

Die Verbreitung von *TETTIGONIA CANTANS* und *TETTIGONIA VIRIDISSIMA*

in Bremen und angrenzenden Gebieten

Ulf Rahmel, Rolf Dülge & Susanne Meyer

Abstract

The distribution and ecology of *Tettigonia cantans* and *Tettigonia viridissima* in Bremen and the surrounding area showed differences from published data. These results are discussed and three hypotheses are put forward in explanation.

Zusammenfassung

Das Ergebnis einer flächendeckenden Kartierung von *Tettigonia cantans* und *Tettigonia viridissima* aus Bremen und seiner näheren Umgebung entspricht nicht der bislang in der Literatur dargestellten ökologischen Bindung beider Arten. Drei Hypothesen werden zur Erklärung des Verbreitungsmusters dargestellt.

1. Einleitung

Die beiden Laubheuschreckenarten *Tettigonia viridissima* und *Tettigonia cantans* lassen sich anhand ihrer Lautäußerungen ("Gesänge"), die mehr als 100 m weit hörbar sind, recht gut kartieren. Aus diesem Grund ist es nicht verwunderlich, daß eine größere Zahl von Veröffentlichungen über die Verbreitung bzw. Verteilung der Arten vorliegt. Die darin konstatierte ± deutliche Trennung beider Arten fällt im Gebirge mit der unterschiedlichen Meereshöhe zusammen, und zwar in der Weise, daß in den tieferen Lagen *T. viridissima* auftritt und diese mit zunehmender Höhe von *T. cantans* abgelöst wird, wobei in vielen Fällen meist relativ schmale Überlappungsbereiche auftreten. Diese Verteilung ist gut belegt z.B. für den Vogelsberg (INGRISCH 1979A), die Rhön (SCHMIDT & SCHULZE 1961), das untere Maintal (WEIDNER 1941), den Harz (KÜHLHORN 1955) und die Bayerischen Alpen (TEICHMANN 1958).

In Norddeutschland scheinen die Wasserkapazität bzw. der Grundwasserflurabstand verteilungsbestimmende Faktoren zu sein. Dabei hat die Bodenfeuchtigkeit weniger Einfluß auf die adulten Tiere als vielmehr auf die erfolgreiche Entwicklung der Eier (INGRISCH 1979B, 1988). Bereits LUNAU (1966) betont für Teile Schleswig-Holsteins die Bedeutung des Faktors "Bodentyp". So besiedelt *T. viridissima* leicht erwärmbare Böden mit geringer Wasserkapazität (Kalk bzw. Sand), *T. cantans* dagegen benötigt Böden mit großer Wasserkapazität und ist in Auen und Verlandungsgebieten von Seen zu finden. MARTENS & GILLANDT (1983, 1985) kommen für das Bundesland Hamburg und den südöstlich anschließenden Elberaum zu vergleichbaren Befunden.

Da das aus dem Bremer Raum vorliegende Verteilungsmuster beider Arten von den in der Literatur dargestellten Angaben abweicht, sollen die von uns ermittelten Daten im Rahmen dieser Arbeit dargestellt und diskutiert werden.

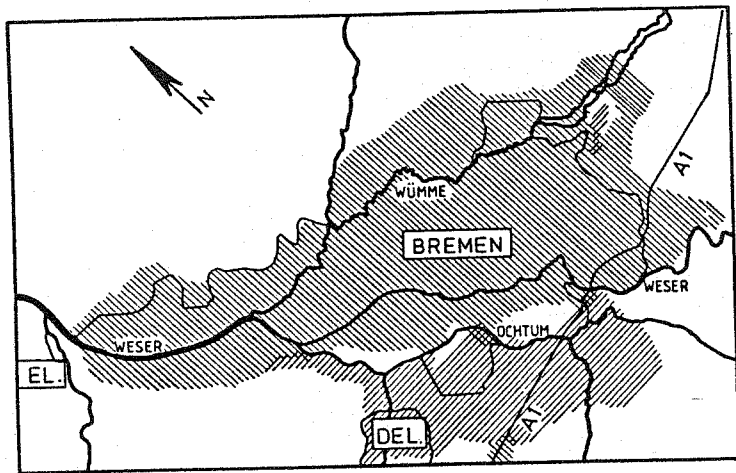
2. Methode

Die Erfassung der Arten erfolgte mittels bioakustischer Linientaxierung. Das Gebiet der Stadt Bremen sowie einige angrenzende Bereiche wurden während der rufaktiven Zeit der Imagines (Juli bis September) möglichst flächendeckend per Fahrrad bzw. PKW kartiert, wobei die Standorte singender Männchen jeweils punktgenau in eine Karte eingezeichnet wurden. Das Stadtgebiet Bremerhavens wurde bislang noch nicht flächendeckend bearbeitet; es liegen jedoch eine Reihe von Einzelbeobachtungen vor.

