Wie mobil ist der Warzenbeißer?

Eine populationsökologische Studie zum Ausbreitungsverhalten von *Decticus verrucivorus*

Von Oliver Schuhmacher und Thomas Fartmann

Zusammenfassung

Im Sommer 2001 wurden an der Unteren Mittelelbe-Niederung Untersuchungen zur Mobilität des Warzenbeißers (*Decticus verrucivorus*) durchgeführt. Hierzu wurden drei durch Sandrasen und Ruderalgesellschaften charakterisierte Probeflächen (PF) im Projektgebiet der „Stork Foundation" bei Preten (Amt Neuhaus) analysiert. Die durch Kiefernforst getrennten PF wurden in 10 x 10 m (PF 1) bzw. 20 x 20 m (PF 2 und PF 3) große Rasterflächen unterteilt.

Unter Verwendung eines Acht-Punkte-Codierungssystems wurden 1 975 Tiere individuell markiert. Die Wiederfangquoten lagen zwischen 54 und 84 %. Das Verhältnis von Weibchen zu Männchen lag in etwa bei 1,5 : 1. Maximale Wanderstrecken von 1 098 m, 746 m und 508 m wurden von Weibchen zurückgelegt. Die maximale Wanderstrecke bei Männchen betrug 481 m. Die Mediane des mittleren Aktivitätsradius lagen zwischen 21 und 33 m. Die Berechnung der Aktionsdistanz ergab einen Median von 41,5 m – im Vergleich mit anderen Heuschrecken-Untersuchungen ein hoher Wert. Die Mediane der Gesamtwanderstrecken bei Tieren mit Hinterbeinverlusten lagen bei 30 m und damit unter denen aller wiedergefangenen Individuen (41 m). Für die Überquerung einer Asphaltstraße in PF 2 liegen fünf Nachweise vor. Die Straße unterbindet eine Ausbreitung zwar nicht vollständig; ob sie hemmend wirkt, kann aufgrund der geringen Stichprobenzahl von nur 27 markierten Tieren aber nicht geklärt werden. Demgegenüber kann der kaum befahrene Feldweg in PF 3 als Barriere ausgeschlossen werden: Von 283 Tieren, die aufgrund ihrer Wanderstrecke potenziell den Feldweg überqueren konnten, haben dieses 93 Tiere (33 %) getan. Da kein Individuenaustausch zwischen den PF nachgewiesen werden konnte, kann davon ausgegangen werden, dass der Kiefernforst eine weitgehend unüberwindbare Barriere darstellt.

Für die Warzenbeißer-Habitate ist eine extensive Nutzung durch Beweidung anzustreben, um die vom Warzenbeißer präferierten Strukturen zu erhalten und eine Verbuschung der Flächen zu unterbinden. Ein Populationsaustausch zwischen den PF ist nur durch die Beseitigung der Wanderbarrieren und die Schaffung von strukturell geeigneten Korridoren möglich.

Summary

*Mobility of the Wart Biter (*Decticus verrucivorus*) – Population Ecology and Dispersal Behaviour*

During summer 2001 investigations of the mobility of the grasshopper species Decticus verrucivorus have been conducted in the Lowlands of the Central River Elbe. In the project area of the "Stork Foundation" close to Preten (Lower Saxony) three study areas (SA), characterised by sandy grassland and ruderal societies, were analysed. The SA, differing in size and separated by pine forest, were subdivided into raster areas of 10 x 10 m (SA 1) or 20 x 20 m (SA 2 and SA 3).

By applying an 8-point coding system it succeeded to individually mark 12,975 animals. Re-capturing rates reached 54 to 84 %. The relation between females and males was about 1.5 to 1. Maximum walking distances of 1,098 m, 746 m and 508 m were done by females. Maximum walking distance of a male individual was 481 m. The medians of the average radius of activity were between 21 and 33 m depending on the SA. The calculation of the distance of action showed a median of 41.5 m, which is very high compared to other investigations of grasshoppers. The possible impact of losses of hind legs was also investigated. The medians of the total walking distance of individuals with hind leg losses were 30 m and hence lower than those of the median of all recaptured individuals with 41 m. The crossing of the tarmac road in SA 2 was noticed in five individuals. It is not clear if the road reduces the dispersal since the random survey comprised only 27 marked individuals. The hardly used field path crossing SA 3, however, does not appear as barrier. From 283 individuals which potentially could cross this path due to their walking distance, 93 animals did this (33 %). The fact that no exchange of individuals between the SA was monitored allows the conclusion that the pine forest serves as a virtually insurmountable barrier for the wart biter.

The habitats of the wart biter should be grazed extensively to protect their preferred structures and to avoid the development of shrubs. A population exchange between the SA can only be reached by removing the walking barriers and by establishing suitable corridors.

1 Einleitung

Das Ausmaß und die Geschwindigkeit, mit der anthropogene Landschaftsveränderungen im letzten Jahrhundert vorangetrieben wurden und noch weitergeführt werden, hat zur Folge, dass die Habitate einheimischer Tier- und Pflanzenarten zunehmend verinselt sind. Die verbliebenen Habitatfragmente bieten besonders gefährdeten Tierarten vielfach keine ausreichenden Überlebensbedingungen (HENLE & KAULE 1991). Ein Austausch zwischen Nachbarhabitaten ist häufig erschwert, da die Flächen zu weit auseinander liegen oder geeignete Wanderkorridore fehlen. Sowohl bei Naturschutzplanungen mit dem Ziel einer Habitatvernetzung als auch für Untersuchungen zum Aussterberisiko werden Angaben zur Mobilität benötigt. Nur so kann ein potenzieller Individuenaustausch zwischen Populationen und damit die Effizienz der geplanten Maßnahmen beurteilt werden (AMLER et al. 1999, KÖHLER 1999).

Der vorliegenden Studie liegt eine Diplomarbeit zugrunde, die im Jahr 2001 bei Prof. Dr. H. Mattes am Institut für Landschaftsökologie der Universität Münster durchgeführt wurde. Die Arbeit konzentriert sich auf das Ausbreitungsverhalten des Warzenbeißers (*Decticus verrucivorus*), einer in Norddeutschland charakteristischen Art der Trockenrasen. Arbeiten mit einem ähnlichen Ansatz wie dem hier vorliegenden wurden z.B. zur Rotflügeligen Schnarrschrecke (*Psophus stridulus*) (BUCHWEITZ 1992) und zur Westlichen Beißschrecke (*Platycleis albopunctata*) (WALTER 1994) durchgeführt. Autökologische Untersuchungen zum Warzenbeißer fehlen jedoch auf einer hinreichend breiten Datengrundlage. So bezogen sich bisherige Beobachtungen zumeist auf sehr kleine Populationen (z.B. WOLF-DA-SILVA [1988]: 60 geschätzte Individuen, FARTMANN [1997]: 34 markierte Individuen). Die ausführlichsten Studien zur Habitatbindung wurden bisher von CHERRILL & BROWN (1990a, b) an der größten südenglischen Population (geschätzte 290 Tiere) durchgeführt.

Abgesehen von der Untersuchung von FARTMANN (1997) konnten Aussagen zur Mobilität bisher jeweils nur über indirekte Beobachtungen getroffen werden (vgl. HJERMAN & IMS 1996).

Als Untersuchungsgebiet wurde das Projektgebiet „Sudewiesen" der Stiftung „The Stork Foundation – Störche für unsere Kinder" im Osten Niedersachsens gewählt, wo der Erstautor schon im Jahr 2000 Warzenbeißer-Populationen nachwies. Durch Flächenkauf strebt die Stiftung den Erhalt und die Regeneration von Feuchtgrünland sowie eine Extensivierung der landwirtschaftlichen Nutzung an. Neben den Feuchtwiesen befinden sich im Untersuchungsgebiet mehrere trockene Brachen, welche die Kernflächen der Untersuchung darstellen. Folgende Fragestellungen sollten im Hinblick auf das Ausbreitungsverhalten untersucht werden:

► Wie mobil ist der Warzenbeißer?
► Welche Barrieren schränken eine Ausbreitung ein bzw. verhindern diese?
► Wodurch wird das Wanderverhalten beeinflusst?
► Welche Aussagen lassen sich aus den gewonnenen Erkenntnissen für den Erhalt der Art ableiten?

2 Untersuchungsgebiet und Klima

Das Untersuchungsgebiet „Sudewiesen" liegt rechtsseitig der Elbe (Gemeinde Amt Neuhaus) im nordöstlichen Teil des Landkreises Lüneburg in Niedersachsen (Abb. 1). Die Flächengröße beträgt 460 ha, das Gelände ist nur schwach reliefiert, und nahezu das gesamte Gebiet liegt unterhalb der 10-m-Höhenlinie. Die Rögnitz- und Sudeniederung sind als Naturschutzgebiet ausgewiesen.

