

## Heuschreckenbeobachtungen und Notizen ökologischer Standortparameter aus Westsibirien und dem Altaigebirge

André Bönsel

### Abstract

*Grasshoppers and notes on ecological parameters of grasshopper habitats of Western Siberia and the Altai mountains.*

In the course of a soil-ecological excursion across Western Siberia and to the Altai mountains in August 2002, grasshoppers in different habitats were recorded. 35 species with an Euro-Siberian area of distribution could be proven. Considering the frequency of individuals and the number of species with an Euro-Siberian area of distribution in Siberia, as well as an ecological characterisation of 13 Siberian habitats, this article discusses reasons for the distribution patterns of some grasshopper species in Central Europe. The restriction of some species to zonal and extrazonal areas of steppe was obvious. In Central Europe, these species show a discontinuous to disjunct distribution pattern, a low level of ecological tolerance is obvious here. A genetic fixation of low ecological tolerance is discussed as a result of low spatial and temporal dynamics of ecological changes on the one hand, and of a long-time isolation of the habitats in the centres of origin of the Euro-Siberian species on the other hand. Other species, which are rare in Central Europe and which show a similar low ecological tolerance, are more frequent in Western Siberia. The genesis of the landscapes can give some indication of the existence of relatively stable, but small ecological niches in the vast landscapes of Siberia in historical times. An example therefore are river terraces. Exogeneous disturbances such as fire create small-scaled and short-lived changes of environmental parameters in the Taiga and in the forest steppe, with a large-scaled isolation working at the same time. This obviously supports speciation processes, especially in the genera *Chorthippus*, *Stenobothrus* and *Omocestus*, whose centre of distribution lies in these vegetation zones. Accordingly, many species of these genera show a higher ecological tolerance. The high number of species found in many of the Siberian habitats points to low competition affecting the Euro-Siberian species. This is attributed to the heterogeneity of many habitats, and accordingly to the existence of different ecological niches on the one hand, and to the long time of coevolution mediated by isolation on the other hand.

### Zusammenfassung

Während einer bodenkundlich-ökologischen Exkursion nach Westsibirien bis ins Altaigebirge im August 2002 wurden Heuschrecken auf verschiedensten Standorten erfasst. 35 Arten mit eurosibirischen Verbreitungsareal konnten nachgewiesen werden. Orientierend an den Stetigkeiten und Artenzahlen von eurosibi-

risch verbreiteten Heuschrecken in Sibirien, sowie 13 ökologisch dort charakterisierten Standorten, wurden Gründe für das Verbreitungsmuster einiger Heuschrecken in Zentraleuropa diskutiert. Besonders offenkundig wurde die beschränkte Verbreitung einiger Arten auf die zonalen und extrazonalen Steppenfleichen. Diese Arten sind in Zentraleuropa diskontinuierlich bis disjunkt verbreitet. Eine geringe ökologische Toleranz ist hier evident. Eine genetische Fixierung einer geringen ökologischen Toleranz wird zum einen mit der geringen zeitlichen und räumlichen Dynamik von ökologischen Veränderungen, zum anderen mit der langen Isolation der Habitate im sibirischen Ursprungsgebiet der Arten diskutiert. Andere, in Mitteleuropa ebenfalls seltene Arten mit einer gleichsam geringen ökologischen Toleranz waren in Westsibirien mit einer höheren Stetigkeit vertreten. Die Landschaftsgenese lieferte hier Hinweise, wonach weitere relativ stabile, aber kleinere ökologische Nischen in Grosslandschaften Sibiriens historisch bestanden. Beispielhaft sind hierfür die Flussterrassen. Exogene Störungen wie Feuer, schafften in der Taiga und der Waldsteppe kleinräumige temporäre ökologische Veränderungen bei gleichzeitiger grossräumiger Isolation. Dies führte offenbar zur erhöhten Speziation insbesondere bei den *Chorthippus*-, *Stenobothrus*- und *Omocestus*-Arten, deren Verbreitungsschwerpunkt in diesen Vegetationszonen liegt. Viele dieser Arten zeigen auch eine höhere ökologische Toleranz. Die hohen Artenzahlen auf vielen sibirischen Standorten lassen für die eurosibirischen Arten kaum Konkurrenzprobleme vermuten. Dies wird einerseits auf die Heterogenität vieler Standorte und damit auf das Vorhandensein verschiedenster ökologischer Nischen, andererseits auf die lange Koevolution durch Isolation zurückgeführt.

## Einleitung

Bei der achten bodenkundlich-ökologischen Exkursion nach Westsibirien bis ins Altaigebirge, organisiert von der Technischen Universität Berlin und der Universität Novosibirsk, bot sich die Gelegenheit, Heuschrecken auf verschiedensten Standorten zu erfassen. Dieser geographische Raum wird nach dem sibirischen Fluss Angara als angarischer Raum bezeichnet und gilt für zahlreiche rezente europäische Arten als Ursprungsgebiet (vgl. HARZ 1957, HOLST 1986, DETZEL 1998, INGRISCH & KÖHLER 1998).

Anhand ökologischer Standortparameter und Heuschrecken-Vorkommen aus Westsibirien und dem Altai will dieser Beitrag versuchen, das Verbreitungsmuster einiger eurosibirischer Arten in Zentraleuropa zu analysieren. Dass sich das Verbreitungsmuster aus der Arealzentrum-/rand-Problematik und den ökologischen Faktoren im Ursprungsgebiet sowie während der Ausbreitung ergibt, ist schon lange Zeit bekannt (HESSE 1951, NEWBIGIN 1964, MAYR 1967/2000, THENIUS 1980, SEDLAG 1995). In Anbetracht der beinahe nur noch auf Naturschutzaspekte konzentrierten ökologischen Forschung an Heuschrecken in Zentraleuropa (BROSE 2000, GRIMM et al. 1994, KINDVALL 1995a,b, HOCHKIRCH 1996, KLEINERT 1992, BRUCKHAUS et al. 1997, BROSE et al. 1999, SUHLING et al. 1999, KUHN et al. 2000, SCHLUMPRECHT 2000, KRÄTZEL et al. 2002, REINHARDT et al. 2002, SCHUHMACHER et al. 2003) ist ein erneutes Aufrollen dieser Problematik von Bedeutung, zumal damit einer der wichtigsten Aspekte wieder in die ökologische Diskussion zur Autökologie eingebracht (MAYR 2000) und sicher neue Fra-

gen hinsichtlich des naturschutzfachlichen Umgangs mit einigen Arten aufwerfen wird (BÖNSEL & HÖNIG 2001). Schließlich sollen möglicherweise in Vergessenheit geratene Beobachtungen und danach geäußerte Hypothesen wieder in Erinnerung gerufen werden. So hatte beispielsweise QUENTIN (1960) an der Zusammensetzung der Odonatenfauna Europas und ihrer Herkunft festgestellt, dass sich einige Arten, insbesondere mediterrane, offenbar schneller an verschiedene ökologische Faktoren anpassen können als andere. Diese Arten waren deutlich häufiger und besiedelten verschiedenste Gewässertypen. Viele Libellen und Heuschrecken eurosibirischer Herkunft sind bis in die Gegenwart in Zentral-europa eher selten geblieben, und dies insbesondere im Vergleich zu Arten aus dem mediterranen oder afrikanischen Raum (vgl. DETZEL 1998, HOLST 1986, KARJALAINEN 2002, KÖHLER 2001, LIANA 2002, LUNAU 1940, MAAS et al. 2002, NIELSEN 1998/2000, PETERS 1987, SAHLEN 1996, STERNBERG et al. 1999/2000, WRANIK et al. 1996).

