

Ergebnisse aus Laboruntersuchungen zur embryonalen Entwicklungsdauer bei *Conocephalus discolor*

Alfred Bruckhaus

Abstract

Investigations into the laboratory breeding of *Conocephalus discolor* are presented. This species made use of typical natural substrates in oviposition as well as irregular substrates. Breeding of the eggs under different temperature conditions after a 90 or 150 day cold period showed different durations in embryonic development according to the temperature and cold period used. The results are discussed with particular reference to various types of dormancy.

Zusammenfassung

Von Laboruntersuchungen mit *Conocephalus discolor* werden verschiedene Ergebnisse vorgestellt. Die Zuchttiere dieser Art nutzten zur Eiablage im Labor ohne Unterschiede sowohl arttypisches natürliches als auch unnatürliches Ablagesubstrat. Nach einer 90 bzw. 150 tägigen Kälteperiode zeigten sich in den Bebrütungen der Eier bei verschiedenen Temperaturstufen erhebliche Unterschiede bis zum Abschluß der embryonalen Entwicklung, je nach dem wie hoch die benutzte Bebrütungstemperatur lag und wie lange die Eier gekühlt wurden. Die eigenen Untersuchungsergebnisse werden insbesondere auch auf das Vorliegen verschiedener Dormanzerscheinungen hin diskutiert.

Einleitung

Das mitteleuropäische Springschreckenvorkommen weist auf klimatische Verbreitungsgrenzen hin. Diese Tatsache wird häufig mit den Temperaturverhältnissen der Lebensräume begründet. Es werden jedoch fast ausschließlich die Verhältnisse betrachtet, die sich innerhalb einer nur relativ kurzen Populationszeit ausprägen. Die Eier, in denen die embryonalen Entwicklungsschritte zeitgerecht ablaufen müssen, sind kaum mit in die Betrachtung einbezogen, obwohl diese gegenüber dem eigentlichen Tiervorkommen erheblich länger vorliegen und die Temperaturbedingungen in dieser Zeit extremeren Veränderungen unterliegen. Eine ökologische Beurteilung des Saltatorienvorkommens muß jedoch - neben anderen Faktoren - die Temperaturverhältnisse während der Embryonalentwicklung berücksichtigen, da diesen eine besondere Bedeutung für das spätere Tiervorkommen beizumessen sind (BRUCKHAUS 1988, OSCHMANN 1973). Trotz

dieser Fakten wurden bislang kaum Untersuchungen veröffentlicht, die Aufschlüsse darüber liefern können, ob und wie die Dauer der embryonalen Entwicklung bei Tettigoniiden durch unterschiedliche Temperaturen beeinflusst wird und ob hieraus verbreitungsbestimmende Einflüsse abgeleitet werden müssen.

Material und Methode

Conocephalus discolor-Exemplare wurden im letzten Larvenstadium oder aber als frischgehäutete Imago aus Freilandpopulationen des Raumes Oberwinter (Mittelrhein) gefangen und in das Labor überführt. Die Haltung der jeweils fünf weiblichen und männlichen Zuchttiere erfolgte paarweise, ähnlich wie bei BRUCKHAUS (1990a) beschrieben. Als Futter stand den Tieren ständig neben in Wasser eingestellten blühenden Kräutern und Baumlaubwerk auch Frischfleisch in Form von Blattläusen und Fliegenmaden sowie Trockenfleisch zur Verfügung.

Nach HELFERT & SÄNGER (1975) sollte die gehaltene Art Styroporbodenplatten als künstliches Substrat zur Eiablage im Labor nutzen können - solche wurden daher in der dort beschriebenen Weise angeboten. Die in der Oviposition stark spezialisierte Art *C. discolor* erhielt darüberhinaus zusätzlich die eingestellten Futterpflanzen und eine eingetopfte Binsenpflanze als natürliches Eiablagesubstrat. Das zur Eiablage bzw. als Futter angebotene Schnittpflanzenmaterial wurde in einem zweitägigen Rhythmus vor und nach dem Einstellen auf möglichen Ei-Inhalt überprüft, die Styroporbodenplatten und Binsenpflanzen hingegen nur alle drei Wochen.

