

**Die Embryonalentwicklung von
Chorthippus montanus (CHARPENTIER, 1825) und
Chorthippus albomarginatus (DE GEER, 1773)
(Caelifera: Acrididae) –
Entwicklungstypen, temperaturabhängige Entwicklung,
Schlupfrhythmik und Lebenszyklusstrategien**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

an der Fakultät für Biologie
der Universität Bielefeld

vorgelegt von

Ernst-Friedrich Kiel

Bielefeld, Dezember 2002

gedruckt auf alterungsbeständigem Papier ∞ ISO 9706

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	4
1 Einleitung	6
2 Fragestellungen	10
3 Material	12
3.1 Beschreibung der Arten.....	12
3.1.1 <i>Chorthippus montanus</i>	12
3.1.2 <i>Chorthippus albomarginatus</i>	13
3.2 Laborzucht.....	14
3.2.1 Herkunft und Historie der Laborpopulationen.....	14
3.2.2 Haltung und Behandlung.....	14
4 Methoden	16
4.1 Embryonalentwicklung allgemein.....	16
4.1.1 Embryonalstadien.....	16
4.1.2 Entwicklungstypen.....	18
4.2 Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung.....	19
4.2.1 Embryonalentwicklung der Vorwinterruhe.....	19
4.2.1.1 Eipräparation: Embryonalstadien.....	19
4.2.1.2 Bebrütung: Entwicklung bis Larvenschlupf.....	21
4.2.2 Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe.....	22
4.2.3 Subitanentwicklung.....	24
4.2.4 Überliegen.....	25
4.2.5 Entwicklungsnullpunkte, Temperatursummen, Q ₁₀ -Werte.....	26
4.3 Larvenschlupf.....	27
4.3.1 Schlupferfolg.....	27
4.3.2 Synchronisation.....	28
4.4 Auswertungsmethodik.....	29
5 Ergebnisse	31
5.1 Embryonalentwicklung allgemein.....	31
5.1.1 Embryonalstadien.....	31
5.1.2 Entwicklungstypen.....	36
5.1.3 Entwicklungstypen unter dem Einfluss maternaler Effekte.....	37
5.2 Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung.....	39
5.2.1 Embryonalentwicklung der Vorwinterruhe.....	39
5.2.1.1 Entwicklungsstadien der Embryonen.....	39
5.2.1.2 Entwicklungsdauer bis Diapause.....	41
5.2.1.3 Entwicklungsdauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit der Vorwinterruhe.....	44
5.2.1.4 Entwicklungsnullpunkt, Temperatursumme, Q ₁₀ -Wert der Vorwinterruhe.....	49
5.2.2 Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe.....	50
5.2.2.1 Entwicklungsdauer von Diapause bis zum Schlupf.....	50
5.2.2.2 Ablagetermin.....	52
5.2.2.3 Entwicklungsnullpunkt, Temperatursumme, Q ₁₀ -Wert der Nachwinterruhe.....	63
5.2.3 Subitanentwicklung.....	64
5.2.3.1 Entwicklungsdauer bis zum Schlupf.....	64
5.2.3.2 Entwicklungsnullpunkt, Temperatursumme, Q ₁₀ -Wert der Subitanentwicklung.....	65
5.2.4 Überliegen.....	66

5.3 Larvenschlupf	67
5.3.1 Schlupferfolg	67
5.3.1.1 Bebrütungstemperatur	67
5.3.1.2 Entwicklungstyp	68
5.3.1.3 Restanteil schlupfreier Embryonen	70
5.3.2 Synchronisation über unterschiedliche Gelege	71
5.3.2.1 Bebrütungstemperatur	71
5.3.2.2 Entwicklungstyp	71
5.3.3 Synchronisation innerhalb der Gelege	73
5.3.3.1 Bebrütungstemperatur	73
5.3.3.2 Entwicklungstyp	74
6 Diskussion	76
6.1 Embryonalentwicklung allgemein	76
6.1.1 Embryonalstadien	76
6.1.2 Entwicklungstypen	76
6.1.3 Flexible Embryonalentwicklung	81
6.1.4 Steuerungsmechanismen der Diapause im Lebenszyklus	83
6.1.5 Morphologisch-physiologisches Modell der embryonalen Entwicklungsmuster... ..	85
6.2 Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung	87
6.2.1 Einflussgröße Bebrütungstemperatur	87
6.2.2 Konzeption des temperaturabhängigen Entwicklungsmodells nach TISCHLER	89
6.2.3 Unterschiede zwischen den Arten	91
6.3 Larvenschlupf	94
6.3.1 Schlupferfolg	94
6.3.2 Synchronisation	95
6.4 Lebenszyklus-Strategien	97
7 Literatur	102
Anhang I: Beschreibung der Haltungsbedingungen	110
Anhang II: Beschreibung der Versuchsstandorte	113
Abkürzungsverzeichnis	117

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Embryonalentwicklung der beiden einheimischen Feldheuschrecken *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus* (Caelifera: Acrididae). Bearbeitet werden drei große Themenkomplexe: Der Verlauf der Embryonalentwicklung (bzgl. Embryonalstadien und Entwicklungstypen), die Temperaturabhängigkeit der Embryogenese (getrennt nach Vor- und Nachwinterruhe und nach Entwicklungstypen) sowie der Larvenschlupf (bzgl. Schlupferfolg und Synchronisation). In einer Gesamtbetrachtung werden die Ergebnisse vor dem Hintergrund der Lebenszyklus-Strategie von Feldheuschrecken erörtert.

Unter standardisierten Laborbedingungen wurden von August 1999 bis Juni 2002 drei Versuche durchgeführt, bei denen frisch abgelegte Ootheken unterschiedlichen Bebrütungsprogrammen ausgesetzt wurden. Zu diesem Zweck wurde eine Laborzucht über vier Generationen (G I bis G IV) aufgebaut. Die einzelnen Versuche wurden mit folgendem Material durchgeführt: G II (*Ch. mon.*: 566 Ootheken, *Ch. alb.*: 338 Ooth.), G III (*Ch. mon.*: 724 Ooth., *Ch. alb.*: 570 Ooth.), G IV (*Ch. mon.*: 680 Ooth., *Ch. alb.*: 274 Ooth.).

Embryonalstadien, Entwicklungstypen

1. Die Embryonalentwicklung von der Ablage bis zum Larvenschlupf lässt sich in einem einheitlichen Entwicklungsschema mit 20 Stadien in 9 Phasen darstellen. Zur Unterscheidung der einzelnen Stadien werden neue Merkmale beschrieben.
2. Im Verlauf der Embryogenese zeigen beide Arten eine Entwicklungsruhe (Diapause), die bei *Ch. montanus* im Entwicklungsstadium Va (Beginn der Katatrepsis) und bei *Ch. albomarginatus* im Stadium IVd (Ende der Mesentrepse) erfolgt.
3. Grundsätzlich kann die Embryonalentwicklung nach vier Entwicklungsmustern ablaufen: Diapause-, Non-Diapause-, Subitan-Entwicklung, Überliegen.
4. Diapause-Entwicklung stellt sich als Grundtypus der Embryonalentwicklung dar, sofern der Embryo die Gelegenheit dazu bekommt, sich vor der Winterruhe bis zum Diapause-Stadium zu entwickeln (prospektive Dormanz: obligatorische Diapause/ Parapause).
5. Wird das Diapause-Stadium vor der Winterruhe durch eine frühzeitige Kälteperiode verfehlt, überwintert der Embryo in dem Stadium, das er erreichen konnte (konsekutive Dormanz: Quieszenz). Die Besonderheit dieses Entwicklungstyps besteht darin, dass sich die Embryonen nach der Winterruhe i.d.R. in einem Non-Diapause-Modus ohne Entwicklungsruhe bis zum Larvenschlupf weiterentwickeln können.
6. Subitanentwicklung und Überliegen stellen nur Ausnahmeerscheinungen dar (Subitanentwicklung nur bei *Ch. montanus*; Überlieger bei beiden Arten).
7. Für beide Arten lässt sich zeigen, dass Induktion oder Unterdrückung der Diapause offenbar erst im Verlauf der Embryogenese auftreten, wobei die Bebrütungsgeschichte der Eier über den Entwicklungsweg der Eier entscheidet, während maternale Effekte offenbar keinen oder nur einen untergeordneten Einfluss auf die Diapause haben.
8. Die Ergebnisse zu den Entwicklungstypen werden in einem „Modell der embryonalen Entwicklungsmuster“ zusammengeführt. Basierend auf drei Annahmen lassen sich mit dem Modell alle vier Entwicklungstypen herleiten.

Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung

1. Im Verlauf der Embryogenese zeigt sich eine erhebliche Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Bebrütungstemperatur: Je wärmer die Temperatur desto schneller erfolgt die Entwicklung.
2. Die Q_{10} -Werte erreichen in allen Phasen der Embryonalentwicklung im Temperaturbereich von 23,7-34,4 °C vergleichsweise niedrige Werte (*Ch. mon.*: $Q_{10}(\text{VWR})$: 1,88; $Q_{10}(\text{NWR})$: 2,28; $Q_{10}(\text{SUB})$: 2,01; *Ch. alb.*: $Q_{10}(\text{VWR})$: 1,72; $Q_{10}(\text{NWR})$: 2,67).
3. Zwischen der Entwicklungsdauer (d) und der Temperatur (°C) besteht ein nicht-linearer Zusammenhang (hochsignifikante Hyperbelfunktion für NWR). Zwischen der Entwicklungsrate (1/d) und der Temperatur besteht ein linearer Zusammenhang (hochsignifikante Geradengleichung für VWR und NWR).

4. Zu den Entwicklungsnullpunkten (t_0) lässt sich zeigen, dass die untere Temperaturgrenze im Verlauf der Embryonalentwicklung keinesfalls konstant ist und der $t_{0(VWR)}$ bei beiden Arten deutlich unter $t_{0(NWR)}$ liegt (*Ch. mon.*: $t_{0(VWR)}$: 12,5 °C; $t_{0(NWR)}$: 13,7 °C; *Ch. alb.*: $t_{0(VWR)}$: 10,1°C; $t_{0(NWR)}$: 16,0 °C).
5. Starke Hinweise bestehen dafür, dass der Entwicklungsnullpunkt innerhalb der VWR mit fortschreitendem Entwicklungsstadium abnimmt (*Ch. mon.*: t_0 (I bis IVd): 17,2 °C bis 10,6 °C; *Ch. alb.*: t_0 (I bis IVc): 19,8 °C bis 10,8 °C). In der Diskussion wird dieser Effekt als eine optimale Anpassung an saisonale Temperaturbedingungen im Verlauf der individuellen Lebensgeschichte angesehen.
6. Zu den Temperatursummen (K) lässt sich zeigen, dass sich der Wärmebedarf in den beiden großen Phasen der Embryonalentwicklung (VWR, NWR) erheblich unterscheidet und $K_{(VWR)}$ bei beiden Arten deutlich über $K_{(NWR)}$ liegt (*Ch. mon.*: $K_{(VWR)}$: 312,1 Kd; $K_{(NWR)}$: 124,3 Kd; *Ch. alb.*: $K_{(VWR)}$: 282,2 Kd; $K_{(NWR)}$: 131,4 Kd). Bei der Subitanentwicklung von *Ch. montanus* beträgt $K_{(SUB)}$ 421,1 Kd.
7. Für die gesamte Embryonalentwicklung besteht offenbar ein konstanter Zusammenhang nach der Gleichung $K_{(Ges)} \approx K_{(VWR)} + K_{(NWR)} \approx K_{(SUB)}$. Dabei können Prädiapause-Embryonen die fehlende Entwicklung nach der Winterruhe nachholen (Anstieg von $K_{(NWR)}$).
8. Für den Wärmebedarf der Embryonalentwicklung wird das Modell eines „Temperaturkontos“ postuliert, bei dem zwei „Unterkonten“ für die Entwicklung der Prädiapause (VWR) und der Postdiapause (NWR) bestehen, wobei fehlende Temperaturbeträge nach der WR ausgeglichen werden können.

Larvenschlupf

1. Der Schlupferfolg wird durch die Bebrütungstemperatur nur marginal beeinflusst. Lediglich an der unteren Temperaturgrenze (16,6 °C) erfolgt bei *Ch. albomarginatus* kein Larvenschlupf (0% Larven/Eier). Ansonsten zeigt sich kein systematischer Temperatureffekt auf den Schlupferfolg (bzgl. befruchteter Eier: *Ch. mon.*, *Ch. alb.*: 100% Schlupf).
2. Zwischen den Entwicklungstypen (D/ND) besteht kein Unterschied im Schlupferfolg.
3. Bezüglich der Synchronisation des Larvenschlupfs ergibt sich ein deutlicher Einfluss der Bebrütungstemperatur. Mit einem Anstieg der Temperatur wird das Schlupfgeschehen verschiedener Gelege zunehmend synchronisiert (*Ch. mon.*: 16,6-34,4 °C: Schlupfperiode von 27 auf 2 Tage; *Ch. alb.*: 20,1-34,4 °C: Schlupfperiode von 12 auf 2 Tage).
4. Zwischen den Entwicklungstypen (D/ND) bestehen erhebliche Unterschiede in der Synchronisation des Larvenschlupfs. D-Larven schlüpfen synchron innerhalb weniger Tage, während ND-Larven später und über einen längeren Zeitraum schlüpfen.
5. Auf die Bedingungen im Freiland übertragen ist der Ablagetermin der Ootheken offenbar der maßgebliche Faktor für die spätere Terminierung des Larvenschlupfs im Folgejahr.
6. Innerhalb der einzelnen Gelege treten desynchronisierende Effekte überhaupt nicht oder nur wesentlich undeutlicher zu Tage.

Lebenszyklus-Strategien

Bezüglich der Lebenszyklus-Strategie der beiden Arten lassen die Ergebnisse eine außerordentliche Plastizität der Embryonalentwicklung erkennen, wodurch sich zwei getrennte Entwicklungswege ergeben: Diapause-Entwicklung und Non-Diapause-Entwicklung. Dabei bestimmt im Verlauf einer Fortpflanzungssaison allein der Ablagetermin der Oothek in Verbindung mit den saisonalen Witterungsverhältnissen nach welchem Entwicklungsmodus sich ein Embryo entwickelt. Die Abwägung möglicher Vor- und Nachteile dieser beiden Entwicklungswege lässt aus Sicht der Larven und der Weibchen keine voneinander getrennten „Teilstrategien“ erkennen. Stattdessen wird eine umfassende Gesamt-Lebenszyklus-Strategie gesehen, die sich aus einer Kombination von Diapause- und Non-Diapause-Entwicklung sowie der iteroparen Fortpflanzung der Weibchen zusammensetzt.

1 Einleitung

Lebenszyklus mitteleuropäischer Feldheuschrecken

Der Lebenszyklus mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Acrididae) ist optimal auf die Saisonalität des Jahreszeitenklimas abgestimmt. Dabei setzt die Dauer der Wachstums- und Fortpflanzungsaison die jahreszeitlichen Grenzen für das Auftreten der drei großen Lebensabschnitte: Embryonalphase, Larvalphase und Imaginalphase (vgl. Abbildung 1.1). Bei den meisten einheimischen Acrididen erfolgt der Larvenschlupf im Verlauf der Monate Mai bis Juli (DETZEL 1998). Nach dem Schlupf vollziehen die Larven eine mehrwöchige Wachstumsperiode, während der sich die Tiere wiederholt häuten. Die abschließende Imaginalhäutung markiert den Übergang in den reproduktiven Lebensabschnitt einer Heuschrecke, der zu meist im Hochsommer beginnt (INGRISCH & KÖHLER 1998). An einen mehrtägigen Reifungsprozess der inneren Geschlechtsorgane schließt sich die Eiablageperiode an, die mehrere Wochen oder Monate andauern kann. Dabei zeigen die Weibchen einen iteroparen Fortpflanzungsmodus (vgl. BEGON et al. 1998). Auf diese Weise werden sukzessive einzelne Eipakete (Ootheken) mit mehreren Eiern produziert. Im Gegensatz dazu weisen semelpare Arten nur eine einzige Reproduktionsphase auf. Begrenzt wird die Ablageperiode letztlich durch das Altern der Tiere, durch ungünstige Witterungsbedingungen im Spätherbst oder aber vorzeitig durch Prädation. In den Eiern vollzieht sich dann eine mehrmonatige Embryonalentwicklung, die bei den einheimischen Arten stets eine Winterruhe beinhaltet, und im Frühjahr durch den Schlupf der Prälarven abgeschlossen wird. Diese vermiformen Eilarven häuten sich unmittelbar nach dem Schlupf zum ersten Larvenstadium. Ein solcher monovoltiner Lebenszyklus unterliegt in Mitteleuropa dem klimatischen Regime der Jahreszeiten und eröffnet auf den ersten Blick nur wenig Spielräume für Modifikationen.

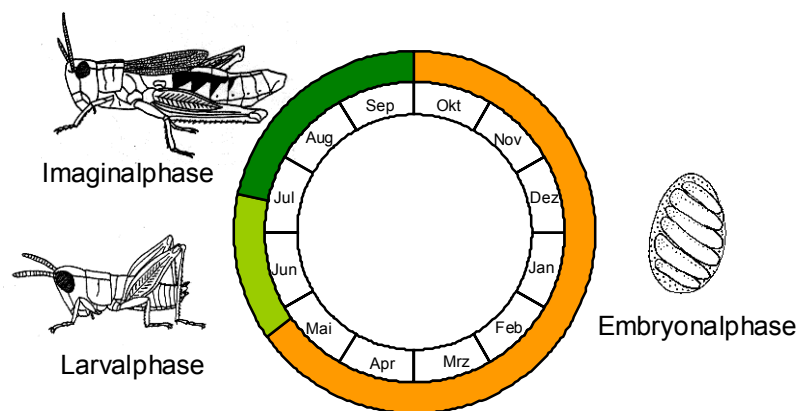


Abbildung 1.1: Lebenszyklus einer mitteleuropäischen Feldheuschrecke (Caelifera: Acrididae) (nach KIEL 2001)

Theorien zur Lebenszyklus-Strategie

Die meisten Theorien zur Lebenszyklus-Strategie von Feldheuschrecken basieren auf der Reproduktionsleistung der Weibchen, wobei die Gesamtzahl Ootheken, die Gelegegröße und die Eigröße als die alles entscheidenden Parameter betrachtet werden (BELLINGER & PIENKOWSKI 1985, BEGON & PARKER 1986, CLOTTON-BROCK 1988). Dabei wird als maßgebliche Selektionsgröße die potentielle Dauer der Reproduktionsphase angesehen (STEARNS 1976, DEARN 1977, MONK 1985, SIBLY & MONK, 1987, DINGLE et al. 1990). Vor diesem Hintergrund wurden in den vergangenen Jahren zahlreiche Untersuchungen mit Acrididen durchgeführt, die sich primär mit dem reproduktiven Lebensabschnitt der Arten auseinandersetzten (ATKINSON & BEGON 1987a, 1987b, DE SOUZA SANTOS & BEGON 1987, PARDO et al. 1995, KRIEGBAUM 1988, 1997, WILLOTT & HASSALL 1998, SAMIETZ 1998, TELFER & HASSALL 1999, REINHARDT & KÖHLER 1999). Dabei blieb die Embryonalentwicklung jedoch in den

meisten Fällen unberücksichtigt, obgleich eine Heuschrecke den größten Teil ihres Lebens (65-80%) als Embryo im Ei verbringt. Während sich Larvalentwicklung und Reproduktion vergleichsweise einfach untersuchen lassen, stellt sich das Geschehen innerhalb eines Eis als eine Art „black box“ dar. Insofern stellt sich die Frage, was zwischen Eiablage und Larvenschlupf im Verborgenen vor sich geht und welche Rolle die Embryonalentwicklung im Lebenszyklus einer Feldheuschrecke spielt. Bezüglich der iteroparen Fortpflanzung in einer engbegrenzten Fortpflanzungssaison könnten sich dabei die unterschiedlichen Ablage-terme vor allem zum Ende einer Saison auf die Embryonalentwicklung auswirken.

Embryologie von Heuschrecken

In der Tat ist über die Embryologie von Heuschrecken verhältnismäßig wenig bekannt. Die ersten embryologischen Untersuchungen gehen auf WHEELER (1893) zurück, dessen Ziel die Systematisierung der verschiedenen Insekten-Ordnungen war. Bis in die 60er Jahre des 20. Jahrhunderts wurden danach für verschiedene Unterfamilien innerhalb der Acrididae einzelne Entwicklungsphasen morphologisch beschrieben (z.B. SLIFER 1932, ROONWAL 1936, 1937, STEELE 1941, SALT 1949, MATHEE 1951, BODENHEIMER & SHULOV 1951, KÜCÜKEKŞİ 1964, HORN 1966). Aus diesen Erkenntnissen entwickelten CHAPMAN & WHITHAM (1968) schließlich ein Entwicklungsschema für die Acridoidea, das in seiner allgemeinen Form noch heute Gültigkeit besitzt. Erste ökologische Untersuchungen zur Embryogenese von Acrididen wurden bereits seit den 30er Jahren des 20. Jhds insbesondere an „Schädlingen“ vorgenommen, um über die Kenntnis der Embryogenese einen geeigneten Zugang zur Bekämpfung von Heuschreckenplagen zu erlangen (z.B. JHINGRAN 1947, BODENHEIMER & SHULOV 1951, SHULOV & PENER 1959). Später wurden vor allem gezielte ökologische Untersuchungen zum Einfluss verschiedener Umweltfaktoren (u.a. Feuchte, Temperatur, Prädation) auf die Entwicklung und den Larvenschlupf vorgenommen (u.a. PICKFORD 1966, INGRISCH 1983a, 1983b, WINGERDEN et al. 1991, SHAH et al. 1998). Aus den vergangenen Jahren liegen jedoch nur wenige aktuelle Untersuchungen vor, die sich detailliert mit der Embryonalentwicklung als Bestandteil des Lebenszyklus von Feldheuschrecken auseinandersetzen (CHERRILL 1987, BRUCKHAUS 1992, BROZOWSKI 2000, QUESADA-MORAGA & SANTIAGO-ALVAREZ 2000).

Dormanz

Ein wesentliches Element im Lebenszyklus von Insekten der gemäßigten Klimazonen stellt die Dormanz dar (TAUBER et al. 1986, DANKS 1987, MÜLLER 1992). Hierbei handelt es sich um eine Phase der Entwicklungsruhe, die zur Überbrückung ungünstiger Umweltbedingungen auftreten kann. Bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken tritt eine solche Entwicklungsruhe während der Embryogenese im Verlauf des Winters auf. Dabei wird als Dormanzform eine obligatorische Diapause als Parapause angenommen (KÖHLER 1983, 1991). Der Begriff „Diapause“ wurde von WHEELER (1893) für eine Ruhephase des Embryos vor dessen vollständiger Rotation am Eipol (Blastokinese) geprägt, so dass es sich ursprünglich um einen embryologischen Terminus handelte. HENNEGUY (1904) weitete den Begriff aus und bezeichnete jegliche Entwicklungshemmung während der Ontogenese eines Tieres als Diapause. Spätere Autoren modifizierten den Begriff weiter, indem sie die Entwicklungshemmung mit der Überdauerung ungünstiger Umweltverhältnisse in Verbindung brachten (z.B. BODINE 1925, SLIFER 1932, 1958, ANDREWARTHA 1943, 1952). In diesem Sinne definiert MÜLLER (1992) die Diapause als eine prospektive Dormanzform, die bereits vorsorglich, noch unter günstigen Umweltbedingungen einsetzt. Sofern die Entwicklungsruhe ohne ein exogenes Umweltsignal ausgelöst wird, handelt es sich nach MÜLLER um eine Parapause – andernfalls um eine Eudiapause. In beiden Fällen ist die Ruhephase an ein artspezifisches Entwicklungsstadium gebunden, und kann nur durch vorherige Kälteeinwirkung wieder beendet werden. Im Fall der Acrididen tritt die Diapause im Verlauf der Embryogenese im Umfeld der Blastokinese auf (UVAROV 1966, INGRISCH & KÖHLER 1998). Nach einer mehrwöchigen Kältephase, die sich unter natürlichen Bedingungen im Winter vollzieht, wird die Entwicklungshemmung aufgehoben, so dass die Embryonalentwicklung im zeitigen Frühjahr bis zum Larvenschlupf fortgesetzt werden kann (INGRISCH & KÖHLER 1998). Im Gegensatz zur obligatorischen Diapause stellt die Quieszenz eine völlig andere Entwicklungsruhe dar. Bei der Quieszenz handelt es sich nach MÜLLER (1992) um eine konsekutive Dormanzform,

die in jedem beliebigen Entwicklungsstadium als sofortige Reaktion auf ungünstige Witterungsverhältnisse einsetzt und bei einer Verbesserung der Verhältnisse sofort wieder endet. In der Literatur werden im Fall der Diapause-Entwicklung die Embryonalphasen vor und nach der Winterruhe als Prädiapause bzw. als Postdiapause bezeichnet. Im Rahmen dieser Untersuchung werden beide Phasen, unter Berücksichtigung möglicher Quieszenz-Erscheinungen, allgemeiner als Vorwinterruhe (VWR) und Nachwinterruhe (NWR) definiert.

Flexibler Lebenszyklus

Aufgrund der jahreszeitlichen Eingrenzung und durch die obligatorische Diapause scheint der Lebenszyklus von Feldheuschrecken wie in ein Korsett eingeschnürt zu sein. Tatsächlich aber stellt sich der Lebenszyklus unter natürlichen Bedingungen oftmals wesentlich flexibler dar. In diesem Zusammenhang betonen HODEK & HODKOVA (1989), dass zwischen verschiedenen Arten, aber auch innerhalb einer Art eine Vielzahl unterschiedlicher Entwicklungsmöglichkeiten bis zum Abschluss der Embryonalentwicklung bestehen können. So lässt sich bei Acrididen neben der „Diapause-Entwicklung“ (D) regelmäßig auch eine diapausefreie „Subitanentwicklung“ (SUB) feststellen (INGRISCH & KÖHLER 1998). In der englischsprachigen Fachliteratur wird Subitanentwicklung als „nondiapause development“ bezeichnet. Die potentielle Fitness, die sich durch die Subitanentwicklung ergibt, hält GROETERS (1994) für ausgesprochen hoch, da im Extremfall eine zweite Generation im Verlauf einer Saison eingeschoben werden kann, während alle anderen Individuen zeitgleich im Diapause-Stadium verweilen. Weiterhin scheint auch das Erreichen des Diapause-Stadiums vor dem Winter keine zwingende Voraussetzung für eine erfolgreiche Embryonalentwicklung zu sein. So konnte TANAKA (1992) bei Populationen von *Locusta migratoria* in Japan feststellen, dass im Spätherbst abgelegte Eier das Diapause-Stadium nicht erreichen, dennoch überwintern und im Frühjahr schlüpfen konnten. Eine ähnliche Erscheinung bei frühzeitig überwinternden Eiern fanden u.a. auch GROETERS 1994 für *Caledia captiva* in Südostaustralien, CHERRILL & BEGON (1991) für *Chorthippus brunneus* in Nordwest-England sowie WINGERDEN et al. (1993) für *Chorthippus biguttulus* in den Niederlanden. Bislang existieren keine Untersuchungen, die sich mit dem im Rahmen dieser Untersuchung als „Non-Diapause-Entwicklung“ (ND) bezeichneten Phänomen ausführlich auseinandersetzen. WINGERDEN et al. (1993) konnten bei *Ch. biguttulus* außerdem einen anderen Extremfall der unvollständigen Prädiapause-Entwicklung feststellen. So zeigte sich bei nur kurz angebrüteten oder bei sofort nach der Ablage eingekühlten Eiern, dass eine zweite Winterruhe für einen erfolgreichen Larvenschlupf erforderlich war. Ähnliche Beobachtungen konnte auch BRUCKHAUS (1992) bei drei einheimischen *Chorthippus*-Arten machen. Dieses selten beschriebene Phänomen der zweifachen Überwinterung wird von INGRISCH & KÖHLER (1998) als „Überliegen“ (ÜB) bezeichnet. Grundsätzlich zeigen diese Beispiele, dass der Lebenszyklus trotz fester klimatischer oder entwicklungsbiologischer Rahmenbedingungen einen gewissen Spielraum für Modifikationen zulässt, was bislang jedoch nur fragmentarisch untersucht wurde.

Einfluss von Umweltfaktoren

Grundsätzlich wirkt eine Vielzahl unterschiedlicher Umweltfaktoren auf die Embryonalentwicklung ein. Dabei muss der maßgebliche Einfluss des Temperaturfaktors als treibende Kraft für alle biologischen Entwicklungsprozesse und das Wachstum von Organismen hervorgehoben werden. Dass niedrige Temperaturen Wachstumsprozesse verhindern oder verzögern, wohingegen hohe Temperaturen die Entwicklung begünstigen, ist für zahllose Tier- und Pflanzenarten immer wieder belegt worden (KÜHNELT 1970, WIESER 1973, PRECHT et al. 1973, TISCHLER 1993). Untersuchungen zum Wärmebedarf der Embryogenese von Acrididen ergaben eine hohe Korrelation zwischen dem Stand der Embryonalentwicklung und der Bebrütungsdauer (SLIFER 1932, BODENHEIMER & SHULOV 1951, HORN 1966). Bezüglich der Entwicklungsgeschwindigkeiten von Wachstumsprozessen konnte für zahlreiche Insekten nachgewiesen werden, dass die Entwicklungsrate in einem mittleren Temperaturbereich direkt proportional von der Temperatur abhängt (STINNER et al. 1974, LOGAN et al. 1976, KRAMER et al. 1991, LACTIN et al. 1995). Zu den Parametern, mit denen sich temperaturabhängige Entwicklungsprozesse charakterisieren lassen, zählen der Entwicklungsnullpunkt (t_0), die Temperatursumme (K) sowie der Q_{10} -Wert (TISCHLER 1993, PENZLIN 1996).

Für mitteleuropäische Acrididen gibt es erstaunlich wenige Untersuchungen, die sich mit der Temperaturabhängigkeit und dem Wärmebedarf der Embryogenese detailliert auseinandersetzen. Umfangreichere Angaben zur Postdiapause-Entwicklung finden sich bei SÄNGER (1974), WINGERDEN et al. (1991) und BRUCKHAUS (1992). Allerdings sind keine Untersuchungen bekannt, die sich ausführlich mit dem Wärmebedarf während der Vorwinterruhe (Prädiapause) beschäftigen. Insofern lässt sich bislang für keine Art eine Gesamtbilanz des Wärmebedarfs und der Temperaturabhängigkeit während der Embryonalentwicklung angeben.

Neben der Temperatur können noch weitere Umweltfaktoren auf die Embryonalentwicklung einwirken. Insbesondere der Wasserhaushalt der Eier stellte sich als ein bedeutender Parameter für die Eientwicklung von Acrididen heraus (z.B. SALT 1949, 1952, SLIFER 1958, MORIARITY 1969b, 1969c, 1970, INGRISCH 1983a, 1983b). Dabei scheint sich die artspezifische Trockenresistenz der Eier u.a. auf die ökologische Einnischung der Arten in trocken-warmen oder feucht-kalten Lebensräumen auszuwirken (INGRISCH 1983a, 1983b). Zahlreiche Untersuchungen setzten sich auch mit der Steuerung der Embryonal-Diapause durch verschiedene Umweltfaktoren auseinander (SAUNDERS 1982, TAUBER et al. 1986, DANKS 1987, MÜLLER 1992). Diesbezüglich konnte innerhalb der verschiedenen Insektenordnungen belegt werden, dass eine Vielzahl an Steuerungsmechanismen über Induktion, Erhalt und Beendigung der Embryo-Diapause entscheiden können. So erwies sich bei bivoltinen Arten mit einer fakultativen Diapause die Photoperiode oftmals als der maßgebliche Faktor bei der Auslösung der Diapause (BECK 1980, DANKS 1987), wobei in diesen Fällen das Ausbleiben oder Auftreten einer Diapause einer maternalen Kontrolle unterliegt. In diesem Zusammenhang wird die Photoperiode als ein beständiger Indikator für den Wechsel der Jahreszeiten angesehen, was im Vergleich zu kurzfristig schwankenden Umweltfaktoren, wie Temperatur, Feuchte oder Nahrung eine zuverlässigere saisonale Steuerung der Diapause ermöglichen soll (DANKS 1987, MÜLLER 1992). Insofern stellt die Photoperiodik bei diesen Arten einen der bedeutendsten Umweltfaktoren bei der phänotypischen Ausprägung ihres Lebenszyklus dar.

Larvenschlupf

Alle zuvor genannten Umweltfaktoren, die im Verlauf der Embryogenese direkt oder indirekt Einfluss nehmen, haben an einer Stelle des Lebenszyklus demographische Auswirkungen zur Folge: Beim Larvenschlupf öffnet sich die „black box“, so dass die verschiedenen Umwelteinflüsse im Zusammenspiel mit den möglichen Entwicklungswegen durch variable Schlupfzeitpunkte sichtbar werden. So zeigte sich bei Freilandversuchen zur Abundanzdynamik der hier untersuchten Arten, dass eine frühe Wiesenmahd zu einem vorgezogenen Schlupftermin führt, was allein mit den höheren Bodentemperaturen der früh gemähten Flächen zusammenhing (KIEL 2000). Grundsätzlich erscheint das Timing des Schlupfgeschehens für Insekten einer saisonalen Umwelt von zentraler Bedeutung. Das Auftreten bestimmter Entwicklungsstadien, in denen spezielle Ressourcen für Wachstum, Entwicklung und Reproduktion aufgenommen werden, sollte optimal mit der Verfügbarkeit dieser Ressourcen zusammenfallen (TAUBER et al. 1986). Zu frühes Schlüpfen kann dazu führen, dass Larven einer ungünstigen Witterung ausgesetzt werden. Zu spätes Schlüpfen reduziert dagegen die verfügbare Zeit für Wachstum und Reproduktion (PICKFORD 1960, WALL & BEGON 1987). In diesem Zusammenhang ergeben sich durch die Existenz eines Diapause-Stadiums erhebliche Konsequenzen für den Lebenszyklus einer Art. Durch die Diapause erfolgt eine starke Synchronisation des Larvenschlupfs, so dass der gesamte Lebenszyklus entsprechend der saisonalen Klimaschwankungen optimal in die Wachstums- und Fortpflanzungssaison eingepasst wird (TAUBER et al. 1986, DANKS 1987, MÜLLER 1992). Sowohl die Lage des Diapause-Stadiums, als auch die Feinabstimmung von Induktion und Beendigung der Diapause dürften deshalb ein wesentlicher Bestandteil der Lebenszyklus-Strategie eines Organismus sein (BRADSHAW 1986, DINGLE 1986). CARRIERE et al. (1996) gehen davon aus, dass das entsprechende Diapause-Stadium noch vor dem Wintereinbruch erreicht werden muss, denn eine verschobene Postdiapause-Entwicklung würde indirekt die Fitness reduzieren. Hier stellt sich die Frage, inwiefern sich die potentielle Flexibilität in den embryonalen Entwicklungswegen (s.o.) außerhalb einer Diapause-Entwicklung auf das Timing des Larvenschlupfs und den Schlupferfolg auswirken würde.

Bedeutung der Embryologie

Insgesamt wird deutlich, dass die Embryonalentwicklung im Lebenszyklus von Feldheuschrecken offenbar eine herausragende Rolle für das Timing des Larvenschlupfs und damit für die Abundanzdynamik der Populationen spielt. Daher besteht das dringende Bedürfnis, die bislang nur geringen Kenntnisse über die Embryologie dieser Insektengruppe weiter voranzubringen. Bedeutung hätte dies zum einen für die zukünftige Entwicklung und Überprüfung ökologischer Theorien zur Evolution von Lebenszyklus-Strategien. Diesbezüglich liefern Versuche von CHERRILL & BEGON (1991), TANAKA (1992) und GROETERS (1994) erste Hinweise dafür, dass eine flexible Embryonalentwicklung in Bezug auf saisonale Umweltänderungen eine potentiell erhöhte Fitness bedeutet. Weiterhin dürften verbesserte Kenntnisse der Embryonalentwicklung von Feldheuschrecken auch aus ökonomischer Sicht von Interesse sein. Angesichts der verheerenden Auswirkungen von Heuschreckenplagen auf dem afrikanischen, amerikanischen und australischen Kontinent sollte die Modellierung der Populationsdynamik von Schädlingen in Zukunft verstärkt auf dem Verständnis der Embryogenese aufbauen. Hierzu finden sich erste Ansatzpunkte bei BERRY (1995), BERRY et al. (1995), FISHER et al. (1996, 1999) sowie CARTER et al. (1998), deren computergestützten Populationsmodelle von nordamerikanischen Getreideschädlingen auf der Grundlage embryologischer Kenntnisse erstellt wurden. Nicht zuletzt dürften sich durch vertiefende Einblicke in die Embryologie von gefährdeten Arten völlig neue Aspekte für das Naturschutzmanagement ergeben. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass in den vergangenen Jahren Heuschrecken verstärkt auch als Bioindikatoren zur Beurteilung von Lebensraumveränderungen eingesetzt wurden (SCHMIDT & SCHLIMM 1984, KRIEGBAUM 1989, FRICKE & V.NORDHEIM 1992, KLEINERT 1992, KIEL 1999b). Vor diesem Hintergrund erfolgte auch die Auswahl der beiden untersuchten Arten. Mit dem Sumpfgrashüpfer (*Chorthippus montanus*) und dem Weißrandigen Grashüpfer (*Chorthippus albomarginatus*) wurden zwei Arten untersucht, die hauptsächlich in Feuchtwiesen vorkommen. Beide Arten bieten sich als Zielarten des Feuchtwiesenschutzes an, mit denen der Erfolg von Pflege- und Entwicklungskonzepten wirkungsvoll überprüft werden kann (KIEL 2001).

2 Fragestellungen

Aus den zuvor dargestellten Überlegungen ergibt sich als übergeordnete Hauptfrage, welche Rolle die Embryonalentwicklung von *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus* im Lebenszyklus der beiden Arten spielt.

Die operationalisierten Fragestellungen lassen sich in drei große Themenkomplexe gliedern: Verlauf der Embryonalentwicklung, Temperatureinfluss und Larvenschlupf. Zunächst soll geklärt werden, wie die Embryonalentwicklung grundsätzlich verläuft und welche unterschiedlichen Entwicklungswege im Verlauf der Embryogenese auftreten können. Dabei soll auch die genaue Lage des Diapause-Stadiums festgestellt werden. Der zweite Teil der Untersuchung widmet sich der Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung (Entwicklungsdauer, t_0 , K, Q_{10} -Wert). Dabei orientieren sich die Teilfragen an den beiden großen Phasen der Embryonalentwicklung (VWR, NWR) sowie an den mutmaßlichen Entwicklungstypen (D, SUB, ND, ÜB). In diesem Zusammenhang wird auch die Bedeutung des Ablagetermins der Ootheken näher untersucht, da die iteropare Fortpflanzung der Weibchen Auswirkungen auf die Embryonalentwicklung erwarten lässt. Der Larvenschlupf stellt als Abschluss der Embryonalentwicklung ein eigenständiges Thema dar, das bezüglich des Schlupferfolges und der genauen Terminierung des Schlupfgeschehens der Larven eine gesonderte Betrachtung verdient. Dabei soll auch die Synchronisation des Larvenschlupfs gezielt untersucht werden. Prinzipiell sollen bei allen drei Themenkomplexen mögliche Unterschiede zwischen den beiden Arten herausgearbeitet und auf ihre Relevanz für das Vorkommen im natürlichen Lebensraum beurteilt werden. In einer abschließenden Betrachtung soll schließlich bilanziert werden, wie sich die Ergebnisse in die theoretischen Vorstellungen von der Lebenszyklus-Strategie mitteleuropäischer Feldheuschrecken einfügen.

Die hier vorliegende Untersuchung ist Teil eines umfassenden Forschungsprojektes, bei dem der gesamte Lebenszyklus von *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus* detailliert aufgedeckt werden soll (KIEL 2001). In diesem Rahmen wurden bislang sieben verschiedene Diplom- und Staatsexamensarbeiten durchgeführt bzw. begonnen (KIEL (1999a), MORCHNER (2002), STAUDACHER (2002), KLEINEMENKE (2002 i.V.), HARAZIM (2003 i.V.), SCHMIDT (2003 i.V.) und GORNY (2003 i.V.)).

Operationalisierte Fragestellungen

I. Embryonalentwicklung allgemein

1. Embryonalstadien
 - a.) Welche embryonalen Entwicklungsstadien lassen sich unterscheiden, und wie lassen sich diese morphologisch charakterisieren?
 - b.) Welches Entwicklungsstadium lässt sich als Diapause-Stadium diagnostizieren?
2. Entwicklungstypen
 - a.) Welche unterschiedlichen Entwicklungstypen lassen sich feststellen?
 - b.) Wie ist die prozentuale Verteilung der Entwicklungstypen?
 - c.) Welche Faktoren lassen einen Einfluss auf die Häufigkeit der Entwicklungstypen erkennen (maternale Effekte, Ablagetermin, Bebrütungstemperatur, Bebrütungsdauer)?

II. Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung

3. Embryonalentwicklung der Vorwinterruhe (VWR: Ablage bis Winterruhe)
 - a.) Welchen Einfluss haben die Bebrütungsdauer und die Bebrütungstemperatur auf den Entwicklungsstand (Stadien) der VWR-Entwicklung?
 - b.) Welchen Einfluss hat die VWR-Entwicklung auf die Dauer der NWR-Entwicklung?
 - c.) Wie lässt sich die VWR-Entwicklung bzgl. der Parameter t_0 , K, Q_{10} charakterisieren?
4. Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe (NWR: Winterruhe bis Schlupf)
 - a.) Welchen Einfluss hat die Bebrütungstemperatur auf die Dauer der NWR-Entwicklung?
 - b.) Welchen Einfluss hat der Ablagetermin der Oothek auf die Dauer der NWR-Entwicklung?
 - c.) Wie lässt sich die NWR-Entwicklung bzgl. der Parameter t_0 , K, Q_{10} charakterisieren?
5. Subitanentwicklung (SUB)
 - a.) Welchen Einfluss hat die Bebrütungstemperatur auf die Dauer der Subitanentwicklung?
 - b.) Wie lässt sich die Subitanentwicklung bzgl. der Parameter t_0 , K, Q_{10} charakterisieren?
6. „Überliegen“ (ÜB)
 - a.) Welchen Einfluss hat der Ablagetermin der Oothek auf den prozentualen Anteil „überliegender“ Embryonen?

III. Larvenschlupf

7. Schlupferfolg
 - a.) Welchen Einfluss hat die Bebrütungstemperatur (NWR) auf den Schlupferfolg?
 - b.) Wie groß ist der prozentuale Restanteil nicht geschlüpfter, aber schlupfreifer Embryonen je Oothek?
 - c.) Welchen Einfluss hat der Entwicklungstyp (D/ND) auf den Schlupferfolg?
8. Synchronisation des Larvenschlupfs über unterschiedliche Gelege
 - a.) Welchen Einfluss haben die Bebrütungstemperatur (NWR) und der Entwicklungstyp (D/ND) auf die Synchronisation des Larvenschlupfs zwischen Ootheken?
9. Synchronisation des Larvenschlupfs innerhalb der Gelege
 - a.) Welchen Einfluss haben die Bebrütungstemperatur (NWR) und der Entwicklungstyp (D/ND) auf die Synchronisation des Larvenschlupfs von Geschwisterlarven?

3 Material

3.1 Beschreibung der Arten

3.1.1 *Chorthippus montanus*

Der Sumpfgrashüpfer (*Chorthippus montanus* (CHARPENTIER, 1825)) gehört der Unterfamilie der Grashüpfer (Gomphocerinae) an, der größten einheimischen Unterfamilie der Heuschrecken. *Ch. montanus* ist holarktisch verbreitet (HARZ 1960). Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom Nordwesten Spaniens bis nach Finnland (68° n.Br.) sowie im Osten über den Balkan und den europäischen Teil Russlands bis in die Mongolei und weiter bis nach Kamtschatka (HARZ 1975). In Nordrhein-Westfalen ist die Art zerstreut verbreitet. Sie kommt dort sowohl in der Westfälischen Bucht als auch im Bergland vor (AK HEUSCHRECKEN NRW 1994) und gilt als stark gefährdete Art (VOLPERS et al. 1999). Im Kreis Gütersloh (NRW) wurde die Art im Jahr 1991 in zehn von 13 Feuchtwiesenschutzgebieten nachgewiesen (FÜLLER 1992).

Ch. montanus gilt als hygrophile Art (MARCHAND 1953, HARZ 1960, RÖBER 1970, OSCHMANN 1973, HARZ 1975, FROELICH 1994), die auf nasse Lebensräume angewiesen ist. Die Art besiedelt Feuchtwiesen und -weiden, Grabenränder, Seggenrieder, Feuchtheiden sowie sumpfige Örtlichkeiten und Moorgebiete (HARZ 1960, KALTENBACH 1963, OSCHMANN 1969, SCHMIDT & BAUMGARTEN 1973, SCHMIDT & SCHLIMM 1984, LORZ & CLAUSNITZER 1988, RASPER 1990, DETZEL 1991, RETZLAFF & ROBRECHT 1991, KLEINERT 1992, THOMAS et al. 1993, FROELICH 1994, DETZEL 1998, KIEL 1999a). In diesem Sinn konnte BRINKMANN (1991) eine eindeutige Präferenz für Standorte mit einer hohen Bodenfeuchte feststellen. Die Hygrophilie der Art dürfte vor allem in dem großen Feuchtebedarf der Eier begründet sein (INGRISCH 1983b). Demgemäß besteht auch für die Wahl der Eiablageplätze der Weibchen eine eindeutige Präferenz für feuchte bis nasse Substrate (KORN-KREMER 1963, INGRISCH & BOEKHOLT 1982).

Sowohl Männchen als auch Weibchen sind in der Regel micropter bis brachypter, d.h. es handelt sich um flugunfähige Formen, bei denen die Elytren lediglich bis zur Abdomenmitte reichen oder maximal das Abdomen etwas überragen. Die Männchen erreichen eine Körperlänge von 13-16,2 mm mit einer Elytren-Länge von 8,8-12,4 mm. Bei den deutlich größeren Weibchen (16,7-25 mm) werden die Elytren lediglich 7,7-13 mm lang. Die Alae sind bis zur Flugunfähigkeit verkürzt. Sie werden bei den Männchen 5-9,4 mm und bei den Weibchen nur 5-6 mm lang. Selten treten bei *Ch. montanus* auch holoptere Formen mit vollständig ausgebildeten Elytren und Alae auf (HARZ 1960).



Abbildung 3.1: *Chorthippus montanus*, Männchen

3.1.2 *Chorthippus albomarginatus*

Der Weißrandige Grashüpfer (*Chorthippus albomarginatus* (DE GEER, 1773)) ist ebenfalls ein Vertreter der Gomphocerinae. *Ch. albomarginatus* ist holopaläarktisch verbreitet (HARZ 1960). Das Verbreitungsgebiet reicht von Nordspanien bis in den nördlichen Teil Europas nach Mittelschweden und Finnland (bis zum 64° n.Br.) und Richtung Osten über den Balkan und den europäischen Teil Russlands bis nach Westsibirien und Nordkasachstan (HARZ 1975). In Nordrhein-Westfalen ist die Art überwiegend im Flachland lückig verbreitet. Wenn sie vorkommt, dann oft in großen Beständen (AK HEUSCHRECKEN NRW 1994). Im Kreis Gütersloh wurde *Ch. albomarginatus* im Jahr 1991 in zwölf von 13 Feuchtwiesenschutzgebieten nachgewiesen (FÜLLER 1992). Für den Nachbarkreis Paderborn konnte die Art nur in der Westfälischen Bucht nachgewiesen werden (BRINKMANN 1991).

Zur Habitatbindung liegen für *Ch. albomarginatus* in der Literatur sehr unterschiedliche Angaben vor. Einige Autoren bezeichnen die Art uneingeschränkt als hygrophil (RÖBER 1951, HARZ 1960, SCHIEMENZ 1964, OSCHMANN 1973, DJN 1991). MARCHAND (1953) schätzt *Ch. albomarginatus* nur als gemäßigt hygrophil ein, und für HARZ (1975) sowie DETZEL (1998) ist die Art lediglich mesophil bis leicht hygrophil. Tatsächlich ist *Ch. albomarginatus* in sehr unterschiedlichen Lebensräumen anzutreffen. Überwiegend werden wechselfeuchte bis feuchte Wiesen und Weiden sowie Wiesenmoore besiedelt (ZACHER 1917, RÖBER 1951, BRINKMANN 1991, THOMAS et al. 1993). Allerdings konnten auch zahlreiche Vorkommen auf Trockenrasen und trockenen Wiesen sowie Wegrändern belegt werden (KALTENBACH 1963, SCHIEMENZ 1969, SCHMIDT & SCHLIMM 1984, BASTIAN et al. 1990, RASPER 1990, BRINKMANN 1991, WALLASCHEK 1996, KIEL 1999a). Bezüglich der Lebensraumansprüche liegt in jedem Fall ein deutlicher Unterschied zu der uneingeschränkt hygrophilen Art *Ch. montanus* vor, da die Eier von *Ch. albomarginatus* eine relativ große Trockenresistenz aufweisen (INGRISCH 1983b).

Beide Geschlechter von *Ch. albomarginatus* sind hypomacropter bis holopter, d.h. es handelt sich um flugfähige Formen, bei denen die Flugorgane die Abdomenspitze gerade erreichen oder diese sogar deutlich überragen (HARZ 1960). Die Männchen werden 13-15 mm lang mit einer Elytren-Länge von 9,5-14 mm. Die Weibchen werden mit 18-22,5 mm Körperlänge deutlich größer als die Männchen und sind dabei auch mit entsprechend größeren Elytren ausgestattet (13-20 mm). Elytren und Alae sind bei beiden Geschlechtern immer vollständig ausgebildet und in etwa gleich lang.



Abbildung 3.2: *Chorthippus albomarginatus*, Männchen (Foto: Ch. Venne)

3.2 Laborzucht

3.2.1 Herkunft und Historie der Laborpopulationen

Die im Rahmen der Untersuchung verwendeten Versuchstiere stammen aus einer Laborzucht, die ab Juli 1999 im Gelände der Verhaltensforschung (VHF) der Universität Bielefeld aufgebaut wurde. Die Stammpopulation (G I) der Tiere kommt ursprünglich aus dem Versmolder Bruch, einem Feuchtwiesenschutzgebiet, das etwa 2 km südöstlich der Stadt Versmold (Kreis Gütersloh/ Nordrhein-Westfalen) gelegen ist (8° 10' ö.L./ 52° 01' n.Br.; TK 1:25.000, Blatt 3914 Versmold/ Blatt 3915 Bockhorst; Gauß-Krüger-Koordinaten: 3443/ 5765). Das Ausgangsmaterial der G I-Population bestand bei beiden Arten jeweils aus etwa 60 Weibchen und 60 Männchen, die als frisch gehäutete Imagines von einem zusammenhängenden Wiesenkomplex im Nordosten des Versmolder Bruchs entnommen wurden (Untersuchungsflächen 6–9, vgl. KIEL 1999a). Pflanzensoziologisch betrachtet können diese Wiesenflächen als *Molinietalia*-Fragmentgesellschaften eingestuft werden (BIOLOGISCHE STATION GÜTERSLOH/BIELEFELD E.V. 1997). Bei einer mittleren Feuchtezahl von 6,5 bis 6,7 zeigt der von Frische- und Feuchteanzeigern geprägte Pflanzenbestand das Vorkommen mittelfeuchter bis gut durchfeuchteter Böden an. Im Verlauf der Jahre 1999 bis 2002 ließen sich aus dieser Stammpopulation drei aufeinander folgende Generationen (G II bis G IV) züchten. Eine Auffrischung der Laborpopulationen mit neuem Material aus dem Freiland war nicht erforderlich. In Tabelle 3.1 findet sich für beide Arten eine Auflistung der Gesamtzahl abgelegten Ootheken und Eier, der geschlüpften Larven und der im Rahmen der Laborzucht und der Versuche verwendeten Imagines der vier Generationen.

Tabelle 3.1: Gesamtzahl der Ootheken, Eier, Larven und Imagines der Laborpopulation (Generationen G I bis G IV)

a.) *Chorthippus montanus*

Generation	Ootheken (abgelegt)	Eier (abgelegt)	Larven (geschlüpft)	Imagines (verwendet)	
				Männchen	Weibchen
G I (1999)	k.A.	k.A.	k.A.	62	63
G II (1999/2000)	566	3630	2710	139	130
G III (2000/2001)	1163	6789	828	177	156
G IV (2001/2002)	1450	4594 ¹⁾	3267 ¹⁾	k.A. ¹⁾	k.A. ¹⁾

b.) *Chorthippus albomarginatus*

Generation	Ootheken (abgelegt)	Eier (abgelegt)	Larven (geschlüpft)	Imagines (verwendet)	
				Männchen	Weibchen
G I (1999)	k.A.	k.A.	k.A.	62	61
G II (1999/2000)	338	2187	1258	93	88
G III (2000/2001)	570	3182	516	119	94
G IV (2001/2002)	664	1717 ¹⁾	k.A. ¹⁾	k.A. ¹⁾	k.A. ¹⁾

¹⁾ G IV-Versuche im November 2002 nicht komplett abgeschlossen bzw. ausgewertet

3.2.2 Haltung und Behandlung

Die Haltungsbedingungen im Labor sollten sich möglichst nah am Lebenszyklus mitteleuropäischer Feldheuschrecken orientieren (vgl. Kapitel 1). In diesem Sinne wurde angestrebt, dass sowohl das jahreszeitliche Auftreten sowie die Dauer der verschiedenen Lebensphasen, als auch die jeweils vorherrschenden klimatischen Verhältnisse soweit wie möglich den natürlichen Bedingungen im Freiland entsprechen. In Tabelle 3.2 sind die Haltungsbedingungen der Ootheken, Larven und Imagines der vier Generationen zusammengestellt.

Die Aufzucht der Larven fand grundsätzlich im Verlauf der Frühjahrsmonate statt. Larven, die für die Weiterzucht verwendet werden sollten, wurden in einer Außenvoliere der VHF (Au) gehalten. Auf diese Weise waren die Versuchstiere während der Larvalentwicklung der natürlichen Witterung (Temperatur, Luftfeuchte, Photoperiode) ausgesetzt, allerdings ohne

einen direkten Einfluss des Niederschlags. Zusätzlich wurden Larven für spezielle Versuchsteile auch in Klimakammern (KK) unter standardisierten Bedingungen (tageszeitliche Thermo- und Photoperiode: warm/kalt, LD 12:12) gehalten (MORCHNER 2002). Die Reproduktion der Imagines erfolgte im Verlauf der Sommermonate bis zum Spätherbst ebenfalls in der Außenvoliere. Für spezielle Fragestellungen bezüglich der Reproduktion wurden wiederum zusätzliche Imagines in Klimakammern (tageszeitliche Thermo- und Photoperiode: warm/kalt, LD 12:12) gehalten (MORCHNER 2002, HARAZIM 2003 i.V.).

Die Bebrütung der Eier vor der Winterruhe und nach der Winterruhe erfolgte mit Ausnahme der G II-Ootheken unter standardisierten Bedingungen in Klimaschränken (KS) (STAUDACHER 2002, KLEINEMENKE 2002). Dabei wurde eine tageszeitliche Thermo- und Photoperiode mit einem 12-Stunden-Rhythmus realisiert (warm/kalt, LD 12:12). Lediglich die Ootheken der G II-Generation wurden bis zum Beginn der Winterruhe in der Außenvoliere bebrütet. Die zwischenzeitliche Überwinterung der Eier erfolgte stets in den Wintermonaten bis zum Frühjahr des Folgejahres. Auf diese Weise wurde gewährleistet, dass der Larvenschlupf termingerecht im Verlauf des Frühjahrs stattfinden konnte. Für die Überwinterung wurden die Ootheken unter standardisierten Bedingungen im Kühlschrank (Kü) bei niedrigen Temperaturen und völliger Dunkelheit (LD 0:24) gehalten.

Tabelle 3.2: Haltungsbedingungen der Ootheken, Larven und Imagines der Laborpopulationen (Generationen G I bis G IV) –
Chorthippus montanus und *Chorthippus albomarginatus*

Generation	Ootheken			Larven	Imagines
	vor Winterruhe	Winterruhe	nach Winterruhe		
G I (1998/1999)	VBr natürl. Witterung	VBr natürl. Witterung	VBr natürl. Witterung	VBr natürl. Witterung	Au natürl. Witterung
G II (1999/2000)	Au natürl. Witterung	Kü $T_{v/n}$: 5–6 °C LD 0:24	KS/Kü T_i : 16,6–34,4 °C T_n : 5–6 °C LD 12:12	Au natürl. Witterung	Au natürl. Witterung
				KK T_i : 20–35 °C T_n : 6 °C LD 12:12	KK T_i : 20–35 °C T_n : 6 °C LD 12:12
G III (2000/2001)	KS/Kü T_i : 23,7–34,4 °C T_n : 5–6 °C LD 12:12	Kü $T_{v/n}$: 5–6 °C LD 0:24	KS/Kü T_i : 30,4 °C T_n : 5–6 °C LD 12:12	Au natürl. Witterung	Au natürl. Witterung
				KK T_i : 30 °C T_n : 6 °C LD 12:12	KK T_i : 30 °C T_n : 6 °C LD 12:12
G IV (2001/2002)	KS/Kü T_i : 30,4 °C T_n : 5–6 °C LD 12:12	Kü $T_{v/n}$: 5–6 °C LD 0:24	KS/Kü T_i : 30,4 °C T_n : 5–6 °C LD 12:12	Au natürl. Witterung	Au natürl. Witterung
	KS $T_{v/n}$: 30,4 °C LD 12:12				

Abkürzungen:

VBr: Vermolder Bruch; Au: Außenvoliere, KK: Klimakammer, KS: Klimaschrank, Kü: Kühlschrank

T_i : Temperatur tagsüber; T_n : Temperatur nachts; $T_{v/n}$: Temperatur tagsüber/nachts; LD: Lichtphase:Dunkelphase (Stunden)

Für die Versuche wurde nach KELLY-STEPPINGS & HEWITT (1972) ein 12-Stunden-Rhythmus vorgegeben, damit Unterschiede in der Entwicklungsdauer bei einer Messgenauigkeit von einem Tag noch feststellbar waren. Für die Kälteperioden wurde ein Temperaturniveau zwischen 5-6 °C gewählt, da diese Temperaturen nach UVAROV (1966) sowie INGRISCH & KÖHLER (1998) unterhalb des erwarteten absoluten Minimums der Entwicklungsprozesse von Acrididen der gemäßigten Breiten liegen. Demzufolge wurde erwartet, dass während der Nachtphasen und während der Winterruhe keine weitere Entwicklung stattfindet.

Dem Versuchsdesign lagen mehrere Bedingungen zu Grunde, aus denen sich wesentliche Konsequenzen für die Haltung der Versuchstiere und Ootheken ergaben:

1. Innerhalb der Versuchsansätze wurden alle Untersuchungseinheiten (Ootheken, Eier, Larven, Imagines) jeweils identisch behandelt.
2. Alle Untersuchungseinheiten wurden individuell bearbeitet, damit die Ergebnisse auf die individuelle Vorgeschichte (Haltungsbedingungen, Eltern) bezogen werden können.
3. Alle Nachkommen einer Oothek wurden als eine gemeinsame Stichprobe behandelt und ausgewertet, da die Geschwister eines Geleges möglicherweise als voneinander abhängige Einzelstichproben anzusehen sind (d.h. 1 Oothek = 1N).
4. Bei der Zusammenstellung der einzelnen Versuchsansätze erfolgte eine Randomisierung über die verschiedenen Muttertiere, um mögliche maternale Effekte auszuschließen.
5. Bei der Weiterzucht wurden nur solche Tiere miteinander verpaart, die nicht dieselben Eltern hatten, und deren Eltern keine Geschwister waren, um Inzuchteffekte zu minimieren.
6. Während der Versuche erfolgte eine tägliche Kontrolle der verschiedenen Untersuchungseinheiten, damit keine Datenlücken auftreten.

Eine exakte Beschreibung der Haltungsbedingungen der Versuchsobjekte (Larven, Imagines, Ootheken, Eier) sowie eine detaillierte Beschreibung der Versuchsstandorte (Außenvoliere, Klimakammern, Klima- und Kühlschränke) finden sich in Anhang I und II.

4 Methoden

4.1 Embryonalentwicklung allgemein

Der erste Teil dieser Untersuchung hatte zum Ziel, einen grundlegenden Einblick in den Verlauf der Embryonalentwicklung beider Arten zu gewinnen. Zunächst sollte festgestellt werden, welche embryonalen Entwicklungsstadien sich morphologisch voneinander abgrenzen lassen. Der Verlauf der Embryogenese sollte anschließend in einem generalisierten Schema für die Gattung *Chorthippus* zusammengeführt werden. In diesem Zusammenhang war auch zu klären, welches Entwicklungsstadium sich bei beiden Arten als Diapause-Stadium diagnostizieren lässt.

4.1.1 Embryonalstadien

Die Untersuchung der Embryonalstadien wurde mit Ootheken der G III-Generation durchgeführt, die im Rahmen der Versuche zur Vorwinterruhe-Entwicklung verwendet wurden (vgl. Kapitel 4.2.1). Insgesamt standen von *Chorthippus montanus* 237 Ootheken mit 1389 Eiern und von *Chorthippus albomarginatus* 231 Ootheken mit 1207 Eiern zur Verfügung, die zwischen 21. Juni und 9. November 2000 abgelegt worden waren. Die Ootheken wurden unmittelbar nach der Ablage bis zur künstlichen Winterruhe unterschiedlichen Bebrütungsprogrammen unterzogen. Bei drei verschiedenen Temperaturansätzen (T_{tags} : 23,7 °C, 30,2 °C, 34,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12) wurden jeweils mindestens 5 Ootheken unterschiedlich lange (jeweils 15 Bebrütungsansätze mit 3,6,9 bis 45 Tagen) bebrütet. Durch diese uneinheitliche Behandlung während der Vorwinterruhe war zu erwarten, dass die Embryonen in unterschiedlichen Stadien in die Winterruhe eingetreten waren. Bis zum Tag der Präparation, die im Zeitraum vom 2. April bis zum 5. Juni 2001 vorgenommen wurde, verblieben alle Ootheken in der Winterruhe ($T_{\text{tags/nachts}}$: 5-6 °C; LD 0:24). Um weitere Embryonen in fortgeschrittenen Stadien nach der Diapause zu erhalten, wurden außerhalb der Bebrütungsprogramme von beiden Arten 24 Ootheken, die während der Vorwinterruhe für 45 Tage bei 30,2 °C bebrütet wurden, nach der Winterruhe bei 30,4 °C weiter bebrütet. Alle 3,6,9 bis 24 Tage wurden 3 Ootheken entnommen und sogleich aufpräpariert.

Präparationsmethode

Die Präparation der Ootheken und Eier erfolgte stets nach demselben Vorgehen. Zunächst wurde der Oothekenschaum mit einer Präpariernadel entfernt, so dass die einzelnen Eier aus der Oothek entnommen werden konnten. Anschließend wurden die einzelnen Eier bei 20 bzw. 40-facher Vergrößerung unter der Stereolupe in Leitungswasser geöffnet. Hierzu wurde mit einer angeschliffenen Präparationsnadel am posterioren Ende zunächst das Chorion vorsichtig abgeschabt, so dass es möglich war, bei seitlicher Beleuchtung das Innere des Eies zu betrachten. Sofern ein Embryo zu erkennen war, wurde die Orientierung und Lage des Embryos sowie die Verteilung des Dotters im Ei protokolliert. Anschließend wurde das Ei geöffnet, indem die Präpariernadel zuerst langsam ins posteriore Ende eingeführt wurde, um daraufhin die Spitze des Eies seitlich aufzureißen. Auf diese Weise ließ sich der gesamte Inhalt des Eies nach außen befördern. Sofern sich nach dieser Behandlung ein Embryo oder Teile eines Embryos finden ließen, wurde dieser mit einem Okularmikrometer vermessen (Messgenauigkeit: 25-50 µm), und dem entsprechenden Entwicklungsstadium nach CHERRILL (1987) zugeordnet. Insgesamt konnten 865 Embryonen von *Ch. montanus* sowie 638 Embryonen von *Ch. albomarginatus* einem Embryonalstadium eindeutig zugeordnet werden. Außerdem wurden alle Eier nach dem jeweiligen Inhalt bzw. dem Zustand in eine von fünf definierten Ei-Kategorien eingeteilt (vgl. Tabelle 4.1).