Naturräumlich ist das Untersuchungsgebiet der Unteren Mittelelbe-Niederung zuzuordnen, die sich von Schnackenburg in Niedersachsen bis nach Lauenburg in Schleswig-Holstein erstreckt. Der Untersuchungsraum liegt am nördlichen Ausläufer des Dünenplateaus Carrenziner Forst, welches sich mit einer Breite von 0,5 bis 3 km über 22 km Länge parallel zur Elbe von Südosten nach Nordwesten erstreckt (DIERKING 1992).

Das Übergangsklima der Elbtalaue ist von Nordwesten nach Südosten durch zunehmende Kontinentalität und sich abschwächende ozeanisch-maritime Einflüsse geprägt. Charakteristisch sind große Temperaturschwankungen im Jahresverlauf, rasch ansteigende Frühjahrstemperaturen und recht hohe Sommertemperaturen. Die hohe Anzahl von 180 bis 190 frostfreien Tagen ist auf den ausgleichenden atlantischen Einfluss zurückzuführen (NEUSCHULZ et al. 1994).

Die mittlere Niederschlagssumme im Winterhalbjahr (Oktober bis März) liegt bei 265 mm, im Sommerhalbjahr (April bis September) werden durchschnittlich 341 mm gemessen (1961 bis 1990, Station Neuhaus). Mit einem Jahresdurchschnitt von 606 mm gehört die Region zu den niederschlagsarmen Gebieten Deutschlands. Die Jahresmitteltemperatur beträgt 8,3 °C (1961 bis 1990, Station Boizenburg) (schriftl. Originaldaten Deutscher Wetterdienst).

Die Witterung des Untersuchungsjahres 2001 war durch die überdurchschnittlich warmen und trockenen Monate Mai, Juli und August geprägt. Juni und September waren dagegen kühler und niederschlagsreicher.

3 Kurzcharakteristik des Warzenbeißers (*Decticus verrucivorus*)

Der Warzenbeißer gehört zu den größten Heuschreckenarten Deutschlands. Das Männchen erreicht 26 bis 34 mm, das Weibchen 27 bis 42 mm Körperlänge und hat damit etwa die Größe des Grünen Heupferds (*Tettigonia viridissima*) (KLEUKERS et al. 1997). Die Nahrung besteht zu zwei Dritteln aus tierischem und einem Drittel aus pflanzlichem Material (NAGY 1950). Der Gesang

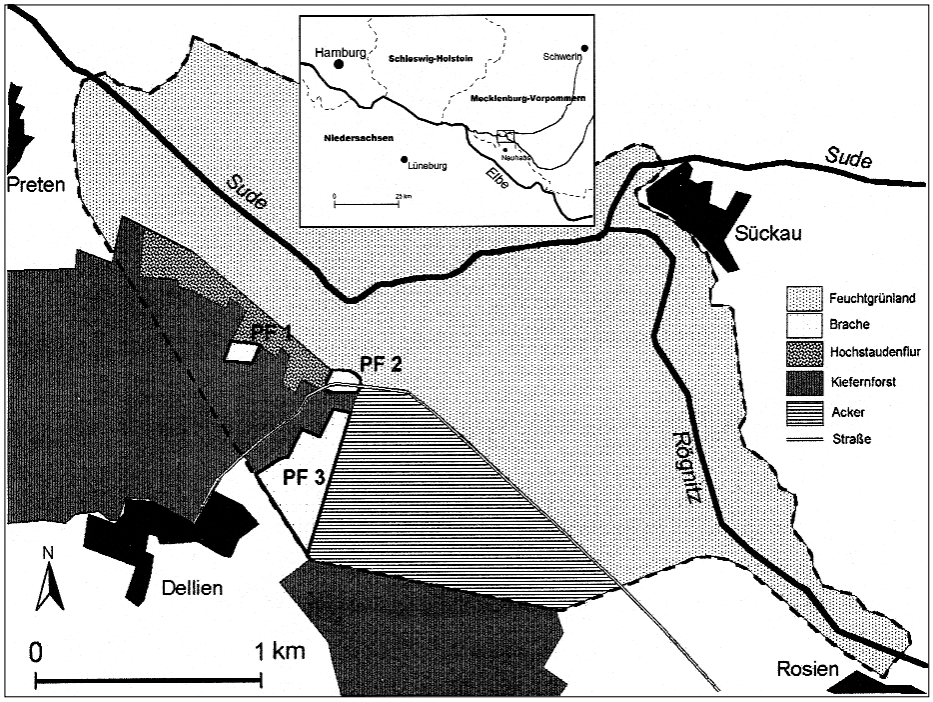


Abb. 1: Lage der Probeflächen (PF) im Untersuchungsgebiet.

setzt sich aus einer Kette weit hörbarer, kurzer »Zick«-Laute zusammen. *Decticus verrucivorus* benötigt Flächen mit lückigem Bewuchs und höchstens extensiver Bewirtschaftung sowie relativ hoher Bodenfeuchtigkeit, die entweder durch ein ausreichendes Maß an Niederschlägen (Gebirge und Mittelgebirge) oder, in ausreichend warmen Gebieten, auch durch Staunässe (Feuchtbiotope) bedingt sein kann (GLÜCK & INGRISCH 1990). Die Eier werden bevorzugt in offenen Boden gelegt (INGRISCH & BOEKHOLT 1983). Der Warzenbeißer ist mit großen Lücken in ganz Deutschland verbreitet. In Nordrhein-Westfalen und dem westlichen Niedersachsen fehlt er fast völlig (MAAS et al. 2002). Die Vorkommen in Niedersachsen beschränken sich auf trockene Sandgebiete und Flussschotter (GREIN 2000). Durch Lebensraumverlust und Verinselung der Habitate ist der Warzenbeißer in seinem Bestand rückläufig und wird daher in Deutschland als gefährdet eingestuft (INGRISCH & KÖHLER 1998). In Niedersachsen gilt die Art als stark gefährdet (GREIN 1995).

4 Material und Methoden

4.1 Probeflächen (PF)

Die Auswahl der Probeflächen (PF) richtete sich in erster Linie nach dem Vorkommen der untersuchten Art. So konnten bereits im Jahr 2000 auf allen drei PF Warzenbeißer festgestellt werden. Des weiteren sollten die Flächen isoliert, aber nicht allzu weit entfernt voneinander liegen (vgl. Abb. 1). Alle drei durch Kiefernforst voneinander getrennten PF liegen seit 1991 brach und lassen sich pflanzensoziologisch den Sandrasen (Corynephorion canescentis, Sileno conicae-Cerastion semidecandri) bzw. Ruderalgesellschaften (Artemisietea vulgaris) zuordnen.

Sind die PF 2 und 3 etwa 80 m voneinander entfernt, so liegt PF 1 in einem Abstand von etwa 500 m zu den beiden anderen Untersuchungsflächen.

Die knapp 1 ha große PF 1 ist allseits von Kiefernforst umgeben, lediglich nach Norden schließt sich eine Rainfarn-Hochstaudenflur an. Probefläche 2 ist ähnlich groß und wird von einer knapp 3 m breiten, kaum befahrenen Asphaltstraße durchquert (s. Abb. 2). Im Westen wird die PF von einer Schafkoppel, im Norden und Osten von einer Pferdeweide und im Süden von Kiefernforst begrenzt. Probefläche 3 ist mit über 10 ha die größte Untersuchungsfläche. Die westliche und nördliche Begrenzung stellen Kiefernforsten dar. Östlich schließt eine Ackerfläche und südlich der Ort Dellien an. Besonders im Südteil der PF 3 ist eine beginnende Verbuschung durch aufkommende Birken und Kiefern zu beobachten (s. Abb. 3).

4.2 Rastersystem und Erfassung der Heuschrecken

Auf PF 1 wurde ein 10 x 10-m-Raster mit Holzlatten abgesteckt. Die Holzlatten wurden in Nord-Süd-Richtung mit Nummern und in Ost-West-Richtung mit Buchstaben gekennzeichnet, so dass ein schachbrettartiges Koordinatensystem entstand. Die größeren PF 2 und 3 wurden mit einem 20 x 20-m-Raster überzogen, um den Bearbeitungsaufwand zu reduzieren. Zum Vergleich der Wanderstrecken der Tiere wurden die 20 x 20 m-Raster in vier Quadranten (NW, NO, SW und SO) unterteilt (vgl. Abb. 2).