Styroporplatten und Binsen wurden nach der Entnahme sofort in kleine Stücke zerlegt und so enthaltenes Eimaterial freigelegt. Dieses wurde gewogen und in Petrischalen auf ausgeglühtem feuchtem Sand für 21 Tage bei Zimmertemperatur sowie anschließend für 90 bzw. 150 Tage bei 5 °C gelagert. Hernach folgte eine erneute Wägung und der Bebrütungsablauf. Hierzu wurden die Eier in Petrischalen auf ausgeglühtem und ständig angefeuchtetem Sand zu Versuchsansätzen zusammengefaßt und unter konstanten Temperaturverhältnissen von 15, 20, 25, 30, 35 bzw. 38 °C bis zum Larvenschlupf gelagert. In den frühen Morgen- und Abendstunden erfolgte die Kontrolle und Entnahme geschlüpfter Larven. Zu Auswertungen wurden diese Registrierungen zu einem Tageswert zusammengezogen und daraus die durchschnittliche Bebrütungsdauer der einzelnen Versuchsansätze berechnet. Die Dauer der Embryonalentwicklung in den verschiedenen temperierten Bebrütungsversuchen wird im folgenden indirekt als Temperatursumme angegeben (BRUCKHAUS 1990b).

Ergebnisse der Untersuchungen

Die 16-wöchige Laborhaltung von *C. discolor* - Exemplaren verlief unproblematisch.

Die Tiere zeigten eine normale Aktivität und ernährten sich hauptsächlich von Fliegenmaden und -puppen sowie von Leguminosenblättern und Blütenpollen. Zur Eiablage wurden primär die eingestellten Binsenpflanzen genutzt, daneben befanden sich aber auch immer wieder Eier in den Styroporplatten.

An keiner der Futterpflanzen konnten jemals Eier festgestellt werden. Die Belegung der Binsen erfolgte sowohl an den Blattscheiden als auch in den zuvor angebissenen markreichen Blättern. Während der Haltungsdauer konnten insgesamt 328 Eier gewonnen werden, was einer mittleren Eizahl von rund 66 Eiern pro Weibchen entspricht. Nach der Entnahme betrug das durchschnittliche Einzeleigewicht 1,514 mg \pm 0,16 mg. Nach der Überwinterung waren die entsprechenden Gewichte auf 1,731 \pm 0,09 mg gestiegen.

Durch beide Untersuchungsreihen sollte sowohl die Dauer der folgenden Embryonalentwicklung bei verschiedenen Temperaturen festgestellt werden als auch überprüft werden, wie die verlängerte Überwinterungsdauer auf die sich anschließende Embryonalreifung einwirkt, da für einzelne Arten entsprechende Angaben gemacht werden (INGRISCH 1985).

Die Ergebnisse zur Entwicklungsdauer aus beiden Versuchsserien sind in Abb. 1 dargestellt.

90 Tage Kühlperiode

Unter konstanten Temperaturbedingungen bedarf *C. discolor* in der 15 °C-Stufe bis zum Schlupf der höchsten Temperatursumme von gut 2000 °K. Diese fällt bei steigender Bebrütungstemperatur sofort stark ab. Verglichen mit der 20 °C-Stufe macht der Unterschied rund 1360 °K aus. Zur 25 °C-Stufe fällt die Temperatursumme erneut um ca. 200 °K auf 470 °K ab. Noch weiter ansteigende Bebrütungstemperaturen bewirken dann wieder ein Steigen der zum Schlupf wirksam gewordenen Wärmemenge. Zwischen der 25, 30 und der 35 °C-Stufe steigen die Temperatursummen um insgesamt rund 140 °K an. Die beschriebenen Unterschiede sind zumeist signifikant auf dem 1- und 0,1%-Niveau abgesichert. Nur zwischen den Ansätzen bei 25 und 30 °C ließ sich die Differenz nicht statistisch absichern.

Im Gegensatz zu INGRISCH (1979), der die entwicklungshemmende Temperaturobergrenze schon bei 33 °C ansetzt, fand in den eigenen Untersuchungen erst bei 38 °C kein Schlupf mehr statt. Nachdem sich dort auf die Eier eine Wärmesumme von 900 °K ausgewirkt hatte und noch kein Anzeichen einer Weiterentwicklung gegeben war, wurde der Ansatz in die 25 °C-Stufe umgestellt.

Wie in Abb. 1 nicht gesondert dargestellt, kamen dann die Larven zum Schlupf. Hierzu waren in der 25 °C-Stufe nochmals 700 °K wirksam geworden.