Tabelle 4.1: Kriterien für die Einteilung der Eier in Kategorien nach dem möglichen Inhalt und dem Zustand

Kategorie	Kriterium bzgl. Inhalt und Zustand des Eies
E (Embryo)	Im Ei lassen sich ein vollständiger Embryo oder Teile eines Embryos finden.
D (Dotter)	Im Ei befindet sich nur flüssiger Dotter (gelb/weiß). Es lassen sich keine Anzeichen für einen Embryo feststellen.
H (harte Substanz)	Im Ei befindet sich eine harte Substanz (gelb/orange/rot/braun/schwarz). Es lassen sich keine Anzeichen für einen vertrockneten Embryo feststellen (z.B. Reste von Beinen, Segmente).
L (leer, Larve)	Das Ei besteht aus einer leeren Eihülle. Entsprechend der Anzahl Larven, die aus einer Oothek geschlüpft sind, können die leeren Eihüllen den Larven zugeordnet werden.
L ? (leer, unklar)	Das Ei besteht aus einer leeren Eihülle. Bei einem Überschuss leerer Eihüllen im Vergleich zur Anzahl geschlüpfter Larven bleibt das Schicksal der überzähligen leeren Eier unklar.

Von einer Vielzahl Embryonen wurde abschließend eine schematische Skizze angefertigt. Sämtliche Embryonen einer Oothek wurden nach der Präparation gemeinsam in Bouinscher Lösung (Pikrinsäure-Formalin-Eisessig) aufbewahrt. Von besonders gut erhaltenen Exemplaren wurden im November 2001 zusätzlich REM-Aufnahmen angefertigt. Hierzu wurden die ausgewählten Embryonen in der üblichen Weise behandelt (aufsteigende Alkoholreihe, Trocknen, Sputtern, Anfertigen der Rasteraufnahmen; vgl. ROSENBAUER & KEGEL (1978), LANGE & BLÖDORN (1981)).

Insgesamt wurden von *Ch. montanus* 198 Zeichnungen und von *Ch. albomarginatus* 149 Zeichnungen sowie jeweils 12 REM-Aufnahmen angefertigt. Aus allen Skizzen und Aufnahmen ließ sich später der gesamte Verlauf der Embryonalentwicklung für beide Arten detail rekonstruieren. Mit Hilfe der Unterscheidungskriterien von CHAPMAN & WHITHAM (1968), WARDHAUGH (1978) und CHERRILL (1987) sowie weiterer morphologischer Merkmale, die zur Diagnose der Embryonalstadien erstmalig beschrieben werden, ließ sich dieser kontinuierliche Entwicklungsprozess in einer schematischen Darstellung zusammenfassen. Zur Vergleichbarkeit mit anderen Untersuchungen wurde an der Einteilung der Stadien nach CHERRILL (1987) festgehalten. Welches Entwicklungsstadium bei beiden Arten als Diapause-Stadium definiert werden kann, wurde anhand der Ergebnisse zur Temperaturabhängigkeit der Vorwinterruhe-Entwicklung ermittelt (vgl. Kapitel 4.2.1).

4.1.2 Entwicklungstypen

Im Rahmen dieser Untersuchung werden bezogen auf den Verlauf der Embryonalentwicklung vier verschiedene Entwicklungstypen definiert: Subitanentwicklung (SUB), Diapause-Entwicklung (D), Non-Diapause-Entwicklung (ND) und Überliegen (ÜB).

Die beiden markantesten Ereignisse während der Embryogenese sind das Erreichen des Diapause-Stadiums sowie der erfolgreiche Abschluss der Embryonalentwicklung mit dem Schlupf der Larve. Für die Unterscheidung der vier Entwicklungstypen wird als ein Hauptkriterium der Zeitpunkt dieser beiden Ereignisse herangezogen. Dabei ist entscheidend, ob der Embryo unter den vorgegebenen Versuchsbedingungen überhaupt die Gelegenheit dazu hatte, eines der beiden Ereignisse zu erzielen. Der Schlupf einer Larve lässt sich verhältnismäßig einfach durch Beobachtung feststellen. Weniger leicht ist dagegen die Beurteilung, ob ein Embryo das Diapause-Stadium erreichen konnte oder nicht. Direkt kann dies nur durch die Eipräparation anhand der eindeutigen Identifizierung des Diapause-Stadiums bestätigt werden (bzw. durch die Identifizierung eines anderen Entwicklungsstadiums zurückgewiesen werden). Da bei dieser Gelegenheit jedoch das Untersuchungsobjekt zerstört wird, lässt sich nicht mit Gewissheit sagen, wie sich das entsprechende Objekt ungestört weiterentwickelt hätte. Indirekt lässt sich das Erreichen der Diapause deshalb nur durch die Messung der Entwicklungsdauer ab der Winterruhe bis zum Larvenschlupf feststellen. Hierbei wird angenommen, dass ein Embryo, der die Diapause nicht erreichen konnte, den fehlenden Teil der Entwicklung nachholen muss und im Vergleich zu einem Diapause-Embryo deutlich verzögert schlüpft. Als zweites Hauptkriterium wird daher die bis zum Larvenschlupf erforderliche Entwicklungsdauer herangezogen.

Grundsätzlich ist darauf hinzuweisen, dass ab und zu auch Misch-Ootheken mit Embryonen verschiedener Entwicklungstypen auftreten können. In diesen Fällen wurden die Embryonen jeweils nach dem Entwicklungstyp getrennt ausgewertet. In Tabelle 4.2 sind die Kriterien für die Unterscheidung der vier Entwicklungsmöglichkeiten zusammengestellt.

Die Subitanentwicklung ist dadurch charakterisiert, dass sich der Embryo direkt nach der Ablage bis zum Larvenschlupf durchentwickelt, ohne die Diapause einzuhalten. Sofern also bei den Versuchen noch vor der ersten Winterruhe ein erfolgreicher Larvenschlupf festgestellt werden kann, wird dies als Subitanentwicklung bezeichnet. Zu berücksichtigen ist dabei, dass die Subitanentwicklung nur dann beobachtet werden kann, wenn die Bebrütungsdauer rein rechnerisch für die komplette Embryonalentwicklung ausreichen würde.

Demgegenüber ist die Diapause-Entwicklung dadurch gekennzeichnet, dass sich der Embryo nach der Ablage bis zur Winterruhe nur bis zum Diapause-Stadium entwickelt, selbst wenn die Bebrütungsdauer rein rechnerisch eine weitere Entwicklung gestatten würde. Sofern bei der Eipräparation das Diapause-Stadium festgestellt wird, wird dies als Diapause-Entwicklung bezeichnet. Der Zeitpunkt des Larvenschlupfs erfolgt bei Diapause-Embryonen unabhängig von den Bebrütungsbedingungen vor der Winterruhe.

Kennzeichnend für die Non-Diapause-Entwicklung ist, dass sich der Embryo bis zur Winterruhe nur bis zu einem Prä-Diapause-Stadium entwickelt. Insofern lassen sich bei einer Eipräparation nur Stadien vor der Diapause feststellen. Der Larvenschlupf erfolgt auch bei der Non-Diapause-Entwicklung nach der Winterruhe, allerdings lässt sich abhängig von der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe ein verzögerter Schlupftermin feststellen. Voraussetzung für die Non-Diapause-Entwicklung ist, dass die Bebrütungsdauer vor der Winterruhe für das Erreichen des Diapause-Stadiums nicht ausreicht.

Von allen anderen Entwicklungstypen unterscheidet sich das Überliegen dadurch, dass sich der Embryo erst nach einer zweiten Winterruhe bis zum Larvenschlupf entwickelt. Insofern wird von einem „Überlieger“ ausgegangen, wenn bei einer Eipräparation nach der zweiten Bebrütung bzw. nach der zweiten Winterruhe das Diapause-Stadium festgestellt wurde.

Tabelle 4.2: Kriterien für die Unterscheidung der Entwicklungstypen nach dem Zeitpunkt des Erreichens der Diapause und dem Zeitpunkt des Larvenschlupfs

Entwicklungstyp	1. Bebrütung (Vorwinterruhe)	1. Winterruhe	2. Bebrütung (Nachwinterruhe)	2. Winterruhe	3. Bebrütung (2. Nachwinterruhe)
Subitan (SUB)	Schlupf				
Diapause (D)	Embryo erreicht Diapause	Diapause	Schlupf		
Non-Diapause (ND)	Embryo erreicht Prä-Diapause	Prä-Diapause	Verzögerter Schlupf		
Überliegen (ÜB)	Embryo erreicht Prä-Diapause	Prä-Diapause	Embryo erreicht Diapause	Diapause	Schlupf

Zur Berechnung der prozentualen Verteilung der vier Entwicklungstypen wurde der Anteil der Typen stets auf alle befruchteten Eier einer Generation bezogen. Eier werden als befruchtet bezeichnet, wenn entweder der Schlupf einer Larve nachgewiesen und bei der Präparation eine leere Eihülle festgestellt wurde, oder wenn bei der späteren Präparation ein nicht geschlüpfter Embryo gefunden wurde. Leere Eihüllen, zu denen keine Larve zugeordnet werden konnten, blieben bei dieser Auswertung unberücksichtigt.

4.2 Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung

Der zweite Teil dieser Untersuchung setzt sich mit der Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung bei beiden Arten auseinander. Die generelle Konzeption der Versuche sah vor, dass die Vorwinterruhe-Entwicklung mit Ootheken der G III-Generation und die Nachwinterruhe-Entwicklung mit Ootheken der G II-Generation untersucht werden sollte. Mit Ootheken der G III- und der G IV-Generation wurde zusätzlich die Temperaturabhängigkeit der Subitanentwicklung näher untersucht. Aufgrund der extrem langen Entwicklungsdauer überliegender Eier, konnte dieser Entwicklungstyp nur fragmentarisch bearbeitet werden. In Abbildung 4.1 (S. 30) findet sich eine Übersicht der verschiedenen Bebrütungsprogramme.

4.2.1 Embryonalentwicklung der Vorwinterruhe

4.2.1.1 Eipräparation: Embryonalstadien

In einem ersten Teilversuch zur Vorwinterruhe wurde untersucht, welchen Einfluss Bebrütungsdauer und -temperatur auf die Embryonalentwicklung vor der Winterruhe haben. Dabei ließ sich durch die Präparation der Eier feststellen, wann die Embryonen welches Stadium erreichen und unter welchen Bedingungen das Diapause-Stadium erreicht wird.

Für den Versuch standen 237 G III-Ootheken (1389 Eier, 865 Embryonen) von *Chorthippus montanus* und 231 G III-Ootheken (1207 Eier, 638 Embryonen) von *Chorthippus albomarginatus* zur Verfügung, die vom 21. Juni bis 9. November 2000 abgelegt worden waren. Ab dem Tag nach der Ablage (dem Entnahmetag) bis zur Winterruhe wurden die Ootheken verschiedenen Bebrütungsprogrammen unterzogen, wobei drei verschiedene Temperaturansätze vorgegeben wurden (T_{tags} : 23,7 °C, 30,2 °C, 34,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12). Bei jeder Bebrütungstemperatur wurden jeweils 15 (z.T. 16) Bebrütungsansätze zu je 5-6 Ootheken gebildet, bei denen die Ootheken gestaffelt in 3-Tages-Abständen, für 3, 6, 9 bis 45 (z.T. 48) Tage bebrütet wurden. Nach der jeweiligen Bebrütung kamen die Ootheken bis zum Tag der Präparation in die Winterruhe ($T_{\text{tags/nachts}}$: 5-6 °C; LD 0:24; min. 122 Tage WR). Bei der Verteilung der Ootheken auf die einzelnen Bebrütungsansätze erfolgte eine Randomisierung über die verschiedenen Mütter, die Ablagenummer (1., 2. bis n. Gelege), den Ablagetermin sowie über die Herkunft der Oothek (Au, KK). Auf diese Weise sollte verhindert werden, dass die Ergebnisse durch die genannten Faktoren beeinflusst würden. Die Präparation erfolgte im Zeitraum vom 2. April bis zum 5. Juni 2001 (zu Einzelheiten der

Methodik siehe Kapitel 4.1.1). Protokolliert wurde dabei die Kategorie der Eier nach ihrem Inhalt und Zustand. Embryonen ließen sich dem entsprechenden Stadium nach CHERRILL (1987) zuordnen. Bei der Auswertung der Daten wurde für jede Oothek der Median aus den Entwicklungsstadien aller festgestellten Embryonen gebildet. In Tabelle 4.3 findet sich eine Auflistung der bei den verschiedenen Bebrütungsansätzen eingesetzten Ootheken sowie der Anzahl Ootheken mit mindestens einem Embryo.

Tabelle 4.3: Bebrütete Ootheken (N_{Bebr}) und Ootheken mit Embryonen (N_{Embr}) (G III) – *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus*

BPro	<i>Chorthippus montanus</i>						<i>Chorthippus albomarginatus</i>					
	23,7 °C		30,2 °C		34,4 °C		23,7 °C		30,2 °C		34,4 °C	
	N _{Bebr}	N _{Embr}	N _{Bebr}	N _{Embr}	N _{Bebr}	N _{Embr}	N _{Bebr}	N _{Embr}	N _{Bebr}	N _{Embr}	N _{Bebr}	N _{Embr}
3	5	0	5	0	5	0	5	0	5	2	5	3
6	5	0	5	2	5	3	5	0	6	5	5	4
9	5	0	5	3	5	4	5	0	5	4	5	4
12	5	0	5	3	5	3	5	3	5	4	5	3
15	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3
18	5	4	5	2	5	5	5	3	5	3	5	4
21	6	4	5	3	6	4	5	4	6	4	5	5
24	5	4	5	3	6	3	6	5	5	4	6	2
27	6	3	6	4	5	4	5	2	5	3	5	3
30	5	4	6	4	5	3	5	4	5	3	5	3
33	5	4	5	5	6	2	5	3	5	4	6	3
36	5	3	5	4	6	3	6	5	5	3	5	3
39	6	5	5	3	5	3	5	5	5	3	5	3
42	5	4	5	4	5	2	5	3	5	2	5	3
45	5	4	5	4	5	1	5	3	5	3	5	3
48	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N _{ges}	81	47	77	47	79	43	77	43	77	50	77	49
%		58,0		61,0		54,4		55,8		64,9		63,6

Ermittlung des Diapause-Stadiums

In der grafischen Darstellung der Ergebnisse ließen sich alle auswertbaren Ootheken entsprechend dem erreichten Stand der Embryonalentwicklung gegen die jeweilige Bebrütungsdauer vor der Winterruhe [Tage] als Scatterplots auftragen. Daraufhin erfolgte die Ermittlung des Diapause-Stadiums nach einem zweistufigen Vorgehen. Dem wurde zugrunde gelegt, dass die Embryonalentwicklung in einem festgelegten Stadium arretiert. Somit würde ab einer Mindestbebrütungsdauer die Entwicklung stagnieren, und zwar unabhängig von einer weiteren Bebrütung. In der grafischen Darstellung ließ sich zunächst durch eine grafische Interpolation feststellen, ab welchem Stadium die Entwicklung stehen bleibt (=Diapause-Stadium). In einem zweiten Schritt wurde mit allen Prä-Diapause-Ootheken für jeden Temperaturansatz eine lineare Regression über alle bis zum Diapause-Stadium durchlaufenen Embryonalstadien berechnet. Diapause-Ootheken durften hierbei nicht berücksichtigt werden, da andernfalls zahlreiche Stichproben in die Berechnung eingegangen wären, deren Entwicklungsstand von einer weiteren Bebrütung bereits unabhängig war. Alle ausgewerteten Ootheken können als voneinander unabhängige Einzelstichproben angesehen werden. Problematisch erscheint bei dieser Regressionsanalyse, dass es sich bei der Embryonalentwicklung eigentlich um einen kontinuierlichen Wachstumsprozess handelt. Mit der Einteilung der Entwicklungsstadien wurde dagegen eine Unterteilung der Embryogenese in einzelne Teilschritte vorgenommen. Diese Ungenauigkeit ist bei der Bewertung der Ergebnisse zu berücksichtigen.

Über die Geradengleichungen lässt sich näherungsweise die Entwicklungsdauer bis zum Erreichen des Diapause-Stadiums errechnen. Parallel dazu kann aus den Abbildungen ermittelt werden, nach wieviel Tagen Bebrütung das Diapause-Stadium erstmalig erreicht wurde. Die Regressionsanalyse gestattet außerdem einen Vergleich der drei verschiedenen Temperaturansätze innerhalb jeder Art sowie den Artvergleich für gleiche Temperaturansätze. Der Vergleich der Regressionen zweier Datensätze erfolgte methodisch nach MOTULSKY & RANSNAS (1987).

In einem weiteren Auswertungsschritt wurde für jede Oothek aus der entsprechenden Bebrütungsdauer die Entwicklungsrate [1/d] für das Erreichen des entsprechenden Embryonalstadiums gebildet. In der grafischen Darstellung der Ergebnisse ließen sich alle Ootheken entsprechend der Entwicklungsrate [1/d] gegen den jeweiligen Temperaturansatz [°C] auftragen. Getrennt nach dem mittleren Embryonalstadium einer Oothek konnte für jedes Stadium jeweils eine lineare Regression zwischen der Entwicklungsrate und der Temperatur bestimmt werden. Die Ermittlung der Geradengleichungen war eine Voraussetzung für die spätere Berechnung des Entwicklungsnullpunktes der einzelnen Stadien (vgl. Kapitel 4.2.5).

4.2.1.2 Bebrütung: Entwicklung bis Larvenschlupf

Der zweite Teilversuch zur Vorwinterruhe kann als eine Fortsetzung des ersten Versuchsteils angesehen werden. Dabei wurden die Ootheken nach dem Ende der Winterruhe nicht aufpräpariert, sondern bis zum Larvenschlupf bebrütet. Festgestellt wurden Unterschiede in der Entwicklungsdauer, in Abhängigkeit von der Entwicklung vor der Winterruhe.

Für den Versuch standen 487 G III-Ootheken (2902 Eier, 776 Larven) von *Chorthippus montanus* und 339 G III-Ootheken (1975 Eier, 516 Larven) von *Chorthippus albomarginatus* zur Verfügung. Das Versuchsdesign beinhaltete dieselben Bebrütungsprogramme wie der erste Versuchsteil, d.h. drei Temperaturansätze (T_{tags} : 23,7 °C, 30,2 °C, 34,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12) mit jeweils 15 (16) Ansätzen in 3-Tages-Abständen (3, 6, 9 bis 45 (48) Tage). In jedem Bebrütungsansatz wurden mindestens sechs Ootheken (*Ch. alb.*) bzw. neun Ootheken (*Ch. mon.*) bebrütet, wobei für die Verteilung auf die Ansätze die bereits genannten Voraussetzungen galten (s.o.). Die Bebrütung nach der Winterruhe erfolgte vom 12. April bis zum 5. November 2001 bei identischen Bedingungen (T_{tags} : 30,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12), so dass sich Unterschiede in der Entwicklungsdauer allein auf die individuelle Bebrütungsgeschichte vor der Winterruhe zurückführen ließen. Während der Bebrütung fanden tägliche Schlupfkontrollen statt, wobei die Anzahl Larven sowie die Bebrütungsdauer bis zum Schlupf protokolliert wurde (vgl. Anhang I. 2.). Bei der Auswertung wurde für jede Oothek der Median aus der Entwicklungsdauer aller Larven gebildet. In Tabelle 4.4 findet sich eine Auflistung der bei den verschiedenen Bebrütungsansätzen eingesetzten Ootheken sowie der Anzahl Ootheken, aus denen mindestens eine Larve geschlüpft war.

In der grafischen Darstellung der Ergebnisse wurde die Entwicklungsdauer nach der Winterruhe [Tage] gegen die Bebrütungsdauer vor der Winterruhe [Tage] aufgetragen wobei sich für jeden Temperaturansatz ein gesondertes Box-and-Whisker-Diagramm erstellen ließ. Für den Vergleich der drei Temperaturansätze wurden in einer zusammenfassenden Abbildung nur die Mediane der Entwicklungsdauer [Tage] gegen die Bebrütungsdauer vor der Winterruhe [Tage] aufgetragen. Die zwischen den Medianwerten eingezeichneten Verbindungslinien sind streng genommen methodisch unzulässig und dienen hier lediglich der besseren optischen Veranschaulichung der Ergebnisse. Um nachzuweisen, dass die Bebrütungsdauer vor der Winterruhe einen Einfluss auf die Entwicklungsdauer nach der Winterruhe hat, wurde für jeden Temperaturansatz eine Varianzanalyse mit dem Kruskal-Wallis-Test durchgeführt, wobei das Datenmaterial die Voraussetzungen für diesen Test erfüllte (Zufallsauswahl und Unabhängigkeit, vgl. SIEGEL 1985, BÄRLOCHER 1999).

Unterscheidung von Diapause- und Non-Diapause-Ootheken

In Ergänzung zu den Ergebnissen der Eipräparation (vgl. Kapitel 4.2.1.1.) wurde mit diesem Versuch indirekt über den Larvenschlupf ermittelt, unter welchen Bebrütungsbedingungen der Vorwinterruhe das Diapause-Stadium erreicht wurde. Dem wurde zugrunde gelegt, dass alle Diapause-Embryonen bei identischer Behandlung nahezu zeitgleich schlüpfen, und alle Embryonen, die das Diapause-Stadium verfehlten mit entsprechender Verzögerung schlüpfen. Somit ließ sich in den Abbildungen durch eine grafische Interpolation feststellen, ab welcher Bebrütungsdauer vor der Winterruhe dies der Fall war (=Diapause-Stadium). In den zusammenfassenden Abbildungen der Mediane lässt sich an der Grenze zwischen Diapause und Non-Diapause ein „Knick“ in der Kurve erkennen.

Tabelle 4.4: Bebrütete Ootheken (N_{Bebr}) und Ootheken mit Larvenschlupf (N_{Schl}) (G III) – *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus*

	<i>Chorthippus montanus</i>						<i>Chorthippus albomarginatus</i>					
	23,7 °C		30,2 °C		34,4 °C		23,7 °C		30,2 °C		34,4 °C	
BPro	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}
3	12	6	12	5	11	4	6	0	6	0	6	0
6	25	19	13	6	9	5	7	0	7	0	7	1
9	12	5	12	5	12	6	6	0	7	1	6	4
12	12	6	12	6	12	6	7	2	6	3	7	1
15	11	5	10	6	9	5	6	1	7	5	7	5
18	9	5	10	5	10	6	7	2	7	6	7	5
21	9	6	10	6	9	5	6	5	7	6	8	6
24	10	5	10	7	9	5	8	6	6	5	9	7
27	9	5	10	6	9	6	6	5	8	6	8	6
30	10	6	10	7	9	6	9	6	7	6	7	5
33	9	5	10	6	9	6	9	6	9	7	8	6
36	10	5	10	5	10	7	8	5	7	6	8	6
39	9	6	10	5	9	6	10	7	9	7	8	6
42	11	8	10	6	11	5	8	6	10	7	9	7
45	11	6	11	5	11	6	10	7	9	7	9	6
48	9	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N_{ges}	178	104	160	86	149	84	113	58	112	72	114	71
%		58,4		53,8		56,4		51,3		64,3		62,3

4.2.2 Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe

Mit dem Versuchsteil zur Nachwinterruhe wurde untersucht, welchen Einfluss die Bebrütungstemperatur und der Ablagetermin der Oothek auf die Embryonalentwicklung nach der Winterruhe haben. Hierzu wurden die Ootheken vor der Winterruhe je nach Ablagetermin unterschiedlich lange der natürlichen Witterung ausgesetzt. Zusätzlich wurden die Ootheken nach dem Ende der Winterruhe bis zum Larvenschlupf verschiedenen Bebrütungstemperaturen ausgesetzt. Auf diese Weise ließen sich beide Teilfragen in einem gemeinsamen Versuch bearbeiten, wobei Unterschiede in der Entwicklungsdauer nach der Winterruhe bis zum Schlupf der Larven zu erwarten waren.

Für den Versuch konnten 566 G II-Ootheken (3630 Eier, 2710 Larven) von *Chorthippus montanus* und 338 G II-Ootheken (2187 Eier, 1258 Larven) von *Chorthippus albomarginatus* verwendet werden, die vom 2. August bis zum 8. Oktober 1999 abgelegt worden waren. Insgesamt erstreckt sich der Ablagezeitraum über 9 Ablagewochen (AW) von der 31. bis zur 39. Kalenderwoche (AW 31-39). Alle Ootheken wurden ab dem Tag der Ablage (variabel) bis zur Winterruhe (einheitlich ab 8.10.1999) in der Außenvoliere bebrütet. Demzufolge waren früh abgelegte Ootheken den Außentemperaturen entsprechend länger ausgesetzt als spät abgelegte Ootheken. Die Winterruhe ($T_{\text{tags/nachts}}$: 5-6 °C; LD 0:24) erfolgte bei allen Ootheken einheitlich vom 8. Oktober 1999 bis zum 22. April 2000 (genau 196 Tage WR). Der anschließende Bebrütungsversuch der Nachwinterruhe wurde im Zeitraum vom 22. April bis zum 21. Dezember 2000 durchgeführt. Hierbei wurde eine Variation der Bebrütungstemperatur vorgenommen, indem sieben verschiedene Temperaturansätze vorgegeben wurden (T_{tags} : 16,6 °C, 20,1 °C, 22,2 °C, 23,7 °C, 26,5 °C, 30,2 °C, 34,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12). Bei der Verteilung der Ootheken auf die einzelnen Ansätze erfolgte eine Randomisierung über den Ablagetermin (AW 31-39), die verschiedenen Mütter sowie die Ablagenummer (1., 2. bis n. Gelege). Auf diese Weise sollte verhindert werden, dass die Ergebnisse durch die genannten Faktoren beeinflusst würden, so dass sich Unterschiede in der Entwicklungsdauer bis zum Schlupf allein auf den Ablagetermin zurückführen ließen. Während der Bebrütung fanden tägliche Schlupfkontrollen statt, bei denen die Anzahl der Larven sowie die Bebrütungsdauer bis zum Schlupf protokolliert wurden (vgl. Anhang I. 2.). Bei der Auswertung der Daten wurde für jede Oothek der Median aus der Entwicklungsdauer aller Larven gebildet. In den Tabellen 4.5 ist die Datenstruktur der eingesetzten Ootheken sowie der Ootheken mit Larvenschlupf aufgeführt.

Tabelle 4.5: Bebrütete Ootheken (N_{Bebr}) und Ootheken mit Larvenschlupf (N_{Schl}) (G II) –a.) *Chorthippus montanus*

		Temperaturansatz													
		16,6 °C		20,1 °C		22,2 °C		23,7 °C		26,5 °C		30,2 °C		34,4 °C	
AW	Datum	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}
31	ab 2.8.	8	6	1	1	8	5	7	6	6	6	8	5	8	6
32	ab 9.8.	6	6	7	6	6	6	6	6	6	6	6	5	6	6
33	ab 16.8.	9	5	9	7	8	8	8	8	8	7	8	8	8	5
34	ab 23.8.	13	13	12	10	15	14	15	15	13	13	13	12	14	12
35	ab 30.8.	12	11	10	10	12	11	12	11	13	11	12	12	12	10
36	ab 6.9.	16	13	9	9	15	13	17	17	16	14	17	16	17	16
37	ab 13.9.	11	9	13	12	9	9	10	8	9	8	10	9	9	8
38	ab 20.9.	5	2	13	10	5	5	5	5	5	5	5	5	4	2
39	ab 27.9.	3	0	10	6	2	1	2	2	1	0	2	2	1	0
N_{ges}		83	65	84	71	80	72	82	78	77	70	81	74	79	65
%			78,3		84,5		90,0		95,1		90,9		91,4		82,3

b.) *Chorthippus albomarginatus*

		Temperaturansatz													
		16,6 °C		20,1 °C		22,2 °C		23,7 °C		26,5 °C		30,2 °C		34,4 °C	
AW	Datum	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}	N_{Bebr}	N_{Schl}
31	ab 2.8.	7	0	1	1	6	5	8	4	8	4	8	5	7	3
32	ab 9.8.	6	1	3	3	6	5	6	6	5	3	6	4	6	5
33	ab 16.8.	4	0	6	4	4	3	4	3	4	3	4	4	4	3
34	ab 23.8.	11	1	8	8	11	9	11	11	11	8	11	10	11	9
35	ab 30.8.	7	0	7	6	7	6	7	6	7	6	8	8	8	6
36	ab 6.9.	9	0	10	9	8	6	8	7	9	9	9	8	8	5
37	ab 13.9.	3	1	8	7	3	3	2	1	3	2	3	3	3	1
38	ab 20.9.	2	0	5	4	1	0	3	1	0	0	2	2	1	1
39	ab 27.9.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N_{ges}		49	3	48	42	46	37	49	39	47	35	51	44	48	33
%			6,1		87,5		80,4		79,6		74,5		86,3		68,8

In der grafischen Darstellung der Ergebnisse wurde die Entwicklungsdauer nach der Winter-ruhe bis zum Schlupf [Tage] gegen den Ablagetermin [AW 31-39] aufgetragen, wobei sich für jeden Temperaturansatz ein gesondertes Box-and-Whisker-Diagramm erstellen ließ. Wie auch bei den Versuchen zur Vorwinterruhe wurde für den direkten Vergleich der verschiedenen Ansätze eine zusammenfassende Abbildung mit den Medianen erstellt. Um nachzuweisen, dass der Ablagetermin vor der Winterruhe einen Einfluss auf die Entwicklungsdauer nach der Winterruhe hat, wurde für jeden Temperaturansatz eine gesamte Varianzanalyse mit dem Kruskal-Wallis-Test durchgeführt.

Unterscheidung von Diapause- und Non-Diapause-Ootheken

In Anlehnung an die Ergebnisse zur Vorwinterruhe (vgl. Kapitel 4.2.1.2.) wurde indirekt über den Larvenschlupf ermittelt, welche Ootheken vor der Winterruhe das Diapause-Stadium erreichen konnten und welche nicht. Als Kriterium diente wiederum die Dauer der Entwicklung bis zum Larvenschlupf. Auch in diesem Fall ließ sich in den zusammenfassenden Abbildungen der Mediane am „Knick“ der Kurven ausmachen, wo die Grenze zwischen Diapause und Non-Diapause vermutlich liegen würde. Dieser Anstieg der Entwicklungsdauer wurde dann mit zwei verschiedenen statistischen Verfahren bestätigt. Zum einen konnte die genaue Lage dieses „Knicks“ mit dem Kruskal-Wallis-Test bestätigt werden. Dabei wurde zunächst die Varianz der Daten vor dem vermeintlichen Anstieg getestet. Sofern sich hierbei kein signifikanter Unterschied feststellen ließ, wurden die Daten der folgenden AW in die Varianzanalyse mit einbezogen usw., bis ein signifikanter Unterschied in der Varianz festzustellen war (=Grenze Diapause/Non-Diapause). Zusätzlich konnte der Anstieg der Entwicklungsdauer mit dem Mann-Whitney-U-Test nachgewiesen werden. Dabei wurde festgestellt, ob zwischen den Daten der benachbarten Ablagewochen ein signifikanter Unterschied besteht (=Grenze D/ND), wobei das Datenmaterial die Voraussetzungen für diesen Test erfüllte (Unabhängigkeit der Daten; vgl. SIEGEL 1985, BÄRLOCHER 1999). Auf die zuvor beschriebene Weise ließ sich wahrscheinlich machen, welche Ootheken dem Entwicklungstyp Diapause und welche dem Entwicklungstyp Non-Diapause angehörten.

In einer gesonderten Auswertung für alle Diapause-Ootheken konnte nun die Entwicklungsdauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur ermittelt werden. In der grafischen Darstellung der Ergebnisse wurde die Entwicklungsdauer nach der Winterruhe bis zum Schlupf [Tage] gegen den Temperaturansatz [°C] in Box-and-Whisker-Diagrammen aufgetragen. Unterschiede zwischen den beiden Arten ließen sich für gleiche Temperaturansätze mit dem Mann-Whitney-U-Test feststellen.

In einem weiteren Auswertungsschritt wurde für jede Ablagewoche aus der mittleren Entwicklungsdauer von der Winterruhe bis zum Schlupf die entsprechende Entwicklungsrate [1/d] berechnet. In der grafischen Darstellung dieser Ergebnisse ließen sich die Entwicklungsraten [1/d] der entsprechenden Ablagewochen gegen den jeweiligen Temperaturansatz [°C] auftragen. Für jede einzelne Ablagewoche konnte nun eine lineare Regression zwischen der Entwicklungsrate und der Temperatur bestimmt werden. Die Ermittlung der Geradengleichungen war eine Voraussetzung für die spätere Berechnung des Entwicklungsnulldpunktes der einzelnen Ablagewochen (vgl. Kapitel 4.2.5). Da dieselben Daten mehrfach statistischen Tests unterzogen wurden, musste ein sequentieller Bonferroni-Test nach DUNN-ŠIDÁK durchgeführt werden, bei dem das Signifikanzniveau je nach Anzahl der Tests stufenweise verringert wurde (vgl. SOKAL & ROHLF 1995).

4.2.3 Subitanentwicklung

Bezüglich der Subitanentwicklung wurde zum einen festgestellt, welchen Einfluss die Bebrütungstemperatur auf die Dauer der Subitanentwicklung hat, und zum anderen zu welchem Anteil Subitanlarven auftreten.

Da die Subitanentwicklung ein verhältnismäßig seltenes Ereignis darstellt, wurde jegliches verfügbare Material ausgewertet. Im Zuge der G III-Versuche (vgl. Kapitel 4.2.1) traten bei beiden Teilversuchen (Eipräparation bzw. Entwicklung bis Schlupf) Subitanlarven auf. Für drei Temperaturansätze (T_{tags} : 23,7 °C, 30,2 °C, 34,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12) ließ sich so die Entwicklungsdauer der Subitanlarven ermitteln. Weitere Subitanlarven traten in einem Bebrütungsansatz von G III-Ootheken auf, die im Rahmen eines speziellen Experimentes zur Reproduktion von macropteren *Ch. montanus*-Morphen abgelegt wurden (MORCHNER 2002). Diese Ootheken wurden in einem gesonderten Temperaturansatz bebrütet (T_{tags} : 26,5 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12). Da die Macropterie nicht direkt vererbt wird, sondern offenbar eine Folge hoher Individuendichte ist (KÖHLER 2002), und keine Hinweise dafür existieren, dass sich die Eier von macropteren Weibchen anders als „normale“ Eier entwickeln, können die hierbei erzielten Ergebnisse zur Subitanentwicklung unter Vorbehalt verwendet werden. Insgesamt ließen sich 26 G III-Ootheken (62 Subitanlarven) auswerten, für die jeweils der Median aus der Entwicklungsdauer der Subitanlarven gebildet wurde.

Die Ergebnisse aus den einzelnen Temperaturansätzen können direkt mit den Ergebnissen der vorausgegangenen Versuche zur Vor- und Nachwinterruhe (vgl. Kapitel 4.2.1 und 4.2.2) verglichen werden. Dazu wurde die Summe aus der Entwicklungsdauer bis zur Diapause zuzüglich der Entwicklungsdauer bis zum Schlupf (Diapause-Ootheken) als Gesamtdauer der Embryonalentwicklung berechnet und mit der Dauer der Subitanentwicklung verglichen.

Mit einem Teil der G IV-Ootheken konnte der Anteil Subitan-Eier sowie die Dauer der Subitanentwicklung detailliert untersucht werden. Hierzu wurden nicht komplette Ootheken, sondern unmittelbar nach der Ablage freipräparierte einzelne Eier verwendet (zu Einzelheiten der Methodik siehe Anhang I. 2.). Insgesamt standen für den Versuch 4594 G IV-Eier (aus 680 Ootheken) von *Chorthippus montanus* und 1717 G IV-Eier (aus 274 Ootheken) von *Chorthippus albomarginatus* zur Verfügung, die vom 28. Juni bis 27. Oktober 2001 in der Außenvoliere abgelegt worden waren. Bei *Ch. montanus* wurden von 45 Weibchen sämtliche Ootheken verwendet (4116 Eier), und von weiteren 63 Weibchen jeweils das 6. Gelege (478 Eier). Das Versuchsdesign sah für alle Eier eine 25-tägige Dauerbebrütung während der Vorwinterruhe vor (T_{tags} : 30,4 °C; T_{nachts} : 30,4 °C; LD 12:12). Durch den Wegfall

der sonst üblichen Thermoperiode in den Bebrütungsphasen konnten mögliche ungünstige Auswirkungen der täglichen Kältebehandlung auf die Ausbildung des Subitan-Entwicklungstyps ausgeschlossen werden. Sämtliche Eier wurden vor der Winterruhe mindestens zweimal vermessen: unmittelbar nach der Ablage (dem Entnahmetag) sowie am 25. Bebrütungstag (unmittelbar vor der Winterruhe). Über den Eizuwachs in diesem Zeitraum ließ sich feststellen, ob sich ein Ei subitan weiterentwickeln würde (Zuwachs >80%) oder ob es sich um ein Diapause-Ei handelte (Zuwachs: 0-60%). Alle vermeintlichen Subitan-Eier wurden bis zum Larvenschlupf weiterbebrütet. Alle vermeintlichen Diapause-Eier kamen nach dem 25. Bebrütungstag in die Winterruhe ($T_{\text{tags/nachts}}$: 5-6 °C; LD 0:24; min. 170 Tage WR). Der anschließende Bebrütungsversuch der Nachwinterruhe wurde im Zeitraum vom 9. Mai bis zum 17. Juni 2002 durchgeführt, bei dem alle Eier wiederum identisch behandelt wurden (T_{tags} : 30,4 °C; T_{nachts} : 30,4 °C; LD 12:12). Dieser Versuch wurde aus Zeitgründen nur noch mit den Eiern von *Ch. montanus* durchgeführt. Während der Bebrütung fanden tägliche Schlupfkontrollen statt, bei denen die Bebrütungsdauer bis zum Schlupf protokolliert wurde (vgl. Anhang I. 2.). Zum Abschluss des Versuchs erfolgte die Präparation der Resteier an fünf Tagen zwischen dem 3. und 17. Juni 2002 (zur Methodik siehe Kapitel 4.1.1).

Mit diesem Versuch ließ sich feststellen, welche Eier dem Entwicklungstyp Subitanentwicklung und welche dem Entwicklungstyp Diapause angehörten, so dass es möglich war, die entsprechenden prozentualen Anteile zu berechnen.

Untersuchung maternaler Effekte

Außerdem ließ sich im Detail auswerten, welchen Einfluss maternale Effekte auf die Eientwicklung nehmen. Untersucht wurden zum einen mögliche saisonale Einflüsse, die mit einem Wechsel der natürlichen Photoperiode zusammenhängen könnten. Diesbezüglich wurden die Subitan- und Diapause-Eier im gesamten Ablagezeitraum auf 3-Tages-Intervalle aufgeteilt. Zum anderen wurden maternale Alterseffekte untersucht, wobei als Parameter für das Alter der Tiere die Gelege-Reihenfolge (Ablagenummer 1.-n. Gelege) genutzt wurde. Hierzu wurden die Eier auf die entsprechende Ablagenummer aufgeteilt. In beiden Fällen ließen sich über die prozentuale Verteilung von Subitan- und Diapause-Eiern mögliche maternale Effekte auf die Eientwicklung feststellen. Zur Berechnung der Entwicklungsdauer wurde jede Oothek wieder als eine Stichprobe betrachtet. So konnte die Entwicklungsdauer der Diapause-Larven der Entwicklungsdauer der Subitan-Larven gegenübergestellt werden.

4.2.4 Überliegen

Da die Untersuchung überliegender Embryonen extrem lange Versuchszeiten erfordert, konnte dieser Versuchsteil nur sehr begrenzt bearbeitet werden. Überliegende Embryonen erreichen das Diapause-Stadium erst im Verlauf einer zweiten Bebrütungsphase, so dass für die Entwicklung bis zum Larvenschlupf eine zweite Winterruhe erforderlich ist. In diesem Sinn ließ sich nur durch die Präparation bereits zweimal bebrüteter Ootheken indirekt ermitteln, welche Embryonen als „Überlieger“ in den Ootheken zurückblieben und welche nicht. Festgestellt wurden mit diesem Versuchsteil Unterschiede im prozentualen Anteil überliegender Embryonen je nach Ablagetermin der Oothek.

Hierzu wurden die G II-Ootheken aus dem Bebrütungsversuch zur Nachwinterruhe (vgl. Kapitel 4.2.2) nach dem Ende der Nachwinterruhe im Zeitraum vom 22. Dezember 2000 bis zum 6. Februar 2001 aufpräpariert (zur Methodik siehe Kapitel 4.1.1). Protokolliert wurde dabei die Kategorie der Eier nach ihrem Inhalt und Zustand und ggfs. das Embryonalstadium nach CHERRILL (1987). Bei der Auswertung wurde für jede Oothek der prozentuale Restanteil Diapause-Embryonen (=Überlieger) bestimmt. Als Bezugsbasis zur Berechnung dieses Anteils wurden alle befruchteten Eier einer Oothek herangezogen. In der grafischen Darstellung der Ergebnisse wurde der Restanteil Diapause-Embryonen [%] gegen den Ablagetermin [AW 31-39] aufgetragen. Dabei wurde für jeden Temperaturansatz ein gesondertes Box-and-Whisker-Diagramm erstellt. Mit dem Mann-Whitney-U-Test ließ sich nachweisen, ob zwischen den Daten benachbarter Ablagewochen ein signifikanter Unterschied besteht.

Um zu überprüfen, ob vermeintliche „Überlieger“ nach einer zweiten Winterruhe überhaupt schlüpfen würden, kamen 4 Ootheken aus dem 16,6 °C-Bebrütungsansatz vom 22. Dezember 2000 bis zum 16. Februar 2001 in eine zweite Winterruhe ($T_{\text{tags/nachts}}$: 5-6 °C; LD 0:24) und wurden anschließend ein drittes Mal bebrütet (T_{tags} : 30,2 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12).

4.2.5 Entwicklungsnullpunkte, Temperatursummen, Q_{10} -Werte

Zu den Untersuchungszielen zählte die Ermittlung der artspezifischen Entwicklungsnullpunkte, der Temperatursummen sowie der Q_{10} -Werte für die einzelnen Phasen der Embryonalentwicklung (Vorwinterruhe, Nachwinterruhe, Subitanentwicklung).

Das temperaturabhängige Entwicklungsmodell nach TISCHLER (1993) basiert auf der Annahme, dass zwischen der Entwicklungsdauer und der Temperatur eine umgekehrt proportionale Beziehung besteht, die sich grafisch als Hyperbel darstellt. Dabei existiert eine Temperatur-Untergrenze, unterhalb der keine Entwicklung stattfindet. Je näher die Umgebungstemperatur an diesem Entwicklungsnullpunkt (t_0) liegt, desto länger dauert die Entwicklung. Diese Hyperbel-Beziehung ließ sich mit dem Statistik-Programm STATISTICA nach der Gleichung $y=1/(a+b \cdot x)$ berechnen. Das Produkt aus der Entwicklungsdauer in Tagen (T) und der über dem Entwicklungsnullpunkt (t_0) liegenden Temperatur (t) ist konstant und wird als Thermalkonstante oder Temperatursumme (K) bezeichnet (vgl. Formel 4.2).

Der Entwicklungsnullpunkt kann alternativ nach zwei verschiedenen Ansätzen ermittelt werden. Zum einen lässt sich t_0 [°C] nach TISCHLER (1993) aus der Entwicklungsdauer [d] nach Formel 4.1 direkt errechnen. Dabei werden zunächst alle denkbaren Kombinationen von Temperaturansätzen paarweise berechnet. Anschließend wird aus diesen Werten der Median ermittelt, was den mittleren Entwicklungsnullpunkt ergibt. Alternativ dazu lässt sich t_0 auch aus den umgerechneten Entwicklungsraten [1/d] ermitteln (vgl. ANDO 1993, CARRIERE & ROFF 1996). In diesem Fall wird eine lineare Beziehung zwischen Entwicklungsraten und der Temperatur angenommen, für die eine lineare Regression berechnet werden kann. Wenn die Entwicklungsrate als Funktion der Temperatur dargestellt wird, lässt sich t_0 als Nullstelle aus der Geradengleichung ($y=a+b \cdot x$) errechnen.

Anschließend kann in beiden Fällen die Temperatursumme K [Kd] aus t_0 und den entsprechenden Temperaturen der Bebrütungsansätze nach Formel 4.2 berechnet werden. Wiederrum ist der Median aus allen möglichen Kombinationen zu bestimmen. Bei der Berechnung der t_0 - und K-Werte war zu berücksichtigen, dass bei den Bebrütungsversuchen (G II und G III) eine tägliche Thermoperiode mit einer 12-stündigen Nachtphase bei 5-6 °C vorgegeben wurde, bei der keine Entwicklung angenommen wurde (vgl. Kapitel 3.2.2). Insofern konnten alle Werte auf Basis der halbtägigen Bebrütungsdauer während der warmen Tagphasen berechnet werden (12 h Bebrütung = 0,5 d).

Formel 4.1

$$t_0 = t_1 - \frac{T_2 \cdot (t_2 - t_1)}{T_1 - T_2} \quad [^\circ\text{C}]$$

$t_{1,2}$ = Temperaturen von zwei Bebrütungsansätzen [°C]; $t_1 < t_2$
 $T_{1,2}$ = Entwicklungsdauer bei t_1 bzw. t_2 [d]

Formel 4.2

$$K = T_x \cdot (t_x - t_0) \quad [\text{Kd}]$$

t_x = Temperatur eines Bebrütungsansatzes [°C]
 T_x = Entwicklungsdauer bei t_x [d]

Als weiterer Parameter für die Embryogenese kann der Q_{10} -Wert für die einzelnen Phasen der Embryonalentwicklung errechnet werden. Dem liegt die RGT-Regel nach VAN'T HOFF zugrunde, die besagt, dass sich bei einer Temperaturerhöhung um 10 °C die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt bis vervierfacht (PENZLIN 1996). Nach Formel 4.3 lässt sich der Q_{10} -Wert auch aus Daten für ein von 10 °C verschiedenes Temperaturintervall berechnen.

Formel 4.3

$$\log Q_{10} = 10 \cdot \frac{\log T_2 - \log T_1}{t_2 - t_1}$$

$t_{1,2}$ = Temperaturen von zwei Bebrütungsansätzen [°C]; $t_1 < t_2$
 $T_{1,2}$ = Entwicklungsdauer bei t_1 bzw. t_2 [d]

4.3 Larvenschlupf

Im dritten Teil dieser Untersuchung sollte der Schlupf der Larven untersucht werden, wobei der Schlupferfolg sowie die Synchronisation des Schlupfereignisses bearbeitet wurden.

4.3.1 Schlupferfolg

Das Ziel dieses Versuchsteils war festzustellen, welchen Einfluss die Bebrütungstemperatur und der Entwicklungstyp (Diapause bzw. Non-Diapause) auf den Schlupferfolg der Larven haben. Entscheidend war dabei auch die Frage, in welchem Zustand sich die Eier befanden, aus denen keine Larven geschlüpft waren. Insofern wurde auch untersucht, wie groß der prozentuale Anteil nicht geschlüpfter, aber schlupfreifer Embryonen war.

Ausgewertet wurden die G II-Ootheken aus dem Bebrütungsversuch zur Nachwinterruhe (vgl. Kapitel 4.2.2), die im Anschluss an die zweite Bebrütungsphase im Zeitraum vom 22. Dezember 2000 bis zum 6. Februar 2001 aufpräpariert wurden (vgl. Kapitel 4.1.1). Protokolliert wurde dabei die Kategorie der Eier nach ihrem Inhalt und Zustand, sowie das Entwicklungsstadium von nicht geschlüpften Embryonen. Neben den „Überliegern“ (wenig weit entwickelte Embryonen im Diapause-Stadium, vgl. Kapitel 4.2.4) traten auch schlupfreife, aber nicht geschlüpfte Embryonen auf, die hier als „Rest-Embryonen“ definiert werden.

Bei der Auswertung wurde für jede Oothek der prozentuale Anteil geschlüpfter Larven bezüglich aller befruchteten Eier der Oothek berechnet (=Schlupfrate). Da Schlupfraten üblicherweise auf die abgelegten Eier bezogen werden, wurden zum Vergleich die Schlupfraten auch auf der Basis aller abgelegten Eier berechnet. Zusätzlich wurde für jede Oothek der Anteil schlupfreifer „Rest-Embryonen“ berechnet. Insgesamt konnten bei der Auswertung 566 G II-Ootheken (3630 Eier, 2688 D- und ND-Larven) von *Ch. montanus* und 338 G II-Ootheken (2187 Eier, 1258 D- und ND-Larven) von *Ch. albomarginatus* berücksichtigt werden.

In der grafischen Darstellung der Ergebnisse wurde der Anteil geschlüpfter Larven (=Schlupfrate) [%] gegen den Temperaturansatz [°C] in einem Box-and-Whisker-Diagramm dargestellt. Dabei wurden für jeden Temperaturansatz die Ootheken nach Diapause- und Non-Diapause-Ootheken getrennt berücksichtigt (zur Zuordnung von D- und ND-Ootheken siehe Kapitel 4.2.2). Bei der statistischen Auswertung der Ergebnisse erschien die variable Gelegegröße innerhalb der Ootheken problematisch, da je nach Eizahl die einzelne Larve einen unterschiedlichen Anteil am Gelege ausmacht. Insofern war es erforderlich, vor einer weiteren Auswertung festzustellen, inwiefern sich die Zusammensetzung der Gelegegrößen unterscheidet (Kruskal-Wallis-Test bzw. Mann-Whitney-U-Test). Danach ließen sich Unterschiede im Schlupferfolg zwischen den Temperaturansätzen (nur für D-Ootheken) mit dem K-W-Test und Unterschiede zwischen D- und ND-Ootheken innerhalb der Ansätze mit dem U-Test überprüfen, wobei ein sequentieller Bonferroni-Test nach DUNN-ŠIDÁK vorgenommen wurde. Auf die zuvor beschriebene Weise ließ sich feststellen, ob die Bebrütungstemperatur oder der Entwicklungstyp einen Einfluss auf den Schlupferfolg von Geschwisterlarven haben.

4.3.2 Synchronisation

Die Synchronisation des Larvenschlupfs wurde auf zwei verschiedenen Ebenen betrachtet. Zum einen ließ sich untersuchen, inwiefern Larven aus unterschiedlichen Gelegen synchron schlüpfen, und zum anderen wie synchron der Schlupf von Geschwisterlarven innerhalb eines Geleges erfolgt. In diesem Zusammenhang wurde jeweils untersucht, welchen Einfluss die Bebrütungstemperatur und der Entwicklungstyp (Diapause bzw. Non-Diapause) auf die Synchronisation haben.

a.) Bebrütungstemperatur

Um den Einfluss der Bebrütungstemperatur auf die Synchronisation des Larvenschlupfs festzustellen, wurde für jeden Temperaturansatz die Schlupfperiode [Tage] bestimmt. Nach KÖHLER (1983) handelt es sich hierbei um die Anzahl der Tage vom Erscheinen der ersten bis zur letzten Larve. Bei dieser Auswertung wurden nur Diapause-Ootheken berücksichtigt.

Zwischen verschiedenen Gelegen ließ sich die Synchronisation untersuchen, indem für jede Oothek zunächst der Median der Entwicklungsdauer ermittelt wurde. Die Differenz aus dem Minimal- und Maximalwert aller Ootheken eines Temperaturansatzes ergab die Gesamt-Schlupfperiode bei der entsprechenden Bebrütungstemperatur. Ausreißer-Werte (vgl. Kapitel 4.4) blieben dabei unberücksichtigt.

Innerhalb der Gelege ließ sich die Synchronisation dadurch untersuchen, dass die Schlupfperiode für jede Oothek (mit $N > 1$ Larven) ermittelt wurde. Anschließend ergab der Median aus den einzelnen Perioden eines Temperaturansatzes die mittlere Schlupfperiode bei der entsprechenden Bebrütungstemperatur. Mit dem Kruskal-Wallis-Test ließ sich dann die Varianz der Schlupfperioden zwischen den verschiedenen Temperaturansätzen testen. Auf diese Weise konnte festgestellt werden, ob die Bebrütungstemperatur einen Einfluss auf den Schlupferfolg von Geschwisterlarven hatte.

b.) Entwicklungstyp (D/ND)

Der Einfluss des Entwicklungstyps (D/ND) auf die Synchronisation zwischen verschiedenen Gelegen wurde exemplarisch am 30,2 °C-Ansatz aufgezeigt. Hierzu wurde die zeitliche Staffelung des Larvenschlupfs als Häufigkeitsverteilung für die einzelnen Diapause- bzw. Non-Diapause-Larven in einem Säulendiagramm dargestellt.

Um den Einfluss des Entwicklungstyps (D/ND) auf die Schlupfsynchronisation von Geschwisterlarven zu bestimmen, wurde ein Synchronisationsindex (SI) verwendet (vgl. Formel 4.4). Zur Berechnung des SI wird für jede geschlüpfte Larve einer Oothek (L_1 bis L_N , mit $N > 1$) die Entwicklungsdauer [Tage] bis zum Schlupf verwendet. Als Minuend gilt die mittlere Entwicklungsdauer (Median) von allen Larven der Oothek (L_x). Von diesem Wert wird jeweils die Entwicklungsdauer der einzelnen Larven (L_1 bis L_N) subtrahiert. Anschließend berechnet sich der SI aus der Summe der Beträge aller Differenzen, dividiert durch die Anzahl der Larven. Der SI kann als Maß für die Synchronisation betrachtet werden. Der Wert Null gibt stets an, dass alle Geschwisterlarven synchron an einem Tag schlüpften. Je stärker SI vom Wert Null abweicht, desto desynchroner erfolgte der Larvenschlupf.

Formel 4.4

$$SI = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N |L_x - L_i|$$

L_x = Median der Entwicklungsdauer bis Schlupf [d]

L_i = Entwicklungsdauer bis Schlupf der i-ten Larven [d]

N = Gesamtzahl Larven pro Oothek

Im Gegensatz zur Schlupfperiode berücksichtigt der SI die Anzahl Larven sowie die Streuung des Schlupfgeschehens, so dass einzelne Ausreißer innerhalb einer Oothek relativiert werden. In der grafischen Darstellung der Ergebnisse wurde der Synchronisationsindex SI gegen den Temperaturansatz [°C] in einem Box-and-Whisker-Diagramm nach Diapause-

und Non-Diapause-Ootheken getrennt dargestellt. Bei der statistischen Auswertung der Ergebnisse bestand ein Problem in der variablen Anzahl Larven innerhalb der Ootheken. Deshalb wurde im Vorfeld der statistischen Auswertung mit dem Mann-Whitney-U-Test festgestellt, inwiefern sich die Zusammensetzung der D- und ND-Vergleichsgruppen bezüglich der Anzahl Larven unterscheidet. Anschließend ließen sich Unterschiede in der Synchronisation zwischen D- und ND-Ootheken innerhalb eines jeden Temperatursatzes mit dem U-Test überprüfen, wobei wiederum ein sequentieller Bonferroni-Test nach DUNN-ŠIDÁK vorgenommen wurde.

4.4 Auswertungsmethodik

Die Datenverarbeitung und ein Teil der grafischen Darstellungen wurden mit dem Tabellenkalkulationsprogramm EXCEL 97 SR-2 (Fa. Microsoft Corp.) durchgeführt. Für die statistischen Testverfahren sowie für den Großteil der grafischen Darstellungen wurde das Statistikprogramm STATISTICA (Version 1994/95 der Fa. Statsoft) verwendet.






Für alle statistischen Tests wurde als minimale Signifikanzgrenze eine Irrtumswahrscheinlichkeit auf dem 5%-Niveau ($\alpha = 0,05$) vorgegeben. Bei $p < 0,05$ wurde so von einem signifikanten Unterschied ausgegangen. Als weitere Signifikanzgrenzen wurden das 1%-Niveau ($\alpha = 0,01$) sowie das 0,1%-Niveau ($\alpha = 0,001$) gewählt. Bei $p < 0,01$ und $p < 0,001$ wurden Unterschiede als „hochsignifikant“ bezeichnet.

Bezüglich des Kruskal-Wallis-Tests ist anzumerken, dass das Programm STATISTICA maximal zehn Vergleichsgruppen in einer Varianzanalyse bearbeiten kann. Bei 15-16 Bebrütungsprogrammen pro Temperatursatz (G III-Varianzanalyse, vgl. Kapitel 4.2.1.2) konnten daher nur die ersten zehn Bebrütungsprogramme in der Varianzanalyse gleichzeitig getestet werden, so dass in einzelnen Fällen die letzten Ansätze unberücksichtigt bleiben mussten.

Bezüglich des Mann-Whitney-U-Tests ist anzumerken, dass dieses Verfahren erst ab einer Stichprobengröße von $N \geq 5$ angewendet wurde. Als Ausreißer wurden alle Werte angesehen, die mehr als das 1,5-fache des Abstandes zwischen dem ersten und dritten Quartil von der nächsten Boxkante entfernt sind. Bei Extremwerten betrug dieser Abstand mehr als das 3-fache (BÄRLOCHER 1999).

In den Abbildungen wurden für die Unterscheidung der vier Entwicklungstypen einheitlich folgende Farben gewählt: SUB: rot; D: orange; ND: gelb; ÜB: hellgelb. Zur Unterscheidung von Bebrütungstemperaturen wurden die Farbtöne wie folgt ausgewählt: 16,6 °C: hellgrün; 20,1 °C: rot; 22,2 °C: gelb; 23,7 °C: dunkelgrün; 26,5 °C: dunkelblau; 30,2 °C: orange; 34,4 °C: violett. Bei der Unterscheidung von Ablagewochen (AW 31-39) wechseln die Farbtöne von rot über orange, gelb, hellblau bis dunkelblau (was die fortschreitende Abnahme der Bebrütungsdauer symbolisiert).

Legende der Diagramme:

	Max. o. Ausreißer Min. o. Ausreißer (Whisker)
	75% 25% (Box)
	Median
	Ausreißer, Einzelwerte
	Extreme

Plot-Layout: □ bei $N \geq 5$; ○ bei $N < 5$

n.s. nicht signifikant
* $p < 0,05$
** $p < 0,01$
*** $p < 0,001$
k.A. keine Angabe

Abbildung 4.1.a: Behandlung der G II-Ootheken

Vorwinterruhe (VWR) LD 12:12 Außenvoliere T _{tags} : Außenvoliere T _{nachts} : Außenvoliere BPro: 31.-39. Ablageweche (AW) 2.8. - 8.10.1999	Winterruhe (WR) LD 0:24 T _{tags} : 5-6 °C T _{nachts} : 5-6 °C WPro: 8.10.1999 - 22.4.2000 (196 Tage)	Nachwinterruhe (NWR) LD 12:12 T _{tags} : 16,6 20,1 22,2 23,7 26,5 30,2 34,4 °C T _{nachts} : 5-6 °C BPro: 22.4. - 21.12.2000 Präp: 22.12.2000 - 6.2.2001
Untersuchungsteil Einfluss Ablagetermin %-Anteil SUB		Untersuchungsteil Entwicklungsdauer der NWR %-Anteil D / ND / ÜB % Schlupferfolg Schlupfsynchronisation t ₀ , K, Q ₁₀ der NWR

Abbildung 4.1.b: Behandlung der G III-Ootheken 1. Teil Eipräparation: Embryonalstadien

Vorwinterruhe (VWR) LD 12:12 T _{tags} : 23,7 30,2 34,4 °C T _{nachts} : 5-6 °C BPro: 3, 6,... 45 Tage ab Ablage 21.6. - 1.12.2000	Winterruhe (WR) LD 0:24 T _{tags} : 5-6 °C T _{nachts} : 5-6 °C WPro: bis 04-06/2001 (122 -332 Tage) Präp: 2.4. - 5.6.2001
Untersuchungsteil Entwicklungsdauer der SUB t ₀ , K, Q ₁₀ der SUB	Untersuchungsteil Embryonalstadien Entwicklungsdauer der VWR t ₀ , K, Q ₁₀ der VWR

Abbildung 4.1.c: Behandlung der G III-Ootheken 2. Teil Bebrütung: Entwicklung bis Schlupf

Vorwinterruhe (VWR) LD 12:12 T _{tags} : 23,7 30,2 34,4 °C T _{nachts} : 5-6 °C BPro: 3, 6,... 45 Tage ab Ablage 21.6. - 1.12.2000	Winterruhe (WR) LD 0:24 T _{tags} : 5-6 °C T _{nachts} : 5-6 °C WPro: bis 04/2001 (132-277 Tage)	Nachwinterruhe (NWR) LD 12:12 T _{tags} : 30,4 °C T _{nachts} : 5-6 °C BPro: 12.4. - 5.11.2001 Präp: 5.11. - 17.12.2001
Untersuchungsteil Entwicklungsdauer der SUB t ₀ , K, Q ₁₀ der SUB		Untersuchungsteil Entwicklungsdauer der NWR

Abbildung 4.1.d: Behandlung der G IV-Ootheken

Vorwinterruhe (VWR) LD 12:12 T _{tags} : 30,4 °C T _{nachts} : 30,4 °C BPro: 25 (z.T.>25) Tage ab Ablage 28.6. - 20.11.2001	Winterruhe (WR) LD 0:24 T _{tags} : 5-6 °C T _{nachts} : 5-6 °C WPro: bis 05/2002 (170-290 Tage)	Nachwinterruhe (NWR) LD 12:12 T _{tags} : 30,4 °C T _{nachts} : 30,4 °C BPro: 9.5. - 17.6.2002 Präp: 3.6. - 17.6.2002
Untersuchungsteil Entwicklungsdauer der SUB %-Anteil SUB		Untersuchungsteil Entwicklungsdauer der NWR %-Anteil D / ÜB % Schlupferfolg

5 Ergebnisse

5.1 Embryonalentwicklung allgemein

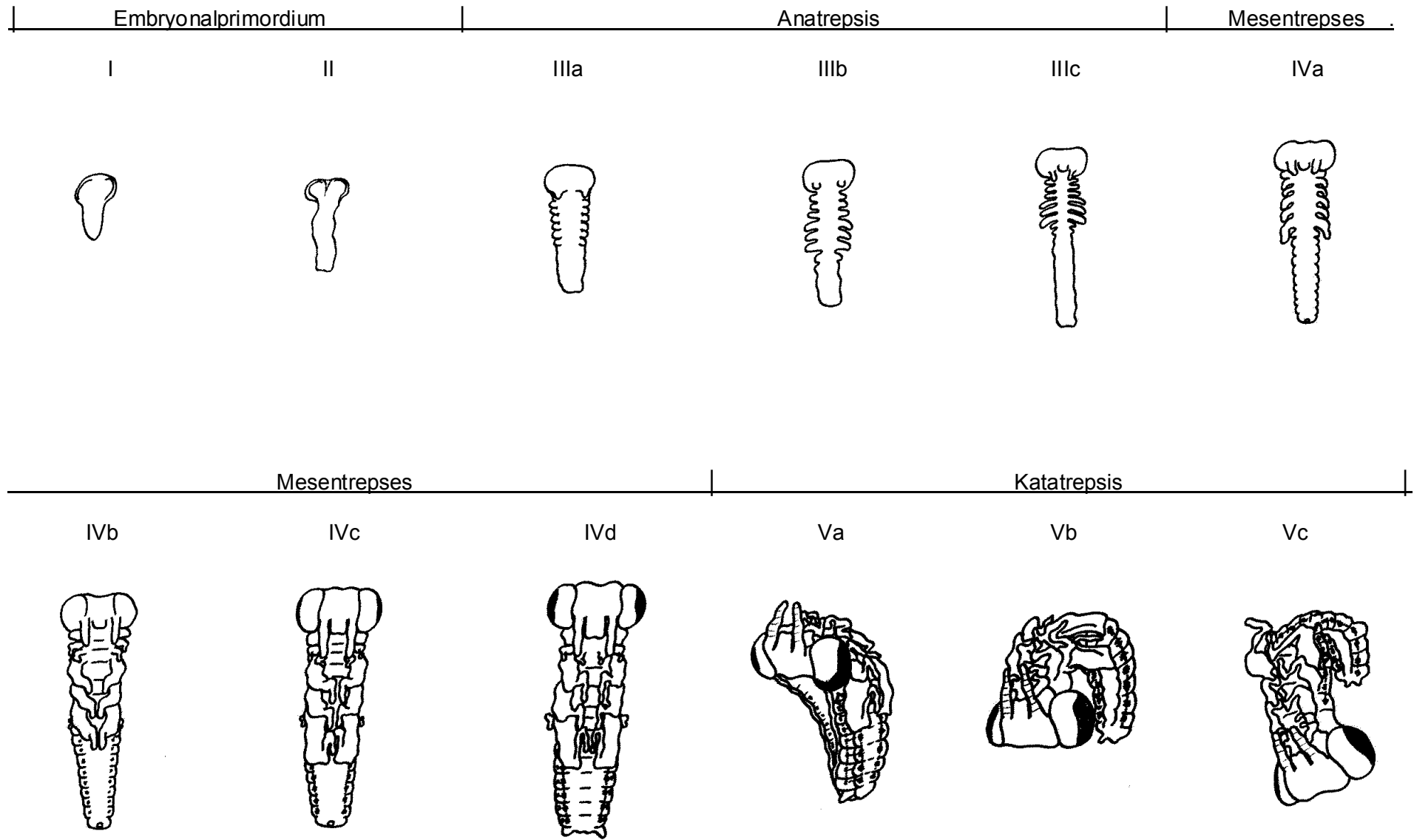
5.1.1 Embryonalstadien

Die gesamte Embryonalentwicklung von der Ablage bis zum Schlupf der Prälarve lässt sich bei beiden untersuchten Arten als eine Abfolge von 20 Entwicklungsstadien in neun Entwicklungsphasen (I-IX) darstellen (vgl. Abbildung 5.1). Dieses Schema basiert auf einer allgemeinen Einteilung der Embryonalentwicklung bei den Acridoidea, die von CHAPMAN & WHITHAM (1968) erstmalig vorgeschlagen, und von WARDHAUGH (1978) und CHERRILL (1987) weiter modifiziert wurde. Diese Einteilung wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit beibehalten. Zur besseren Vergleichbarkeit mit den Ensifera wurde das Schema zusätzlich mit den von INGRISCH (1984) beschriebenen Entwicklungsphasen überlagert: Embryonalprimordium, Anatrepsis, Mesentrepes, Katatrepsis, Rückenschluss und Ausdifferenzierung. Auch bei den Acridoidea finden diese Bezeichnungen hin und wieder Verwendung, wobei die Phasen Anatrepsis und Mesentrepes bisweilen zusammengefasst werden. Eindeutiges Kennzeichen der Katatrepsis ist die Blastokinese, bei der sich der Embryo am posterioren Eipol um 180° um seine Längsachse dreht und dadurch die Orientierung im Ei wechselt.