Die Erfassung und Markierung der Imagines auf den PF erfolgte durch schleifenförmiges Abgehen der Raster in einem Abstand von 1 bis 1,5 m. Gefundene Tiere wurden gefangen und markiert. Aufgrund der Größe von

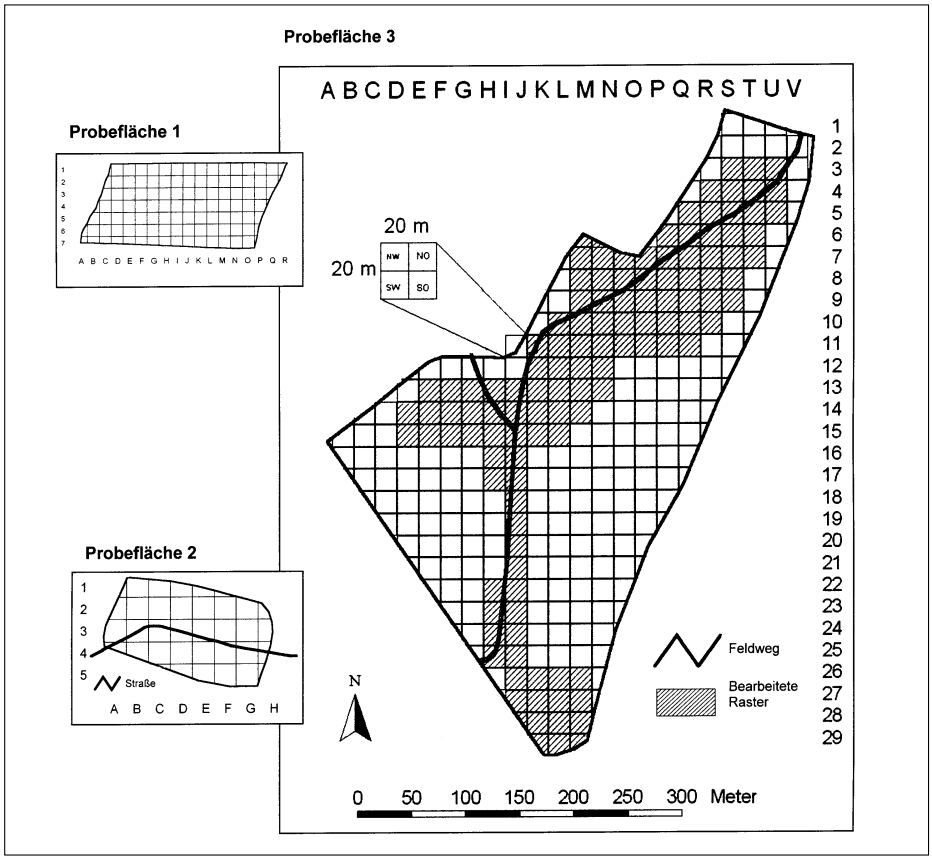


Abb. 2: Probeflächen 1, 2 und 3 mit Rasternetz.

Abb. 3: Aufkommender Birken- und Kiefernjungwuchs auf Probefläche 3.

PF 3 wurden stark verbuschte und dichte bzw. hochwüchsige Bereiche von der Bearbeitung ausgeschlossen, da eine Besiedelung durch den Warzenbeißer unwahrscheinlich erschien und der Zeitaufwand zu hoch geworden wäre. Aus Abb. 2 wird die Lage der bearbeiteten Raster (rund 4 ha) auf PF 3 ersichtlich. Die PF 1 und 2 wurden komplett bearbeitet.

Mit zunehmender Vegetationshöhe und -dichte sinkt die Erfassbarkeit des Warzenbeißers, da die Fluchtsprünge der Tiere durch die verminderte Sicht nicht mehr wahrgenommen werden können. In dichten Strukturen wurde daher verstärkt auf stridulierende Tiere geachtet.

4.3 Erfassungszeitraum

Die Untersuchung fand im Sommer 2001 zwischen Juli und September statt. Auf den einzelnen PF fanden insgesamt 14 (PF 1), elf (PF 2) bzw. zwölf Begehungen (PF 3) statt. Auf PF 1 begannen die Markierungen am 10. Juli, auf PF 2 am 12. Juli. Die ersten Markierungen auf der großen PF 3 erfolgten am 19. Juli. Der letzte Begehungsdurchgang fand am 14. September (PF 3) statt. Eine komplette Begehung der PF 3 dauerte zwei Tage. Die PF 1 und 2 konnten jeweils an einem Tag bearbeitet werden. Der minimale Zeitraum zwischen zwei Begehungen auf einer Fläche betrug demnach vier Tage. Durch ungünstige Witterung verschob sich dieser Turnus teilweise.

4.4 Markierungen

Zur Erfassung der Mobilität von *Decticus verrucivorus* wurden die Tiere mit Lackmalstiften (edding 751) und Revell-Modellbaufarbe individuell markiert. Das verwendete Codierungssystem, welches ausführlich in BUCHWEITZ & WALTER (1992) beschrieben wird, hat sich schon bei verschiedenen Untersuchungen bewährt (z.B. BUCHWEITZ 1992, FARTMANN 1997, WALTER 1994) und soll hier nur kurz vorgestellt werden: Das Halsschild wurde mit acht Punkten markiert, wobei eine Markierungsfarbe und eine Füllfarbe (zur Identifizierung bei Punktverlusten) verwendet wurde (vgl. Abb. 4). Durch seine Größe ist der Warzenbeißer für derartige Markierungen gut geeignet.

Pro Markierungsfarbe konnten 154 Tiere individuell registriert werden. Danach wurde die Markierungsfarbe gewechselt. 14 Farbkombinationen kamen auf diese Weise zustande. Neben der Füllfarbe diente als weiterer Anhaltspunkt zur Ermittlung der Identität bei Punktverlusten die Notierung der Färbung des Tieres und mögliche Verletzungen, etwa Beinverluste.

Für jedes markierte Tier wurden die Koordinaten des Fundortrasters und der Fundort-Quadrant (PF 2 und 3) protokolliert. Die Berechnung der Wanderstrecke erfolgte anhand der kürzesten Entfernung zwischen den Mittelpunkten der Fundortraster bzw. -quadranten. Die kleinste messbare Entfernung betrug auf allen Flächen somit 10 m.

5 Ergebnisse

5.1 Fangzahlen

Insgesamt wurden 1 975 Tiere individuell markiert (vgl. Abb. 5). Aufgrund der geringen Anzahl an Tieren auf PF 2 werden nur Einzelergebnisse ausgewertet und keine statistischen Analysen durchgeführt.

Die Wiederfangquote (Quotient aus der Anzahl der mindestens einmal wiedergefangenen Tiere und der Gesamtzahl aller markierten Tiere) lag bei 84 (PF 1) bzw. 54 % (PF 3). Auf beiden Flächen wurden mehr Weibchen als Männchen gefangen. Der Weibchenanteil lag auf PF 1 bei 61 % und auf PF 3 bei 66 %. Ist auf PF 1 schon Ende Juli der Großteil der Tiere (über 400) markiert, so wird auf PF 3 diese „Sättigung“ erst Ende August/Anfang September erreicht (vgl. Abb. 6). Die höchste Fangzahl wurde am 17. Juli auf PF 1 mit 170 Tieren erzielt (vgl. Abb. 7). Eine letzte Zählung fand am

Abb. 4: Markiertes Warzenbeißer-Weibchen.

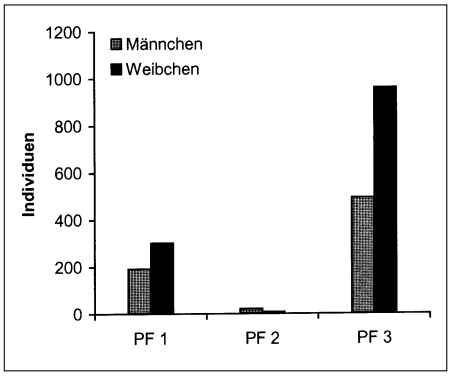


Abb. 5: Anzahl der markierten Warzenbeißer auf den drei Probeflächen (PF).

Abb. 6: Summenkurven der markierten Tiere auf Probefläche (PF) 1 und 3.

