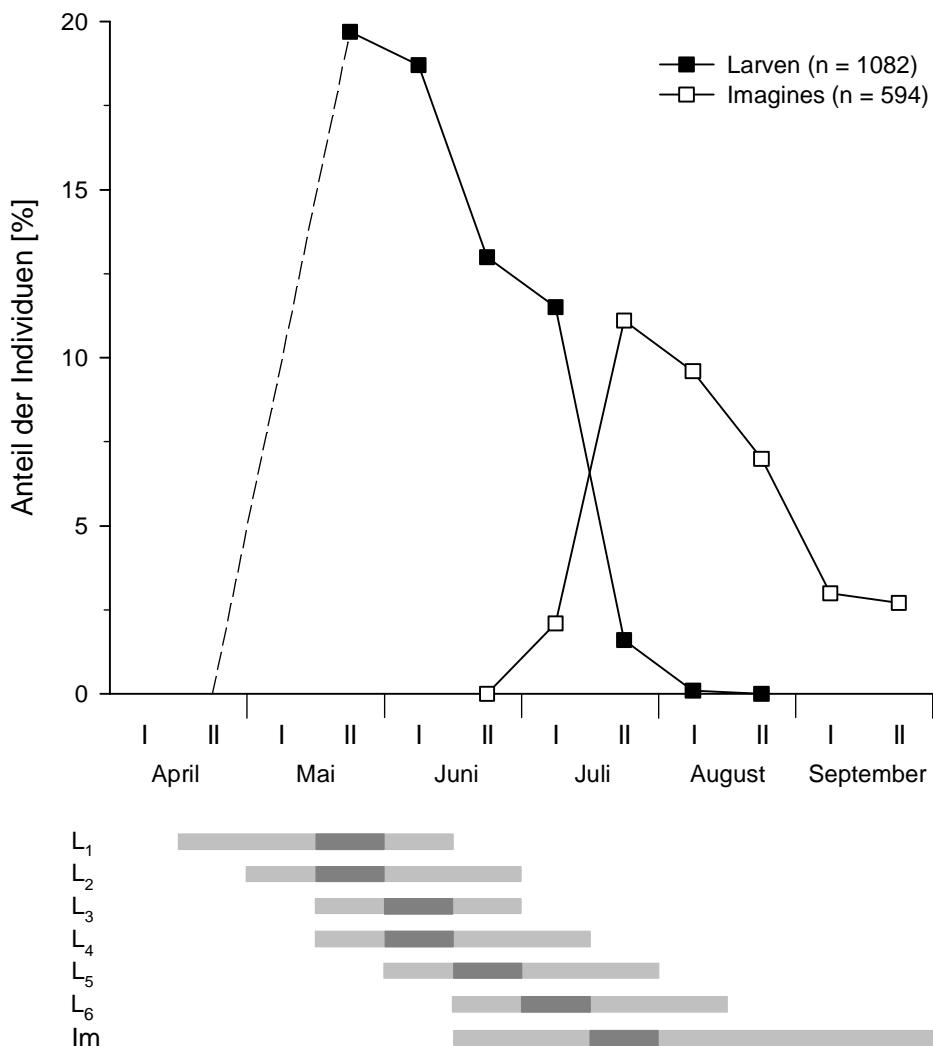


Abb. 2: Populationsentwicklung und Phänologie der Larven und Imagines von *Metrioptera brachyptera* im Diemeltal. Populationsentwicklung: Dargestellt als Anteil der beobachteten Individuen (Ind.) pro halbem Monat (15 bzw. 16 Tage); Summe aller Ind. = 100%; Populationsanfang wurden graphisch bestimmt (gestrichelt). Phänologie: Zeit, in der Larvenstadien (L₁–L₆) und Imagines (Im) angetroffen werden können (hellgrauer Balken); Individuenmaximum der Stadien (dunkelgrauer Balken).

Wenige adulte Tiere traten im UG schon am 29. Juni 2005 auf (Schwiemelkopf und Schwarzer Berg, Unteres Diemeltal), quantitative Nachweise gelangen aber erst in der ersten Juli-Hälfte (Abb. 2). Zwei Wochen später erlangten die Imagines ihren Maximalwert. In den folgenden eineinhalb Monaten fiel die Kurve nahezu kontinuierlich ab und blieb dann bis zum Ende der Untersuchung (zweite September-Hälfte) auf einem sehr niedrigen Niveau.