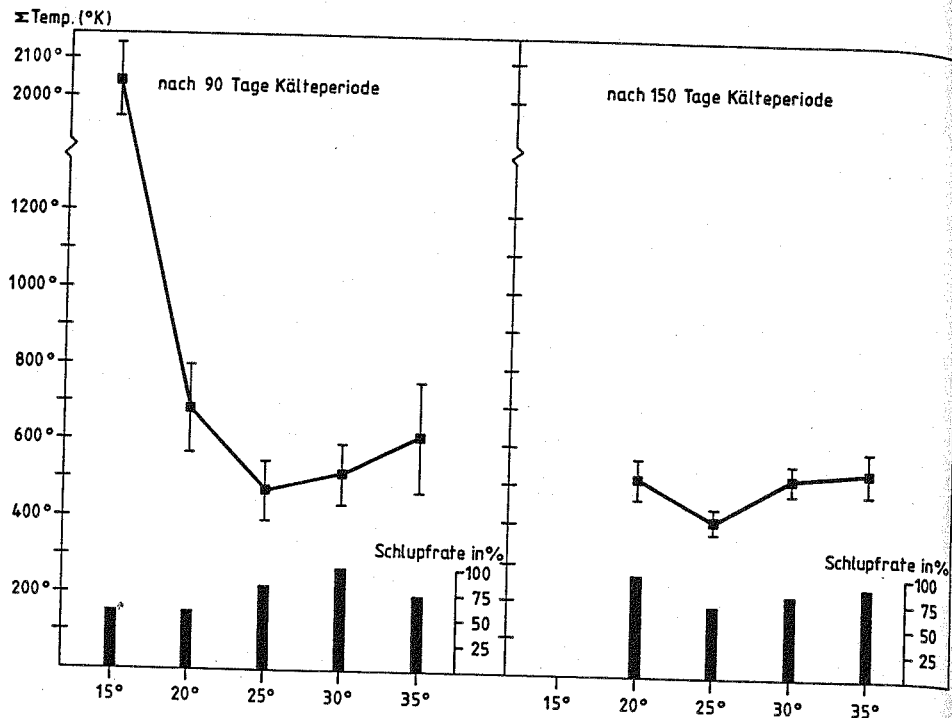


Abb. 1: Entwicklungsdauer von *Conocephalus discolor*-Eiern in Bebrütungen zwischen 15 und 35 °C, zum einen nach einer 90-tägigen, zum anderen nach einer 150-tägigen Kälteperiode.

150 Tage Kühlperiode

Auch in dieser Untersuchungsreihe war die vergleichsweise geringste zum Schlupf benötigte Temperatursumme in der 25 °C-Stufe gegeben; sie lag bei 409 °K. Die weiteren Ansätze bei 20, 30 und 35 °C waren in der Wärmemenge nahezu gleichermaßen um rund 110-130 °K erhöht.

Die Differenzen zwischen 20 bis 30 °C konnten signifikant auf dem 0,1 %-Niveau gesichert werden. Der Vergleich der Bebrütungen bei nur 90-tägiger Kühlperiode zu denen bei 150 Tagen zeigt, daß mit Ausnahme der 30 °C-Stufe sich die erforderlichen Wärmesummen stark verringert haben (Tab. 1). Die kürzere Embryonalentwicklungszeit nach der 150-tägigen Überwinterung ist statistisch mit 5 % - in den 35 und 25 °C Bebrütungen - und 0,1 % Irrtumswahrscheinlichkeit - bei den 20 °C Bebrütungen - abgesichert.

Die Ergebnisse der umfangreichen Bebrütungen mit Eimaterial von *C. discolor* machen die Temperaturabhängigkeit der embryonalen Entwicklungsdauer besonders deutlich. Bei dieser Art ist die Optimaltemperatur für die Embryonalentwicklung nach der Winterruhe im 25 °C-Bereich gegeben. Sowohl oberhalb als auch unterhalb dieses Optimums wird die Entwicklungszeit verlängert. Sehr kraß wirkt sich dabei schon eine Absenkung der Bebrütungstemperaturen um 10 °C aus, da dies eine Erhöhung der Temperatursumme um gut den vierfachen Wert nach sich zieht.

Jedoch deuten die Bebrütungsergebnisse bei einer Verlängerung der Kühlperiode auf 150 Tage darauf hin, daß die Embryonalentwicklung auch noch bei 5 °C weiter fortschreitet, da die Temperatursummen vergleichsweise geringer als bei der nur 90-tägigen Kühlperiode waren. Ein Entwicklungsstillstand, der untere Entwicklungsnullpunkt - in Sinne einer absoluten Keimesruhe -, ist somit erst unterhalb von 5 °C zu erwarten.

Im oberen Temperaturbereich fanden bei konstant 38 °C keine weiteren Entwicklungsprozesse mehr statt. Hier war anscheinend die Temperaturobergrenze der Entwicklungsfähigkeit erreicht oder überschritten. Die Eier wurden durch diese Gradzahl zwar noch nicht letal geschädigt, aber die Weiterentwicklung war sofort unterbunden. Durch Absenkung der Temperatur auf 25 °C konnte dieser Entwicklungsstillstand dann wieder aufgehoben werden. Die in diesem Fall zum Schlupf ermittelte Temperatursumme war allerdings weitaus höher als die bei den normalen 25 °C-Bebrütungen. Dies muß als Indiz gewertet werden, daß die Aufhebung der Entwicklungshemmung nicht sofort mit der Temperaturabsenkung einherging.