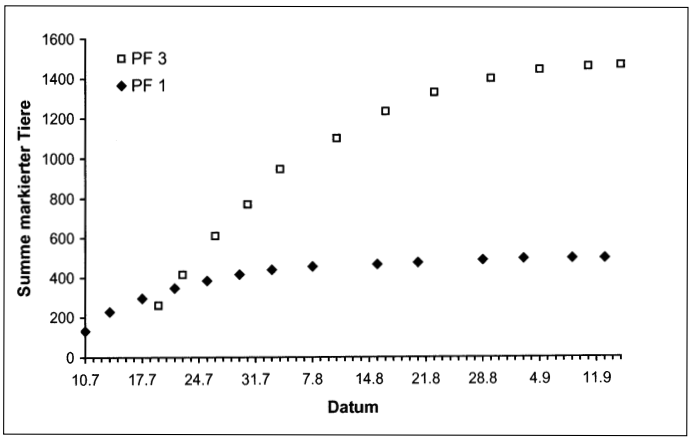
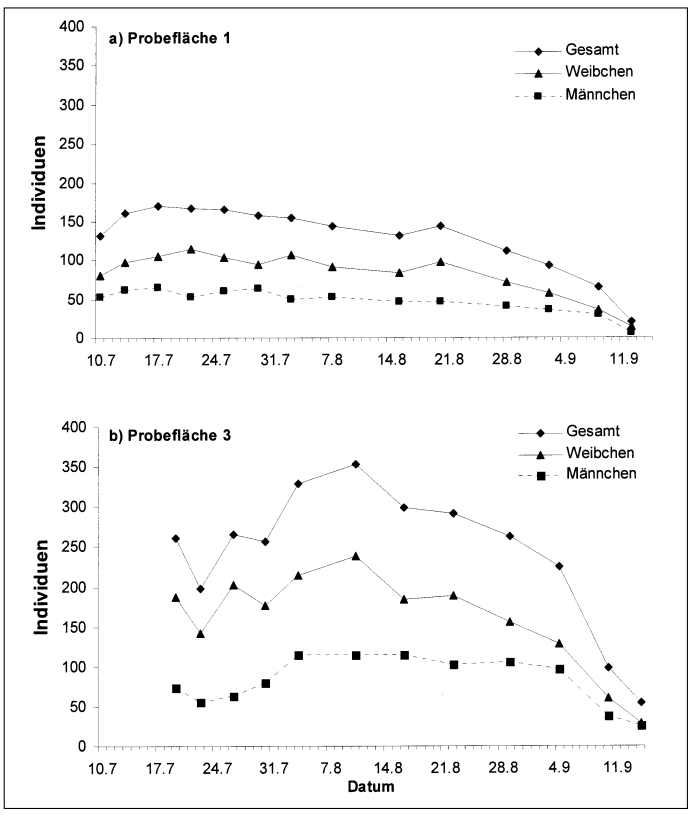


Abb. 7: Fangzahlen oder Beobachtungen je Begehung auf Probefläche 1 und 3.



12. September statt, bei der nur noch 20 Tiere registriert wurden. Auf PF 3 wurde am 10. August mit 353 Tieren die maximale Fangzahl erreicht (vgl. Abb. 7). Bei der letzten Begehung am 14. September konnten noch 54 Tiere erfasst werden. Auf beiden PF ist ab Ende August ein deutlicher Abfall der Fangzahlen festzustellen.

Während der insgesamt 14 Begehungen der PF 1 wurden die meisten Tiere zweimal und häufiger gefangen, während auf PF 3 bei insgesamt zwölf Begehungen die Tiere zumeist gar nicht oder nur einmal wiedergefangen wurden (vgl. Abb. 8).

Zwei Weibchen konnten auf PF 1 jeweils zehnmal wiedergefangen werden. Auf PF 3 lag das Maximum bei sieben Wiederfängen von je zwei Weibchen. Weibchen wurden auf PF 1 häufiger wiedergefangen als Männchen, während dieses Verhältnis auf PF 3 etwa gleich war.

5.2 Mobilitätsparameter

Beobachtete Gesamtwanderstrecken

Sowohl auf PF 1 als auch PF 3 legten die meisten Tiere Gesamtwanderstrecken zwischen 20 und 40 m zurück (Abb. 9). Insbesondere auf PF 1 sind die Gesamtwanderstrecken der Männchen deutlich geringer als die der Weibchen. Wanderten knapp 50 % der Männchen weniger als 40 m weit, so werden die Wanderstrecken > 120 m von Weibchen dominiert. Die maximale Distanz auf PF 1 lag bei 281 m und wurde von einem Weibchen zurückgelegt. Die maximale Wanderstrecke eines Männchens betrug 163 m.

PF 3 fällt durch einen hohen Anteil an Tieren mit Wanderstrecken ≥ 200 m auf. Etwa 5 % der Männchen und 6 % der Weibchen legten Distanzen von 200 m und mehr zurück. Auf PF 1 macht diese Gruppe nur einen Anteil von < 1 % aus.

Maximale Gesamtwanderstrecken legten Weibchen mit 1 098 m, 746 m und 508 m zurück. Vier Männchen wanderten weiter als 400 m, wobei das Maximum bei 481 m lag. Wanderungen zwischen den PF konnten nicht nachgewiesen werden.

Aktivitätsradius

Der mittlere Aktivitätsradius ist das arithmetische Mittel aus allen Strecken zwischen Markierungspunkt und den Wiederfundpunkten (KÖHLER 1999). Er wurde für alle

Tiere mit mindestens vier Wiederfundpunkten berechnet (vgl. KÖHLER 1999, SAMIETZ & BERGER 1997).

Über 90 % der Tiere auf PF 1 haben einen mittleren Aktivitätsradius < 40 m (Median: 21 m), während auf PF 3 dieser Anteil nur knapp 50 % ausmacht (Median: 33 m; Abb. 10). Für 30 % der Tiere auf PF 3 liegt der Aktivitätsradius bei 60 m und mehr; diese Gruppe macht auf PF 1 nur 5 % aus.

Aktionsdistanz

Die Aktionsdistanz ist die Entfernung zwischen den am weitesten voneinander entfernt liegenden Fundpunkten eines Individuums (KÖHLER 1999). Sie wurde für alle Tiere mit mehr als fünf Wiederfundpunkten berechnet. Auf PF 1 konnte für die Männchen ein Median von 42 m (n = 17) und für die Weibchen ein Median von 41,5 m (n = 37) ermittelt werden.

Auf PF 3 erfüllten nur vier Tiere das gewünschte Kriterium von mehr als fünf Wiederfundpunkten: Bei zwei Tieren lag die Aktionsdistanz bei 103 m, für die beiden weiteren bei 71 bzw. 32 m.

Abb. 8: Prozentualer Anteil der Wiederfänge auf Probefläche 1 und 3.

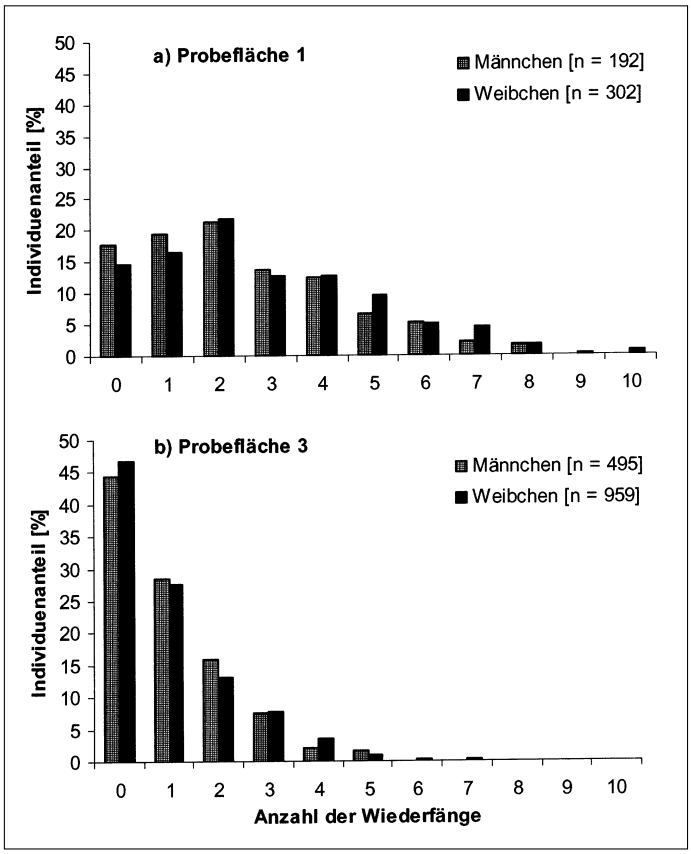
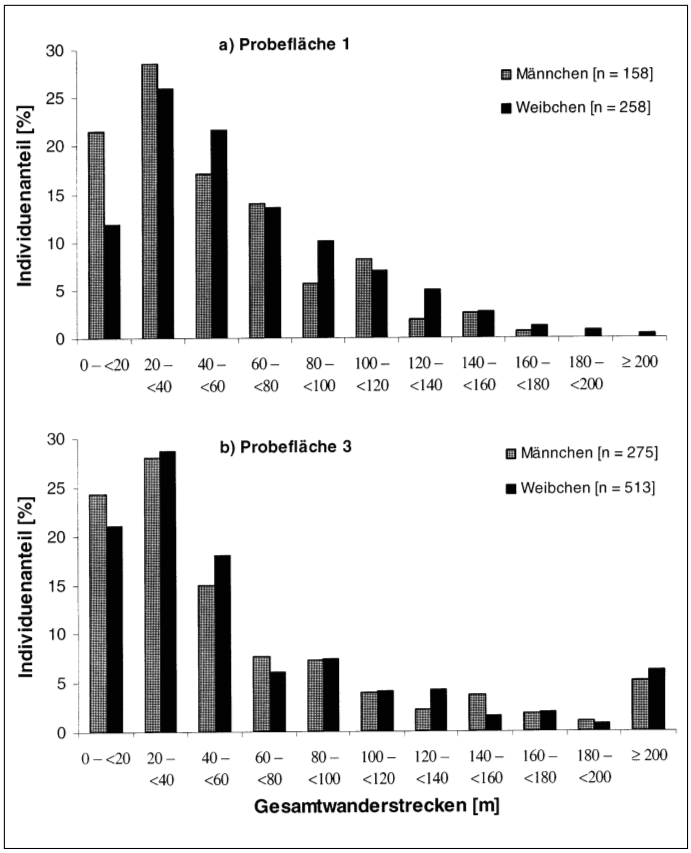


Abb. 9: Prozentualer Anteil der Gesamtwanderstrecken auf Probefläche 1 und 3.