3. Ergebnisse und Diskussion

Nach der von uns durchgeführten Kartierung liegen die Vorkommen von *T. cantans* auf der Vorgeest und Geest westlich von Bremen, also auf Böden mit geringerer Wasserkapazität, während die feuchten Niederungen mit Ausnahme einer verhältnismäßig kleinen Fläche, wo *T. cantans* auch vorkommt, ausschließlich von *T. viridissima* besiedelt werden (vgl. Abb. 1). An anderer Stelle außerhalb des Stadtgebietes besiedelt *T. viridissima* genau wie *T. cantans* die Geestbereiche.

Auf den schweren Böden der Flußmarsch westlich der Weser siedelt fast ausnahmslos *T. viridissima*. Beginnend von Elsfleth im Norden findet man diese Art entlang der Weser bis zur Autobahn A1 (Hamburg-Osnabrück). Auch die westlich der Weser liegenden Stadtteile Habenhausen, Obervieland, Huckelriede, Neustadt, Woltmershausen und Niedervieland werden, sofern die Wohnbebauung dies zuläßt, von ihr besiedelt.



Legende Abb. 1: EL. = Elsfleth; DEL. = Delmenhorst;
▨ *T. cantans* ▩ *T. viridissima*

Nach Westen stellt die Ochtumniederung eine scharfe Verbreitungsgrenze zwischen *T. cantans* und *T. viridissima* dar. Zu gleichen Befunden gelangten HANDKE & HANDKE (o.J.). Hier am Beginn der Vorgeest tritt nur *T. cantans* auf und besiedelt das gesamte untersuchte Areal zwischen Ochtum und Delmenhorst, das sich in südlicher Richtung über Huchting, Großmackenstedt bis nach Kirchweyhe erstreckt.

An der A1 bei Großmackenstedt tritt auch *T. viridissima* wieder auf und besiedelt die Böschung der Autobahn und angrenzende Bereiche.

In der Flußmarsch rechts der Weser wurde mit Ausnahme einer kleinen Fläche in der Fischerhuder Wümmeniederung, in der auch *T. cantans* siedelt, ausschließlich *T. viridissima* nachgewiesen (vgl. GRÜNTZ 1988). Letztere Art besiedelt sowohl die feuchten Grünlandereien der Wümmeniederung, als auch die trockeneren Geestbereiche in Bremen-Nord.

Der Bereich (ca. 300-400 m im Durchmesser) der Fischerhuder Wümmeniederung, in dem *T. cantans* vorkommt, unterscheidet sich weder in seiner Struktur (z.B. Boden, Feuchte, Vegetation) noch in der Art der landwirtschaftlichen Nutzung von den umgebenden Flächen, so daß das begrenzte Auftreten an dieser Stelle zum jetzigen Zeitpunkt nicht erklärt werden kann.

Alle bislang aus Bremerhaven vorliegenden Befunde deuten darauf hin, daß die geeigneten Flächen im Stadtgebiet ausschließlich von *T. cantans* besiedelt werden.

Betrachtet man unter dem Gesichtspunkt der Konkurrenz oder ökologischen Separation die hier dargestellten Ergebnisse (vgl. Abb. 1), dann wird deutlich, daß sich zwei unterschiedliche Zonen differenzieren lassen.