### **Geographische Lage und Beschreibung des Untersuchungsareals**

Die Reise begann 110 km nördlich von Novosibirsk bei 55°27'N/84°08'E auf 204 m über NN und endete im Altaigebirge unweit der mongolischen Grenze bei 49°94'N/87°50'E auf 3200 m über NN (Exkursionsraum siehe Abb.1). Bei analoger Nord-Süd-Ausrichtung entspricht diese Entfernung von 690 km in Deutschland annähernd der Strecke von Hamburg bis zur Zugspitze in die Alpen. Doch sind die ökologischen Faktoren bei dieser Flächenausdehnung in Westsibirien deutlich verschiedener als in Deutschland. Die klimatisch bedingte zonale Vegetation in Westsibirien teilt sich flächenmässig in 13% Tundra, 58% Taiga, 13% Waldsteppe, 8% Steppe und in 8% mit Vegetationsformen der Hochgebirge des Altai auf (SMOLENTSEVA et al. 2002). In der nördlichen Waldsteppe bilden Kiefern und Birken größtenteils dichte Wälder, in denen punktuell baumfreie Wiesensteppenflächen liegen. Diese offenen Flächen ergeben sich aufgrund des Reliefs und der Grundwasserstände, wohingegen das Grossklima für eine flächendeckende Bewaldungen sorgen würde (WALTER & BRECKLE 1991/99). So überwiegt hier der Waldanteil gegenüber dem Offenlandanteil deutlich. Das Klima des Altai mit seinen 800 bis 3000 m hohen Bergen wird durch komplizierte Interaktionen der eher feuchteren Einflüsse aus Westsibirien und der stark kontinentalen, trockenen Einflüsse aus der Mongolei bestimmt. Die Hauptniederschläge fallen im Frühjahr und Herbst, mit einer Trockenzeit im Sommer. In der Regel sind nur drei Monate frostfrei. Bodenbildendes Ausgangsgestein ist in Westsibirien sowie im Altai vorrangig Löß. Die daraus entstehenden Schwarzerden sind fruchtbare Böden, so dass sowohl auf bewaldeten als auch auf waldfreien Flächen überwiegend üppige Vegetation zu finden ist. Unter diesen Bedingungen bildet sich im Altai eine Berg-Waldsteppenvegetation, in der das Makrorelief die Verteilung der Wald- und Steppenflächen bestimmt. So sind die feuchteren, kühleren Nord- und Osthänge naturgemäss bewaldet, die trockeneren, wärmeren Süd- und Westhänge dagegen unbewaldet. Die ortsnahen Südhänge werden in der Regel als Weide und/oder Mähwiese genutzt. Hier stellen sich demnach Wiesensteppenpflanzengesellschaften ein. Lokale Standortbedingungen lassen inmitten der Euklimatope kleinräumige azonale Vegetation entstehen, wie die Durchströmungsmoore in Ausläufern der Gobi-Wüste. Aufgrund des Makroreliefs und des

dadurch abweichenden Standortklimas vom Grossklima bestehen zudem noch Flächen mit extrazonalen Vegetationsformen.

Die Exkursion begann am Übergang der Taiga zur nördlichen Waldsteppe und führte zunächst ins Salairgebirge. Dieses Mittelgebirge war während der gesamten letzten Eiszeit nicht von Gletschern bedeckt. Hier besteht eine homogene dichte Vegetation der *Populus tremula* und *Abies sibirica* Wälder, die eine hohe Eutrophie aufweisen, und als Schwarze Taiga bezeichnet wird. Dort bestehen Heuschreckenstandorte auf ehemaligen Waldflächen wie den Ruderalflächen alter Bergbaudörfer. Nach der westsibirischen Tiefebene um Barnaul mit typischer Steppenvegetation durchquerte die Exkursion das Altaigebirge mit ständig wechselnden Landschaftstypen, von der zonalen Vegetation der Waldsteppen über eine Bergtundra bis zur glazial beeinflussten Vegetation der teilweise noch vergletscherten Hochgebirge. Ausläufer der Wüste Gobi wurden ebenfalls erkundet.

### **Determination und Methodik**

Die Determination erfolgte anhand der Literatur von BEI-BIENKO & MISHCHENKO (1963/64) und HARZ (1969/1975). Im aktuellsten Bestimmungsschlüssel (LATCHININSKY et al. 2002) wurden einige Artklassifikationen aus BEI-BIENKO & MISHCHENKO (1963/64) revidiert, betrafen aber nicht die gefundenen Arten. Als grober Überblick zur Artenvielfalt im konkreten Untersuchungsareal kann die Angabe von STEBAEV & MOLODTSOV (2001) mit 131 Arten gelten. Im Folgenden werden die aus Zentraleuropa bekannten Arten aufgelistet. Prinzipiell hätten alle im Untersuchungsareal vorkommenden eurosibirischen Arten als Imagines erfasst werden können. Allerdings war der Witterungsverlauf sehr unbeständig, Regen, trübe kalte Tagen, Nachtfröste, aber auch bis 38°C heiße, windstille und normal sommerlich warme Tage mit 25-30°C sowie Sonnenschein wechselten sich ab. Aufgrund dieser wechselnden Bedingungen musste sich auf flüchtende, ruhende und stridulierende Individuen gleichermaßen konzentriert werden, um die Artendiversität einigermaßen repräsentativ zu ermitteln. Dafür wurden die Standorte mehrfach und zickzackartig abgelaufen, um Imagines aufzuscheuchen und zu fangen. Der effektive Exkursionszeitraum lag zwischen dem 29. Juli und dem 15. August 2002. Alle Standorte konnten mindestens 4 Stunden nach Heuschrecken abgesucht werden. Die Standorte wurden von der russischen Exkursionsleitung bodenkundlich und vegetationskundlich charakterisiert. Im Folgenden werden diese Standortcharakterisierungen mit eigenen Ergänzungen und die Heuschrecken-Vorkommen aufgelistet.

### **Standortbeschreibung und Vorkommen von eurosibirischen Heuschreckenarten**

Die Standorte werden systematisch von Norden nach Süden vorgestellt.