Tab. 1: Vergleich der Entwicklungsdauer bei *C. discolor* zwischen 90 und 150 Tagen Überwinterung bei 5 °C und anschließender Bebrütung bei 20, 25, 30 und 35 °C (t = berechnete Prüfgröße für die statistische Auswertung, der Wert bestimmt die Höhe der Signifikanz)

Überwinterungs- dauer (Tage)	Temperatur- stufe	summe	Standard- abweichung	t	Signifikanz niveau (%)
	(°C)	(°K)	(°K)		
90	35	616	145	2,31	5
150	35	538	57		
90	30	516	79	0,11	-
150	30	518	38		
90	25	473	115	2,62	5
150	25	409	30		
90	20	686	116	5,78	0,1
150	20	517	48		

Diskussion

Die eigenen Befunde zur Eiablage von *C. discolor* stehen in Einklang mit den Angaben bei HARZ (1957, 1960, 1964) bezüglich der normalen Ablage in pflanzliches Material. Desweiteren wurden in Laborzuchten künstliche Ablagesubstrate belegt oder aber nicht näher benanntes Pflanzenmaterial (DEURA & HARTLEY 1982; HARTLEY & WARNE 1972; HELFERT 1979, 1980a; HELFERT & SÄNGER 1975, 1976; WARNE 1972). Die auch in den eigenen Zuchten bestätigte Beobachtung, daß *C. discolor* künstliche Ablagesubstrate zur Eiablage nutzen kann, zeigt deren Flexibilität bei der Belegung von vorhandenen Substraten. Wesentlich ist in diesem Zusammenhang, daß *C. discolor* die Eier trotz Vorhandensein eines artgemäßen natürlichen Ablagesubstrates zusätzlich auch die Styroporplatten zur Eiablage nutzte. Ob und in welcher Weise vom Substrat ausgehende Reize durch Attraktanzwirkungen oder durch Repellenteffekte förderlich bzw. hemmend auf die Eiablage wirken, kann derzeit nicht gesagt werden. Weitere Untersuchungen stehen noch aus.

Eine Reihe von Arbeiten widmet sich speziell der Embryonalentwicklung von Ensiferen. Hierbei sind besonders einige Gryllidae-Arten schon seit längerer Zeit intensiver bearbeitet worden (BROWNING 1953; IBRAHIM 1958; KRAUSE 1934, 1938a, 1938b; MAHR 1960, 1961a, 1961b; WALKER 1980).

Hingegen erschienen zur embryonalen Entwicklung der Tettigoniidae hauptsächlich erst in jüngerer Zeit einige Arbeiten (BEHRENS 1983; DEURA & HARTLEY 1982; HARTLEY & WARNE 1972, 1973; HELFERT 1979, 1980a, 1980b; HELFERT & SÄNGER 1976; INGRISCH 1979, 1984a, 1984b, 1985, 1986a, 1986b, 1986c; WARNE 1972). HARTLEY & WARNE (1972) haben durch ihre umfangreichen Untersuchungen erstmals festgestellt, daß zwischen den verschiedenen Arten von Tettigoniidae deutliche Verschiedenheiten in der embryonalen Entwicklungsdauer existieren können.

Unter den 46 von ihnen untersuchten Arten war nur bei sieben Arten der Entwicklungszyklus generell nach einem Jahr abgeschlossen. Zu dieser Gruppe gehört unter anderem *Conocephalus discolor*.

Alle übrigen Arten zeichneten sich durch das Vorhandensein einer vielfach mehrjährigen Embryonalreife aus, da die Embryogenese mehrfach durch Dormanzen unterbrochen wird (HARTLEY & WARNE 1972), deren Einsetzung und Aufhebung von INGRISCH (1979, 1984a, 1984b, 1985, 1986a, 1986b, 1986c) bei mehreren Arten näher beschrieben wird. In den eigenen Untersuchungen konnte *C. discolor* nach der ersten Überwinterung zum Schlupf gebracht werden.

Der Befund steht im Einklang mit den Literaturangaben, wonach *C. discolor* einen einjährigen Entwicklungszyklus besitzt (HARTLEY & WARNE 1972, INGRISCH 1979). Zwar liegen einige Hinweise darüber vor, daß durch verschiedene Herkunft Unterschiede in der embryonalen Entwicklung auftreten können, je nachdem aus welchem Verbreitungsgebiet die Elterntiere stammen (HARTLEY & WARNE 1972, HELFERT & SÄNGER 1976). Jedoch brachte die Herkunft der Elterntiere aus dem klimatisch begünstigten Bereich des Mittelrheins keine Abweichung zum Auftreten der bekannten Entwicklungsruhe in der späteren Embryonalentwicklung mit sich. Auch bewirkten die unterschiedlichen Temperaturverhältnisse keine Änderungen des einjährigen Entwicklungszyklus bei *C. discolor*.

