

Bedeutung der Temperatur für die Biotopbindung einiger einheimischer Feldheuschreckenarten

Alfred Bruckhaus

Einleitung

Die Einflußnahme der Umweltfaktoren Temperatur und Feuchte auf die Embryonalentwicklung von Feldheuschrecken ist in besonderem Maße an einigen wirtschaftlich schädlichen Wanderheuschreckenarten untersucht worden. HAMILTON (1936, 1950) beschreibt bei verschiedenen afrikanischen Spezies unterschiedliche Temperaturbereiche, in denen die Entwicklung ablaufen kann, sowie die jeweiligen Optimalbereiche für Temperatur und Feuchte.

Zahlreiche weitere Autoren (BODINE 1925; PARIHAR 1978; ROONWAL 1936; SCHMIDT 1980; SHULOV 1963) weisen an weiteren Arten ebenfalls die Bedeutung von Temperatur und Feuchte auf die Embryonalentwicklung von Acrididen nach.

Untersuchungen an Eimaterial mitteleuropäischer Arten beschäftigen sich jedoch hauptsächlich nur mit der Wasseraufnahme und der Trockenresistenz der Eier (INGRISCH 1983a, 1983b; MORIARTY 1969a, 1969b, 1969c, 1970). Bei diesen Arbeiten wurde der Temperatureinfluß auf die Entwicklungsdauer in einem weiteren Temperaturspektrum anscheinend nicht weiter berücksichtigt.

Da zum Temperatureinfluß in der Embryonalentwicklung der mitteleuropäischen Feldheuschrecken kaum Ergebnisse vorliegen, sollten zu diesem Themenkomplex einige Laboruntersuchungen durchgeführt werden. Das Hauptinteresse galt der Embryonalentwicklungsdauer zweier Feldheuschreckenarten bei unterschiedlich hohen Bebrütungstemperaturen. Des weiteren sollte geklärt werden, welchen Einfluß ungünstige Umweltbedingungen auf die embryonale Entwicklungsdauer besitzen. In diesen Untersuchungen sollte gleichzeitig bei einer Art weiterhin die Auswirkungen verminderter Wasserversorgung und unterschiedlicher Überwinterungsdauer überprüft werden. Letztlich sollte Eimaterial aus Freilandpopulationen für vergleichende Bebrütungen genutzt werden.

Material und Methoden

Aus Freilandpopulationen von *Gomphocerus rufus* und *Chorthippus parallelus* wurden Tiere beiderlei Geschlechts zu Zuchtzwecken unter Laborbedingungen gehalten, um so das notwendige Eimaterial für die nachfolgenden Untersuchungen zu erhalten. In Ursprungshabitaten von *Ch. parallelus* konnte Eimaterial in größerem Umfang auch direkt aus der natürlichen Eiablage gewonnen werden.

Im Labor erfolgte die Haltung von *Ch. parallelus* und *G. rufus* in Glasbecken von 50 x 25 x 30 cm Größe ähnlich wie von HELFERT & SÄNGER (1975) beschrieben.

Über den Becken waren 60 Watt-Glühbirnen als Licht- und Wärmequelle angebracht. Bei einer täglichen Beleuchtungsdauer von 12 Stunden stiegen die Temperaturen bis auf ca. 30°C an. In der Dunkelphase fielen sie dann bis auf 20°C wieder ab. Genau auf den Boden angepasste Styroporplatten dienten der Isolierung und der Eiablage. Für die Ernährung der Tiere wurde täglich Frischfutter dargeboten. Zur täglichen Wasserversorgung der Tiere

wurde Wasser mit einer herkömmlichen Sprühflasche in die Becken gesprüht. Gleichzeitig konnte so auch die Wasseraufnahme der Eier gesichert werden. Am Ende der Haltungsperiode konnten die Eigelege aus den Styroporplatten entnommen und für die Bebrütungen vorbereitet werden.

In Lebensräumen, die ausschließlich von *Ch.parallelus* besiedelt waren, wurden zu verschiedenen Zeitpunkten Grassoden entnommen, um das darin enthaltene Eimaterial für Bebrütungen auswaschen zu können. Nach der Gewinnung der Eigelege wurden die Kokons grundsätzlich vor den Bebrütungen aufgebrochen und die Eier herausgelöst. Diese wurden fortan in Petrischalen auf angefeuchtetem Filterpapier gelagert und grundsätzlich vor den Bebrütungen gewogen. Das aus den Laborzuchten gewonnene Eimaterial von *Ch.parallelus* wurde zu einem Teil nach der Entnahme sofort für 90 Tage bei 5 C gelagert, ein anderer Teil wurde vor dieser Kühlperiode noch für 21 Tage bei Zimmertemperatur zwischengelagert. Die den Laborzuchten entstammenden Eier von *G.rufus* wurden nach einer 90-tägigen Überwinterung sofort bebrütet.

Aus Freilandpopulationen von *Ch.parallelus* noch im September entnommenes Eimaterial wurde nach der Entnahme noch für 21 Tage bei Zimmertemperatur aufbewahrt, dann für 90 Tage bzw. 110 Tage bei 5 C gelagert und daran anschließend bebrütet. Bei später aus den gleichen Freilandpopulationen erfolgten Eientnahmen (5.2., 25.2., 25.3., 15.4., 14.5.) schloß sich die Bebrütung sofort an die Eigewinnung an, da davon ausgegangen werden konnte, daß diese Eier schon im Freiland eine ausreichende Kühlperiode durchlaufen hatten.

In unbeleuchteten Brutschränken konnten Bebrütungsversuche unter konstanten Temperaturverhältnissen bei 15, 20, 25, 30, 35, 38 C durchgeführt werden. Hierbei gab es zwei Bebrütungsformen:

- 1. Während der Bebrütungsdauer hatten die Eier ständig die Möglichkeit zur Wasseraufnahme. Dazu wurden die Eier in einer geschossenen Petrischale auf einer Filterpapierauflage gelagert, unter der sich eine Schicht feuchter ausgeglühter Sand befand.
- 2. Während der ersten 16 Bebrütungstage wurden die Eier in verschieden starke Trockenstreßsituationen gebracht und erst anschließend in der zuvor beschriebenen Form auf einer feuchten Unterlage weiter bebrütet. Zur Erzielung der Trockenstreßsituationen kamen die Eier in eine abgedeckte Petrischale von 9,3 cm Durchmesser, die zusätzlich eine weitere offene Schale von 3,5 cm Durchmesser enthielt. Letztere war mit destilliertem Wasser oder mit verschiedenen konzentrierten Salzlösungen gefüllt. Je nach Art dieses Zusatzes stellt sich die relative Luftfeuchtigkeit (rF) in der großen Petrischale dann auf einen bestimmten konstanten Wert ein. Mit diesem von WINSTON & BATES (1960) beschriebenen Verfahren ließen sich ca. 100% rF über aqua dest., ca. 75% rF über eine konz.NaCl-Lösung und ca. 30% rF über eine konz. CaCl-Lösung erreichen. Die rF-Angaben stellen temperaturbedingte Näherungswerte dar, die somit in den verschiedenen Temperaturstufen geringfügige Abweichungen aufweisen.