1. Wiesensteppenfläche in nördlichen Waldsteppe, 29.07.02 (55°27'N/84°05'E, 198 m üNN); Eine 4,8 ha grosse baumfreie Wiesensteppenfläche in der nördlichen Waldsteppe bestand nahe der Ortschaft Chebula. Neben den typischen Steppenpflanzen verwiesen einige mahdresistente Kräuter auf eine ehemalige bzw. in Anbetracht der enormen Vegetationshöhe auf eine unregelmäßige Nutzung. Eine aktuelle Nutzung lag nicht vor. Die Vegetation war

50-60 cm hoch, mit einem Deckungsgrad von 85%. Die Heterogenität der Vegetation und eine schwerliche pflanzensoziologische Zuordnung wird durch einige nachfolgende Arten deutlich; *Picris hieracioides*, *Rhinanthus vernalis* s.l., *Poa angustifolia* (dom.), *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Phleum phleoides*, *Calamagrostis epigejos*, *Phleum pratense*, *Vicia cracca*, *V. amoena*, *V. unijuga*, *Lathyrus pisiformis*, *L. pratensis*, *Trifolium lupinaster*, *T. pratense*, *Astragalus danicus*, *Pimpinella saxifraga*, *Achyrophorus maculatus*, *Linaria vulgaris*, *Plantago urvillei*, *Artemisia latifolia*, *Galium mollugo*, *G. boreale*, *G. verum*, *Galatella biflora*, *Seseli libanotis*, *Taraxacum officinale*, *Silene nutans*, *S. repens*, *Centaurea scabiosa*, *Cirsium setosum*, *Stellaria graminea*, *Fragaria viridis*, *Phlomis tuberosa*, *Thalictrum simplex*, *Th. minus*, *Achillea millefolium*, *Tragopogon orientalis*, *Nonea rossica*, *Ranunculus polyanthemos*, *Heracleum dissectum*, *Hieracium umbellatum*, *Solidago dahurica*, *Filipendula vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Potentilla argentea*, *Melandrium album*, *Leucanthemum vulgare*, *Nepeta pannonica*, *Origanum vulgare*, *Serratula wolfii*. Insgesamt war der Standort mit 58 Arten/100m<sup>2</sup> sehr artenreich. Indikatoren für eine relativ naturgemässe, wenig anthropogen beeinflusste Wiesensteppe sind *Nonea rossica*, *Nepeta pannonica* und *Gypsophila altissima*.

2. ehemalige Waldfläche in Wiesennutzung, 30.07.02 (55°35'N/84°18'E, 204 m üNN); In der Umgebung von Ortschaften waren die Wälder der Waldsteppe großflächig abgeholzt worden. Hier fand Ackernutzung statt. Nach dem Zusammenbruch des sozialistischen Systems entwickelte sich auf stillgelegten Flächen rasch wieder die Birken-Kiefernvegetation. Andere Flächen wurden mit einmaliger Mahd genutzt. Die Fruchtbarkeit der Böden und eine beachtliche Humusproduktion zeigte sich in der überaus üppigen, bis 70 cm hohen Vegetation. Typische mitteleuropäische Wiesengräser wie *Poa angustifolia*, *Dactylis glomerata*, *Phleum phleoides*, *Phleum pratense* und mahdtolerante Kräuter wie *Picris hieracioides* und *Rhinanthus vernalis* prägten den Bestand und bildeten einen Deckungsgrad von 100%.
3. Extrazonale Wiesensteppe ohne Waldanteile, 31.07.02 (54°50'N/84°51'E, 185 m üNN); Im Regenschatten des Salairgebirges, ein Mittelgebirge nördlich des Altai, regnen sich an den 400-650 m hohen Bergketten aus westlicher bis südwestlicher Richtung ankommende feuchte Luftmassen ab, so dass die Niederschläge in der nördlich vorgelagerten Senke 270-300 mm im Jahr nicht übersteigen. Es entwickelte sich aufgrund der besonderen Standortbedingungen eine extrazonale reine Steppenvegetation ohne Waldanteile. Diese Steppenvegetation wurde durch die starke Beweidung mit Schafen und Rindern erheblich gestört, so dass grosse Horste von *Cirsium esculentum* die Steppe prägten. Ansonsten bildeten *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *Koehleria cristata*, mehrere *Artemisia*-Arten (*A. nitrosa*, *A. rupestris*, *A. glauca*) und *Stipa capillata* den Bestand mit einem Deckungsgrad von 30-50%.
4. baumfreie Störflächen in Schwarzer Taiga, 01.08.02 (54°38'N/84°45'E, 450 m üNN); Im Salairgebirge selbst bestanden wenige offene Bereiche. Neben einem kleinen Bergbaudörfchen befanden sich Viehweiden für die Selbstversorgung. Auf teilweise durch Staunässe beeinflussten und sonst frischen

- bis sogar trockenen Böden konnte *Plantago depressa*, *Cirsium esculentum*, *Ranunculus spec.*, *Achillea millefolium* und *Poa angustifolia* gefunden werden, die einen Deckungsgrad von maximal 40% bildeten.
5. zonale Steppe auf Schwarzerden, 03.-04.08.02 (53°28'N/83°28'E, 200 m üNN); In der Nähe des Akademikerstädtchens Akademgorodok bei Barnaul liegt auf der 80 m hohen Ob-Terrasse aus Löß eine mächtige Schicht aus Schwarzerde. Hier geht die zonale Vegetation der nördlichen Waldsteppenzone mit ihren hohen Anteilen von Waldflächen in die fast baumfreie Steppe über. Die wenigen Waldflächen waren größtenteils abgeholzt, um den fruchtbaren Boden agrarisch zu nutzen. So wurde der Anteil der Offenlandflächen weit über die natürlichen Proportionen hinaus vergrößert. Letztendlich bestanden kaum noch Flächen mit ursprünglicher Steppenvegetation, da die fruchtbaren Böden in Kombination mit dem relativ warmen Klima und positiven Wasserhaushalt hervorragendes Ackerland bieten und dafür genutzt werden. Nur auf einem 1-3 km breiten, erosionsgefährdeten Streifen entlang der Abbruchkante zum Ob-Fluss entfaltete sich noch reine Steppenvegetation. Dominant und aspektbildend war das bis ca. 80 cm hohe *Stipa capillata*. Kräuter mit höheren Deckungsgraden waren *Allium strictum*, *Galium verum* und *Potentilla*-Arten (*P. conferta*, *P. humifusa*, *P. bifurca*, *P. approximata*). Durchschnittlich wurde eine Pflanzendiversität von 19 Arten/100m<sup>2</sup> mit Deckungsgraden von 60-90% erreicht. An dieser Stelle muss erwähnt werden, dass von den nachgewiesenen Heuschrecken *Gampsocleis glabra* zahlreich in den angrenzenden „endlosen“ Getreidefeldern zu registrieren war.
  6. Störungsfläche in der zonalen Steppe, 04.08.02 (53°28'N/83°28'E, 198 m üNN); Inmitten dieser charakteristischen Steppenvegetation bestand eine künstliche Senke von 10 ha, in der ein Weiher mit anschließender Wiesenbrache und im Norden ein kleines Birkenwäldchen vorlagen. In diesem Wäldchen bricht sich zwischen den Bäumen der Wind, so dass sich der Schnee, der von den umliegenden Offenflächen weggeblasen wird, im Wäldchen akkumuliert, und im Frühjahr für eine verlängerte ungewöhnliche hohe Wasserversorgung sorgt. Diese bessere Wasserversorgung äußerte sich in der Wiesenbrache mit der hohen Pflanzendiversität von 29 Arten/100m<sup>2</sup>. Die vertikalen Vegetationsstrukturen waren überaus heterogen und die Pflanzendeckung lag bei 90-100%. *Medicago falcata*, *Artemisia glauca*, *Trifolium rubrum*, *Achillea millefolium*, *Galium verum*, *Fragaria vesca*, *Bromus inermis* und *Poa angustifolia* dominierten die Vegetation.
  7. Weide und Mahdwiese in Bergsteppe im nördlichen Altai, 05.08.02 (51°34'N/ 85°33'E, 860 m üNN); Unmittelbar neben der Ortschaft Cherga wurde eine Ziegenweide auf einem Südhang begangen. Die 40-50 cm hohe, vertikal sehr heterogene und artenreiche Vegetation bildete einen Deckungsgrad von 75-100 %. Diese standorttypische Fläche wurde mit ungefähr fünf Ziegen/ha beweidet. An diese Fläche grenzte eine bis auf die Grasnarbe gemähte und durch Beweidung kurz gehaltene Wiese. Dort waren kaum Heuschrecken nachzuweisen. Die wenigen angetroffenen Exemplare flüchteten bei Annäherung in die beschriebene Weidefläche, die eine Pflanzendiversität von 103 Arten/100m<sup>2</sup> erreichte. Die dominierenden