Die Wägung der Eier von *C. discolor* sofort nach der Entnahme aus dem Ablagesubstrat zeigte Einzeleigewichte, die den Angaben von HARTLEY & WARNE (1972) entsprechen. Am Ende der Überwinterungsperiode sind Eigewichtsanstiege zu verzeichnen, die sich durch die Weiterentwicklung der Embryonen und der damit einhergehenden Wasseraufnahme ergeben (INGRISCH 1984a, HELFERT 1980b), wobei die erste Wasseraufnahme in der Entwicklung ungefähr zum Zeitpunkt der Anatrepsis (BEIER 1972) erfolgt, dies entspricht in etwa dem Entwicklungsstadium II 7 (WARNE 1972).

Diese Ergebnisse decken sich wieder prinzipiell mit den Literaturangaben, wonach keine Initial-Diapause eintritt, wenn die Eier von *C. discolor* bei Temperaturen oberhalb von 15 °C gelagert werden (HARTLEY & WARNE 1972, 1973; HELFERT & SÄNGER 1976).

Bei den eigenen Untersuchungen der Eigewichte zeigen sich größere Unterschiede in den durchschnittlichen Einzeleigewichten und den daraus berechneten Standardabweichungen zwischen den Wägeterminen. Auffallend ist, daß zum Zeitpunkt der ersten Wägung größere Standardabweichungen erscheinen als bei der folgenden Wägung.

Die Differenzen beruhen offensichtlich darauf, daß die Embryonalentwicklung sofort nach der Eiablage einsetzt. In den Laborzuchten wurde das Eimaterial ja in einem dreiwöchigen Rhythmus mit dem Ablagesubstrat aus den Zuchtbehältern entnommen.

Das Ablagesubstrat enthielt somit Eier, die je nach dem Zeitraum zwischen Ablage und Entnahme aus dem Zuchtbehälter eine entsprechend unterschiedlich lange Zeit im Ablagesubstrat zur Weiterentwicklung hatten.

Daher kann die Embryogenese bei den früh gelegten Eiern von *C. discolor* schon so weit fortgeschritten sein, daß die erste Wasseraufnahme der schon weiter entwickelten Embryonen noch vor der Entnahme aus dem Ablagesubstrat erfolgt war, die bei spät gelegten Eiern aber erst im Anschluß an die Entnahme auftrat, und sich somit ein entwicklungsbedingter Gewichtsunterschied ergab. Die geringere Gewichtsvariabilität nach der Überwinterung ist durch eine Angleichung der zunächst verschiedenen Entwicklungsstadien während der Kühlphase zu erklären. Dies ist möglich, da die gewählte Überwinterungstemperatur von 5 °C eine schon begonnene Entwicklung nicht unterbindet, sondern diese noch bis zum Erreichen des Stadiums weiterlaufen läßt, in dem die Parapause eintritt (HELFERT & SÄNGER 1976, INGRISCH 1979).

Die im Labor zur Überwinterung benutzte Temperatur von 5 °C ermöglicht es zahlreichen Arten darüberhinaus, die Embryonalentwicklung wieder aufzunehmen, nachdem die Entwicklungsruhe durch eine ausreichend lange Kühlperiode aufgehoben worden ist. Dies scheint unter der Voraussetzung möglich zu sein, daß die zur Aufhebung der Diapause notwendige Mindesttemperatur höher ist als die Temperatur, bei der die Entwicklungsvorgänge unterbunden werden. Anderenfalls müßte es sich um eine andere Dormanzerscheinung als die einer Parapause im Sinn von MÜLLER (1970) und WEBER & WEIDNER (1974) handeln. In den eigenen Untersuchungen an *C. discolor* hatte eine um 60 Tage verlängerte Winterruhe eine signifikant verringerte Entwicklungsdauer in den Bebrütungen zur Folge. Zu dem gleichen Ergebnis kommt INGRISCH (1985) bei verschiedenen Arten von Tettigonioidea, wengleich er in seinen Untersuchungen den Einfluß der Überwinterungsdauer in der sich anschließenden Bebrütungszeit bei *C. discolor* nicht nachweisen kann.