Bei der Betrachtung aller Postembryonalstadien (L₁–L₆, Im) wird die unterschiedliche Phänologie von *M. brachyptera* in den Teilräumen des UG deutlich (Tab. 1). Demnach war die phänologische Entwicklung im Quellgebiet am langsamsten. Es folgten das Obere und Untere Diemeltal. Beachtliche Entwicklungsunterschiede konnten aber auch auf benachbarten PF mit unterschiedlicher Hangausrichtung notiert werden. So war die Postembryonalgenese der Kurzflügeligen Beißschrecke auf den nordexponierten Halbtrockenrasen der Eberschützer Klippen

gegenüber dem West-Nordwest- und insbesondere Südost-Hang des Bunten Bergs zumeist deutlich verzögert (Tab. 2).

Tab. 2: Phänologie der Larvenstadien (L_1 – L_6) und Imagines (Im) von *Metrioptera brachyptera* auf drei benachbarten, aber unterschiedlich ausgerichteten Probeflächen im Unteren Diemeltal (Individuenanteil [%]). Summe jeder Spalte = 100%; Ind. = Individuen. Nord-Hang: Eberschützer Klippen, West-Nordwest-Hang: Bunter Berg, Südost-Hang: Bunter Berg.

| | Mai | | | Juni | | | Juli | | | August | | |
|--------------------------|-----|----|-----------------------------------|------|----|-----------------------------|------|----|----|--------|-----|-----|
| | II | | I | II | | I | II | | I | II | | I |
| L_1 | 33 | 13 | 4 | 3 | 4 | | | | | | | |
| L_2 | 59 | 57 | 29 | 32 | 11 | 6 | | | | | | |
| L_3 | 9 | 30 | 54 | 53 | 57 | 17 | 6 | | | | | |
| L_4 | | 13 | | 12 | 29 | 67 | 31 | 65 | | | | |
| L_5 | | | | 11 | | | 63 | 35 | 85 | 8 | 23 | |
| L_6 | | | | | | | | 15 | | 92 | 69 | 81 |
| Im | | | | | | | | | 8 | 19 | 100 | 81 |
| | | | | | | | | | 19 | 4 | 100 | 100 |
| | | | | | | | | | | 100 | 100 | 100 |
| Nord-Hang (n = 129 Ind.) | | | West-Nordwest-Hang (n = 129 Ind.) | | | Süd-Ost-Hang (n = 122 Ind.) | | | | | | |

Beim Vergleich der Geschlechter ließ sich ein Entwicklungsvorsprung der männlichen Individuen von *M. brachyptera* im Jahresverlauf verzeichnen (Protandrie, Tab. 3): In jedem Entwicklungsstadium (L_3 – L_6 , Im) lag zunächst ein Männchen-Überschuss vor, 2-4 Wochen später dominierten die Weibchen.

Diskussion

Die Phänologie der Kurzflügeligen Beißschrecke spiegelt im Diemeltal das aus der Literatur bekannte Bild wider: So sind die ersten Larven auch in anderen Teilen Deutschlands schon ab Ende April zu finden (OSCHMANN 1969, 1993; KÖHLER 1989). OSCHMANN (1973), INGRISCH (1978) und JANSEN (2003) nennen Anfang Mai als Beginn der Schlupfphase. Die ersten Imagines waren Ende Juni auf den Halbtrockenrasen anzutreffen (vgl. DETZEL 1998). Demzufolge benötigt *M. brachyptera* etwa zehn Wochen für die Larvalentwicklung (vgl. OSCHMANN 1973). Wie auch im UG lassen sich noch bis Anfang/Mitte August Larven nachweisen (Zusammenfassung bei INGRISCH & KÖHLER 1998). Danach sind nur noch Imagines bis etwa Mitte/Ende Oktober zu beobachten (KÖHLER 1989, DETZEL 1998).

Die Populationsentwicklung von *M. brachyptera* weist im Diemeltal einen für Laubheuschrecken typischen Kurvenverlauf auf (KÖHLER 1989, KÖHLER & WEIPERT 1991): So wird der Maturitätsgipfel schon unmittelbar nach Beginn der Hauptschlupfphase durch das überlagernde Auftreten mehrerer junger Larvenstadien (L_1 – L_3) erreicht (Abb. 2, vgl. KÖHLER & WEIPERT 1991: *Conocephalus dorsalis* und *Metrioptera roeselii*). Die von Ende Mai bis Ende Juli nur allmähliche Abnahme der Gesamtindividuenzahlen deutet auf eine relativ niedrige Larvenmortalität hin, die sich vermutlich mit zunehmendem Alter der Tiere ungleichmäßig ver-

ringert (vgl. ONSAGER & HEWITT 1982, KÖHLER & BRODHUN 1987). Für Laubheuschrecken ist diesbezüglich aber kaum etwas bekannt (INGRISCH & KÖHLER 1998). Generell wird neben anthropogenen (z.B. Nutzung) und biotischen Einflüssen (Räuber [Abb. 3], Parasiten und Krankheiten) die Sterblichkeit der Tiere besonders durch direkte und indirekte Faktoren der Witterung beeinflusst (Zusammenfassung bei INGRISCH & KÖHLER 1998).