- 1.) Zonen ohne Überlappung, in denen beide Arten unter Ausbildung einer scharfen Grenze aufeinander treffen. Entsprechende Bedingungen finden sich links der Weser entlang der Ochtumniederung von Huchting bis Deichhausen und an der A1 bei Groß Mackenstedt und Bremen-Arsten.
- 2.) Zonen, in denen beide Arten syntop vorkommen, sich die Areale also überschneiden. Hierfür finden sich zwei Beispiele. Links der Weser sind es die Bereiche am Unterlauf der Ochtum zwischen Deichhausen und Altenesch. Da hier bislang lediglich der Nahbereich entlang der Straße in die Untersuchung einbezogen wurde, ist es zur Zeit noch nicht möglich, über die Breite der Überlappungszone Aussagen zu machen. Anders stellt sich die Situation rechts der Weser in den Fischerhuder Wümmewiesen dar. In einer Kernzone von 300-400 m Durchmesser ist nur *T. cantans* anzutreffen. In nordöstlicher und südwestlicher Richtung kommen beide Arten gemeinsam vor. Entlang eines nach Südwesten zwischen Wümme-Südarm und Bahnlinie Hamburg-Bremen verlaufenden Weges beträgt der Überlappungsbereich ca. 1,2 km.

Wie eingangs erwähnt, sind die beiden Arten in den Gebirgen relativ klar voneinander getrennt. *T. viridissima* besiedelt die tieferen, *T. cantans* die höheren Lagen. In Norddeutschland kommt *T. viridissima* auf trockeneren, *T. cantans* auf feuchteren Böden vor. Nach INGRISCH (1979a, 1979b) ist die unterschiedliche Verteilung darauf zurückzuführen, daß die Eier von *T. cantans* für eine erfolgreiche Entwicklung eine höhere Feuchtigkeit benötigen bzw. eine geringere Trockenresistenz besitzen als die von *T. viridissima*. Entsprechend besiedelt "*T. cantans* nur Landschaften mit feuchtem Klima, *T. viridissima* mittelfeuchte bis trockene Gegenden" (INGRISCH 1988). Die Ansprüche beider Arten können im Freiland durch das Zusammenwirken mehrerer Parameter, insbesondere die Niederschlagsmenge und die Wasserspeicherkapazität des Bodens, aber auch die Temperatur, erfüllt werden. Da sich ihre Entwicklungspotenzen überlappen, können beide Arten in entsprechenden Biotopen auch gemeinsam vorkommen (INGRISCH 1979a).

Die hier dargestellte Verbreitung beider Arten im Bremer Raum widerspricht offenbar den meisten, hier nur beispielhaft zitierten, Literaturangaben. Dies betrifft die beiden für wesentlich gehaltenen Faktoren Bodentyp und Klima. Für beide läßt sich mit den aus dem Bremer Raum ermittelten Verbreitungsdaten beider Tettigonia-Arten keine positive Korrelation nachweisen. *T. viridissima* besiedelt zwar, wie zu erwarten, die relativ trockenen Geestbereiche in Bremen-Nord, geht jedoch auch in die feuchten Niederungen (Wümmeniederung, Werderland, Niedervieland), wo sie zwar in geringerer Dichte und im wesentlichen entlang der Wege und Deiche auftritt, wo *Tettigonia cantans* jedoch -mit Ausnahme des isolierten Vorkommens in der Fischerhuder Wümmeniederung- überraschenderweise völlig fehlt. Dagegen wird eine Population von *T. cantans* in dem trockeneren Gebiet zwischen Delmenhorst und Bremen angetroffen, deren nordöstliche Grenze etwa mit der Geestkante entlang der Ochtum zusammenfällt, während im anschließenden feuchten Niedervieland ausschließlich *T. viridissima* auftritt.

Bei der Betrachtung des Verteilungsmusters beider Arten im Bremer Raum könnte man zunächst geneigt sein, INGRISCH (1981) zuzustimmen, der für Nordhessen feststellt, daß "die Vikarianz durch ein Zusammenwirken der Einflüsse von Regional- und Standortklima, des Pflanzenwuchses und der Bodenbeschaffenheit bewirkt (wird), so daß insgesamt ein recht kompliziertes Verbreitungsbild resultiert". Außerdem spielen für die Verbreitung einer Art außer abiotischen auch biotische Faktoren (z.B. Konkurrenz, Feinde) sowie historische Ereignisse eine Rolle, weshalb "eine völlige Übereinstimmung von Verbreitungsbildern mit klimatischen Karten natürlich nicht zu erwarten" ist (INGRISCH 1981).