Grundsätzlich gliedert INGRISCH (1985) die untersuchten Arten in zwei Reaktionstypen:

a) Arten (*C. discolor* und andere mehr), bei denen er keine Auswirkungen feststellte oder nur eine einmalige Verkürzung der Entwicklungsdauer, wenn die Überwinterungszeit über drei Monate hinausgeht; dabei ist es dann gleichgültig, ob die Kühlperiode vier, fünf oder sechs Monate dauert.

b) Arten, bei denen eine Verlängerung der Kühlperiode von drei Monaten auf vier, fünf oder sechs Monate jeweils eine weitere Reduktion der Bebrütungszeit nach sich zieht.

Daher liegt die Vermutung nahe, daß bei verschiedenen Arten die kürzeren Bebrütungszeiten im Anschluß an verlängerte Kühlperioden auf einer schon langsam fortschreitenden Embryonalentwicklung beruhen und nicht oder nicht nur auf einer induzierten Entwicklungsbeschleunigung. Infolgedessen müssen sich die Arten mit einer einjährigen Entwicklung in der Reaktionsnorm von denen unterscheiden, die eine mehrjährige Embryonalreife durchlaufen. So könnte eine temperaturabhängige Oligopause erst in einem späteren Entwicklungsstadium nach der Parapause die weitere Embryogenese und einen zu frühen Schlupftermin bei noch ungünstigen Temperaturen verhindern.

Die Schlupfergebnisse von *C. discolor* in den eigenen Untersuchungen weisen unter anderem darauf hin, daß durch hohe Temperaturen eine embryonale Entwicklungsruhe ausgelöst wird, die nicht den Kennzeichen einer thermischen Quieszenz entspricht. Eier, die zunächst bei 38 °C bebrütet wurden, kamen dort nicht zum Schlupf, sondern erst, als sie in den Optimaltemperaturbereich umgestellt worden waren. Dort wurde bis zum Schlupf aber noch wesentlich mehr Zeit benötigt, als dies bei Eiern der Fall war, die nur bei dieser Temperatur bebrütet wurden. Daher ist anzunehmen, daß sich bei den anfangs mit 38 °C bebrüteten Embryonen eine Dormanz manifestierte, die nach dem Umstellen in den Optimaltemperaturbereich erst mit erheblicher Verzögerung aufgehoben wurde. Nach dem von MÜLLER (1970) vorgeschlagenen und von WEBER & WEIDNER (1974) aufgenommen Einteilungsschema handelt es sich somit um eine Oligopause, nicht aber um eine thermische Quieszenz. Dies kann als Indiz für die Richtigkeit der oben genannten Überlegung zum Auftreten einer Oligopause gewertet werden.

Die eigene Bebrütung in dem Temperaturspektrum zwischen 15 und 38 °C weist über die beschriebene entwicklungshemmende Temperaturbergrenze hinaus die besondere Temperaturabhängigkeit in der embryonalen Entwicklungsdauer für *C. discolor* nach. Die Embryogenese nach Abschluß der Dormanz verläuft bei Temperaturen unterhalb von 20 °C erheblich langsamer als im optimalen Temperaturbereich von 25-30 °C.

Diese Ergebnisse werden in ihrer Tendenz durch die verschiedenen in der Literatur gemachten Einzelangaben untermauert (HARTLEY & WARNE 1972, HELFERT & SÄNGER 1976, INGRISCH 1985), auch wenn zwischen den einzelnen Untersuchungen an *C. discolor* Unterschiede in der Versuchsdurchführung bestehen und somit die Einzelergebnisse nicht unbedingt miteinander vergleichbar sind.

Die gezeigte Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung nach der Überwinterung hat eine große ökologische Bedeutung für den gesamten Lebenszyklus der Art im Freiland und damit gleichfalls für die regionale oder lokale Verbreitung. Die Eiablage an Plätzen, die im folgenden Jahr nicht ausreichend schnell erwärmt werden, führt zu einer erheblichen Verzögerung des Schlupfzeitpunktes gegenüber solchen Orten, die eine gute Erwärmbarkeit besitzen.

Für eine dauerhafte Besiedlung durch *C. discolor* scheiden daher solche Gebiete aus, in denen ihr nicht ein ausreichender Zeitraum gegeben ist, der den embryonalen Entwicklungsabschluß und eine genügende Reproduktionsspanne gewährleistet. Ähnliche durch die embryonale Entwicklung begründete Verbreitungsgrenzen beschreiben HARTLEY & WARNE (1973) für *Pholidoptera griseoaptera*.

Die Temperaturverhältnisse während der Embryogenese besitzen von ihrer Wirkung her einen maßgeblichen Einfluß auf den zu erwartenden Entwicklungserfolg und Schlupfzeitpunkt nicht nur unter Laborbedingungen.