Die Eigewichte und Bebrütungsdauer werden zur Beschreibung der embryonalen Reifung herangezogen. Ausgedrückt wird die Bebrütungsdauer als Wärmesumme. Dieser Zahlenwert wird durch die Multiplikation der Bruttotemperatur mit der zum mittleren Larvenschlupf benötigten Bruttage gebildet. Aus den Laborzuchten standen gut 360 Eier von *G.rufus* für die Bebrütung zur Verfügung, von *Ch.parallelus* waren es rund 800. Hinzu kamen weitere 1200 Eier von *Ch.parallelus* aus den verschiedenen Eigewinnungen im Freiland.

Ergebnisse

Gomphocerus rufus

Nach der 90-tägigen Überwinterung betrug das durchschnittliche Eigewicht von *G.rufus* bei Bebrütungsbeginn 3,965 +/- 0,546 mg (n=364). Die stark differierenden Eigewichte lassen auf große Unterschiedlichkeiten der Entwicklung in den Eiern rückschließen.

In Abb.1 sind die Ergebnisse der Bebrütungsversuche mit Eimaterial aus den Laborzuchten von *G.rufus* dargestellt. Zum Schlupf benötigen die Eier in der 15 C-Stufe die insgesamt höchste Temperatursumme. Bei ansteigenden Bebrütungstemperaturen war dann ein stetiges Abfallen der erforderlichen Wärmemenge gegeben. Die größten Unterschiede traten dabei mit einer um rund 1000 K geminderten Temperatursumme zwischen den Bebrütungen bei 15 C und 20 C in Erscheinung. Zwischen der 20 C Bebrütung und der bei 25 C betrug der Unterschied nur noch 200 K.

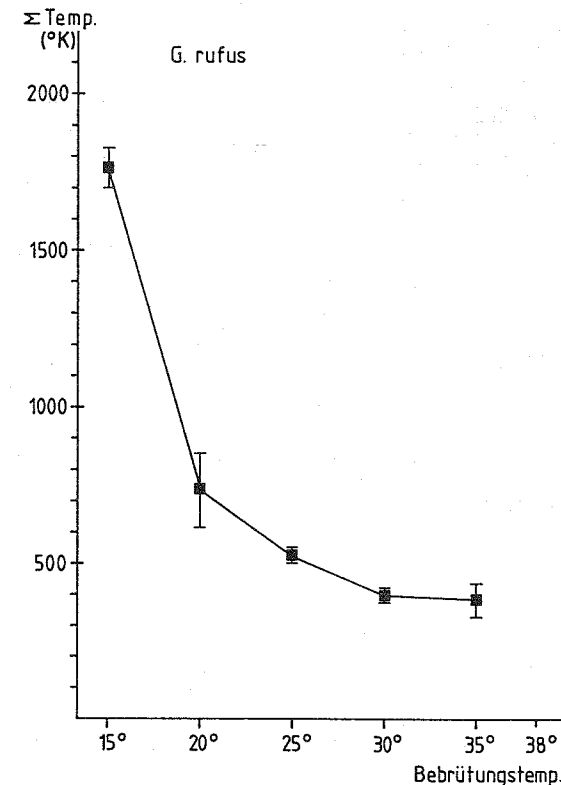


Abb. 1: Darstellung der zum Schlupf von *G. rufus* unter verschiedenen Bebrütungsbedingungen benötigten Entwicklungsdauer

Die weitere statistische Auswertung der Schlupfresultate von *G.rufus* ergab trotz der geringen Schlupfrate zumeist hochsignifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Bebrütungstemperaturen. Lediglich zwischen den 30 und 35 C Bebrütungen liegen keine statistisch abgesicherten Verschiedenheiten vor.

Die Ergebnisse zeigen, daß bei *G.rufus* die Embryonalentwicklungsdauer durch die Höhe der Bebrütungstemperatur starken Unterschieden unterworfen ist. Gerade im Temperaturbereich zwischen 15 und 25 C beschleunigt sich die Entwicklung in besonderem Maße, oberhalb von 25 C treten vergleichsweise geringere Verkürzungen auf, da nun schon der Temperaturbereich mit der kürzesten Entwicklungsdauer erreicht ist.

Dieser ist im Bereich von 30 und 35 C angesiedelt. Noch weiter ansteigende Temperaturen führen aber schnell zum Absterben der Embryonen, wie dies bei 38 C geschah.

Chorthippus parallelus

Eigenschaftsbestimmungen konnten bei Laboreiern von *Ch.parallelus* zu verschiedenen Zeitpunkten durchgeführt werden (Tab.1).

Tab. 1: Durchschnittsgewichte der Eier aus Laborzuchten von <i>Ch.parallelus</i> sofort nach der Entnahme aus dem Ablagesubstrat sowie nach der 90-tägigen Kühlperiode mit und ohne vorherige Zwischenlagerung bei Zimmertemp.			
	Durchschnittsgewicht (mg)	Standardabweichung (mg)	Eianzahl
sofort nach der Entnahme nach Überwinterung bei 5°C	3,62	0,10	40
a) ohne Zwischenlagerung vor der Überwinterung	3,86	0,12	180
b) mit Zwischenlagerung drei Wochen bei Zimmertemperatur vor der Überwinterung	5,24	0,35	180

Bei einer kleinen Kontrollgruppe, die sofort nach der Ablegeperiode gewogen werden konnte, wurde ein mittleres Eigewicht von 3,62 +/- 0,10 mg (n = 40) festgestellt. Nach der 90 tägigen Überwinterung betrug das mittlere Eigewicht der Eier 3,86 +/- 0,12 mg (n = 580), sofern die Eier nach der Eigewinnung sofort in die Kühlung überführt worden waren. Bei einer Vergleichsgruppe, die zwischenzeitlich noch für 21 Tage bei Zimmertemperatur gelagert war, konnte nach der 90 tägigen Überwinterung ein durchschnittliches Eigewicht von 5,24 +/- 0,35 mg (n = 220) ermittelt werden.