Diese durchaus richtigen, aber recht allgemein gehaltenen Ausführungen tragen jedoch wenig zur Lösung des Problems bei. Grundsätzlich ist zu bedenken, daß die für *T. cantans* und *T. viridissima* ermittelten Verbreitungsbilder bezogen auf einen mehrjährigen Zeitraum zumindest gebietsweise nicht stabil sein müssen, sondern einer Dynamik unterliegen. Durch eine mehrjährige Larvalentwicklung ist es zumindest potentiell möglich, daß phänologisch bedingte Wechsel zwischen den Arten vorkommen können. D.h., auf den Flächen, auf denen 1989 *T. cantans* siedelte, ist erst 1991 oder 1992 mit der F1-Generation dieser Tiere zu rechnen. In der Zwischenzeit wäre es zumindest denkbar, daß *T. viridissima* mit einem entsprechend gegenläufigen Entwicklungszyklus auf diesen Flächen siedeln könnte. Desweiteren kann auch das Ausbreitungspotential der flugfähigen Imagines relativ schnell zu Veränderungen im Verbreitungsbild führen.

Dennoch wird aus der in Abbildung 1 dargestellten Verbreitung beider Arten deutlich, daß es sich wahrscheinlich nicht um eine stochastische Verteilung handelt. Aus diesem Grunde und wegen der von der übrigen Literatur abweichenden Befunde halten wir es für notwendig, einige Hypothesen aufzustellen, die durch weiterführende Untersuchungen falsifiziert werden müßten.

4. Hypothesen

- 1.) Im atlantischen Klima Nordwestdeutschlands verhalten sich die Tettigonia-Arten entsprechend der Gesetzmäßigkeit der regionalen Stenökologie (KÜHNELT 1943) anders als im Zentrum des Verbreitungsgebietes.
Das heißt, wenn Arten aufgrund der Umweltbedingungen den Grenzbereich ihrer ökologischen Plastizität erreichen, präferieren sie am Arealrand die dort vorhandenen Optimallebensräume. In unserem Falle bedeutet dies, daß die ansonsten hygrophile Art *T. cantans* (z.B. INGRISCH 1979a, 1979b, 1988) aus klimatischen Gründen die feuchten Niederungen nicht erfolgreich besiedeln kann und in ihrer Verbreitung auf die mikroklimatisch günstigeren Standorte der Vorgeest und Geest beschränkt bleibt. Die wahrscheinlich euryöke *T. viridissima* dagegen besiedelt unter diesen Bedingungen neben trockenen auch die staunassen Böden der Flußmarsch.
- 2.) *T. cantans* ist im Bremer Raum auf den trockeneren Böden der Vorgeest konkurrenzstärker. Auf den trockeneren Böden haben die räuberisch lebenden Larven von *T. cantans* eine kürzere Entwicklungszeit und schädigen die nachfolgende jüngere Larvenpopulation von *T. viridissima* erheblich. Für diese Annahme sprechen neben den hier dargestellten Verbreitungsdaten die Befunde von INGRISCH (1978), der eine verkürzte Entwicklung von *T. cantans* gegenüber *T. viridissima* durch die Verringerung der Zahl von Larvenstadien feststellte. Diese Tatsache verdeutlicht, daß *T. viridissima* in

klimatisch ungünstigen Gebieten ein geringeres Entwicklungspotential hat als *T. cantans* (vgl. INGRISCH 1979a).

- 3.) *T. cantans* befindet sich im Niederungsbereich rund um Bremen in einer Ausbreitungsphase. Hierauf deuten die Befunde von ALFKEN (1906) hin, dem nur ein Fundort bei Bremen und in der näheren Umgebung bekannt war. Es handelt sich um die Südvorstadt bis zum Arsterdamm, wo *T. cantans* nach ALFKEN's Angaben "in normalen Jahren außerordentlich häufig auftritt". Diese Strecke entspricht etwa der von uns festgestellten Grenze zwischen *T. cantans* und *T. viridissima* in diesem Bereich, wenn man davon absieht, daß heute beide Arten in der Südvorstadt ebenso wie im Buntentor, wo *T. cantans* ebenfalls häufig gewesen sein soll (ALFKEN 1906), fehlen, was aber wohl an der fortgeschrittenen Bebauung und damit einhergehender Isolierung naturnaher Restflächen in diesen Stadtteilen liegen dürfte. Das heutige Vorkommen von *T. cantans* in der Fischerhuder Wümmeniederung war ALFKEN (1906) offensichtlich nicht bekannt, obwohl die Art nach seinen Angaben "bei uns keine seltene Erscheinung" war.