Gerade unter Freilandbedingungen kann der Schlupfzeitpunkt eine wesentliche Ausgangsgröße für das Vorkommen einer Population und ihre Existenzfähigkeit darstellen. So können lokale Verbreitungs- und Vergesellschaftungsunterschiede begründet sein, auch wenn die klimatische Beschaffenheit verschiedener Biotope in der sommerlichen Imaginalphase keine oder nur geringe Unterschiede aufweist.

Ob sich eine bestimmte Temperaturhöhe hemmend oder fördernd auf die Embryogenese mitteleuropäischer Tettigonioidea auswirkt, ist artverschieden. Die verschiedenen Arten können in der Embryonalentwicklung beträchtliche Unterschiede im Temperaturvalenzbereich aufweisen.

Im Gegensatz zu den eigenen Resultaten bei *C. discolor* werden nach HARTLEY & WARNE (1972) die Embryonen von *Meconema thalassinum* nach der Diapause schon durch Temperaturen von 20 °C abgetötet, wie auch die Entwicklung dieser Art bei 10 °C schneller fortschreitet als bei 15 °C. In derselben Arbeit beschreiben HARTLEY & WARNE, daß die besten Schlupfergebnisse von *Ph. griseoaptera* bei Temperaturen zwischen 11-16 °C erzielt wurden, bei 20 °C und darüber aber kein Schlupf erfolgte, da die Embryonen auch hier nach einiger Zeit abstarben.

C. discolor besitzt demnach eine besser ausgeprägte Fähigkeit, die Embryonalentwicklung noch bei Temperaturen oberhalb von 20 °C erfolgreich abzuschließen. Dies kann zu einer Besiedlung von stärker erwärmbaren Lebensräumen beitragen, zu der die beiden anderen Arten nicht befähigt sind.

Erläuterungen

Aus Verständnisgründen sollen einige Begriffe zur Typisierung ökologisch und ontologisch verschiedener Formen der Entwicklungsruhe erklärt werden:

DORMANZ = "Jede negative Abweichung von der optimalen artspezifischen Entwicklungsgeschwindigkeit..., die als Anpassung an ungünstige Umweltverhältnisse gelten kann." (MÜLLER 1970, S.9)

PARAPAUSE = die Entwicklungsruhe wird bei Erreichen eines bestimmten Entwicklungsstadiums ausgelöst auch wenn noch keine ungünstigen Umweltverhältnisse vorliegen

OLIGOPAUSE = Der Eintritt und die Aufhebung der Entwicklungsruhe erfolgt nicht gleichmäßig schlagartig; die Entwicklung kann auch unter suboptimalen Bedingungen ablaufen

QUIESZENZ (therm.) = Temperaturfaktor, der zusätzlich nach einer beendeten Diapause die Weiterentwicklung noch solange hemmt, wie ungünstige Temperaturverhältnisse vorliegen. Bei Optimierung des Faktors setzt die Weiterentwicklung sofort ein (MÜLLER 1970)

Verfasser

Dr. A. Bruckhaus
Inst.f.Landw.Zool.u.Bienenkde.
Melbweg 42
5300 Bonn 1

Literatur

- BEHRENS, W. et al. (1983): Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus* - Oecologia (Berlin) 59: 279-287.
- BEIER, M. (1972): Saltatoria (Grillen und Heuschrecken), in: HELMKE, J.G., STARK, D. & WERMUTH, H.: Handbuch der Zoologie, IV. Band: Arthropoda, 2.Hälfte: Insecta, 2. Teil: Spezielles. - Berlin.
- BROWNING, T.O. (1953): The influence of temperature and moisture on the uptake and loses of water in the eggs of *Gryllus commodus* - J. expl. biol. 30: 104-115.
- BRUCKHAUS, A. (1988): Ökologische Untersuchungen zum Springschreckenvorkommen im Raume Oberwinter (Mittelrhein).- Decheniana (Bonn) 141: 126-144.