Arten *Achillea asiatica*, *Phlomis tuberosa*, *Geranium pratense*, *Artemisia gmelinii*, *Artemisia commutata*, *Fragaria viridis*, *Plantago urvillei*, *Potentilla chrysantha*, *Echium vulgare*, *Agrimonia pilosa*, *Stipa capillata*, *Scabiosa ochroleuca*, *Origanum spec.*, *Galium verum*, *Thalictrum minus*, *Odontites serotina*, *Phleum pratense* und *Trifolium pratense* verdeutlichten den Mischcharakter zwischen ursprünglicher Bergsteppe und der gegenwärtigen Weidenutzung.

8. Bergwiese im Zentralaltai, einmal gemäht, 06.08.-08.08.02 (51°10'N/85°34'E, 1180 m üNN); Mit zunehmender Höhe und abnehmender Anzahl frostfreier Tage änderte sich die Vegetationszusammensetzung, was an den bewaldeten Hängen besonders mit der Ablösung der Kiefer (*Pinus sylvestris*) durch die Lärche (*Larix sibirica*) deutlich wurde. Diese Lärchenwälder waren sehr licht und daher am Boden von einer gut entwickelten Krautschicht bzw. üppigen Wiesenvegetation bedeckt. Auf gerodeten Flächen blieb diese Vegetation bestehen und breitete sich häufig auf die Süd- und Westhänge aus, wo sie die Bergsteppenvegetation verdrängte. Nur Erosionserscheinungen schienen diese dichten Krautschichten auf Teilflächen gelegentlich aufzulockern. Zum Sommerende wurden viele dieser Wiese einmal gemäht. Eine solche Bergwiese im Zentralaltai hatte einen Deckungsgrad von 100% mit Vegetationshöhen bis 60 cm ausgebildet. Die Pflanzendiversität lag immer noch bei 76 Arten/100m<sup>2</sup>, mit horizontal und vertikal heterogenen Vegetationsstrukturen.
9. stark beweidete Flussterrasse im Zentralaltai, 09.08.02; (50°14'N/86°48'E, 1400 m üNN); Entlang von Strassen waren die Flussterrassen der Bergflüsse stets durch Beweidung kurz gehalten. Die Schwemmsande waren allerdings bei weitem nicht so fruchtbar wie die Lößböden, was sicher der Hauptgrund für die plötzliche Artenabnahme in der Vegetation war. In erster Linie bestand dort eine Trittschicht mit wenigen Horsten aus *Achillea millefolium*, welche oft die einzigen vertikalen Strukturen bildeten.
10. gering genutzte Flussterrasse, 10.08.02 (50°17'N/87°40'E, 1140m üNN); Im südöstlichen Altai besteht ein ausgesprochenes kontinentales und sehr trockenes Klima, bei dem die Evapotranspiration die Niederschläge übersteigt. Somit fanden sich hier trockene Wiesensteppen. Nur auf den Flussterrassen war der Boden relativ feucht und an einigen Stellen durch die stetige Verdunstung versalzen. Somit waren neben der dominanten Art *Psathyrostachys juncea* noch weitere Salzzeiger-, Arten wechselfeuchter Standorte und wenige typische Steppenarten vertreten (*Puccinellia tenuissima*, *Euphrasia officinalis*, *Poa stepposa*, *Koeleria cristata*, *Poa angustifolia*, *Astragalus adsurgens*, *Medicago falcata*, *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Artemisia rupestris*, *A. laciniata*, *A. nitrosa*, *A. santolinifolia*, *Potentilla nudicaulis*, *Carex duriuscula*, *Saussurea armara*, *Plumbaginella migranta*, *Chenopodium foliosum*, *Achillea asiatica*, *Plantago depressa*, *Salsola collina*, *Melilotus alba*, *Potentilla bifurca*, *P. tergemina*, *P. anserina*, *Gentiana macrophylla*, *G. decumbens*, *Galatella angustissima*, *Thalictrum simplex*, *Plantago urvillei*, *Silene repens*, *Achillea millefolium*, *Veronica spicata*, *Aulacospermum anomalum*, *Linaria acutiloba*). Zudem wurde der asiatische Einfluss in der Florenzzusammensetzung deutlich. Dieses Altaigebiet ist kaum besiedelt. Die

Landnutzung blieb damit geringfügig und beschränkte sich auf die Flussterassen. Alles zusammen sorgte für heterogene Standorte auf den Flussterassen. Ein solcher Standort hatte eine Pflanzendeckung von 20-40% und eine Pflanzendiversität von 27 Arten/100m<sup>2</sup> aufzuweisen.

11. Bergsteppe im nördlichen Hochaltai, 11.08.02 (nahe des Ortes Kurai, 50°17'N/87°40'E, 1450 m üNN); Eingebettet in eine der zwei größten Hochebenen des Altai befindet sich die Kurai-Steppe, mit einem vollständig ungenutztem Standort und unverändertem Charakter. Trotz der Lage auf rund 1500 m üNN handelt es sich um eine trockene Bergsteppe, da die umgebenden Berge sie gegen feuchte Luft aus dem Westen isolieren. Die artenarme, sehr niedrigwüchsige Vegetation bestand fast ausschließlich aus Xerophyten, die Deckung war sehr gering mit größeren Flächen offenen Bodens. Dominant war das bis ca. 10 cm hohe *Stipa krylovii*. Hier wurde nur noch eine Pflanzendiversität von 23 Arten/100m<sup>2</sup> erreicht.
12. Oase in Wüste als Ausläufer der Gobi, 12.08.02 (50°06'N/88°26'E, 1800 m üNN); Die Chuja-Wüstensteppe bei Chagan-Usun ist ein Ausläufer der Gobi-Wüste, mit *Stipa glareosa* als dominierende Pflanze. Insgesamt entsprach die Vegetationszusammensetzung schon weitgehend jener der mongolischen Flora. Die Pflanzendiversität lag bei 18 Arten/100m<sup>2</sup>. Die Hauptniederschläge fallen in der ersten Sommerhälfte und die nachtfrostfreie Zeit umfasst nur vier bis fünf Wochen. Inmitten dieser Wüste bestehen Oasen entlang von Flüssen und kleiner Rinnsale, die vermoort und teilweise mit dichten *Carex*-Beständen bedeckt waren. Die kleinen Rinnsale werden von geschmolzenem Eis, das nur 2-3 m unter dem Wüstenboden liegt, gespeist. Die Mächtigkeit der unterirdischen Eismasse und deren Ursprung ist gänzlich ungeklärt, sicher ist nur, dass es sich nicht um einen Dauerfrostboden handelt, da kaum Niederschläge fallen. Die stetige sommerliche Wasserversorgung durch Schmelzwasser bildete diese azonale Vegetation der Durchströmungsmoore inmitten der Wüste.
13. alpine Matten mit aktuell glazialen Einfluss, 13.08.-15.08.02 (49°58'N/87°47'E, 2300 m üNN); Im Hochgebirge des Altai existieren zahlreiche Gletscher. Auf einem Standort unmittelbar vor einer Gletscherzunge dominierten *Deschampsia altaica*, *Anthoxanthum alpinum*, *Trisetum altaicum*, *Poa alpigena*, *Carex aterrima*, *Ranunculus altaicus*, *Dryas punctata* und *Carex canescens*. Der Deckungsgrad mit 60% und die Vegetationshöhe mit bis zu 30 cm waren für eine vierwöchige frostfreie Zeit beachtlich. Die Pflanzendiversität lag bei 19 Arten/m<sup>2</sup>. Die Pflanzendecke wird fortlaufend durch Eishebungen (Pingos), erneutes Abtauen und Solifluktion oder durch Sedimentablagerungen der Gletscherzungen zerstört. Die Schwarzerden auf Löß lassen aber stets rasch neue Pflanzendecken entstehen. Der Standort unterliegt demnach einer hohen aktuellen glazialen Dynamik.