Die Wägeregebnisse vor den Bebrütungen weisen darauf hin, daß der embryonale Entwicklungsstand der beiden Vergleichsgruppen deutlich verschieden war. Diejenigen Eier, die vor der Überwinterung noch für drei Wochen bei Zimmertemperatur gelagert

blieben, müssen sich nach der Kühlperiode in einem fortgeschrittenen Reifestadium befinden haben.

In den Bebrütungen wurden die beiden Gruppen weiterhin unterschiedlich behandelt. Die Bebrütungen der Eier, die vor der Überwinterung zwischengelagert waren, erfolgten bei 20, 25, 30, und 35 C mit einer ständigen Wasserversorgung.

Wie aus Abb.2 zu entnehmen ist, sanken in dieser Bebrütungsserie die zum Schlupf erforderlichen Temperatursummen beim Ansteigen der Bebrütungstemperaturen bis zur 30 C Stufe. Diese ermittelten Differenzen sind hoch signifikant abgesichert. Der minimale Unterschied zwischen den Ergebnissen bei 30 C und bei 35 C Bebrütungstemperatur ist dagegen nicht abgesichert. Der zur Entwicklung als optimal anzunehmende Temperaturbereich liegt für *Ch.parallelus* in den Bebrütungen bei 30 bis 35 C mit einer Temperatursumme von knapp 300 K.

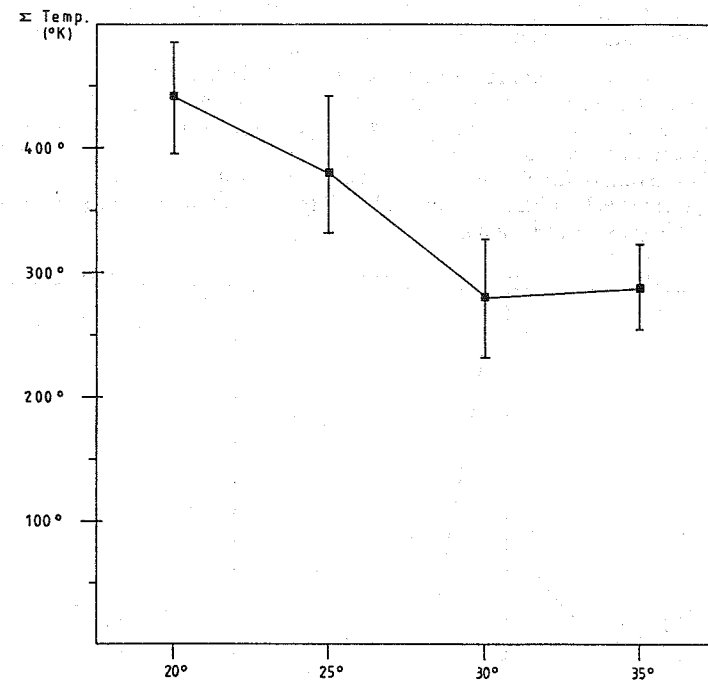


Abb 2: Entwicklungsdauer bei Eiern von *Ch.parallelus* aus den Laborzuchten in verschiedenen Bebrütungstemperaturen.

Im Vergleich zu dieser Untersuchungsgruppe wurde die Vergleichsgruppe, die sofort nach der Eientnahme in die Kühlung überführt worden ist, bei der Bebrütung zunächst für 16 Tage in unterschiedliche Trockenstreibsituationen gebracht. Anschließend wurden die Eier ständig mit Kontaktwasser versorgt. Während der direkten Trockenstreibphase

schlüpfen keine Larven, obwohl dies von den in diesem Zeitraum wirksam gewordenen Temperatursummen hätte geschehen können.

Wie in Abb.3 dargestellt, dokumentiert sich ebenfalls nach den Trockenstreßbebrütungsversuchen die Abhängigkeit zwischen der Bebrütungstemperatur und der zum Schlupf benötigten Temperatursumme. Die Temperaturangaben beziehen sich auf den Zeitraum, ab dem die Trockenstreßsituation beendet war und die Eier die Möglichkeit zur Wasseraufnahme hatten.

In Abhängigkeit von der Höhe der Bebrütungstemperatur und der vorhergehenden Trockenstreßintensität treten erhebliche Vitalitätsverluste in den Bebrütungen in Erscheinung. Nach stärkeren Trockenstreßsituationen bei 35 C und 38 C kann kein Schlupf beobachtet werden. Zwischen den Bebrütungsserien mit unterschiedlichen Trockenstreßsituationen treten verschiedene Gemeinsamkeiten auf. Bis zum embryonalen Entwicklungsabschluß sind in den 15 C - Stufen gleichermaßen die höchsten Temperatursummen benötigt worden. Die stärkste Verringerung der Temperatursummen ist zwischen den Bebrütungstemperaturstufen 15 C und 20 C zu verzeichnen. Es kommt dabei annähernd zu einer Halbierung der Werte. Letztlich erlauben optimale Bebrütungstemperaturen den Schlupf bei Temperatursummen von rund 450 K.

Aus dem Freiland wurden erstmalig Ende September 1984 Eigelege von *Ch.parallelus* im Labor übernommen. Die Freilandpopulation war zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgestorben. Von den entnommenen Eiern wurde das Gewicht nach einem 90-tägigen Aufenthalt in der Kühlung ermittelt. Das durchschnittliche Einzeleigewicht betrug nach diesem Überwinterungszeitraum 5,081 +/- 0,121 mg. Ein Teil des Eimaterials wurde sofort nach der Wägung in die Bebrütungsversuche überführt, ein anderer Teil dagegen erst nach 20 zusätzlichen Tagen in der Kühlung.

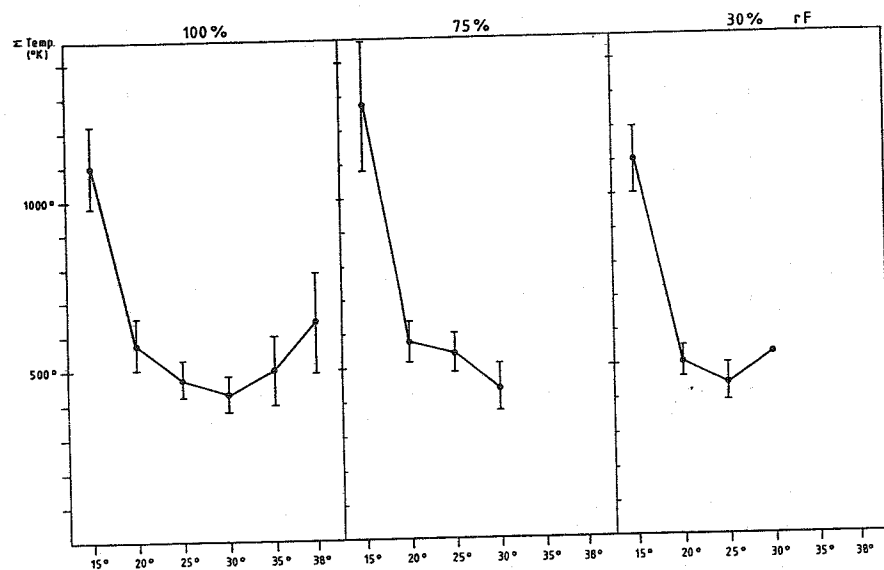


Abb. 3: Vergleich der Entwicklungsdauer bei Eiern von *Ch. parallelus* aus Laborzuchten. Die Eier waren vorhergehend bei 100, 75 und 30% rF in den entsprechenden unterschiedlichen Temperaturstufen bebrütet worden (TROCKENSTREß)