Tab. 3: Phänologie der weiblichen (w) und männlichen (m) Larvenstadien (L_3-L_6) sowie Imagines (Im) von *Metrioptera brachyptera* im Diemeltal. Die Larven des ersten und zweiten Stadiums sind nicht dargestellt, da eine Geschlechtsbestimmung ohne Beschädigung dieser noch sehr empfindlichen Tiere oft nicht möglich war. Männchen-Überschuss (hellgrau hinterlegt), Weibchen-Überschuss (dunkelgrau hinterlegt). Geringe Stichproben sind klein und kursiv gedruckt: $n_{\text{Larven}} < 10$ und $n_{\text{Imagines}} < 50$; das Weibchen-/Männchen-Verhältnis wurde in diesen Fällen nicht berechnet.

| | Mai | | Juni | | Juli | | August | | September | |
|-------------------------|------------|------------|------------|-------------|------------|------------|------------|------------|------------|----|
| | II | I | II | I | II | I | II | I | II | |
| L_3 | | | | | | | | | | |
| Summe (n = 234) | | 68 | 156 | 10 | | | | | | |
| Männchen [%] | | 53 | 45 | 10 | | | | | | |
| Weibchen [%] | | 47 | 55 | 90 | | | | | | |
| Verhältnis w/m | 0,9 | | 1,2 | 9,0 | | | | | | |
| L_4 | | | | | | | | | | |
| Summe (n = 180) | | 3 | 95 | 76 | 6 | | | | | |
| Männchen [%] | | 100 | 53 | 26 | 17 | | | | | |
| Weibchen [%] | | 0 | 47 | 74 | 83 | | | | | |
| Verhältnis w/m | | 0,9 | 2,8 | | | | | | | |
| L_5 | | | | | | | | | | |
| Summe (n = 152) | | | 9 | 106 | 33 | 4 | | | | |
| Männchen [%] | | | 78 | 68 | 9 | 0 | | | | |
| Weibchen [%] | | | 22 | 32 | 91 | 100 | | | | |
| Verhältnis w/m | | | 0,5 | 10,0 | | | | | | |
| L_6 | | | | | | | | | | |
| Summe (n = 202) | | | | 25 | 153 | 22 | 2 | | | |
| Männchen [%] | | | | 72 | 46 | 18 | 50 | | | |
| Weibchen [%] | | | | 28 | 54 | 82 | 50 | | | |
| Verhältnis w/m | | | 0,4 | 1,2 | 4,5 | | | | | |
| Im | | | | | | | | | | |
| Summe (n = 594) | | | | | 35 | 186 | 161 | 117 | 50 | 45 |
| Männchen [%] | | | | | 74 | 54 | 45 | 44 | 44 | 53 |
| Weibchen [%] | | | | | 26 | 46 | 55 | 56 | 56 | 47 |
| Verhältnis w/m | | | | | | 0,9 | 1,2 | 1,3 | 1,3 | |



Abb. 3:

Ein Räuber mit seiner Beute. Neben pflanzlicher Nahrung nimmt das Grüne Heupferd (*Tettigonia viridissima*) auch tierische Kost zu sich. Hier frisst eine *T. viridissima*-Larve (sechstes Stadium) eine Larve der Kurzflügeligen Beißschrecke (viertes Stadium) (Kellberg, 24.06.2005).

Nach DETZEL (1998) und JANSEN (2003) erreichen die Imagines von *M. brachyptera* ihr Maximum normalerweise im August. Im Jahr 2005 war der August jedoch durch erhöhte Niederschläge geprägt, die nach dem Spitzenwert in der zweiten Juli-Hälfte vermutlich den Abfall der Individuenzahlen bewirkten. Infolge kleinräumiger Ortswechsel – insbesondere älterer Larven und Imagines – können mortalitätsbedingte Populationsveränderungen allerdings überlagert werden und somit eine Interpretation der Ergebnisse erschweren (KÖHLER & BRODHUN 1987).