Insgesamt wurden 46 Arten beobachtet. In Tabelle 1 sind davon 35 eurosibirische Heuschreckenarten mit ihrer Stetigkeit in den verschiedenen Landschaftstypen als auch die Artenzahlen auf den einzelnen Standorten aufgeführt. Auf keinem Standort sind Larven festzustellen gewesen. *Decticus verrucivorus* war

mit Vorkommen auf sieben Standorten und damit mit einer Stetigkeit von 54% die einzige relativ häufige Art.

Tabelle 1: Heuschreckennachweise in verschiedenen Landschaftstypen im westlichen Sibirien und im Altaigebirge

Standorte	W-Sibirien						Altai							Stetigkeit der Art in Sibirien und im Altai
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
kurze Standortcharakteristik	Wiesensteppenfläche in nördlichen Waldsteppe	ehemalige Waldfläche in Wiesenutzung	extrazonale Wiesensteppe ohne Waldanteile	baumfreie Störflächen in Schwarzer Taiga	zonale Steppe auf Schwarzerden	Störungsfläche in der zonalen Steppe	Weide/Mahdwiese in Bergsteppe nördlichen Altai	Bergwiese im Zentralaltai, einmal gemäht	stark beweidete Flussterrasse im Zentralaltai	gering genutzte Flussterrasse	Bergsteppe im nördlichen Hochaltai	Oase in Wüste als Ausläufer der Gobi	alpine Matten mit aktuell glazialem Einfluss	
<b>Arten</b>														
<i>Phaneroptera falcata</i>		X		X		X	X							4
<i>Isophya kraussii</i>		X												1
<i>Tettigonia cantans</i>	X	X	X	X										4
<i>Tettigonia caudata</i>					X	X	X	X						4
<i>Decticus verrucivorus</i>	X		X	X		X	X		X	X				7
<i>Gampsocleis glabra</i>	X				X		X							3
<i>Platycleis albopunctata</i>			X		X									2
<i>Platycleis affinis</i>					X		X				X			3
<i>Metrioptera brachyptera</i>	X						X	X						3
<i>Metrioptera bicolor</i>			X				X							2
<i>Metrioptera roeselii</i>	X	X					X							3
<i>Tetrix undulata</i>	X													1
<i>Podisma pedestris</i>												X		1
<i>Stethophyma grossum</i>				X								X		2
<i>Psophus stridulus</i>	X					X	X			X				4
<i>Bryodemella tuberculata</i>									X	X				2
<i>Arcyptera fusca</i>							X	X		X				3
<i>Arcyptera microptera</i>										X				1
<i>Chrysochraon dispar</i>					X									1
<i>Euthystira brachyptera</i>				X		X	X	X						4
<i>Omocestus viridulus</i>	X	X				X								3
<i>Stenobothrus lineatus</i>	X			X		X				X				4
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	X			X				X						3
<i>Gomphoceris sibiricus</i>										X				1
<i>Gomphocerippus rufus</i>		X					X							2
<i>Stauroderus scalaris</i>				X					X	X				3
<i>Chorthippus apricarius</i>	X					X	X	X	X					5
<i>Chorthippus vagans</i>			X		X									2
<i>Chorthippus mollis</i>			X											1
<i>Chorthippus brunneus</i>	X				X	X		X						4
<i>Chorthippus biguttulus</i>				X										1
<i>Chorthippus albomarginatus</i>		X												1
<i>Chorthippus dorsatus</i>	X					X								2
<i>Chorthippus parallelus</i>	X					X								2
<i>Chorthippus montanus</i>									X	X			X	3
Gesamtartenzahl (35)	14	7	6	9	7	11	13	7	5	9	1	1	2	

Noch verhältnismässig stetig mit 38-31% kamen *Chorthippus apricarius*, *Phaneroptera falcata*, *Tettigonia cantans*, *Tettigonia caudata*, *Psophus stridulus*, *Euthystira brachyptera*, *Stenobothrus lineatus*, *Chorthippus brunneus* vor. Alle anderen Arten waren recht selten. Auf den genutzten Standorten und besonders auf den durch die Nutzung entstandenen Wiesensteppen bestand die höchste Artenvielfalt, wie die Standorte 1, 4, 6, 7 und 10 zeigen. In der Regel waren dies auch die Standorte mit der höchsten Pflanzendiversität und dadurch gleichsam grössten Strukturheterogenität. Regelmässige Heuschrecken-Assoziationen lassen sich nicht herausstellen.