In den Bebrütungen beider Versuchsgruppen liegen bei der 35 C Bebrütung die geringsten Temperatursummen vor. Diese steigen dann bei sinkenden Bebrütungstemperaturen an, ebenfalls gestiegen ist die Wärmemenge in der 38 C - Stufe. Bei 15 C verlief die Entwicklung am langsamsten, die Temperatursumme stellt hier den höchsten Wert dieser Untersuchungsserie dar (Abb.4).

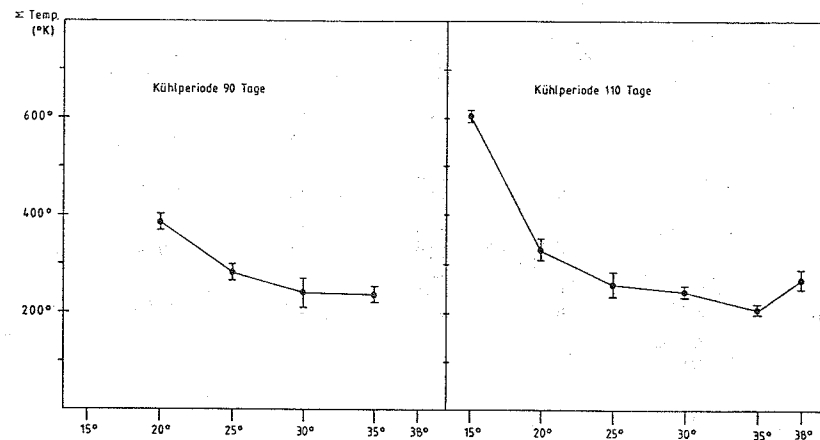


Abb. 4: Vergleich der Entwicklungsdauer bei Eiern von *Ch. parallelus* aus dem Freiland, die im Labor für 90 bzw. 110 Tage überwintert und nachfolgend bei unterschiedlichen Temperaturen bebrütet wurden.

In der geringen Standardabweichung kommt zum Ausdruck, daß das Erscheinen der Larven bezogen auf den jeweiligen Versuchsansatz fast gleichzeitig erfolgte und somit ein sehr ausgeglichener Entwicklungszustand bei allen Eiern angenommen werden muß. Innerhalb der einzelnen Versuchsserien konnten die unterschiedlichen Entwicklungszeiten zwischen den Bebrütungsstufen mit einer Ausnahme - 30 C und 35 C Bebrütung bei 90 Tagen Kühlperiode - hoch signifikant abgesichert werden.

Der Vergleich der beiden Versuchsserien - 90 Tage zu 110 Tage Überwinterungsdauer - zeigt signifikant niedrigere Temperatursummen der 110 Tage gekühlten Eier zwischen den Bebrütungsversuchen bei 20, 25, und 35 C (Tab2).

Weitere Eientnahmen aus dem Freiland erfolgten am 5.2., 25.2., 25.3., 14.4. und 14.5. 1985. Diese Gelege hatten schon im Freiland eine ausreichende Kühlperiode durchlaufen und wurden daher sofort nach der Entnahme aus den Grassoden von den Eikonhüllen befreit, gewogen und daran anschließend bebrütet.

Die durchschnittlichen Einzeleigewichte zu den verschiedenen Terminen einschließlich der zugehörigen Standardabweichung sind in Tab 3 angegeben. Das geringste Durchschnittsgewicht wurde am 5.2.1985 mit 4,38 mg festgestellt. In der Folge stiegen dann die mittleren Eigewichte an, bei der letzten Entnahme am 14.5 wurde 5,69 mg als höchster Wert registriert.

Tab. 2: Vergleich zwischen der Entwicklungsdauer bei Eiern von *Ch. parallelus* aus dem Freiland in den verschiedenen Bebrütungsansätzen nach 90 und 110 Tagen Überwinterung bei 5°C

Überwin- terung (Tage)	Temperat.- stufe (°C)	Schlupf- rate (%)	Temperat.- summe (°C)	Standard- abweichung (°C)	t	Signifikanz niveau (%)
90	35	70	237	16	3,53	0,1
110	35	90	218	14		
90	30	70	242	30	0,18	-
110	30	90	243	10		
90	25	65	282	16	3074	0,1
110	25	100	260	25		
90	20	65	384	17	7,50	0,1
110	20	90	332	22		

Tab 3: Gewichtsentwicklung bei Eiern von *Ch. parallelus* aus dem Freiland zwischen den Entnahmen vom 5.2. und 14.5.1985.

Entnahme- termin	Durchschnitts- gewicht (mg)	Eianzahl	Standard- abweichung (mg)	Gewichts- differenz (mg)
1985				
5.2.	4,38	190	0,35	
25.2.	4,72	340	0,29	0,34
25.3.	4,99	240	0,32	0,27
15.4.	5,09	100	0,55	0,10
14.5.	5,69	123	0,68	0,61

Bei der letzten Entnahmeserie wurden die einzelnen Eigelege genauer untersucht. Zu diesem Zweck wurden die in einer 0,03 m² großen Grassode enthaltenen Eikokons nicht wie zuvor zu einer Gesamtheit vereinigt, sondern jeweils als Einzelegelegeeinheit behandelt. Jedes einzelne Gelege wurde nach dem Entfernen der Sekrethülle gesondert voneinander gewogen und später bebrütet.

Die Bebrütungen der Freilandeier aus den Entnahmen vom 5.2., 25.2., 25.3., 15.4. und 15.5.1985 erfolgten in der Regel nicht in weiteren Temperaturbereichen, sondern kernmäßig bei konstant 25°C und 30°C.

Abb.5 zeigt die zum Schlupf benötigten Temperatursummen der Konstanttemperaturbehandlung bei 25° und 30° C bezogen auf die einzelnen Entnahmetermine.