In Tabelle 5.1 sind die im Rahmen dieser Untersuchung zugrunde gelegten Merkmale für die einzelnen Stadien tabellarisch aufgelistet. Dabei sind weitere diagnostische Ergänzungen und Neuerungen zu CHAPMAN & WHITHAM (1968), WARDHAUGH (1978) sowie CHERRILL (1987) in kursiver Schreibweise hervorgehoben. Zur besseren Abgrenzung der einzelnen Embryonalstadien der Gattung *Chorthippus* erwiesen sich bislang noch nicht beschriebene Merkmale als sehr hilfreich. So können die einzelnen Stadien der Anatrepsis und vor allem die Stadien während der Ausdifferenzierung anhand der Ausbildung der Kopfanhänge (Mandibeln, Labrum, Antennen) wesentlich besser unterschieden werden. Die Ausbildung des Nervensystems macht eine eindeutige Unterscheidung der frühen Phasen während der Mesentrepes möglich. Ferner stellt die Verteilung des Dotters sowie die Lage des Embryos im Ei ein wesentliches Unterscheidungskriterium beim Übergang von der Mesentrepes zur Katatrepsis dar.

Das Diapause-Stadium wurde anhand der Ergebnisse zur Vorwinterruhe-Entwicklung ermittelt (vgl. Kapitel 5.2.1.1). Dabei stellte sich heraus, dass bei *Ch. montanus* die Diapause zu Beginn der Katatrepsis im Stadium Va auftritt, wohingegen bei *Ch. albomarginatus* die Diapause bereits früher zum Ende der Mesentrepes im Stadium IVd auftritt.

Abbildung 5.1: Embryonale Entwicklungsstadien



Fortsetzung Abbildung 5.1: Embryonale Entwicklungsstadien

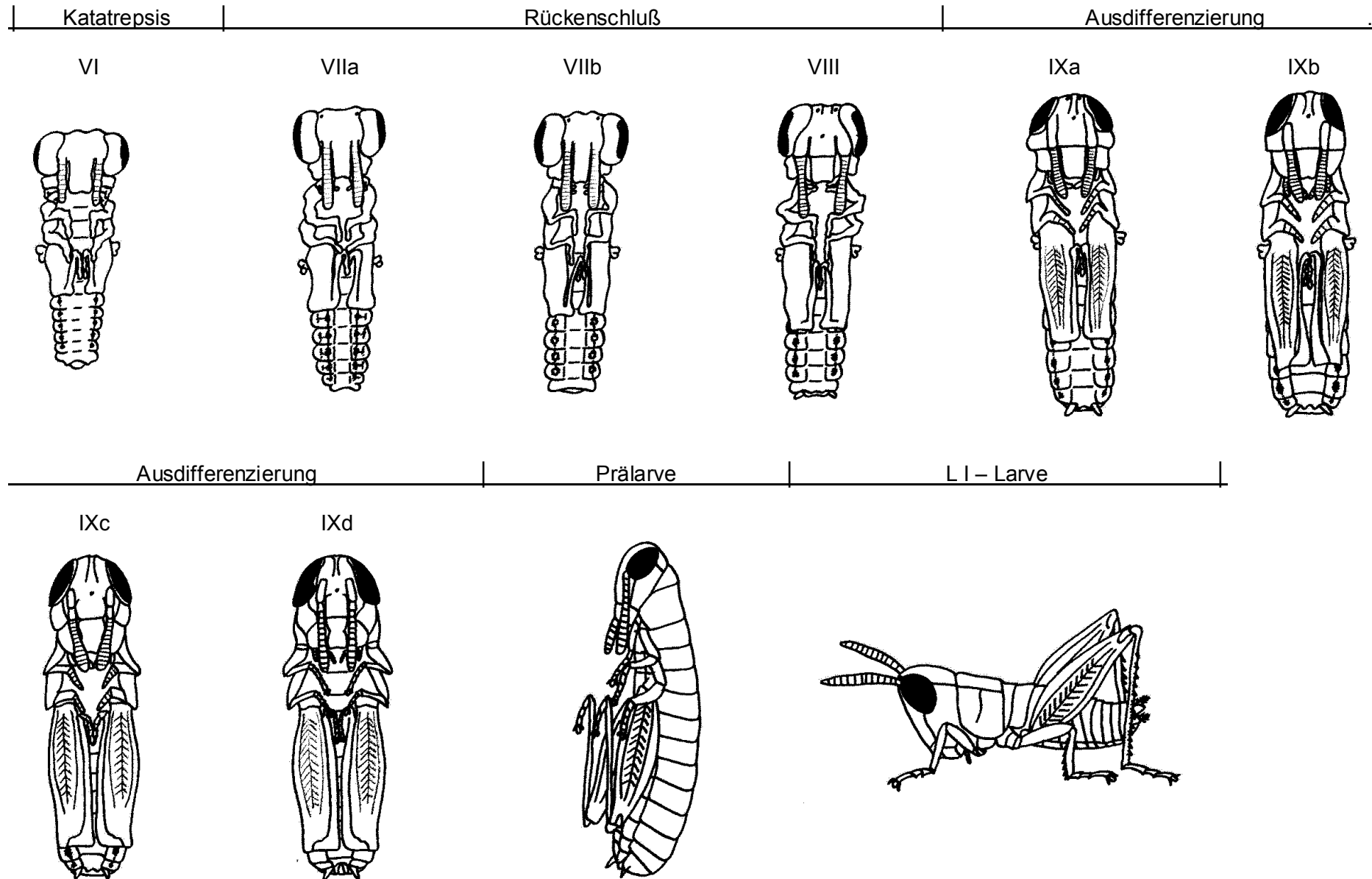


Tabelle 5.1: Beschreibung der embryonalen Entwicklungsstadien von Feldheuschrecken der Gattung *Chorthippus* nach CHAPMAN & WHITHAM (1968), WARDHAUGH (1978) und CHERRILL (1987) mit weiteren diagnostischen Ergänzungen (kursiv)

¹Phasen nach INGRISCH (1984): E: Embryonalprimordium, A: Anatrepsis, M: Mesentrepses, K: Katatrepsis, R: Rückenschluss, A: Ausdifferenzierung, PR: Prälarve;

²Phasen nach CHERRILL (1987): I-IXd; ³Stadien fortlaufend durchnummeriert (1-20)

Phase/Stadium			Beschreibung	Lage des Embryos im Ei
1)	2)	3)		
0	0	0	Blastoderm entwickelt sich, Keimscheibe nicht sichtbar	
E	I	1	Keimscheibe fast rund oder birnenförmig.	Embryo liegt am posterioren Eipol
E	II	2	Embryo differenziert in Protocephalon und Protocorn Keine Segmentierung sichtbar; Länge:Breite >1,5	
A	III		Unterscheidungskriterien: Anhänge und abdominale Segmentierung	<i>Embryo schwimmt im Dotter, mitten im Ei Embryo liegt mit dem Kopf Richtung posteriorer Eipol</i>
A	IIIa	3	Gnathale und thorakale Anhänge als runde Auswüchse <i>Antennen als Ausstülpungen am Kopf erkennbar</i>	
A	IIIb	4	Gnathale und thorakale Anhänge sind verlängert; zeigen nach außen Beginnende Verlängerung und Segmentierung Abdomens	
A	IIIc	5	Thorakale Anhänge sind länger als gnathale; beide zeigen nach außen Abdomen lang; nimmt $\geq 50\%$ der Körperlänge ein; 4-5 hintere Abdominalsegmente vorhanden <i>Pleuropoden als zipfelförmige Auswüchse des 1. Abdominalsegmentes erkennbar Antennen verlängert, reichen bis über die Mandibeln Clypeus/Labrum zwischen den Antennen sichtbar Rücken als Rinne ausgebildet</i>	
M	IV		Embryo verbreitert sich, nimmt einen größeren Teil des Dotters ein Abdomen ist über gesamte Länge segmentiert; <i>11 Abdominalsegmente erkennbar</i> Unterscheidungskriterium: Entwicklung der Beine	<i>Embryo schwimmt im Dotter, mitten im Ei mit dem Kopf Richtung posteriorer Eipol, Beine berühren die Eiwand</i>
M	IVa	6	Anhänge parallel zur Längsachse des Embryos oder bereits etwas nach innen zeigend; berühren sich aber nicht an der Mittellinie Alle Beinpaare gleichlang; keine äußere Segmentierung der Beine erkennbar <i>After deutlich erkennbar</i>	
M	IVb	7	Beine nahe der Mittellinie gelegen Äußere Segmentierung der Beine: Beine gebogen an den Gelenken zwischen Prototarsus, Tibia und Tarsus; Tibia fängt an sich Richtung Abdomen zurückzuziehen; Prototarsen beginnen sich entlang der Längsachse des Embryos auszurichten <i>Äußere Segmentierung der Mundwerkzeuge; Maxille und Labium an der Spitze gebogen; Komplexaugen vom Rest des Kopfes deutlich abgegrenzt (Okulamaht) Pleuropoden hinter dem letzten Beinpaar als Blasen erkennbar Embryo durchsichtig, Nervensystem-Anlagen paarig in den Segmenten als kleine weiße Zellhaufen erkennbar</i>	
M	IVc	8	Hinterbeine in N-Form gefaltet. Femur ist länger als Tibia Dorsale Oberfläche der Augen ist hellrot pigmentiert; <i>Pigmentierung der Augen nur zart Segmentale Nervensystem-Anlagen verbinden sich durch Konnektive</i>	
M	IVd	9	Femur und Tibia anliegend, parallel und gleiche Länge erreichend. Beingelenke gut entwickelt Tarsen parallel zur Tibia, aber kürzer. Tibia zeigt Einbuchtung, um Tarsen aufzunehmen <i>Augen am dorsalen Rand halbmondförmig karminrot bis dunkelrot gefärbt Antenne weiter verlängert, reicht über die Mundwerkzeuge Clypeus/Labrum verlängert; in der Mitte eingekerbt Maxille und Labium rücken ventral zur Mittellinie zusammen Abdomenspitze mit Cerci; Geschlechtsorgane erkennbar</i>	<i>Embryo liegt mit den Antennen und Mundwerkzeugen zur posterioren Eiwand Dotter zieht sich über dem Kopf des Embryos bis zum posterioren Eipol hin</i>

1)	2)	3)	Beschreibung	Lage des Embryos im Ei
K	V		Katatrepsis, 180°-Rotation im Ei, Unterscheidungskriterium: Lage im Ei	
K	Va	10		Rotation beginnt; Embryo zeigt zum posterioren Eipol; Kopf deutlich zurückgelegt <i>Dotter vom Eipol verdrängt; Antennen und Mundwerkzeuge liegen unter dem posterioren Eipol</i>
K	Vb	11		Rotation halb vollendet; Embryo U-Förmig, „Arme des U“ zeigen zum anterioren Eipol <i>Hinterbeine liegen unter dem posterioren Eipol</i>
K	Vc	12		Rotation fast komplett; Der Embryo zeigt zum anterioren Eipol. Das Ende streckt sich noch aus
K	VI	13	Katatrepsis komplett <i>Antennen zeigen deutliche Segmentierung</i>	Embryo ruht am posterioren Eipol Embryo erreicht ca. 50% der Eilänge
R	VII		Eine Periode schnellen Längenwachstums, in der der Dotter durch die Bildung der dorsalen Körperwand in der Körperhöhle verschwindet (d.h. dorsaler Verschluss)	
R	VIIa	14	Dorsaler Verschluss beginnt an der Abdomen-Spitze, erreicht aber nicht den Kopf Dorsale Körperwand ist durchsichtig und dünn <i>Maxille und Labium liegen unter Antenne und Clypeus/Labrum</i>	Eine große Dottermasse kommt hinter dem Kopf hervor und füllt den vorderen Raum des Eies Embryo erreicht 50-75% der Eilänge
R	VIIb	15	Dorsaler Verschluss weit fortgeschritten. Dorsale Körperwand ist undurchsichtig; Anzeichen abdominaler Segmentierung des Rückens <i>Antennen verlängert, reichen bis zu den Vorder-Tibien</i> <i>2 Ocellen am vorderen Kopfrand neben den Komplexaugen erkennbar</i>	Nur noch wenig Dotter außerhalb des Embryos Embryo erreicht 75-100% der Eilänge
R	VIII	16	Dorsaler Verschluss komplett <i>1 Frontale Ocelle zwischen den Antennenbasen erkennbar</i> <i>Epistomalnaht trennt Stimapotom von Clypeus/Labrum</i> <i>Hinterfemur reicht bis 6. Abdominalsegment</i>	Dotter im Embryo-Innern sichtbar Embryo erreicht 100% der Eilänge
D	IX		Unterscheidungskriterium: Pigmentierung	
D	IXa	17	Femora der Hinterbeine, gefolgt von den Antennenbasen, werden pigmentiert <i>Tarsen komplett segmentiert</i> <i>Komplexaugen fast komplett rot-braun gefärbt</i> <i>Komplexaugen und Ocellen rücken am Vertex näher zusammen</i> <i>Genae wachsen sich beiderseitig unter den Komplexaugen aus</i>	
D	IXb	18	Antennen, Genitalvalven, Basen der Femora, Tibial- und Femoral-Geleke sind in ihrer Länge pigmentiert Unregelmäßige Pigmentierung der ersten beide Beinpaare, dorsale Oberfläche, Kopf und Pronotum <i>Maxillen- und Labium-Taster komplett segmentiert</i> <i>Hinterfemora lassen nur noch einige Abdominalsegmente erkennen</i>	
D	IXc	19	Gesamtpigmentierung wird dunkler Mandibelspitzen sind pigmentiert <i>Neben den Antennen bilden sich Frontalnähte aus</i> <i>Pleuropoden nicht mehr erkennbar</i>	
D	IXd	20	Tibiale Dornen und tarsale Klauen sind pigmentiert Der Embryo ist bereit zum Schlupf <i>Alle Tarsen mit Arolium und Pulvillen ausgestattet</i> <i>Hinterfemora lassen maximal ein Abdominalsegment erkennen</i>	
PR			Schlupf der Prälarve	

5.1.2 Entwicklungstypen

Zur Unterscheidung der Entwicklungstypen, die im Verlauf der Embryogenese auftreten können, wurden vier verschiedene Möglichkeiten angenommen: Subitanentwicklung (SUB), Diapause-Entwicklung (D), Non-Diapause-Entwicklung (ND) und Überliegen (ÜB) (vgl. Kapitel 4.1.2).

Bei *Ch. montanus* konnten im Rahmen der verschiedenen Bebrütungsversuche alle vier Entwicklungstypen festgestellt werden. Subitanentwicklung ließ sich in allen Generationen bei ausreichender Bebrütungsdauer nachweisen (vgl. Kapitel 5.2.3). Dabei traten Subitanlarven sowohl bei der Bebrütung in der Außenvoliere (G II) als auch bei allen Bebrütungsprogrammen in den Klimaschränken (G III, G IV) auf. Ebenso konnte Diapause-Entwicklung in allen Generationen festgestellt werden, sofern die Bebrütungsdauer der Vorwinterruhe zum Erreichen der Diapause ausreichte (vgl. Kapitel 5.2.1 und 5.2.2). Non-Diapause-Entwicklung trat nur bei den Bebrütungsprogrammen auf, bei denen die Bebrütungsdauer der Vorwinterruhe zum Erreichen der Diapause nicht mehr ausreichte (vgl. Kapitel 5.2.1.3 und 5.2.2.2). Überliegende Embryonen kamen vereinzelt bei der Präparation der G II- und G IV-Ootheken zum Vorschein (vgl. Kapitel 5.2.4). Demgegenüber konnten bei *Ch. albomarginatus* nur drei verschiedene Entwicklungstypen festgestellt werden. Unter keinen Bedingungen trat Subitanentwicklung auf (Außenvoliere, Klimaschränke mit Wechseltemperaturen oder bei Dauerbebrütung).

In Abbildung 5.2 werden für die Generationen G IV und G II die prozentualen Anteile der Entwicklungstypen grafisch dargestellt. Dabei wurden die Anteile stets auf alle befruchteten Eier einer Oothekengeneration bezogen. Die Bebrütungsversuche mit den G III-Ootheken ließen keine Auswertung zu, da ein Großteil der Ootheken nicht bis zum Larvenschlupf bebrütet wurde, sondern vorzeitig aufpräpariert wurde (vgl. Kapitel 5.2.1.1).

Alle G IV-Ootheken wurden identisch behandelt und vor der Winterruhe einer mindestens 25-tägigen Dauerbebrütung ausgesetzt ($T_{\text{tags/nachts}}$: 30,4 °C). Diese Bebrütungsbedingungen reichten aus, um eine Non-Diapause-Entwicklung zu verhindern. Gleichzeitig bestand für alle Eier aber die Möglichkeit zur Subitanentwicklung (vgl. Kapitel 5.2.3). Bei *Ch. montanus* betrug der Anteil Subitan-Larven lediglich 11,3%. Der überwiegende Teil der Larven zeigte trotz der Dauerbebrütung eine Diapause-Entwicklung (82,5%). Überlieger-Larven traten nur zu 2,9% auf, und der Anteil nicht geschlüpfter „Rest-Embryonen“ lag bei 3,3% (vgl. Abbildung 5.2). Bei den „Rest-Embryonen“ handelt es sich im Gegensatz zu den Überliegern um nicht geschlüpfte aber schlupfreife Embryonen (vgl. Kapitel 4.3.1).

Die G II-Ootheken wurden während der Vorwinterruhe unter den natürlichen Klimabedingungen der Außenvoliere von August bis Oktober 1999 bebrütet (vgl. Kapitel 5.2.2), so dass sich Rückschlüsse auf die Entwicklung unter natürlichen Freilandbedingungen ziehen lassen. Dort lag der Anteil Subitan-Larven bei *Ch. montanus* bei nur noch 0,7%. Auch der Anteil Diapause-Larven verringerte sich deutlich auf 41,8%. Dagegen erreichte der Anteil Non-Diapause-Larven 53,9%. Überlieger-Larven traten wiederum nur zu einem geringen Anteil auf (3,1%), und auch der Anteil Rest-Embryonen lag bei lediglich 0,5%.

Bei den G II-Ootheken von *Ch. albomarginatus* zeigte sich eine ähnliche Verteilung der Entwicklungstypen, wobei jedoch keine Subitan-Larven auftraten. Mit 56,6% überwog der Anteil Diapause-Larven. Non-Diapause-Larven traten zu 29,7% auf, und der Anteil Überlieger-Larven betrug nur 0,4%. Im Vergleich zu *Ch. montanus* lag vor allem der Anteil Rest-Embryonen deutlich höher bei 13,2%. Nahezu alle Rest-Embryonen traten beim 16,6 °C-Ansatz auf, so dass der verhältnismäßig hohe Anteil schlupfreier Embryonen an den speziellen Bedingungen dieses Bebrütungsprogramms liegen dürfte (vgl. Kapitel 5.3.1.3).

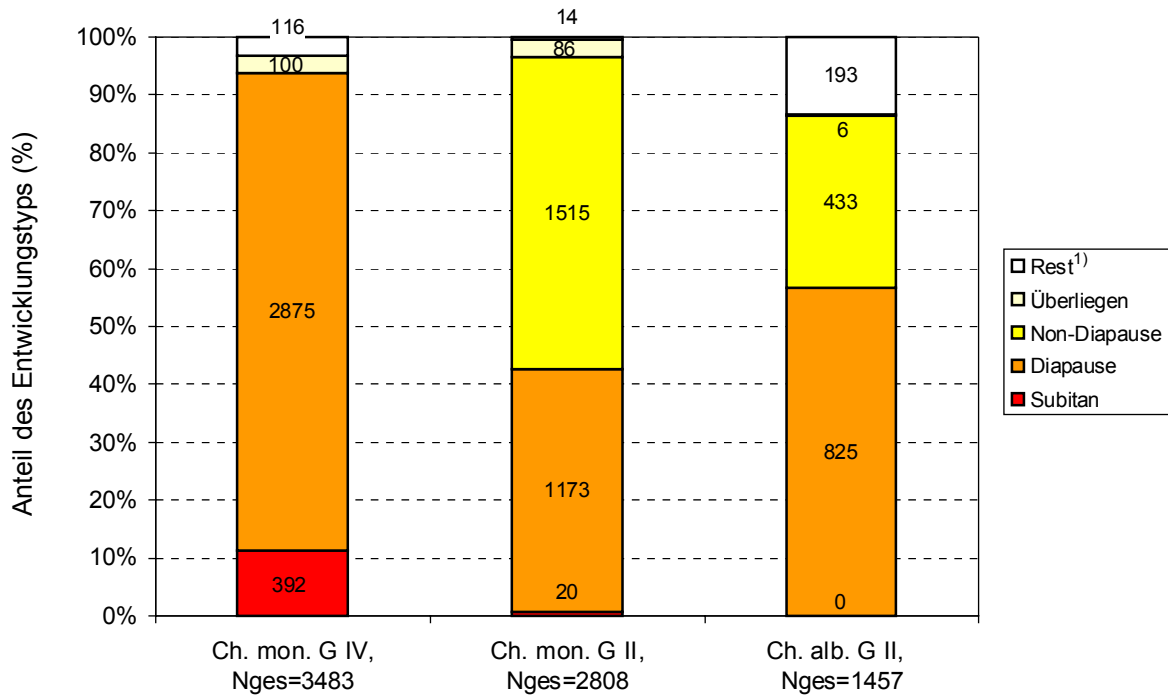


Abbildung 5.2: Prozentualer Anteil der Entwicklungstypen (Basis für %-Anteil: befruchtete Eier)
¹⁾Rest: nicht geschlüpfte aber schlupffreie Embryonen – *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus*

5.1.3 Entwicklungstypen unter dem Einfluss maternaler Effekte

Um zu überprüfen, ob maternale Faktoren einen Einfluss auf die Ablage von Diapause- oder Subitan-Eiern nehmen, wurden die Ergebnisse der G IV-Generation von *Ch. montanus* im Detail analysiert. Dabei wurde ausgewertet, wie sich die 2875 Diapause-Eier und 392 Subitan-Eier der G IV-Generation (vgl. Abbildung 5.2, linke Säule) nach dem Ablagetermin (in 3-Tages-Intervallen) sowie nach der Gelege-Reihenfolge (Ablagenummer 1-15) verteilen.

Der Ablagetermin im Zeitraum von Mitte Juli bis Anfang Oktober 2001 lässt keinen Effekt auf den Anteil Subitan-Eier erkennen (vgl. Abbildung 5.2.1 oben). In nahezu allen 3-Tages-Intervallen bleibt der Anteil deutlich unter 20%, und liegt nur in einem Fall (17.-19.9.) darüber. Ohne einen erkennbaren saisonalen Einfluss schwanken die Subitan-Anteile zwischen 0% und 18,3%. Zu berücksichtigen ist hierbei, dass die Eiablage unter dem Einfluss der natürlichen Photoperiode erfolgte.

Ebenso lässt auch das Alter der Weibchen (Ablagenummer) keinen Effekt auf den Subitan-Anteil erkennen (vgl. Abbildung 5.2.1 unten). In allen Fällen liegt der Anteil Subitanlarven unter 20% und schwankt ohne einen erkennbaren Einfluss der Gelege-Reihenfolge zwischen 7,4% und 16,5%.

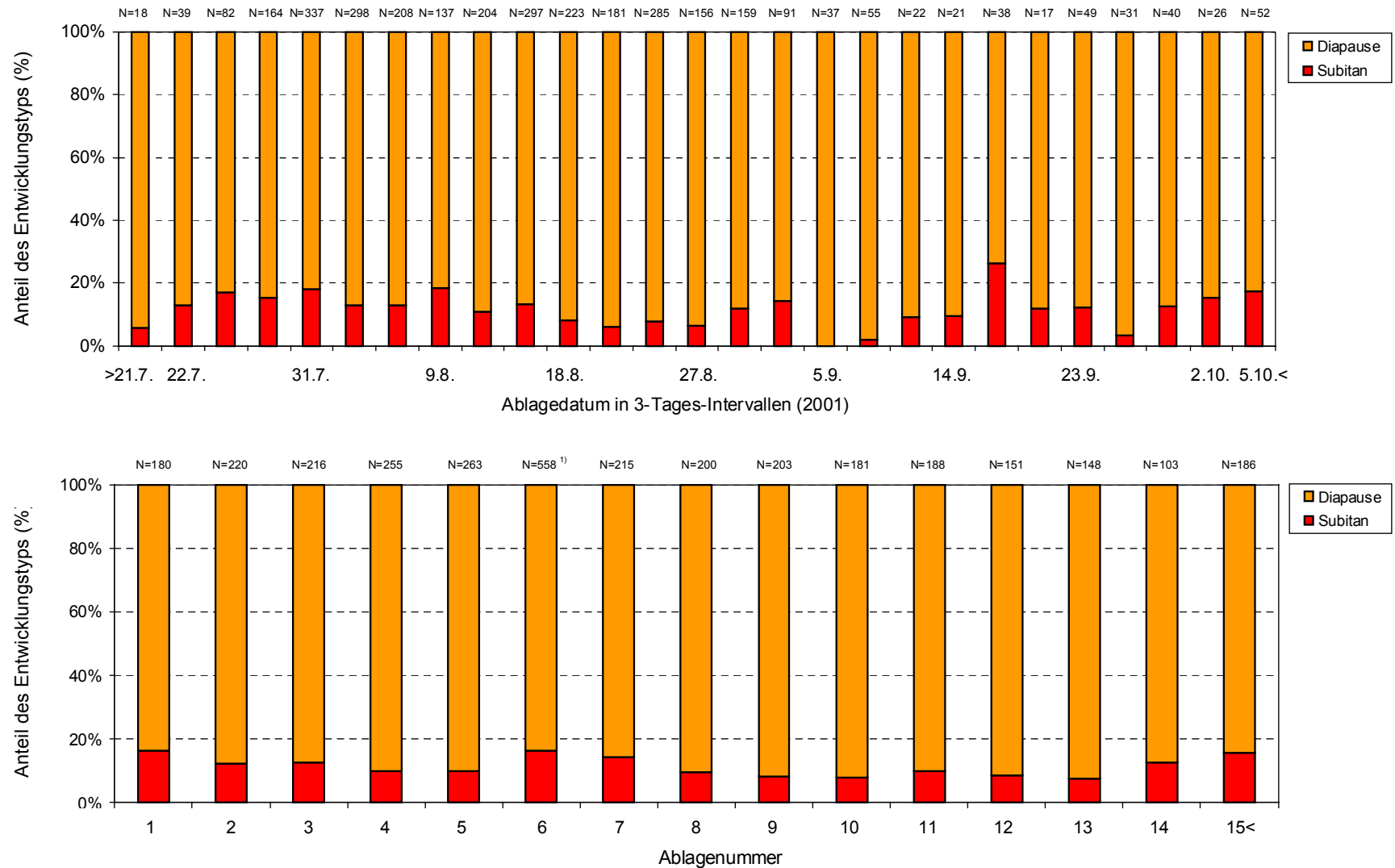


Abbildung 5.2.1: Prozentuale Verteilung der Diapause- und Subitan-Eier auf Ablagetermine in 3-Tages-Intervallen 2001 (oben) und auf die Ablagenummer der Weibchen (unten) – *Chorthippus montanus* G IV ¹⁾ bei 6. Ablage 358 Eier von 63 Weibchen

5.2 Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung

5.2.1 Embryonalentwicklung der Vorwinterruhe

5.2.1.1 Entwicklungsstadien der Embryonen

Mit den Bebrütungsversuchen der G III-Ootheken wurde der Einfluss der Bebrütungsdauer und -temperatur auf die Embryonalentwicklung vor der Winterruhe untersucht. Als Messgröße ließen sich die unter den vorgegebenen Bebrütungsprogrammen erreichten Embryonalstadien verwenden.

Mit einer Zunahme der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe erreichen die Embryonen bei allen Temperaturansätzen jeweils weiter fortgeschrittene Entwicklungsstadien (vgl. Abbildung 5.3 und 5.4). In der grafischen Darstellung lässt sich für beide Arten feststellen, ab welchem Stadium die Embryonalentwicklung stagniert und von einer weiteren Steigerung der Bebrütungsdauer unbeeinflusst bleibt. Bei *Ch. montanus* bleibt die Embryogenese vor der Winterruhe vorläufig im Embryonalstadium Va stehen, während bei *Ch. albomarginatus* die Entwicklung bereits früher im Stadium IVd stagniert. Diese Stadien lassen sich als Diapause-Stadien definieren. Für beide Arten kann für jeden der drei Temperaturansätze eine hochsignifikante lineare Regression zwischen dem erreichten Embryonalstadium und der dazu erforderlichen Bebrütungsdauer ermittelt werden (*Ch. mon.*: $R^2 > 0,85$, $p < 0,001$; *Ch. alb.*: $R^2 > 0,91$, $p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.2). Dieser Zusammenhang wurde von Stadium I bis zum letzten Stadium vor der Diapause (Stadium IVd bzw. IVc) ausgewertet, wobei das Diapause-Stadium selbst nicht mit berücksichtigt werden durfte (vgl. Kapitel 4.2.1.1). Anzumerken ist dabei, dass in Einzelfällen auch „Nachzügler“ auftreten können. So erreichten die Embryonen einer Oothek von *Ch. montanus* nach 48 Tagen Bebrütung bei 23,7 °C im Median erst das Stadium IIIb (vgl. Abbildung 5.3).

Parallel ließ sich ein Temperatureffekt feststellen: Mit einem Anstieg der Bebrütungstemperatur erreichten die Embryonen bei identischer Bebrütungsdauer jeweils weiter fortgeschrittene Entwicklungsstadien (vgl. Abbildung 5.3 und 5.4). Der statistische Vergleich der Temperaturansätze ergibt bei beiden Arten hochsignifikante Unterschiede zwischen benachbarten Temperaturansätzen ($p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.2).

Der statistische Vergleich beider Arten ergibt schließlich, dass *Ch. albomarginatus* die einzelnen Entwicklungsstadien jeweils schneller erreicht als *Ch. montanus*. Dieser Unterschied ist bei allen drei getesteten Temperaturansätzen hochsignifikant ($p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.3). So erzielte zum Beispiel beim 23,7 °C-Ansatz die erste Oothek von *Ch. albomarginatus* bereits nach 39 Tagen das IVd-Stadium, während dasselbe Stadium bei *Ch. montanus* frühestens nach 45 Tagen nachgewiesen werden konnte.

Abschließend wurden die Daten getrennt nach den einzelnen Embryonalstadien ausgewertet. Dabei wurde für jede ausgewertete Oothek die Entwicklungsrate gegen den Temperaturansatz aufgetragen (vgl. Abbildung 5.5 und 5.6). Dieser Auswertungsschritt war eine Voraussetzung für die spätere Ermittlung der Entwicklungsnullpunkte (vgl. Kapitel 5.2.1.4). Die Regressionsanalyse ergibt für die einzelnen Stadien jeweils eine hochsignifikante lineare Regression zwischen der Entwicklungsrate der Vorwinterruhe und der Bebrütungstemperatur (*Ch. mon.*: $R^2 > 0,80$, $p < 0,001$; *Ch. alb.*: $R^2 > 0,79$, $p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.4 und 5.5).

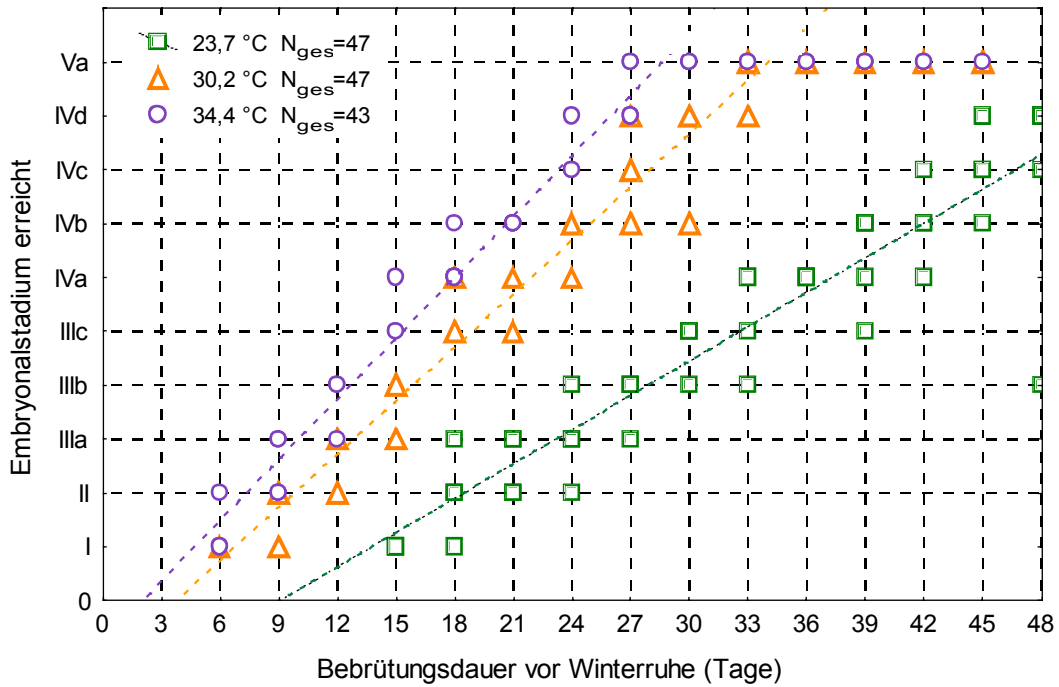


Abbildung 5.3: Stand der Embryonalentwicklung (Vorwinterruhe) in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer und der Bebrütungstemperatur vor der Winterruhe – *Chorthippus montanus* (G III)
 $T_{VWR/tags}$: 23,7 °C; 30,2 °C; 34,4 °C

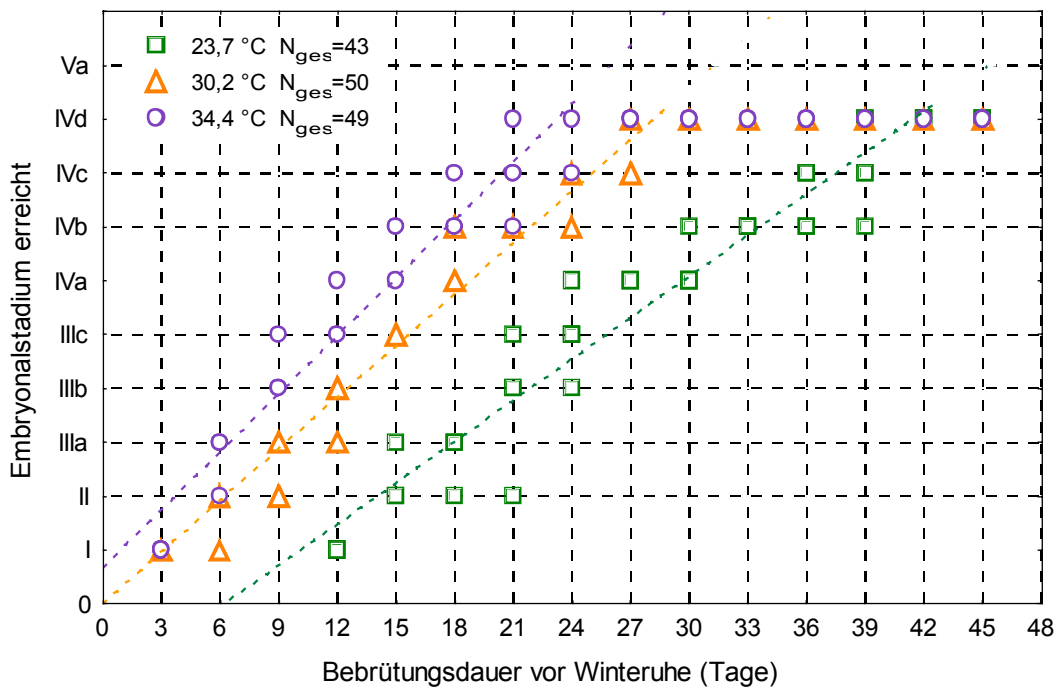


Abbildung 5.4: Stand der Embryonalentwicklung (Vorwinterruhe) in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer und der Bebrütungstemperatur vor der Winterruhe – *Chorthippus albomarginatus* (G III)
 $T_{VWR/tags}$: 23,7 °C; 30,2 °C; 34,4 °C

Tabelle 5.2: Statistische Angaben zur Vorwinterruhe-Entwicklung für die einzelnen Temperaturansätze (Regressionsanalyse) (G III)

a.) *Chorthippus montanus*

Temperatur-Ansatz (°C)	Geradengleichung für Stadium I bis IVd	N	FG	R ²	F	p-Niveau	Beta
23,7	$y = 0,2127x - 1,9247$	47	45	0,856	274,99	<0,001 ***	0,927
30,2	$y = 0,3305x - 1,2402$	27	25	0,941	11,62	<0,001 ***	0,971
34,4	$y = 0,3762x - 0,7653$	27	25	0,963	668,59	<0,001 ***	0,982
Vergleich der T-Ansätze (°C)		N	FG		F	p-Niveau	
23,7 / 30,2		74	2,70		115,501	<0,001 ***	
30,2 / 34,4		54	2,50		31,607	<0,001 ***	

b.) *Chorthippus albomarginatus*

Temperatur-Ansatz (°C)	Geradengleichung für Stadium I bis IVc	N	FG	R ²	F	p-Niveau	Beta
23,7	$y = 0,2558x - 1,5854$	35	33	0,910	346,69	<0,001 ***	0,956
30,2	$y = 0,3192x + 0,0127$	31	29	0,961	749,652	<0,001 ***	0,981
34,4	$y = 0,3591x + 0,6735$	26	24	0,919	287,25	<0,001 ***	0,961
Vergleich der T-Ansätze (°C)		N	FG		F	p-Niveau	
23,7 / 30,2		66	2,62		126,973	<0,001 ***	
30,2 / 34,4		57	2,53		31,044	<0,001 ***	

Tabelle 5.3: Statistische Angaben zur Vorwinterruhe-Entwicklung für die einzelnen Temperaturansätze (Regressionsanalyse) (G III) – Artvergleich *Chorthippus montanus* / *Chorthippus albomarginatus*

Temperatur-Ansatz (°C)	FG _{gesamt}	F	p-Niveau
23,7	2,78	111,978	<0,001 ***
30,2	2,54	21,544	<0,001 ***
34,4	2,49	25,338	<0,001 ***

5.2.1.2 Entwicklungsdauer bis Diapause

Aus den zuvor dargestellten Ergebnissen lässt sich eine gesonderte Auswertung für das Erreichen des Diapause-Stadiums vornehmen. Mit Hilfe der Geradengleichungen der Regressionsanalyse (vgl. Tabelle 5.2) kann rechnerisch ermittelt werden, nach welcher Bebrütungsdauer das Diapause-Stadium erreicht wurde (zur Methodik siehe Kapitel 4.2.1.1).

Bei beiden Arten nimmt die bis zum Erreichen der Diapause erforderliche Bebrütungsdauer mit einem Anstieg der Bebrütungstemperatur ab. Bei *Ch. montanus* nimmt die Entwicklungsdauer bis zur Diapause von 56 Tage bei 23,7 °C über 34 Tage bei 30,2 °C auf 28,5 Tage bei 34,4 °C ab. Bei *Ch. albomarginatus* reduziert sich die Entwicklungsdauer von 41,5 Tage bei 23,7 °C über 28 Tage bei 30,2 °C auf 23 Tage bei 34,4 °C. Hierbei wird auch deutlich, dass *Ch. albomarginatus* unter denselben Bebrütungstemperaturen das Diapause-Stadium jeweils schneller erreicht als *Ch. montanus*.

Diese rechnerisch ermittelten Befunde lassen sich durch die im Rahmen der Präparation tatsächlich nachgewiesenen Diapause-Ootheken bestätigen (vgl. Abbildung 5.3 und 5.4). Bei *Ch. montanus* konnten beim 23,7 °C-Ansatz überhaupt noch keine Diapause-Ootheken nachgewiesen werden, da die maximale Bebrütungsdauer von 48 Tagen offenbar zu kurz war. Bei den anderen Temperaturansätzen traten die ersten Diapause-Ootheken nach 33 Tagen (30,2 °C) bzw. nach 27 Tagen (34,4 °C) auf. Bei *Ch. albomarginatus* wurden die ersten Diapause-Ootheken dagegen schon nach einer Bebrütungsdauer von 39 Tagen (23,7 °C), 27 Tagen (30,2 °C) bzw. 21 Tagen (34,4 °C) festgestellt.

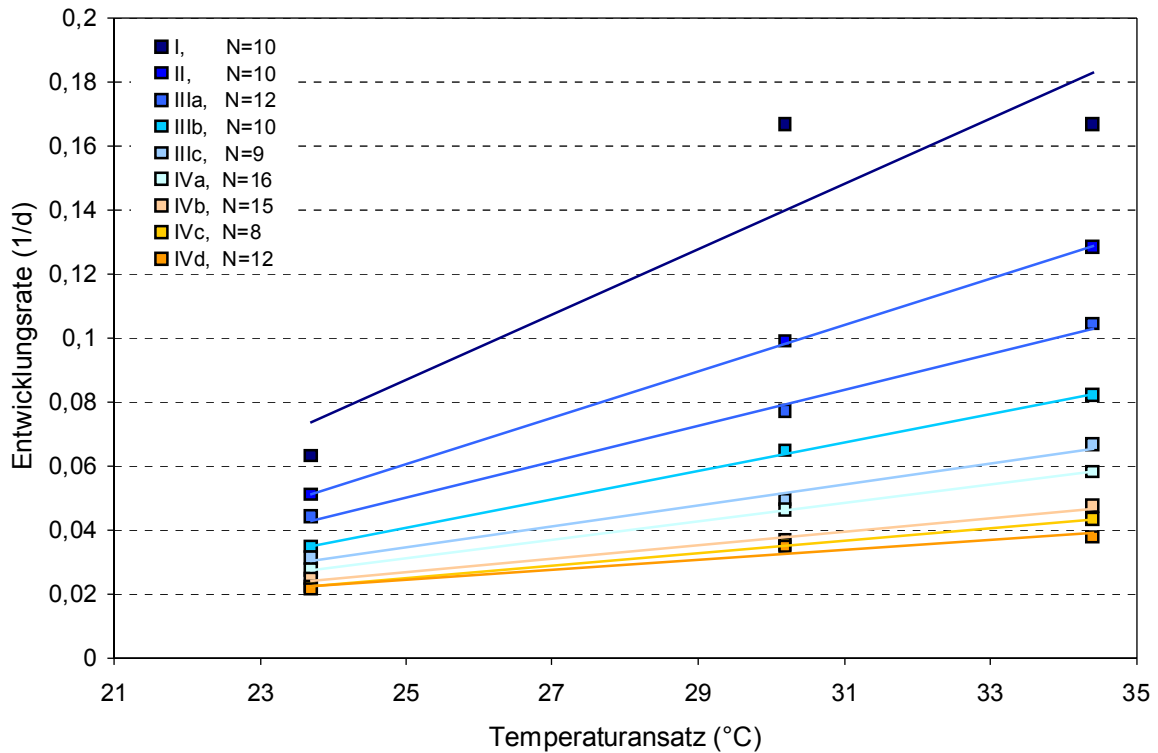


Abbildung 5.5: Entwicklungsrate der Vorwinterruhe in Abhängigkeit vom Embryonalstadium und der Bebrütungstemperatur vor der Winterruhe – *Chorthippus montanus* (G III)
 $T_{\text{VWR/tags}}$: 23,7 °C; 30,2 °C; 34,4 °C

Tabelle 5.4: Statistische Angaben zu den Entwicklungsraten der Vorwinterruhe für die einzelnen Embryonalstadien (Regressionsanalyse) – *Chorthippus montanus* (G III)

Stadium	Geradengleichung	N	FG	R ²	F	p-Niveau	Beta
I	$y = 0,0101x - 0,1732$	10	8	0,814	40,39	<0,001 ***	0,914
II	$y = 0,0075x - 0,1274$	10	8	0,807	38,67	<0,001 ***	0,910
IIIa	$y = 0,0052x - 0,0794$	12	10	0,869	74,53	<0,001 ***	0,939
IIIb	$y = 0,0048x - 0,0792$	10	8	0,934	128,96	<0,001 ***	0,970
IIIc	$y = 0,0033x - 0,0467$	9	7	0,956	174,31	<0,001 ***	0,981
IVa	$y = 0,0029x - 0,0397$	16	14	0,915	162,99	<0,001 ***	0,960
IVb	$y = 0,0023x - 0,0302$	15	13	0,933	195,01	<0,001 ***	0,933
IVc	$y = 0,0019x - 0,0222$	8	6	0,968	212,29	<0,001 ***	0,986
IVd	$y = 0,0017x - 0,018$	12	10	0,918	123,95	<0,001 ***	0,962

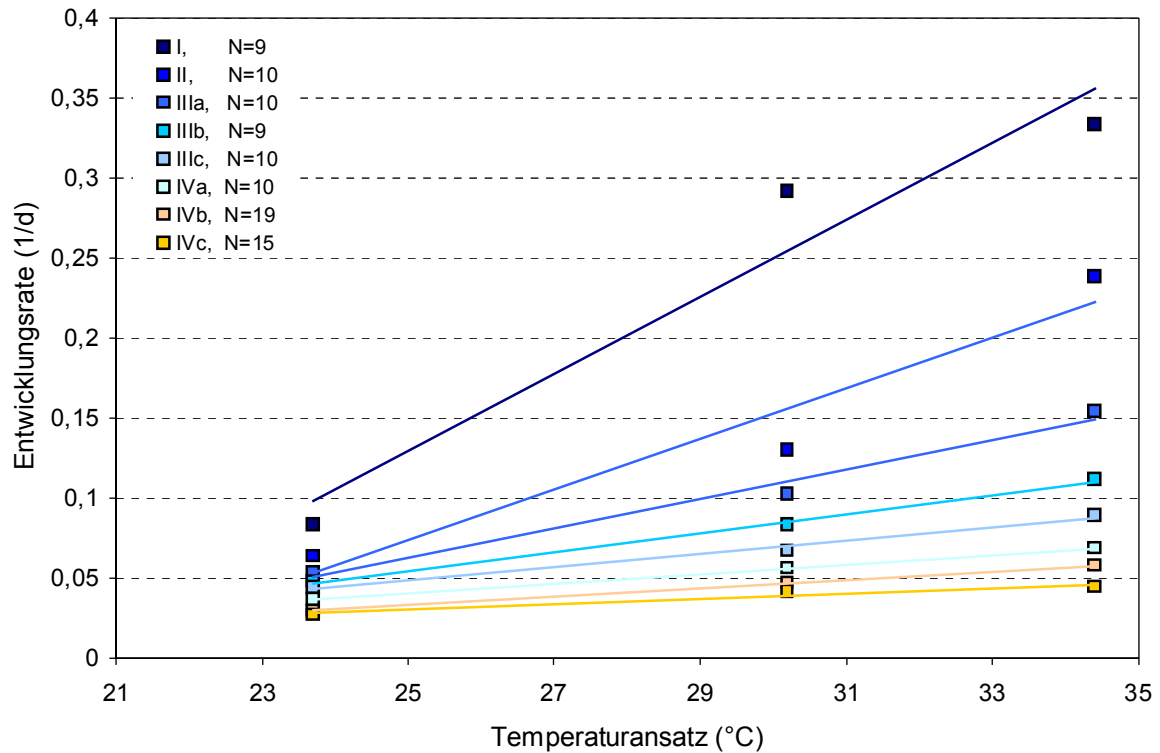


Abbildung 5.6: Entwicklungsrate der Vorwinterruhe in Abhängigkeit vom Embryonalstadium und der Bebrütungstemperatur vor der Winterruhe – *Chorthippus albomarginatus* (G III)
 $T_{VWR/tags}$: 23,7 °C; 30,2 °C; 34,4 °C

Tabelle 5.5: Statistische Angaben zu den Entwicklungsraten der Vorwinterruhe für die einzelnen Embryonalstadien (Regressionsanalyse) – *Chorthippus albomarginatus* (G III)

Stadium	Geradengleichung	N	FG	R ²	F	p-Niveau	Beta
I	$y = 0,0239x - 0,4727$	9	7	0,793	31,63	<0,001 ***	0,905
II	$y = 0,0125x - 0,2318$	10	8	0,813	40,17	<0,001 ***	0,913
IIIa	$y = 0,0097x - 0,1773$	10	8	0,899	80,76	<0,001 ***	0,954
IIIb	$y = 0,0061x - 0,0993$	9	7	0,994	1410,49	<0,001 ***	0,998
IIIc	$y = 0,0045x - 0,0646$	10	8	0,851	52,52	<0,001 ***	0,932
IVa	$y = 0,0035x - 0,0478$	10	8	0,907	88,57	<0,001 ***	0,958
IVb	$y = 0,0027x - 0,035$	19	17	0,847	100,99	<0,001 ***	0,925
IVc	$y = 0,0021x - 0,0227$	15	13	0,877	100,48	<0,001 ***	0,941

5.2.1.3 Entwicklungsdauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit der Vorwinterruhe

Im zweiten Versuch zur Vorwinterruhe wurde ergänzend zur Eipräparation ein Teil der G III-Ootheken bis zum Larvenschlupf bebrütet. Als Messgröße ließ sich in diesem Fall die Entwicklungsdauer von der Winterruhe bis zum Schlupf der Larven feststellen. Auf diese Weise wurde untersucht, welcher Zusammenhang zwischen der Embryonalentwicklung vor und nach der Winterruhe besteht.

Grundsätzlich lässt sich feststellen, dass eine zu kurze Bebrütungsdauer vor der Winterruhe einen erheblichen Einfluss auf die Dauer der Nachwinterruhe hat. Dieser Befund lässt sich durch die Ergebnisse der Varianzanalyse stützen, die bei allen Temperaturansätzen eine hochsignifikante Varianz in der Nachwinterruhe-Dauer ergab ($p < 0,01$ bis $0,001$, vgl. Tabelle 5.6 und Tabelle 5.7).

Charakteristisch ist für alle Temperaturansätze, dass mit zunehmender Bebrütungsdauer vor der Winterruhe (VWR) die Dauer der Nachwinterruhe (NWR) zunächst abnimmt, bis ein gleichbleibendes Niveau von etwa 18-21 Tagen erreicht wird (bei T_{NWR} : $30,4$ °C). Danach hat die Bebrütungsdauer der Vorwinterruhe keinen Einfluss mehr auf die Nachwinterruhe. Bei diesem Versuch lassen sich Diapause-Ootheken von Non-Diapause-Ootheken unterscheiden, wobei der Übergang von ND- zu D-Entwicklung in Abbildung 5.7 und 5.9 am „Knick“ in den Kurven deutlich wird (zur Methodik siehe Kapitel 4.2.1.2). So lässt sich beispielsweise im $34,4$ °C-Ansatz von *Ch. montanus* nach 3 Tagen VWR eine maximale Entwicklungsdauer der NWR von 51,5 Tagen bis zum Schlupf feststellen. Mit einer Steigerung der VWR-Dauer auf 30 Tage sinkt die bis zum Larvenschlupf erforderliche NWR-Dauer kontinuierlich bis auf 18 Tage ab. Danach schwankt die Entwicklungsdauer auf einem ähnlichen Niveau zwischen 19 und 21 Tagen. Die Grenze zwischen ND- und D-Entwicklung liegt bei einer VWR-Bebrütung von etwa 30 Tagen. Anzumerken ist auch bei diesem Versuch, dass in Einzelfällen „Nachzügler“ mit deutlich verlängerter Entwicklungsdauer auftraten. Derartige Ootheken sind in den Box-Plot-Diagrammen als Extremwerte gekennzeichnet (vgl. Abbildung 5.8 a-c und Abbildung 5.10 a-c).

Weiterhin zeigt sich bei beiden Arten ein Temperatureffekt, da mit einem Anstieg der Bebrütungstemperatur die Diapause schneller erreicht wird. Dabei entwickelt sich *Ch. albomarginatus* unter denselben Bedingungen jeweils schneller als *Ch. montanus*. Bei *Ch. montanus* konnten beim $23,7$ °C-Ansatz nach 48 Tagen Bebrütung noch keine Diapause-Ootheken festgestellt werden. Bei den anderen Temperaturansätzen traten die ersten Diapause-Ootheken nach 39 Tagen ($30,2$ °C) bzw. nach 30 Tagen ($34,4$ °C) auf. Bei *Ch. albomarginatus* wurden die ersten Diapause-Ootheken dagegen schon nach einer Bebrütungsdauer von 36 Tagen ($23,7$ °C), 27 Tagen ($30,2$ °C) bzw. 21 Tagen ($34,4$ °C) festgestellt.