## Diskussion

Für die einleitend formulierte Problemstellung des Verbreitungsmusters eurosibirischer Heuschrecken sind die räumlichen und zeitlichen Veränderungen ökologischer Faktoren im Ursprungsgebiet (vgl. MAYR 1967, REMMERT 1992, RICKLEFS & MILLER 2000, SEDLAG 1995) und sicher teilweise auch während der Ausbreitung von Bedeutung. Dass allein das Individuen betreffende Komponenten hinsichtlich Aussterbeprozessen bei vielen Heuschrecken in Deutschland keine eindeutigen Befunde liefern, zeigte KÖHLER (1999) mit detaillierten Analysen zur Autökologie einiger Heuschreckenarten, und verwies indirekt ebenfalls auf die zeitlichen und räumlichen Habitatveränderungen als mögliche Hauptkriterien. So sind zeitliche und räumliche Einflüsse auf die Landschaft in Sibirien und dem Altai von Bedeutung. Gegenwärtig muss davon ausgegangen werden, dass anthropogene Einflüsse auf den Klimawandel und die Nährstoffverfrachtung globale Effekte sind (WITTMER 2000). Grossräumig betrachtet bestehen die klimatisch bedingten Vegetationsformen in Westsibirien dennoch, wenngleich aktive anthropogene Veränderungen vorliegen, die allerdings noch einer endogenen Dynamik (vgl. BÖHMER 1997) in Ökosystemen entsprechen. Während der spätglazialen oder nach verschiedensten Auffassungen sogar gesamten pleistozänen Vereisung in Mitteleuropa war Sibirien grösstenteils eisfrei. Nur die heutige Tundra und das Altaigebirge, wo gegenwärtig noch Gletscher liegen, waren vereist (SMOLENTSEVA et al. 2002). So sind Taiga, Waldsteppe und Steppe sehr alte Landschaften, die zudem lange Zeiträume isoliert waren und es durch die südlichen Gebirgszüge des Altai sowie das anschließende Jablonowygebirge und den Tienschan noch immer sind. Grundsätzlich könnte dies die vielen Arten und Unterarten bei zahlreichen Gattungen in Sibirien (BEI-BIENKO & MISHCHENKO 1963/64, LATCHININSKY et al. 2002) erklären, da eine räumliche Beschränkung von Kolonien die Speziation begünstigt (MAYR 1967/2000). Isolation führt andererseits auch dazu, dass der Genotyp auf einen möglicherweise langfristig unveränderten ökologischen Landschaftstyp oder sogar die kleinere Einheit, den Standort, fixiert ist, und Veränderungen in diesen Fällen extinktionsgefährdender sind (COCKBURN 1995, MAYR 1967, WESSON 1995). Als weiträumig und in biologischen Zeiten (vgl. dazu MAYR 2000) betrachtet unveränderliche Landschaftstypen sind in Sibirien zweifelsfrei die zonalen, extrazonalen Steppenflächen und die Ausläufer der Gobi-Wüste mit den azonalen Durchströmungsmooren einzuordnen. Explizit in Steppen, Gebirgen mit Steppenvegetation oder nach dem Gesetz der relativen Standortkonstanz auf weitgehend ähnlichen Standorten

lebende Arten wie *Platycleis*-Arten, *Metriopectera brachyptera*, *M. bicolor*, *Chorthippus vagans*, *Arcyptera fusca*, *Gomphocerus sibiricus*, *Podisma pedestris* oder *Arcyptera microptera* (vgl. Tab.1) sind in Zentraleuropa (vgl. HOLST 1986, KINDVALL 1995a/b, GOTTSCHALK 1998, BROSE et al. 1999, NIELSEN 2000, BÖNSEL 2000/2001, , KÖHLER 2001, MAAS et al. 2002) auf ähnliche Flächen begrenzt, und aufgrund der natürlichen Seltenheit solcher Standorte in Zentraleuropa (BEHRE 2000, LITT 1994/2000, POTT 2000) eben relativ selten. Eine genetisch fixierte geringe ökologische Toleranz ist hier also tatsächlich gegeben. Schließlich bestätigt es die allgemeine Aussage von REICHHOLF (1993), dass Seltenheit von Arten ein natürliches Phänomen sei.

Orientiert an einer kleinräumigeren Landschaftsgenese und unter Einbeziehung der Sukzessionen der einzelnen Vegetationsformen können gleichsam noch weitere, historisch über lange Zeiträume unveränderliche Standorte herausgestellt und damit die diskontinuierliche Verbreitung weiterer Arten erklärt werden (ARNOL'DI 1957, STEBAEV 1974, STEBAEV & MOLODTSOV 2001). Beispielhaft wären die Flussterrassen. Dort bestanden und bestehen stets sukzessionsbiologisch junge Stadien, allerdings mit ständigen räumlichen Veränderungen, was aber naturräumlich als gewisse Stabilität des Standortes bzw. seiner ökologischen Parameter zudeuten wäre, und die Arten nur für räumliche Wechsel geeignet sein müssten. Als adäquat kann hierfür *Bryodemella tuberculata* stehen. Durch die menschliche Nutzung wurden diese Standorte allerdings überprägt, wodurch neue Strukturen entstanden und damit weitere Nischen für andere Arten eröffnete. Konkurrenzprobleme dürften kaum eine Ursache für die Seltenheit vieler eurosibirischer Arten in Europa sein, wofür die hohen Artenzahlen auf den meisten sibirischen Standorten sprechen (STEBAEV 1974, STEBAEV & MOLODTSOV 2001, Tab.1), und in Tabelle 1 sind nur die aus Mitteleuropa bekannten Arten aufgeführt. So lassen sich für einige Arten auch in Sibirien nicht mehr unkompliziert und relativ eindeutig die Gründe finden, weshalb beispielsweise *Gampsocleis glabra* oder *Psophus stridulus* in Zentraleuropa diskontinuierlich bis disjunkt vorkommen (HEROLD 1916, VÄISÄNEN et al. 1991, BUCHWEITZ 1993, MARZELLI 1997, VARGA 1997, BÖNSEL & RUNZE 2000), zumal morphologische und ethologische Anpassungen für Habitatinseln dieses Verbreitungsmuster als genetisch fixiert bestätigen (BÖNSEL 2003). Temporäre exogene Störungen durch Feuer sind aus der Waldsteppe und der Taiga bekannt (CONARD & IVANOVA 1997). Dies spricht für eine schon immer existente hohe Dynamik der Strukturveränderungen in diesen Landschaftsräumen, wonach immer unterschiedliche Nischen nebeneinander vorkamen. Die aktuellen anthropogenen Einflüsse insbesondere auf diesen Standorten könnten die ursprünglichen exogenen Störungen sogar teilweise ersetzen. Resümierend gab es also punktuelle und räumlich versetzte wiederkehrende Störungen auf Standorten der Wald- und Bergsteppen, was unterschiedlichste ökologische Bedingungen auf relativ engem Raum hervorbrachte und demzufolge Lebensräume für mehrere Arten bestanden. Zwingend ist solch eine Beweisführung natürlich keinesfalls. Hier könnten die Arten auch miteinander existieren, obwohl sie mit ihren wesentlichsten Bedürfnissen übereinstimmen und nur ein Resultat der langen Isolierung und der Koevolution sein (vgl. COCKBURN 1995, MAYR 1967). Zweifelsfrei ist hingegen, dass es Arten gibt, die in ihrer ökologischen Toleranz in Sibirien als auch

Mitteleuropa differieren. Beispielhaft hierfür lassen sich insbesondere die meisten *Chorthippus*-, *Stenobothrus*- und *Omocestus*-Arten aufführen.

Schließlich läßt sich die von QUENTIN (1960) eingangs aufgegriffene Beobachtung an Odonaten, dass einige Arten sich besser an neue ökologische Gegebenheiten anpassen, auch für einige eurosibirische Heuschreckenarten bestätigen, und auf die zeitliche und räumliche Dynamik der Ursprungshabitate und damit auf eine vermutlich evolutionäre Fixierung des Genotyps auf solche Gegebenheiten zurückführen. Solche zoogeographischen Aspekte in Vernetzung mit der Landschaftsgenese im Ursprungsgebiet und während der Ausbreitung sollten im Hinblick auf aktuelle Gefährdungen und deren Ursachenforschungen bei Tieren mehr Berücksichtigung finden. In der Botanik wird dies schon lange Zeit forciert, insbesondere da die historische Landschaftsentwicklung unterdessen weit über Europa hinaus gut bekannt ist. Die Verbreitung der Heuschrecken ist ebenfalls für weite Teile der Paläarktis gut erforscht, wonach eine Kombination der Erkenntnisse bei dieser Tiergruppe möglich wäre. Wünschenswert wäre eine Ausweitung der Ursachendiskussionen zum Verbreitungsmuster von Arten und ihrer Flexibilität bei Habitatveränderungen, wofür diese Notizen ökologischer Faktoren von sibirischen Heuschreckenstandorten und vor allem die Hinweise zu ausführlichen russischen Arbeiten dienen sollen.