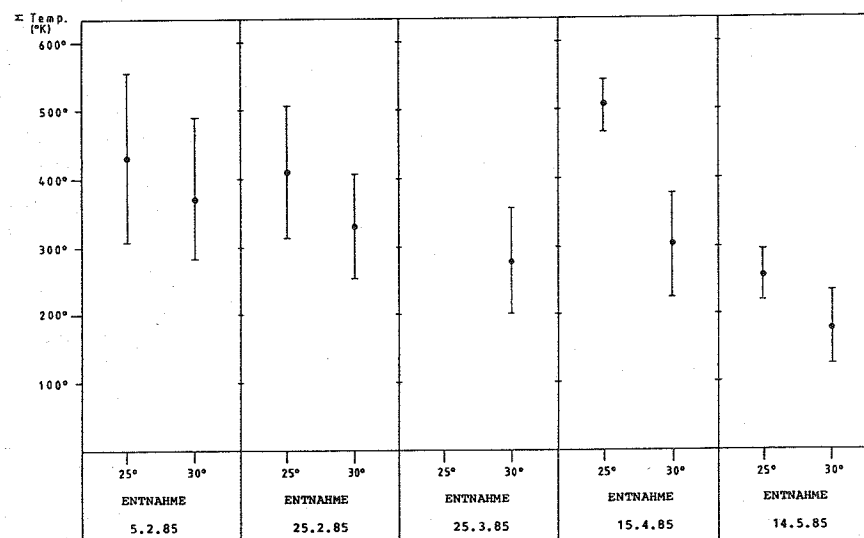


Abb. 5: Vergleich der Entwicklungsdauer bei Eiern von *Ch. parallelus* aus dem Freiland, die nach den verschiedenen Entnahmetermeninen bei 25°C und 30°C bebrütet wurden.

Die in den Bebrütungen bei gleicher Temperaturstufe zu verzeichnende Abnahme der zum Schlupf benötigten Temperatursumme zeigt eine verkürzte Bebrütungsperiode an. Dies deutet auf weiter fortschreitende Entwicklungsprozesse der Embryonen im Freiland zwischen den verschiedenen Entnahmetermeninen hin. Die steigenden Eigewichte weisen ebenfalls auf dieses Resultat hin. Zur Klärung der Frage, worin die Ursache für die Gewichtsunterschiede der Eier sowie für die Variabilität des Schlupfzeitpunktes innerhalb der einzelnen Versuchsansätze begründet ist, wurde die Freilandeientnahme vom 14.5.84 schon nach Gelegen getrennt gewogen. Die Bebrütung dieser einzelnen Gelegeeinheiten erfolgte anschließend an die Wägung bei konstanten Temperaturen von 20, 25, 30 und 35°C mit Beleuchtung. Hierzu kamen jeweils mindestens drei Gelege von unterschiedlichem Gewicht separat in eine Temperaturstufe. In Abb. 6 sind zum einen auf die jeweiligen

Temperaturstufen bezogen die Temperatursummen eingetragen, die sich direkt auf den Schlupf der Einzelgelege beziehen. Zum anderen ist die daraus resultierende Durchschnitts-Temperatursumme eingetragen, die sich aus den Schlupfterminen der einzelnen Gelegeeinheiten errechnet. Aus den Durchschnitts-Temperatursummen der einzelnen Bebrütungsstufen ergibt sich wieder ein Kurvenverlauf, der die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Höhe der Bebrütungstemperatur verdeutlicht. Wieder liegt der höchste Wert bei der niedrigsten Wärmestufe, die in diesem Fall 20 °C betrug. Hingegen sind die geringsten Wärmesummen bei den höchsten Temperaturstufen 30 und 35 °C zu verzeichnen. Statistisch abgesichert ist die langsamere Entwicklung bei der

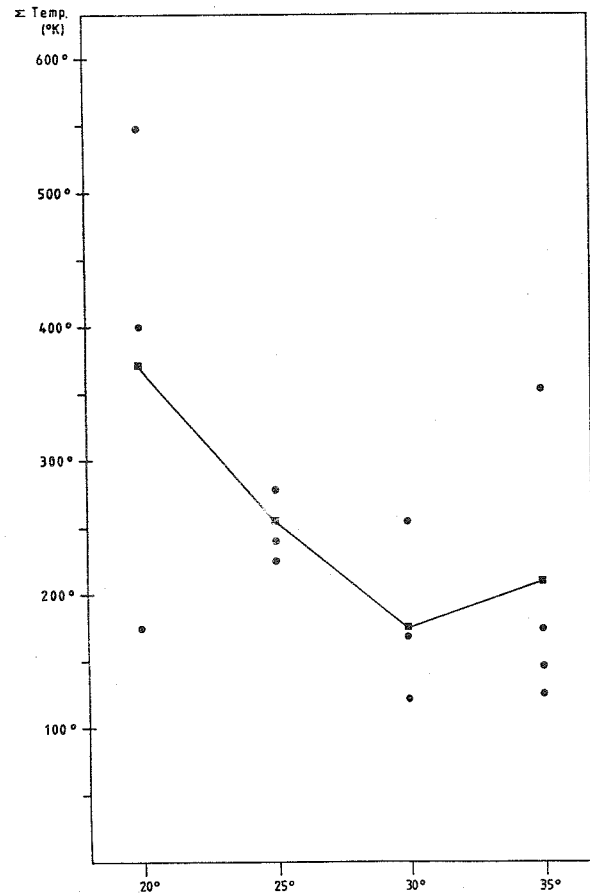


Abb. 6: Entwicklungsdauer bei Eiern von *Ch. parallelus*, die nach der Entnahme aus dem Freiland als Gelegeeinheiten bebrütet wurden. Als ● ist der Schlupftermin eines Geleges in der jeweiligen Temperaturstufe dargestellt, als ■ die durchschnittliche Entwicklungsdauer in den verschiedenen Temperaturstufen.

niedrigeren Bebrütungstemperatur zwischen den Stufen 20 und 25 °C sowie 25 und 30 °C.