Gesamtwanderstrecke in Abhängigkeit von der Wiederfanganzahl

Vergleicht man die Beziehung zwischen der zurückgelegten Gesamtwanderstrecke eines Tieres mit der Anzahl der Wiederfänge (Abb. 11), so zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den PF. Zum einen streuen die Werte auf PF 3 stärker, zum anderen liegen alle Mediane der PF 1 unterhalb denen der PF 3. Deutlich wird der Unterschied bei der Betrachtung der Entfernungsmediane bei zwei Wiederfängen. Die Stichprobenzahl ist mit 107 Tieren auf PF 1 und mit 106 Tieren auf PF 3 nahezu identisch, doch der Median ist auf PF 3 fast doppelt so hoch. Für eine Darstellung der Wanderstrecke mit mehr als fünf Wiederfängen war die Stichprobenzahl auf PF 3 zu klein (vgl. Abb. 8).

Eine Beziehung zwischen zurückgelegter Einzelwanderstrecke und der Zeit, die zwischen zwei Wiederfunden lag, war nicht zu erkennen. Es existiert ein statistisch signifikanter, aber nur sehr schwacher Zusammenhang (Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman, $r_s = 0{,}18$, $p < 0{,}05$).

Die größte Einzelwanderstrecke von 110 m wurde von einem Weibchen in elf Tagen zurückgelegt. Der Großteil der Tiere wurde nach drei bis 20 Tagen wiedergefangen und legte dabei vorwiegend Strecken < 50 m zurück.

5.3 Beinautotomierungen (Hinterbeinverluste)

Aufgrund der großen Anzahl markierter Tiere und der hohen Wiederfangquote können auch Angaben zu Teilgruppen der Population ausgewertet werden. Während der Untersuchung wurden auf PF 1 und 3 insgesamt 133 Tiere gefunden, die ein Hinterbein vor der Erstmarkierung verloren hatten. Das entspricht einem Anteil von 6,7 %. Von diesen Tieren konnten 69 mindestens einmal wiedergefangen werden. Die Mediane der Gesamtwanderstrecken lagen bei den Tieren mit Hinterbeinverlusten bei 30 m und bei der Gesamtheit aller wiedergefangenen Tiere bei 41 m (bei durchschnittlich etwa gleicher Wiederfangzahl; Abb. 12).

Über 30 % der Tiere mit Hinterbein-Autotomierungen legten Strecken < 20 m zurück. Gut 4 % sind ≥ 100 m gewandert. Im Vergleich dazu sind 20 % aller markierten und wiedergefundenen Tiere Strecken < 20 m gewandert, und knapp 18 % legten Strecken von 100 m und mehr zurück.

Ein Vergleich der individuellen Wanderleistung vor und nach einem Hinterbeinverlust war nicht möglich, da hierfür sowohl vor

als auch nach der Beinautotomierung mehrere Beobachtungen hätten vorliegen müssen, was nicht der Fall war. Hinterbeinverluste aufgrund der Markierungen konnten nicht festgestellt werden.

5.4 Barrieren

Sowohl innerhalb der PF (Feldweg: PF 3; Straße: PF 2) als auch zwischen den Untersuchungsflächen (Kiefernforst) sind mehrere potenzielle Barrieren vorhanden. Ihr Einfluss auf die Mobilität des Warzenbeißers soll hier vorgestellt werden. Der Schwerpunkt der Untersuchung auf PF 2 galt dem Einfluss der Asphaltstraße als mögliche Wanderbarriere für den Warzenbeißer. PF 2 weist im Vergleich zu den anderen PF dichtere Strukturen auf, was die Erfassbarkeit der Tiere erschwerte. Am leichtesten waren stridulierende Männchen bei gutem Wetter zu finden.

Auf PF 2 wurden 20 Männchen und sieben Weibchen markiert. Von den 27 Tieren sind bei neun durchgeführten Begehungen elf Männchen und zwei Weibchen mindestens einmal wiedergefangen worden. Für die Asphaltstraße, die die PF durchquert, wurden fünf Überquerungsnachweise erbracht. Ein Männchen überquerte die Straße insgesamt dreimal. Innerhalb von drei Stunden wurde das Männchen fünfmal wiedergefunden und hat dabei eine Strecke von mindestens 108 m zurückgelegt.

Jeweils eine Überquerung konnte für ein Weibchen und ein weiteres Männchen nachgewiesen werden.

Auf PF 3 gab es 283 Tiere, die aufgrund ihrer zurückgelegten Wanderstrecke vom Markierungspunkt aus die Möglichkeit hatten, den Feldweg zu überqueren. 93 Überquerungsnachweise liegen für diese Tiere vor, was einem prozentualen Anteil von knapp 33 % entspricht.

6 Diskussion

6.1 Fangzahlen

Je höher die Wiederfangquote, desto größer ist auch die Aussagekraft der Ergebnisse. Im Vergleich mit anderen Fang-Wiederfang-Untersuchungen sind Wiederfangquoten von 54 bis 84 % als sehr hoch anzusehen. So ergaben Untersuchungen mit gleicher Markierungsmethode beispielsweise bei der Rotflügeligen Schnarrschrecke *Psophus stridulus* eine Wiederfangquote von 60 bis 70 % (BUCHWEITZ 1992), bei der Westlichen Beißschrecke *Platycleis albopunctata* 45 % (WALTER 1994) und bei der Zweifarbigen Beißschrecke *Metrioptera bicolor* 29 % (FARTMANN 1997). Gründe für diese hohen Wiederfangraten liegen in der Bearbeitungsintensität (bis zu 14 Begehungen), der leichteren Erfassbarkeit durch die Größe der Tiere und der niedrigen Abwanderungsrate aufgrund der effektiven Ausbreitungsbarrieren. Außerdem kann eine geringe Sterblichkeit angenommen werden (vgl. SCHUHMACHER 2002), was die Wahrscheinlichkeit des Wiederfundes über einen längeren Zeitraum erhöht. Weibchen wurden etwas häufiger wiedergefangen als Männchen. Während Weibchen aufgrund ihrer Größe leichter wiedergefangen werden, fallen Männchen stärker durch ihren Gesang auf. Ein signifikanter Zusammenhang zwischen den Fangzahlen der männlichen Tiere und der Temperatur bzw. der Sonnenscheindauer als Maß für die Gesangsaktivität war allerdings nicht festzustellen, was vermutlich auf die Rasterbegehungsmethode zurückzuführen ist. Aufspringende Tiere waren besonders in den niedrig bewachsenen Rastern leicht erfassbar. In dichteren Strukturen wurde verstärkt auf stridulierende Tiere geachtet. Deren Anzahl war aber gering und fiel daher bei der Gesamtfangzahl nicht ins Gewicht.

Die deutlich verschiedenen Wiederfangquoten auf den PF 1 (84 %) und 3 (54 %) lassen sich hauptsächlich auf die unterschiedliche Bearbeitungsintensität zurückführen. Das 10 x 10 m-Raster-System auf PF 1 erlaubte eine höhere Erfassungswahrscheinlichkeit, da die Raster komplett zu überblicken waren und aufspringende Tiere so auf der gesamten Rasterfläche wahrgenommen werden konnten. Flüchtende Tiere wurden so leichter erfasst. Die unterschiedliche Anzahl der Begehungen (insgesamt 14 Begehungen der PF 1 im Vergleich zu 12 auf PF 3) hat sich mit großer Wahrscheinlichkeit ebenfalls auf die Wiederfangquote ausgewirkt.