Dank

Vor allem den russischen Kollegen Dr. P. Barsukov, Dr. N. Lashinski und E. Smolentseva (alle Novosibirsk) sei für ihre herausragende Exkursionsführung und didaktische Aufbereitung wohl beinahe aller neuesten Forschungsergebnisse, und dies trotz ihrer beschränkten Mittel, recht herzlich gedankt. Für die kritische Manuskriptdurchsicht danke ich PD Dr. G. Köhler (Jena) und N. Hobbhahn (Rostock).

Verfasser:  
André Bönsel  
Vasenbusch 15  
18337 Gresenhorst

## Literatur

- ARNOL'DI, K.V., (1957): On the theory of range with special reference to ecology and origin of species populations, *Zool.Zh.* **32** (2): 175–194 (russ).
- BEHRE, K.-E. (2000): Der Mensch öffnet die Wälder – zur Entstehung der Heiden und anderer Offenlandschaften. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Bd. **18**; Entwicklung der Umwelt seit der letzten Eiszeit: 103-116.
- BEI-BIENKO, G.Y., MISHCHENKO, L.L. (1963): Locust and grasshopper of the USSR and adjacent countries. Akad. Nauk. SSSR, Moscow, Vol **1**.
- BEI-BIENKO, G.Y., MISHCHENKO, L.L. (1964): Locust and grasshopper of the USSR and adjacent countries. Akad. Nauk. SSSR, Moscow, Vol **2**.
- BÖHMER, H.-J. (1997): Zur Problematik des Mosaik-Zyklus-Begriffes. *Natur und Landschaft* **72**: 333-338.

- BÖNSEL, A. (2000): *Platycleis albopunctata* (GOEZE 1778) besiedelt ein Roggenfeld in Mecklenburg-Vorpommern. - *Articulata* 15 (2): 163-166.
- BÖNSEL, A. (2001): Erste Erhebungen der Heuschrecken- und Ameisengemeinschaft im Rahmen eines biologischen Monitorings am Darßer Ort. - *Naturschutzarb. Meckl-Vorp.* 44/1: 44-51.
- BÖNSEL, A. (2003): Ethological and morphological adaptations of *Psophus stridulus* LINNAEUS 1758 to habitat islands (Caelifera: Acrididae). - *Beitr. Ent.* (im Druck)
- BÖNSEL, A. & RUNZE M. (2000): Ein Habitat der Rotflügeligen Schnarrschrecke (*Psophus stridulus* L. 1758) im nordöstlichen Polen. - *Articulata* 15 (1): 1-13.
- BÖNSEL, A. & D. HÖNIG (2001): Die Zukunftsfähigkeit nationaler Schutzkategorien. - *Zeitschr. f. angewandte Umweltforschung* 14 (1-4): 268-277.
- BROSE, U. (2000): Die Auswirkungen von Sukzession und Landschaftsänderung auf die Populationen von *Calliptamus italicus* in Brandenburg. - *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.* 12: 599-606.
- BROSE, U., PESCHEL, R. & KLATT, R. (1999): Habitatspektrum und Verbreitung des Steppen-grashüpfers (*Chorthippus vagans*) in Norddeutschland. - *Artenschutzreport* 9: 4-7.
- BRUCKHAUS, A. & DETZEL, P. (1997): Erfassung und Bewertung von Heuschreckenpopulationen. - *Naturschutz und Landschaftsplanung* 29 (5): 138-145.
- BUCHWEITZ, M. (1993): Zur Ökologie der Rotflügeligen Schnarrschrecke (*Psophus stridulus*) unter besonderer Berücksichtigung der Mobilität, Populationsstruktur und Habitatwahl. - *Articulata* 8 (2): 39-62.
- COCKBURN, A. (1995): *Evolutionsökologie*. – (Gustav Fischer), Stuttgart, Jena, New York.
- CONARD, S.-G. & IVANOVA G.A. (1997): Wildfire in russian boreal forests-potential impacts of fire regime characteristics on emissions and global carbon balance estimates. - *Environmental Pollution* 98 (3): 305-313.
- DETZEL, P. (1998): *Die Heuschrecken Baden-Württembergs*. – (Ulmer), Stuttgart 580 pp.
- GOTTSCHALK, E. (1998): *Habitatbindung und Populationsökologie der Westlichen Beißschrecke (Platycleis albopunctata)*. - (Cuvillier), Göttingen. 91 pp.
- GRIMM, V., STELTER, Ch., REICH, M. & WISSEL, Ch. (1994): Ein Modell zur Metapopulationsdynamik von *Bryodema tuberculata* (Saltatoria, Acrididae). - *Z. f. Ökologie u. Naturschutz* 3 (3): 189-195.
- HARZ, K. (1957): *Die Geradflügler Mitteleuropas*. (Gustav Fischer), Jena, 494 pp.
- HARZ, K. (1969): *Die Orthopteren Europas*. - Volumen I. *Series Entomologica* 5: 1-749.
- HARZ, K. (1975): *Die Orthopteren Europas*. - Volumen II. *Series Entomologica* 11: 1-939.
- HEROLD, W. (1916): Zum Vorkommen von *Psophus stridulus*. - *Zeitschr. wissenschaftl. Insekten Biologie* 12: 318-319.
- HESSE, R. (1951): *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*. (Gustav Fischer), Stuttgart.
- HOCHKIRCH, A. (1996): Die Feldgrille (*G. campestris*) als Zielart für die Entwicklung eines Sandheidereliktes in Nordwestdeutschland. - *Articulata* 11 (1): 11-27.
- HOLST, K.T. (1986): *The Saltatoria of Northern Europe*. - *Fauna Entomologica Scandinavica* Volume 16. 127 pp.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): *Die Heuschrecken Mitteleuropas*. - *Die Neue Brehm-Bücherei* Bd.629. Magdeburg. 460 pp.