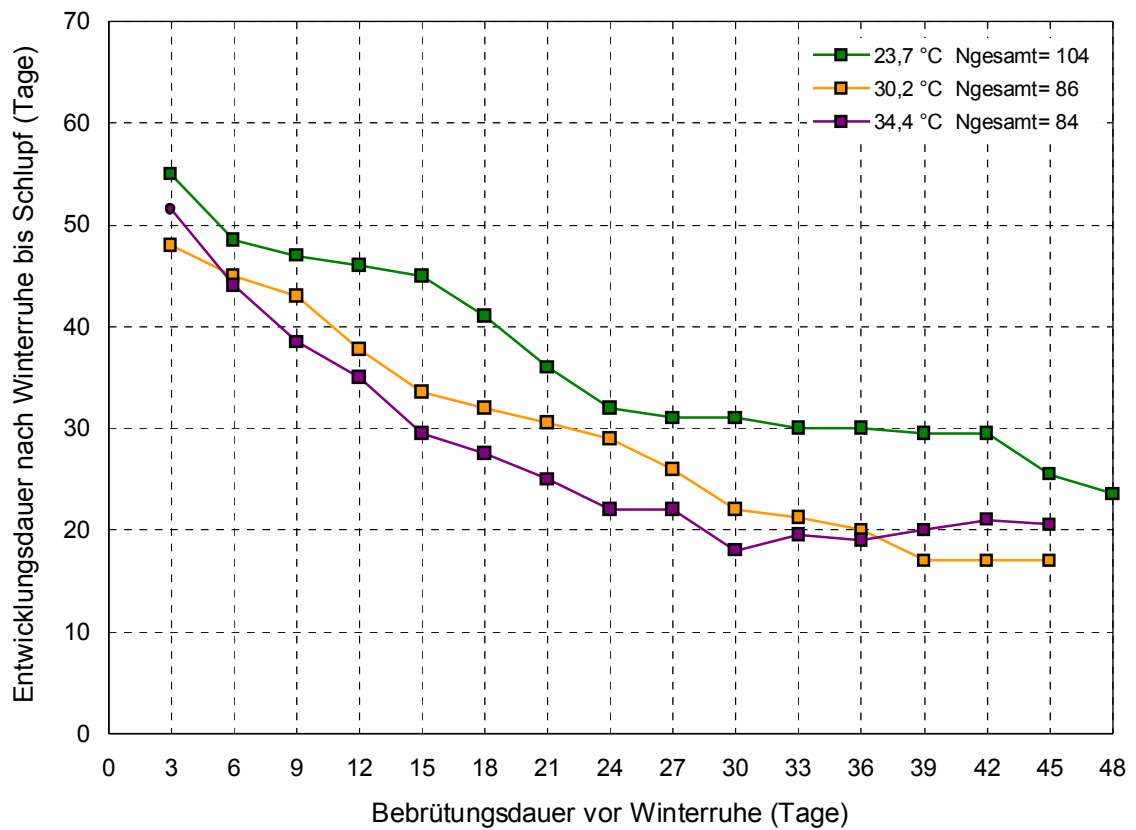


Abbildung 5.7: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer und der Bebrütungstemperatur vor der Winterruhe (Mediane) – *Chorthippus montanus* (G III)
 $T_{VWR/Tags}$: 23,7 °C; 30,2 °C; 34,4 °C; $T_{NWR/Tags}$: 30,4 °C

Tabelle 5.6: Dauer der Nachwinterruhe: Mediane (Tage) und statistische Angaben zur Varianz der NWR-Dauer – *Chorthippus montanus* (G III)

Dauer der NWR bei Bebrütungsprogramm VWR (Tage)																
T (°C)	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	39	42	45	48
23,7	55	48,5	47	46	45	41	36	32	31	31	30	30	29,5	29,5	25,5	23,5
30,2	48	45	43	38	33,5	32	30,5	29	26	22	21	20	17	17	17	-
34,4	51,5	44	38,5	35	29,5	27,5	25	22	22	18	19,5	19	20	21	20,5	-

Varianz der NWR-Dauer über Bebrütungsprogramme (K-W-Test)											
T (°C)	BP	N	FG	H	p-Niveau	BP	N	FG	H	p-Niveau	
23,7	3-30	68	9	49,31	<0,001 ***	21-48	58	9	22,18	=0,0084 **	
30,2	3-30	59	9	49,95	<0,001 ***	18-45	58	9	51,71	<0,001 ***	
34,4	3-30	54	9	47,99	<0,001 ***	18-45	58	9	33,52	<0,001 ***	

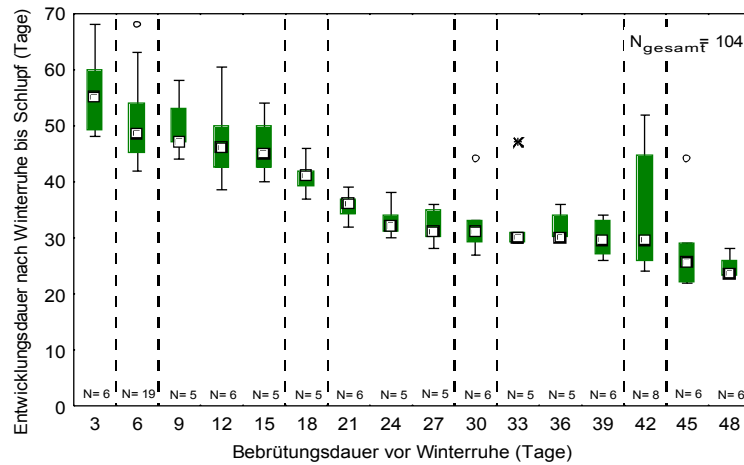


Abbildung 5.8 a: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe - *Ch. montanus* (G III)
 $T_{VWR/tags}$: 23,7 °C; $T_{NWR/tags}$: 30,4 °C

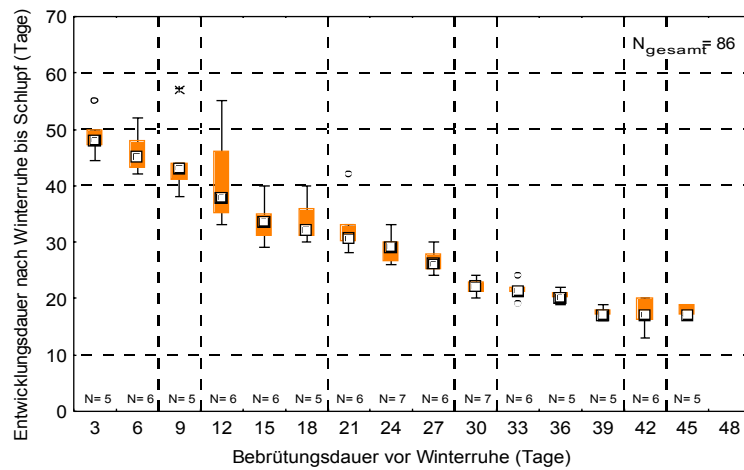


Abbildung 5.8 b: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe - *Ch. montanus* (G III)
 $T_{VWR/tags}$: 30,2 °C; $T_{NWR/tags}$: 30,4 °C

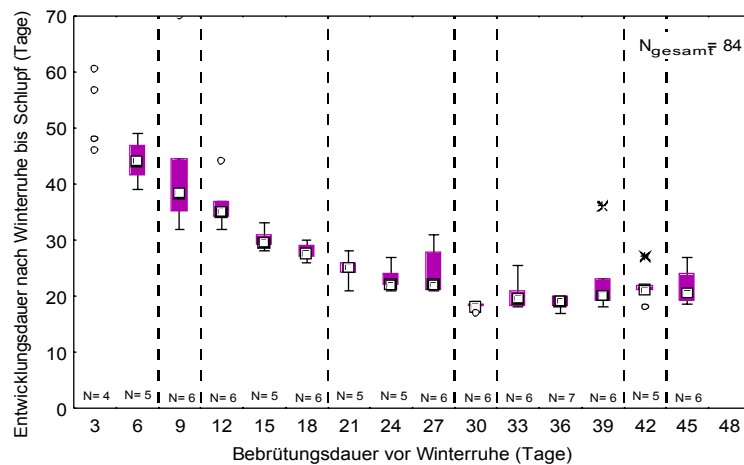


Abbildung 5.8 c: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe - *Ch. montanus* (G III)
 $T_{VWR/tags}$: 34,4 °C; $T_{NWR/tags}$: 30,4 °C

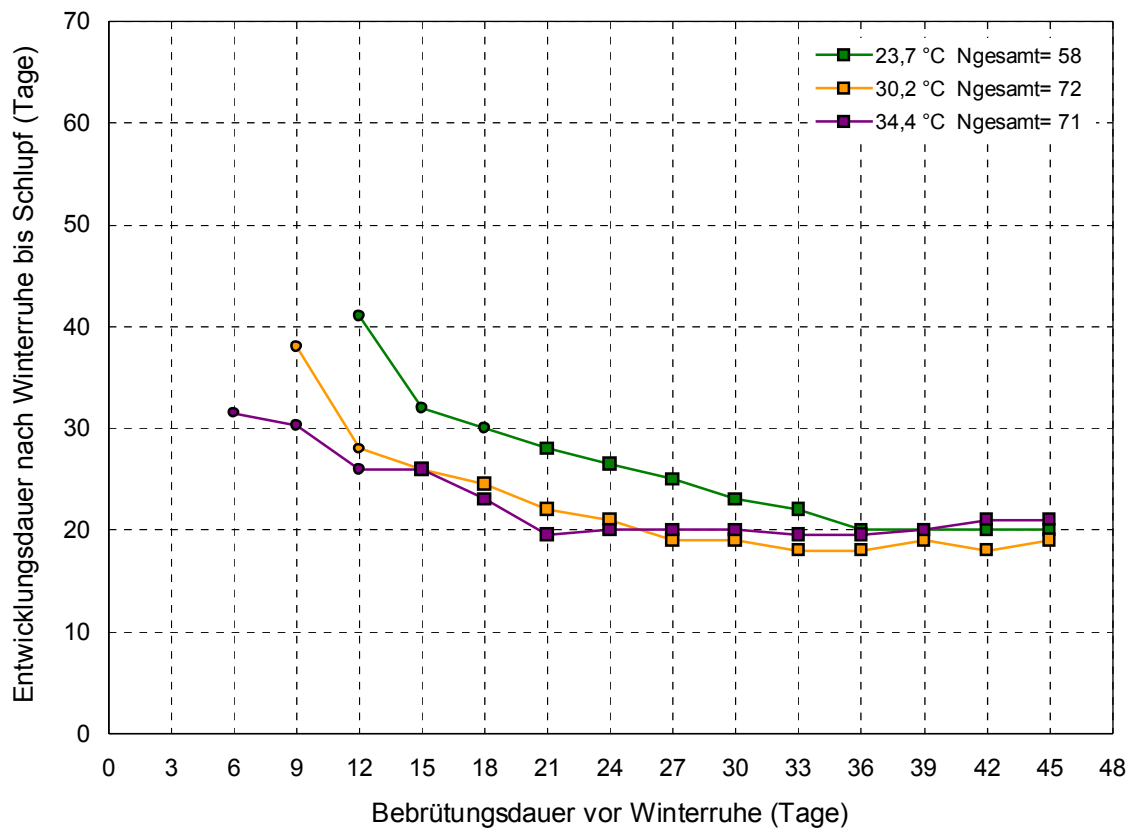


Abbildung 5.9: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer und der Bebrütungstemperatur vor der Winterruhe (Mediane) – *Chorthippus albomarginatus* (G III)
 $T_{VWR/tags}$: 23,7 °C; 30,2 °C; 34,4 °C; $T_{NWR/tags}$: 30,4 °C

Tabelle 5.7: Dauer der Nachwinterruhe: Mediane (Tage) und statistische Angaben zur Varianz der NWR-Dauer – *Chorthippus albomarginatus* (G III)

Dauer der NWR bei Bebrütungsprogramm VWR (Tage)																
T (°C)	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	39	42	45	48
23,7	k.A.	k.A.	k.A.	41	32	30	28	26,5	25	23	22	20	20	20	20	–
30,2	k.A.	k.A.	38	28	26	24,5	22	21	19	19	18	18	19	18	19	–
34,4	k.A.	31,5	30	26	26	23	19,5	20	20	20	19,5	19,5	20	21	21	–

Varianz der NWR-Dauer über Bebrütungsprogramme (K-W-Test)											
T (°C)	BP	N	FG	H	p-Niveau	BP	N	FG	H	p-Niveau	
23,7	12-39	45	9	38,00	<0,001 ***	18-45	55	9	38,21	<0,001 ***	
30,2	9-36	51	9	42,86	<0,001 ***	18-45	63	9	39,29	<0,001 ***	
34,4	6-33	46	9	31,19	<0,01 **	18-45	60	9	22,65	=0,007 **	

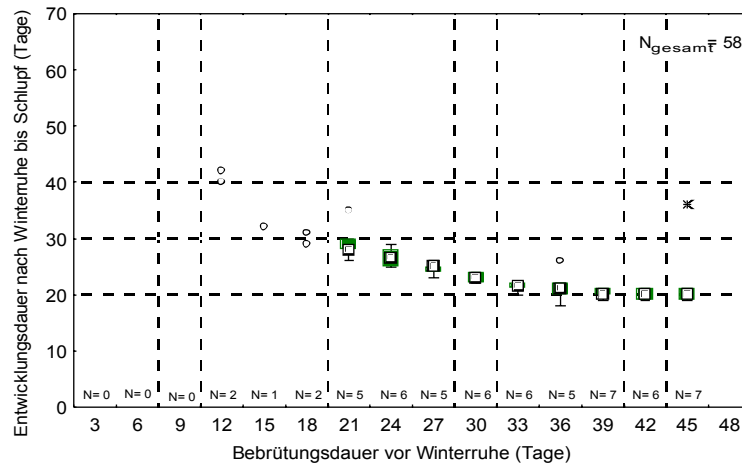


Abbildung 5.10 a: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe - *Ch. albomarginatus* (G III)
 $T_{VWR/tags}: 23,7\text{ °C}$; $T_{NWR/tags}: 30,4\text{ °C}$

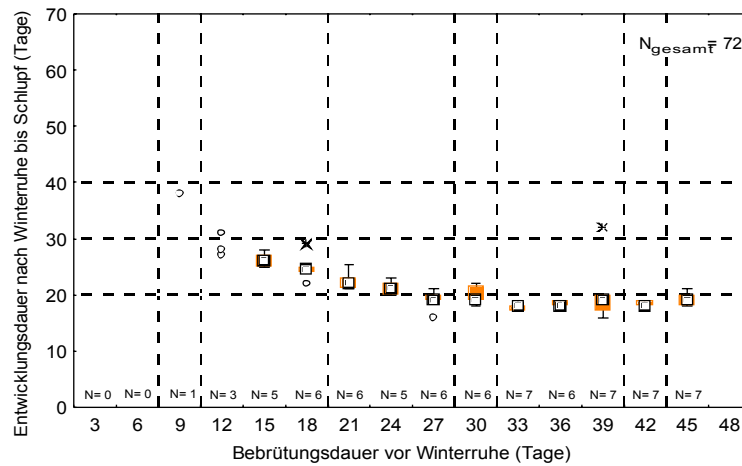


Abbildung 5.10 b: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe - *Ch. albomarginatus* (G III)
 $T_{VWR/tags}: 30,2\text{ °C}$; $T_{NWR/tags}: 30,4\text{ °C}$

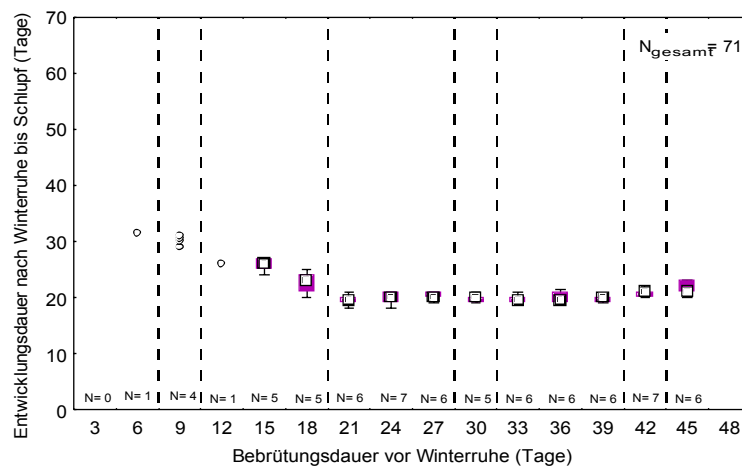


Abbildung 5.10 c: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungsdauer vor der Winterruhe - *Ch. albomarginatus* (G III)
 $T_{VWR/tags}: 34,4\text{ °C}$; $T_{NWR/tags}: 30,4\text{ °C}$

5.2.1.4 Entwicklungsnullpunkt, Temperatursumme, Q_{10} -Wert der Vorwinterruhe

Für beide Arten lassen sich der Entwicklungsnullpunkt t_0 , die Temperatursumme K sowie der Q_{10} -Wert für die Embryonalentwicklung der Vorwinterruhe errechnen.

Bei beiden Arten kann für das Erreichen eines jeden Prädiapause-Stadiums ein gesonderter Entwicklungsnullpunkt t_0 ermittelt werden. Dabei zeigt sich im Verlauf der Embryonalentwicklung eine Abnahme von t_0 , je weiter die Entwicklung fortschreitet (vgl. Tabelle 5.8). Bei *Ch. montanus* nimmt t_0 von 17,2 °C (Stadium I) nahezu kontinuierlich auf 10,6 °C (bis Stadium IVd) ab. Bei *Ch. albomarginatus* nimmt t_0 von 19,8 °C (Stadium I) kontinuierlich auf 10,8 °C (bis Stadium IVc) ab. Die einzelnen t_0 -Werte wurden über die Geradengleichungen der Regressionsanalyse für die einzelnen Entwicklungsstadien berechnet (vgl. Kapitel 5.2.1.1; vgl. Tabelle 5.4 und Tabelle 5.5).

Tabelle 5.8: Entwicklungsnullpunkte der Vorwinterruhe für das Erreichen verschiedener Prädiapause-Stadien (I bis IVd bzw. I bis IVc) (G III) –

a.) <i>Chorthippus montanus</i>		b.) <i>Chorthippus albomarginatus</i>	
Stadium	t_0 (°C) ¹⁾	Stadium	t_0 (°C) ¹⁾
I	17,15	I	19,78
II	16,99	II	18,54
IIIa	15,27	IIIa	18,23
IIIb	16,5	IIIb	16,28
IIIc	14,15	IIIc	14,36
IVa	13,69	IVa	13,66
IVb	13,13	IVb	12,96
IVc	11,68	IVc	10,81
IVd	10,59		

¹⁾ berechnet aus Geradengleichungen aus Tabelle 5.4 und 5.5

Der Entwicklungsnullpunkt $t_{0(VWR)}$ für die Embryonalentwicklung von der Ablage bis zum Erreichen des Diapause-Stadiums liegt bei *Ch. montanus* bei 12,5 °C, bei *Ch. albomarginatus* deutlich niedriger bei 10,1 °C (vgl. Tabelle 5.9). Die dabei erforderliche Temperatursumme $K_{(VWR)}$ liegt bei *Ch. montanus* bei 312,1 Kd und bei *Ch. albomarginatus* auf einem niedrigeren Niveau bei 282,2 Kd. Berechnet wurden diese Werte aus der mittleren Entwicklungsdauer bis zum Diapause-Stadium (vgl. Kapitel 5.2.1.2, zur Methodik siehe Kapitel 4.2.5). Mit diesen Daten wurde auch der $Q_{10(VWR)}$ für den Temperaturbereich von 23,7–34,4 °C errechnet. Bei *Ch. montanus* liegt der $Q_{10(VWR)}$ für die Embryonalentwicklung während der Vorwinterruhe mit 1,88 ähnlich niedrig wie der von *Ch. albomarginatus* mit 1,72.

Tabelle 5.9: Entwicklungsnullpunkte, Temperatursummen und Q_{10} -Werte der Vorwinterruhe für das Erreichen des Diapause-Stadiums (G III) –

a.) *Chorthippus montanus*

Methode	Entwicklungsdauer (Tage) bei T-Ansatz			t_0 (°C)	K (Kd)	Q_{10} (23,7–34,4 °C)
	23,7 °C	30,2 °C	34,4 °C			
Embryonalstadium Va erreicht ¹⁾	56	34	28,5	12,5	312,1	1,88
Embryonalstadium Va erreicht ²⁾	> 48	33	27			
Entwicklungsdauer bis Schlupf ³⁾	> 48	39	30			

b.) *Chorthippus albomarginatus*

Methode	Entwicklungsdauer (Tage) bei T-Ansatz			t_0 (°C)	K (Kd)	Q_{10} (23,7–34,4 °C)
	23,7 °C	30,2 °C	34,4 °C			
Embryonalstadium IVd erreicht ¹⁾	41,5	28	23	10,1	282,2	1,72
Embryonalstadium IVd erreicht ²⁾	39	27	21			
Entwicklungsdauer bis Schlupf ³⁾	36	27	21			

¹⁾ berechnet aus Geradengleichungen aus Tabelle 5.2; ²⁾ frühester Wert aus Abbildung 5.3 und 5.4;

³⁾ aus Abbildung 5.7 und 5.9

5.2.2 Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe

5.2.2.1 Entwicklungsdauer von Diapause bis zum Schlupf

Mit den Bebrütungsversuchen der G II-Ootheken wurde der Einfluss der Bebrütungstemperatur auf die Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe untersucht. Messgröße war die Entwicklungsdauer nach der Winterruhe bis zum Schlupf der Larven, wobei die Auswertung nur mit Diapause-Ootheken vorgenommen wurde. Welche der G II-Ootheken als Diapause-Ootheken anzusehen sind wird im folgenden Kapitel geklärt (vgl. Kapitel 5.2.2.2).

Grundsätzlich gilt bei beiden Arten für die Nachwinterruhe-Entwicklung (Diapause bis Schlupf), dass mit einem Anstieg der Bebrütungstemperatur die Entwicklungsdauer abnimmt (vgl. Abbildung 5.11 und 5.12). Bei *Ch. montanus* nimmt die mittlere Entwicklungsdauer bis zum Schlupf von 83,5 Tage bei 16,6 °C über 65 Tage bei 20,1 °C auf 12 Tage bei 34,4 °C ab. Bei *Ch. albomarginatus* nimmt die Entwicklungsdauer von 65 Tage bei 20,1 °C auf 14 Tage bei 34,4 °C ab. Bei 16,6 °C erfolgte kein Larvenschlupf. Die Regressionsanalyse ergibt bei beiden Arten jeweils eine hochsignifikante nicht-lineare Hyperbel-Funktion für den Zusammenhang zwischen Entwicklungsdauer und Temperatur (*Ch. mon.*: $R^2 > 0,95$, $p < 0,001$; *Ch. alb.*: $R^2 > 0,95$, $p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.10).

Als Funktion konnte für *Ch. montanus* die Gleichung $y = 1/(-0,052+0,0038x)$ und für *Ch. albomarginatus* die Gleichung $y = 1/(-0,0645+0,0039x)$ ermittelt werden.

Der statistische Vergleich der beiden Arten ergibt, dass die Entwicklungsdauer von *Ch. montanus* bei allen sechs getesteten Temperaturansätzen hochsignifikant geringer ist als die von *Ch. albomarginatus* ($p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.10). Demnach schlüpft *Ch. montanus* unter denselben Versuchsbedingungen jeweils schneller als *Ch. albomarginatus*. So schlüpften z.B. beim 20,1 °C-Ansatz die letzten Larven von *Ch. montanus* nach 50 Tagen, während bei demselben Temperaturansatz der früheste Larvenschlupf von *Ch. albomarginatus* nach 58 Tagen gerade erst einsetzte.

Tabelle 5.10: Statistische Angaben zur Nachwinterruhe-Entwicklung in verschiedenen Temperaturansätzen (G II) – Artvergleich *Chorthippus montanus*/ *Chorthippus albomarginatus*

Temperatur-Ansatz (°C)	MEDIAN Entwicklungsdauer (Tage)				U	Z	p-Niveau
	<i>Ch.mon</i>	N	<i>Ch.alb.</i>	N			
16,6	83,5	30	k.A.	0	k.A.	k.A.	k.A.
20,1	44	24	65	22	0,0	-5,816	<0,001 ***
22,2	29	33	40	28	5,0	-6,645	<0,001 ***
23,7	27	35	35	24	9,0	-6,342	<0,001 ***
26,5	19	32	23	18	26,0	-5,295	<0,001 ***
30,2	16	30	19	23	92,0	-4,605	<0,001 ***
34,4	12	29	14	26	66,0	-5,243	<0,001 ***
Art	Hyperbel-Gleichung Für alle T-Ansätze		N	R ²	p-Niveau		
<i>Ch. mon.</i>	$y = 1 / (-0,052 + 0,0038x)$		213	0,952	<0,001 ***		
<i>Ch. alb.</i>	$y = 1 / (-0,0645 + 0,0039x)$		141	0,949	<0,001 ***		

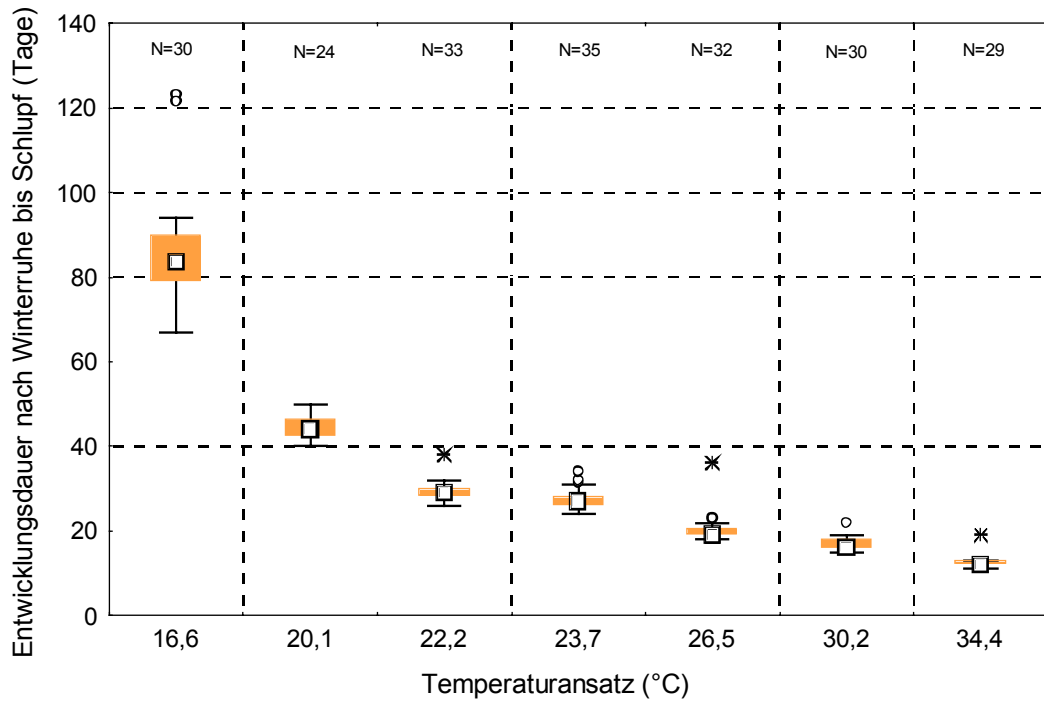


Abbildung 5.11: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur – *Chorthippus montanus* (G II), nur für Diapause-Ootheken
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tag}$: 16,6-34,4 °C

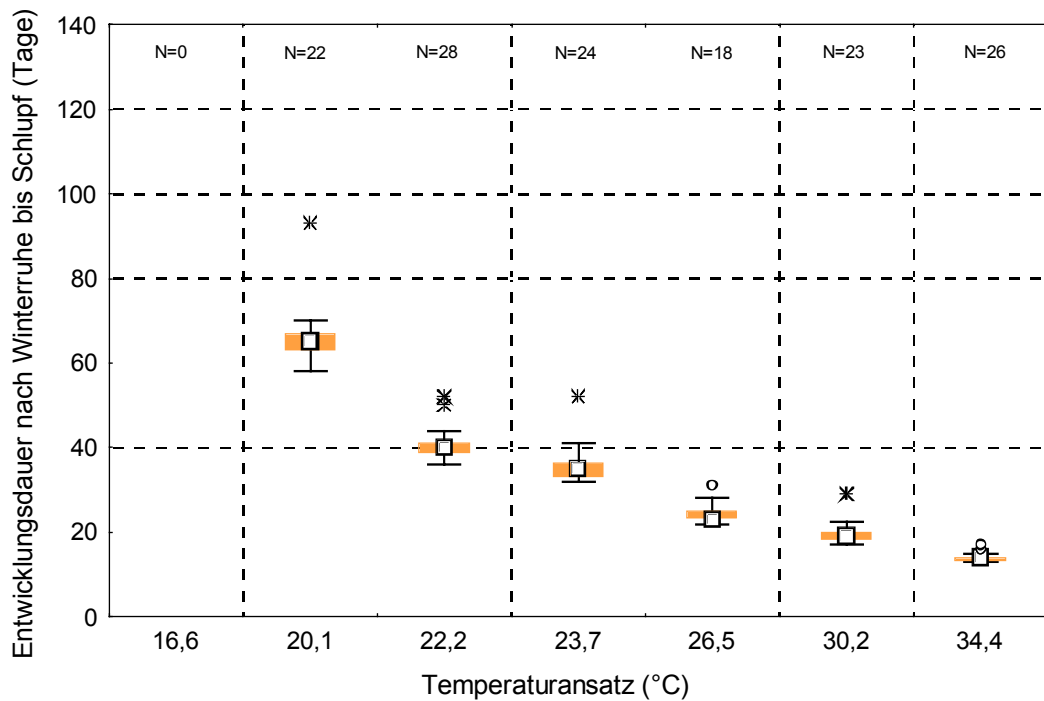


Abbildung 5.12: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur – *Chorthippus albomarginatus* (G II), nur für Diapause-Ootheken
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tag}$: 16,6-34,4 °C

5.2.2.2 Ablagetermin

Als ein weiterer Parameter wurde im Rahmen der G II-Bebrütungsversuche der Einfluss des Ablagetermins der Oothek auf die Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe untersucht. Wiederum konnte als Messgröße die Entwicklungsdauer von der Winterruhe bis zum Schlupf der Larven erhoben werden.

Grundsätzlich lässt sich feststellen, dass der Ablagetermin einen erheblichen Einfluss auf die Entwicklungsdauer nach der Winterruhe hat. Dieser Befund lässt sich durch die Ergebnisse der Varianzanalyse stützen, die bei allen Temperaturansätzen hochsignifikante Werte ergab ($p < 0,01$ bis $0,001$, vgl. Tabelle 5.11 und Tabelle 5.13).

Charakteristisch ist für alle Temperaturansätze, dass die Entwicklungsdauer der früh abgelegten Ootheken vom Ablagetermin unabhängig ist, wohingegen die Entwicklungsdauer der später abgelegten Ootheken mit voranschreitendem Ablagetermin immer weiter ansteigt (vgl. Abbildung 5.13 und Abbildung 5.15). Bei diesem Versuch lassen sich Diapause- von Non-Diapause-Ootheken unterscheiden. Der Übergang von D- zu ND-Entwicklung lässt sich in Abbildung 5.13 und 5.15 als „Knick“ in den Kurven erkennen, was sich mit dem Kruskal-Wallis-Test sowie mit dem Mann-Whitney-U-Test bestätigen lässt (Ergebnisse siehe Tabelle 5.12 und 5.14; zur Methodik siehe Kapitel 4.2.2).

Die Grenze zwischen D- und ND-Entwicklung liegt bei *Ch. montanus* zwischen der 34. und 35. AW, und bei *Ch. albomarginatus* je nach Bebrütungsansatz zwischen der 34. und 35. AW oder erst zwischen der 35. und 36. AW.

Bei *Ch. montanus* bleibt die Entwicklungsdauer der Nachwinterruhe nahezu konstant, sofern die Ootheken im Jahr davor in der in 31.-34. AW abgelegt wurden. Ab der 35. AW nimmt die Entwicklungsdauer jedoch deutlich zu. Bei allen sieben Temperaturansätzen ist dieser Anstieg von der 34. zur 35. AW signifikant ($p < 0,05$ bis $0,001$, vgl. Abbildung 5.14 a-g). Ein weniger einheitliches Bild zeigt sich bei *Ch. albomarginatus*. Bei dieser Art liegen die Werte in der 31.-34. AW, z.T. aber auch bis zur 35. AW auf einem ähnlichen Niveau, so dass der Anstieg der Entwicklungsdauer zwischen den Temperaturansätzen variiert. Bei $23,7\text{ °C}$, $26,5\text{ °C}$ und $30,2\text{ °C}$ erfolgte der Anstieg bereits von der 34. zur 35. AW ($p < 0,05$, vgl. Abbildung 5.16 d-f). Aufgrund kleiner Stichprobenzahlen in den ersten AW dieser Ansätze ergaben sich Ungenauigkeiten in der Varianzanalyse. In diesen Fällen wurde der U-Test für den direkten Vergleich der AW im „Knick“ als aussageschärfer angesehen. Bei $20,1\text{ °C}$, $22,2\text{ °C}$ und $34,4\text{ °C}$ erfolgt der signifikante Anstieg dagegen erst von der 35. zur 36. AW ($p < 0,05$ bis $0,01$, vgl. Abbildung 5.16 b,c,g). Auch bei diesem Versuch traten hin und wieder einzelne „Nachzügler“ mit deutlich verlängerter Entwicklungsdauer auf (vgl. Abbildung 5.14 a-g und Abbildung 5.16 a-g).

Abschließend wurden die Daten getrennt nach den einzelnen Ablagewochen ausgewertet. Dabei wurde für jede auswertbare Ablagewoche die Entwicklungsrate gegen den Temperaturansatz aufgetragen (vgl. Abbildung 5.17 und 5.18). Dieser Auswertungsschritt war eine Voraussetzung für die spätere Ermittlung der Entwicklungsnullpunkte (vgl. Kapitel 5.2.2.3). Die Regressionsanalyse ergibt für alle Ablagewochen (31. bis 38. AW) jeweils eine hochsignifikante lineare Regression zwischen der Entwicklungsrate der Nachwinterruhe und der Bebrütungstemperatur (*Ch. mon.*: $R^2 > 0,97$, $p < 0,001$; *Ch. alb.*: $R^2 > 0,67$, $p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.15 und 5.16). Lediglich in AW 39 bei *Ch. montanus* war die Regression „nur“ signifikant ($p < 0,05$).

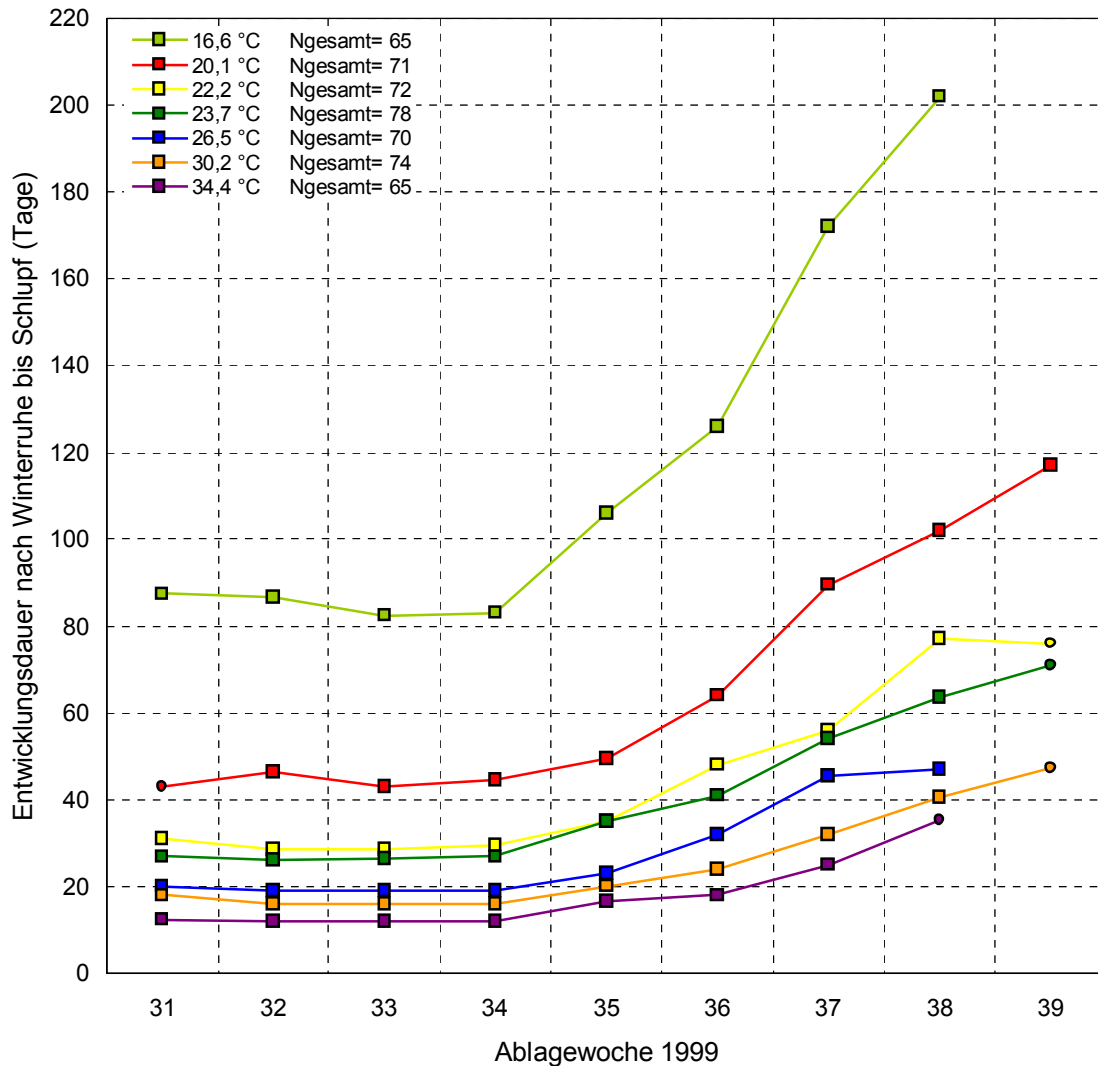


Abbildung 5.13: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin und der Bebrütungstemperatur während der Nachwinterruhe (Mediane) – *Chorthippus montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6-34,4 °C

Tabelle 5.11: Dauer der Nachwinterruhe: Mediane (Tage) und statistische Angaben zur Varianz der NWR-Dauer – *Chorthippus montanus* (G II)

Dauer der NWR bzgl. Ablagewochen 1999 (Tage)									
T (°C)	31	32	33	34	35	36	37	38	39
16,6	87,5	86,75	82,5	83	106	126	172	202	-
20,1	43	46,5	43	44,5	49,5	64	89,5	102	117
22,2	31	28,5	28,5	29,5	35	48	56	77	76
23,7	27	26	26,5	27	35	41	54	63,5	71
26,5	20	19	19	19	23	32	45,5	47	-
30,2	18	16	16	16	20	24	32	40,5	47,25
34,4	12,5	12	12	12	16,5	18	25	35,25	-

Varianz der NWR-Dauer über Ablagewochen (K-W-Test)					
T (°C)	AW	N	FG	H	p-Niveau
16,6	31-38	65	7	50,55	<0,001 ***
20,1	31-39	71	8	65,22	<0,001 ***
22,2	31-39	72	8	64,47	<0,001 ***
23,7	31-39	78	8	67,77	<0,001 ***
26,5	31-38	70	7	54,38	<0,001 ***
30,2	31-39	74	8	66,04	<0,001 ***
34,4	31-38	65	7	54,64	<0,001 ***

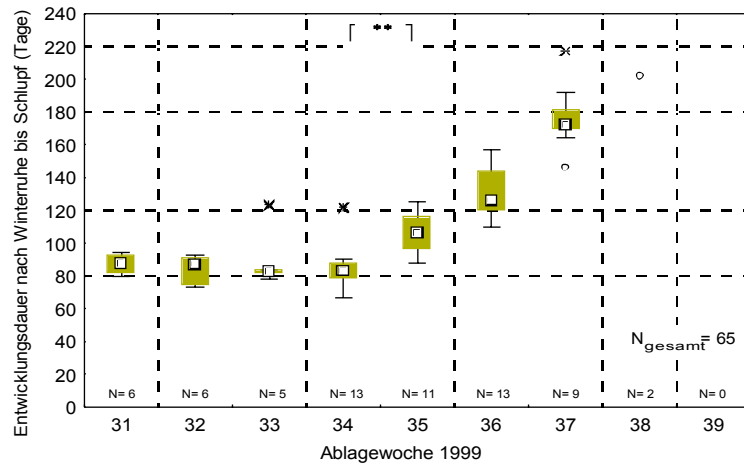


Abbildung 5.14 a: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6 °C

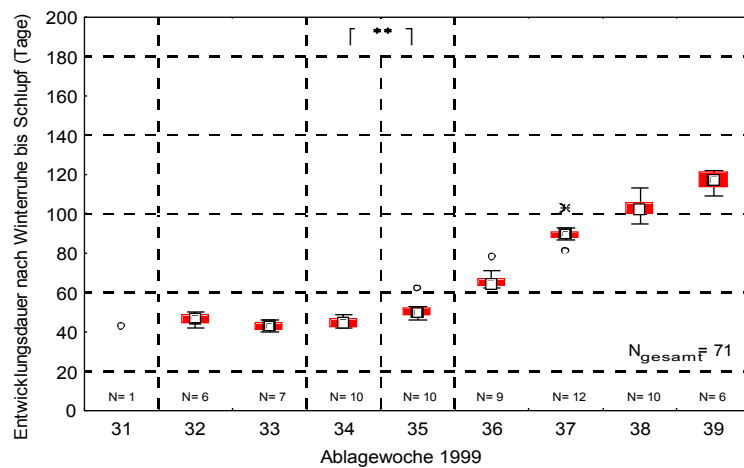


Abbildung 5.14 b: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 20,1 °C

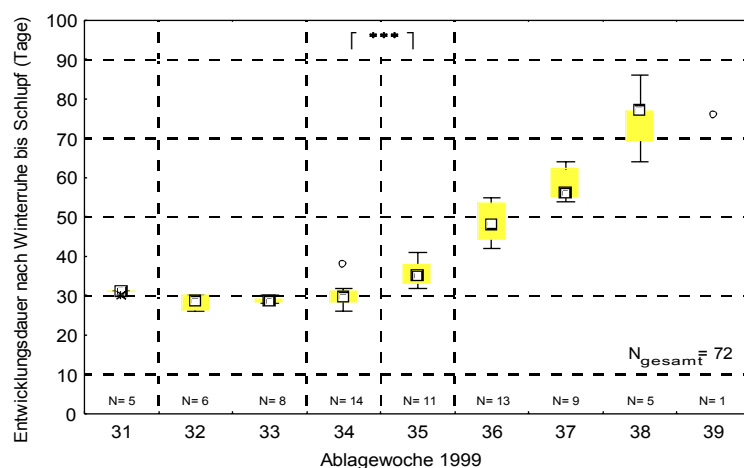


Abbildung 5.14 c: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 22,2 °C

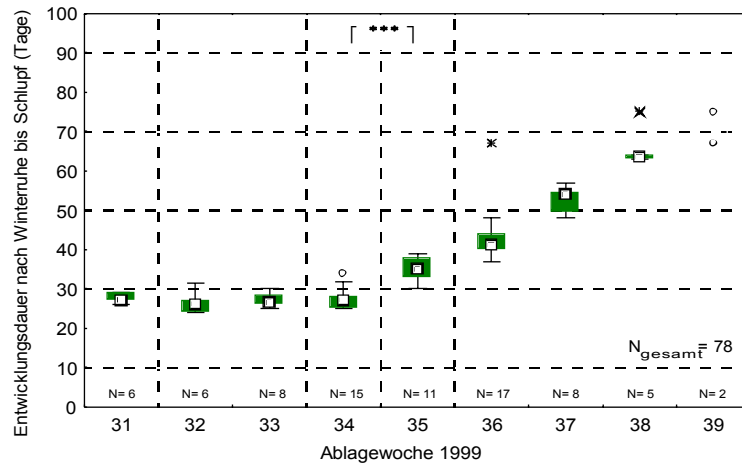


Abbildung 5.14 d: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 23,7 °C

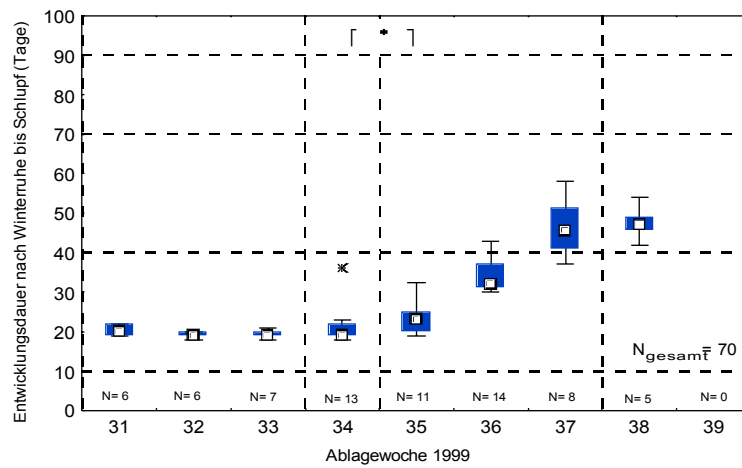


Abbildung 5.14 e: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 26,5 °C

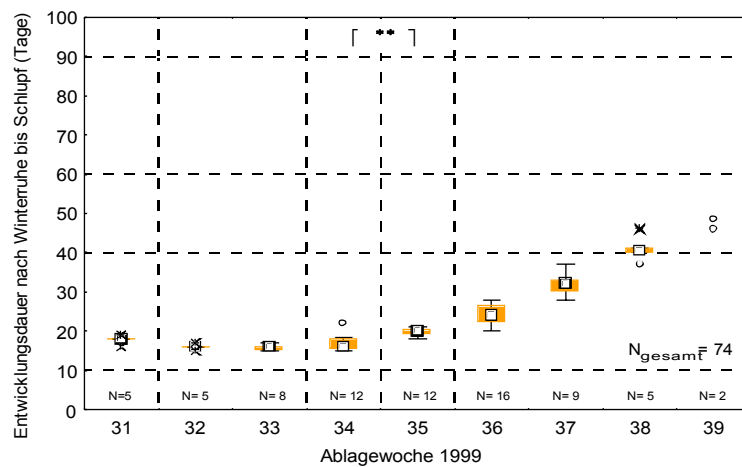


Abbildung 5.14 f: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 30,2 °C

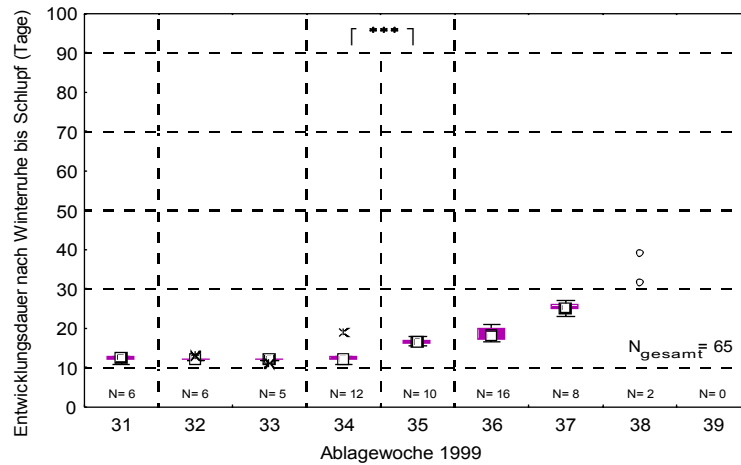


Abbildung 5.14 g: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tag}$: 34,4 °C

Tabelle 5.12: Statistische Angaben zur Varianz der Nachwinterruhe-Dauer über aufeinander folgende Ablagewochen – *Chorthippus montanus* (G II)

T(°C)	Varianz der NWR-Dauer über AW vor Anstieg (K-W-Test)				Varianz der NWR-Dauer über AW mit Anstieg (K-W-Test)				Anstieg AW 34-35 (U-Test)			
	AW	FG	H	p-Niveau	AW	FG	H	p-Niveau	AW	U	Z	p-Niveau
16,6	31-34	3	1,463	>0,5	31-35	4	14,962	=0,0048 **	34-35	15,0	-3,277	=0,0010 **
20,1	31-34	3	4,224	>0,1	31-35	4	17,126	=0,0018 **	34-35	8,5	-3,153	=0,0016 **
22,2 ¹⁾	31-34	3	9,474	=0,024 *	31-35	4	27,654	<0,001 ***	34-35	9,0	-3,744	<0,001 ***
22,2 ²⁾	32-34	2	2,386	>0,1	32-35	3	22,471	<0,001 ***				
23,7	31-34	3	2,132	>0,5	31-35	4	24,383	<0,001 ***	34-35	5,5	-4,029	<0,001 ***
26,5	31-34	3	2,616	>0,5	31-35	4	11,908	=0,018 *	34-35	32,5	-2,293	=0,022 *
30,2	31-34	3	7,398	=0,060	31-35	4	24,588	<0,001 ***	34-35	16,0	-3,268	=0,001 **
34,4	31-34	3	3,226	>0,1	31-35	4	22,665	<0,001 ***	34-35	10,0	-3,353	<0,001 ***

¹⁾: Varianz ab AW 31 berechnet

²⁾: Varianz ab AW 32 berechnet

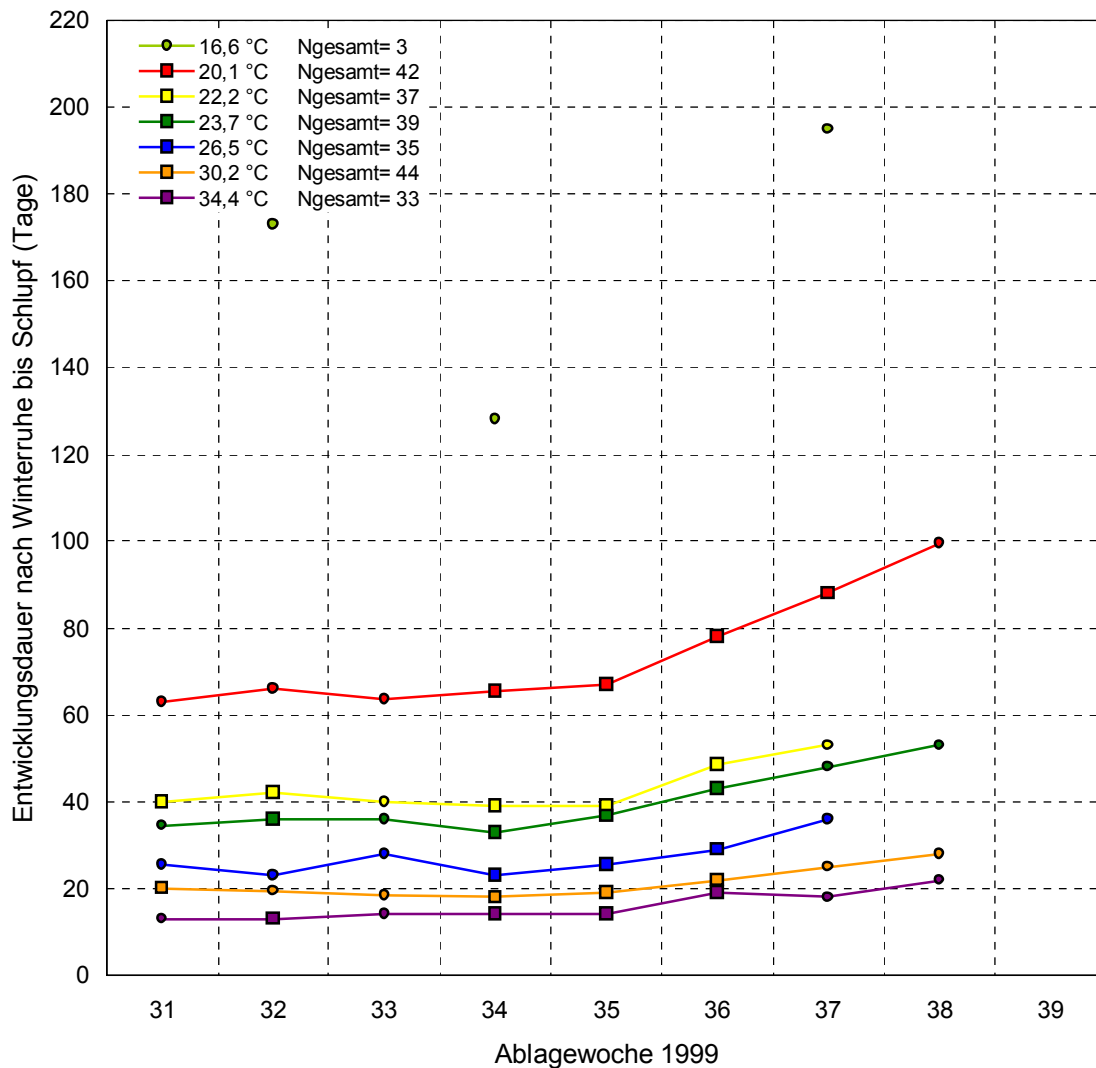


Abbildung 5.15: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin und der Bebrütungstemperatur während der Nachwinterruhe (Mediane) – *Chorthippus albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6-34,4 °C

Tabelle 5.13: Dauer der Nachwinterruhe: Mediane (Tage) und statistische Angaben zur Varianz der NWR-Dauer – *Chorthippus albomarginatus* (G II)

Dauer der NWR bzgl. Ablagewochen 1999 (Tage)									
T (°C)	31	32	33	34	35	36	37	38	39
16,6	-	173	-	128	-	-	195	-	-
20,1	63	66	63,5	65,5	67	78	88	99,5	-
22,2	40	42	40	39	39	48,5	53	-	-
23,7	34,5	36	36	33	36,75	43	48	53	-
26,5	25,5	23	28	23	25,5	29	36	-	-
30,2	20	19,5	18,5	18	19	22	25	28	-
34,4	13	13	14	14	14	19	18	22	-

Varianz der NWR-Dauer über Ablagewochen (K-W-Test)					
T (°C)	AW	N	FG	H	p-Niveau
16,6	31-39	3	k.A.	k.A.	k.A.
20,1	31-38	42	7	31,99	<0,001 ***
22,2	31-37	37	6	19,18	<0,001 ***
23,7	31-38	39	7	21,71	=0,0029 **
26,5	31-37	35	6	26,31	<0,001 ***
30,2	31-38	44	7	27,93	<0,001 ***
34,4	31-38	33	7	18,82	=0,0088 **

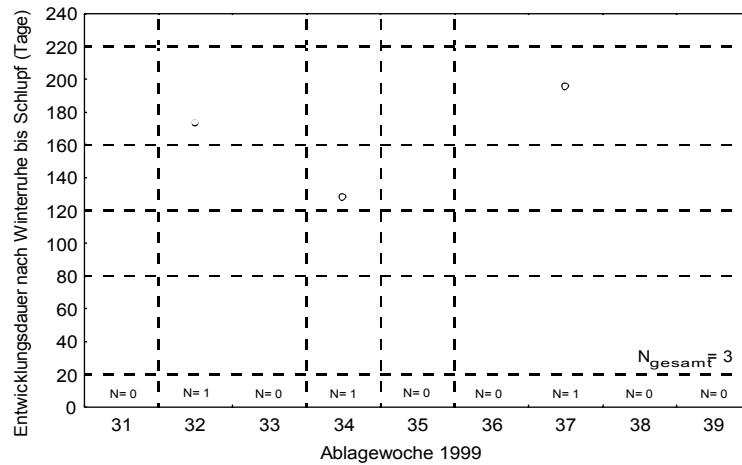


Abbildung 5.16 a: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6 °C

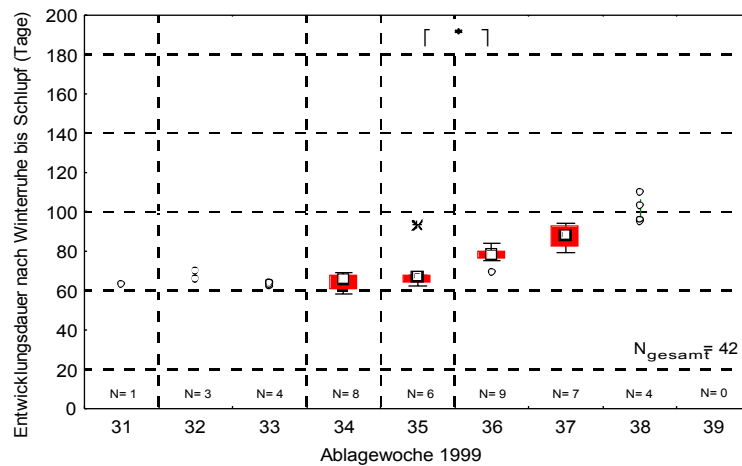


Abbildung 5.16 b: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 20,1 °C

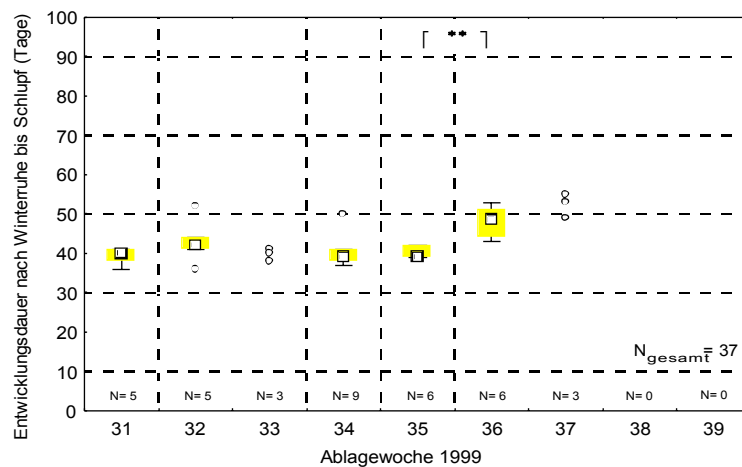


Abbildung 5.16 c: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 22,2 °C

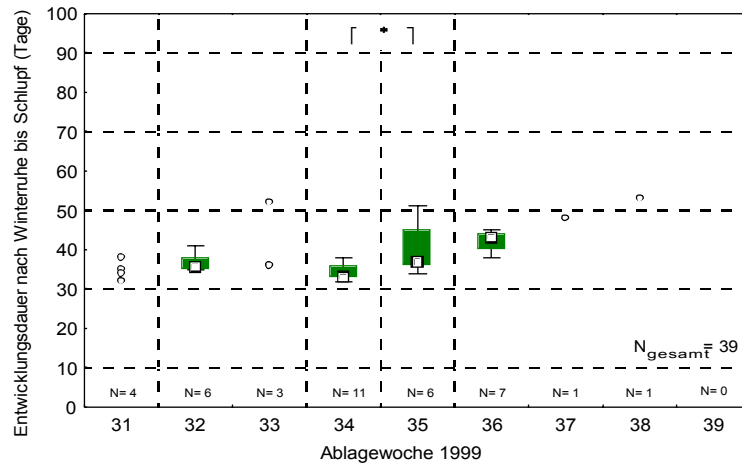


Abbildung 5.16 d: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 23,7 °C

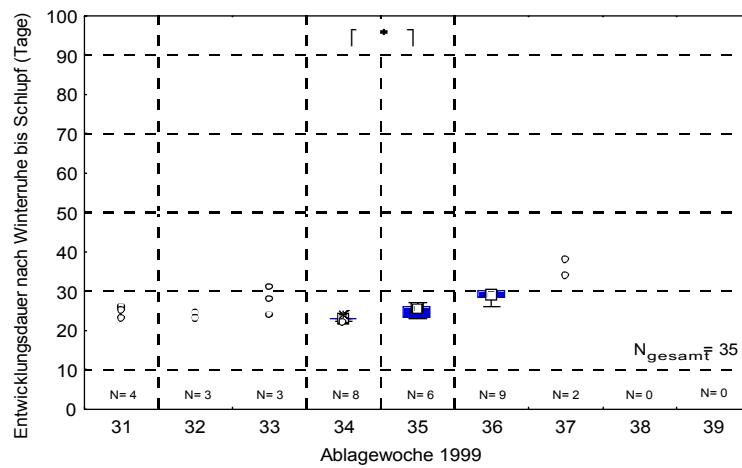


Abbildung 5.16 e: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 26,5 °C

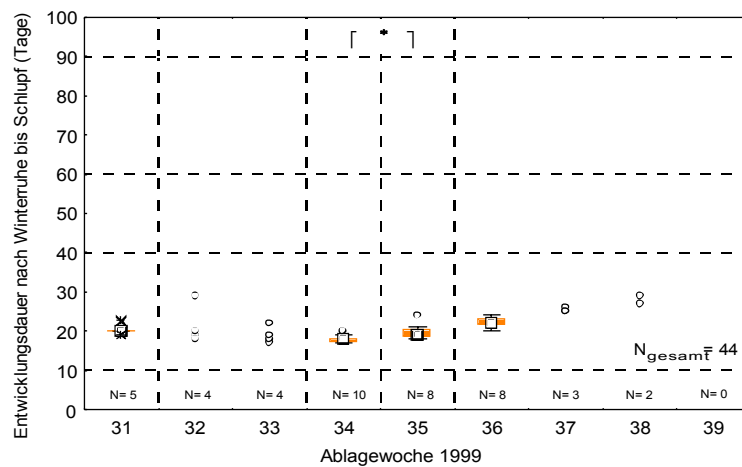


Abbildung 5.16 f: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 30,2 °C

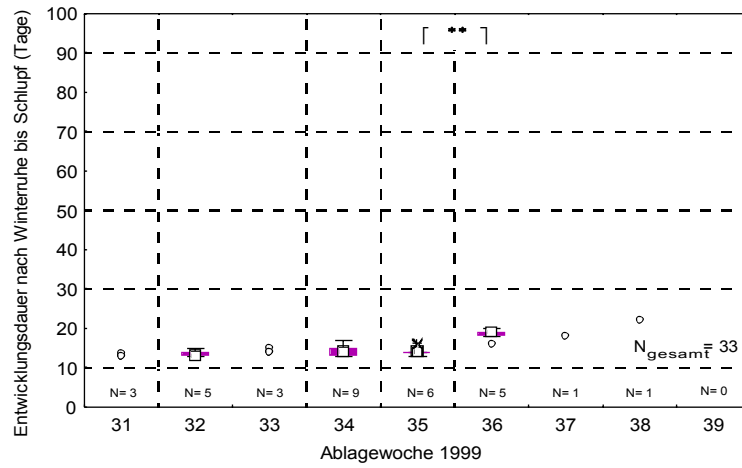


Abbildung 5.16 g: Dauer der Nachwinterruhe in Abhängigkeit vom Ablagetermin - *Ch. albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tag}$: 34,4 °C

Tabelle 5.14: Statistische Angaben zur Varianz der Nachwinterruhe-Dauer über aufeinander folgende Ablagewochen – *Chorthippus albomarginatus* (G II)

T(°C)	Varianz der NWR-Dauer über AW vor Anstieg (K-W-Test)				Varianz der NWR-Dauer über AW mit Anstieg (K-W-Test)				Anstieg AW 34/35-35/36 (U-Test)			
	AW	FG	H	p-Niveau	AW	FG	H	p-Niveau	AW	U	Z	p-Niveau
16,6		k.A.	k.A.	k.A.		k.A.	k.A.	k.A.		k.A.	k.A.	k.A.
20,1	31-35	4	4,438	>0,1	31-36	5	17,949	=0,003 **	35-36	9,0	-2,125	=0,034 *
22,2	31-35	4	2,967	>0,5	31-36	5	14,159	=0,015 *	35-36	0,0	-2,945	=0,003 **
23,7	31-34	3	6,583	=0,087	31-35	4	9,240	=0,055	34-35	10,5	-2,297	=0,022 *
23,7 ¹⁾					31-36	5	18,338	=0,0026 **				
26,5	31-34	3	10,040	=0,018 *	31-35	4	11,979	=0,018 *	34-35	7,0	-2,195	=0,028 *
30,2	31-34	3	9,347	=0,025 *	31-35	4	11,276	=0,023 *	34-35	13,0	-2,471	=0,013 *
34,4	31-35	4	4,307	>0,1	31-36	5	15,069	=0,010 **	35-36	0,5	-2,684	=0,008 **

¹⁾: Varianz bis AW 36 berechnet

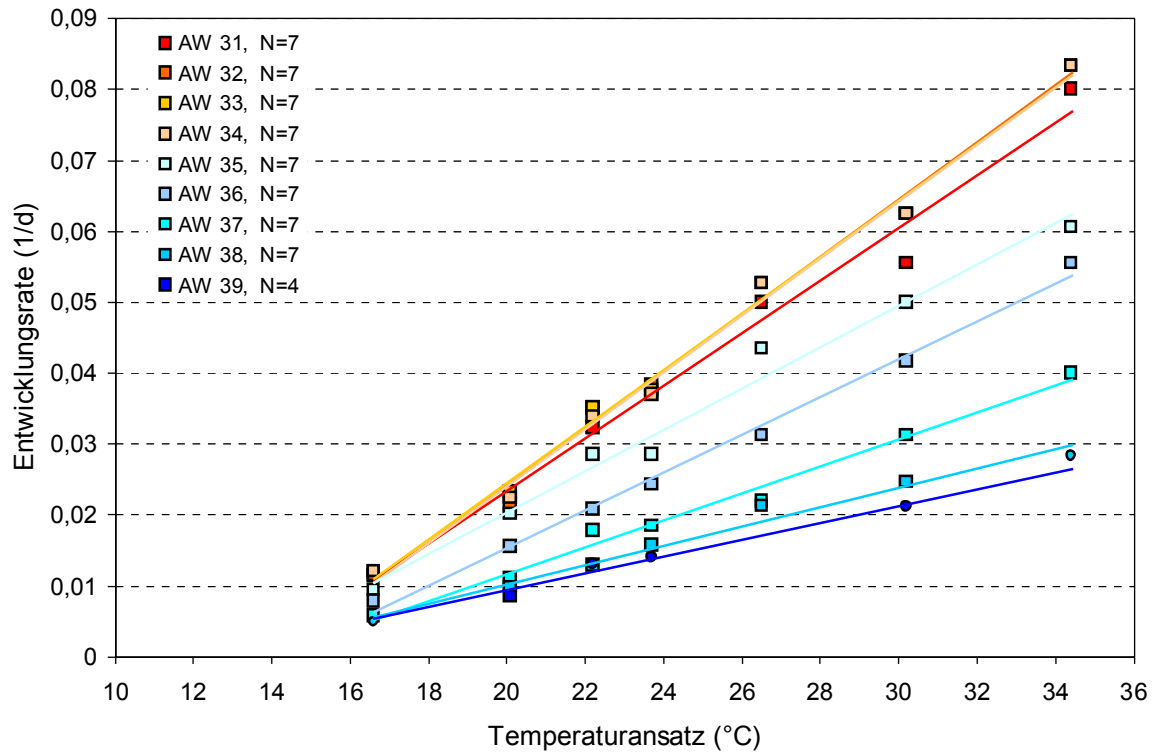


Abbildung 5.17: Entwicklungsrate der Nachwinterruhe (bis Schlupf) in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur und dem Ablagetermin im Jahr 1999 – *Chorthippus montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6-34,4 °C

Tabelle 5.15: Statistische Angaben zu den Entwicklungsraten der Nachwinterruhe (bis Schlupf) für die einzelnen Ablagewochen 1999 (Regressionsanalyse) – *Chorthippus montanus* (G II)

AW 1999	Geradengleichung	N	FG	R ²	F	p-Niveau	Beta
31	$y = 0,0037x - 0,0506$	7	5	0,981	306,33	<0,001 ***	0,992
32	$y = 0,004x - 0,0565$	7	5	0,990	616,14	<0,001 ***	0,996
33	$y = 0,004x - 0,0549$	7	5	0,992	742,15	<0,001 ***	0,997
34	$y = 0,004x - 0,0562$	7	5	0,991	693,62	<0,001 ***	0,996
35	$y = 0,0029x - 0,0378$	7	5	0,980	297,65	<0,001 ***	0,992
36	$y = 0,0027x - 0,0378$	7	5	0,993	812,16	<0,001 ***	0,997
37	$y = 0,0019x - 0,0262$	7	5	0,985	402,55	<0,001 ***	0,994
38	$y = 0,0014x - 0,017$	7	5	0,976	249,52	<0,001 ***	0,990
39	$y = 0,0012x - 0,0141$	4	2	0,955	64,46	<0,05 *	0,985

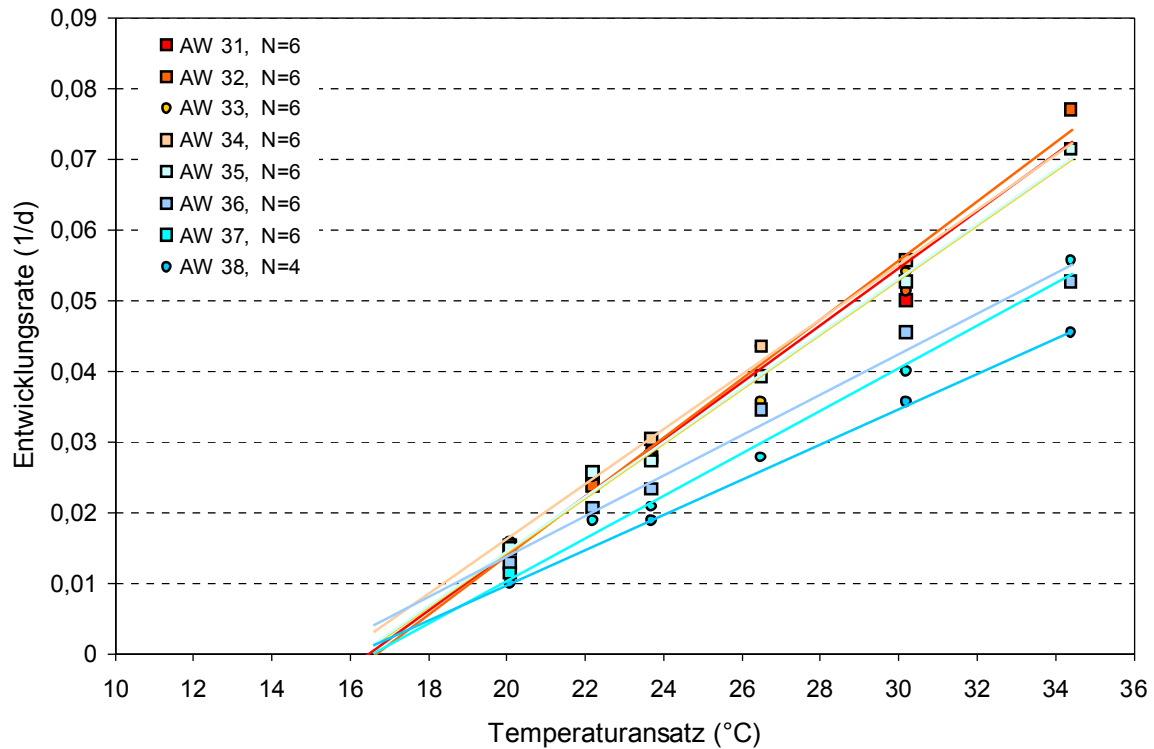


Abbildung 5.18: Entwicklungsrate der Nachwinterruhe (bis Schlupf) in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur und dem Ablagetermin im Jahr 1999 – *Chorthippus albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6-34,4 °C

Tabelle 5.16: Statistische Angaben zu den Entwicklungsraten der Nachwinterruhe (bis Schlupf) für die einzelnen Ablagewochen 1999 (Regressionsanalyse) – *Chorthippus albomarginatus* (G II)

AW 1999	Geradengleichung	N	FG	R ²	F	p-Niveau	Beta
31	$y = 0,004x - 0,0665$	6	4	0,970	164,81	<0,001 ***	0,988
32 ¹⁾	$y = 0,0042x - 0,0695$	6	4	0,978	220,32	<0,001 ***	0,991
33	$y = 0,0039x - 0,0627$	6	4	0,989	376,17	<0,001 ***	0,995
34 ¹⁾	$y = 0,0039x - 0,06126$	6	4	0,996	1179,265	<0,001 ***	0,998
35	$y = 0,0039x - 0,0624$	6	4	0,993	660,09	<0,001 ***	0,997
36	$y = 0,0029x - 0,0433$	6	4	0,980	242,95	<0,001 ***	0,992
37 ¹⁾	$y = 0,003x - 0,0498$	6	4	0,987	380,62	<0,001 ***	0,995
38	$y = 0,0025x - 0,0401$	4	2	0,999	4836,31	<0,001 ***	1,0
39	k.A.	–	–	–	–	–	–

¹⁾: 16,6 °C nicht ausgewertet bei Geradengleichung und t_0

5.2.2.3 Entwicklungsnullpunkt, Temperatursumme, Q_{10} -Wert der Nachwinterruhe

Für beide Arten lassen sich der Entwicklungsnullpunkt t_0 , die Temperatursumme K sowie der Q_{10} -Wert für die Embryonalentwicklung der Nachwinterruhe errechnen. Berechnet wurden diese Werte aus der mittleren Entwicklungsdauer bis zum Larvenschlupf (vgl. Kapitel 5.2.2.1 und 5.2.2.2, zur Methodik siehe Kapitel 4.2.5) und zum Vergleich auch über die Entwicklungsraten (EntwRa) mit einer Regressionsanalyse (vgl. Kapitel 5.2.2.2; vgl. Tabelle 5.15 und 5.16).