Die unterschiedliche Phänologie von *M. brachyptera* in den Teilgebieten des Diemeltals lässt sich auf den Höhen- und somit Klimagradienten zurückführen (vgl. OSCHMANN 1993). Zu ähnlichen Erkenntnissen kommt FARTMANN (2004), der aufgrund des Großklimas für die Tagfalter und Widderchen im UG eine klare phänologische Grenze zwischen dem Oberen Diemeltal und Mittleren bzw. Unteren Diemeltal ziehen konnte. Indessen sind die Entwicklungsunterschiede der Kurzflügeligen Beißschrecke auf kleinräumig benachbarten PF mit verschiedenen Standortfaktoren (Exposition, Inkarnation, Horizontfreiheit, Beschattung und Vegetationsdichte) zu begründen (vgl. OSCHMANN 1993); wobei im vorliegenden Fall wahrscheinlich die Hangausrichtung der entscheidende Faktor war (Tab. 2).

Beim Geschlechtervergleich ließ sich ein deutlicher Entwicklungsvorsprung der männlichen Individuen (Protandrie) von *M. brachyptera* im Jahresverlauf nachweisen (vgl. ČEJCHAN 1977). Leichte Abweichungen von dieser phänologischen Entwicklung sind auf geringe Stichprobenzahlen zurückzuführen.

Nach WANG et al. (1990) handelt es sich hierbei um eine Reproduktionsstrategie, die den Paarungserfolg einerseits der weiblichen (CUEVA DEL CASTILLO & NÚÑEZ-FARFÁN 2002) und andererseits der männlichen Individuen (WEDELL 1992, SIMMONS et al. 1994) erhöht. Aufgrund fehlender Studien ist bislang jedoch unklar, worauf die Protandrie bei *M. brachyptera* zurückzuführen ist.

Bei *Ligurotettix coquilletti* (Acrididae) ist z.B. ein deutlich früherer Schlupf der Männchen für den Entwicklungsrückstand der Weibchen verantwortlich (WANG et al. 1990). Dagegen scheint für *M. brachyptera* eine längere Juvenilphase der Weibchen als Ursache der Protandrie in Frage zu kommen (PONIATOWSKI &

FARTMANN in Vorb.). So ist anzunehmen, dass die Weibchen für die Produktion der Eier einen höheren Energiebedarf haben als die Männchen und somit auch mehr Zeit für ihre Larvalentwicklung benötigen (vgl. PONIATOWSKI & FARTMANN 2005: *Metrioptera roeselii*).

Dank

Der Biologischen Station Hochsauerlandkreis e.V. und der Akademie für ökologische Landesforschung in Westfalen (AÖL) danken wir für finanzielle Unterstützung.

Verfasser:

Dominik Poniatowski
AG Biozönologie
Institut für Landschaftsökologie
Westfälische Wilhelms-Universität Münster
Robert-Koch-Straße 26
D-48149 Münster
E-Mail: poni@uni-muenster.de

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

Literatur

- BEHRENS, M. & FARTMANN, T. (2004): Habitatpräferenzen und Phänologie der Heidegrashüpfer *Stenobothrus lineatus*, *Stenobothrus nigromaculatus* und *Stenobothrus stigmaticus* in der Medebacher Bucht (Südwestfalen/Nordhessen). – Articulata 19 (2): 141–165.
- BÜRGENER, M. (1963): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 111 Arolsen. Geographische Landesaufnahmen 1: 200.000. Naturräumliche Gliederung Deutschlands. – Selbstverlag, Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, Bonn-Bad Godesberg; 94 S.
- CUEVA DEL CASTILLO, R. & NÚÑEZ-FARFÁN, J. (2002): Female mating success and risk of pre-reproductive death in a protandrous grasshopper. – Oikos 96: 217–224.
- ČEJCHAN, A. (1977): The postembryonic development of the bush crickets *Tettigonia cantans* (Fuessly), *Decticus verrucivorus* (L.) and *Metrioptera brachyptera* (L.) (Orthoptera: Tettigonioidea, Tettigoniidae). – Acta ent. Mus. Nat. Pragae, suppl. 8: 1–88.
- DETZEL, P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. – Eugen Ulmer, Stuttgart; 580 S.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales. Biozönologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelschaft. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 66 (1): 1–256.