- KINDVALL, O. (1995a): The impact of extreme weather on habitat preference and survival in a metapopulation of the bush cricket *Metrioptera bicolor* in Sweden. - *Biological Conservation* **73** (1): 51-58.
- KARJALAINEN, S. (2002): Suomen sudenkorennot (Odonata) (The dragonflies of finland). - Bookwell, Helsinki.
- KINDVALL, O. (1995b): Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket *Metrioptera bicolor* metapopulation. - *Ecology* **77** (1): 207-214.
- KLEINERT, H. (1992): Entwicklung eines Biotopbewertungskonzeptes am Beispiel der Saltatoria (Orthoptera). - *Articulata Beih.* **1**: 1-117.
- KÖHLER, G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudie an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). – (Laurenti), Bochum.
- KÖHLER, G. (2001): Fauna der Heuschrecken (Caelifera et Ensifera) des Freistaates Thüringen. - *Naturschutzreport* **17**, Jena.
- KRÄTZEL, K., BUTTERWECK, M.D. & HOVESTADT, T. (2002): Habitatwahl von *Metrioptera bicolor* auf unterschiedlichen Maßstabsebenen (Ensifera: Tettigoniidae). - *Articulata* **17** (1): 21-37.
- KUHN, W. & KLEYER, M. (2000): A statistical habitat model for the Blue Winged Grasshopper (*Oedipoda caerulea*) considering the habitat connectivity. - *Z. Ökologie u. Naturschutz* **8**: 207-218.
- LATCHININSKY, A.V., SERGEEV, M.G., CHILDEBAEV, M.K., CHERNYAKHOVSKIY, M.E., LOCKWOOD, J.A., KAMBULIN, V.E. & GAPPAROV, F.A. (2002): The Acridids of Kazakhstan, Central Asia and adjacent territories. - Association of applied Acridology international and university of Wyoming, Laramie, 387 pp. (russ.).
- LIANA, A. (2002): Orthoptera prostoskrzydŁe i inne owady Ortopteroidalne. In: GŁOWACIŃSKI, Z. (Hrsg.): Red list of threatened animals in poland. - Polish Academy of Sciences, Institute of Nature Conservation. Krakow.
- LITT, T (1994): Paläoökologie, Paläobotanik und Stratigraphie des Jungquartärs im mitteleuropäischen Tiefland. - *Dissertationes Botanicae* **227**: 1-185.
- LITT, T. (2000): Waldland Mitteleuropa - die Megaherbivorentheorie aus paläobotanischer Sicht. In: LWF (Hrsg.): Großtiere als Landschaftsgestalter - Wunsch oder Wirklichkeit?: 49-64.
- LUNAU, C. (1940): Zur Heuschreckenfauna Mecklenburgs. - *Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklb. NF* **15**: 104-110.
- MAAS, S., DETZEL, P. & STAUDT, A. (2002): Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands, Verbreitungsatlas, Gefährdungseinstufung und Schutzkonzepte. - Schriftenreihe des Bundesamt für Naturschutz, Bonn, Bad Godesberg.
- MARZELLI, M. (1997): Untersuchungen zu den Habitatansprüchen der Sumpfschrecke (*Stethophyma grossum*) und ihre Bedeutung für das Habitatmanagement. - *Articulata* **12** (2): 107-121.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. – (Paul Parey), Hamburg, Berlin.
- MAYR, E. (2000): Das ist Biologie, Die Wissenschaft des Lebens. – (Spektrum), Berlin Heidelberg.
- NEWBIGIN, M.I. (1964): Plant and animal geography. - London.
- NIELSEN, O.-F. (1998): De danske guldsmede. - Apollo Books. Stenstrup.
- NIELSEN, O.-F. (2000): De danske grasshoppers. - Apollo Books. Stenstrup.

- PETERS, G. (1987): Die Edellibellen Europas. - Die Neue Brehm-Bücherei Bd. **585**, A. (Ziemsen), Wittenberg Lutherstadt.
- POTT, R. (2000): Die Entwicklung der europäischen Buchenwälder in der Nacheiszeit. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Bd. **18**; Entwicklung der Umwelt seit der letzten Eiszeit: 49-75.
- ST. QUENTIN, D. (1960): Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. - Zool. Jb. Abt. Syst., Ökol. Geographie d. Tiere, **87**: 301-316.
- REICHHOLF, J.H. (1993): Dynamik von Fauna und Flora und ihre Konsequenzen für Schutzprogramme. Rundgespräche der Kommission für Ökologie Bd. **6**: 75-84.
- REINHARDT, K. & KÖHLER G. (2002): Bedeutung aktueller Befunde der Verhaltensökologie für den Artenschutz, dargestellt am Beispiel der Heuschrecken. - Naturschutz und Landschaftsplanung **34** (6): 171-180.
- REMMERT, H. (1992): Ökologie. – (Springer), Berlin, 363 pp.
- RICKLEFS, R.E. & MILLER, G.L. (2000): Ecology. – (Freeman), New York. 822pp.
- SAHLEN, G. (1996): Sveriges Trollsländor (Odonata). Fältbiologerna, Stockholm.
- SCHLUMPRECHT, H. (2000): Regionalisierung ökologischer Ansprüche bei den Heuschrecken Bayerns? - Berichte der ANL (Laufen/Salzach) **24**: 47-68.
- SCHUHMACHER, O. & FARTMANN T. (2003): Wie mobil ist der Warzenbeißer? Eine populationsökologische Studie zum Ausbreitungsverhalten von *Decticus verrucivorus*. - Naturschutz und Landschaftsplanung **35** (1): 20-28.
- SEDLAG, U. (1995): Tiergeographie. - (Urania Verlagsgesellschaft), Leipzig.
- SMOLENTSEVA, E., LASHINSKI, N., BABENKO, A. & BARSUKOV, P. (2002): Guide-book of the annual soil-ecological excursion across western siberia. Uni. Novosibirsk.
- STEBAEV, I.V. (1974): Biological principle of habitat change and general characters of the landscape distribution of grasshoppers (Acrididae, Orthoptera) in the mountain-arid regions of southern Siberia. - *Ent. Obozrenie* (russisch), **53** (1): 2–23.
- STEBAEV, I.V. & MOLODTSOV, V.V. (2001): Typology of landscape-regional distribution of the acridoidea species in grass biotopes of south-west Siberia based on isoeth portraits of their quantitative distribution. - Biology Bulletin **28** (4): 408-416.
- STERNBERG, K. & BUCHWALD, R. (1999): Die Libellen Baden-Württembergs. Band **1**. (Ulmer), Stuttgart.
- STERNBERG, K. & BUCHWALD, R. (2000): Die Libellen Baden-Württembergs. Band **2**. (Ulmer), Stuttgart.
- SUHLING, F. & KRATZ, R. (1999): Veränderungen der Heuschrecken-Lebensgemeinschaft (*Salatoria*) norddeutschen Niedermoor-Grünlandes nach einem lang andauernden Überstau. - Braunschweiger Naturkd. Schriften **5** (4): 869-881.
- THENIUS, E. (1980): Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eine historische Tiergeographie. (Gustav Fischer), Stuttgart.
- VÄISÄNEN, R., SOMERMA, P., KUUSSAARI, M. & M. NIEMINEN (1991): *Bryodema tuberculata* and *Psophus stridulus* in southwestern Finland. - Entomologica Fennica **2** (1): 27-32.
- VARGA, Z. (1997): Trockenrasen im pannonischen Raum: Zusammenhang der physiognomischen Struktur und der floristischen Komposition mit den Insektenzönosen. - Phytocoenologia **27/4**: 509-571.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1991): Ökologie der Erde. Band **1**. (UTB), Stuttgart.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1999): Vegetation und Klimazonen. (UTB), Stuttgart.

- WESSON, R. (1995): Chaos, Zufall und Auslese in der Natur. - (Insel), Frankfurt a.M., Leipzig.
- WITTMER, F. (2000): Diskussionsanstoß: Was ist ein „natürlicher Prozess“? In: JAX, K. (Hrsg.) Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie. - Theorie in der Ökologie Bd. 2: 83-86.
- WRANIK, W., RÖBBELEN, F., KÖNIGSTEDT, D.G.W. (1996): Rote Liste der gefährdeten Heuschrecken Mecklenburg-Vorpommerns. Ministerium f. Landwirtschaft und Naturschutz. Schwerin.