Der Entwicklungsnullpunkt $t_{0(NWR)}$ liegt bei *Ch. montanus* zwischen 13,2-13,8 °C bzw. zwischen 12,1-14,1 °C (EntwRa). Für die Diapause-Ootheken konnte ein $t_{0(NWR)}$ von 13,7 °C ermittelt werden (vgl. Tabelle 5.17). Bei *Ch. albomarginatus* liegt $t_{0(NWR)}$ deutlich höher zwischen 15,6-16,4 °C bzw. zwischen 14,9-16,6 °C (EntwRa) und für die Diapause-Ootheken bei 16,0 °C. Die Temperatursumme $K_{(NWR)}$ der 31.-34. AW liegt bei *Ch. montanus* zwischen 123,4-132,8 Kd bzw. 121,7-132,1 Kd (EntwRa). Bei *Ch. albomarginatus* liegt $K_{(NWR)}$ auf einem ähnlichen Niveau zwischen 121,3-137,1 Kd bzw. 118,1-130,7 Kd (EntwRa). Mit fortschreitendem Ablagetermin zeigt sich bei beiden Arten ein Anstieg der zum Larvenschlupf erforderlichen Temperatursumme. Bei *Ch. montanus* steigt die Temperatursumme ab der 35. AW bis zur 38. AW von 202,9 Kd auf 344,5 Kd bzw. von 174,9 Kd auf 387,2 Kd (EntwRa) kontinuierlich an. Bei *Ch. albomarginatus* erfolgt der Anstieg der Temperatursumme erst ab der 36. AW bis auf einen Maximalwert von 201,0 Kd bzw. 202,0 Kd (EntwRa) in der 38. AW. Der $Q_{10(NWR)}$ liegt bei *Ch. montanus* im Temperaturbereich von 23,7-34,4 °C mit 2,28 deutlich unter dem von *Ch. albomarginatus* mit 2,67.

Tabelle 5.17: Entwicklungsnullpunkte, Temperatursummen und Q_{10} -Werte der Nachwinterruhe bis zum Schlupf (G II) –

a.) *Chorthippus montanus*

	Ablagewoche 1999								
	31	32	33	34	35	36	37	38	39
t_0 (°C) ¹⁾	13,6	13,7	13,6	13,8	13,3	13,7	13,6	13,2	–
K (Kd) ¹⁾	132,8	123,9	124,6	123,4	168,8	202,9	266,0	344,5	–
t_0 (°C) ²⁾	13,7	14,1	13,7	14,1	13,0	14,0	13,8	12,1	–
K (Kd) ²⁾	132,1	121,7	124,1	122,1	174,9	195,2	262,6	387,2	–
t_0 (°C) ³⁾	13,7								
K (Kd) ³⁾	124,3								
Q_{10} (23,7-34,4 °C) ³⁾	2,28								

b.) *Chorthippus albomarginatus*

	Ablagewoche 1999								
	31	32	33	34	35	36	37	38	39
t_0 (°C) ¹⁾	15,7	16,4	15,9	15,9	16,2	15,6	16,1	16,1	–
K (Kd) ¹⁾	137,1	121,3	131,8	128,7	131,7	168,0	176,3	201,0	–
t_0 (°C) ²⁾	16,6	16,5	16,1	15,7	16,0	14,9	16,6	16,0	–
K (Kd) ²⁾	118,8	119,3	129,5	130,7	134,4	180,6	165,1	202,0	–
t_0 (°C) ³⁾	16,0								
K (Kd) ³⁾	131,4								
Q_{10} (23,7-34,4 °C) ³⁾	2,67								

¹⁾ berechnet aus Median der Entwicklungsdauer aus Tabelle 5.11 und 5.13;

²⁾ berechnet aus Geradengleichungen (Entwicklungsraten) aus Tabelle 5.15 und 5.16

³⁾ berechnet nur für Diapause-Ootheken aus Median der Entwicklungsdauer aus Tabelle 5.10

5.2.3 Subitanentwicklung

5.2.3.1 Entwicklungsdauer bis zum Schlupf

Bezüglich der Subitanentwicklung wurde mit einem Teil der G III-Ootheken sowie mit den G IV-Ootheken der Einfluss der Bebrütungstemperatur auf diesen Entwicklungstyp untersucht. Als Messgröße ließ sich die Entwicklungsdauer von der Ablage bis zum Schlupf der Larven feststellen. Dieser Teil der Auswertung wurde nur für *Ch. montanus* durchgeführt, da bei *Ch. albomarginatus* in keiner Generation Subitanentwicklung auftrat.

Grundsätzlich kann für die Subitanentwicklung festgestellt werden, dass mit einem Anstieg der Bebrütungstemperatur die Entwicklungsdauer abnimmt (vgl. Abbildung 5.19). Die mittlere Entwicklungsdauer bis zum Schlupf nimmt von 88,5 Tage bei 23,7 °C über 76 Tage bei 26,5 °C und 52 Tage bei 30,2 °C auf 42 Tage bei 34,4 °C ab.

Diese Ergebnisse können als Gesamtentwicklungsdauer angesehen werden und lassen sich den Ergebnissen der Vor- und Nachwinterruhe direkt gegenüberstellen (Ablage bis Diapause vgl. Kapitel 5.2.1.2; Diapause bis Schlupf vgl. Kapitel 5.2.2.1). Dabei wird deutlich, dass in der Summe der beiden Einzelschritte (VWR+NWR) die Diapause-Entwicklung etwa genauso lange dauert wie die Subitanentwicklung. In der Summe dauert die Diapause-Entwicklung 83 Tage (56+27 Tage) bei 23,7 °C, 50 Tage (34+16 Tage) bei 30,2 °C und 40,5 Tage (28,5+12 Tage) bei 34,4 °C.

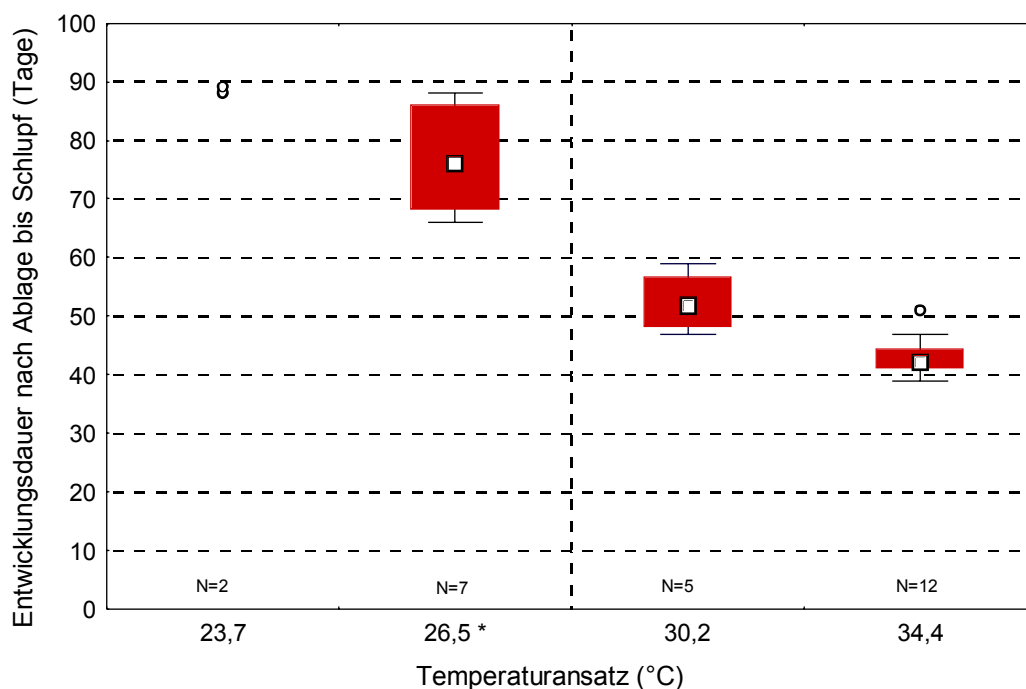


Abbildung 5.19: Dauer der Subitanentwicklung in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur (T_{tags} : 23,7-34,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12) – *Chorthippus montanus* (G III) *) Ootheken von macropterer Morphe abgelegt

Die zuvor genannten Ergebnisse gelten für Versuche mit einer Thermoperiode im 12-Stunden-Rhythmus (T_{tags} : 23,7-34,4 °C; T_{nachts} : 5-6 °C; LD 12:12). Bei Dauerbebrütung der Ootheken ohne Thermoperiode ($T_{\text{tags/nachts}}$: 30,4 °C; LD 12:12) beträgt die mittlere Entwicklungsdauer bis zum Schlupf der Subitanlarven 28 Tage und die Entwicklungsdauer der Diapauselarven (nur NWR) 12 Tage (vgl. Abbildung 5.20).

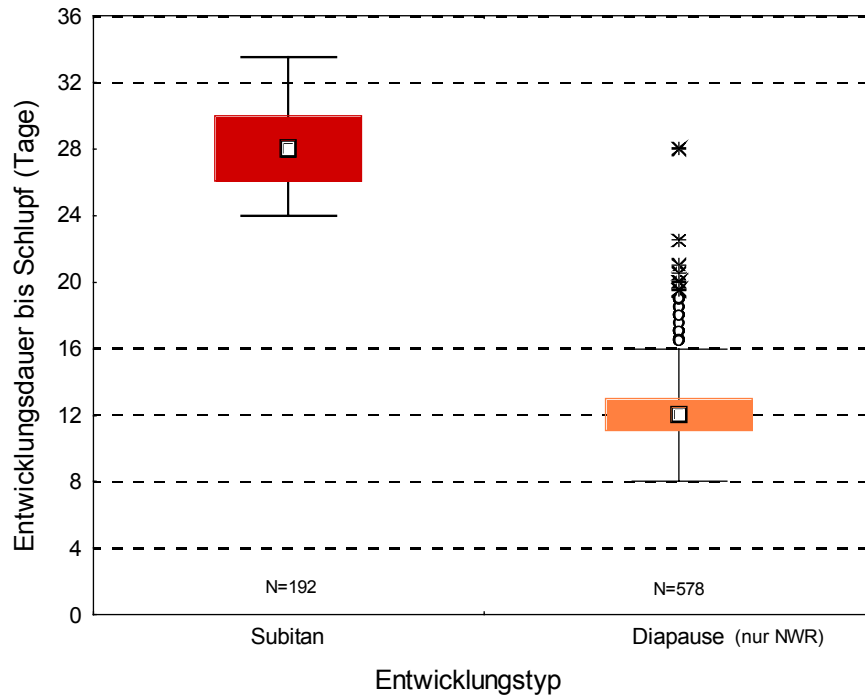


Abbildung 5.20: Dauer der Subitanentwicklung sowie der Nachwinterruhe bei Diapause-Entwicklung (Dauerbebrütung bei 30,4 °C) (T_{tags} : 30,4 °C; T_{nachts} : 30,4 °C; LD 12:12) – *Chorthippus montanus* (G IV)

5.2.3.2 Entwicklungsnullpunkt, Temperatursumme, Q_{10} -Wert der Subitanentwicklung

Für die Subitanentwicklung von *Ch. montanus* lassen sich aus der Entwicklungsdauer der Entwicklungsnullpunkt t_0 , die Temperatursumme K sowie der Q_{10} -Wert errechnen.

Der Entwicklungsnullpunkt $t_{0(\text{SUB})}$ für die gesamte Subitanentwicklung liegt bei *Ch. montanus* bei 14,2 °C (vgl. Tabelle 5.18). Die dabei erforderliche Temperatursumme $K_{(\text{SUB})}$ beträgt 421,1 Kd. Der $Q_{10(\text{SUB})}$ liegt im Temperaturbereich von 23,7-34,4 °C bei 2,01.

Tabelle 5.18: Entwicklungsnullpunkt, Temperatursumme und Q_{10} -Wert für die Subitanentwicklung – *Chorthippus montanus* (G III)

Methode	Entwicklungsdauer (Tage) bei T-Ansatz (°C)				t_0 (°C)	K (Kd)	Q_{10} (23,7-34,4 °C)
	23,7	26,5 ²⁾	30,2	34,4			
Entwicklungsdauer bis Schlupf (Schlupfversuch) ¹⁾	88,5	76	52	42	14,2	421,1	2,01

¹⁾ aus Abbildung 5.19; ²⁾ Ootheken von macropterer Morphe abgelegt

5.2.4 Überliegen

Mit den G II-Ootheken ließ sich auch der Einfluss des Ablagetermins sowie der Einfluss der Bebrütungstemperatur der Nachwinterruhe auf das Überliegen von Embryonen untersuchen. Diapause-Embryonen, die nach dem Ende der zweiten Bebrütungsphase (Nachwinterruhe) nachgewiesen werden konnten, wurden als Überlieger gewertet (vgl. Kapitel 4.2.4). Bei dieser Auswertung wurde für jede Oothek der prozentuale Restanteil Diapause-Embryonen bestimmt (=Überlieger-Anteil).

Nur bei *Ch. montanus* zeigt sich ein Einfluss des Ablagetermins und der Bebrütungstemperatur (NWR) auf den Überlieger-Anteil. Allein bei den spät abgelegten Ootheken (ab 37. AW), die nach der Winterruhe bei niedrigen Temperaturen bebrütet wurden (16,6 °C und 20,1 °C), lässt sich eine signifikante Zunahme des Anteils feststellen ($p < 0,05$ bis $0,01$, vgl. Abbildung 5.21 und 5.22). Bezogen auf alle befruchteten Eier steigt der Anteil bei 20,1 °C von 6,3% (38. AW) auf 32,5% (39. AW) und bei 16,6 °C sogar von 50% (37. AW) auf 100% (38. AW). Bei allen anderen Temperaturansätzen und Ablagewochen traten dagegen nahezu keine Überlieger auf (Median 0%). Um zu überprüfen, ob vermeintliche „Überlieger“ nach einer zweiten Winterruhe überhaupt schlüpfen würden, wurden vier einzelne Ootheken von *Ch. montanus* exemplarisch ein drittes Mal bebrütet. In einem Fall gelang es zwei Überlieger-Larven erfolgreich zu schlüpfen (2. März 2001: 2 L I-Larven).

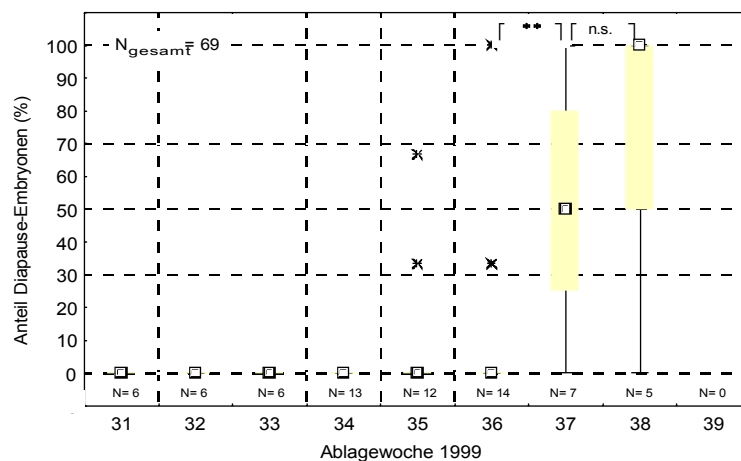


Abbildung 5.21: Restanteil Diapause-Embryonen (=Überlieger) innerhalb der Ootheken in Abhängigkeit vom Ablagetermin (Basis für %-Anteil: befruchtete Eier) – *Chorthippus montanus* (G II) $T_{\text{vor Winterruhe}}$ Außenvoliere; $T_{\text{nach Winterruhe}}$ 16,6°C

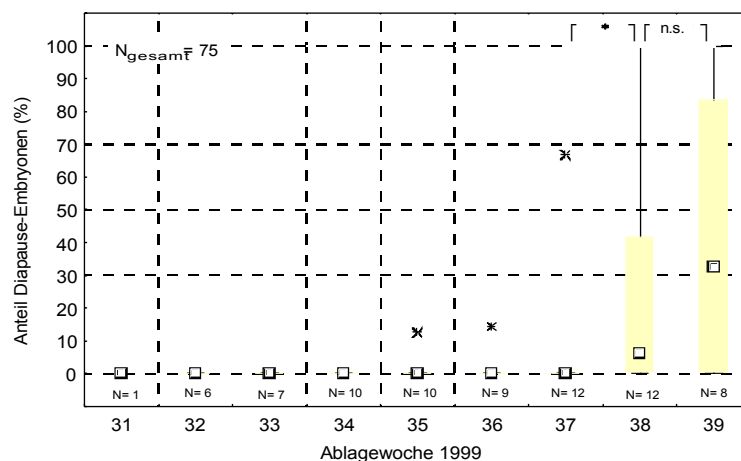


Abbildung 5.22: Restanteil Diapause-Embryonen (=Überlieger) innerhalb der Ootheken in Abhängigkeit vom Ablagetermin (Basis für %-Anteil: befruchtete Eier) – *Chorthippus montanus* (G II) $T_{\text{vor Winterruhe}}$ Außenvoliere; $T_{\text{nach Winterruhe}}$ 20,1°C

5.3 Larvenschlupf

5.3.1 Schlupferfolg

5.3.1.1 Bebrütungstemperatur

Im Rahmen der G II-Versuche wurde der Einfluss der Bebrütungstemperatur der Nachwinterruhe auf den Schlupferfolg untersucht. Als Vergleichsgröße konnte nach Präparation der Eier der prozentuale Anteil geschlüpfter Larven pro Oothek bestimmt werden. Die Auswertung wurde zunächst nur mit Diapause-Ootheken vorgenommen, um den Einfluss des Entwicklungstyps (D/ND) auszuschließen.

Grundsätzlich lässt sich im vorgegebenen Temperaturspektrum von 16,6-34,4 °C nur im kältesten Temperaturansatz bei *Ch. albomarginatus* ein Einfluss der Bebrütungstemperatur (NWR) auf den Schlupferfolg feststellen. Bezogen auf alle befruchteten Eier beträgt die Schlupfrate von *Ch. albomarginatus* bei 16,6 °C im Median 0%. Ansonsten liegt die mittlere Schlupfrate bei allen anderen Temperaturansätzen bei 100% ($p > 0,1$ ohne 16,6 °C, vgl. Tabelle 5.19 b). Im Vergleich dazu beträgt die mittlere Schlupfrate von *Ch. montanus* bei allen Temperaturansätzen stets 100% ($p > 0,5$, vgl. Tabelle 5.19 a).

Deutlich anders stellen sich die Verhältnisse dar, wenn die Schlupfrate, wie bei anderen Untersuchungen üblich, auf alle abgelegten Eier pro Oothek bezogen wird. In diesem Fall liegt die Schlupfrate bei *Ch. albomarginatus* – abgesehen vom 16,6 °C-Ansatz (0%) – im Median zwischen 65,7% und 87,5% ($p > 0,1$ ohne 16,6 °C, vgl. Tabelle 5.19 b). Bei *Ch. montanus* schwankt die Schlupfrate im Median zwischen 73,2% und 100% ($p < 0,05$, vgl. Tabelle 5.19 a). Bei der Beurteilung dieser Ergebnisse ist zu berücksichtigen, dass die Zusammensetzung der sieben Temperaturansätze bezüglich der Gelegegrößen (N Eier/Oothek) bei *Ch. albomarginatus* Unterschiede aufweist ($p < 0,05$, vgl. Tabelle 5.19 b). Bei großen Gelegen macht eine einzelne Larve einen geringeren %-Anteil aus, als bei kleinen Gelegen.

Tabelle 5.19: Statistische Angaben zum Schlupferfolg innerhalb von Diapause-Ootheken (bzgl. befruchteter und abgelegter Eier) (G II) –

a.) *Chorthippus montanus*

	Temperaturansatz						
	16,6°C	20,1°C	22,2°C	23,7°C	26,5°C	30,2°C	34,4°C
N Ootheken	36	29	37	36	33	35	36
MEDIAN N Eier	7	7	7	7	7	7	7
Varianz N Eier	N= 242; FG 6; H=6,99; p=0,321 n.s.						
a.) MEDIAN % Schlupf	100	100	100	100	100	100	100
b.) MEDIAN % Schlupf	82,9	83,3	80,0	100	87,5	85,7	73,2
Varianz des Schlupferfolgs (%) über T-Ansätze (K-W-Test)							
T-Ansätze (°C)	N	FG	H	p-Niveau			
a.) 16,6 – 34,4	216	6	3,32	>0,5			
b.) 16,6 – 34,4	242	6	16,47	=0,0114 *			

b.) *Chorthippus albomarginatus*

	Temperaturansatz						
	16,6°C	20,1°C	22,2°C	23,7°C	26,5°C	30,2°C	34,4°C
N Ootheken	28	25	34	29	28	29	36
MEDIAN N Eier	6,5	7	7	8	6,5	7	6
Varianz N Eier	N= 209; FG 6; H=16,79; p=0,0101 *						
a.) MEDIAN % Schlupf	0	100	100	100	100	100	100
b.) MEDIAN % Schlupf	0	85,7	71,4	87,5	65,7	71,4	75
Varianz des Schlupferfolgs (%) über T-Ansätze (K-W-Test)							
T-Ansätze (°C)	N	FG	H	p-Niveau			
a.) 20,1 – 34,4	148	5	9,12	>0,1			
b.) 20,1 – 34,4	181	5	4,43	>0,1			

a.) Basis: befruchtete Eier b.) Basis: abgelegte Eier ⁰⁾Ausreißer-Werte in Klammern

5.3.1.2 Entwicklungstyp

Als eine weitere Einflussgröße auf den Schlupferfolg ließ sich der Entwicklungstyp (D/ND) untersuchen. Wiederum diente der prozentuale Anteil geschlüpfter Larven pro Oothek als Vergleichsgröße.

Zwischen den Diapause- und Non-Diapause-Ootheken konnte kein systematischer Unterschied im Schlupferfolg festgestellt werden ($p > 0,1$, vgl. Tabelle 5.20). Bezogen auf alle befruchteten Eier beträgt die mittlere Schlupfrate von *Ch. albomarginatus* bei 16,6 °C sowohl bei D- als auch bei ND-Ootheken gleichermaßen 0%. Ansonsten liegt die mittlere Schlupfrate in allen anderen Vergleichsgruppen bei 100%. Ebenso beträgt die Schlupfrate von *Ch. montanus* bei D- und ND-Ootheken stets 100%.

Wiederum stellen sich Verhältnisse deutlich anders dar, wenn die Schlupfrate auf alle abgelegten Eier pro Oothek bezogen wird. Bei *Ch. albomarginatus* lässt sich nun bei 26,5 °C und 30,2 °C ein signifikant höherer Schlupferfolg der ND-Ootheken feststellen ($p < 0,05$, vgl. Abbildung 5.24). In den anderen Ansätzen unterscheidet sich der Schlupferfolg zwischen D- und ND-Ootheken dagegen nicht signifikant ($p > 0,05$, vgl. Tabelle 5.20 b). Bei *Ch. montanus* ist der Schlupferfolg der ND-Ootheken bei 30,2 °C signifikant höher ($p < 0,05$, vgl. Abbildung 5.23). Ansonsten unterscheidet sich der Schlupferfolg zwischen D- und ND-Ootheken in allen anderen Ansätzen nicht signifikant ($p > 0,05$, vgl. Tabelle 5.20 a). Bei der Beurteilung dieser Ergebnisse ist auch hier zu berücksichtigen, dass die Zusammensetzung der sieben Temperatursätze bezüglich der Gelegegrößen (N Eier/Oothek) z.T. signifikante Unterschiede erkennen ließ ($p < 0,05$, vgl. Tabelle 5.20). Dabei zeichneten sich die ND-Ootheken jeweils durch geringere Eizahlen aus.

Tabelle 5.20: Statistische Angaben zum Schlupferfolg innerhalb von Diapause- und Non-Diapause-Ootheken (bzgl. befruchteter und abgelegter Eier) (G II) –

a.) *Chorthippus montanus*

	Temperatursatz													
	16,6°C		20,1°C		22,2°C		23,7°C		26,5°C		30,2°C		34,4°C	
	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND
N Ootheken	36	47	29	55	37	43	36	46	33	44	35	46	36	43
MEDIAN N Eier	7	7	7	7	7	7	7	6	7	6	7	7	7	6
p-Niveau (U-Test)	P=0,509		P=0,819		P=0,316		P=0,002 **		P=0,002 **		P=0,867		P=0,488	
MEDIAN % Schlupf (Befruchtete Eier)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
p-Niveau (U-Test)	P>0,1		P>0,1		P>0,1		P>0,1		P>0,5		P>0,1		P>0,1	
MEDIAN % Schlupf (Abgelegte Eier)	82,9	50,0	83,3	83,3	80,0	85,7	100	100	87,5	100	85,7	100	73,2	85,7
p-Niveau (U-Test)	P>0,1		P>0,5		P>0,5		P>0,1		P>0,5		P=0,014 *		P=0,074	

b.) *Chorthippus albomarginatus*

	Temperatursatz													
	16,6°C		20,1°C		22,2°C		23,7°C		26,5°C		30,2°C		34,4°C	
	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND
N Ootheken	28	21	25	23	34	12	29	20	28	19	29	22	36	12
MEDIAN N Eier	6,5	5	7	6	7	4,5	8	6	6,5	6	7	6	6	4
p-Niveau (U-Test)	P=0,001 **		P=0,0099 **		P=0,000 ***		P=0,000 ***		P=0,063		P=0,055		P=0,009 **	
MEDIAN % Schlupf (Befruchtete Eier)	0	0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
p-Niveau (U-Test)	P>0,5		P>0,5		P>0,5		P>0,1		P>0,1		P>0,5		P>0,1	
MEDIAN % Schlupf (Abgelegte Eier)	0	0	85,7	85,7	71,4	70	87,5	66,7	65,7	100	71,4	100	75	45
p-Niveau (U-Test)	P>0,5		P>0,5		P>0,5		P>0,1		P=0,029 *		P=0,023 *		P>0,1	

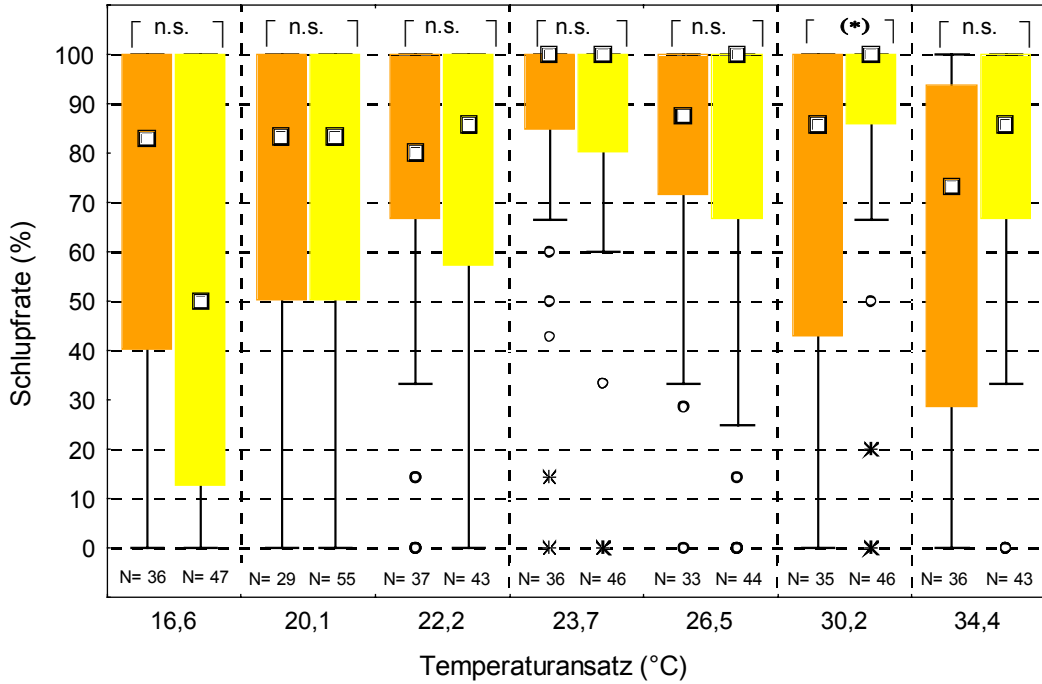


Abbildung 5.23: Schlupferfolg innerhalb von Diapause- und Non-Diapause-Ootheken in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur – *Chorthippus montanus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6-34,4 °C

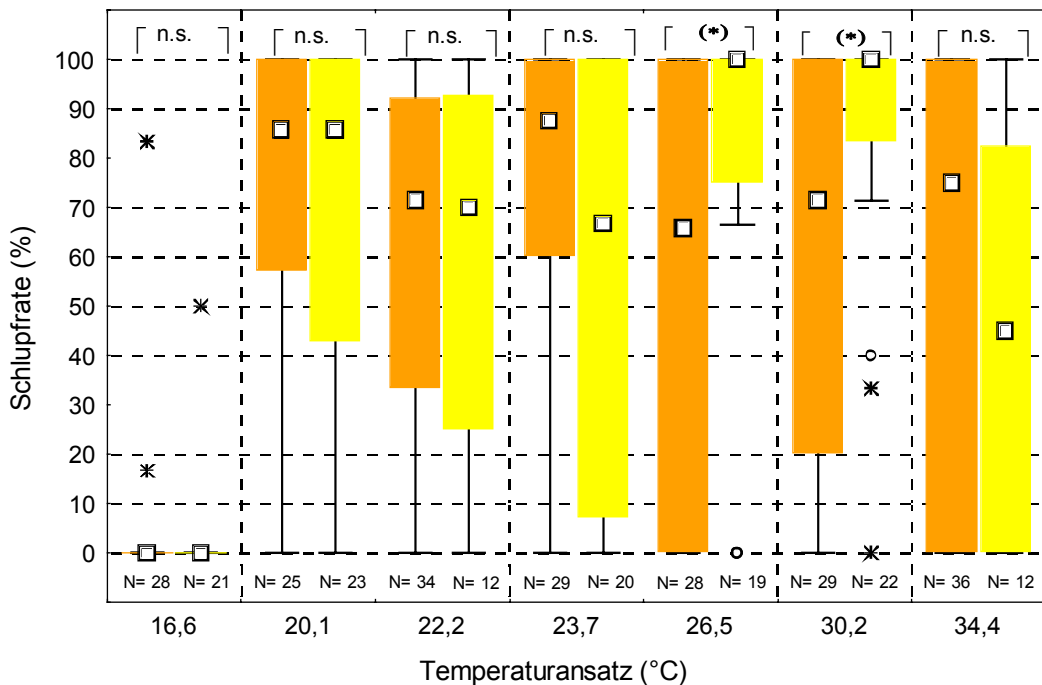


Abbildung 5.24: Schlupferfolg innerhalb von Diapause- und Non-Diapause-Ootheken in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur – *Chorthippus albomarginatus* (G II)
 T_{VWR} : Außenvoliere; $T_{NWR/tags}$: 16,6-34,4 °C

5.3.1.3 Restanteil schlupfreier Embryonen

Zusätzlich ließ sich nach Präparation der Eier feststellen, wie groß der prozentuale Anteil nicht geschlüpfter aber schlupfreier „Rest-Embryonen“ pro Oothek war (vgl. Kapitel 5.1.2). Diese Teilauswertung ergab nur bei *Ch. albomarginatus* im kältesten Temperaturansatz einen erhöhten Anteil. Bezogen auf alle abgelegten Eier beträgt der Anteil schlupfreier Rest-Embryonen von *Ch. albomarginatus* bei 16,6 °C im Median 42,9% (vgl. Abbildung 5.25). Bei allen anderen Temperaturen trat dieses Phänomen nicht auf. Bei *Ch. montanus* wurde es auch bei 16,6 °C nicht gefunden.

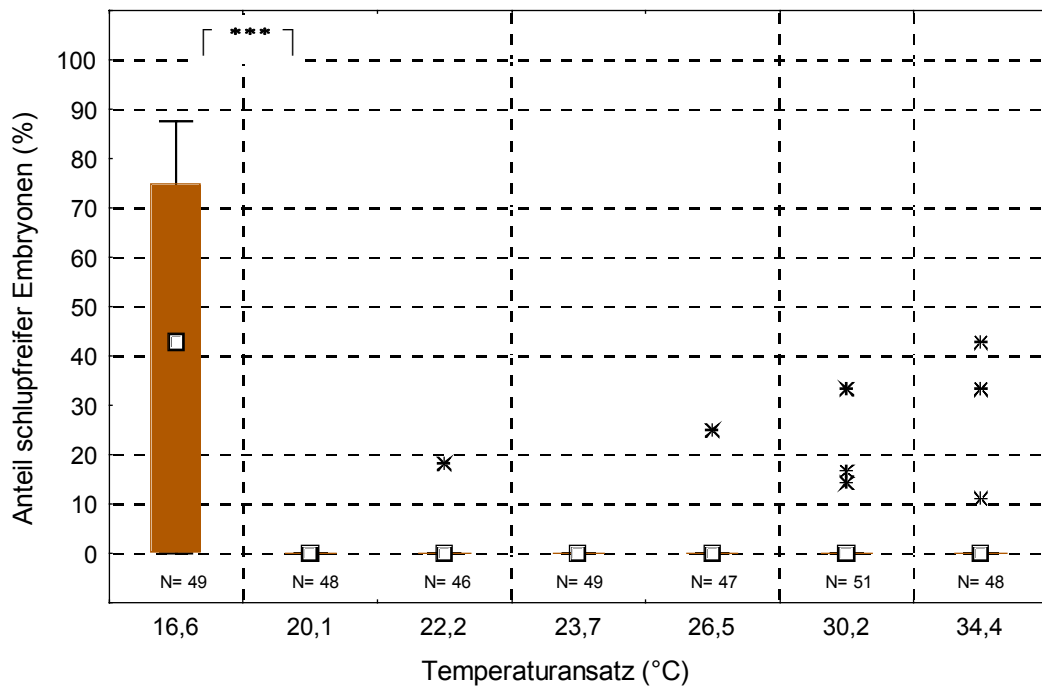


Abbildung 5.25: Restanteil schlupfreier Embryonen innerhalb der Ootheken in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur (Basis für %-Anteil: abgelegte Eier) – *Chorthippus albomarginatus* (G II)
 $T_{\text{vor Winterruhe}}$ Außenvoliere; $T_{\text{nach Winterruhe}}$ 16,6-34,4 °C

5.3.2 Synchronisation über unterschiedliche Gelege

5.3.2.1 Bebrütungstemperatur

Mit den G II-Ootheken wurde auch der Einfluss der Bebrütungstemperatur auf die Synchronisation des Larvenschlupfs untersucht. Bezüglich der Synchronisation verschiedener Gelege wurde für jeden Temperaturansatz die Gesamt-Schlupfperiode aller Ootheken bestimmt (zur Methodik vgl. Kapitel 4.3.2 a.). Die Auswertung wurde zunächst nur mit Diapause-Ootheken vorgenommen.

Grundsätzlich lässt sich feststellen, dass die Bebrütungstemperatur einen erheblichen Einfluss auf die Synchronisation des Larvenschlupfs unterschiedlicher Gelege hat. Mit einem Anstieg der Bebrütungstemperatur wird bei beiden Arten die Gesamt-Schlupfperiode kürzer (vgl. Tabelle 5.21). Bei *Ch. montanus* verkürzt sich die Schlupfperiode von 27 Tage bei 16,6 °C über 10 Tage bei 20,1 °C auf 2 Tage bei 34,4 °C. Bei *Ch. albomarginatus* nimmt die Schlupfperiode von 12 Tage bei 20,1 °C auf 2 Tage bei 34,4 °C ab. Parallel dazu verringert sich auch die Entwicklungsdauer nach der Winterruhe bis zum Schlupf der Larven (vgl. Kapitel 5.2.2.1).

Tabelle 5.21: Synchronisation des Larvenschlupfs zwischen den verschiedenen Diapause-Ootheken (G II) –

a.) *Chorthippus montanus*

	Temperaturansatz						
	16,6°C	20,1°C	22,2°C	23,7°C	26,5°C	30,2°C	34,4°C
N Ootheken	30	24	33	35	32	30	29
MEDIAN Dauer NWR (Tage)	83,5	44,0	29,0	27,0	19,0	16,0	12,0
Min. – Max. Dauer NWR (Tage) ¹⁾	67 – 94 (123)	40 – 50	26 – 32 (38)	24 – 31 (34)	18 – 22 (36)	15 – 19 (22)	11 – 13 (19)
Schlupfperiode (Tage)	27	10	6	7	4	4	2

b.) *Chorthippus albomarginatus*

	Temperaturansatz						
	16,6°C	20,1°C	22,2°C	23,7°C	26,5°C	30,2°C	34,4°C
N Ootheken	k.A.	22	28	24	18	23	26
MEDIAN Dauer NWR (Tage)	k.A.	65,0	40,0	35,0	23,0	19,0	14,0
Min. – Max. Dauer NWR (Tage) ¹⁾	k.A.	58 – 70 (93)	36 – 44 (52)	32 – 41 (52)	22 – 28 (31)	17 – 22,5 (29)	13 – 15 (17)
Schlupfperiode (Tage)	k.A.	12	8	9	6	5,5	2

¹⁾:Ausreißer-Werte in Klammern

5.3.2.2 Entwicklungstyp

Zusätzlich lässt sich der Einfluss des Entwicklungstyps (D/ND) auf die Synchronisation des Larvenschlupfs exemplarisch für den 30,2 °C-Ansatz auf individueller Ebene aufzeigen (Zur Unterscheidung der Larven in D- und ND-Ootheken vgl. Kapitel 5.2.2.2).

Zwischen den Entwicklungstypen Diapause und Non-Diapause besteht ein erheblicher Unterschied in der Synchronisation des Larvenschlupfs. Bei beiden Arten streut der Schlupftermin der D-Larven wesentlich geringer als der Schlupftermin der ND-Larven. Dabei konzentriert sich der Schlupf der D-Larven auf einen kürzeren Zeitraum (vgl. Abbildung 5.26 und Abbildung 5.27). Bei *Ch. montanus* schlüpfen die ersten D-Larven am 15. Bebrütungstag, am 16. Tag sind bereits 50% der D-Larven geschlüpft und am 18. Tag 90%. Die ersten ND-Larven schlüpfen am 17. Bebrütungstag. 50% der ND-Larven sind erst am 24. Tag und 90% am 43. Tag geschlüpft. Eine ähnliche Verteilung zeigt sich bei *Ch. albomarginatus*. Von dieser Art schlüpfen die ersten D-Larven am 17. Bebrütungstag. Am 19. Tag sind 50% der D-Larven geschlüpft und am 20. Tag bereits 90%. Die ND-Larven schlüpfen ab dem 18. Bebrütungstag, 50% der ND-Larven sind am 22. Tag und 90% erst am 26. Tag geschlüpft.

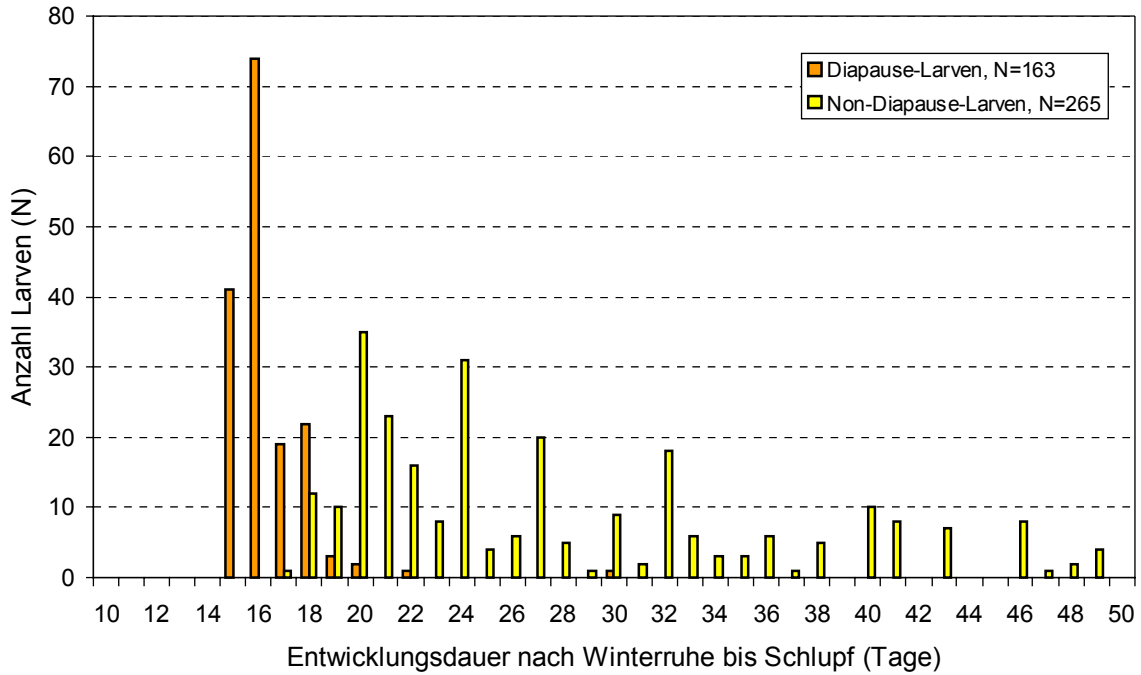


Abbildung 5.26: Zeitliche Staffelung des Larvenschlupfs aus Diapause- und Non-Diapause-Ootheken bei 30,2°C (Ausgewertet: einzelne Larven) – *Chorthippus montanus* (G II)

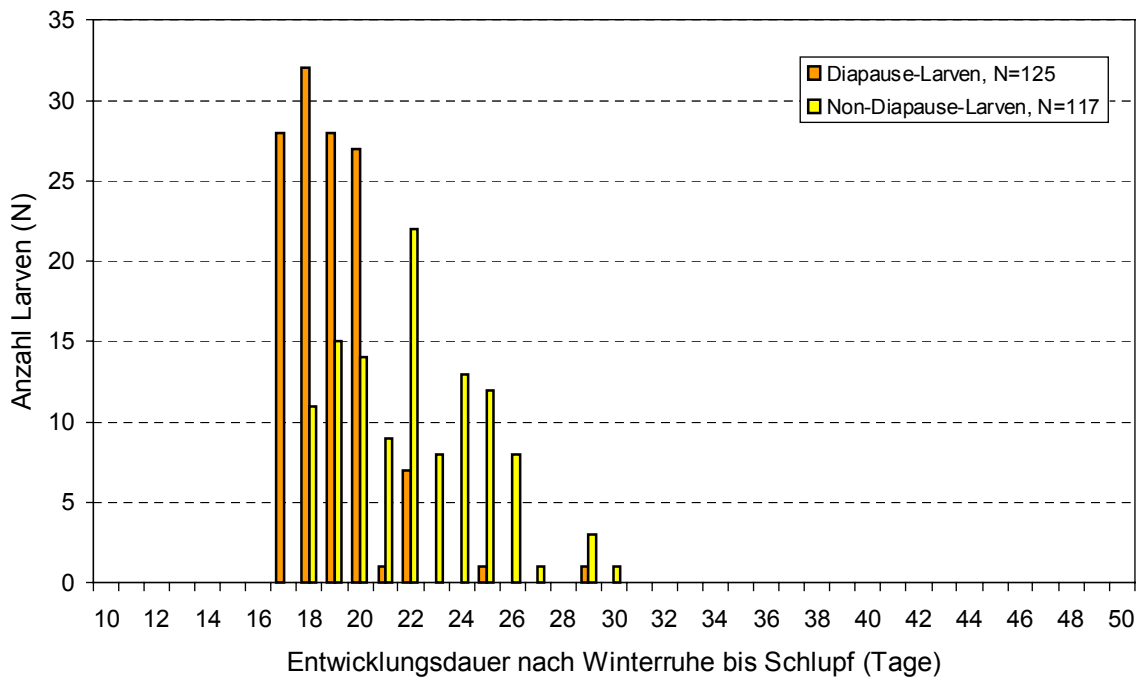


Abbildung 5.27: Zeitliche Staffelung des Larvenschlupfs aus Diapause- und Non-Diapause-Ootheken bei 30,2°C (Ausgewertet: einzelne Larven) – *Chorthippus albomarginatus* (G II)

5.3.3 Synchronisation innerhalb der Gelege

5.3.3.1 Bebrütungstemperatur

Bezüglich der Synchronisation innerhalb der Gelege wurde der Einfluss der Bebrütungstemperatur auf die Synchronisation des Schlupfs von Geschwisterlarven ausgewertet. Hierzu wurde für jede einzelne Oothek die Schlupfperiode aller Larven innerhalb der Ootheken (mit $N > 1$ Larven) bestimmt (zur Methodik vgl. Kapitel 4.3.2 a.). Diese Auswertung wurde zunächst nur mit Diapause-Ootheken vorgenommen.

Grundsätzlich lässt sich im vorgegebenen Temperaturspektrum von 16,6-34,4 °C nur im kältesten Temperaturansatz bei *Ch. montanus* ein Einfluss der Bebrütungstemperatur (NWR) auf die Dauer der Schlupfperiode feststellen. Bei 16,6 °C beträgt die mittlere Schlupfperiode innerhalb der Ootheken 4 Tage. Ansonsten liegt die mittlere Schlupfperiode bei allen anderen Temperaturansätzen bei 0 Tagen ($p > 0,1$ ohne 16,6 °C, vgl. Tabelle 5.22 a). Im Vergleich dazu beträgt die mittlere Schlupfperiode von *Ch. albomarginatus* bei allen Temperaturansätzen stets 0 Tage ($p > 0,5$, vgl. Tabelle 5.22 b). Bis auf eine Ausnahme schlüpfen die Geschwisterlarven also unabhängig von der Temperatur an einem Tag.

Tabelle 5.22: Synchronisation des Larvenschlupfs innerhalb der Diapause-Ootheken (Ausgewertet: alle Ootheken mit $N > 1$ Larven) (G II) –

a.) *Chorthippus montanus*

	Temperaturansatz						
	16,6°C	20,1°C	22,2°C	23,7°C	26,5°C	30,2°C	34,4°C
N Ootheken	29	23	30	34	31	28	29
Min. – Max. Schlupfperiode (Tage) ¹⁾	0 – 17 (56)	0 – 0 (8)	0 – 2 (4)	0 – 3 (12)	0 – 0 (2)	0 – 2 (11)	0 – 2 (5)
MEDIAN Schlupfperiode (Tage)	4	0	0	0	0	0	0
Varianz der Schlupfperiode über T-Ansätze (K-W-Test)							
T-Ansätze (°C)	N	FG	H	p-Niveau			
16,6 – 34,4	204	6	29,49	<0,001 ***			
20,1 – 34,4	175	5	4,78	>0,1			

b.) *Chorthippus albomarginatus*

	Temperaturansatz						
	16,6°C	20,1°C	22,2°C	23,7°C	26,5°C	30,2°C	34,4°C
N Ootheken	0	21	27	23	17	21	24
Min. – Max. Schlupfperiode (Tage) ¹⁾	k.A.	0 – 0 (21)	0 – 2 (9)	0 – 1 (7)	0 – 1	0 – 0 (5)	0 – 1 (3)
MEDIAN Schlupfperiode (Tage)	k.A.	0	0	0	0	0	0
Varianz der Schlupfperiode über T-Ansätze (K-W-Test)							
T-Ansätze (°C)	N	FG	H	p-Niveau			
20,1 – 34,4	133	5	0,36	>0,5			

¹⁾Ausreißer-Werte in Klammern

5.3.3.2 Entwicklungstyp

In einem weiteren Schritt wurde der Einfluss des Entwicklungstyps (D/ND) auf die Synchronisation des Schlupfs von Geschwisterlarven untersucht. Für diese Auswertung wurde ein Synchronisationsindex (SI) für Ootheken mit $N > 1$ Larven berechnet (zur Methodik vgl. Kapitel 4.3.2 b.). Der Wert Null gibt an, dass alle Geschwisterlarven synchron an einem Tag schlüpfen. Je stärker SI vom Wert Null abweicht, desto desynchroner erfolgte der Larvenschlupf.

Zwischen den Entwicklungstypen Diapause und Non-Diapause lässt sich nur bei *Ch. montanus* ein systematischer Unterschied in der Synchronisation des Larvenschlupfs von Geschwisterlarven feststellen. Geschwisterlarven aus Diapause-Ootheken schlüpfen weitgehend synchron, wohingegen Geschwisterlarven aus Non-Diapause-Ootheken überwiegend desynchron schlüpfen (vgl. Abbildung 5.28). Bei *Ch. albomarginatus* schlüpfen Geschwisterlarven aus beiden Ootheken-Typen weitgehend synchron (vgl. Abbildung 5.29).

Bei *Ch. montanus* beträgt der mittlere Synchronisationsindex (SI) der D-Ootheken bei den Temperaturansätzen von 20,1 °C bis 34,4 °C jeweils Null. Nur bei 16,6 °C liegt der SI mit 1,50 über dem Wert Null. Bei ND-Ootheken liegt der SI bei allen sieben Temperaturansätzen über dem Wert Null (SI=0,20 bei 26,5 °C bis SI=2,86 bei 16,6 °C). Der statistische Vergleich von D- und ND-Ootheken ergibt bei allen sieben Temperaturansätzen einen signifikanten Unterschied zwischen den SI ($p < 0,05$ bis $p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.23 a). Bei *Ch. albomarginatus* beträgt der mittlere SI sowohl bei D- als auch bei ND-Ootheken bei nahezu allen Temperaturansätzen von 20,1 °C bis 34,4 °C Null. Nur bei 34,4 °C liegt der SI für die ND-Ootheken mit 0,10 leicht über dem Wert Null (Vergleich D/ND: $p > 0,05$, vgl. Tabelle 5.23 b). Bei der Beurteilung dieser Ergebnisse ist auch hier zu berücksichtigen, dass die Zusammensetzung der sieben Temperaturansätze bezüglich der Larvenzahl (N Larven/Oothek) z.T. Unterschiede aufweist ($p < 0,05$, vgl. Tabelle 5.23). In diesen Fällen zeichneten sich die ND-Ootheken jeweils durch eine geringere Anzahl Larven aus.

Tabelle 5.23 : Statistische Angaben zur Synchronisation des Larvenschlupfs innerhalb der Diapause- und Non-Diapause-Ootheken (Ausgewertet: alle Ootheken mit $N > 1$ Larven) (G II) –

a.) *Chorthippus montanus*

	Temperaturansatz													
	16,6°C		20,1°C		22,2°C		23,7°C		26,5°C		30,2°C		34,4°C	
	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND
N Ootheken	29	31	23	45	30	38	34	42	31	36	28	42	29	35
MEDIAN N Larven	5	5	7	6	6	6	7	6	6	5	6	6,5	5	6
p-Niveau (U-Test)	P=0,525		P=0,436		P=0,445		P=0,0098 **		P=0,113		P=0,259		P=0,152	
MEDIAN SI	1,50	2,86	0,00	0,75	0,00	0,29	0,00	0,45	0,00	0,20	0,00	0,25	0,00	0,38
p-Niveau (U-Test)	P=0,016 *		P=0,0000 ***		P=0,013 *		P=0,0019 **		P=0,0002 ***		P=0,0137 *		P=0,0009 ***	

b.) *Chorthippus albomarginatus*

	Temperaturansatz													
	16,6°C		20,1°C		22,2°C		23,7°C		26,5°C		30,2°C		34,4°C	
	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND	D	ND
N Ootheken	0	0	21	19	27	9	23	14	17	17	21	20	24	6
MEDIAN N Larven	0	0	6	5	6	4	7	5	6	5	6	5	5,5	3
p-Niveau (U-Test)	k.A.		P=0,093		P=0,047 *		P=0,0074 **		P=0,163		P=0,874		P=0,143	
MEDIAN SI	–	–	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10
p-Niveau (U-Test)	k.A.		P>0,1		P>0,5		P>0,5		P>0,1		P>0,1		P>0,1	

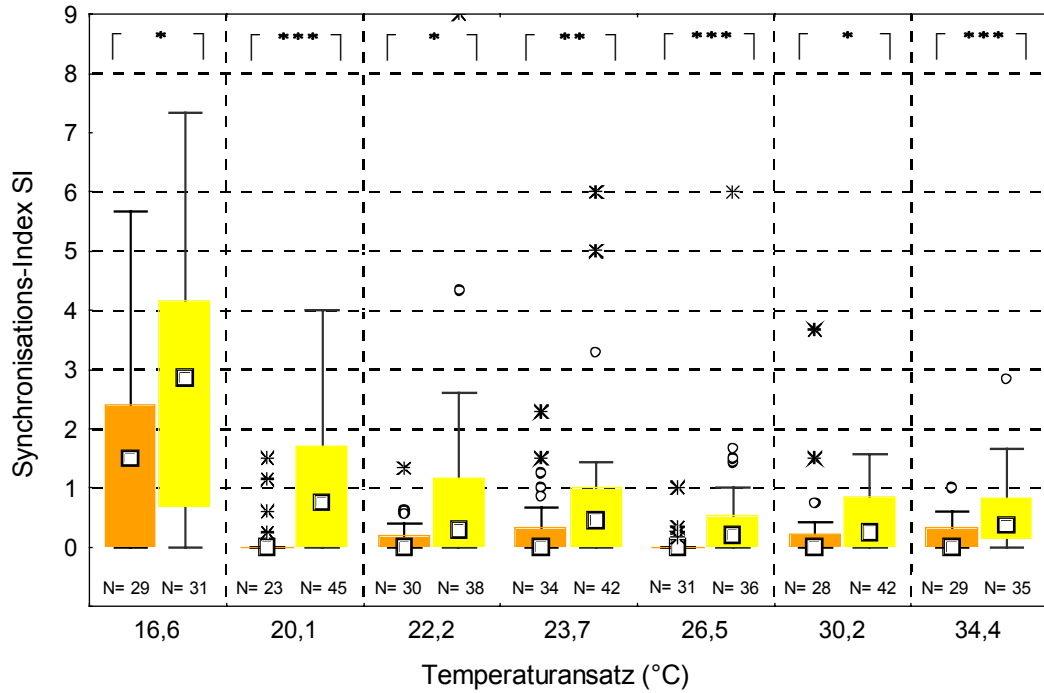


Abbildung 5.28: Synchronisation des Larvenschlupfs innerhalb der Diapause- und Non-Diapause-Ootheken in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur – *Chorthippus montanus* (G II)

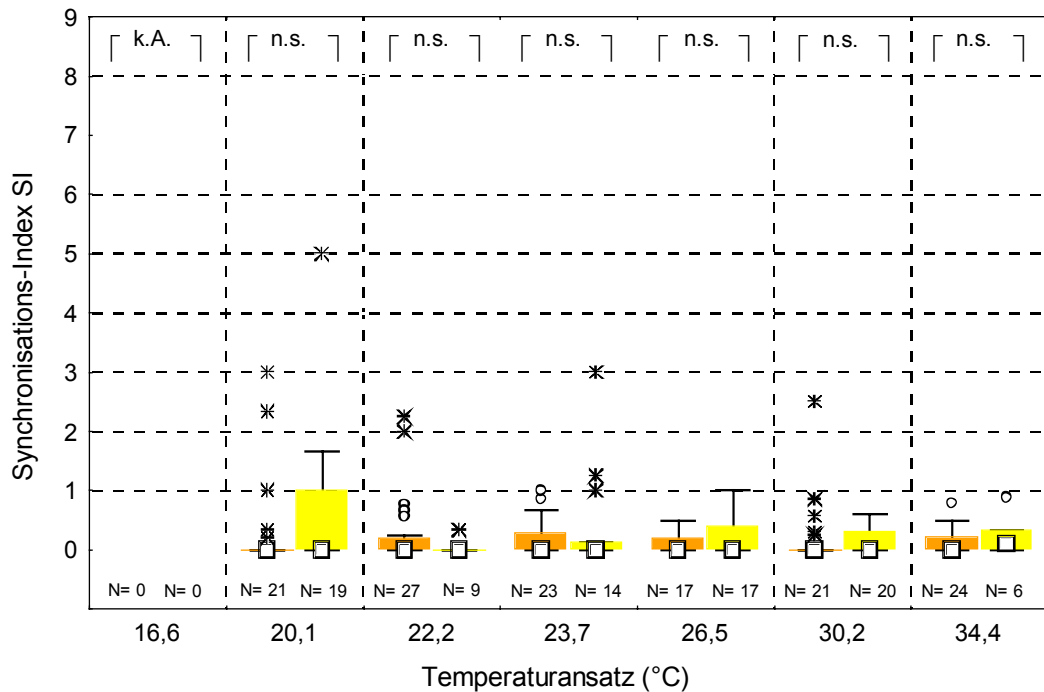


Abbildung 5.29: Synchronisation des Larvenschlupfs innerhalb der Diapause- und Non-Diapause-Ootheken in Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur – *Chorthippus albomarginatus* (G II)

6 Diskussion

6.1 Embryonalentwicklung allgemein

6.1.1 Embryonalstadien

Mit dieser Untersuchung wurde der Verlauf der Embryonalentwicklung von *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus* analysiert. Für beide Arten konnte ein einheitliches Entwicklungsschema erstellt werden. Demnach stellt sich die gesamte Embryogenese von der Ablage bis zum Larvenschlupf als eine Abfolge von 20 morphologisch voneinander abgrenzbaren Entwicklungsstadien in neun Phasen dar (vgl. Kapitel 5.1.1). Dieses Schema basiert auf einer Einordnung nach CHAPMAN & WHITHAM (1968), die von WARDHAUGH (1978) und CHERRILL (1987) modifiziert wurde. Das Schema konnte im Rahmen dieser Studie weiter präzisiert werden, so dass sich Embryonen anhand bislang noch nicht beschriebener Merkmale noch eindeutiger typisieren lassen. Die Verbesserungen betreffen die Ausbildung der Kopfanhänge, die Ausbildung des Nervensystems, die Verteilung des Dotters, die Lage des Embryos im Ei sowie die Pigmentierung (vgl. Tabelle 5.1).

Das Entwicklungsschema von CHAPMAN & WHITHAM (1968) war als eine sehr allgemeine Übersicht für alle Spezies innerhalb der Acridoidea gedacht. Die Autoren selbst weisen darauf hin, dass eine Verallgemeinerung der Embryogenese für unterschiedliche Gattungen kaum möglich ist. So tritt die charakteristische Faltung der Hinterbeine in „N-Form“ bei der Gattung *Austroicetes* wie auch im hier vorliegenden Fall bereits vor der Blastokinese auf (STEELE 1941), wohingegen dasselbe Merkmal bei der Gattung *Acrida* erst nach der Blastokinese zu erkennen ist (KÜCÜKEKŞİ 1964). Ein weiteres, sehr grundsätzliches Problem besteht darin, dass die Embryonalentwicklung einen kontinuierlichen Wachstumsprozess darstellt, bei dem die einzelnen Phasen fließend ineinander übergehen. Insofern sollte das hier ausgearbeitete Entwicklungsschema zunächst nur für die beiden untersuchten Arten zugrunde gelegt werden. Vermutlich lässt sich das Schema darüber hinaus auch für die gesamte Gattung *Chorthippus* verallgemeinern, zumal die hier übernommenen Modifikationen von CHERRILL (1987) für die nah verwandte Art *Ch. brunneus* vorgenommen wurden.

6.1.2 Entwicklungstypen

Die gesamte Embryogenese von der Ablage bis zum Larvenschlupf kann bei beiden Arten nach unterschiedlichen Entwicklungsmustern ablaufen (vgl. Kapitel 5.1.2). Bei *Ch. montanus* ließen sich vier verschiedene Entwicklungstypen nachweisen (Subitanentwicklung, Diapause, Non-Diapause, Überliegen), wohingegen bei *Ch. albomarginatus* nur drei verschiedene Typen auftraten (Diapause, Non-Diapause, Überliegen). In keinem Fall konnte bei *Ch. albomarginatus* Subitanentwicklung festgestellt werden. Die nachfolgende Diskussion befasst sich zunächst nur mit der möglichen Funktionsweise und den Bedingungen für das Auftreten der vier Entwicklungstypen. In diese Betrachtung fließen bereits Ergebnisse zur Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung aus Kapitel 5.2 mit ein, da die im Rahmen dieser Versuchsteile gewonnenen Erkenntnisse wesentliche Anhaltspunkte für das Verständnis der verschiedenen Entwicklungswege liefern. Bezüglich der Untersuchungsmethodik ist kritisch anzumerken, dass die Entwicklungstypen nur indirekt anhand morphologischer Kriterien oder über Unterschiede in der Entwicklungsdauer nachgewiesen werden konnten. Eine Beobachtung am lebenden Objekt ist bei Heuschrecken-Embryonen grundsätzlich nicht möglich.

a.) Diapause-Entwicklung als Grundtypus der Embryonalentwicklung

Die Diapause-Entwicklung stellt bei beiden Arten den Grundtypus der Embryonalentwicklung dar. Sofern ein Embryo die Gelegenheit dazu bekommt, sich vor der Winterruhe mindestens bis zum Diapause-Stadium zu entwickeln, stagniert die Entwicklung in diesem Stadium. Folglich liegt hier eine prospektive Dormanz vor, bei der die Entwicklungsruhe quasi „vorsorglich“ bereits unter günstigen Umweltbedingungen einsetzt. Der prospektive Charakter dieser Ent-

wicklungsruhe lässt sich bei beiden Arten anhand der Ergebnisse zur Vorwinterruhe-Entwicklung nachweisen (vgl. Kapitel 5.2.1.1). Bei ausreichender Bebrütungsdauer erreichen die Embryonen das Diapause-Stadium. Unabhängig von einer weiteren Bebrütung verbleiben die Embryonen auf dieser Entwicklungsstufe (vgl. Abbildung 5.3 und 5.4). Nur durch eine ausreichend lange Kälteperiode lässt sich die Diapause wieder beenden, so dass nach erneuter Bebrütung die Entwicklung bis zum Larvenschlupf erfolgen kann (INGRISCH & KÖHLER 1998). Der zuvor beschriebene Entwicklungsstopp muss für beide Arten als Regelfall angesehen werden. Bei *Ch. albomarginatus* wird die Diapause auch bei einer sehr langen Bebrütungsdauer obligatorisch eingehalten, wohingegen bei *Ch. montanus* in Ausnahmefällen auch eine diapausefreie Subitanentwicklung erfolgen kann (s.u.). Das belegen die Ergebnisse der Dauerbebrütung der G IV-Ootheken (vgl. Kapitel 5.1.2). So betrug der Anteil Subitanentwicklung bei *Ch. albomarginatus* 0% (G IV) und bei *Ch. montanus* 11,3% (G IV), wobei sich immerhin 82,5% der Embryonen von *Ch. montanus* im Diapause-Modus entwickelten. Alle Embryonen hatten bei diesem Versuchsteil die Gelegenheit, sich subitan zu entwickeln.