Abgesehen von PF 2 lag das Verhältnis von Weibchen zu Männchen bei etwa 1,5 : 1

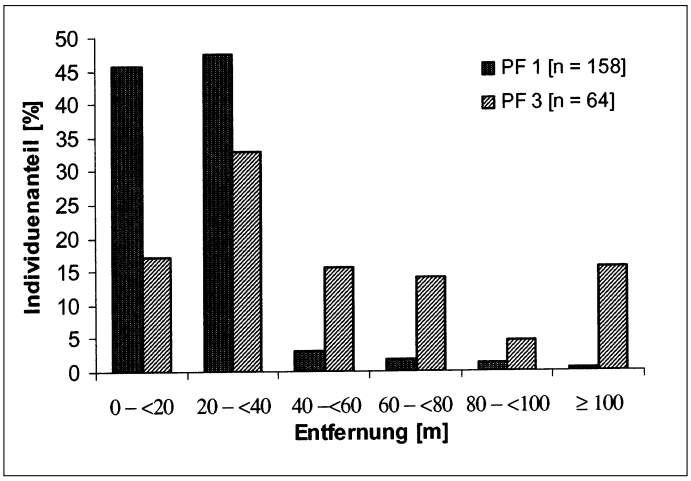


Abb. 10: Mittlere Aktivitätsradien auf Probefläche (PF) 1 und 3.

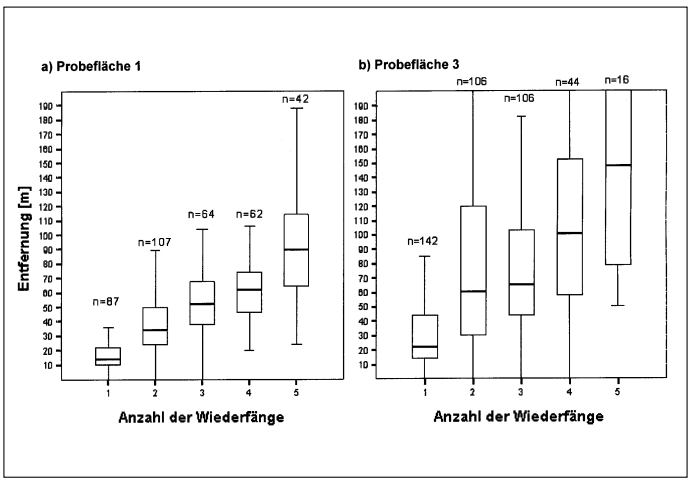


Abb. 11: Abhängigkeit der Gesamtwanderstrecke von der Anzahl der Wiederfänge auf Probefläche 1 und 3 (die Ausreißer sind nicht dargestellt).

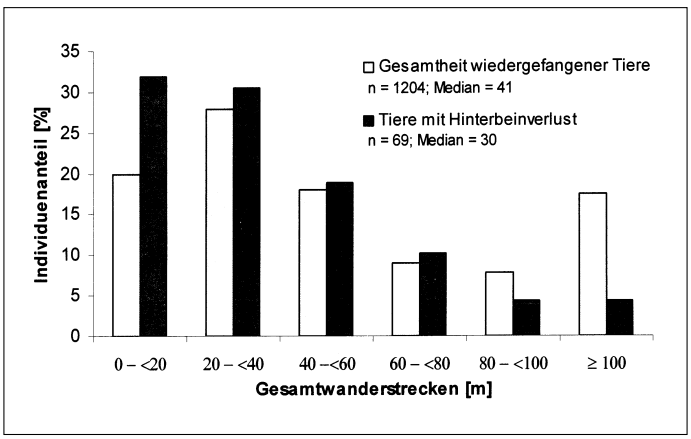


Abb. 12: Gesamtwanderstrecke der Tiere mit Hinterbein-Autotomierungen im Vergleich zu allen wiedergefundenen Tieren.

(vgl. Abb. 5). WEIDEMANN et al. (1990) wiesen auf wesentlich kleinerer statistischer Grundlage ein Verhältnis von 1 : 1 nach.

Die schlechtere Erfassbarkeit der Tiere auf PF 3, die schon im Hinblick auf die Wiederfangquote angesprochen wurde, zeigt sich auch in den Summenkurven markierter Tiere (Abb. 6). So ist auf PF 3 während der ersten fünf Begehungen ein nahezu linearer Anstieg der Zahl markierter Tiere zu beobachten. Da seit Markierungsbeginn kaum noch Larven gefunden wurden und der letzte Larvenfund am 24. Juli festgestellt wurde, kann davon ausgegangen werden, dass die Anzahl der Imagines nicht mehr phänologisch bedingt zugenommen hat. Erst Ende August geht die Zahl der noch unmarkierten Tiere zurück, was allerdings nicht darauf zurückgeführt werden darf, dass zu diesem Zeitpunkt nahezu alle Tiere markiert sind (was auf PF 1 schon wesentlich früher der Fall ist), sondern dass die Population jahreszeitlich bedingt rückläufig ist.

6.2 Mobilität

Bislang liegen Mobilitätsparameter für adulte Heuschrecken von 21 mitteleuropäischen Arten vor (INGRISCH & KÖHLER 1998a). Es zeigt sich für die untersuchten Populationen, dass die meisten Individuen nur Aktionsdistanzen < 40 m, vielfach nur < 20 m zurücklegen (KÖHLER 1999). Mit einem Medianwert für die Aktionsdistanz von 41 m liegt der Warzenbeißer im Vergleich zu anderen Arten an der Spitze. HJERMAN & IMS (1996) stellten vergleichbare Werte (37 m) für den Warzenbeißer fest, die allerdings auf indirekten Beobachtungen über das Verhören singender Männchen auf isolierten Habitatinseln basieren. Bei ihrer Untersuchung konnten sie für zwei Tiere maximale Wanderstrecken von zirka 250 m belegen.

KÖHLER (1999) wies für den Heidegrashüpfer *Stenobothrus lineatus* eine hoch signifikante Korrelation zwischen der Aktionsdistanz und der Habitatflächengröße nach. In der vorliegenden Arbeit kann dieser Zusammenhang für die Gesamtwanderstrecke (Abb. 9) und den mittleren Aktivitätsradius des Warzenbeißers bestätigt werden (Abb. 10). Die höhere Mobilität des Warzenbeißers auf der großen PF 3 hängt ursächlich mit dem größeren Angebot an Strukturen zusammen, die eine Fortbewegung erlauben. Auf der kleineren PF 1 wird die Ausbreitung von *Decticus verrucivorus* durch zu dichte Raumstrukturen gehemmt. Somit sind auch für die Aktionsdistanz deutlich höhere Werte auf PF 3 im Vergleich zu PF 1 zu erwarten. Dieses wird auch durch die große Aktionsdistanz der vier Tiere angedeutet, die mehr als fünfmal wiedergefangen wurden. Die Ergebnisse zeigen, wie wichtig die Angabe der Habitatflächengröße bei Mobilitätsuntersuchungen ist, da ohne einen solchen Vergleich das Mobilitätspotenzial einer Population stark unterschätzt werden kann.

Studien zur Langzeitmobilität deuten darauf hin, dass jede Population einen Anteil an potenziell weit wandernden Individuen enthält, der aber immer nur wenige Prozent der Gesamtpopulation ausmacht und in dem Männchen dominieren (KÖHLER 1999). Es ist noch nicht hinlänglich bewiesen, dass es sich dabei auch um die aktiveren, mobileren Tiere handelt. KÖHLER (1999) stellt allerdings eine in allen Parametern höhere Beweglichkeit der männlichen gegenüber den weiblichen Heuschrecken fest und führt dieses in erster Linie auf die aktivere Partnersuche der Männchen zurück.

Der Warzenbeißer stellt – wie die eigenen Untersuchungen zeigen – diesbezüglich offensichtlich eine Ausnahme dar. Für alle Parameter konnte eine gleiche, wenn nicht gar höhere Mobilität bei weiblichen Tieren nachgewiesen werden. Sowohl die maximal beobachteten Wanderstrecken auf PF 1 (281 m) und 3 (1 098 m) als auch die maximalen Aktionsdistanzen wurden von Weibchen zurückgelegt. Ob und inwieweit dieses Verhalten die Partnersuche erleichtert oder andere Ursachen hat, ist unklar.

Das Wanderverhalten von *Decticus verrucivorus* scheint nach TIENSTRA (1994) teilweise genetisch festgelegt. Ein Teil der Männchen verfolgt dabei eine „safe reproductive strategy“ und bleibt in einem begrenzten Areal. Andere erreichen durch ihre Wanderungen neue Habitate und können den dortigen Genpool auffrischen, allerdings auf Kosten einer geringeren Überlebenswahrscheinlichkeit. Auf die Mobilität der Weibchen wird in der Untersuchung von TIENSTRA (1994) nicht eingegangen. Eine Neubesiedelung von Flächen kann aber nur durch begattete Weibchen erfolgen (vgl. BUCHWEITZ 1992).