Zwischen den Einzelgelegen innerhalb einer Temperaturstufe zeigte sich zum Teil eine sehr erhebliche Variationsbreite bezüglich der zum Schlupf benötigten Temperatursummen (Abb. 6). Die größten Differenzen traten in der 20°C-Stufe mit 370K sowie in der 35°C - Stufe mit rund 230K in Erscheinung. Dagegen war der Schlupfzeitraum der einzelnen Gelegeeinheit sehr kurz. Zwischen dem Erscheinen der ersten und letzten Larve lagen selten mehr als 4 Stunden. Diese geringe Variabilität war somit nicht in der graphischen Darstellung auszudrücken. Die Temperatursummen zum Schlupfzeitpunkt zwischen den Einzelgelegen einer Temperaturstufe sind in fast allen Fällen statistisch gesichert zu unterscheiden. Nicht gesichert ist die Differenz zwischen je zwei Kokons in der 25 °C - Stufe und in der 35 - Stufe. Die gesicherten Unterschiede der Temperatursummen

zwischen den Eigelegen einer Temperaturstufe zeigen, daß bei diesen Gelegen die Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien vorlagen. Bei der Entnahme der Eikokons aus dem Freiland am 14.5.1985 befanden sich somit selbst in einer Kleinstfläche von nur 0,03 m² Größe Eigelege, die große Unterschiede im Stand der Embryonalentwicklung aufwiesen. In sich sind die Eigelege sehr gleichmäßig entwickelt, die Unterschiede treten primär zwischen den Gelegen in Erscheinung.

DISKUSSION

Die eigenen Untersuchungsergebnisse an *Ch. parallelus* und *G. rufus* zeigen die Temperaturabhängigkeit der embryonalen Entwicklungsdauer bei verschiedenen Bebrütungstemperaturen an zwei mitteleuropäischen Feldheuschreckenarten, deren Embryogenese im Boden erfolgt. Bei beiden Arten lassen sich aus den Einzelergebnissen Kurvenverläufe erstellen, die das unterschiedliche Temperaturverhalten beschreiben, ähnlich wie es bei den Untersuchungen von BODINE (1925) an drei nordamerikanischen Acrididae angegeben wird. Unter optimalen Temperaturen um 30 °C verlief die Entwicklung bei beiden Arten am schnellsten, jedoch zeigten sich hier die in den suboptimalen Bebrütungstemperaturen Differenzen in der Entwicklungsdauer zwischen *G. rufus* und *Ch. parallelus*. *G. rufus* benötigte in allen Temperaturstufen eine wesentlich längere Entwicklungszeit als *Ch. parallelus*. Dieser Unterschied zwischen den beiden Spezies wird auch in den Angaben zum Schlupfzeitpunkt bei INGRISCH (1983b) gemacht, der allerdings nur Bebrütungen in einer Temperaturstufe durchführte. Diese unterschiedlichen Schlupfzeitpunkte treten bei den untersuchten niedrigen Bebrütungstemperaturen vergleichsweise besonders stark in Erscheinung. So benötigte *G. rufus* beispielweise bei 20 °C Bebrütungstemperatur eine knapp 300 °C höhere Wärmesumme, oder anders ausgedrückt, knapp 15 Tage länger bis zum Schlupf als *Ch. parallelus*. Bei 30 °C, im Bereich des Temperaturoptimums, war die Differenz hingegen kleiner, sie betrug in der Wärmesumme nur noch ca. 110 °C, was einer Zeit von weniger als vier Tagen zwischen den mittleren Schlupfzeitpunkten entspricht.

In dieser Erscheinung, wie auch in dem Umstand, daß Temperaturen von 38 °C die Eier von *G. rufus* im Gegensatz zu denen von *Ch. parallelus* abtöteten, kommt deutlich zum Ausdruck, wie unterschiedlich die ökologische Potenz dieser Arten während der postdiapausären Embryonalentwicklung in Bezug auf die Umgebungstemperatur einzustufen ist. Diesbezüglich besitzt *Ch. parallelus* eine bessere Anpassung als *G. rufus* sowohl an Temperaturen oberhalb als auch unterhalb des Temperaturoptimums, da die Vitalität der Eier von *Ch. parallelus* auch unter hohen Temperaturen länger erhalten bleibt, wie auch die Embryonalentwicklung bei niedrigen Temperaturverhältnissen schneller fortschreitet und der Entwicklungsabschluß grundsätzlich bei einer geringeren Wärmesumme erreicht ist.

Ch. parallelus ist daher, wie von zahlreichen Autoren beschrieben, in der Lage, ein weites Spektrum von Lebensräumen zu besiedeln (BROCKSIEPER 1978, HARZ 1960, MARCHAND 1953, SÄNGER 1977, STEINHOFF 1982).

Die weitergehenden Untersuchungen an *Ch. parallelus* zeigten zum anderen, daß die postdiapausäre Entwicklungszeit in der jeweiligen Temperaturstufe vom Entwicklungsstand der Embryonen zu Bebrütungsbeginn abhängig ist. Dieser wird jedoch schon durch die Umweltverhältnisse zwischen Eiablage und Überwinterung vorbestimmt. So deutet der nach der Überwinterung festgestellte Gewichtsunterschied zwischen den beiden Gruppen von Eiern aus den Laborzuchten von *Ch. parallelus* auf das Vorliegen unterschiedlicher Entwicklungsstadien hin, je nachdem, ob die Eier nach der Entnahme sofort in die Kühlung gelangten oder aber noch für drei Wochen bei Zimmertemperatur zwischengelagert wurden. Die schnelle Weiterentwicklung in Richtung des Embryonalstadiums, in dem die obligatorische Quieszenz durchlaufen wird, wie es den zwischengelagerten Eiern ermög-

licht wurde, war bei den gekühlten Eiern nicht möglich. Daher war zu Beginn der Trockenstreßbebrütung der Reifungsprozeß noch nicht weit genug vorangeschritten, um die Entwicklung ohne eine weitere Wasseraufnahme zu ermöglichen. Anders als in den Untersuchungen von INGRISCH (1983a, 1983b) führte der Wassermangel in den eigenen Versuchen zu einer hygrischen Quieszenz bei den Embryonen, wohingegen die Embryonen in den Untersuchungen von INGRISCH dem größeren Gewichtsanstieg zufolge einen höheren Entwicklungsstand wie auch genügend Wasserreserven hatten und so den Entwicklungsabschluß in den Bebrütungen ohne Wasseraufnahme erreichten. Es ist jedoch anzunehmen, daß auch in der Gruppe der Eier, die vor der Überwinterung noch für drei Wochen zwischengelagert wurden, nicht alle Eier gleichermaßen die prädiapausäre Entwicklung hatten abschließen können. Die Auswirkungen hiervon werden durch einen verhältnismäßig langen Schlupfzeitraum aufgezeigt, der die Folge einer nicht vollständig synchronisierten Embryonalentwicklung zu Bebrütungsbeginn ist. Bestätigt wird dies durch die Untersuchungen von MORIARTY (1970), die zeigten, daß bei Temperaturen von 20°C der prädiapausären Entwicklungsabschluß aller Eier erst nach ca. sechs Wochen erreicht wird. Bei Eiern, die Ende September 1984 aus dem Freiland gewonnen und vor der Überwinterung im Labor gleichfalls noch für drei Wochen bei Zimmertemperatur zwischengelagert wurden, war hingegen ein sehr kurzer Schlupfzeitraum zu verzeichnen. Der Grund für diese gute Synchronisation ist darin zu vermuten, daß die Entwicklung im Freiland schon sehr weit fortgeschritten war und somit dieser Zwischenaufenthalt bei Zimmertemperatur ausreichte, um das Entwicklungsstadium der späten Anatrepsis zu erreichen. Hier wurde die Quieszenz manifestiert, um Entwicklungsdifferenzen zwischen den Gelegen auszugleichen. Unter den Freilandbedingungen ist ein solcher durch eine Entwicklungsruhe bewirkter Ausgleich zwischen den Gelegen jedoch offensichtlich nicht erfolgt.