Offenbar liegt bei beiden Arten der klassische Fall einer obligatorischen Diapause im Sinne einer thermalen Parapause nach MÜLLER (1992) vor. Nach der Einteilung von WITSACK (1981) könnte man hier auch von einer „sekundären Parapause“ sprechen. Dieser Entwicklungsmodus ist nach SCHMIDT (1987) charakteristisch für Acrididen der gemäßigten Klimazone Zentraleuropas. Bei einem saisonalen Klima mit warmen Sommern und kalten Wintern tritt jeweils nur eine Generation im Jahr auf. Demgemäß konnte auch bei anderen mitteleuropäischen Feldheuschreckenarten eine obligatorische Diapause als Entwicklungsmodus festgestellt werden, und zwar bei *Ch. brunneus* (RICHARDS & WALOFF 1954; MORIARITY 1969a, 1969c, CHERRILL & BEGON 1989), *Ch. parallelus*, *Ch. biguttulus*, *Gomphocerippus rufus* (KÖHLER 1991). Ebenso konnte auch für zahlreiche Acrididen der gemäßigten Klimazone Nordamerikas eine obligatorische Diapause nachgewiesen werden: *Aulocara eliotti*, *Ageneotettix deorum* (FISHER et al. 1996, 1999), *Camnula pellucida* (MOORE 1948, PICKFORD 1966) und *Melanoplus sanguinipes* (PICKFORD & RANDELL 1969). Zu den Voraussetzungen für die Beendigung der Diapause können keine Angaben gemacht werden, da dies nicht Gegenstand der vorliegenden Untersuchung war. Diesbezüglich sei auf entsprechende Arbeiten von KELLY-STEBBINGS & HEWITT (1972), MORIARITY (1969c) und KÖHLER (1991) verwiesen, wonach bei Arten der Gattung *Chorthippus* eine Kälteperiode von mindestens 20-80 Tagen bei 0-9 °C erforderlich ist.

Ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Arten besteht in der genauen Lage des Diapause-Stadiums. Bei *Ch. montanus* ließ sich als Diapause-Stadium das Entwicklungsstadium Va nachweisen, bei dem sich der Embryo zu Beginn der Katatrepsis bereits in der Blastokinese befindet. Demgegenüber bleibt die Entwicklung bei *Ch. albomarginatus* noch vor der Blastokinese im Stadium IVd zum Ende der Mesentrepes stehen. Grundsätzlich entsprechen beide Diapause-Stadien, bezogen auf ihre Lage im Verlauf der Embryogenese, den Verhältnissen bei anderen mitteleuropäischen Acrididen. Nach KÖHLER (1991) tritt die Diapause bei *Ch. parallelus* und *Gomphocerippus rufus* während der frühen Blastokinese auf (=Stadium Va). Für *Ch. brunneus* konnten CHERRILL (1987) und BROZOWSKI (2000) das Stadium IVd als Ruhestadium belegen. In diesem Stadium erfolgt auch bei zahlreichen außereuropäischen Gattungen die Diapause, so z.B. bei den nordamerikanischen Arten *Camnula pellucida* (PICKFORD 1975) und *Aulocara eliotti* (HORN 1966) sowie bei den australischen Arten *Caledia captiva* (GROETERS & SHAW 1992) und *Chortoicetes terminifera* (WARDHAUGH 1978). Allerdings kann die Diapause prinzipiell auch in völlig anderen Entwicklungsphasen auftreten, so z.B. in der frühen Mesentrepes (Stadium IVb) bei *Oedaleus senegalensis* (GEHRKEN & DOUMBIA 1996) oder sogar erst weit nach der Blastokinese (Stadium VIIIb) bei drei amerikanischen *Melanoplus*-Arten (SALT 1949). Dass die exakte Lage des Diapause-Stadiums für den späteren Schlupftermin von entscheidender Bedeutung ist, konnten DINGLE & MOUSSEAU (1994) am Artkomplex *Melanoplus sanguinipes/devastator* in Californien (USA) aufzeigen. So ließ sich entsprechend der geografisch bedingten Saisonlänge bei unterschiedlichen Populationen eine Verschiebung des Diapause-Stadiums

feststellen. Bei Populationen in „kalten“ Regionen mit einer kurzen Saison führte dies zu einer verkürzten Dauer der Nachwinterruhe und somit zu einem vorgezogenen Schlupftermin. Diesen Befund legten die Autoren als eine adaptive Anpassung des Diapause-Stadiums an die vorherrschende Saisonlänge aus. Vor diesem Hintergrund kann der auf den ersten Blick nur geringfügige Unterschied zwischen *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* Konsequenzen für die Entwicklungsdauer der Nachwinterruhe und damit für die Terminierung des Larvenschlupfs haben (vgl. Kapitel 6.2.3).

b.) Non-Diapause / Nachholen der Entwicklung möglich

Völlig anders stellen sich die Verhältnisse dar, wenn ein Embryo das Diapause-Stadium vor der Winterruhe nicht erreicht. Sofern bei einer zu kurzen Bebrütungsdauer vor der Winterruhe das Diapause-Stadium verfehlt wurde, überwintert der Embryo in dem Stadium, das er während der Vorwinterruhe noch erreichen konnte. Diese Form der Überwinterung kann prinzipiell in jedem beliebigen Prädiapause-Stadium erfolgen. In diesen Fällen liegt eine konsekutive Dormanz vor, bei der die Entwicklungsruhe als sofortige Reaktion auf ungünstige Umweltbedingungen einsetzt. Der konsekutive Charakter dieser Entwicklungsruhe lässt sich bei beiden Arten wiederum anhand der Ergebnisse zur Vorwinterruhe-Entwicklung darlegen (vgl. Kapitel 5.2.1.1). Bei einer unzureichenden Bebrütung erreichen die Embryonen abhängig von der Bebrütungsdauer jeweils unterschiedlich weit fortgeschrittene Stadien, in denen schließlich die Überwinterung erfolgt (vgl. Abbildung 5.3 und 5.4). Die hier festgestellte Entwicklungsruhe entspricht dem klassische Fall einer Quieszenz nach MÜLLER (1992).

Erst die Zusammenführung der beiden Teilversuche zur Vorwinterruhe (Eipräparation, vgl. Kapitel 5.2.1.1 sowie Bebrütung bis Larvenschlupf, vgl. Kapitel 5.2.1.3) lässt die Besonderheit des hier vorliegenden Entwicklungstyps erkennen. Denn nach der Winterruhe holen die Embryonen den Entwicklungsrückstand nicht nur nach – sie können sich über das Diapause-Stadium hinaus sogar bis zum Larvenschlupf direkt weiterentwickeln. Demzufolge entwickelt sich der Embryo unter diesen Bedingungen in einem Non-Diapause-Modus weiter. Wenn man dagegen von einer obligatorischen Diapause als alleiniger Entwicklungsmöglichkeit ausgeht, hätten sich die Embryonen nach der Winterruhe nur bis zum Diapause-Stadium entwickeln dürfen, ohne sich danach weiter bis zum Schlupf zu entwickeln. Da dies jedoch nicht der Fall war, steht den Embryonen offenbar eine zweite Entwicklungsmöglichkeit offen, sofern zuvor die Überwinterung als Quieszenz erfolgte. Abhängig von der Bebrütungsgeschichte vor der Winterruhe können sich die Embryonen entweder bis zum Diapause-Stadium entwickeln, in diesem Stadium überwintern und sich nach der Winterruhe bis zum Larvenschlupf entwickeln. Alternativ dazu können sich Embryonen, die das Diapause-Stadium verfehlen, in jedem beliebigen Prädiapause-Stadium überwintern, und sich nach der Winterruhe gleichfalls bis zum Larvenschlupf entwickeln.

Die Existenz dieser beiden Entwicklungswege lässt sich bei den G III-Versuchen an der hochsignifikanten Abnahme der Entwicklungsdauer der Nachwinterruhe bis zum Larvenschlupf nachvollziehen ($p < 0,01$, vgl. Tabelle 5.6 und 5.7, vgl. Abbildung 5.7 und 5.9). Bei zu kurzer Bebrütungsdauer vor der Winterruhe verfehlen die Embryonen das Diapause-Stadium, gleichen diesen Entwicklungsrückstand nach der Winterruhe wieder aus und schlüpfen mit einer entsprechenden Verzögerung. In dem Maße, wie die Embryonen vor der Winterruhe das Diapause-Stadium verfehlten, dauerte die NWR-Entwicklung entsprechend länger. Eine Überlagerung dieser Schlupfergebnisse mit den Ergebnissen der Eipräparation zum Stand der Embryonalentwicklung (vgl. Abbildung 5.3 und 5.4) lässt bei beiden Arten in allen drei Temperaturansätzen einen umgekehrten Verlauf zwischen dem vor der Winterruhe erreichten Embryonalstadium und der nach der Winterruhe erforderlichen Entwicklungsdauer erkennen.

Bei den Bebrütungsversuchen zur Vorwinterruhe (G III) wurde die Embryonalentwicklung durch eine variable Bebrütungsdauer manipuliert. Die Versuche zur Nachwinterruhe (G II) stellen gewissermaßen eine Übertragung dieses Versuchdesigns auf die Bedingungen im Freiland dar (vgl. Kapitel 5.2.2.). Simuliert wurde die Bebrütungsdauer dabei über die unter-

schiedlichen Ablagetermine: Früh abgelegte Ootheken wurden unter den Klimabedingungen der Außenvoliere entsprechend länger bebrütet, als spät abgelegte Ootheken. Diesmal lässt sich die Existenz der zwei Entwicklungsmöglichkeiten am signifikanten Anstieg der Entwicklungsdauer der Nachwinterruhe nachvollziehen ($p < 0,05$, vgl. Tabelle 5.12 und 5.14; vgl. Abbildung 5.13 und 5.15). Wiederum schlüpfen all jene Embryonen mit einer Verzögerung, bei denen die Bebrütungsdauer vor der Winterruhe zum Erreichen des Diapause-Stadiums nicht ausreichte. Diese Embryonen konnten sich nach der „unfreiwilligen“ Winterruhe (Quieszenz) im Non-Diapause-Modus bis zum Larvenschlupf weiterentwickeln. Bei allen Versuchsteilen konnten gelegentlich einzelne „Nachzügler“ mit einer deutlich verlängerten Entwicklungsdauer festgestellt werden. Bei diesen Ootheken wurde die Diapause offenbar trotz ausreichender Bebrütungsdauer verfehlt, so dass auch hier eine Entwicklung im Non-Diapause-Modus erfolgt sein dürfte.

Die prozentualen Anteile der Entwicklungstypen für die G II-Generation können letzten Endes einen Anhaltspunkt dafür liefern, wie sich die Verhältnisse unter Freilandbedingungen dargestellt hätten. So lag bei *Ch. montanus* der Anteil ND-Larven mit 53,9% über dem Anteil der D-Larven mit 41,8% (vgl. Kapitel 5.1.2). Bei *Ch. albomarginatus* betrug der Anteil ND-Larven immerhin 29,7%, wohingegen der Anteil D-Larven mit 56,6% deutlich darüber lag. Das direkte Verhältnis beider Entwicklungstypen zueinander (D:ND) war bei *Ch. montanus* mit 1:1,3 etwas zugunsten der ND-Entwicklung verschoben. Bei *Ch. albomarginatus* überwog die D-Entwicklung in einem Verhältnis von 1,9:1. Grundsätzlich wird an diesen Anteilen deutlich, dass dem im Rahmen dieser Arbeit erstmalig untersuchten Phänomen der Non-Diapause-Entwicklung eine nicht zu unterschätzende Relevanz für die Populationsbiologie der Arten zukommt.

c.) Subitanentwicklung

Der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Arten bezüglich der Entwicklungstypen besteht darin, dass bei *Ch. albomarginatus* in keinem Fall Subitanentwicklung festgestellt werden konnte. Sowohl unter Freilandbedingungen (G II), als auch unter standardisierten Versuchsbedingungen im Klimaschrank mit einem Wechsel von Thermo- und Photoperiode (LD 12:12, G III) oder auch bei Dauerbebrütung mit Photoperiode (LD 12:12, G IV) traten keine Subitanlarven auf (vgl. Kapitel 5.1.2). Demgegenüber konnten bei *Ch. montanus* unter allen genannten Bedingungen Subitanlarven nachgewiesen werden. Bei Dauerbebrütung betrug der Anteil Subitan-Larven immerhin 11,3% (G IV), wohingegen sich unter Freilandbedingungen (in der Außenvoliere) nur 0,7% (G II) der Larven vor der Winterruhe subitan entwickelten.

Für die Beurteilung dieser Ergebnisse scheint es zunächst erforderlich, die entwicklungsbiologischen Hintergründe der Subitanentwicklung näher zu betrachten. Bei Arten die üblicherweise eine Diapause zeigen wird die Subitanentwicklung von zahlreichen Autoren als eine spezielle Form der Diapause-Unterdrückung interpretiert (engl. „avoidance of diapause“) (GROETERS & SHAW 1992, GREGG 1985). Im Gegensatz zur üblichen Beendigung der Diapause durch eine längere Kälteperiode (engl. „termination of diapause“), wird im Fall der Subitanentwicklung die Diapause im Verlauf der Bebrütungsphase unterdrückt, so dass sich der Embryo direkt bis zum Schlupf durchentwickeln kann. Entscheidend ist dabei letztlich die Stabilität der Diapause (engl. „diapause strength“), d.h. der Widerstand den der Embryos einer Beendigung der Diapause entgegensetzt (HUNTER & GREGG 1984). Grundsätzlich ist anzunehmen, dass die physiologischen Mechanismen, die bei einer solchen Entwicklung auftreten, einer hormonalen Kontrolle unterliegen (MOUSSEAU 1991, HILBERT et al. 1985, HUNTER & GREGG 1984). Die Subitanentwicklung scheint von ihrer Funktionsweise her der Non-Diapause-Entwicklung zu ähneln. In beiden Fällen vollziehen die Embryonen keinen Entwicklungsstopp. Statt dessen entwickeln sich die Embryonen ohne Unterbrechung über das Diapause-Stadium hinaus bis zum Larvenschlupf. Im Fall der Subitanentwicklung erfolgt die gesamte Entwicklung vor der Winterruhe, wohingegen bei der Non-Diapause-Entwicklung zuvor eine „unfreiwillige“ Winterruhe (Quieszenz) vollzogen wird (s.o.).

Aus populationsbiologischer Sicht ermöglicht die Subitanentwicklung die Ausbildung zusätzlicher Generationen im Verlauf der Fortpflanzungssaison. So sind beispielsweise von *Locusta migratoria* aus Süd-Japan Populationen mit zwei Generationen im Jahr bekannt, von denen die erste Generation ausschließlich Subitan-Eier und die zweite Generation ausschließlich Diapause-Eier produziert (TANAKA 1994). In diesem Fall liegt eine echte fakultative Diapause vor, wobei der Entwicklungstyp der Eier (SUB bzw. D) maternal über die Photoperiode gesteuert wird. Eine solche Generationenfolge findet sich bei Caeliferen der tropischen und subtropischen Klimazonen mit lang anhaltenden Wärmeperioden und milden Wintern sowie in semiariden Regionen mit einem ausgeprägten Wechsel von Trocken- und Regenzeiten. Auch aus südeuropäischen Regionen konnten einzelne Arten mit zwei Generationen im Jahr bzw. Arten mit einer fakultativen Diapause festgestellt werden (z.B. *Omocestus rufipes* (COIN 1993), *Aiolopus thalassinus* (SCHMIDT 1987)). Im Extremfall fällt die Eidiapause sogar völlig aus, so dass sich die Eier immer subitan entwickeln (z.B. *Acrotylus insubricus*, *Aiolopus strepens* (SCHMIDT 1987)). Bei mitteleuropäischen Arten tritt Subitanentwicklung dagegen nur in Ausnahmefällen auf. So konnte KÖHLER (1991) bei einer Laborzucht von *Ch. parallelus* und *Gomphocerippus rufus* einen durchschnittlichen Anteil Subitan-Eier von lediglich 2,8% bzw. 9,1% feststellen. Selbst unter einem parentalen Einfluss über das Nahrungsangebot, das Ablagealter sowie die Photoperiode erreichten die Anteile bei beiden Arten maximal nur bis zu 15-16%.

Grundsätzlich lässt sich bei *Ch. montanus* an der Möglichkeit zur Subitanentwicklung eine gewisse Flexibilität der Embryonalentwicklung erkennen, obwohl dieser Entwicklungs-Modus unter den hiesigen Freilandbedingungen für die Art offenbar keine populationsbiologische Relevanz besitzt. Immerhin scheint aber ein größeres Potential zur Subitanentwicklung vorzuliegen. Denkbar wäre, dass hierdurch eine Präadaptation vorliegt, die es der Art ermöglicht, bei langfristigen Klimaänderungen eine zweite Generation im Verlauf der Fortpflanzungssaison auszubilden. Umgekehrt könnte es sich aber auch um eine rudimentäre Erscheinung aus der Stammesgeschichte der Art handeln. Da *Ch. montanus* in seinem Vorkommen auf Feuchtwiesen beschränkt ist, die als „kalte“ Lebensräume angesehen werden können, lässt sich vermuten, dass zum Ende einer Saison wenn überhaupt nur einzelne Subitanlarven auftreten. Ohne eine nennenswerte phänotypische Ausprägung dürfte hier allerdings kein relevanter Selektionsdruck wirksam werden. In diesem Sinn könnte die entsprechende Eigenschaft von Generation zu Generation verdeckt weitergegeben werden (vgl. SCHMIDT 1987). Ob die Art möglicherweise in Südeuropa sogar mit zwei Generationen im Jahr vorkommt, konnte nach Auswertung der einschlägigen Literatur nicht geklärt werden. Bei *Ch. albomarginatus* erscheint die Embryonalentwicklung durch das Fehlen der Subitanentwicklung auf den ersten Blick weniger flexibel. Besser nachvollziehen lässt sich dieser Befund jedoch, wenn man von einer „stabileren“ Ausprägung der Diapause ausgeht. Wiederrum bieten die ökologischen Lebensraumansprüche der Art einen Erklärungsansatz, denn *Ch. albomarginatus* kommt nicht nur in klassischen Feuchtwiesen vor, sondern ist durchaus auch in trockeneren Lebensräumen, bisweilen sogar auf Trockenrasen verbreitet. Somit bestünde für die Art tatsächlich die Gefahr, dass in den „wärmeren“ Lebensräumen unter entsprechenden Temperaturbedingungen ein höherer Anteil Subitanlarven auftreten könnte. Diese Larven hätten im mitteleuropäischen Raum jedoch niemals die Chance, eine erfolgreiche zweite Generation zu etablieren. Insofern ist es denkbar, dass ein erheblicher Selektionsdruck zu einer Stabilisierung der Diapause und damit zu einem Verlust der Subitanentwicklung bei *Ch. albomarginatus* führte.

d.) Überliegen

Auf den ersten Blick kommt dem Überliegen von Eiern bei beiden Arten nur eine untergeordnete Bedeutung zu. Während bei *Ch. montanus* zwischen 2,9% (G IV) und 3,1% (G II) der Embryonen als Überlieger angesehen werden können, lag der Anteil bei *Ch. albomarginatus* bei lediglich 0,4% (G II, vgl. Kapitel 5.1.2). Zu berücksichtigen ist hierbei, dass überliegende Embryonen nur indirekt über die Eipräparation nachgewiesen wurden. Immerhin konnte exemplarisch aufgezeigt werden, dass sich überliegende Embryonen sogar noch nach 534 Tagen (ab dem Tag der Eiablage) erfolgreich bis zum Larvenschlupf entwickeln können. Bei

Ch. montanus ließ sich jedoch ein markanter Effekt der Bebrütungsdauer und der Bebrütungstemperatur auf den Anteil überliegender Embryonen (G II) feststellen (vgl. Kapitel 5.2.4). Bei spät abgelegten (d.h. kurz angebrüteten) Ootheken, die nach der Winterruhe bei niedrigen Temperaturen bebrütet wurden (16,6 °C und 20,1 °C), konnte ein signifikante Zunahme des Anteils überliegender Embryonen pro Oothek festgestellt werden ($p < 0,01$ bzw. $p < 0,05$, vgl. Abbildung 5.21 und 5.22).

Von der Funktionsweise her scheint dieser Entwicklungstyp der Diapause-Entwicklung zu ähneln. In beiden Fällen vollziehen die Embryonen prospektiv eine obligatorische Entwicklungsruhe, die nur durch eine längere Kälteperiode beendet werden kann. Erst dann entwickeln sich die Embryonen über das Diapause-Stadium hinaus bis zum Larvenschlupf. Im Fall der Diapause-Entwicklung schlüpfen die Larven nach der ersten Winterruhe, wohingegen überliegende Embryonen eine zweite Winterruhe benötigen. Aus populationsbiologischer Sicht dürfte dem Überliegen nur eine eingeschränkte Freilandrelevanz zukommen. Allenfalls in kalten Regionen mit sehr kurzen Sommerperioden (z.B. im Hochgebirge) könnte dieser Entwicklungs-Typ bei spät abgelegten Eiern einen Vorteil darstellen. Hinweise hierfür finden sich bei einigen montanen und alpinen Arten (INGRISCH 1996). Im Fall einer Non-Diapause-Entwicklung würden die betreffenden Embryonen im ersten Folgejahr vermutlich so spät schlüpfen, dass die verbleibende Saison für eine Entwicklung bis zur Geschlechtsreife nicht mehr ausreicht. Unter diesen Umständen könnte die schrittweise Entwicklung im ersten Jahr bis zur Diapause und im zweiten Jahr bis zum Larvenschlupf der Gefahr einer zu kurzen Fortpflanzungssaison entgegenwirken. Als Konsequenz einer mehrjährigen Entwicklungszeit ist jedoch anzunehmen, dass aufgrund von Alterseffekten die Fitness der Überlieger-Larven stark vermindert sein dürfte.

Dem Phänomen des Überliegens wurde bislang nur wenig Beachtung geschenkt, was vermutlich an der aufwendigen Bearbeitungsmethodik liegt. KÖHLER (1991) machte bei seinen Schlupfversuchen mit *Ch. parallelus* und *Ch. biguttulus* die Beobachtung, dass nach den Bebrütungsphasen verhältnismäßig hohe Anteile nicht geschlüpfter Eier mit Embryonen übrigblieben. Hinter dieser als „Problem der übriggebliebenen Eier“ beschriebenen Erscheinung vermutet KÖHLER eine potenzielle zweifache Überwinterung. Tatsächlich nachgewiesen wurde das Überliegen von BRUCKHAUS (1992), der bei Bebrütungsversuchen mit *Ch. biguttulus*, *Ch. brunneus* und *Ch. parallelus* bei durchschnittlich 2,3% der Eier erst nach einer zweiten Kälteperiode Larvenschlupf feststellte. WINGERDEN et al. (1993) konnten schließlich bei Versuchen mit einer niederländischen Population von *Ch. biguttulus* feststellen, dass Eier, die unmittelbar nach der Ablage gekühlt wurden, nur zu einem geringen Anteil schlüpften (4,1%) und erst nach einer weiteren Kälteperiode der Rest der Larven nachfolgte (36,7%). Grundsätzlich lässt sich bei den im Rahmen dieser Untersuchung bearbeiteten Arten auch an der Möglichkeit zum Überliegen eine gewisse Flexibilität der Embryonalentwicklung erkennen. Wie bei der Subitanentwicklung dürfte auch dieser Entwicklungs-Modus unter den hiesigen Freilandbedingungen für die Arten wenig populationsbiologische Relevanz besitzen.

6.1.3 Flexible Embryonalentwicklung

Insgesamt sprechen die Ergebnisse zu den Entwicklungstypen bei *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* für eine flexible Lebenszyklus-Strategie bezüglich der Embryonalentwicklung. Diese Flexibilität beruht offensichtlich darauf, dass die Diapause wesentlich instabiler ist, als es der obligatorische Charakter zunächst erwarten lässt. Dabei muss man sich dem Phänomen der Diapause von zwei Seiten nähern: Zum einen zeigt sich eine verringerte Diapause-Stabilität vor der Winterruhe, die bei einem Teil der Embryonen zum Auftreten der Subitanentwicklung führen kann. Zum anderen lässt sich bei unterentwickelten Eiern, die vorzeitig in einer Quieszenz überwinterten, ebenfalls eine verringerte Diapause-Stabilität feststellen – in diesem Fall jedoch erst nach der Winterruhe bei nahezu allen Embryonen, was dann zur Non-Diapause-Entwicklung führt. Diese Betrachtungsweise ermöglicht ein besseres Verständnis der komplexen Zusammenhänge zwischen den Entwicklungstypen, der Saisonalität des Klimas und dem Voltinismus der Populationen.

Bisher wurde die Flexibilität der life-history bezüglich der Diapause von zahlreichen Autoren so interpretiert, dass das Konzept der obligatorischen Diapause in Frage gestellt wurde (DEAN 1982, HILBERT et al. 1985, MOUSSEAU 1991). Eine solche Argumentation bezieht sich in der Regel auf Arten, die in einer saisonalen Umwelt mit relativ milden Wintern vorkommen (z.B. *Melanoplus sanguinipes*/ Nordamerika (DEAN 1982), *Locusta migratoria*/ Südjapan (TANAKA 1994), *Caledia captiva*/ Australien (GROETERS 1994), *Chortoicetes terminifera*/ Australien (GREGG 1985, WARDHAUGH 1986), *Locustana pardalina*/ Südafrika (zitiert in WARDHAUGH 1986) *Oedaleus senegalensis*/ Mali (COLVIN & COOTER 1995)). In diesen Fällen bieten die klimatischen Verhältnisse eine Chance zur Modifikation stereotyper monovoltiner Lebenszyklen. In der Tat kann bei den genannten Arten eine Destabilisierung der obligatorischen Diapause festgestellt werden, indem ein hoher Anteil Subitanentwicklung vor der Winterruhe auftritt. Dies führt in nahezu allen genannten Fällen zur Ausprägung einer fakultativen Diapause und einer bivoltinen Abfolge der Generationen. Grundsätzlich besteht für eine Population durch den Entwicklungsmodus der Subitanentwicklung also die Gelegenheit, eine zusätzliche Generation auszubilden. Dabei ist letzten Endes entscheidend, ob sich die Subitanlarven vor dem Ende der Saison reproduzieren können oder nicht.

Völlig anders stellen sich die Verhältnisse bei den hier untersuchten Arten dar. Die bemerkenswerte Flexibilität der life-history besteht bei *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* weniger in der Möglichkeit zur Subitanentwicklung vor der Winterruhe, da Subitanlarven keine Chance auf Reproduktion haben. Wesentlich bedeutender ist die Möglichkeit zur Non-Diapause-Entwicklung nach der Winterruhe. Die Destabilisierung der Diapause reicht nach der Winterruhe so weit, dass bei nahezu allen Embryonen, die in einer Quieszenz überwinterten, die Diapause vollständig entfällt. Ohne diese Entwicklungsmöglichkeit müsste ein Großteil der gesamten Nachkommenschaft (bis über 50%) die Diapause einhalten und bis zum übernächsten Jahr überliegen, wodurch sich der direkte Reproduktionserfolg eines Weibchens enorm verringern würde (auch durch erhöhte Mortalität sowie verringerte Fitness von überliegenden Eiern). Mit dem Non-Diapause-Modus besteht für das einzelne Weibchen dagegen die Möglichkeit, auch später im Jahr noch Gelege zu produzieren, aus denen bereits im folgenden Jahr die Larven schlüpfen, wenn auch später als Larven vom Diapause-typ. Subitanentwicklung und Überlagerung können als spezielle Ausprägungen bei außergewöhnlichen Klimabedingungen oder Saisonlängen angesehen werden.

Insgesamt lässt sich erkennen, dass die unterschiedlichen Entwicklungstypen eine optimale Abstimmung der Embryonalentwicklung und des Voltinismus auf die Saisonalität des Klimas ermöglichen. Aus evolutionsbiologischer Sicht lässt sich generalisieren, dass in milden Klimaten die erfolgreiche Reproduktion von Subitanlarven gegen eine stabile Diapause und damit gegen einen monovoltinen Lebenszyklus selektieren sollte. Die Konsequenz hiervon wäre eine Förderung der Subitanentwicklung und in der Folge ein bivoltiner bis multivoltiner Lebenszyklus mit einer fakultativen Diapause. In strengen Klimaten würde dagegen eine erfolglose Reproduktion von Subitanlarven vor dem Winter gegen eine Modifikation der Diapause und damit gegen eine Modifikation des monovoltinen Lebenszyklus selektieren. Die Konsequenz hiervon wäre eine stabile obligatorische Diapause, im Extremfall sogar ohne Subitanentwicklung. Nach der Winterruhe sollte die Selektion dagegen bei unterentwickelten Quieszenz-Eiern einer stabilen Diapause entgegenwirken. Die Konsequenz hiervon wäre Non-Diapause-Entwicklung. Im Anschluss an diesen Gedankengang wird auch die vermutliche „Funktion“ der Diapause deutlicher: In einer Umwelt mit einem saisonalen Klima verhindert eine obligatorische Diapause, dass Larven zu ungünstigen Zeitpunkten schlüpfen. Dies kann in Regionen mit einem Wechsel von Regen- und Trockenzeiten vor dem Beginn der Trockenzeit der Fall sein (COLVIN 1996). In Regionen mit einem ausgeprägten Jahreszeitenklima besteht das Risiko im Herbst, wenn niedrige Temperaturen und Futtermangel noch vor der Reproduktion zum Tod der Larven führen würden (HILBERT et al. 1985). Unter diesen Bedingungen dürfte die obligatorische Diapause vor der Winterruhe die günstigste Anpassung darstellen.

6.1.4 Steuerungsmechanismen der Diapause im Lebenszyklus

Nachfolgend stellt sich die Frage, an welcher Stelle des Lebenszyklus über das Schicksal eines Eies entschieden wird, d.h. wie gesteuert wird, dass in einem Ei die Diapause induziert wird (D, ÜB) oder aber die Diapause unterdrückt wird (SUB, ND). Dabei bestehen verschiedene Möglichkeiten, nach denen bereits im Voraus über die Mutter oder erst durch den Embryo bzw. das Ei selbst der weitere Entwicklungsweg des Eies beeinflusst wird. Entscheidend ist hierbei auf welche Weise eine exogene Steuerung durch die Umwelt erfolgt, und an welcher Stelle im Verlauf des Lebenszyklus eine sensitive Phase für das entsprechende Umweltsignal vorliegt.

In zahlreichen Veröffentlichungen werden maternale Effekte bezüglich der Induktion und Unterdrückung der Ei-Diapause beschrieben. Dabei erweist sich die Photoperiode als einer der bedeutendsten Umweltfaktoren in der maternalen Steuerung der Diapause-Induktion, indem die saisonale Photoperiode auf das neuronale und hormonale System der reproduktiven Weibchen einwirkt (DANILEVSKIJ 1965, BECK 1980, SAUNDERS 1982, DANKS 1987). Die Imagines stellen hierbei also die sensitive Phase im Lebenszyklus dieser Arten dar. Bei zahlreichen Arten reagieren die Tiere auf die absolute Tageslänge oder auf den Wechsel der Tageslänge, wobei nicht nur ein abrupter Wechsel, sondern auch graduelle Änderungen der Photoperiode wirksam werden können (DANILEVSKIJ 1965, TAUBER & TAUBER 1976, WARD-HAUGH 1980). Innerhalb der Caelifera konnten photoperiodisch gesteuerte maternale Effekte auf die Ei-Diapause bereits mehrfach durch Laborexperimente nachgewiesen werden. Die Produktion von Subitan-Eiern wird allein durch die Zunahme der Photoperiode von Kurz- zu Langtag gesteuert oder erfolgt unter konstantem Langtag. Durch die umgekehrte Abnahme der Photoperiode von Lang- zu Kurztag, oder bei konstantem Kurztag, werden dagegen ausschließlich Diapause-Eier produziert (z.B. *Melanoplus sanguinipes* (DEAN 1982), *Chortocetes terminifera* (GREGG 1985), *Locusta migratoria* (TANAKA 1994), *Caledia captiva* (GROETERS 1994), *Oedaleus senegalensis* (COLVIN & COOTER 1995)). Bei Ablageexperimenten im Freiland bestätigen sich diese Ergebnisse: Im Frühling/Sommer legen die Weibchen Subitan-Eier ab, während im Spätsommer/Herbst Diapause-Eier produziert werden (z.B. *Locusta migratoria* (TANAKA 1994), *Caledia captiva* (GROETERS 1994)). Derartige Ergebnisse wurden ausschließlich bei außereuropäischen bivoltinen Arten mit einer fakultativen Diapause erzielt. Dabei stellte sich die kritische Photoperiode z.T. als eine derart scharfe Grenze dar, dass je nach Richtungswechsel der Photoperiode nahezu 100% Diapause-Eier oder 100% Subitan-Eier produziert wurden (TANAKA 1994). Anders stellen sich die Ergebnisse bei Versuchen mit monovoltinen europäischen Arten dar. Unter vergleichbaren Versuchsbedingungen ergaben sich photoperiodische Reaktionen, die höchstens als Tendenz ausgelegt werden können. So konnte INGRISCH (1987) nach zahlreichen Versuchen mit *Ch. bornhalmi* (Südost-Europa) nur nach einer mehrstufigen Abnahme der Photoperiode von Kurz- zu Langtag eine Steigerung des Subitan-Anteils auf 60-65% feststellen. Der einmalige Wechsel der Photoperiode sowie konstanter Langtag oder Kurztag erzeugten jedoch nach wie vor hauptsächlich Diapause-Eier (>80%). Ebenso konnte KÖHLER (1991) bei photoperiodischen Experimenten mit *Ch. parallelus* und *Gomphocerippus rufus* den Anteil der Subitan-Eier maximal auf 8% bzw. 16% steigern. Für diese Arten muss in Frage gestellt werden, ob die Imagines bzgl. der Photoperiodik die sensitive Phase im Lebenszyklus darstellen.

Zusätzlich können sich auch maternale Alterseffekte auf das Verhältnis von Diapause- zu Subitan-Eiern auswirken. Hierbei zeigt sich mit fortschreitendem Alter der Mütter eine zunehmende Diapause-Induktion bei der Nachkommenschaft (DANKS 1987, MOUSSEAU & DINGLE 1991). So konnte MOUSSEAU (1991) bei bivoltinen Populationen der nordamerikanischen Grille *Allonemobius fasciatus* feststellen, dass mit steigendem Alter der Mutter (steigender Ablagenummer) der Anteil abgelegter Diapause-Eier signifikant zunimmt. Umgekehrt zeigte sich bei der mitteleuropäischen Art *Ch. parallelus* ein tendenzieller Alterseffekt bei der Produktion von Subitan-Eiern (KÖHLER 1991). Früh abgelegte Ootheken beinhalteten mehr Subitan-Eier (Mitte August bis zu 15%), als spät abgelegte Ootheken (ab Oktober 0%). Derartige maternale Alterseffekte könnten allerdings auch ein simples Abbild physiologischer Alterungsprozesse darstellen und unterliegen bei Freilandbefunden zusätzlich dem Einfluss

der Photoperiode (MOUSSEAU 1991). Bei der maternalen Steuerung der Diapause-Induktion können neben der Photoperiode auch Temperatur, Feuchte und Nahrung eine Rolle spielen, allerdings sind diese Faktoren wesentlich variabler als die Photoperiode, und erscheinen als zuverlässige Signalgeber für den Wechsel der Jahreszeiten weniger geeignet (DANKS 1987).

Neben den zuvor genannten maternalen Effekten kann das Entwicklungsschicksal eines Eies jedoch auch erst im Verlauf der Bebrütungsgeschichte des Eies beeinflusst werden. Dabei existieren starke Hinweise für einen Einfluss der Temperatur auf die Induktion bzw. die Unterdrückung der Diapause. Bei Laborexperimenten mit unterschiedlichen Bebrütungstemperaturen zeigte sich, dass mit steigender Temperatur vor der Winterruhe eine zunehmende Diapause-Unterdrückung auftritt (z.B. *Gryllus commodus* (BROWNING 1952), *Chortocetes terminifera* (GREGG 1985), *Locusta migratoria* (TANAKA 1994)). Demgemäß ließ sich auch bei Bebrütungsversuchen mit Eiern von *Caledia captiva* (Australien) der Subitan-Anteil allein durch den Anstieg der Bebrütungstemperatur (21-33 °C) von 6% auf 100% steigern (GROETERS & SHAW 1992). Ein weiterer Temperatureffekt kommt im Verlauf der Entwicklung zum Vorschein wenn eine frühzeitige Kälteperiode vor dem Erreichen der Diapause auf das Ei einwirkt. Diese Bedingungen können zu einer Unterdrückung der Diapause führen, was nach der Kälteperiode dann zur Non-Diapause-Entwicklung führt. Dieser Effekt konnte bei unterschiedlichen Orthopteren-Gattungen festgestellt werden: Innerhalb der Caelifera z.B. bei *Locusta migratoria* (S. TANAKA 1992, H. TANAKA 1994), *Aulocara ellioti* (ROEMHILD 1966), *Ch. brunneus* (MORIARTY 1969a, CHERRILL & BEGON 1989), *Melanoplus sanguinipes* (HILBERT et al. 1985), *Melanoplus bivittatus* (CHURCH & SALT 1952) und innerhalb der Ensifera z.B. bei *Teleogryllus commodus*, (BROWNING 1952, HOGAN 1960), *Platypleis grisea*, *Phaneroptera nana* (HELFERT 1980), *Leptophyes punctatissima* (DEURA & HARTLEY 1982).

Angesichts der Vielzahl möglicher Faktoren sowie vor dem Hintergrund meist heterogener Versuchsergebnisse nehmen einige Autoren an, dass der Entwicklungsweg eines Eies einem genetischen Polymorphismus unterliegt. Eine solche Schlussfolgerung ziehen SLIFER & KING (1961) aus ihren Zuchtexperimenten mit *Melanoplus differentialis*, bei denen sich keine reinen Zuchtlinien von Subitan-Tieren hervorbringen ließen. Trotz künstlicher Selektion traten bei zwei Zuchtlinien über 7 bzw. 12 Generationen erhebliche Schwankungen im Subitan-Anteil der Nachkommenschaft auf. Immerhin konnten in einzelnen Generationen maximale Anteile von 70-80% erzielt werden. Weniger erfolgreich waren Zuchtversuche von KÖHLER (1991) mit *Ch. parallelus* und *Gomphocerippus rufus*, wo eine Zucht reiner Subitan-Linien ebenfalls fehl schlug obwohl Subitanlarven zu einem geringen Anteil stets auftraten. Das Auftreten eines bestimmten Anteils Subitan-Eier in einer Population ist nach Einschätzung von KÖHLER Ausdruck eines komplexen, polygen festgelegten Diapause-Mechanismus.

Vor dem Hintergrund der zuvor genannten Einflussgrößen stellt sich nun die Frage, auf welche Weise im Lebenszyklus von *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* die Induktion bzw. Unterdrückung der Diapause erfolgt. Anhand der hier vorliegenden Ergebnisse lässt sich bilanzieren, welchen Einfluss maternale Effekte (Ablagetermin, Ablagenummer) sowie die Bebrütungsgeschichte der Eier (Bebrütungstemperatur, Bebrütungsdauer) auf die Entwicklung nehmen. Entscheidend ist dabei, welcher der Faktoren einen messbaren Effekt auf die Ausbildung der vier Entwicklungstypen (D, ND, SUB, ÜB) erkennen ließ und welcher nicht. Die Entscheidung zwischen Subitan- und Diapause-Entwicklung stand nicht unter dem Einfluss maternaler Effekte. Sowohl der Ablagetermin (mit saisonaler Photoperiode) als auch das Weibchenalter (Ablagenummer) ließen keinen Effekt auf den Anteil Subitan-Eier erkennen (G IV, vgl. Kapitel 5.1.3). Die Entscheidung zwischen Diapause und Non-Diapause-Entwicklung wurde allein durch die Bebrütungsdauer vor der Winterruhe bestimmt (G III, vgl. Kapitel 5.2.1.1 und 5.2.1.3). Durch das Versuchsdesign können hier maternale Effekte aufgrund der Photoperiode oder der Ablagenummer ausgeschlossen werden (Randomisierung der Ootheken über Ablagedatum, Ablagenummer und Mutter). Weiterhin wurde die Entscheidung zwischen Diapause- oder Non-Diapause-Entwicklung durch den Ablagetermin der Oothek beeinflusst (G II, vgl. Kapitel 5.2.2.2). Vor dem Hintergrund der G III-Versuche (s.o.) lässt sich begründet vermuten, dass der entscheidende Parameter hierbei die Bebrütungs-

geschichte war (Bebrütungsdauer und -temperatur). Das Auftreten überliegender Embryonen wurde durch den späten Ablagetermin der Oothek und die niedrige Bebrütungstemperatur nach der Winterruhe beeinflusst (G II, vgl. Kapitel 5.2.4). Auch in diesem Fall dürfte der maßgebliche Faktor die Bebrütungsgeschichte gewesen sein. Insgesamt lassen die Ergebnisse erkennen, dass maternale Effekte (Photoperiode, Alterseffekte) offenbar keinen oder nur einen untergeordneten Einfluss auf die Ei-Diapause haben. Es besteht also die begründete Vermutung, dass die sensitive Phase bei den hier untersuchten Arten offenbar nicht bei den Imagines anzusiedeln ist. Statt dessen lässt sich annehmen, dass Induktion oder Unterdrückung der Diapause erst im Verlauf der Embryonalentwicklung auftreten, wobei vornehmlich die Bebrütungsgeschichte der Eier (Temperatur, Dauer) über den Entwicklungsweg der Eier entscheiden dürfte.

6.1.5 Morphologisch-physiologisches Modell der embryonalen Entwicklungsmuster

In einer abschließenden Betrachtung werden die Erkenntnisse bzgl. Eigenschaften, Funktion und Steuerung der vier Entwicklungstypen in einem Modell der embryonalen Entwicklungsmuster zusammengeführt. Dabei handelt es sich um eine „Arbeitshypothese“. Das Modell basiert auf drei Annahmen:

1. Im Verlauf der Embryonalentwicklung konnten grundsätzlich vier verschiedene Entwicklungstypen festgestellt werden (D, ND, SUB, ÜB). Dabei besteht zwischen Diapause und Überliegen eine unübersehbare Gemeinsamkeit in der Existenz der obligatorischen Entwicklungsruhe. Auf der anderen Seite stimmen Non-Diapause- und Subitanentwicklung gerade im Fehlen dieses Ruhestadiums überein. Aus diesem Umstand leitet sich die erste Annahme ab: Grundsätzlich existieren zwei unterschiedliche Entwicklungsmuster im Verlauf der Embryonalentwicklung: Diapause-Entwicklung (D, ÜB) und diapausefreie Entwicklung (SUB, ND).
2. Wie im vorausgegangenen Kapitel dargelegt wurde, kann man bei *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* davon ausgehen, dass allein die Bebrütungsgeschichte für das Schicksal eines Eies verantwortlich ist. Demnach müssen ein und demselben Ei zum Zeitpunkt der Ablage grundsätzlich alle Entwicklungsmöglichkeiten offenstehen. In diesem Gedanken verbirgt sich jedoch ein Paradoxon: Jedes Ei müsste zugleich die Eigenschaften eines Diapause-Eies sowie die eines diapausefreien Eies aufweisen. Dieser scheinbare Widerspruch ließe sich durch eine zweite Annahme auflösen: Jedes Ei wird zunächst „nur“ als diapausefreies Ei abgelegt, und kann sich unter bestimmten Umständen zu einem Diapause-Ei entwickeln (oder umgekehrt).
3. Grundsätzlich ereignen sich im Verlauf der Embryonalentwicklung zwei voneinander unabhängige Prozesse: Die morphologische Weiterentwicklung des Embryos (irreversibel) sowie biochemische Vorgänge innerhalb des Eies (reversibel). Hierauf beruht die dritte Annahme: Die obligatorische Entwicklungsruhe könnte hormonell über spezielle inhibitorisch wirkende Substanzen gesteuert werden, die hier als Diapause-Hormon (DH) bezeichnet werden. Die Entwicklung eines diapausefreien Eies zu einem Diapause-Ei könnte im kontinuierlichen Aufbau eines inhibitorisch wirkenden DH-Titers bestehen, der in Wärme aufgebaut und bei Kälte wieder abgebaut wird. Die ultimative Entscheidung über das weitere Schicksal des Embryos würde im Entwicklungsstadium der Diapause fallen, das als sensitive Phase angesehen wird. Nur in diesem eng gefassten Entwicklungsfenster wäre der Embryo sensitiv für den DH-Titer, wobei eine kritische Grenze für die Auslösung des Entwicklungsstops besteht.

Vor dem Hintergrund dieser drei Annahmen ließe sich erklären, wie sich alle vier embryonalen Entwicklungstypen aus einem ursprünglichen Eityp ableiten lassen. Dabei stünden Induktion und Unterdrückung der Diapause allein unter dem Einfluss der Bebrütungsgeschichte (Bebrütungsdauer, Bebrütungstemperatur), losgelöst von maternalen Effekten, so wie es für *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* zuvor angenommen wurde.

Nach der Eiablage beginnt der Embryo in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur zu wachsen. Parallel dazu beginnt sich auch der DH-Titer aufzubauen. Sobald der Embryo morphologisch das sensitive Diapause-Stadium erreicht, entscheidet sich das weitere Schicksal des Eies. Sofern der Titer die kritische Grenze überschritten hat, wird die Entwicklung blockiert (=Diapause). Die Diapause stellt unter dieser Bedingung folglich eine obligatorische Entwicklungsruhe dar. Falls jedoch der Titer die kritische Grenze unterschreitet, kann sich der Embryo ungehindert weiterentwickeln (=Subitanentwicklung). Subitanentwicklung tritt also nur dann auf, wenn der morphologische Wachstumsprozess schneller als der Titeraufbau erfolgte. Dies kann der Fall sein, wenn für beide Vorgänge unterschiedliche Temperaturansprüche bestehen. Eine neue Situation ergibt sich dann, wenn der Embryo noch vor dem Erreichen der sensitiven Phase „unfreiwillig“ einer lang anhaltenden Kälteperiode ausgesetzt wird. Unter diesen Bedingungen wird der DH-Titer allmählich wieder abgebaut, während die morphologische Entwicklung kältebedingt stagniert. Nach Wiedererwärmung setzt sich der morphologische Wachstumsprozess fort, während der DH-Titer von einem niedrigeren Niveau aus wieder aufgebaut wird. Nun würde der Titer in nahezu allen Fällen die kritische Grenze unterschreiten, so dass sich der Embryo ungehindert weiterentwickeln kann (=Non-Diapause-Entwicklung). Nur in Ausnahmefällen – z.B. bei sehr kurz angebrüteten Embryonen – würde der gesamte Entwicklungsprozess nach der Winterruhe nahezu von vorne beginnen, so dass hier erneut die Möglichkeit besteht, dass der DH-Titer die kritische Grenze überschreitet und der Embryo eine Entwicklungsruhe einlegt (=Überliegen). Diese Konzeption ließe sich umgekehrt auch durchspielen, indem man von einem Diapause-Ei ausgeht, bei dem ein diapause-unterdrückendes Non-Diapause-Hormon aufgebaut wird. In Abbildung 6.1. wird die Herleitung der vier Entwicklungswege aus einem ursprünglichen Eityp schematisch dargestellt.

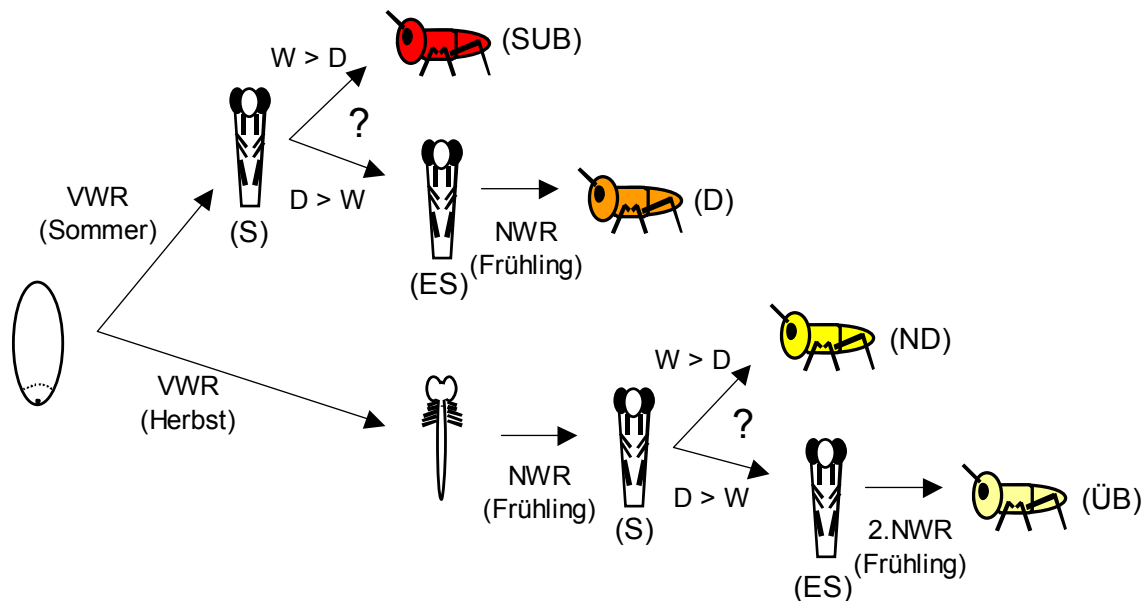


Abbildung 6.1: Herleitung der vier embryonalen Entwicklungswege (SUB, D, ND, ÜB) aus einem ursprünglichen Eityp

Legende: W: Wachstumsprozess; D: Aufbau Diapause-Hormon-Titer
S: Sensitive Phase; ES: Entwicklungsstopp
VWR: vor Winterruhe; NWR: nach Winterruhe

Erweiterung des Modells auf Systeme mit maternalen Effekten

Das zuvor entwickelte Modell schließt jedoch keinesfalls maternale Effekte a priori aus. Maternale Effekte könnten darin bestehen, dass mütterlicher Hormone cytoplasmatisch auf das Ei übertragen werden. In Frage käme die Übertragung DH-hemmender Substanzen, wodurch Diapause unterdrückt würde, oder die direkte Übertragung des DH, wodurch Diapause induziert würde. Denkbar wäre auch die Übertragung von Substanzen, die den morphologischen Wachstumsprozess beschleunigen, wodurch indirekt die Diapause unterdrückt würde. Die Produktion dieser Stoffe könnte bei den Müttern exogen über die Photoperiode gesteuert werden. Auf diese Weise könnten im Frühjahr bei zunehmender Tageslänge Subitan-Eier produziert werden und bei späteren Gelegen im Herbst bei abnehmender Tageslänge Diapause-Eier. In diesem Fall würde der Lebenszyklus solcher Arten zwei voneinander unabhängige sensitive Phasen beinhalten: eine bei den Imagines und eine im embryonalen Diapause-Stadium. Somit wäre das hier ausgearbeitete Modell in der Lage, zugleich die Existenz monovoltiner Lebenszyklen mit einer obligatorischen Diapause sowie die Entstehung bivoltiner Lebenszyklen mit einer fakultativen Diapause erklären zu können.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wurden immer wieder konzeptionelle Überlegungen zum Phänomen der Diapause bei Orthopteren vorgenommen. So leiteten CHURCH & SALT (1952) aus der Temperaturabhängigkeit der Embryogenese die Existenz von zwei verschiedenen Eitypen mit einem unterschiedlichen Diapausepotential ab („mature diapause eggs“ und „diapause-averted eggs“). HILBERT et al. (1985) entwickelten später ein temperaturabhängiges Diapause-Modell, bei dem im Verlauf der Embryonalentwicklung ein permanent wirkender „Diapause-regulierender Prozess“ (DRP) unterstellt wurde. Bezüglich der Stabilität der Diapause wurde von HUNTER & GREGG (1984) vermutet, dass ein oder mehrere Faktoren existieren, die im Verlauf der Embryonalentwicklung als „diapause hormone“ wirksam werden. MOUSSEAU (1991) setzt sich schließlich mit der Wirkung maternaler Effekte auseinander, wobei auch hier die Steuerung der Diapause mit der Existenz von Diapause-Hormonen in Verbindung gebracht wurde. In Frage kämen dafür Ecdysteroide oder Juvenilhormon, die von der Corpora allata bzw. den Prothorakaldrüsen gebildet werden (NIJHOUT & WHEELER 1982, HARDIE & LEES 1985, DENLINGER 1985, HOFFMANN & LAGUEUX 1985, GREGG et al. 1987).

Das hier entwickelte Modell embryonaler Entwicklungsmuster vereinigt die unterschiedlichen Vorstellungen von qualitativ verschiedenen Eitypen, temperaturabhängiger Embryogenese und hormoneller Diapause-Steuerung. Grundsätzlich neue Aspekte bestehen in der Vorstellung, dass das Diapause-Stadium eine sensitive Phase darstellt, und dass für jedes Ei die Option besteht, alle denkbaren Entwicklungswege einzuschlagen.

6.2 Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung

Die Ergebnisse zur Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung gestatten eine Betrachtung auf zwei Ebenen: Zum einen lässt sich auf proximaler Ebene die kausale Beziehung zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer in den einzelnen Entwicklungsphasen aufzeigen. Zum anderen lässt sich auf ökologischer Ebene der Zusammenhang zwischen den artspezifischen Temperaturansprüchen und den Lebensraumansprüchen der Arten deutlich machen.

6.2.1 Einflussgröße Bebrütungstemperatur

Die gesamte Embryonalentwicklung lässt eine erhebliche Abhängigkeit von der Bebrütungstemperatur erkennen: Je wärmer die Temperatur desto schneller erfolgt die Entwicklung. Dieser Zusammenhang lässt sich bei beiden Arten zunächst an den Ergebnissen zur Vorwinterruhe (G III) darlegen (vgl. Kapitel 5.2.1.1). Mit einem Anstieg der Bebrütungstemperatur erreichen die Embryonen bei identischer Bebrütungsdauer jeweils weiter fortgeschrittene Entwicklungsstadien (vgl. Abbildung 5.3 und 5.4). Dabei bestehen zwischen den drei

Temperaturansätzen hochsignifikante Unterschiede ($p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.2). Dementsprechend konnte auch für das Erreichen des Diapause-Stadiums ein Temperatureffekt nachgewiesen werden (vgl. Kapitel 5.2.1.2). So nahm bei *Ch. montanus* die Entwicklungsdauer bis zum Erreichen der Diapause zwischen 23,7 °C und 34,4 °C von 56 auf 28,5 Tage ab. Bei *Ch. albomarginatus* nahm die Entwicklungsdauer von 41,5 auf 23 Tage ab. Weiterhin zeigt sich auch bei den Ergebnissen zur Nachwinterruhe (G II) eine Temperaturabhängigkeit der Entwicklung (vgl. Kapitel 5.2.2.1). Abermals bewirkt ein Anstieg der Bebrütungstemperatur eine Abnahme der Entwicklungsdauer (vgl. Abbildung 5.11 und 5.12). Diesmal nimmt die Entwicklungsdauer bis zum Larvenschlupf bei *Ch. montanus* zwischen 16,6 °C und 34,4 °C von 83,5 auf 12 Tage rapide ab und bei *Ch. albomarginatus* zwischen 20,1 °C und 34,4 °C von 65 auf 14 Tage. Bei 16,6 °C schlüpfen von *Ch. albomarginatus* keine Larven. Schließlich zeigte sich auch bei der Subitanentwicklung von *Ch. montanus* (G III) ein Temperatureffekt (vgl. Kapitel 5.2.3.1). Auch hier sinkt die Entwicklungsdauer mit steigender Temperatur zwischen 23,7 °C und 34,4 °C von 88,5 auf 42 Tagen ab (vgl. Abbildung 5.19).

Generell entsprechen diese Ergebnisse einem stoffwechselphysiologischen Grundprinzip: Die Geschwindigkeit von Stoffwechselprozessen hängt von der Kinetik der beteiligten Enzyme ab, die mit zunehmender Temperatur effektiver werden. Dabei unterliegen die biochemischen Reaktionen in ihrer Temperaturabhängigkeit der RGT-Regel von VAN`T HOFF, wonach eine Temperaturerhöhung von 10 °C die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt bis vervierfacht. Dem ectothermen Embryo fehlt die Fähigkeit zur Regulation seiner „Körpertemperatur“, so dass allein die extern zugeführte Wärmeenergie die Entwicklungsdauer bis zum Erreichen der Diapause bzw. bis zum Larvenschlupf bestimmt. Die im Rahmen dieser Untersuchung ermittelten Q_{10} -Werte lassen für alle Phasen der Embryonalentwicklung im Temperaturbereich von 23,7-34,4 °C vergleichsweise niedrige Werte erkennen. Die VWR-Entwicklung hat bei beiden Arten einen Q_{10} -Wert von 1,88 bei *Ch. montanus* bzw. 1,72 bei *Ch. albomarginatus* (vgl. Kapitel 5.2.1.4). In der NWR beträgt der Q_{10} -Wert bei *Ch. montanus* immerhin 2,28 und bei *Ch. albomarginatus* sogar 2,67 (vgl. Kapitel 5.2.2.3). Für die gesamte Subitanentwicklung beträgt der Q_{10} -Wert bei *Ch. montanus* 2,01 (vgl. Kapitel 5.2.3.2). Im Vergleich dazu liegen die von WINGERDEN et al. (1991) ermittelten Q_{10} -Werte für die Postdiapause-Entwicklung auf einem höheren Niveau (*Ch. mon.*: $Q_{10(NWR)}=3,1$; *Ch. alb.*: $Q_{10(NWR)}=3,6$). Allerdings wurden diese Q_{10} -Werte für ein niedrigeres Temperaturniveau (17,5-27,5 °C) ermittelt.

In welchem Umfang die Embryonalentwicklung durch die Temperatur beeinflusst wird, lässt sich auch an der mathematischen Beziehung zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer erkennen. Grundsätzlich besteht ein nicht-linearer Zusammenhang zwischen der Entwicklungsdauer (d) und der Temperatur (°C). Im Fall der NWR-Entwicklung konnte diese Beziehung bei beiden Arten als hochsignifikante Hyperbelfunktion ($y=1/(a+b \cdot x)$) dargestellt werden ($R^2 > 0,94$, $p < 0,001$, vgl. Kapitel 5.2.2.1). Dementsprechend besteht zwischen der Entwicklungsrate ($1/d$) und der Temperatur in allen Phasen der Embryonalentwicklung ein linearer Zusammenhang. Bei den Bebrütungsversuchen zur VWR und zur NWR lässt sich diese Beziehung in allen Fällen als Geradengleichung ($y=a+b \cdot x$) darstellen. Bei der VWR-Entwicklung von *Ch. montanus* war die lineare Regression jeweils hochsignifikant ($R^2 > 0,80$, $p < 0,001$, vgl. Abbildung 5.5. und Tabelle 5.4). Derselbe Zusammenhang lag auch bei *Ch. albomarginatus* vor ($R^2 > 0,79$, $p < 0,001$, vgl. Abbildung 5.6. und Tabelle 5.5). Bezüglich der NWR-Entwicklung ergab sich bei *Ch. montanus* für die einzelnen Ablagewochen (31. bis 38. AW) eine hochsignifikante lineare Regression zwischen Entwicklungsrate und Temperatur ($R^2 > 0,97$, $p < 0,001$, vgl. Abbildung 5.17. und Tabelle 5.15). Auch hier bestand bei *Ch. albomarginatus* eine lineare Beziehung ($R^2 > 0,96$, $p < 0,001$, vgl. Abbildung 5.18 und Tabelle 5.16).

Die zuvor dargestellten Zusammenhänge zwischen dem Temperaturfaktor und der Entwicklungsdauer bzw. der Entwicklungsrate sind charakteristisch für den thermischen Toleranzbereich von ectothermen Organismen (CLEFFMANN 1987). Innerhalb dieses Toleranzbereichs findet sich auch bei anderen Orthopteren eine Hyperbelbeziehung zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer sowie eine lineare Beziehung zwischen Temperatur und Entwicklungs-

rate (z.B. *Melanoplus differentialis* (BODINE 1925), *Melanolpus bivittatus* (CHURCH & SALT 1952), *Schistocerca gregaria* (HUNTER-JONES 1968), *Locusta migratoria* (ANDO 1993) und *Aulocara elliotti* (FISHER et al. 1996)). An der oberen Temperaturgrenze dieses Toleranzbereichs (ab 35–40 °C) führt die fortschreitende Denaturierung von Enzymen, Proteinen, etc. zunächst zu einer Verlangsamung der Entwicklungsdauer und bei einer weiteren Temperatursteigerung zur Mortalität. Diese Letalgrenze gibt HUNTER-JONES (1968) für *Schistocerca gregaria* mit 42,4 °C an. Im hier vorliegenden Fall war bei 34,4 °C noch kein hemmender Effekt auf die Entwicklungsdauer bzw. Entwicklungsrate zu erkennen, so dass die obere Temperaturgrenze von *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* deutlich über 35 °C liegen dürfte. An der unteren Temperaturgrenze (10–15 °C) führt die Verlangsamung der Stoffwechselaktivitäten ebenso zu einem Ende der Entwicklungsprozesse. Die untere Temperaturgrenze der NWR liegt bei *Ch. montanus* unter 16,6 °C, wohingegen bei *Ch. albomarginatus* diese Grenze beim 16,6 °C-Ansatz offenbar erreicht wurde (kein Larvenschlupf). Insgesamt bestätigen die im Rahmen dieser Untersuchung erzielten Ergebnisse die beiden Grundannahmen des temperaturabhängigen Entwicklungsmodells von TISCHLER (1993): die Existenz eines Entwicklungsnullpunktes sowie eine Hyperbel-Beziehung zwischen Entwicklungsdauer und Temperatur.

6.2.2 Konzeption des temperaturabhängigen Entwicklungsmodells nach TISCHLER

Innerhalb des temperaturabhängigen Entwicklungsmodells von TISCHLER (1993) lassen sich für die Embryonalentwicklung von *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* weitere beachtenswerte Modifikationen erkennen.

a.) Variabler Entwicklungsnullpunkt

Bezüglich der Entwicklungsnullpunkte lässt sich zeigen, dass die untere Temperaturgrenze in den beiden großen Phasen der Embryonalentwicklung (VWR, NWR) keinesfalls konstant ist. Vielmehr liegt der Entwicklungsnullpunkt für das Erreichen des Diapause-Stadiums (VWR) bei beiden Arten deutlich unter dem Entwicklungsnullpunkt für die spätere Entwicklung vom Diapause-Stadium bis zum Larvenschlupf (NWR) (vgl. Kapitel 5.2.1.4 und Kapitel 5.2.2.3). So konnte bei *Ch. montanus* ein $t_{0(VWR)}$ von 12,5 °C und ein $t_{0(NWR)}$ von 13,7 °C ermittelt werden. Bei *Ch. albomarginatus* liegt $t_{0(VWR)}$ mit 10,1 °C noch deutlicher unter $t_{0(NWR)}$, der 16,0 °C beträgt (vgl. Tabelle 5.9 und Tabelle 5.17). Zusätzlich liefern die Ergebnisse starke Hinweise dafür, dass der Entwicklungsnullpunkt sogar innerhalb der beiden Entwicklungsphasen veränderlich ist. Im Verlauf der VWR (G III) ließ sich eine Abnahme des Entwicklungsnullpunktes mit fortschreitendem Entwicklungsstadium feststellen (vgl. Kapitel 5.2.1.4). So nimmt der t_0 bei *Ch. montanus* von 17,2 °C (Stadium I) nahezu kontinuierlich auf 10,6 °C (Stadium IVd) ab. Bei *Ch. albomarginatus* sinkt der t_0 von 19,8 °C (Stadium I) bis auf 10,8 °C (Stadium IVc) kontinuierlich ab (vgl. Tabelle 5.8). Bei diesen Werten ist zu berücksichtigen, dass sie jeweils für die Gesamtentwicklung von der Ablage bis zu dem entsprechenden Embryonalstadium gelten. Es handelt sich also nicht um Entwicklungsnullpunkte zwischen einzelnen Stadien. Diesbezüglich wären weitere detaillierte Versuche wünschenswert. Ebenso sollte dieser Aspekt auch für die Entwicklung der Nachwinterruhe gezielt untersucht werden.