Die maximal beobachtete Wanderstrecke in kürzester Zeit lag bei über 100 m in wenigen Stunden auf PF 2. Wanderstrecken von 30 bis 80 m an einem Morgen konnte TIENSTRA (1994) für Männchen feststellen. INGRISCH & KÖHLER (1998a) geben an, dass sich der Warzenbeißer schwerfällig am Boden bewegt. TIENSTRA (1994) hingegen stellt gerade die an das Bodenleben angepasste Gestalt des Warzenbeißers heraus. Auch die vorliegende Untersuchung bestätigt eine hohe Beweglichkeit am Boden. Im Gegensatz dazu ist die Kletterfähigkeit beim Warzenbeißer eingeschränkt.

Die genannten Wanderstrecken geben die kürzeste Entfernung zwischen den Fundpunkten an. Die reale Wanderstrecke wird deutlich darüber liegen. Die Relation der ermittelten Zahlen zu realen Werten ist sehr unterschiedlich. Generell kommt es bei linearen Mobilitätsparametern zu einer Unter- und bei flächenbezogenen Mobilitätskennwerten zu einer Überschätzung der realen Werte. Die höchste Erwartungstreue wird sowohl für den Aktivitätsradius als auch für die Aktionsdistanz angegeben (SAMIETZ & BERGER 1997).

Eine bestimmte Struktur, Form und Anordnung von Habitaten kann die Mobilität von Heuschrecken kanalisieren. Auf den Lebensraum Feldweg einerseits und dessen Barrierewirkung für bestimmte Arthropodengruppen andererseits gehen MADER et al. (1988) ein. Verbundmechanismen bei Heuschrecken sind erst wenig erforscht, ebenso die Barrierewirkung natürlicher und anthropogener Hindernisse (BRUCKHAUS & DETZEL 1997).

Für den Warzenbeißer scheint der Feldweg keine Barriere darzustellen. Inwieweit ihm eine kanalisierende Funktion zugesprochen werden kann, ist schwierig zu beurteilen, da die untersuchten Raster und bevorzugten Strukturen größtenteils entlang des Feldweges vorkamen. Die 3 m breite Asphaltstraße der PF 2 verhindert einen Austausch der Tiere zwar nicht, ob und in welchem Ausmaß die Ausbreitung der Tiere eingeschränkt wird, lässt sich aus den wenigen Überquerungen und der insgesamt geringen Individuenzahl auf dieser PF nicht ableiten.

Da keine Probeflächenwechsel festgestellt werden konnten, kann davon ausgegangen werden, dass der Kiefernforst eine sehr wirksame Ausbreitungsbarriere für den Warzenbeißer darstellt.

6.3 Hinterbeinverluste

Hinterbeinverluste sind bei Heuschrecken häufig zu beobachten, über deren Einfluss auf die Mobilität der Tiere ist jedoch kaum etwas bekannt. Der Anteil der Tiere mit Hinterbein-Autotomierungen ist mit 6,7 % deutlich niedriger als der ermittelte Anteil bei einer Untersuchung von CHERRILL & BROWN (1990b), bei der 13 % der Imagines Hinterbeinverluste hatten. Die Hinterbein-Autotomierungen haben offensichtlich einen leicht negativen Einfluss auf die Mobilität, der sich beim Vergleich der Mediane der Gesamtwanderstrecken zeigt (vgl. Abb. 12). Allerdings wurden Gesamtwanderstrecken > 100 m auch von Tieren mit nur einem Hinterbein erreicht. Unterschiede im individuellen Sprungverhalten konnten optisch nicht festgestellt werden. Die Wanderung am Boden war allerdings verlangsamt.

Da fehlende Hinterbeine keine Auswirkungen auf die Gesangsaktivität der Tiere haben, kann davon ausgegangen werden, dass die Paarungswahrscheinlichkeit nicht geringer ist als bei gesunden Tieren. Darüber, ob der Hinterbeinverlust die Lebensdauer beeinflusst, kann nur spekuliert werden. Vermutlich fallen die Tiere eher Feinden zum Opfer, da ihr Fluchtverhalten beeinträchtigt ist (s.o.).

6.4 Fazit und Folgerungen für Pflegemaßnahmen

Das Mobilitätspotential einer Heuschreckenart bildet die Grundlage für die Nutzung des Habitats, den Individuenaustausch zwischen Populationen sowie die Besiedlung neuer Lebensräume und ist diesbezüglich eine Strategie des Überlebens, welche Aussterbevorgängen entgegenwirkt (KÖHLER 1999). Die bisherigen Angaben zur Mobilität des Warzenbeißers sind sehr vage. DETZEL (1998) beschreibt die Mobilität des Warzenbeißers als vergleichsweise gering. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen das Gegenteil. Auch wenn kein Austausch zwischen den PF festgestellt werden konnte, so ist die Mobilität der Art doch als vergleichsweise hoch einzuschätzen. Aktionsdistanzen von über 40 m und ein Individuenanteil von fast 18 %, der an den Gesamtwanderstre-

cken > 100 m beteiligt war, belegen die Mobilität der Tiere. Besonders die hohe Mobilität der Weibchen und damit das Neubesiedelungspotenzial ist im Vergleich zu anderen Arten beachtlich (vgl. INGRISCH & KÖHLER 1998).

KÖHLER (1999) betont die Abhängigkeit der Überlebenswahrscheinlichkeit von der Qualität (Eignung) und Größe des jeweiligen Habitats. Dieser Zusammenhang wird im Vergleich der nahezu gleich großen PF 1 und 2 deutlich. Die Habitateignung für den Warzenbeißer ist in weiten Teilen der PF 2 nicht gegeben, und die kleine Population wird auf Dauer nicht ohne Einwanderer überleben können, wenngleich in der Literatur häufiger Angaben zu sehr kleinen Populationen des Warzenbeißers zu finden sind (z.B. BUCHWEITZ 1992, FARTMANN 1997, WOLF-DA SILVA 1988). Auch DETZEL (1998) nennt Fundorte von nur 100 m², auf denen über mehrere Jahre wenige Tiere nachgewiesen werden konnten, ergänzt aber auch, dass ein längerfristiges Überleben nicht angenommen werden kann. HJERMANN & IMS (1996) leiten aus ihren Untersuchungen ab, dass Populationen auf Flächen < 1 000 m² Größe ohne Immigration nicht lange überdauern können. BRUCKHAUS & DETZEL (1997) geben für große räuberische Arten (wie den Warzenbeißer) aus ernährungsbiologischen Gründen ein Auftreten in geringeren Dichten an, wodurch nicht automatisch eine Populationsgefährdung zum Ausdruck kommt. Im Hinblick auf diese Beurteilung scheinen die Populationen auf den PF 1 und 3 groß genug, um längerfristig zu überdauern.

Das Wanderverhalten ist von niedrigwüchsigen, lückigen Strukturen abhängig, die ein Laufen am Boden ermöglichen (vgl. FARTMANN 1997, SCHUHMACHER 2002). Somit stellt der Warzenbeißer hohe strukturelle Ansprüche an potenzielle Wanderkorridore. Diese müssen weitestgehend mit Strukturen ausgestattet sein, wie sie auch die Larval- und Imaginalhabitate aufweisen (vgl. CHERRILL & BROWN 1990a, SCHUHMACHER 2002). Feldwege, lückig bewachsene Straßensäume und Ackerränder könnten eine Vernetzung geeigneter Lebensräume gewährleisten.

Sukzession und Aufforstung gehören zu den am häufigsten genannten Ursachen für die Gefährdung von Heuschreckenarten (FARTMANN 1997, FARTMANN & MATTES 1997, MAAS et al. 2002, OPPERMANN 1987, OPPERMANN et al. 1987). Vielfach leben Heuschrecken auf Grenzertrags- bzw. Sonderstandorten in reliktären Populationen. Da sich eine Bewirtschaftung dieser Flächen immer weniger lohnt, ist hier eine zunehmende Tendenz zur Verbrachung, Verbuschung oder auch gezielten Aufforstung festzustellen (MAAS et al. 2002). Diese Beobachtungen treffen auch auf die PF zu, auf denen großflächig Hochstauden dominieren und teilweise eine beginnende Verbuschung festzustellen ist (PF 3).