Bei späteren Entnahmen mit sofort begonnenen Bebrütungen schlüpften die Larven über einen längeren Zeitraum hinweg, sofern sie unterschiedlichen Gelegen entstammten. Der Unterschied im Entwicklungsstand, der unter anderem durch unterschiedliche Eiablagezeitpunkte bewirkt wurde, konnte also bis zum Winter trotz der milden Herbstwitterung oder während der Überwinterung nicht ausgeglichen werden. Ähnlich kam dies in den Ergebnissen mit den im Labor abgelegten Eiern zum Ausdruck. Parallelen hierzu zeigten Untersuchungen an *Ch. brunneus* (MORIARTY 1970). Es stellte sich heraus, daß sich die Schlupfzeit der Larven jeweils signifikant verlängerte, wenn vor der Überwinterung statt vier oder zwei Wochen nur eine Woche bei 25°C gelagert wurden oder sofort nach der Ablage in die Kühlung gelangten. Somit ist anzunehmen, daß neben *Ch. parallelus* auch bei weiteren mitteleuropäischen Acrididae der Schlupftermin im Frühjahr um so früher zu erwarten ist, je weiter die embryonale Entwicklung noch vor der Überwinterung in Richtung auf das Stadium der späten Anatrepsis fortschreiten kann. Dies kann aber nur bei ausreichender Feuchtigkeit (INGRISCH 1983a, 1983b) und genügend langer Einwirkung höherer Temperaturen geschehen. Die Aufhebung der Entwicklungsruhe wird bei den mitteleuropäischen Acrididen durch eine ausreichende Kühlperiode erreicht (INGRISCH 1983a, MORIARTY 1970, RICHARDS & WALOFF 1954, UVAROV 1966). Jedoch ist unklar, welche Mindesttemperatur hierzu benötigt wird und wie lange diese auf die Eier einwirken muß. Die eigenen Untersuchungen an *Ch. parallelus*, wie auch die von MORIARTY (1969c, 1970) an *Ch. brunneus*, weisen darauf hin, daß die Quieszenz nicht unbedingt im Stadium der späten Anatrepsis durchlaufen werden muß, sondern auch durch die Einwirkung niedriger Temperaturen schon während früherer Entwicklungsstadien ausgesetzt werden kann. Ansonsten hätten die Embryonen, die das Stadium der späten Anatrepsis zu Beginn der Kühlperiode noch nicht erreicht hatten, in den Bebrütungen nicht schlüpfen können. Desweiteren deuten die selbst ermittelten Ergebnisse an *Ch. parallelus*

darauf hin, daß in den Eiern nach Ablauf einer ausreichenden Kühlperiode die Embryogenese selbst bei Fortdauer niedriger Temperaturen weiter vonstatten gehen kann.

Die Weiterentwicklung scheint also nicht erst nach einer Temperaturerhöhung einzusetzen. Eier von *Ch. parallelus*, die dem Freiland entstammten und im Labor überwintert wurden, benötigten eine kürzere Bebrütungszeit zum Schlupf, wenn sie statt 90 Tage für 10 Tage in der Kühlung belassen wurden. Das gleiche Bild ergab sich bei den späteren Entnahmen aus dem Freiland, bei denen Eier sofort in die Bebrütung gelangten. Trotz Andauer der winterlichen Verhältnisse zwischen den ersten Entnahmetermen war die embryonale Reifung in den Bebrütungen früher abgeschlossen, wie auch Eigewichtsanstiege festgestellt wurden, je später die Entnahme aus dem Freiland durchgeführt wurde.

In beiden Punkten wird ein zwischenzeitlicher Entwicklungsfortschritt ausgedrückt. Zu Beginn ist dieser zwischen den einzelnen Entnahmetermen noch gering und macht sich erst in den letzten vier Wochen, zwischen dem 15.4. und dem 14.5.1985, stark bemerkbar, so zu einen Zeitpunkt, an dem die Bodentemperaturen weit über die winterlichen Werte gestiegen sind.

In der Literatur wird zwar der Weiterentwicklungsbeginn nach der Überwinterung meist mit einem gleichzeitigen starken Gewichtsanstieg beschrieben (INGRISCH 1983a, 1983b; MORIARTY 1969b, 1970). Da in diesen Untersuchungen das Ende der angenommenen Überwinterungsperiode eine erhebliche Temperatursteigerung beinhaltet, wird aber dieser bedeutende Gewichtsanstieg vermutlich eher durch die starke Temperaturerhöhung und eine damit einhergehende Entwicklungsbeschleunigung ausgelöst als durch das Wiedereinsetzen der Entwicklung. Die Quieszenz war in den genannten Untersuchungen zu diesem Zeitpunkt vermutlich schon durch die Dauer der Überwinterung gebrochen und nicht erst durch die Temperaturerhöhung.

Bei den selbst durchgeführten Entnahmen von Eimaterial aus den Freilandpopulationen von *Ch. parallelus* zeigte sich daher unter den noch niedrigen Bodentemperaturverhältnissen zwischen den ersten Entnahmetermen nur eine langsame Weiterentwicklung der Embryonen. Erst später, als die Bodentemperaturen auf Werte angestiegen waren, die eine relativ schnelle Entwicklung ermöglichten, vollzog sich zwischen den verschiedenen Entnahmetermen der merklichste Entwicklungsfortschritt und damit Gewichtsanstieg der Eier. Weiterentwicklungen der Embryonen unter Laborbedingungen bei unverändert bleibenden Überwinterungstemperaturen von 5°C, wie dies in den eigenen Untersuchungen an *Ch. parallelus* festgestellt wurde, werden in der Literatur auch bei einer weiteren mitteleuropäischen Acridide beschrieben. HELFERT & SÄNGER (1975) zeigten am Beispiel von *Oedipoda caerulea*, daß die Zeit zwischen Warmstellen der Eier und dem Larvenschlupf geringer wird, wenn die Eier statt fünf Monate zehn Monate lang bei 5°C gelagert werden. Auch dort war also keine Temperaturerhöhung notwendig, um die Embryonalentwicklung nach Abschluß der Entwicklungsruhe wieder in Gang zu setzen.