Bislang haben sich nur wenige Untersuchungen mit dem Phänomen variabler Entwicklungsnullpunkte im Verlauf der Embryogenese auseinandergesetzt. So konnten QUESADA-MORAGA & SANTIAGO-ÁLVAREZ (2000) bei einer spanischen Population von *Dociostaurus maroccanus* für die Anatrepsis einen $t_{0(VWR)}$ von 9 °C und für die Katatrepsis einen $t_{0(NWR)}$ von 10,5–13,8 °C feststellen. CHERRILL & BEGON (1989) machten bei *Ch. brunneus* in Nordwest-England die Beobachtung, dass die einzelnen Embryonalstadien unterschiedliche Entwicklungsraten aufwiesen. Dabei wurde deutlich, dass sich sehr frühe und sehr späte Stadien bei hohen Temperaturen verhältnismäßig schneller entwickelten, während sich mittlere Stadien (im Umfeld des Diapause-Stadiums) bei niedrigeren Temperaturen schneller entwickelten. Diesen Befund deuten die Autoren als eine spezielle Anpassung der Entwicklungsraten während der Embryogenese an die saisonalen Temperaturverhältnisse. Während CHERRILL

& BEGON von einem variablen Temperaturoptimum ausgehen, legen die im Rahmen dieser Untersuchung erstmalig erzielten Ergebnisse nahe, dass dieses Phänomen offenbar mit einem variablen Entwicklungsnullpunkt korrespondiert. Prinzipiell eröffnen diese Erkenntnisse eine völlig neue Sichtweise zur Lebenszyklus-Strategie von Feldheuschrecken in einer saisonalen Umwelt. So wurde bislang angenommen, dass sich die Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung als Selektionsergebnis für das Timing eines optimalen Schlupfzeitpunktes evoluiert hat (TAYLOR 1981, HAIRSTON & OLDS 1984, 1987, HAIRSTON & WALTON 1986). Dabei sollen die unterschiedlichen Arten sowie frühe und späte Individuen innerhalb einer Population mit ihren artspezifischen Entwicklungsnullpunkten an die entsprechende Umwelt optimal angepasst sein. Die Existenz variabler Entwicklungsnullpunkte im Verlauf der Embryogenese spräche darüber hinaus für eine optimale individuelle Anpassung an saisonal schwankende Temperaturbedingungen im Verlauf der individuellen Lebensgeschichte. Zu einem ähnlichen Schluss kommen auch CHERRILL & BEGON (1989) für die von ihnen festgestellten variablen Entwicklungsraten. Im hier vorliegenden Fall würde ein sukzessiv abnehmender Entwicklungsnullpunkt im Verlauf der VWR im Spätsommer/Herbst bei sinkenden Temperaturen den letztmöglichen Eintritt in das Diapause-Stadium hinauszögern. Auf der anderen Seite würde ein hoher Entwicklungsnullpunkt der NWR im zeitigen Frühjahr bei steigenden Temperaturen ein zu frühes Schlüpfen der Larven verhindern.

Ein weiterer Aspekt bezüglich der Entwicklungsnullpunkte betrifft die Embryonalentwicklung in der Nähe der unteren Temperaturgrenze. Diesbezüglich konnte bei *Ch. albomarginatus* im 16,6 °C-Ansatz der NWR (G II) nur bei 3 von 49 eingesetzten Ootheken überhaupt Larvenschlupf festgestellt werden (vgl. Abbildung 5.16a). Als Entwicklungsnullpunkt wurde für die NWR ein $t_{0(NWR)}$ von 16,0 °C ermittelt (s.o.). Nach 244 Tagen Bebrütung wurden die Ootheken aufpräpariert, wobei innerhalb der Ootheken ein mittlerer Restanteil schlupfreier Embryonen von 42,9% festgestellt werden konnte (vgl. Abbildung 5.25). Ansonsten lag dieser Restanteil bei allen anderen Temperaturansätzen bei 0%. Ähnliche Beobachtungen machten auch HUNTER-JONES (1968), WINGERDEN et al. (1993) sowie FISHER et al. (1999), die bei Bebrütungsversuchen mit anderen Acrididen in der Nähe von $t_{0(NWR)}$ hohe Anteile nicht geschlüpfter, aber weit entwickelte Embryonen in den Eiern fanden. HUNTER-JONES (1968) hält es für möglich, dass zwei verschiedene Entwicklungsnullpunkte existieren: ein Entwicklungsnullpunkt für die metabolischen Vorgänge beim morphologischen Entwicklungsprozess sowie ein Entwicklungsnullpunkt für den Schlupfprozess, der auf einem höheren Temperaturniveau liegen soll. Dabei könnte es sich um einen Aktivitätsnullpunkt handeln, unter dem die zum Schlupf erforderlichen Bewegungsprozesse (Aufbrechen der Eischale, Verlassen der Oothek, Erreichen der Bodenoberfläche, Häuten) aufgrund einer Kältestarre nicht bewältigt werden können. Denkbar wäre also, dass bei *Ch. albomarginatus* der $t_{0(NWR)}$ für die metabolischen Prozesse noch unterhalb von 16,0 °C liegt, so dass die Embryonen bei 16,6 °C vollentwickelt in den Eiern verblieben aber aufgrund einer Kältestarre (Aktivitätsnullpunkt über 16,6 °C) nicht schlüpften.

b.) Temperatursumme

Bezüglich der Temperatursummen (Thermalkonstante) lässt sich zeigen, dass sich der Wärmebedarf in den beiden großen Phasen der Embryonalentwicklung (VWR, NWR) deutlich unterscheidet. Bei beiden Arten liegt die Temperatursumme für das Erreichen des Diapause-Stadiums (VWR) deutlich über der Summe für die spätere Entwicklung vom Diapause-Stadium bis zum Larvenschlupf (NWR) (vgl. Kapitel 5.2.1.4 und Kapitel 5.2.2.3). So konnte bei *Ch. montanus* eine $K_{(VWR)}$ von 312,1 Kd sowie eine $K_{(NWR)}$ von 124,3 Kd ermittelt werden. Bei *Ch. albomarginatus* liegt $K_{(VWR)}$ mit 282,2 Kd ebenfalls deutlich über $K_{(NWR)}$, die 131,4 Kd beträgt (vgl. Tabelle 5.9 und Tabelle 5.17). Die Ergebnisse zur Subitanentwicklung (SUB) machen deutlich, dass die Temperatursumme eine Konstante ist und ein Zusammenhang nach der Gleichung $K_{(Ges)} \approx K_{(VWR)} + K_{(NWR)} \approx K_{(SUB)}$ besteht (vgl. Kapitel 5.2.3.2). Für die SUB von *Ch. montanus* konnte eine $K_{(SUB)}$ von 421,1 Kd ermittelt werden (vgl. Tabelle 5.18), was recht genau der Gesamtsumme aus $K_{(VWR)}$ und $K_{(NWR)}$ entspricht. Weiterhin bestätigen die Ergebnisse zur Temperatursumme, dass Embryonen, die vor der Winterruhe das Diapause-Stadium nicht erreichen konnten, die fehlende Entwicklung nach der Winter-

ruhe nachholen können. Das wird an einem Anstieg von $K_{(NWR)}$ deutlich. Im Verlauf der NWR (G II) ließ sich zunächst für die Diapause-Ootheken eine nahezu konstante $K_{(NWR)}$ ermitteln (*Ch. montanus*: 123,4-132,8 Kd (31.-34. AW); *Ch. albomarginatus*: 121,3-137,1 Kd (31.-35. AW)). Bei den Non-Diapause-Ootheken steigt $K_{(NWR)}$ bei *Ch. montanus* von 168,8 Kd auf 344,5 Kd kontinuierlich an (35.-38. AW). Bei *Ch. albomarginatus* nimmt $K_{(NWR)}$ von 180,6 Kd auf 201,0 Kd zu (36.-38. AW) (vgl. Tabelle 5.17).

Bezüglich des Wärmebedarfs der Embryonalentwicklung von Acrididen sind nur sehr wenige, und vor allem keine aktuellen Untersuchungen bekannt. So errechnete PICKFORD (1966) den vermutlichen Wärmebedarf der Embryogenese von *Camnula pellucida* (Kanada) aus Temperaturmessungen im Freiland mit einem $K_{(VWR)}$ ~400 Kd und einem $K_{(NWR)}$ von ~150 Kd. Dem wurde ein t_0 von 12,8 °C nach CURCH & SALT (1952) zugrunde gelegt. BODINE (1925) ermittelte aus Laborexperimenten mit *Melanoplus differentialis* (Nordamerika) einen $t_{0(Ges)}$ von 18,0 °C mit einer $K_{(Ges)}$ von 428 Kd. Untersuchungen von HUNTER-JONES (1968) ergaben für *Schistocerca gregaria* (Sudan) einen $t_{0(Ges)}$ von 15,1 °C bei einer $K_{(Ges)}$ von 224 Kd. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnten erstmalig für die gesamte Embryogenese einer Acridide für die verschiedenen Phasen der Embryonalentwicklung detaillierte Angaben zu den Entwicklungsnullpunkten und den dabei erforderlichen Temperatursummen gemacht werden. Insgesamt bestätigen die Ergebnisse, dass es sich bei der Temperatursumme um eine konstante Größe (Thermalkonstante) handelt. Für den Wärmebedarf der Embryonalentwicklung lässt sich das Modell eines „Temperaturkontos“ postulieren, bei dem zwei „Unterkonten“ für die Entwicklung der Prädiapause (VWR) und der Postdiapause (NWR) bestehen. Das Verhältnis von Prä- zu Postdiapause ließe sich dabei durch einen K-Quotienten $K_{(VWR)}/K_{(NWR)}$ angeben. Bei *Ch. montanus* beträgt KQ 2,51 und bei *Ch. albomarginatus* 2,15. An diesen Werten lässt sich erkennen, dass die gesamte Embryonalentwicklung von *Ch. montanus* stärker zugunsten der VWR-Entwicklung verschoben ist als bei *Ch. albomarginatus*. Ein Grund dafür ist, dass die Diapause von *Ch. montanus* in einem fortgeschrittenen Stadium auftritt. Entscheidend ist schließlich, dass Embryonen, die vor der Winterruhe das Diapause-Stadium verfehlen, den fehlenden Temperaturbetrag auch nach der Winterruhe ausgleichen können. Wenn man bei dem Bild eines Kontos bleibt, könnten nach der Winterruhe die fehlenden Beträge vom VWR-Unterkonto auf das NWR-Unterkonto „umgebucht“ werden.

An dieser Stelle lässt sich die zuvor entwickelte Vorstellung eines Temperaturkontos mit dem in Kapitel 6.1.5 vorgeschlagenen Modell der embryonalen Entwicklungsmuster zusammenführen. Im Grunde stellen die Temperatursummen ein Maß für die morphologische Weiterentwicklung des Embryos dar, so dass sich mit dem Temperaturkonto dieser Teilprozess der Embryogenese sogar quantifizieren ließe. Hinzu käme der biochemische Prozess der Embryonalentwicklung („Aufbau des DH-Titers“), für den sich gegenwärtig keine Angaben machen lassen. Dieser Aspekt sollte im Rahmen weiterführender Versuche gezielt untersucht werden.

6.2.3 Unterschiede zwischen den Arten

Nachdem zuvor die spezielle Wirkungsweise des Temperaturfaktors im Verlauf der Embryogenese erörtert wurde, stellt sich nun die Frage, wie sich die beiden Arten diesbezüglich unterscheiden. Angebracht erscheint in diesem Zusammenhang eine Einschätzung, wie sich mögliche Unterschiede unter Freilandbedingungen auf das Erreichen der Diapause sowie den Larvenschlupf auswirken.

a.) Theorie ...

Als Ausgangspunkt aller artspezifischen Unterschiede kann die spezielle Lage des Diapause-Stadiums angesehen werden. So treten Embryonen von *Ch. albomarginatus* in einem früheren Entwicklungsstadium in die Diapause ein, als dies bei *Ch. montanus* der Fall ist (Stadium IVd bzw. Va, vgl. Kapitel 5.1.1). Zusätzlich können sich die Embryonen von *Ch. albomarginatus* im Verlauf der Vorwinterruhe aber auch schneller entwickeln als

Embryonen von *Ch. montanus* (vgl. Kapitel 5.2.1.1). Der statistische Artvergleich zur VWR ergab, dass *Ch. albomarginatus* bei identischer Behandlung jeweils weiter fortgeschrittene Entwicklungsstadien erreicht als *Ch. montanus*. Bei allen drei getesteten Temperaturansätzen zeigte sich ein hochsignifikanter Unterschied zwischen beiden Arten ($p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.3). Dahinter verbergen sich die artspezifischen Unterschiede im Entwicklungsnullpunkt und der Temperatursumme im Verlauf der VWR. So liegt der $t_{0(VWR)}$ von *Ch. albomarginatus* mit $10,1\text{ °C}$ deutlich unter dem $t_{0(VWR)}$ von *Ch. montanus* mit $12,5\text{ °C}$. Gleichzeitig liegt die $K_{(VWR)}$ von *Ch. albomarginatus* mit 282 Kd deutlich unter der $K_{(VWR)}$ von *Ch. montanus* (312 Kd) (vgl. Tabelle 5.9).

Insgesamt ergeben sich aus diesen embryologischen Eigenarten zwei Konsequenzen für das Erreichen der Diapause unter Freilandbedingungen: Zum einen können Embryonen von *Ch. albomarginatus* die Diapause schneller erreichen als zeitgleich abgelegte Embryonen von *Ch. montanus*. Darüber hinaus können Embryonen von *Ch. albomarginatus* auch noch später im Jahr bei niedrigen Außentemperaturen die Diapause erreichen, während bei *Ch. montanus* der $t_{0(VWR)}$ bereits unterschritten ist, und der morphologische Wachstumsprozess kältebedingt stagniert. In der Tat lassen sich diese Effekte mit den Ergebnissen der G II-Bebrütungsversuche bestätigen (vgl. Kapitel 5.2.2.2). Unter den Klimabedingungen des Jahres 1999 konnten alle Ootheken von *Ch. albomarginatus*, die bis zum 6. September abgelegt wurden, noch vor der künstlichen Winterruhe (ab 8. Oktober) das Diapause-Stadium erreichen. Bei *Ch. montanus* wurde diese Grenze dagegen bereits am 30. August erreicht. Für alle später abgelegten Ootheken reichten die Außentemperaturen offensichtlich nicht mehr dafür aus das entsprechende Diapause-Stadium zu erreichen. Die Embryonen dieser Ootheken entwickelten sich nach der Winterruhe (Quieszenz) dann im Non-Diapause-Modus bis zum Larvenschlupf weiter (vgl. Kapitel 6.1.2.b). Bei beiden Arten ließ sich die Grenze zwischen Diapause- und Non-Diapause-Entwicklung über den in den meisten Fällen hochsignifikanter Anstieg der Entwicklungsdauer nachweisen ($p < 0,05$ bis $p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.12 und Tabelle 5.14). Als eine weitere Folge der genannten Artunterschiede ist das direkte Verhältnis der Entwicklungstypen D:ND bei *Ch. albomarginatus* zugunsten der D-Entwicklung verschoben (1,9:1), wohingegen bei *Ch. montanus* die ND-Entwicklung überwiegt (1:1,3) (vgl. Kapitel 5.1.2).

Nach der Winterruhe kehren sich die Verhältnisse um: Nun starten Diapause-Embryonen von *Ch. montanus* aus einem weiterentwickelten Stadium in die restliche Entwicklung bis zum Larvenschlupf. Außerdem können sich nun die Embryonen von *Ch. montanus* unter identischen Bedingungen schneller entwickeln als Embryonen von *Ch. albomarginatus* (vgl. Kapitel 5.2.2.1). Der statistische Artvergleich zur NWR ergab, dass bei Diapause-Ootheken die Entwicklungsdauer von *Ch. montanus* bei allen getesteten Temperaturansätzen hochsignifikant geringer ist, als die von *Ch. albomarginatus* ($p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.10). Diese Unterschiede beruhen wiederum auf den artspezifischen Entwicklungsnullpunkten und der Temperatursummierung, die im Verlauf der NWR zugunsten von *Ch. montanus* umgekehrt sind. So liegt der $t_{0(NWR)}$ von *Ch. montanus* mit $13,7\text{ °C}$ deutlich unter dem $t_{0(NWR)}$ von *Ch. albomarginatus* mit $16,0\text{ °C}$. Gleichzeitig liegt die $K_{(NWR)}$ von *Ch. montanus* mit 124 Kd zumindest leicht unter der $K_{(NWR)}$ von *Ch. albomarginatus* (131 Kd) (vgl. Tabelle 5.17). Nach der Winterruhe haben die so veränderten embryologischen Eigenarten erhebliche Auswirkungen auf den Larvenschlupf unter identischen Freilandbedingungen: Nun ist zu erwarten, dass die Larven von *Ch. montanus* deutlich früher schlüpfen als Larven von *Ch. albomarginatus*.

b.) ... und Praxis

Die zuvor entwickelte Argumentationskette hat einen vermeintlichen „Schönheitsfehler“: Wenn man die tatsächlichen Schupftermine im Freiland betrachtet, zeigt sich, dass *Ch. albomarginatus* die phänologisch frühere der beiden Arten ist. So treten die ersten Larven von *Ch. albomarginatus* im Vermolder Bruch, dem Herkunftsgebiet der Stammpopulation für die Laborversuche, etwa ein bis zwei Wochen eher auf als die Larven von *Ch. montanus* (KIEL 2000). An diesem Sachverhalt wird deutlich, dass neben der Temperatur offenbar noch weitere Umweltfaktoren die Embryonalentwicklung beeinflussen. Zahlreiche Untersuchungen

belegen, dass vor allem auch der Wasserhaushalt der Eier im Verlauf der Embryogenese von Acrididen eine herausragende Rolle spielt (u.a. BIRCH & ANDREWARTHA 1942, SALT 1949, 1952, MORIARITY 1969b, 1969c, 1970). So konnte INGRISCH (1983a, 1983b) anhand zahlreicher Laborexperimente nachweisen, dass Eier von *Ch. montanus* eine bedeutend geringere Trockenresistenz als Eier von *Ch. albomarginatus* aufweisen. Die Eier von *Ch. albomarginatus* zeigten sogar eine ähnlich große Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung, wie die von Arten, die üblicherweise in trocken-warmen Lebensräumen vorkommen (z.B. *Stenobothrus lineatus*, *Oedipoda caerulescens*). Aus diesen Ergebnissen folgert INGRISCH, dass *Ch. montanus* auf Feuchtestandorte beschränkt bleiben sollte, wohingegen *Ch. albomarginatus* auch in wärmeren Gebieten vorkommen könnte. In der Tat zeigt sich bzgl. der Habitatwahl der beiden Arten, dass *Ch. montanus* eine extreme Habitatbindung an feuchtnasse Lebensräume aufweist, wohingegen *Ch. albomarginatus* nicht allein auf Feuchtwiesen, sondern bisweilen sogar auf Trockenrasen anzutreffen ist (vgl. Kapitel 3.1).

Die unterschiedliche Trockenresistenz der Eier hat unmittelbare Auswirkungen auf die Wahl der Ablageplätze für die Ootheken. Dabei sollte das Feuchtigkeitsmilieu in der Umgebung der Ootheken maßgebend für die mütterliche Auswahl des Standortes einer Oothek sein. Dementsprechend legen die Weibchen von *Ch. montanus* ihre Ootheken ausschließlich in feuchte bis nasse Erde ab, wobei die Gelege in der Regel unterhalb, seltener auch unmittelbar auf der Erdoberfläche platziert werden (KORN-KREMER 1963, INGRISCH & BOEKHOLT 1982). Weibchen von *Ch. albomarginatus* bevorzugen dagegen trockenere Standorte für die Ablage. Dabei werden die Ootheken oberhalb der Bodenoberfläche an der Basis von Grashalmen abgelegt (WALOFF 1950, MORIARITY 1970, LANGMAACK 1997). LANGMAACK gibt für *Ch. albomarginatus* eine Ablagehöhe von 2-6 cm über dem Boden an. Aus diesen unterschiedlichen Ablageplätzen der Ootheken ergeben sich weitreichende Konsequenzen für den Wärmehaushalt der einzelnen Eier. In einer Feuchtwiese dürften die Eier von *Ch. montanus* eine vergleichsweise geringe Wärmezufuhr erfahren, indem das feuchte Milieu der oberen Bodenschicht in Verbindung mit einer Beschattung durch den Pflanzenaufwuchs ein verhältnismäßig „kaltes“ Mikroklima erzeugt. In demselben Lebensraum dürfte dagegen auf die Eier von *Ch. albomarginatus* eine völlig andere Wärmezufuhr einwirken. Durch die Platzierung an Grashalmen oder an der Bodenoberfläche sind die Ootheken allein durch geringfügige Änderungen in der Sonnenexposition einem vergleichsweise „trocken-warmen“ Mikroklima ausgesetzt. Grundsätzlich könnte somit auf die Eier von *Ch. albomarginatus* unter denselben Wetterverhältnissen sowie in demselben Lebensraum eine deutlich höhere Bebrütungstemperatur einwirken, als auf Eier von *Ch. montanus*. Auf diese Weise könnte der höhere Entwicklungsnulppunkt für die Embryonalentwicklung der NWR von *Ch. albomarginatus* durch den wärmebegünstigten Standort der Ootheken wieder wettgemacht werden, so dass die Larven entgegen aller Prognosen noch vor den Larven von *Ch. montanus* schlüpfen. Im Rahmen der hier durchgeführten Bebrütungsversuche wurden die Ootheken beider Arten identisch behandelt, indem die Gelege in feuchte Erde allein durch die Lufttemperatur bebrütet wurden. Nur durch dieses Versuchsdesign war es möglich, dass sich die Embryonen von *Ch. montanus* schneller bis zum Larvenschlupf entwickeln konnten als die von *Ch. albomarginatus*. Einen ähnlichen Zusammenhang zwischen dem Wärmeanspruch der Eier, den Temperaturbedingungen im Lebensraum sowie der Schlupfrhythmik konnten KEMP & SANCHEZ (1987) bei nordamerikanischen Populationen von *Melanoplus sanguinipes* und *Aulocara ellioti* aufzeigen. Unter Laborbedingungen ließ sich nachweisen, dass *M. sanguinipes* aufgrund eines geringeren Wärmeanspruchs in der Nachwinterruhe früher schlüpft, wohingegen sich die Verhältnisse im Freiland umgekehrt darstellen. Dieser Effekt wurde den artspezifischen Eiablageplätzen zugeschrieben: Weniger tief im Boden platzierte Eier von *A. ellioti* waren in der Lage, die von außen zugeführte Wärme schneller zu akkumulieren als die tiefer im Boden abgelegten Eier von *M. sanguinipes*.

Abschließend lässt sich feststellen, dass zwischen dem Wärmebedarf und den Wärmebedingungen klar differenziert werden muss. Im Rahmen der hier vorliegenden Laborversuche wurde der Wärmebedarf für die Embryonalentwicklung der beiden Arten experimentell erhoben. Dabei ließen sich deutliche Unterschiede bezüglich der Lage des Diapause-Stadiums

sowie bezüglich der Wärmeansprüche (t_0 , K) im Verlauf der Embryonalentwicklung feststellen. Völlig anders stellen sich dagegen die Wärmebedingungen im natürlichen Lebensraum dar, wo bereits kleinräumige Unterschiede in den Eiablageplätzen erhebliche Auswirkungen auf die Wärmezufuhr haben können. Das Zusammenspiel zwischen dem Wärmebedarf der Embryonen und den Wärmebedingungen im Freiland hat an zwei Stellen des Lebenszyklus demographische Auswirkungen: während des Eintretens in die Diapause und beim Timing des Schlupfgeschehens. Dabei entscheidet sich im Herbst, wieviele und welche Embryonen in die Diapause eintreten können, und im Frühjahr, wann welche Larven schlüpfen.

6.3 Larvenschlupf

Die bisherigen Ergebnisse zu den Entwicklungstypen und der Temperaturabhängigkeit der Embryogenese erfordern eine abschließende Betrachtung auf ultimer Ebene. Dabei soll festgestellt werden, welche funktionale Bedeutung beide Parameter für den Schlupferfolg und die Synchronisation des Larvenschlupfs erlangen. In diesem Zusammenhang stellt sich insbesondere die Frage, ob ND-Entwicklung einen Nachteil für die Überlebenschancen der Larven darstellt.

6.3.1 Schlupferfolg

Ob aus einem Ei eine Larve schlüpft oder nicht hängt zunächst von der Fertilität der abgelegten Eier ab, die innerhalb einer Eigeneration deutlich variieren kann. Grundsätzlich unterliegt der Befruchtungsgrad der Eier einer Vielzahl parental Effekte (PICKFORD 1966, 1975, KÖHLER 1983), die im Rahmen dieser Untersuchung aufgrund des Versuchsdesigns gleichmäßig verteilt wurden (Randomisierung der Ootheken). Die Bebrütungsversuche mit den G II- und G IV-Ootheken können einen Hinweis dafür liefern, wie sich der Anteil fertiler Eier bei den hier untersuchten Arten darstellt. So konnte bei *Ch. albomarginatus* in 1457 von 2187 Eiern ein Embryo gefunden werden (66,6%, G II). Bei *Ch. montanus* enthielten 2810 von 3630 Eiern einen Embryo (77,4%, G II) bzw. 3483 von 4594 Eiern (75,8%, G IV). Vor diesem Hintergrund erscheint es angebracht, den Schlupferfolg nicht – wie bei anderen Untersuchungen üblich – auf die Anzahl abgelegter Eier zu beziehen, sondern auf Basis der befruchteten Eier anzugeben.

Die Bebrütungstemperatur lässt nur in einem einzigen Fall einen Einfluss auf den Schlupferfolg erkennen (vgl. Kapitel 5.3.1.1). Nur beim 16,6 °C-Ansatz der G II-Ootheken erfolgte bei *Ch. albomarginatus* überhaupt kein Larvenschlupf. Dieser Befund korrespondiert mit der in Kapitel 6.2.2 erörterten Embryonalentwicklung in der Nähe der unteren Temperaturgrenze. Ansonsten zeigte sich bei allen anderen Temperaturansätzen bei *Ch. albomarginatus* und *Ch. montanus* kein systematischer Einfluss der Bebrütungstemperatur auf den Schlupferfolg. Bezogen auf alle befruchteten Eier schlüpften bei beiden Arten in allen weiteren Ansätzen im Median 100% der Embryonen aus einer Oothek (*Ch. mon.*: $p > 0,5$; *Ch. alb.*: $p > 0,1$, vgl. Tabelle 5.19). Bezogen auf alle abgelegten Eier lag die Schlupfrate bei *Ch. montanus* dagegen niedriger zwischen 73,2% und 100% pro Oothek und bei *Ch. albomarginatus* zwischen 65,7% und 87,5% pro Oothek (*Ch. mon.*: $p < 0,05$; *Ch. alb.*: $p > 0,1$). Hierbei ließen sich bei beiden Arten keine systematischen Temperatureffekte erkennen. Demgegenüber belegen Laborexperimente von HUNTER-JONES (1968), dass die Temperatur einen erheblichen Einfluss auf die Schlupfrate haben kann. So steigt die Eimortalität von *Schistocerca gregaria* an der oberen Temperaturgrenze (37-42,4 °C) sprunghaft auf 100% an, wohingegen im mittleren Temperaturbereich (24-37 °C) der Schlupferfolg im Durchschnitt über 75% lag. An der unteren Temperaturgrenze (19,7-24 °C) ergab sich ein verminderter Schlupferfolg, der wie bei *Ch. albomarginatus* auf der kältebedingten Stagnation der Embryonalentwicklung beruhte. Die Schlupfraten von *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* lassen an der oberen Temperaturgrenze keine Anzeichen für einen Temperatureffekt erkennen, so dass die thermische Letalgrenze deutlich über 35 °C liegen dürfte.

Weiterhin lässt sich auch zwischen den Entwicklungstypen (D/ND) kein systematischer Unterschied im Schlupferfolg erkennen (vgl. Kapitel 5.3.1.2). Bezogen auf alle befruchteten Eier schlüpfen bei beiden Arten sowohl aus den D-Ootheken als auch aus den ND-Ootheken jeweils 100% der Embryonen ($p > 0,1$, vgl. Tabelle 5.20). Bezogen auf alle abgelegten Eier lassen sich dagegen in einzelnen Temperatursätzen signifikant höhere Schlupfraten der ND-Ootheken feststellen. Bei *Ch. montanus* ist der Schlupferfolg der ND-Ootheken bei 30,2 °C signifikant höher ($p < 0,05$, vgl. Abbildung 5.24), bei *Ch. albomarginatus* bei 26,5 °C und 30,2 °C ($p < 0,05$, vgl. Abbildung 5.25). Insgesamt zeigen diese Ergebnisse, dass Non-Diapause-Entwicklung keinen negativen Einfluss auf Schlupferfolg der Embryonen hat. Vielmehr war der Schlupferfolg in einzelnen Fällen sogar größer als bei Diapause-Entwicklung. Insofern stellt es für die Überlebenswahrscheinlichkeit des Embryos unter den Versuchsbedingungen keinen Nachteil dar wenn das Ei erst später in der Saison abgelegt wurde, und der Embryo die Diapause nicht mehr erreichen konnte. Die Überwinterung in einem Prädiapause-Stadium bedeutet für einen Embryo offenbar kein erhöhtes Mortalitätsrisiko. Hierbei ist zu bedenken, dass die Überwinterung der Ootheken unter standardisierten Bedingungen im Kühlschrank bei 5-6 °C erfolgte. Unklar ist, wie sich möglicherweise längere Frost-Phasen auf den Schlupferfolg der ND-Ootheken ausgewirkt hätten. Bei D-Ootheken stellen kalte Temperaturen erst in einem Temperaturbereich unterhalb von -15 °C einen echten Mortalitätsfaktor dar, wobei die Dauer der Frostphase offenbar die entscheidende Größe ist (PICKFORD 1966, TSYPLENKOW 1970).

6.3.2 Synchronisation

a.) Synchronisation zwischen Gelegen

Bezüglich der Synchronisation zwischen verschiedenen Gelegen lassen sich zwei Effekte nachweisen. Zum einen zeigt sich ein deutlicher Einfluss der Bebrütungstemperatur auf die Schlupfterminierung: Je wärmer die Temperatur, desto stärker wird das Schlupfgeschehen zwischen den Ootheken synchronisiert. Bei beiden Arten führt ein Anstieg der Bebrütungstemperatur zu einer deutlichen Abnahme der Schlupfperiode (vgl. Kapitel 5.3.2.1). So nahm bei Diapause-Ootheken von *Ch. montanus* die Schlupfperiode von 27 Tagen bei 16,6 °C über 10 Tage bei 20,1 °C auf 2 Tage bei 34,4 °C ab (vgl. Tabelle 5.21). Bei *Ch. albomarginatus* nahm die Schlupfperiode von 12 Tagen bei 20,1 °C auf ebenfalls 2 Tage bei 34,4 °C ab. Darüber hinaus hat vor allem aber der Entwicklungstyp (D/ND) einen erheblichen Einfluss auf die Synchronisation des Larvenschlupfs. Larven aus D-Ootheken schlüpfen weitgehend synchron, während Larven aus ND-Ootheken stark desynchron zueinander schlüpfen (vgl. Kapitel 5.3.2.2). Exemplarisch wurde dies am 30,2 °C-Temperatursatz aufgezeigt (vgl. Abbildung 5.26 und 5.27). Bei beiden Arten war der Schlupf der D-Larven auf wenige Tage konzentriert, während der Schlupf der ND-Larven erst später einsetzte und über einen längeren Zeitraum streute. Prinzipiell ließe sich dieselbe Verteilung auch bei allen anderen Temperatursätzen finden, wobei mit abnehmender Temperatur der zuvor beschriebene Temperatureffekt immer deutlicher zutage tritt.

Der hochsynchroner Schlupf bei Diapause-Entwicklung beruht im wesentlichen auf der Existenz des gemeinsamen Diapause-Stadiums. Auf diese Weise erreichen Embryonen unterschiedlicher Gelege noch vor der Winterruhe denselben Entwicklungsstand. Nach der Winterruhe entwickeln sich die Embryonen dann weitgehend parallel bis zum Larvenschlupf weiter. In diesem Zusammenhang dürfte auch die in Kapitel 6.2.2 ausgeführte sukzessive Abnahme des Entwicklungsnullpunktes der VWR eine entscheidende Rolle spielen. Durch diesen Mechanismus können Embryonen auch noch im Spätherbst das Diapause-Stadium erreichen, was zu einer weiteren Synchronisation des Larvenschlupfs führt. Bei den später abgelegten ND-Embryonen tritt der in Kapitel 6.1.2 dargestellte Zusammenhang zwischen Entwicklungsdefizit (VWR) und Nachholen der Entwicklung (NWR) in Erscheinung. Vor der Winterruhe können die spät abgelegten Embryonen je nach Ablagetermin unterschiedliche Entwicklungsstadien erreichen, in denen sie überwintern können (Quieszenz). Nach der Winterruhe benötigen die Embryonen dann je nach Entwicklungsrückstand um so länger bis zum Larvenschlupf.

Auf die Bedingungen im Freiland übertragen lässt sich aus diesen Ergebnissen folgern, dass der maßgebliche Faktor für die spätere Terminierung des Larvenschlupfs offenbar der Ablagetermin der Oothek ist. Larven aus früh abgelegten Ootheken (D) schlüpfen weitgehend synchron. Je später im Jahr eine Oothek abgelegt wird (ND), um so weiter zögert sich im Folgejahr der Schlupftermin hinaus. Die Konsequenz ist eine charakteristische Schlupfstaffelung: Zunächst erfolgt eine konzentrierte Hauptschlupfphase der D-Larven und dann folgt eine stark getreckte Streuschlupfphase der ND-Larven. Einen ähnlichen Verlauf der Schlupfrhythmik konnte auch KÖHLER (1983) bei Freiland- und Laboruntersuchungen an *Ch. parallelus* in Thüringen finden. Dabei folgte der Larvenschlupf einer steilen Glockenkurve mit rechtsschiefer Verteilung. KÖHLER führte den zeitlich streuenden Larvenschlupf auf einen genetisch determinierten Schlupfpolyorphismus zurück. Weitere Hinweise für einen genetisch bedingten Polymorphismus finden sich auch bei SHULOV & PENER (1959), SALZEN (1960) sowie CHURCH & SALT (1952), die unter identischen Bebrütungsbedingungen stark variierende Schlupftermine fanden. So sollen individuelle Unterschiede in den Entwicklungsgeschwindigkeiten der Embryonen als Folge individuell variierender Entwicklungsnullpunkte und Temperatursummen zu einer zeitlichen Staffelung des Larvenschlupfs führen. Demgegenüber konnte im Rahmen dieser Untersuchung festgestellt werden, dass für die Variation des Schlupftermins bei *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* vor allem der Ablagetermin der Ootheken im Vorjahr mit verantwortlich ist. Gleichwohl wird dieser Effekt durch eine genetische Variabilität der individuellen Entwicklungsgeschwindigkeiten sekundär überlagert. Dafür spricht die Streuung der Schlupfperiode zwischen den Diapause-Ootheken bei den einzelnen Temperaturansätzen. Insbesondere bei den kälteren Temperaturansätzen lässt die steigende Desynchronisation (Schlupfperiode) eine deutliche Variabilität erkennen.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die Entwicklung im Diapause-Modus (früh abgelegte Ootheken) zu einer erheblichen Konzentration des Schlupfgeschehens führt, wohingegen die Entwicklung im Non-Diapause-Modus (spät abgelegte Ootheken) je nach Ablagetermin eine fortschreitenden Streuung des Larvenschlupfs bewirkt. Überlagert wird dieser Effekt durch einen Temperatureffekt sowie durch eine genetisch bedingte Variabilität.

b.) Synchronisation innerhalb der Gelege

Innerhalb der einzelnen Gelege treten die zuvor dargestellten Effekte (Warm/Diapause =Synchronisation vs. Kalt/Non-Diapause=Desynchronisation) überhaupt nicht oder nur wesentlich undeutlicher zu Tage. So lassen auch niedrige Bebrütungstemperaturen nahezu keinen desynchronisierenden Einfluss auf den Schlupf von Geschwisterlarven erkennen (vgl. Kapitel 5.3.3.1). Bei *Ch. montanus* beträgt die Schlupfperiode innerhalb von Diapause-Ootheken bei 16,6 °C im Median nur 4 Tage und bei allen anderen Temperaturansätzen stets Null Tage (vgl. Tabelle 5.22). Bei *Ch. albomarginatus* beträgt die mittlere Schlupfperiode sogar bei allen Temperaturansätzen Null Tage. Zusätzlich zeigt der Entwicklungstyp (D/ND) nur bei *Ch. montanus* einen Effekt auf die Synchronisation innerhalb der Ootheken (vgl. Kapitel 5.3.3.2). Geschwisterlarven aus D-Ootheken schlüpfen weitgehend synchron, wohingegen Geschwisterlarven aus ND-Ootheken etwas desynchroner schlüpfen ($p < 0,05$ bis $p < 0,001$, vgl. Tabelle 5.23 und vgl. Abbildung 5.28). Bei *Ch. albomarginatus* schlüpfen Geschwisterlarven aus D- und ND-Ootheken gleichermaßen synchron ($p > 0,05$, vgl. Tabelle 5.23 und vgl. Abbildung 5.29).

Diese Ergebnisse lassen erkennen, dass innerhalb der Ootheken der Schlupf der Geschwisterlarven stark synchronisiert ist. Hinweise hierfür finden sich auch bei MOORE (1948), SÄNGER (1974), KÖHLER (1983) sowie GROETERS & SHAW (1992), wobei dieses Phänomen in keinem Fall quantifiziert wurde. Bei der Synchronisation verschiedener Gelege war ein deutlicher Temperatureffekt zu erkennen, was als Anzeichen einer genetischen Variabilität angesehen werden kann (s.o.). Demgegenüber ist die genetische Variabilität innerhalb der Ootheken zwischen Geschwisterlarven nur ausgesprochen gering ausgeprägt. Dies dürfte eine Folge nahezu identischer Entwicklungsnullpunkte und Temperatursummen sein. Hierfür spricht die erstaunlich geringe Streuung der Schlupfperiode innerhalb der Diapause-Ootheken bei allen Temperaturansätzen. Selbst bei kalten Temperaturen schlüpfen in nahezu

allen Ootheken die Geschwisterlarven an einem Tag. Und auch im einzigen Ausnahmefall, dem 16,6 °C-Ansatz von *Ch. montanus*, lag die mittlere Schlupfperiode innerhalb der Ootheken mit 4 Tagen deutlich unter der Periode zwischen den Ootheken (27 Tage). Die Tatsache, dass bei *Ch. montanus* eine gewisse Desynchronisation bei der Non-Diapause-Entwicklung festgestellt werden konnte, spricht zumindest bei dieser Art gegen eine komplette „Einschaltung“ der Geschwisterlarven. Bei der Schlupfsynchronisation innerhalb der Ootheken könnte auch noch ein weiterer Effekt eine Rolle spielen. Nicht auszuschließen ist, dass sich die schlupfreifen Embryonen durch mechanische Bewegungen gegenseitig zum synchronen Schlupf stimulieren. In diesem Zusammenhang erscheint eine Beobachtung von KÖHLER (1983) aufschlussreich, wonach Larven von *Ch. parallelus* innerhalb weniger Minuten gleichzeitig aus den Ootheken schlüpften und „sich gegenseitig mechanisch herausschoben“.

Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass eine geringe genetische Variabilität zwischen den Geschwisterlarven zu einer erheblichen Konzentration des Schlupfgeschehens innerhalb der Ootheken führt. Dies gilt insbesondere für die Diapause-Entwicklung und bei *Ch. albomarginatus* auch für die Non-Diapause-Entwicklung. Dabei zeigt sich bei *Ch. montanus*, dass innerhalb der Non-Diapause-Ootheken zumindest eine partielle Desynchronisation des Larvenschlupfs erfolgt.

6.4 Lebenszyklus-Strategien

In einer abschließenden Betrachtung soll nun bilanziert werden, wie sich die im Rahmen dieser Untersuchung erzielten Ergebnisse in die Lebenszyklus-Strategie von Feldheuschrecken einfügen.

Insgesamt lässt die Embryogenese von *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* eine außerordentliche Plastizität erkennen. Dies hat zur Folge, dass der Lebenszyklus beider Arten bezüglich der Embryonalentwicklung zwei relevante Entwicklungswege beinhaltet: Diapause-Entwicklung und Non-Diapause-Entwicklung. Dabei bestimmt im Verlauf einer Fortpflanzungssaison allein der Ablagetermin der Ootheken (durch die Bebrütungsgeschichte der Eier) nach welchem Modus sich die Embryonen entwickeln. Die für Feldheuschrecken charakteristische, iteropare Fortpflanzungsweise der Weibchen führt im Folgejahr schließlich zu einer breiten Streuung des Schlupftermins der Larven nach dem Muster:

Frühe Ablagen – Diapause-Entwicklung – früher/synchroner Schlupf

Späte Ablagen – Quieszenz / Non-Diapause-Entwicklung – später/desynchroner Schlupf.

Der Zusammenhang zwischen der iteroparen Fortpflanzung der Weibchen und den embryonalen Entwicklungswegen, sowie die hieraus resultierenden Auswirkungen der saisonalen Eiablage auf die Schlupftermine der Larven im Freiland, wird in den Abbildungen 6.2 und 6.3 dargestellt. Der Überlebenswert der beiden relevanten Entwicklungswege (D/ND) hängt vor allem davon ab, welche Konsequenzen D- und ND-Entwicklung für die individuelle Fitness der Nachkommenschaft bzw. für die Fitness der reproduzierenden Weibchen hat. Subitanentwicklung und Überlagerung können für die beiden untersuchten Arten als seltene Ereignisse mit einer geringen Bedeutung für die Populationsbiologie angesehen werden (vgl. Kapitel 6.1.3).

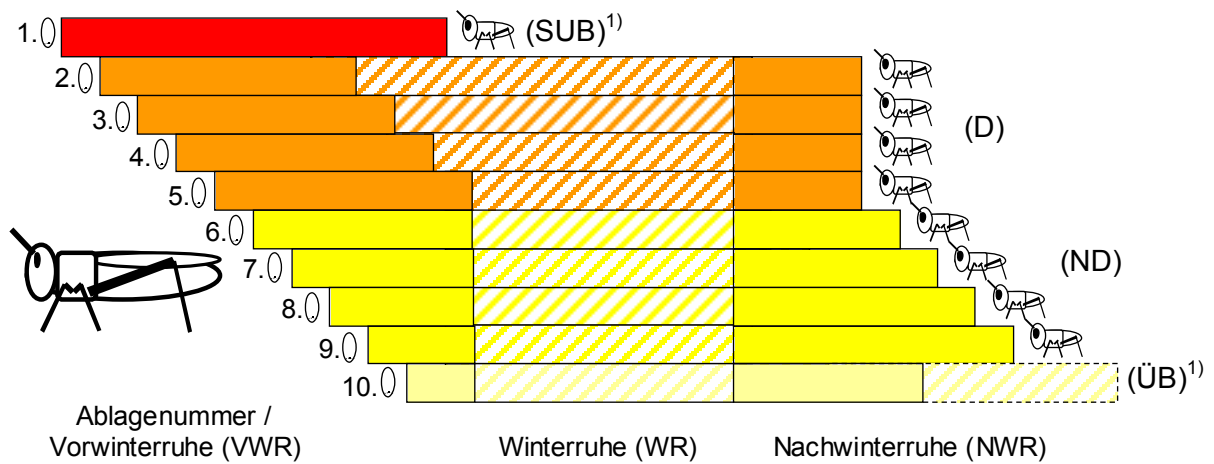


Abbildung 6.2: Zusammenhang zwischen der iteroparen Fortpflanzung eines früh im Jahr reproduzierenden Weibchens und den vier möglichen embryonalen Entwicklungswegen der Nachkommenschaft
 ¹): Subitanentwicklung und Überliegen nur in Ausnahmefällen

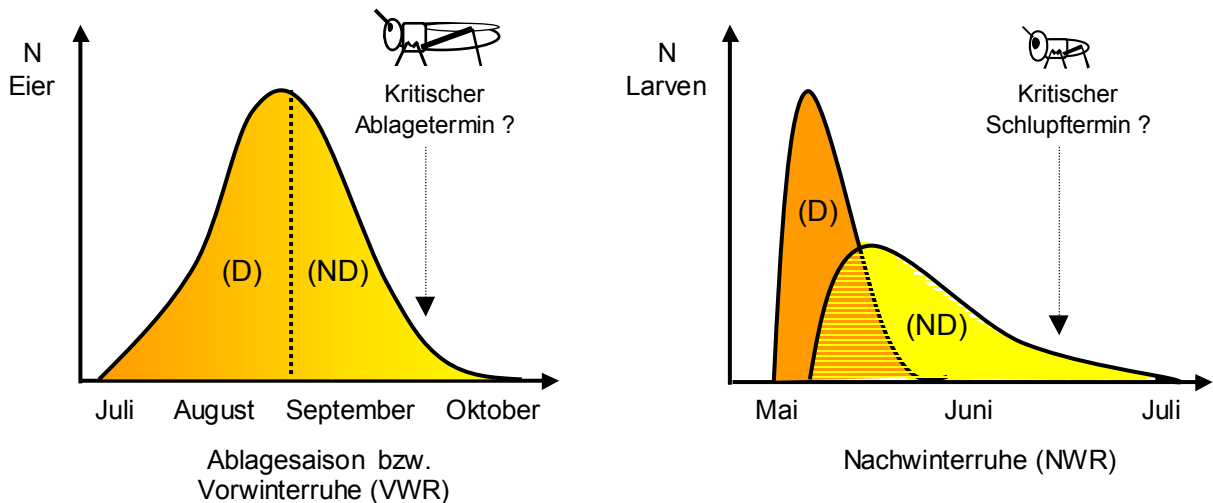


Abbildung 6.3: Auswirkung der saisonalen Eiablage (links) auf den Larvenschlupf im Folgejahr (rechts) mit synchron schlüpfenden Diapause-Larven und desynchron schlüpfenden Non-Diapause-Larven
Anmerkungen: Subitan-Larven und Überlieger sind nicht dargestellt
 Zum Kritischen Ablage- und Schlupftermin siehe Text

a.) Lebenszyklus-Strategie aus Sicht der Larve

Aus Sicht der Larven stellt sich die Frage, welche Konsequenz Diapause- oder Non-Diapause-Entwicklung für das Schicksal des einzelnen Individuums hat. Diesbezüglich konnte in Kapitel 6.3 gezeigt werden, dass Diapause-Larven einen hohen Schlupferfolg aufweisen und früh in der Saison schlüpfen. Dabei fällt das Schlupfereignis aller Diapause-Larven in eine kurze Hauptschlupfphase. Non-Diapause-Larven zeigen ebenfalls einen hohen Schlupferfolg. Allerdings müssen sie die fehlende Entwicklung nachholen und schlüpfen deshalb erst später in der Saison. In diesem Fall erfolgt der Larvenschlupf sukzessive in einer desynchronen Streuschlupfphase. Die entscheidenden Unterschiede der beiden Entwicklungswege bestehen also im jahreszeitlichen Auftreten der Larven sowie der Synchronisation

des Schlupfgeschehens. Grundsätzlich können sich hierdurch Auswirkungen auf Überlebensfähigkeit, Wachstum und Reproduktion der Individuen ergeben.

Frühes Schlüpfen kann einen positiven Effekt auf die individuelle Fitness haben, da die Tiere entsprechend zeitiger im Jahr geschlechtsreif werden, was eine längere Ablageperiode ermöglicht (HILBERT et al. 1985). In diesem Sinne konnte PICKFORD (1960) bei Freilandexperimenten mit *Melanoplus bilituratus* belegen, dass früh schlüpfende Larven im Vergleich zu später geschlüpften Tieren eine verlängerte Lebensdauer als Imago aufweisen, wodurch eine maximale Gesamtproduktion erzielt werden kann. Außerdem zeigen früh schlüpfende Larven eine höhere Überlebensrate bis zum Imaginalstadium. Umgekehrt kann die Gesamtproduktion bei sehr spät schlüpfenden Larven extrem niedrig ausfallen, was mit der fortschreitenden Verkürzung der Wachstums- und Fortpflanzungsperiode zusammenhängt. Auf der anderen Seite kann jedoch auch ein zu früher Larvenschlupf zu einer erhöhten Mortalität führen (DEMPSTER 1963). So kann ein verfrühter Schlupf während kurzfristiger Wärmephasen im Winter oder im zeitigen Frühjahr bei einem nachfolgenden Kälteeinbruch zum Tod führen (INGRISCH 1985). CARRIERE et al. (1996) konnten bei *Gryllus pennsylvanicus* im Freiland belegen, dass die Larvenmortalität früh geschlüpfter Larven besonders hoch war.

Insgesamt ist für die Fitness der Larven das genaue „Timing“ des Larvenschlupfs im Verlauf des Frühjahrs von zentraler Bedeutung. Dieses Timing könnte vor dem Hintergrund der zuvor dargestellten Effekte einem Trade-off zwischen erhöhter Mortalität bei zu früh geschlüpften Larven und verringerter Fekundität zu spät geschlüpfter Larven unterliegen (CARRIERE et al. 1996). Dabei sollte man nicht den voreiligen Schluss ziehen, dass bei den verzögert schlüpfenden ND-Larven automatisch eine verminderte Reproduktionsleistung vorliegt. Ein solcher Effekt wäre erst dann gegeben, wenn durch einen späten Schlupftermin die potentielle Reproduktionsphase eines Tieres tangiert werden würde. Insofern könnten sogar spät schlüpfende Weibchen noch eine maximale Gesamtproduktion erzielen. In diesem Zusammenhang könnte man einen „kritischen Schlupftermin“ postulieren, ab dem eine Larve in der ihr verbleibenden Saison gerade noch einen Mindest-Reproduktionswert erzielen kann. Ein solcher Termin würde vor allem von der Entwicklungsdauer der Larvalphase sowie der Reproduktionsphase abhängen. Aus diesem Grund erfordert eine Untersuchung möglicher Trade-offs nicht nur eine genaue Kenntnis der Embryonalentwicklung, sondern auch die Kenntnis der anderen Phasen des Lebenszyklus (Larvalphase, Reproduktionsphase). Diesbezüglich besteht noch reichlich Forschungsbedarf.

b.) Lebenszyklus-Strategie aus Sicht der Weibchen

Aus Sicht der Weibchen stellt sich die Frage, welche Konsequenz die Produktion von frühen Ootheken (mit früh schlüpfenden D-Larven) und späten Ootheken (mit verzögert schlüpfenden ND-Larven) für das einzelne Weibchen hat. Da der Schlupferfolg innerhalb der D- und ND-Ootheken nicht systematisch vermindert wird, kann man davon ausgehen, dass es sich grundsätzlich für das einzelne Weibchen „lohnt“ auch in eine spät abgelegte Nachkommenschaft zu investieren. Als Maß für die Fitness eines Weibchens dient nicht allein der gegenwärtige Reproduktionswert, sondern auch der zukünftige Reproduktionswert („residual reproductive value“) (vgl. BEGON et al. 1998). Insofern ist für die Fitness eines Weibchens auch von Bedeutung, welcher Teil der eigenen Nachkommenschaft eine verminderte Fitness bzgl. der Reproduktion aufweist. In diesem Zusammenhang sollten die Weibchen ihre Ootheken möglichst so ablegen, dass die Larven im Folgejahr noch vor dem „kritischen Schlupftermin“ schlüpfen, was bei den Weibchen einem „kritischen Ablagetermin“ entspräche.

Diapause- und Non-Diapause-Larven kommen bei derselben Mutter vor und stellen somit möglicherweise eine Absicherungsstrategie („bet-hedging“ od. „risk spreading“) dar (STEARNS 1976, PHILIPPI & SEGER 1989). So könnte die Existenz der spät schlüpfenden ND-Larven eine Versicherung gegen Umweltkatastrophen darstellen. Falls ein Weibchen ausschließlich synchron schlüpfende D-Larven produziert, könnte die gesamte Nachkommenschaft des Weibchens im Verlauf einer Schlechtwetterphase oder im Extremfall sogar durch ein einziges starkes Unwetter vernichtet werden. Blicke jedoch als Versicherung der zeitlich

darauffolgende, desynchrone Schlupf der ND-Larven bestehen, wäre zumindest ein Teil der Nachkommenschaft gesichert. Auf diese Weise könnte das Weibchen wenigstens einen Mindestbeitrag an der Folgegeneration aufrechterhalten. Mütter, deren Nachkommen verschiedene Entwicklungswege einschlagen können, erzielen unter bestimmten Bedingungen eine höhere durchschnittliche Fitness als solche, deren Nachwuchs nur einem Entwicklungspfad folgt (FRANK & SLATKIN 1990). Derart gemischte Entwicklungswege wurden auch bei anderen Orthopteren nachgewiesen, und von den Autoren ebenso als „bet-hedging“-Strategie in einer unkalkulierbaren Umwelt ausgelegt (WALKER 1980, DEAN 1982, MOUSSEAU & ROFF 1989, DINGLE et al. 1990, GROETERS 1994). In ähnlicher Weise deutet auch KÖHLER (1991) den Polymorphismus in den Dormanzerscheinungen als eine mehrfache Absicherung von Populationen. Im hier vorliegenden Fall entscheidet sich vor allem über den Ablagetermin und die saisonalen Witterungsverhältnisse, ob eine Diapause- oder Non-Diapause-Oothek produziert wurde.

Zu berücksichtigen ist weiterhin, dass die Reproduktionsleistung eines Weibchens von zwei verschiedenen Alterseffekten abhängt. So verlängert sich zunächst mit zunehmendem Alter die Ablageperiode, d.h. der Abstand zwischen zwei Ootheken-Ablagen nimmt zu (MORIARITY 1969a). Außerdem nimmt bei älteren Weibchen (i.d.R. zum Ende der Vegetationsperiode) die Fekundität ab, d.h. mit zunehmendem Alter sinkt die Anzahl Eier pro Oothek. (für *Ch. brunneus*: MORIARITY 1969a, DE SOUZA SANTOS 1987; für *Ch. parallelus*: KÖHLER 1983). Bei *Ch. montanus* und *Ch. albomarginatus* könnten die signifikanten Unterschiede in der mittleren Eizahl pro Oothek zwischen D- und ND-Ootheken auf einen solchen Alterseffekt hinweisen (vgl. Tabelle 5.20). Man sollte nicht den voreiligen Schluss ziehen, dass den später im Jahr abgelegten ND-Eiern aufgrund dieser maternalen Alterseffekte automatisch eine verminderte Fitness zukäme. Ein solcher Effekt wäre erst dann gegeben, wenn durch eine späte Eiablage die qualitative oder quantitative Ausstattung der Eier mit Nährstoffen verändert würde. In diesem Zusammenhang könnte die Eigröße bzw. das Eigewicht bei der Ablage ein geeignetes Maß für die mütterliche Investition darstellen. Dahinter verbirgt sich die Annahme, dass große, bzw. schwere Eier viele Nährstoffe beinhalten, was eine längere Embryonalphase ermöglicht. In diesem Zusammenhang deuten die Ergebnisse verschiedener Autoren auf einen gegenteiligen Alterseffekt hin. So konnte DE SOUZA SANTOS (1987) bei *Ch. brunneus* mit zunehmendem Alter der Weibchen eine Zunahme der Eigewichte feststellen. CHERRILL (1987) fand bei Laborexperimenten mit *Ch. brunneus* bei den spät abgelegten Larven eine Größen- und Gewichtszunahme. Bei derselben Art konnte BROZOWSKI (2000) schließlich zeigen, dass später schlüpfende Larven tendenziell größer sind. Diese Befunde könnten darauf hindeuten, dass die maternale Investition in die Eier auf die zu erwartenden Überlebenschancen der Nachkommen abgestimmt wird (CHERRILL 1987, CHERRILL & BEGON 1991). Auf diese Weise könnten verzögert schlüpfende ND-Larven, die eine verkürzte Wachstumssaison vorfinden, aufgrund einer leicht verbesserten Startgröße den Entwicklungsrückstand gegenüber den früher geschlüpften D-Larven zum Teil kompensieren.

c.) Abschließende Bewertung der Lebenszyklus-Strategie von Feldheuschrecken

Die Abwägung der Vor- und Nachteile von Diapause- und Non-Diapause-Entwicklung für Larven bzw. Weibchen lässt keine abschließende Bewertung darüber zu, welcher dieser beiden Entwicklungswege als „erfolgreicher“ anzusehen wäre. Daher lässt sich auch nicht erkennen, inwiefern für einzelne Weibchen „Teilstrategien“ darin bestehen könnten, vorzugsweise Diapause- oder Non-Diapause-Nachkommen zu erzeugen. Letzten Endes repräsentieren die im Rahmen dieser Untersuchung gefundenen Ergebnisse den gegenwärtigen Stand der Evolution beider Arten im Kontext ihrer unmittelbaren Umwelt. Dabei konnte gezeigt werden, dass die Embryonalentwicklung in ihrer Plastizität eine bedeutende Komponente im Lebenszyklus von Feldheuschrecken darstellt. So besteht an unterschiedlichen Stellen der Embryogenese die Gelegenheit, auf wechselhafte Umweltbedingungen flexibel zu reagieren. Die Selektion optimaler Schlupftermine könnte beispielsweise über eine Veränderung der Entwicklungsnullpunkte oder eine Verschiebung des Diapause-Stadiums erfolgen. Darüber hinaus stellt vor allem aber die Option zur Non-Diapause-Entwicklung einen großen Vorteil in einer saisonalen Umwelt mit einem ausgeprägten Jahreszeitenklima dar. Nur auf diese

Weise ist es den Weibchen gestattet, noch spät im Jahr zu schlüpfen und zu reproduzieren. Ohne diese Option wäre ein Großteil der Nachkommenschaft eines Weibchens „verloren“, was einen enormen Fitness-Verlust für das Individuum bedeuten würde. Insofern kann der iteropare Fortpflanzungsmodus von Feldheuschrecken erst durch die Flexibilität der embryonalen Entwicklungsmöglichkeiten eine erfolgreiche Lebenszyklus-Strategie darstellen. Wenn man diesem Gedanken konsequent folgt wird auch deutlich, warum keine getrennten „Teilstrategien“ (Diapause-Strategie vs. Non-Diapause-Strategie) gefunden werden können: Möglicherweise könnte hier eine umfassende Gesamt-Lebenszyklus-Strategie vorliegen, die sich aus einer Kombination von D-/ND-Entwicklung und der iteroparen Fortpflanzung der Weibchen zusammensetzt. Somit würde sich auch die Suche nach einem maternalen Steuerungsmechanismus erübrigen, durch den die Produktion von Diapause- und Non-Diapause-Eiern reguliert werden würde. Insofern würde sich mit dem hier entwickelten funktionalen Erklärungsansatz der embryonalen Entwicklungswege auch das kausale Modell der embryonalen Entwicklungsmuster (vgl. Kapitel 6.1.5) bestätigen.

Abschließend sei darauf hingewiesen, dass in der englischsprachigen Fachliteratur für das Phänomen der Non-Diapause-Entwicklung kein eigenständiger Fachterminus existiert. Stattdessen wird die in der deutschsprachigen Literatur als Subitanentwicklung bezeichnete direkte Entwicklung als Non-Diapause-Entwicklung bezeichnet. Um begriffliche und inhaltliche Verwirrungen in Zukunft zu vermeiden, sollte daher die Fachterminologie einander angeglichen werden. Diesbezüglich ließen sich zwei Fachtermini etablieren: Die diapausefreie Entwicklung vor der Winterruhe könnte als „subitane Nondiapause-Entwicklung“ („subitane nondiapause development“) und die diapausefreie Entwicklung nach der Winterruhe als „latente Nondiapause-Entwicklung“ („latent nondiapause development“) bezeichnet werden.

7 Literatur

- ANDO, Y. (1993): Thermal response and reversibility of diapause in the eggs of *Locusta migratoria*. – *Physiological Entomology* 18 (1): 1-6.
- ANDREWARTHA, H.G. (1943): Diapause in the eggs of *Austroicetes cruciata*, SAUSS. (Acrididae) with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause. – *Bulletin of Entomological Research* 34: 1-17.
- ANDREWARTHA, H.G. (1952): Diapause in relation to the ecology of insects. – *Biological Reviews* 27: 50-107.
- ARBEITSKREIS HEUSCHRECKEN NRW (1994): Heuschrecken in NRW. – Osnabrück. 62 S.
- ATKINSON, D. & BEGON, M. (1987a): Ecological correlates and heritability of reproductive variation in two co-occurring grasshopper species. – *Ecological Entomology* 12: 129-138.
- ATKINSON, D. & BEGON, M. (1987b): Reproductive variation and adult size in two co-occurring grasshopper species. – *Ecological Entomology* 12: 119-127.
- BÄRLOCHER, F. (1999): Biostatistik. – Thieme Verlag. 206 S.
- BASTIAN, A., BERNDT, A. & BASTIAN, H.-V. (1990): Zur Orthopteren-Fauna des Standortübungsplatzes "Hainberg" (Fürth) - erste Ergebnisse. – *Articulata* 5 (1): 23-29.
- BECK, S.D. (1980): *Insect Photoperiodism*. – Academic. New York. 2. Aufl. 387 S.
- BEGON, M. & PARKER, G.A. (1986): Should egg size and clutch size decrease with age? – *Oikos* 47: 293-302.
- BEGON, M.E., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. (1998): *Ökologie*. – Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg & Berlin. 750 S.
- BELLINGER, R.G. & PIENKOWSKY, R.L. (1985a): Interspecific variation in ovariole number in melanopline grasshoppers (Orth.: Acrididae). – *Annals Entomological Society of America* 78: 127-130.
- BERRY, J.S. (1995): The role of computer models in the Grasshopper Integrated Pest Management Project. – *Computers and Electronics in Agriculture* 13: 13-26.
- BERRY, J.S., KEMP, W.P. & ONSAGER, J.A. (1995): Within-year Population Dynamics and Forage Destruction Model for Rangeland Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). – *Environmental Entomology* 24: 212-225.
- BIOLOGISCHE STATIONEN GÜTERSLOH/BIELEFELD E.V. (1997): *Pflanzengesellschaften im Versmolder Bruch (Kreis Gütersloh)* (unveröff.): 20 S.
- BIRCH, L.C. & ANDREWARTHA, H.G. (1942): The influence of moisture on the eggs of *Austroicetes cruciata* SAUSS. (Orthoptera) with reference to their ability to survive desiccation. – *Australian Journal of experimental Biology and medical Science* 20: 1-8.
- BODENHEIMER, F.S. & SHULOV, A. (1951): Egg-development and diapause in the Moroccan Locust (*Dociostaurus maroccanus* THNB.). – *Bull. Res. Coun. Israel* 1: 59-75.
- BODINE, J.H. (1925): Effect of temperature on rate of embryonic development of certain Orthoptera. – *Journal of Experimental Zoology* 42: 91-109.
- BRADSHAW, W.E. (1986): Pervasive themes in insect life cycle strategies. – In: TAYLOR, F. & KARBAN, R. (eds.): *The Evolution of Insect Life Cycles*. – Springer. Berlin, Heidelberg, New York: 261-275.
- BRINKMANN, R. (1991): Erhebung und Auswertung faunistisch-tierökologischer Grundlagendaten für die Landschaftsplanung - dargestellt am Beispiel der Heuschreckenfauna des Kreises Paderborn. – Diplomarbeit. Universität Hannover. 171 S.
- BROWNING, T.O. (1952): The influence of temperature on the completion of diapause in the eggs of *Gryllus commodus* WALKER. – *Australian Journal of Scientific Research B* 5: 112-127.
- BROZOWSKI, F. (2000): Ökologische Untersuchungen zur Fortpflanzung des Braunen Grashüpfers *Chorthippus brunneus* (Acrididae: Gomphocerinae) unter halbnatürlichen Bedingungen. – *Articulata-Beiheft* 8: 1-138.
- BRUCKHAUS, A. (1992): Ergebnisse zur Embryonalentwicklung bei Feldheuschrecken und ihre Bedeutung für den Biotop- und Artenschutz. – *Articulata-Beiheft* 2: 1-115.
- CARRIERE, Y., SIMONS, A.M. & ROFF, D.A. (1996): The effect of the timing of post-diapause egg development on survival, growth, and body size in *Gryllus pennsylvanicus*. – *Oikos* 75: 463-470.