Aufgrund der hier dargestellten Befunde und Hypothesen ist es nach unserer Einschätzung geboten, weitere Untersuchungen durchzuführen. In einem ersten Schritt sollten hierzu weitere Angaben zur Verbreitung beider Arten ermittelt werden. Es wäre denkbar, daß sich hierdurch die Hypothesen eins oder drei bestätigen lassen. In einem zweiten Schritt sollten an ausgewählten Stellen Freilandexperimente zur Ökologie beider Arten erfolgen, wodurch eine Bestätigung der Hypothese zwei erfolgen könnte.

Verfasser

Dipl.-Biol. Ulf Rahmel, Ag Evolutionsbiologie

Dipl.-Biol. Rolf Dülge, Ag Evolutionsbiologie

Dipl.-Biol. Susanne Meyer, Ag Vegetationskunde & Naturschutz

Universität Bremen

Fachbereich Biologie/Chemie

Postfach 330440,

D-2800 Bremen 33

Literatur

- ALFKEN, J. D. (1906): Verzeichnis der bei Bremen und Umgebung aufgefundenen Geradflügler (Orthoptera gemina). - Abh. naturwiss. Verein Bremen, 18: 301-309
- GRÜNITZ, K. (1988): Die Heuschrecken im NSG "Borgfelder Wümmewiesen". - Unveröff. Gutachten im Auftrag des WWF Bremen, 39 S.
- HANDKE, K. & U. HANDKE (o. J.): Ergebnisse der zoologischen Untersuchungen im Niedervieland/Ochtumniederung - Teil III: Die Heuschrecken-Fauna von Niedervieland, Ochtumniederung und Ochtumsand (Saltatoria). - Unveröff. Gutachten der Landschaftsökologischen Forschungsstelle Bremen, 31 S.
- INGRISCH, S. (1978): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Dauer der postembryonalen Entwicklung einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) und ihre Beeinflussung durch Temperatur und Feuchte. - Zool. Anz., 200: 309-320
- INGRISCH, S. (1979a): Experimentell-ökologische Freilanduntersuchungen zur Monotopbindung der Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae) im Vogelsberg. - Beitr. Naturkde. Osthessen, 15: 35-95
- INGRISCH, S. (1979b): Untersuchungen zum Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Embryogenese einiger mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). - Zool. Beitr., 25: 343-364
- INGRISCH, S. (1981): Zur vikariierenden Verbreitung von *Tettigonia viridissima* und *T. cantans* in Hessen (Orthoptera: Tettigoniidae). - Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent., 3: 155-159
- INGRISCH, S. (1988): Wasseraufnahme und Trockenresistenz der Eier europäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). - Zool. Jb. Physiol., 92: 117-170
- KÜHLHORN, F. (1955): Beitrag zur Verbreitung und Ökologie der Geradflügler des Harzes und seines südlichen und östlichen Vorlandes (Orthoptera). - Dtsch. Ent. Z. N.F., 2: 279-295
- KÜHNELT, W. (1943): Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. - Biol. gener., 17: 106-146
- LUNAU, C. (1966): Zur Ökologie unserer Tettigonia-Arten. - Faun.-ökol. Mitt. 3, 1/2: 78-80
- MARTENS, J. M. & L. GILLANDT (1983): Allotopes Vorkommen der Laubheuschrecken *Tettigonia viridissima* und *T. cantans* in Abhängigkeit von der Landschaftsstruktur im Kreis Lüchow-Dannenberg (Insecta, Orthoptera). - Abh. naturwiss. Verein Hamburg N.F., 25: 315-326
- MARTENS, J. M. & L. GILLANDT (1985): Schutzprogramm für Heuschrecken in Hamburg. - Naturschutz u. Landschaftspflege in Hamburg - Schriftenreihe der Umweltbehörde, 10: 1-56
- SCHMIDT, G. H. & E. F. SCHULZE (1961): Ökologische Untersuchungen zur Orthopterenfauna des Rhöngebirges. - Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg, 2: 41-60
- TEICHMANN, H. (1958): Beitrag zur Ökologie der Heuschrecken in den Bayerischen Alpen. - Zool. Beitr., 4: 83-133
- WEIDNER, H. (1941): Die Geradflügler (Orthopteroidea und Blattoidea) des unteren Maintals. - Mitt. Münch. ent. Ges., 31: 371-459