Eine mosaikartige Anordnung von offenen Bodenstellen und Vegetationsstrukturen, die Schutz vor Räubern bieten, scheint optimal für Larven und Imagines zu sein. KINDVALL (1996) zeigte an einer Population der Zweifarbigen Beißschrecke *Metrioptera bicolor*, dass eine erhöhte Habitatheterogenität die Dichte-Schwankungen vermindert und das Aussterberisiko reduziert. Der Erhalt dieses Mosaiks wird in Südengland durch Rinderbeweidung im Frühjahr und Herbst erreicht (CHERRILL & BROWN 1990b). Eine Beweidung ist einer Mahd vorzuziehen, da die Mahd zu direkten Verlusten bei so großen Arten wie *Decticus verrucivorus* führen kann (CLASSEN et al. 1993) bzw. die verbliebenen Tiere keine Versteckmöglichkeiten mehr haben und dadurch eine leichte Beute z.B. für Vögel sind (HÜTTCHE 1994, RICHARDS & WALOFF 1954). Ein weiterer Vorzug der Beweidung ist die Schaffung offener Bodenstellen durch Tritt, die als Eiablagestellen von zentraler Bedeutung sind (vgl. SCHUHMACHER 2002). Die Trittbelastung nimmt dabei von Schafen und Ziegen über Rinder bis zu Pferden zu (GERKEN & MEYER 1994). Nach Möglichkeit ist die Beweidung so zu steuern, dass die dichteren Vegetationsbestände intensiver beweidet werden. Die Beweidung sollte vor dem Schlupf der Larven oder ab September erfolgen, zu einem Zeitpunkt also, an dem die Populationsentwicklung rückläufig ist. Auf eine Koppelschafhaltung sollte verzichtet werden, da diese zu einförmig kurzrasigen Beständen führt und besonders von Laubheuschrecken benötigte Habitatstrukturen verloren gehen (FARTMANN & MATTES 1997).

Dank

Für Anmerkungen zum Manuskript gilt unser Dank K. ARNOLD (Münster).

Literatur

AMLER, K., BAHL, A., HENLE, K., KAULE, G., POSCHLOD, P., SETTELE, J. (1999): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. Ulmer, Stuttgart.

BRUCKHAUS, A., DETZEL, P. (1997): Erfassung und Bewertung von Heuschrecken-Populationen – ein Beitrag zur Objektivierung des Instruments der Roten Listen. Naturschutz und Landschaftsplanung 29, (5), 138-145.

BUCHWEITZ, M. (1992): Zur Ökologie der Rotflügeligen Schnarrschrecke (*Psophus stridulus* L. 1758) unter besonderer Berücksichtigung der Mobilität, Populationsstruktur und Habitatwahl. Unveröff. Dipl.-Arb., Hohenheim.

–, WALTER, R. (1992): Individualmarkierung bei Heuschrecken – ein Erfahrungsbericht. Articulata 7, 55-61.

CHERRILL, A.J., BROWN, V.K. (1990a): The life cycle and distribution of the wart-biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) within a chalk grassland in southern England. Biological Conservation 53, 125-143.

– (1990b): The habitat requirements of adults of wart-biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigonidae) in southern England. Biological Conservation 53, 145-157.

CLASSEN, A., KAPFER, A., LUICK, R. (1993): Einfluss der Mahd mit dem Kreisel- und Balkenmäher auf die Fauna von Feuchtgrünland. Naturschutz und Landschaftsplanung 25, (6), 217-220.

DETZEL, P. (1998): *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) – Warzenbeißer. In: DETZEL, P., Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart, 249-253.

DIERKING, H. (1992): Untere Mittelelbe-Niederung zwischen Quitzöbel und Sassendorf. Naturschutzfachliche Rahmenkonzeption. Hannover.

FARTMANN, T. (1997): Biozönologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna auf Magerrasen im Naturpark Märkische Schweiz (Ostbrandenburg). In: MATTES, H., Hrsg., Ökologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna in Brandenburg und Westfalen. Arbeiten aus dem Institut für Landschaftsökologie 3, Münster, 1-62.

–, MATTES, H. (1997): Heuschreckenfauna und Grünland – Bewirtschaftungsmaßnahmen und Biotopmanagement. In: MATTES, H., Hrsg., Ökologische Untersuchungen zur Heuschreckenfauna in Brandenburg und Westfalen. Arbeiten aus dem Institut für Landschaftsökologie 3, Münster, 179-188.

GERKEN, B., MEYER, C. (1994): Kalkmagerrasen in Ostwestfalen. Über Pflege und Entwicklung der Kalkmagerrasen in Ostwestfalen – Kreise Höxter, Paderborn und Lippe. LÖBF-Mitt. 3, 32-40.

GLÜCK, E., INGRISCH, S. (1990): Heuschrecken und andere Geradflügler des Federseebeckens. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 64/65, 289-321.

GREIN, G. (1995): Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Heuschrecken. Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 15, (2), 17-36.

– (2000): Zur Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) in Niedersachsen und Bremen. Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 20, (2), 74-112.

HENLE, K., KAULE, G. (1991): Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland. Berichte aus der ökologischen Forschung 4, Jülich.

HJERMAN, D.O., IMS, R.A. (1996): Landscape ecology of the wart-biter *Decticus verrucivorus* in a patchy landscape. J. Anim. Ecol. 65, 768-780.

HÜTTCHE, K. (1994): Freilandökologische Untersuchungen der Heuschreckenpopulationen der Unteren Havel (Brandenburg) mit Vorschlägen zur Biotopmanagementplanung. Unveröff. Dipl.-Arb., Münster.

INGRISCH, S., BOEKHOLT, I. (1983): Zur Wahl des Eiablageplatzes durch mitteleuropäische Saltatoria. Zool. Beitr. 28, 33-46.

–, KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. Westarp, Magdeburg.

KAULE, G. (1991): Arten- und Biotopschutz. Ulmer, Stuttgart, 2. Aufl.

–, BEUTLER, A., HAASE, R., SCHOLL, G., SEIDL, F. (1984): Forschungsvorhaben „Ökologische Wirkung unterschiedlicher Wirtschaftswegetypen". Arbeitsber. 16, Inst. f. Landschaftsplanung, Stuttgart.

KLEUKERS, R., VAN NIEUKERKEN, E., ODÉ, B., WILLEMSE, L., WINGERDEN, W. VAN (1997): De Sprinkhanen en Krekels van Nederland (Orthoptera). Nederlandse Fauna 1, 1-415.

KINDVALL, O. (1996): Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket metapopulation. Ecology 77, 207-214.

KÖHLER, G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). Laurenti, Bochum.

MADER, H.-J., SCHELL, C., KORNACKER, P. (1988): Feldwege – Lebensraum und Barriere. Natur und Landschaft 63, 251-255.

MAAS, S., DETZEL., P., STAUDT, A. (2002): Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands – Verbreitungsatlas, Gefährdungseinstufung und Schutzkonzepte. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg.

NAGY, B. (1950): Beiträge zur Kenntnis des Nahrungsbedarfs von *Decticus verrucivorus* L. Ann. Biol. Univ. Debreciensis 1, 222-228 (ungarisch).

NEUSCHULZ, F., PLINZ, W., WILKENS, H. (1994): Elbtalaue – Landschaft am großen Strom. Überlingen.

OPPERMANN, R. (1987): Tierökologische Untersuchungen zum Biotopmanagement in Feuchtwiesen. Natur und Landschaft 62, (6), 235-241.

–, REICHHOLF, J., PFADENHAUER, J. (1987): Beziehungen zwischen Vegetation und Fauna in Feuchtwiesen. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 62, 347-379.
RICHARDS, O.W., WALOFF, N. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. Anti-Locust Bulletin 17, 1-182.
SAMIETZ, J., BERGER, U. (1997): Evaluation of movement parameters in insects – bias and robustness with regard to resight numbers. Oecologia 110, 40-49.
SCHUHMACHER, O. (2002): Zur Mobilität, Populationsstruktur und Habitatbindung des Warzenbeißers (*Decticus verrucivorus* L.) auf ruderalisierten Sandtrockenrasen der Unteren Mittelelbe-Niederung. Unveröff. Dipl.-Arb., Münster.
TIENSTRA, R. (1993): Dimensions in two coastal populations of the wartbiter (*Decticus verrucivorus*) (L.) in relation to biotope. Nieuwsbrief Saltabel 9, 13-16.
TIENSTRA, R. (1994): Behaviour of the wartbiter (*Decticus verrucivorus*) (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in relation to biotope. Nieuwsbrief Saltabel 11, 7-13.
WALTER, R. (1994): Zur Mobilität und zum Habitat von *Platycleis albopunctata* (Goeze 1778). Articulata 9, 1-23.
WEIDEMANN, S., STIEDL, O., KALMRING, K. (1990): Distribution and population density of the bushcricket *Decticus verrucivorus* in a damp meadow biotope. Oecologia 82, 369-373.
WOLF-DA SILVA, R. (1988): Ethologische und ökologische Untersuchungen an einer Population des Warzenbeißers (*Decticus verrucivorus* L.) im Hinblick auf Artenschutzmaßnahmen. Unveröff. Dipl.-Arb., Hamburg.

Anschriften der Verfasser: Oliver Schuhmacher, Altendorferweg 18, D-44879 Bochum, E-Mail oschuhmacher@hotmail.com; Dr. Thomas Fartmann, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Institut für Landschaftsökologie, AG Biozönologie, Robert-Koch-Straße 26, D-48149 Münster, E-Mail fartmann@uni-muenster.de.