- CARTER, M.R., MACREA, I.V., LOGAN, J.A. & HOLTZER, T.O. (1998): Population Model for *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) and an Analysis of Grasshopper Population Fluctuations in Colorado. – *Environmental Entomology* 27: 892-901.
- CHAPMAN, R.F. & WHITHAM, F. (1968): The external morphogenesis of grasshopper embryos. – *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* 43: 161-169.
- CHERRILL, A.J. & 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.J. & BEGON, M. (1991): Oviposition date and pattern of embryogenesis in the grasshopper *Chorthippus brunneus* (Orthoptera, Acrididae). – *Holarctic Ecology* 14: 225-233.
- CHERRILL, A.J. (1987): The development and survival of the eggs and early instars of the grasshopper *Chorthippus brunneus* (THUNBERG) in North West England. – Ph.D. thesis. University of Liverpool. 229 S.
- CHURCH, N.S. & SALT, R.W. (1952): Some effects of temperature on development and diapause in eggs of *Melanoplus bivittatus* (Orth.: Acrididae). – *Canadian Journal of Zoology* 30: 173-184.
- CLEFFMANN, G. (1987): Stoffwechselfysiologie der Tiere. – Ulmer. Stuttgart. UTB Nr. 791: 301 S.
- CLOTTON-BROCK, T.H. (1988): Reproductive Success. – University Chicago Press. Chicago. 132 S.
- COIN, J. (1993): *Omocestus ventralis* (ZETTERSTEDT), criquet bivoltin dans le Midi de la France (Orthoptera, Acrididae). – *Bull. Soc. Entmol. France* 97: 415-418.
- COLVIN, J. & COOTER, R.J. (1995): Diapause induction and coloration in the Senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*. – *Physiological Entomology* 20 (1): 13-17.
- COLVIN, J. (1996): Diapause duration, survival in relation to desiccation and egg-pod morphology of the Senegalese grasshopper, *Oedaleus senegalensis*. – *Physiological Entomology* 21: 173-178.
- DANILEVSKIJ, A.S. (1965): Photoperiodism and seasonal development of insects. – Oliver & Boyd. Edinburgh, London. 283 S.
- DANKS, H.V. (1987): Insect Dormancy: An Ecological Perspective. – Monograph Ser. N 1. Ottawa: Biological Survey of Canada. 439 S.
- DE SOUZA SANTOS, P. (1987): The effects of food availability and age on reproductive effort. – Ph.D. thesis. University of Liverpool. 137 S.
- DE SOUZA SANTOS, P. & BEGON, M. (1987): Survival costs of reproduction in grasshoppers. – *Functional Ecology* 1: 215-221.
- DEAN, J.M. (1982): Control of diapause induction by a change in photoperiod. – *Journal of Insect Physiology* 28: 1035-1040.
- DEARN, J.M. (1977): Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshoppers. – *Oecologia* 28: 67-85.
- DEMPSTER, J.P. (1963): The population dynamics of grasshoppers and locusts. – *Biological Reviews* 38: 490-529.
- DENLINGER, D.L. (1985): Hormonal control of diapause. – In: KERKUT, G.A. & GILBERT, L.I., (eds.): *Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology*. Vol. 8. Endocrinology II. – Pergamon Press. Oxford. 353-412.
- DETZEL, P. (1991): Heuschrecken und ihre Lebensräume. – *Arbeitsblätter Naturschutz* 13: 1-13.
- DETZEL, P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. – Ulmer. Stuttgart. 580 S.
- DEURA, K. & HARTLEY, J.C. (1982): Initial diapause and embryonic development in the speckled bush-cricket, *L. punctatissima*. – *Physiological Entomology* 7: 253-262.
- DINGLE, H. & MOUSSEAU T.A. (1994): Geographic variation in embryonic development time and state of diapause in a grasshopper. – *Oecologia* 97 (2): 179-185.
- DINGLE, H. (1986): The evolution of insect life cycle syndromes. – In: TAYLOR, F. & KARBAN, R. (eds.): *The Evolution of Insect Life Cycles*. – Springer. Berlin, Heidelberg, New York: 187-203.
- DINGLE, H., MOUSSEAU, T.A. & SCOTT, S.M. (1990): Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.). – *Oecologia* 84: 199-206.
- DJN (DEUTSCHER JUGENDBUND FÜR NATURBEOBACHTUNG) (1991): Heuschrecken – Bestimmung, Verbreitung, Lebensräume und Gefährdung aller in Deutschland vorkommenden Arten. – Hamburg. 97 S.
- FISHER, J.R., KEMP, W.P. & PIERSON, F.B. (1996): *Aulocara ellioti* (Orthoptera: Acrididae): Diapause termination, postdiapause development, and prediction of hatch. – *Environmental Entomology* 25 (5): 1158-1166.

- FISHER, J.R., KEMP, W.P. & PIERSON, F.B. (1999): Postdiapause development and prediction of hatch of *Ageneotettix deorum* (Orth.: Acrididae). – *Environmental Entomology* 28 (3): 347-352.
- FRANK, S.A. & SLATKIN, M. (1990): Evolution in a variable environment. – *The American Naturalist* 136: 244-260.
- FRICKE, M. & NORDHEIM, H. v. (1992): Auswirkungen unterschiedlicher landwirtschaftlicher Bewirtschaftungsweisen des Grünlandes auf Heuschrecken (Orthoptera, Saltatoria) in der Oker-Aue (Niedersachsen) sowie Bewirtschaftungsempfehlungen aus Naturschutzsicht. – *Braunschweiger naturkundliche Schriften* 4 (1): 59-89.
- FROELICH, C. (1994): Analyse der Habitatpräferenzen von Heuschreckenarten (Orthoptera: Saltatoria) in einem Mittelgebirgsraum unter Berücksichtigung regionaler Differenzierungen. – *Articula-Beiheft* 4: 1-176.
- FÜLLER, M. (1992): Heuschrecken-, Tagfalter- und Vogelfauna der Feuchtwiesenschutzgebiete des Kreises Gütersloh. – *LÖLF-Mitteilungen* 2: 48-54.
- GEHRKEN, U. & DOUMBIA, Y. O. (1996): Diapause and quiescence in eggs of a tropical grasshopper *Oedaleus senegalensis* (KRAUSS). – *Journal of Insect Physiology* 42 (5): 483-491.
- GORNY, M. (2003 i.V.): Rechnergestütztes individuenbasiertes Modell der Populationsdynamik bei Feldheuschrecken (Caellifera: Acrididae). – Diplomarbeit. Universität Bielefeld.
- GREGG, P. (1985): Reversal of embryonic diapause in the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (WALKER) by temperatures above the development threshold. – *Journal of Insect Physiology* 31: 959-962.
- GREGG, P., ROBERTS, B. & WENTWORTH, S.L. (1987): Levels of ecdysteroids in diapause and non-diapause eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (WALKER). – *Journal of Insect Physiology* 33: 237-242.
- GROETERS, F.R. & SHAW, D.D. (1992): Association between latitudinal variation for embryonic development time and chromosome structure in the grasshopper *Caledia captiva* (Orthoptera, Acrididae). – *Evolution* 46 (1): 245-257.
- GROETERS, F.R. (1994): The adaptive role of facultative embryonic diapause in the grasshopper *Caledia captiva* (Orthoptera: Acrididae) in southern Australia. – *Ecography* 17 (3): 221-228.
- HAIRSTON, N.G. & OLDS, E.J. (1984): Population differences in the timing of diapause: adaption in a spatially heterogenous environment. – *Oecologia* 61: 42-48.
- HAIRSTON, N.G. & OLDS, E.J. (1987): Population differences in the timing of diapause: a test of hypotheses. – *Oecologia* 71: 339-344.
- HAIRSTON, N.G. & WALTON, W.E. (1986): Rapid evolution of a life history trait. – *Proceedings National Academy of Science USA* 83: 4831-4833.
- HARAZIM, M. (2003 i.V.): Untersuchungen zur Reproduktion von *Chorthippus montanus* (CHARPENTIER, 1825) und *Chorthippus albomarginatus* (DE GEER, 1773). – Diplomarbeit. Universität Bielefeld.
- HARDIE, J. & LEES, A.D. (1985): The induction of normal and teratoid viviparae by a juvenile hormone and kinoprene in two species of aphids. – *Physiological Entomology* 10: 65-74.
- HARZ, K. (1960): Geradflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera. In: DAHL, F.: *Die Tierwelt Deutschlands* 46. Teil. – Fischer. Jena. 232 S.
- HARZ, K. (1975): *Die Orthopteren Europas II*. – Dr. W. Junk B.V. Den Haag. 939 S.
- HELFERT, B. (1980): Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten. – 2.: Embryogenese und Dormanz der Filialgeneration. – *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik und Ökologie* 107: 449-500.
- HENNEGUY, L.F. (1904): *Les Insectes. Morphologie, reproduction, embryogénie*. – Masson, Paris. 804 S.
- HILBERT, D.W., LOGAN, J.A. & SWIFT, D.M. (1985): A unifying hypothesis of temperature effects on egg development and diapause of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). – *Journal of Theoretical Biology* 112: 827-838.
- HODEK, D.W. & HODKOVA, M. (1989): Multiple role of temperature during insect diapause: a review. – *Entomologia experimentalis et applicata* 49: 153-165.
- HOFFMANN, J.A. & LAGUEUX, M. (1985): Endocrine aspects of embryonic development in Insects. – In: KERKUT, G.A. & GILBERT, L.I. (eds.): *Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology*. Vol. 8. Endocrinology II. – Pergamon Press. Oxford. 435-460.

- HOGAN, T.W. (1960): The onset and duration of diapause in the eggs of *Acheta domesticus* WALKER (Orthoptera). – Australian Journal of Biological Science 13: 14-29.
- HORN, S.N. VAN (1966): Studies on the embryogenesis of *Aulocara ellioti* (THOMAS) (Orthoptera, Acrididae). I. External morphogenesis. – Journal of Morphology 120: 83-114.
- HUNTER, D.M. & GREGG, P.C. (1984) Variation in diapause potential and strength in eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (WALKER) (Orthoptera: Acrididae). – Journal of Insect Physiology 30: 867-870.
- HUNTER-JONES, P. (1968): The effect of constant temperature on egg development in the desert locust *Schistocerca gregaria* (FORSK.). – Bulletin of Entomological Research 59: 707-718.
- INGRISCH, S. & BOEKHOLT, I. (1982): Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria. – Zoologische Beiträge N.F. 28 (1): 33-46.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. – Westarp Wissenschaften. Magdeburg. 460 S.
- INGRISCH, S. (1983a): Zum Einfluß der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Größe des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). – Zoologischer Anzeiger 210 (5/6): 357-368.
- INGRISCH, S. (1983b): Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). – Deutsche Entomologische Zeitschrift N.F. 30 (1-3): 1-15.
- INGRISCH, S. (1984): Embryonic development of *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). – Entomologia generalis 10 (1): 1-9.
- INGRISCH, S. (1985): Effect of hibernation length on termination of diapause in European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). – Oecologia 65: 376-381.
- INGRISCH, S. (1987): Effect of photoperiod on the maternal induction of an egg diapause in the grasshopper *Chorthippus bormhalmi*. – Entomologia Experimentalis et Applicata 45: 133-138.
- INGRISCH, S. (1996): Fekundität und Entwicklung alpiner Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). – Mitteilungen Schweizerische Entomologische Gesellschaft 69 (3-4): 441-455.
- JHINGRAN, V.G. (1947): Early embryology of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (FORSKAL) (Orthoptera. Acrididae). – Records Indian Museum, Delhi 45: 181-200.
- KALTENBACH, A. (1963): Milieufeuchtigkeit, Standortsbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonischen Raum Österreichs. – Sitzungsberichte Österreichische Akademie der Wissenschaften. Math.-naturwiss. Klasse, Abteilung I, 172: 97-119.
- KELLY-STEBBINGS, A.F. & HEWITT, G.M. (1972): The laboratory breeding of British gomphocerine grasshoppers. – Acrida 1: 233-245.
- KEMP, W.P. & SANCHEZ, N.E. (1987): Differences in post diapause thermal requirements for eggs of two rangeland grasshoppers. – The Canadian Entomologist 119: 653-661.
- KIEL, E.-F. (1999a): Auswirkungen der Mahd auf Heuschrecken (Saltatoria) im extensiv genutzten Wirtschaftsgrünland unter besonderer Berücksichtigung der Populationsdynamik und der Mobilität der drei Arten: *Stethophyma grossum*, *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus*. – Diplomarbeit. Universität Bielefeld. 131 S.
- KIEL, E.-F. (1999b): Heuschrecken und Mahd – Empfehlungen für das Pflegemanagement in Feuchtwiesenschutzgebieten. – LÖBF-Mitteilungen (3): 63-66.
- KIEL, E.-F. (2000): Auswirkung von Mahd und Beweidung auf Heuschreckenpopulationen im Feuchtgrünland. – Unveröff. Gutachten i.A. der LÖBF. 72 S.
- KIEL, E.-F. (2001): Auswirkungen der Mahd auf Feldheuschrecken im Wirtschaftsgrünland – Aktuelle Untersuchungen zur Lebenszyklusstrategie & Populationsökologie. – BfN-Skripte 54: 25-29.
- KLEINEMENKE, K. (2002): Empirische Untersuchungen zu Fitness-Parametern bei Weibchen der Feldheuschrecke *Chorthippus montanus* (CHARPENTIER, 1825). – Staatsexamensarbeit. Universität Bielefeld. 75 S.
- KLEINERT, H. (1992): Entwicklung eines Biotopbewertungskonzeptes am Beispiel der Saltatoria (Orthoptera). – Articulata-Beiheft 1: 1-117.
- KÖHLER, G. (1983): Untersuchungen zum Schlupfpolyorphismus und dessen intrapopularen Folgen bei *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Orthoptera: Acrididae). – Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik und Ökologie 110: 31-44.

- KÖHLER, G. (1991): Investigations on Diapause and Non-Diapause in Central European Grasshopper Eggs (Acrididae: Gomphocerinae). – Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik und Ökologie 118: 323-344.
- KÖHLER, G. (2002): Experimente und Erhebungen zur Flügeligkeit beim Gemeinen Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Caelifera: Acrididae) – ein Beitrag zur Interpretation von Makropterie. – Articulata 17 (1): 1-19.
- KORN-KREMER, H. (1963): Beiträge zur Analyse des Männchen-Gesangs und zur Biologie von *Chorthippus montanus* CHARP. 1825 (Orthop. Acrididae). – Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 168: 133-183.
- KRAMER, D.A., STINNER, R.E. & HAIN, F.P. (1991): Time versus rate in parameter estimation of nonlinear temperature-dependent development models. – Environmental Entomology 20: 484-488.
- KRIEGBAUM, H. (1988): Untersuchungen zur Lebensgeschichte von Feldheuschrecken (Orthoptera: Gomphocerinae): Fortpflanzungsverhalten und Fortpflanzungserfolg im natürlichen Habitat. – Dissertation. Universität Erlangen-Nürnberg. 98 S.
- KRIEGBAUM, H. (1989): Heuschreckenpopulationen als mögliche Indikatoren bei der Prüfung anthropogener Umwelteinflüsse. – Articulata 4: 11-20.
- KRIEGBAUM, H. (1997): Grasshopper reproductive strategies measured in the field: A tradeoff between age at maturity and egg production per day. – Naturwissenschaften 84 (4): 157-159.
- KÜCÜKEKŞİ, S. (1964): Contribution to the study of egg development in *Acrida bicolor* (THUNB.) (Orthoptera, Acrididae). – Communications de la Faculte des Sciences de l'Universite d'Ankara /C 13: 131-178.
- KÜHNELT, W. (1970): Grundriß der Ökologie. Vol. 2. – Fischer Verlag. Stuttgart. 2. Aufl. 443 S.
- LACTIN, D.J., HOLLIDAY, N.J., JOHNSON, D.L. & CRAIGEN, R. (1995): Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. – Environmental Entomology 24: 68-75.
- LANGE, R.H. & BLÖDORN, J. (1981): Das Elektronenmikroskop TEM+REM. – Thieme. Stuttgart. 327 S.
- LANGMAACK, M. (1997): Oviposition site and chorion structure of 3 sympatric fen grassland grasshopper species (Acrididae, Gomphocerinae). – Braunschweiger Naturkundliche Schriften 5: 359-370.
- LOGAN, J.A., WOLLKING, D.G., HOYT, S.C. & TANIGOSHI, L.K. (1976): An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. – Environmental Entomology 51: 1133-1140.
- LORZ, P. & CLAUSNITZER, H.-J. (1988): Verbreitung und Ökologie von Sumpfschrecke (*Mecosthetus grossus* L.) und Sumpfgrashüpfer (*Chorthippus montanus* CHARP.) im Landkreis Celle. – Beiträge Naturkunde Niedersachsen 41: 91-98.
- MARCHAND, H. (1953): Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. – Beiträge zur Entomologie 3 (1/2): 117-162.
- MATTHEE, J.J. (1951): The structure and physiology of the egg of *Locustana pardalina* (WALK.). – Science Bulletin, Department of Agriculture South Africa, Pretoria 316: 83 S.
- MONK, K.A. (1985): Effect of habitat on the life history strategies of some British grasshoppers. – Journal of Animal Ecology 54: 163-177.
- MOORE, H.W. (1948): Variations in fall embryological development in three grasshoppers species. – The Canadian Entomologist 80: 83-88.
- MORCHNER, C. (2002): Die Oothekenproduktion von *Chorthippus albomarginatus* (DE GEER, 1773) und *Chorthippus montanus* (CHARPENTIER, 1825) (Orthoptera: Acrididae) mit dem Einfluß des Temperaturfaktors und unter Berücksichtigung ökologischer und morphologischer Aspekte. – Diplomarbeit. Universität Bielefeld. 88 S.
- MORIARITY, F. (1969a): The laboratory breeding and embryonic development of *Chorthippus brunneus* THUNBERG (Orthoptera: Acrididae). – Proceedings Royal Entomological Society of London (A) 44 (1-3): 25-34.
- MORIARITY, F. (1969b): Water uptake and embryonic development in eggs of *Chorthippus brunneus* THUNBERG (Saltatoria: Acrididae). – Journal of Experimental Biology 50: 327-333.
- MORIARITY, F. (1969c): Egg diapause and water absorption in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. – Journal of Insect Physiology 15: 2069-2074.
- MORIARITY, F. (1970): The significance of water absorption by the developing eggs of five British Acrididae. – Comparative Biochemistry and Physiology 34: 657-669.

- MOTULSKY, H. & RANSNAS, L.A. (1987): Fitting curves to data using nonlinear regression: a practical and nonmathematical review. – *Journal American Society Experimental Biology* 1: 365-374.
- MOUSSEAU, T.A. & DINGLE, H. (1992): Maternal effects in insect life histories. – *Annual Review of Entomology* 36: 511-534.
- MOUSSEAU, T.A. & ROFF, D.A. (1989): Adaptation to seasonality in a cricket. Patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. – *Evolution* 43: 1483-1496.
- MOUSSEAU, T.A. (1991): Geographic variation in maternal-age effects on diapause in a cricket. – *Evolution* 45: 1053-1059.
- MÜLLER, H.-J. (1992): *Dormanz bei Arthropoden*. – Gustav Fischer Verlag, Jena. 289 S.
- NIJHOUT, H.F. & WHEELER, D.E. (1982): Juvenile hormone and physiological basis of insect polymorphisms. – *Quarterly Review of Biology* 57: 109-133.
- 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. – *Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden* 4 (21): 177-206.
- PARDO, M.C., LOPEZ-LEON, M.D., HEWITT, G.M. & CAMACHO, J.P.M. (1995): Female fitness is increased by frequent mating in grasshoppers. – *Heredity* 74 (6): 654-660.
- PENZLIN, H. (1996): *Lehrbuch der Tierphysiologie*. – Gustav Fischer Verlag, Jena. 6. Aufl. 646 S.
- PHILLIPI, T. & SEGER, J. (1989): Hedging one's evolutionary bets, revisited. – *Trends in Ecology and Evolution* 4: 41-44.
- PICKFORD, R. & RANDELL, R.L. (1969): A non-diapause strain of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). – *The Canadian Entomologist* 101: 894-896.
- PICKFORD, R. (1960): Survival, fecundity, and population growth of *Melanoplus bilituratus* (Wlk.) (Orthoptera: Acrididae) in relation to date of hatching. – *The Canadian Entomologist* 92: 1-10.
- PICKFORD, R. (1966): The influence of date of oviposition and climatic conditions on hatching of *Camnula pellucida* (Orthoptera: Acrididae). – *The Canadian Entomologist* 98: 1145-1159.
- PICKFORD, R. (1975): Water uptake in eggs of *Camnula pellucida* (Orthoptera: Acrididae) and its relationship to embryogenesis. – *The Canadian Entomologist* 107: 533-542.
- PRECHT, H., CHRISTOPHERSEN, J., HENSEL, H. & LARCHER, W. (1973): *Temperature and life*. – Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 779 S.
- QUESADA-MORAGA, E. & SANTIAGO-ALVAREZ, C. (2000): Temperature related effects on embryonic development of the Mediterranean locust, *Dociostaurus maroccanus*. – *Physiological Entomology* 25 (2): 191-195.
- RASPER, M. (1990): Zur Verbreitung der Heuschrecken im Stadtgebiet von Hannover. – *Berichte Naturhistorische Gesellschaft Hannover* 132: 189-206.
- REINHARDT, K. & KÖHLER, G. (1999): Costs and benefits of mating in the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Caelifera: Acrididae). – *Journal of Insect Behaviour* 12 (3): 283-293.
- RETZLAFF, H. & ROBRECHT, D. (1991): Insektenfauna und Ökologie der Binnendünen in der südlichen Senne IV. Teil Springschrecken (Saltatoria). – *Mitteilungen AG ostwestfälisch-lippischer Entomologen* 7 (1): 1-25.
- RICHARDS, O.W. & WALOFF, N. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. – *Anti-Locust Bulletin* 17: 1-182.
- RÖBER, H. (1951): Die Dermapteren und Orthopteren Westfalens in ökologischer Betrachtung. – *Abhandlungen Landesmuseum für Naturkunde, Münster* 14: 3-60.
- RÖBER, H. (1970): Die Saltatorienfauna montan getönter Waldgebiete Westfalens unter besonderer Berücksichtigung der Ensiferenverbreitung. – *Abhandlungen Landesmuseum für Naturkunde, Münster* 32 (1): 2-28.
- ROEMHILD, G. (1966): Cyclical temperature effects on diapause termination of eggs of *Aulocara elliotti* (THOMAS). – *Journal of Insect Physiology* 11: 1633-1639.
- ROONWAL, M.L. (1936): The growth-changes and structure of the egg of the African migratory locust *L. migratoria migratorioides*. – *Bulletin of Entomological Research* 27: 1-14.
- ROONWAL, M.L. (1937): Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. II – Organogeny. – *Philosophical Transactions Royal Society (B)* 227: 175-244, 7 Abbildungstafeln.

- ROSENBAUER, K.A. & KEGEL, B.H. (1978): Rasterelektronenmikroskopische Technik. – Thieme. Stuttgart. 241 S.
- SALT, R.W. (1949): A key to the embryological development of *Melanoplus bivittatus* (SAY), *M. mexicanus mexicanus* (SAUSS.) and *M. packardii* (SCUDDER). – Canadian Journal for Research (D) 27: 233-235.
- SALT, R.W. (1952): Some aspects of moisture absorption and loss in eggs of *Melanoplus bivittatus* SAY. – Canadian Journal for Zoology 30: 55-82.
- SALZEN, E.A. (1960): The growth of the locust. – Journal of Embryology and experimental Morphology 8: 139-162.
- SAMIETZ, J. (1998): Populationsgefährdungsanalyse an einer Heuschreckenart – Methoden, empirische Grundlagen und Modellbildung bei *Stenobothrus lineatus* (PANZER). – Cuvillier Verlag. Göttingen. 146 S.
- SÄNGER, K. (1974): Beobachtungen über die Schlupfrate einiger Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). – Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien 114: 21-27.
- SAUNDERS, D.S. (1982): Insect clocks. – Pergamon Press. Oxford. 2. Aufl. 409 S.
- SCHIEMENZ, H. (1964): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Orthopteren in Restwäldern und Feldhecken und den angrenzenden Fluren. – Abhandlungen und Berichte Naturkundemuseum Görlitz 39 (4): 1-18.
- SCHIEMENZ, H. (1969): Die Heuschreckenfauna mitteleuropäischer Trockenrasen (Saltatoria). – Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum Naturkunde Dresden 2 (25): 242-258.
- SCHMIDT, C. (2003 i.V.): Untersuchungen zum Einfluss der Kälteperiode auf die Diapause-Beendigung bei einheimischen Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae). – Staatsexamensarbeit. Universität Bielefeld.
- SCHMIDT, G.H. & BAUMGARTEN, M. (1974): Untersuchungen zur räumlichen Verteilung, Eiablage und Stridulation der Saltatorien am Sperbersee im Naturpark Steigerwald. – Abhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein Würzburg 15: 33-83.
- SCHMIDT, G.H. & SCHLIMM, L. (1984): Bedeutung der Saltatoria (Insecta) des Naturschutzgebietes "Bissendorfer Moor" als Bioindikatoren. – Braunschweiger Naturkundliche Schriften 2: 145-180.
- SCHMIDT, G.H. (1987): Adaption of Saltatoria to various climatic factors with regard to their survival in different geographical regions. – In: BACCETTI, B.M. (eds.): Evolutionary Biology of Orthopteroid Insects. – Ellis Horwood Limited. Chichester. 550-565.
- SHAH, P.A., GODONOU, I., GBONGBOUI, C., HOSSOU, A. & LOMER, C.J. (1998): Survival and mortality of grasshopper egg pods in semi-arid cereal cropping areas of northern Benin. – Bulletin of Entomological Research 88: 451-459.
- SHULOV, A. & PENER, M.P. (1959): A contribution to knowledge of the development of the egg of *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). – Locusta 6: 73-88.
- SIBLY, R. & MONK, K. (1987): A theory of grasshopper life cycles. – Oikos 48: 186-194.
- SIEGEL, S. (1985): Nicht-parametrische statistische Methoden. – Fachbuchhandlung für Psychologie. Eschborn. 2. Aufl. 320 S.
- SLIFER, E.H. & KING, R.L. (1961): Inheritance of diapause in grasshopper eggs. – Journal of Heredity 52 (1): 39-44.
- SLIFER, E.H. (1932): Insect development. IV. External morphology of grasshopper embryos of known age and with a known temperature history. – Journal of Morphology 53: 1-22.
- SLIFER, E.H. (1958): Diapause in the eggs of *Melanoplus differentialis* (Orthoptera, Acrididae). – Journal of Experimental Zoology 138: 259-282.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1995): Biometry. – Freeman & Co., New York. 3. Aufl. 887 S.
- STAUDACHER, P. (2002): Von der Eiablage bis zum Schlupf. Temperaturabhängige Entwicklung, Domanz und daraus resultierende ökologische Konsequenzen für die Abundanzdynamik am Beispiel der zwei Acrididen *Chorthippus montanus* (CHARPENTIER, 1825) und *Chorthippus albomarginatus* (DE GEER, 1773). – Diplomarbeit. Universität Bielefeld. 92 S.
- STEARNS, S.C. (1976): Life-history tactics: a review of the ideas. – Quarterly Review of Biology 51: 3-47.
- STEELE, H.V. (1941): Some observations on the embryonic development of *Austroicetes cruciata* SAUSS (Acrididae) in the field. – Transactions Royal Society of South Australia 65: 329-323.
- STINNER, R.E., GUTIERREZ, A.P. & BUTLER, G.D. (1974): An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. – The Canadian Entomologist 106: 519-524.

- TANAKA, H. (1994): Embryonic diapause and life-cycle in the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae), in Kyoto. – Applied Entomology and Zoology 29 (2): 179-191.
- TANAKA, S. (1992): The significance of embryonic diapause in a Japanese strain of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orth., Acrididae). – Japanese Journal of Entomology 60: 503-520.
- TAUBER, M.J. & TAUBER, C.A. (1976): Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and post-diapause development. – Annual Review of Entomology 21: 81-107.
- TAUBER, M.J., TAUBER, C.A., & MASAKI, S. (1986): Seasonal adaptations of insects. – Oxford University Press. New York, Oxford. 409 S.
- TAYLOR, F. (1981): Ecology and Evolution of physiological time in insects. – The American Naturalist 117: 1-23.
- TELFER, M.G. & HASSALL, M. (1999): Ecotypic differentiation in the grasshopper *Chorthippus brunneus*: Life history varies in relation to climate. – Oecologia 121 (2): 245-254.
- THOMAS, B., KOLSHORN, P. & STEVENS, M. (1993): Die Verbreitung der Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) im Kreis Viersen und in Krefeld. – Articulata 8 (2): 89-123.
- TISCHLER, W. (1993): Einführung in die Ökologie. – Gustav Fischer Verlag. Jena. 4. Aufl. 528 S.
- TSYPLENKOW, E.P. (1978): Harmful Acridoidea of the USSR. – Amerind Publishing. New Delhi. 208 S.
- UVAROV, B.P. (1966): Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology. Vol. 1. – Cambridge University Press. Cambridge. 481 S.
- VOLPERS, M. & ARBEITSKREIS HEUSCHRECKEN NRW (1999): Rote Liste der gefährdeten Heuschrecken (Saltatoria) in Nordrhein-Westfalen mit kommentierter Faunenliste. – In: LÖBF NRW (eds.): Rote Liste der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Nordrhein-Westfalen. Schriftenreihe der LÖBF 17: 523-540.
- WALKER, T.J. (1980): Mixed oviposition in individual females of *Gryllus firmus*: Graded proportions of fast-developing and diapause eggs. – Oecologia 47: 291-298.
- WALL, R. & BEGON, M. (1987): Individual variation and the effects of population density in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. – Oikos 49: 15-27.
- WALLASCHEK, M. (1996): Tiergeographische und zoözoologische Untersuchungen an Heuschrecken (Saltatoria) in der Halleschen Kuppenlandschaft. – Articulata-Beiheft 6: 1-191.
- WALOFF, N. (1950): The egg pods of British short-horned grasshoppers (Acrididae). – Proceedings Royal Entomological Society of London (A) 25 (10-12): 115-126.
- WARDHAUGH, K.G. (1978): A description of the embryonic stages of the Australian Plague Locust, *Chortoicetes terminifera* (WALK.). – Acrida 7: 1-9.
- WARDHAUGH, K.G. (1980): The effects of temperature and photoperiod on the induction of diapause in eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (WALKER) (Orthoptera: Acrididae). – Bulletin of Entomological Research 70: 635-647.
- WARDHAUGH, K.G. (1986): Diapause strategies in the Australian plague locust (*Chortoicetes terminifera* WALKER). – In: TAYLOR, F. & KARBAN, R. (eds.): The evolution of insect life cycles. – Springer-Verlag. New York, Berlin, Heidelberg. 89-104.
- WHEELER, W.M. (1893): A contribution to Insect Embryology. – Journal of Morphology 8 (1): 1-160.
- WESER, W. (1973): Effects of temperature on ectothermic organisms. – Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York. 298 S.
- WILLOTT, S.J. & HASSALL, M. (1998): Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. – Functional Ecology 12 (2): 232-241.
- WINGERDEN, W.K.R.E. VAN, BONGERS, W., CANNEMEIJER, F. & MUSTERS, J.C.M. (1993): Zum Einfluß der Temperatur auf den Jahreszyklus von *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) in ungedüngten und schwach gedüngten Grasflächen. – Articulata 8 (1): 61-75.
- WINGERDEN, W.K.R.E. VAN, MUSTERS, J.M.C & MAASKAMP, F.I.M. (1991): The influence of temperature on the duration of egg development in West European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). – Oecologia 87: 417-423.
- WITSACK, W. (1981): Zum weiteren Ausbau des ökologischen Systems der Dormanzformen. – Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik und Ökologie 108: 502-528.
- ZACHER, F. (1917): Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. – Fischer. Jena. 287 S.

Anhang I: Beschreibung der Haltungsbedingungen

1.) Larven und Imagines

Für die Aufzucht der Larven wurden spezielle Larven-Terrarien angefertigt, mit denen es möglich war, mehrere hundert Larven täglich in einem vertretbaren Zeitaufwand zu betreuen. Die Larven-Terrarien bestanden aus einem durchsichtigen Polystyrol-Terrarium (h: 16,0 cm x b: 9,0 cm x t: 10,5 cm; Volumen: 1,4 l), dessen offene Seite mit engmaschiger Fliegengaze lückenlos verschlossen war. In der oberen Hälfte war die Fliegengaze mit PS-Klebstoff am Rahmen des Terrariums festgeklebt. In der unteren Hälfte wurde die Fliegengaze durch Gummibänder mit einer Hartplastik-Platte gegen den Rahmen gedrückt. Diese Vorrichtung erlaubte einen schnellen und zugleich sicheren Zugang zum Innenraum des Terrariums. Die Belüftung des Innenraums erfolgte vor allem durch die feinlöchrige Fliegengaze, wobei die Hartplastikplatte zur Verbesserung der Luftzirkulation mit zwei großen Öffnungen (\varnothing : 4,0 cm) versehen wurde. Im Innern des Terrariums befand sich als standardisierte Futterquelle für die Larven eine Petrischale (\varnothing : 5,5 cm x h: 1,4 cm) mit einem kleinen Rasenstück von Wiesen-Knäuelgras (*Dactylis glomerata*). Ohne das Terrarium öffnen zu müssen, konnte das Gras täglich unter Verwendung von Injektionsspritzen durch die Fliegengaze hindurch mit Leitungswasser gegossen werden. Je nach Anzahl und Entwicklungsstand der Larven mussten die abgefressenen Grasballen alle drei bis zehn Tage gegen frische Ballen ausgetauscht werden. Bei dieser Gelegenheit wurde das Terrarium auch von Kot und vertrockneten Grasresten gesäubert. Das Wiesen-Knäuelgras wurde unter standardisierten Bedingungen zunächst im Gewächshaus auf Paletten (l: 50,0 cm x b: 32,0 cm x t: 6,0 cm) angezogen und wuchs dann in einem Freibeet und schließlich in der Außenvoliere heran. Etwa zehn bis zwölf Wochen nach der Ansaat ließ sich das Gras bereits verfüttern. Larven aller Generationen wurden in der Außenvoliere aufgezogen, für spezielle Teilversuche kamen G II- und G III-Larven auch in Klimakammern.

In einem Larven-Terrarium wurden jeweils alle Geschwisterlarven einer Oothek gemeinsam aufgezogen. Über alle vier Generationen hinweg betrachtet lag die Anzahl Larven pro Terrarium bei *Chorthippus montanus* zwischen eins und neun und im Mittel bei sechs Larven, und bei *Chorthippus albomarginatus* zwischen eins und zwölf und im Mittel ebenfalls bei sechs Larven. Da im Verlauf der Ootheken-Bebrütung tägliche Schlupfkontrollen stattfanden (s.u.), konnten alle Larven, die im Rahmen der Laborzucht oder für spezielle Versuche verwendet wurden, bereits an ihrem Schlupftag in die Larven-Terrarien eingesetzt werden, wo sie bis zum Tag ihrer Imaginalhäutung – der vierten und letzten Häutung bei beiden Geschlechtern – verblieben. Neben der täglichen Futterkontrolle wurden alle Larven-Terrarien täglich auf den Zustand der Larven hin kontrolliert. Protokolliert wurden alle Abgänge sowie alle erfolgreichen Häutungen bis hin zur Imaginalhäutung. Bei dieser Gelegenheit wurden gegebenenfalls auch die Exuvien entnommen. Zum Höhepunkt der Larvensaison (Juni, Juli) erfolgte die Datenaufnahme schwerpunktmäßig zwischen 11:00 und 15:00 Uhr (MEZ).

Frisch gehäutete Imagines, die für die Laborzucht oder für spezielle Versuche verwendet werden sollten, wurden möglichst noch am Tag der Imaginalhäutung oder spätestens am folgenden Tag aus dem Larven-Terrarium entnommen und in spezielle Alttier-Terrarien umgesetzt. Auf diese Weise sollte verhindert werden, dass Verpaarungen zwischen den Geschwistertieren auftreten. Alle übrigen Imagines wurden in 70-80%igen Ethanol überführt. Zu den frisch gehäuteten Weibchen wurde möglichst schon am Häutungstag ein artgleiches Männchen hinzugesetzt. Bei der Zusammenstellung der Pärchen wurde stets darauf geachtet, dass nur solche Tiere miteinander verpaart wurden, die nicht dieselben Eltern hatten, und deren Eltern keine Geschwister waren. In dieser Konstellation blieben die Pärchen bis zum Ableben des Weibchens zusammen. Falls jedoch das Weibchen das Männchen überlebte, wurde sobald wie möglich ein neues Männchen nachgesetzt. Probleme ergaben sich hierbei nur gegen Ende der Ablagesaison im Spätherbst, wenn aufgrund einer

witterungsbedingten Zunahme der Mortalität ein Mangel an Männchen auftrat. In diesen Fällen standen allerdings auch die Weibchen schon kurz vor ihrem natürlichen Lebensende.

Die Alttier-Terrarien bestanden wiederum aus einem durchsichtigen Polystyrol-Terrarium (h: 16,0 cm x b: 9,0 cm x t: 12,5 cm; Volumen: 1,5 l), wobei die offene Seite in diesem Fall mit einem starren, undurchsichtigen Plastikdeckel verschlossen war. In der Mitte des Deckels war eine durchsichtige, sich selbst schließende Klappe eingelassen (h: 10,0 cm x b: 8,0 cm), durch die ein Zugang zum Innenraum des Terrariums möglich war. Rund um die Öffnung war der Deckel mit zahlreichen Schlitzfenstern (l: 2,0 cm x b: 0,2 cm) versehen, durch die eine Belüftung des Innenraums erfolgte. Im Innern des Terrariums befand sich als standardisierte Futterquelle ein Filmdöschen (\varnothing : 3,0 cm x h: 5,0 cm), das mit frisch geschnittenen Blattspreiten von Wiesen-Knäuelgras (*Dactylis glomerata*) bestückt wurde. Wiederum ließ sich das Gras von außen unter Verwendung von Injektionsspritzen durch die Belüftungsschlitzfenster hindurch mit Leitungswasser gießen. Etwa alle drei bis sieben Tage musste das Futter erneuert werden, wobei das Terrarium zugleich auch von Kot und vertrockneten Grasresten gesäubert wurde. Für die Ablage der Ootheken wurde jedes Terrarium mit einer Petrischale (\varnothing : 5,5 cm x h: 1,4 cm) ausgestattet, die bis zum Rand mit einer Mischung aus Wesersand und bedampfter Blumenerde (Verhältnis 1:1) gefüllt war. Dieses Ablagesubstrat wurde permanent feucht gehalten, indem es mit einer Sprühflasche bisweilen mehrmals täglich angefeuchtet wurde. Imagines aller Generationen wurden in der Außenvoliere gehalten, für spezielle Teilversuche kamen weitere Imagines (G II, G III) in Klimakammern.

Während der gesamten Reproduktionsphase wurde täglich überprüft, ob von einem Weibchen eine Oothek abgelegt wurde. Da die Ablage einer Oothek in der Regel mit einer deutlichen Gewichtsabnahme des Weibchens verbunden ist, wurde hierzu von jedem einzelnen Weibchen das Körpergewicht täglich mit einer elektrischen Präzisionswaage (Fa. Sartorius BL 150 S; Genauigkeit: $d=0,001$ g) bestimmt. Im Fall einer deutlichen Abnahme des Körpergewichts im Vergleich zum Vortag (ab ca. 10 mg bei einem mittleren Körpergewicht von 220-230 mg bei *Ch. montanus* und 200-225 mg bei *Ch. albomarginatus*) wurde das Terrarium gezielt auf eine Oothek hin abgesucht. Als Ablageplatz kam zum einen die Petrischale mit dem Ablagesubstrat in Frage, allerdings wurden die Ootheken in einigen Fällen auch an den Blattspreiten oder auf dem Terrarienboden abgelegt. An sehr heißen Tagen war es möglich, dass die Gewichtsabnahme der Weibchen noch am Tag der Ablage durch eine erhöhte Nahrungsaufnahme ausgeglichen wurde. In diesen Phasen wurden die Terrarien unabhängig von der Gewichtsentwicklung der Weibchen täglich abgesucht. Da die Gewichtsmessung stets von morgens bis mittags vorgenommen wurde, ließ sich der Ablagetag einer aufgefundenen Oothek auf den Vortag zurückdatieren. Nur in wenigen Einzelfällen waren frisch abgelegte, noch nicht ausgehärtete Ootheken zu finden. Zum Höhepunkt der Ablagesaison (Juli, August) erfolgte die Datenaufnahme schwerpunktmäßig zwischen 6:30 und 12:30 Uhr (MEZ). Alle aufgefundenen Ootheken wurden unverzüglich aus den Terrarien entfernt und einzeln verwahrt (s.u.). Neben der täglichen Gewichtskontrolle wurden alle Alttier-Terrarien täglich auf den Zustand der Imagines hin kontrolliert. Verstorbene Tiere wurden gegebenenfalls in 70-80%igen Ethanol überführt.

2.) Haltungsbedingungen der Ootheken und Eier

Die frisch abgelegten Ootheken wurden in durchsichtigen Polystyrol-Röhrchen (\varnothing : 41 mm x h: 60 mm; Volumen: 24 ml) aufbewahrt, die zu etwa 1/3 mit einer Mischung aus Wesersand und bedampfter Blumenerde (Verhältnis 1:1) gefüllt waren. Jede Oothek kam in ein eigenes PS-Röhrchen und wurde vom Substrat vollständig bedeckt, wobei die zukünftige Austrittsstelle der Larven nach oben zeigte. Die PS-Röhrchen wurden an der oberen Öffnung mit einem engmaschigen Gazenetzen überspannt, das mit einem Gummiring befestigt wurde. Auf diese Weise sollte verhindert werden, dass die zukünftig schlüpfenden Larven aus dem Röhrchen entkommen. Mit einer Spritzflasche konnte das Substrat in den PS-Röhrchen durch die Fliegengaze hindurch mit Leitungswasser gegossen werden. Während der Winterruhe wurden die Ootheken einmal wöchentlich gegossen. Während der Bebrütungsphasen

vor und nach der Winterruhe mussten die Ootheken dagegen ein bis zweimal täglich gegossen werden. Dabei wurde insbesondere darauf geachtet, dass das Wasser in den Röhren versickerte, so dass kein Wasserrückstand auf dem Substrat zurückblieb. Gegebenenfalls wurde überschüssiges Wasser wieder abgegossen. Zur Aufbewahrung in den Klima- und Kühlschränken wurden die PS-Röhren mit den Ootheken in speziell angefertigten Holzleisten (l: 50,5 cm x b: 4,5 cm x t: 2,5 cm) in Reihen zu jeweils zwölf Röhren pro Leiste angeordnet. Jeweils sechs dieser Holzleisten ließen sich auf einem perforierten Aluminium-Tablett (b: 53,0 cm x l: 40,0 cm) hintereinander platzieren. Mit Ausnahme der G II-Ootheken (Vorwinterruhe) erfolgte die Bebrütung aller anderen Ootheken stets in Klimaschränken.

Während der Bebrütungsphasen (Vorwinterruhe und Nachwinterruhe) wurden die Ootheken einer tageszeitlichen Thermo- und Photoperiode mit einem 12-Stunden-Rhythmus ausgesetzt. Zur Simulation der 12-stündigen Tag-Phase wurden die Ootheken täglich von 8:00 bis 20:00 Uhr (MEZ) in den beleuchteten Klimaschränken bebrütet. Bis zu sieben verschiedene konstante Tagestemperaturen konnten in vier Doppel-Klimaschränken zeitgleich simuliert werden (s.u.). Zur Simulation der 12-stündigen Nacht-Phase kamen die Ootheken täglich von 20:00 Uhr (MEZ) bis zum folgenden Tag um 8:00 Uhr (MEZ) in einen unbeleuchteten Kühlschrank bei einer konstanten Kühltemperatur von 5-6 °C. Aufgrund eines eventuellen Temperaturgefälles innerhalb der Klimaschränke oder der Kühlschränke rotierten die einzelnen Holzleisten auf den Tabletts täglich von hinten nach vorne. Zusätzlich rotierten die Tabletts innerhalb der Klima- und Kühlschränke täglich von oben nach unten. Während der Winterruhe lagerten die Tabletts ganztägig in den unbeleuchteten Kühlschränken bei einer konstanten Kühltemperatur von 5-6 °C.

Im Verlauf der Bebrütungsphasen fanden tägliche Schlupfkontrollen zum Ende der 12-stündigen Tag-Phase (warm/hell) statt. Dabei wurde jedes einzelne PS-Röhren auf Larvenschlupf hin kontrolliert, wobei sich als besonders praktikabel die Anordnung der Röhren in den Holzleisten erwies. Protokolliert wurden Anzahl und Zustand der geschlüpften Larven in den einzelnen Röhren. Larven, die im Rahmen der Laborzucht oder für spezielle Versuche verwendet wurden, kamen sofort in die zuvor vorbereiteten Larven-Terrarien. Alle übrigen Larven wurden in 70-80%igen Ethanol überführt. Die gesamte Schlupfkontrolle dauerte je nach Anzahl der geschlüpften Larven zwischen 30 Minuten und zwei Stunden. Zum Höhepunkt der Schlupfsaison (Mai, Juni) erfolgte die Datenaufnahme schwerpunktmäßig zwischen 17:00 und 19:00 Uhr (MEZ). Nach dem Ende der Bebrütungsversuche wurden alle Ootheken aufpräpariert, um genaue Angaben zum Zustand der Ootheken nach der Bebrütung machen zu können (z.B. Zahl der Eier je Oothek; Anzahl ungeschlüpfter Embryonen; Anzahl unbefruchteter Eier).

Bei Versuchen mit einem Teil der G IV-Ootheken war es erforderlich, statt der kompletten Ootheken nur einzelne Eier zu bebrüten. Hierzu wurden die Ootheken bereits am Tag nach der Ablage (dem Entnahmetag) aufpräpariert. Mit einer Präpariernadel wurde der Oothekenschau vorsichtig entfernt, so dass die einzelnen Eier aus der Oothek entnommen werden konnten. Aufbewahrt wurden die Eier zunächst in Petrischalen (Ø: 3,5 cm x h: 1,0 cm), die mit einem Deckel verschlossen wurden. Auf einem angefeuchteten Filterpapier, das in einzelne Felder aufgeteilt wurde, konnten bis zu acht Eier untergebracht und individuell unterschieden werden. Alle Eier einer Oothek kamen gemeinsam in eine Petrischale oder wurden bei großen Gelegen mit mehr als acht Eiern auf zwei Petrischalen verteilt. Unter Verwendung einer Pipette wurden die Eier regelmäßig mit Leitungswasser gegossen, wobei darauf geachtet wurde, dass die Eier stets mit Kontaktwasser in Berührung standen aber niemals komplett unter Wasser gesetzt wurden. Während der Bebrütungsphase vor der Winterruhe wurden die Eier einmal täglich und während der Winterruhe einmal wöchentlich gegossen. Zur Aufbewahrung in den Klima- und Kühlschränken wurden die Petrischalen in zwölf Reihen zu jeweils zwölf Petrischalen auf einem perforierten Aluminium-Tablett (b: 53,0 cm x l: 40,0 cm) hintereinander angeordnet. Aufgrund eines eventuellen Temperaturgefälles innerhalb der Klimaschränke oder der Kühlschränke rotierten die einzelnen Petrischalen (s.o.).

Gegen Ende der Winterruhe wurden die einzelnen Eier für die nachfolgende Bebrütungsphase in spezielle „Larvenschlupf-taugliche“ Bebrütungskästen umgesetzt. Ein Bebrütungskasten bestand aus einem durchsichtigen Polystyrol-Präparatekasten mit Deckel (l: 14,3 cm x b: 7,4 cm x t: 3,9 cm), in den ein PS-Gittereinsatz bündig eingesetzt wurde. Durch das Gitter wurden 50 einzelne Felder (l: 1,2 cm x b: 1,2 cm x t: 2,1 cm) voneinander abgegrenzt, in denen jeweils ein Ei untergebracht werden konnte. Unter dem Gitter lag ein Streifen Filterwatte, der täglich mit Leitungswasser durchtränkt wurde, so dass die Eier stets mit Kontaktwasser in Berührung standen. Zur Aufbewahrung in den Klimaschränken ließen sich maximal zwölf Bebrütungskästen auf einem Aluminium-Tablett anordnen. Aufgrund eines eventuellen Temperaturgefälles innerhalb der Klimaschränke rotierten die einzelnen Bebrütungskästen (s.o.).

Im Verlauf der Bebrütungsphasen vor und nach der Winterruhe fanden tägliche Schlupfkontrollen im Verlauf der 12-stündigen Tag-Phase (warm/hell) statt. Dabei wurden die Petrischalen bzw. später die Bebrütungskästen auf Larvenschlupf hin kontrolliert. Protokolliert wurde der Zeitpunkt des Larvenschlupfs sowie der Zustand der geschlüpften Larven. Alle Larven dieses Versuchsteils wurden nach der Aushärtung umgehend in 70-80%igen Ethanol überführt. Nach dem Ende der Bebrütungsversuche wurden alle Resteier aufpräpariert, um genaue Angaben zum Zustand der Eier nach der Bebrütung machen zu können (z.B. Anzahl ungeschlüpfter Embryonen; Anzahl unbefruchteter Eier).

Anhang II: Beschreibung der Versuchsstandorte

Außenvoliere

Die Außenvoliere ist eine 42 m²-große überdachte Terrasse (l: 15 m x b: 2,80 m), die sich an den Gebäudekomplex der VHF der Universität Bielefeld in südlicher Richtung anschließt. Zu zwei Seiten hin wird die Terrasse durch ein 2,40 m hohes Drahtgitter (Maschenbreite: 1 cm) begrenzt. Überdacht wird die Terrasse auf ganzer Länge von einem durchsichtigen Plexiglasdach. Durch die Ausrichtung gen Süden besteht die Möglichkeit, dass der gesamte Terrassenbereich von morgens bis abends der Sonnenstrahlung ausgesetzt ist. Lediglich die Volierenpfeiler hinterlassen schmale wandernde Schatten und sorgen für kurzzeitige kleinräumige Unterschiede in der Sonneneinstrahlung. Die seitlichen Drahtgitter ermöglichen eine nahezu ungestörte Luftzirkulation, so dass sich auf der Terrasse trotz der Überdachung kein dauerhafter Wärmestau einstellt. Insofern entspricht der tageszeitliche Verlauf der Lufttemperaturen sowie der relativen Luftfeuchte zu allen Jahreszeiten weitgehend dem der Außenbedingungen. Die Larven-Terrarien und die Alttier-Terrarien standen auf bis zu fünf Metallischen (h: 75 cm x l: 120 cm x b: 75 cm), die in einer Längsreihe aufgestellt waren. Auf einem Tisch fanden bis zu 36 Terrarien in vier Reihen à neun Terrarien Platz. Alle Terrarien waren grundsätzlich denselben Witterungsbedingungen ausgesetzt. Im gesamten Versuchszeitraum wurden die in der Außenvoliere vorherrschenden Temperaturen sowie die Luftfeuchte kontinuierlich gemessen. Hierfür standen Thermo-Hygrographen (Fa. Lambrecht, Göttingen) sowie Datenlogger mit Messwertgebern für Temperatur und Luftfeuchte (ADLAS-Datenlogger, Fa. Lambrecht, Göttingen; TINYTAG-Datenlogger, Fa. Gemini Data Loggers, Chichester (UK)) zur Verfügung. Mit den Datenloggern wurden die Temperatur [°C] sowie die relative Luftfeuchte [% rF] in 10 min-Intervallen aufgezeichnet.

Klimakammern

Für spezielle Versuchsteile mit Larven und Imagines standen vier Klimakammern (h: 2,20 m x l: 2,80 m x b: 2,80 m) (Fa. Karl Weiß, Gießen) zur Verfügung, in denen Lufttemperatur, Luftfeuchte, Luftzirkulation und Beleuchtung reguliert werden konnten. Entsprechend der für die Versuche vorgegebenen Thermo- und Photoperiode im 12-Stunden-Rhythmus wurde die Lufttemperatur in den Klimakammern während der 12-stündigen Nacht-Phase zwischen

20:00 Uhr (MEZ) bis zum folgenden Tag um 8:00 Uhr (MEZ) auf 6 °C heruntergefahren. Während der 12-stündigen Tag-Phase (von 8:00 bis 20:00 Uhr (MEZ)) ließen sich die Klimakammern auf vier verschiedenen warme Tagestemperaturen wieder hochfahren. Parallel dazu wurden die Klimakammern während der Tag-Phase mit jeweils acht Kaltlichtröhren (Osram Lumilux No. L58 W/ 11-860 (rE1) (r448), Fa. Osram) gleichmäßig von oben ausgeleuchtet. Die Luftfeuchte wurde ganztägig konstant bei 45%rF gehalten. Die Larven- und Alttier-Terrarien standen auf Metalltischen und Holztischen, und wurden wiederum in Längsreihen aufgestellt. In einer Klimakammer fanden gleichzeitig bis zu 90 Terrarien Platz. Innerhalb einer Klimakammer waren alle Terrarien grundsätzlich denselben Klimabedingungen ausgesetzt. Im gesamten Versuchszeitraum wurden die in den Klimakammern vorherrschenden Temperaturen sowie die Luftfeuchten kontinuierlich gemessen.

Klimaschränke und Kühlschränke

Für die Bebrütung der Ootheken während der Tag-Phase standen vier Doppel-Klimaschränke (jeweils h: 60 cm x t: 45 cm x b: 55 cm) (Typ KLT 2 ATS 1373, Fa. Ehret, Emmendingen) zur Verfügung, in denen Lufttemperatur, Luftzirkulation und Beleuchtung reguliert werden konnten. Einer der Schränke zeigte keine konstanten Temperaturverhältnisse, so dass gleichzeitig bis zu sieben verschiedene Bebrütungstemperaturen simuliert werden konnten. Während der Tag-Phase wurden die Klimaschränke jeweils mit vier Kaltlichtröhren (Osram Lumilux Tageslicht 5000 de Luxe L 18W/19, Fa. Osram) gleichmäßig von der Seite ausgeleuchtet. Für eine konstante Luftfeuchte von 40 bis 50% sorgten mit Wasser gefüllte Plastikwannen, die auf den Böden der Klimaschränke standen. In jedem Klimaschrank fanden zwei Aluminium-Tabletts mit den zu bebrütenden Ootheken bzw. Eiern untereinander Platz. Der Abstand des oberen Tabletts zur Oberkante des Innenraums betrug 28 cm, der Abstand zwischen den Tabletts betrug 19 cm. Für die Simulation der Nacht-Phase sowie die Simulation der Winterruhe standen drei Kühlschränke (Rumed Typ 3202, Fa. Rubarth & Co, Hannover) zur Verfügung in denen die Lufttemperatur reguliert werden konnte. In jedem Kühlschrank fanden acht Aluminium-Tabletts untereinander Platz. Der Abstand zwischen den Tabletts betrug 13 cm. Im Vorfeld jeder Bebrütungsphase sowie der Kältephasen wurden mehrwöchige Testläufe der Klimaschränke bzw. der Kühlschränke vorgenommen. Dabei wurden die tatsächlich vorherrschenden Temperaturen sowie die Luftfeuchte mit Thermo-Hygrometern (s.o.) sowie mit Datenloggern (s.o.) festgestellt und ggfs. korrigiert. Außerdem ließ sich feststellen, inwiefern die Schränke die Temperaturen halten können. Zusätzlich wurden im gesamten Versuchszeitraum immer wieder mehrtägige Kontrollmessungen vorgenommen. Per Augenschein wurde über die Temperaturanzeige an den Schränken täglich überprüft, ob die eingestellten Temperaturen eingehalten wurden.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich herzlich bei Herrn Prof. Dr. Roland Sossinka für die intensive Betreuung der Arbeit bedanken. Jederzeit stand er mir uneigennützig mit Rat und Tat zur Seite. In zahllosen Gesprächen ergaben sich viele hilfreiche Anregungen bei der Konzeption und Durchführung meiner Versuche sowie bei der Auswertung der Daten. Mit Dr. Hubert Spieth von der Abteilung für Tierökologie sowie Dr. Günter Köhler vom Institut für Ökologie der Friedrich-Schiller-Universität Jena fand ich zwei weitere kompetente und zugleich kritische Gesprächspartner. In zahlreichen anregenden Diskussionen gelang es uns das Phänomen der Diapause besser zu verstehen. Ihnen gilt mein besonderer Dank.

Für die tatkräftige und unermüdliche Unterstützung im Freiland und vor allem im Labor möchte ich mich bei den MitarbeiterInnen der Arbeitsgruppe „Heuschrecken“ Christina Morchner, Patricia Staudacher, Martina Harazim, Katja Kleinemenke und Michael Gorny bedanken (auch im Name unserer Heuschrecken, die immer gut versorgt wurden). Elke Hippauf sorgte immer dann wenn es stressig wurde durch ihren verlässlichen Einsatz bei der Pflege der Ootheken bei uns allen für eine wohltuende Arbeitsentlastung.

Die Mitarbeiter der Fakultäts-Gärtnerei sowie der Biowerkstatt waren immer zur Stelle, wenn Gras angebaut werden musste oder wenn irgendwelche technischen Probleme z.B. beim Terrarienbau zu lösen waren. Mein Dank gilt auch Renate Feist, die mir mit viel Geduld die Arbeit am REM erklärte. Durch ihren Einsatz am Scanner brachte Carola Brand von der P&P GmbH Gütersloh die Zeichnungen der Embryonalstadien in digitale Form.

Am gesamten Lehrstuhl für Verhaltensforschung herrschte eine angenehme, konstruktive Arbeitsatmosphäre, die ich sehr geschätzt habe. Viele wertvolle Diskussionen führte ich mit Dr. Klaudia Witte, Hansjörg Kunc und vor allem mit dem Leiter der Verhaltensforschung Prof. Dr. Fritz Trillmich.

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes möchte ich mich bei Prof. Dr. Roland Sossinka, Dr. Hubert Spieth, Dr. Günter Köhler und Hansjörg Kunc bedanken. Stephan Kuhn von der P&P GmbH Gütersloh fand auch nach der fünften Durchsicht noch so manchen kleinen Flüchtigkeitsfehler.

Der Unteren Landschaftsbehörde des Kreises Gütersloh gilt mein Dank für die Erteilung der Befreiung und Ausnahmegenehmigung für die Arbeit als ehrenamtlicher Mitarbeiter der Biologischen Station Gütersloh-Bielefeld e.V. im NSG Vermolder Bruch.

Von ganzem Herzen möchte ich meinen Eltern Erika und Karl-Ernst, meinen Geschwistern Annette und Susanne sowie meiner Freundin Patricia für jederzeitige Unterstützung, Geduld und für das große Verständnis für meine Arbeit danken.

Betreuer der Arbeit

Die Arbeit wurde von Prof. Dr. Roland Sossinka betreut.

Frühere Promotionsversuche

Ich erkläre, dass von mir bisher keine Promotionsversuche unternommen wurden.

Selbstständigkeitserklärung

Ich erkläre, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel und Literatur angefertigt habe.

Bielefeld, den 2. Dezember 2002






gez. Ernst-Friedrich Kiel

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzungen im Text und in Abbildungen:

Au:	Außenvoliere
AW:	Ablageweche
BPro:	Bebrütungsprogramm
D:	Diapause
EntwDau:	Entwicklungsdauer
EntwRa:	Entwicklungsrate
G I bis G IV:	Generationen
L:	Larve
L I:	Larvenstadium I
LD:	Photoperiode Licht:Dunkel
N:	Anzahl Stichproben (i.d.R. Ootheken)
N _{Bebr:}	Anzahl bebrüteter Stichproben
N _{Sch:}	Anzahl geschlüpfter Stichproben
N _{Embr:}	Anzahl Stichproben mit Embryo
N _{ges:}	esamte Anzahl Stichproben
ND:	Non-Diapause
NWR:	Nachwinterruhe
p:	Signifikanzniveau
Präp:	Präparation
SI:	Synchronisationsindex
SUB:	Subitan
t ₀ :	Entwicklungsnullpunkt [°C]
K:	Temperatursumme [Kd]
Q ₁₀ :	Q ₁₀ -Wert
T:	Temperatur
KK:	Klimakammer
KS:	Klimaschrank
Kü:	Kühlschrank
ÜB:	Überliegen
VWR:	Vorwinterruhe
WPro:	Winterprogramm
WR:	Winterruhe

Legende der Diagramme:

	Max. o. Ausreißer
	Min. o. Ausreißer (Whisker)
	75%
	25% (Box)
	Median
	Ausreißer, Einzelwerte
	Extreme

Plot-Layout: □ bei N≥5; o bei N<5

n.s.	nicht signifikant
*	p< 0,05
**	p< 0,01
***	p< 0,001
k.A.	keine Angabe

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Name: Ernst-Friedrich Kiel
Adresse: Siechenmarschstr. 47
33615 Bielefeld
Geburtsdatum: 06.10.1970
Geburtsort: Münster
Familienstand: ledig

Ausbildung:

1977-1981: Grundschule Halle/Westfalen
1981-1990: Kreisgymnasium Halle/Westfalen
05/1990: Abitur
08/1990-10/1991: Zivildienst beim Laibach-Hof/Lebensgemeinschaft für seelenpflege-bedürftige Kinder und Jugendliche e.V., Halle/Westfalen
10/1992 -04/1999: Studium der Biologie an der Universität Bielefeld
06/1999: Abschluss als Diplom-Biologe
Thema der Diplomarbeit: „Auswirkungen der Mahd auf Heuschrecken im Wirtschaftsgrünland unter besonderer Berücksichtigung der drei Arten *Stethophyma grossum*, *Chorthippus montanus* und *Chorthippus albomarginatus*“
seit 10/1999: Doktorand der Biologie an der Universität Bielefeld

Berufliche Tätigkeiten, Praktika:

01/1992-09/1992: Praktikum bei der NZO Gesellschaft für landschaftsökologische Planung, Bewertung und Dokumentation mbH (Naturschutz-Zentrum Ostwestfalen), Bielefeld
02/1995-04/1995: Praktikum bei der Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege, Stuttgart
04/1996-07/1996: Praktikum beim Säugetierkundlichen Institut der Polnischen Akademie der Wissenschaften, Nationalpark Bialowieza (Polen)
seit 01/2000: Geschäftsführer von Bündnis 90/Die Grünen, Kreisverband Gütersloh

Ehrenamtliche Mitarbeit:

seit 06/1990: Mitglied im Landschaftsbeirat der ULB des Kreises Gütersloh
Schwerpunkte: Straßenplanungen, Eingriffsregelung, FFH-Richtlinie
Landschaftsplanung, Sandabgrabungen, Kalkabbau, Golfplätze.
seit 01/1992: Mitarbeit bei der Biologischen Station Gütersloh/Bielefeld e.V.
Schwerpunkte: Beurteilung und Meldung von FFH-Gebieten, Kartierungen

Bielefeld, am 02.12.2002