- INGRISCH, S. (1977): Beitrag zur Kenntnis der Larvenstadien mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). – Zeitschrift für angewandte Zoologie 64: 459–501.
- INGRISCH, S. (1978): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Dauer der postembryonalen Entwicklung einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) und ihre Beeinflussung durch Temperatur und Feuchte. – Zool. Anz., Jena 200 (5/6): 309–320.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. – Westarp Wissenschaften, Magdeburg; 460 S.
- JANSEN, S. (2003): Kurzflügelige Beißschrecke – *Metrioptera brachyptera* (Linnaeus, 1761). – In: SCHLUMPRECHT, H. & WAEBER, G. (Bearb.): Heuschrecken in Bayern. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 129–131.
- KLEIN, D. & MENZ, G. (2003): Wohin der Regen fällt. – In: Leibniz-Institut für Landeskunde (Hrsg.): Nationalatlas Bundesrepublik Deutschland. Klima, Pflanzen- und Tierwelt. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin: 42–43.
- KÖHLER, G. (1989): Zur Phänologie, Abundanzdynamik und Biotopbindung rasenbewohnender Laubheuschrecken (Saltatoria: Tettigonioidea) im mittleren Saaletal bei Jena (Thüringen). – Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Naturwiss. R. 38 (4/5): 543–561.
- KÖHLER, G. (2001): Fauna der Heuschrecken (Ensifera et Caelifera) des Freistaates Thüringen. – Naturschutzreport 17: 1–378.
- KÖHLER, G. & BRODHUN, H.-P. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik zentral europäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). – Zool. Jb. Syst. 114: 157–191.
- KÖHLER, G. & WEIPERT, J. (1991): Beiträge zur Faunistik und Ökologie des Naturschutzgebietes "Apfelstädt-Ried", Kr. Erfurt-Land Teil IV – Orthoptera: Saltatoria. – Arch. Naturschutz Landsch.forsch., Berlin 3: 181–195.
- MÜLLER-TEMME, E. (1986): Niederschläge in raum-zeitlicher Verteilung. Geographisch-landeskundlicher Atlas II, Lieferung 6. – Geographische Kommission für Westfalen, Münster; 6 S.
- MURL NRW/Minister für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft des Landes Nordrhein-Westfalen (Hrsg.) (1989): Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen. – Landesamt für Agrarordnung, Düsseldorf; 65 S.
- ONSAGER, J.A. & HEWITT, G.B. (1982): Rangeland grasshoppers: average longevity and daily rate of mortality among six species in nature. – Environm. Ent. 11: 127–133.
- OSCHMANN, M. (1969): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Orthopteren im Raum von Gotha. – Hercynia, N.F. 6: 115–168.
- OSCHMANN, M. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. – Faun. Abh. Mus. Tierkd. 4: 177–206.
- OSCHMANN, M. (1993): Umwelteinflüsse auf die Phänologie der Heuschrecken (Saltatoria). – Articulata 8 (2): 31–38.
- PETERSEN, W. (1892): Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. – Zool. Jb. Syst. 6: 671–679.
- PONIATOWSKI, D. (2006): Die Heuschreckengemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltals (Ostwestfalen/Nordhessen). Mit einem Beitrag zur Ökologie der Kurzflügeligen Beißschrecke (*Metrioptera brachyptera*). – Unveröff. Diplomarbeit, Münster; 94 S.

- PONIATOWSKI, D. & FARTMANN, T. (2005): Die Ökologie von Roesels Beißschrecke (*Metrioptera roeselii*) im Feuchtgrünland der Medebacher Bucht (Südwestfalen). – Articulata 20 (2): 85–111.
- PONIATOWSKI, D. & FARTMANN, T. (2007): Kleinräumig heterogen strukturierte Hochheiden in mikroklimatisch günstiger Lage – Lebensräume der Kurzflügeligen Beißschrecke (*Metrioptera brachyptera*) im Quellgebiet der Diemel (Südwestfalen/Nordhessen). – Articulata 22 (2): 153–171.
- SAMIETZ, J. (1998): Populationsgefährdungsanalyse an einer Heuschreckenart. Methoden, empirische Grundlagen und Modellbildung bei *Stenobothrus lineatus* (Panzer). – Cuvillier Verlag, Göttingen; 146 S.
- SCHUHMACHER, O. & FARTMANN, T. (2003): Offene Bodenstellen und eine heterogene Raumstruktur – Schlüsselrequisiten im Lebensraum des Warzenbeißers (*Decticus verrucivorus*). – Articulata 18 (1): 71–83.
- SCHULTE, A.M. (2003): Taxonomie, Verbreitung und Ökologie von *Tetrix bipunctata* (Linnaeus 1758) und *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg 1893) (Saltatoria: Tetrigidae). – Articulata, Beif. 10: 1–226.
- SIMMONS, L.W., LLORENS, T., SCHINZIG, M., HOSKEN, D. & CRAIG, M. (1994): Sperm competition selects for male choice and protandry in the bushricket, *Requena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae). – Anim. Behav. 47: 117–122.
- WANG, G.-Y., GREENFIELD, M.D. & SHELLY, T.E. (1990): Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. – Behavioral Ecology and Sociobiology 27: 191–198.
- WEDELL, N. (1992): Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). – Behavioral Ecology and Sociobiology 31: 301–308.