Diese Resultate weisen darauf hin, daß es bei der in beiden Fällen gewählten Kühltemperatur von 5°C möglicherweise zu einer Überschneidung zwischen der Temperatur, die zur Berechnung der Dormanz notwendig ist, und dem Temperaturvalenzbereich, in dem die folgende Embryonalentwicklung erfolgen kann, kommt. Anderenfalls deuten die Ergebnisse darauf hin, daß es sich bei der Entwicklungsruhe nicht wie bislang angenommen um eine Parapause im Sinne von MÜLLER (1970) und WEBER (1974) handelt. Eine Parapause ist unter anderem in typischer Weise dadurch gekennzeichnet, daß die Weiterentwicklung sofort einsetzt, nachdem der ausschlaggebende Umweltfaktor in den Valenzbereich eingetreten ist, der für den Ablauf der betreffenden Entwicklungsphase erforderlich ist (MÜLLER 1970, WEBER 1974). Da in den geschilderten Laboruntersuchungen während der ganzen Kühlperiode die Temperatur 5°C beibehalten wurde und sich auch

ansonsten keine Änderungen der Lagerungsbedingungen ergaben, ist das typische Merkmal für die Aufhebung der Parapause nicht zu erkennen. Eine genaue Einordnung der vorliegenden Dormanzerscheinung ist jedoch weder aus den eigenen Ergebnissen noch aus der Literatur möglich, zumal die Kenntnis fehlt, in welchen Temperaturbereichen mitteleuropäische Acrididae die einzelnen embryonalen Entwicklungsabschnitte grundsätzlich durchlaufen können.

Zusammenfassung

Die embryonale Entwicklungsdauer von *Gomphocerus rufus* und *Chorthippus parallelus* wird in Bebrütungsversuchen dargestellt. Für *G.rufus* und *Ch.parallelus* konnten temperaturbedingte Verschiedenheiten der Entwicklungsdauer nachgewiesen werden. Artverschieden verkürzte sich die Entwicklungsdauer bei beiden Arten mit Ansteigen der Bebrütungstemperaturen von 15 C bis in den Bereich um 30 C. An *Ch.parallelus* konnte im weiteren festgestellt werden, daß die Embryonalentwicklung bei Bebrütungsbeginn unterschiedlich weit fortgeschritten war, wenn die Eier zuvor unterschiedlichen Umweltbedingungen ausgesetzt waren.

Verfasser:

Dr.A.Bruckhaus
Institut für Landwirtschaftliche
Zoologie und Bienenkunde der Universität Bonn
Melbweg 42
D 5300 Bonn 1

Literatur

- Bodone, J.H.** (1925): Effect of temperature on rate of embryonic development of certain Orthoptera. J.of Exper.Zool. 42: 91-109.
- Brocksieper, R.** (1978): Der Einfluß des Mikroklimas auf die Verbreitung der Laubheuschrecken, Grillen und Feldheuschrecken im Siebengebirge und auf dem Rodderberg bei Bonn. Decheniana - Beihefte (Bonn) 21: 1-141.
- Hamilton, A.g.** (1936): The relation of humidity and temperature to the development of three species of African Locusts - *Locusta migratoria migratorioides* (R.& F.), *Schistocerca gregaria* (FORSK.), *Nomadacris septemfasciata* (SERV.). Trans. R. Entomol. Soc. London 36: 1-60.
- (1950): Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African Locusts - *Locusta migratoria migratorioides* (R.& F.) and *Schistocerca gregaria* (FORSK.). Trans R.Entomol.Soc. London 101: 2-58.
- Harz, K.** (1960): Geradflügler oder Orthopteren (Blattodes, Mantodes, Saltatoria, Dermaptera). - in: DAHL, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Band 46, Jena.
- Helfert, B. & Sänger, K.** (1975): Haltung und Zucht europäischer Heuschrecken im Labor. Z. angew. Zool. 62: 267-279.
- Ingrisch, S.** (1983a): Zum Einfluß der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Größe des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken. Zool.Anz. (Jena) 210(5/6): 357-368.

-(1983b): Zum Einfluß der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsdauer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken. Dtsch. Entomol. Z. 30 (1-3).

Marchand, H. (1953): Die Bedeutung der Heuschrecken und der Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. Beitr. Entomol. 3: 116-162.

Moriarty, F. (1969a): Egg diapause and water absorption in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. J.Insect Physiol. 15: 2069-2074.

-(1969b): Water uptake and embryonic development in eggs of *Chorthippus brunneus*. J.Exp.Biol. 50: 327-333.

-(1969c): The laboratory breeding and embryonic development of *Chorthippus brunneus*. Proc.R. Ent. Soc. London (A) 44(1-3): 25-34.

-(1970): The significance of water absorption by the developing eggs of five British Acrididae. Comp. Biochem. Physiol. 34: 657-669.

Müller, H.j. (1970): Formen der Dormanz bei Insekten. Nova Acta Leopoldina 191(35): 1-27.

Parihar, D.r. & Pal, S.k. (1978): Weight and moisture content in developing eggs of surface grasshoppers. Z.angew.Zool. 65: 139 -149.

Richards, O.w. & Waloff, N. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. Anti-Locust Bulletin 17.

Roonwal, Ph.d. (1936): The growth-changes and structure of the egg of the African migratory locust *L.migratoria migratorioides*. Bull.Ent.Res. 27: 1-14.

Sänger, K. (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken und der Raumstruktur ihrer Habitate. Zool.Jb.Syst. 104: 433-488.

Shulov, A. (1963): Studies on the development of eggs of the desert locust. Anti-Locust Bulletin 41.

Schmidt, G.h. (1980): Zur Biochemie von *Acrotylus patruelis* HERRICH-SCHÄFER (Insecta, Saltatoria, Acrididae). Zool.Beitr. 26/1: 133-160.

Steinhoff, G. (1982): Ökologische Freilanduntersuchungen an Geradflüglern (Orthopteroidea) des Bausenberges in der Eifel. Decheniana-Beihefte (Bonn) 27: 100-173.

Uvarov, B. (1966): Grasshoppers and locusts. I.Anatomy, physiology, development, phase polymorphism, introduction to taxonomy. Cambridge.

Weber, H. (1974): Grundriß der Insektenkunde. Stuttgart, New York.