- BRUCKHAUS, A. (1990a): Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einiger einheimischer Feldheuschreckenarten - *Articulata* 5(1): 43-57.
- BRUCKHAUS, A. (1990b): Resultate zur Embryonalentwicklungsdauer von *Chorthippus parallelus* (Saltatoria: Caelifera), In: PFANNENSTIEL, H.-D.(Hrsg.) - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 83. 446 S.
- DEURA, K. & HARTLEY, J.C. (1982): Initial diapause and embryonic development in the speckled bush-cricket, *L. punctatissima* - *Physiol. Entomology* 7: 253-262.
- FRANZ, J.M. & KRIEG, A. (1982): Biologische Schädlingsbekämpfung. - Berlin.
- HARTLEY, J.C. & WARNE, A.C. (1972): The developmental biology of the egg stage of Western European Tettigoniidae (Orthoptera) - *J. Zool. Land.* 168: 267-298.
- HARTLEY, J.C. & WARNE, A.C. (1973): The distribution of *Ph. griseoptera* in England and Wales related to accumulated temperatures - *J. Anim. Ecol.* 42: 531-537.
- HARZ, K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. - Jena (Gustav Fischer).
- HARZ, K. (1960): Geradflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera), in: DAHL, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Bd. 46. Jena (Gustav Fischer).
- HARZ, K. (1964): Die Eiablage der heimischen Laubheuschrecken - *Festschrift d. Nat.-Wiss. Ges. Bayreuth*, 67-70.
- HELFERT, B. (1979): Wirkungen konstanter Temperaturen auf die Transpiration der Eier von *Platycleis grisea* und *Phaneroptera nana* in verschiedenen Entwicklungsabschnitten - *Zool. Jb. Syst.* 106: 559-571.
- HELFERT, B. (1980a): Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten (Orth., Salt.). - 1. Teil: Teil Larvalentwicklung, Reproduktion und Lebensdauer der Parentalgeneration - *Zool. Jb. Syst.* 107: 159-182.
- HELFERT, B. (1980b): Die regulative Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten. - 2. Teil: Embryogenese und Dormanz der Filialgeneration - *Zool. Jb. Syst.* 107: 449-500.
- HELFERT, B. & SÄNGER, K. (1975): Haltung und Zucht europäischer Heuschrecken im Labor - *Z. angew. Zool.* 62: 267-279.
- HELFERT, B. & SÄNGER, K. (1976): Vergleichende Untersuchungen über die Temperatursummierung von Laubheuschrecken während der Embryogenese - *Zool. Anz.* 196: 43-60.
- IBRAHIM, M.M. (1958): Grundsätze der Organbildung im Embryo von *Tachycines* - *Zool. Jb.(Anat.)* 76: 541-594.
- INGRISCH, S. (1979): Untersuchungen zum Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Embryogenese einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) - *Zool. Beitr.* 25(3): 343-364.
- INGRISCH, S. (1984a): The influence of environmental factors on dormancy and duration of egg development in *Metrioptera roeseli* - *Oecologia* (Berlin) 61: 254 - 258.
- INGRISCH, S. (1984b): Zur Verbreitung und Vergesellschaftung der Orthopteren in der Nordeifel - *Decheniana* (Bonn) 137: 79-104.
- INGRISCH, S. (1985): Effect of hibernation length on termination of diapause in European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera) - *Oecologia* (Berlin) 65: 376-381.
- INGRISCH, S. (1986): The plurennial life cycles of the European Tettigoniidae: 1. The effect of temperature on embryonic development and hatching.- 2. The effect of photoperiod on the induction of an initial diapause.- 3. The effect of drought and the variable duration of the initial diapause - *Oecologia* (Berlin) 70: 606-630.
- KRAUSE, G. (1934): Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshausheuschrecke durch künstlich erzeugte Doppel-, Zwillings- und Mehrfachbildungen - *Arch. Entw. Mech. Org.* (Berlin) 132: 115-205.
- KRAUSE, G. (1938a): Einzelbeobachtungen und typische Gesamtbilder der Entwicklung von Blastoderm und Keimablage im Ei der Gewächshausheuschrecke *Tachycines asynamorus* ADELUNG - *Z. Morph. Ökol. Tiere* (Berlin) 34: 1-78.
- KRAUSE, G. (1938b): Die Ausbildung der Körpergrundgestalt im Ei der Gewächshausheuschrecke *Tachycines asynamorus* - *Z. Morph. Ökol. Tiere* (Berlin) 34: 499-564.
- MAHR, E. (1960): Normale Entwicklung, Pseudofurchung und die Bedeutung des Furchungszentrums im Ei des Heimchens (*Gryllus domesticus*) - *Z. Morph. Ökol. Tiere* 49: 263-311.

- MAHR, E. (1961a): Bewegungssysteme in der Embryonalentwicklung von *Gryllus domesticus* - Arch. Entw.-Mech. Organ. 152: 662-724.
- MAHR, E. (1961b): Experimente zur Analyse der Blastokinese des Embryo im Ei von *Gryllus domesticus* - Zool. Anz., Suppl. 24: 99-113.
- MÜLLER, H.J. (1970): Formen der Dormanz bei Insekten - Nova Acta Leopoldina 191 (35): 1-27.
- WARNE, A.C. (1972): Embryonic development and the systematics of the Tettigoniidae (Orthoptera: Saltatoria) - Int. J. Insect Morphol. Embryol. 1(3): 267-287.
- WEBER, H. & WEIDNER, H. (1974): Grundriß der Insektenkunde. 5. Aufl. - Stuttgart.