

**Der Kiesbankgrashüpfer *Chorthippus pullus*  
(Saltatoria, Acrididae) im Pfynwald (Schweiz, VS):  
Populationsgrösse, Habitatqualität, und der Einfluss  
der Beschattung auf die Besiedlungsdichte.**

Diplomarbeit

der Philosophisch- naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Universität Bern

vorgelegt von

Oliver Freivogel

2003

Leiter der Arbeit:

Prof. Dr. Jürg Zettel

Zoologisches Institut, Abteilung Synökologie, Bern

## Inhalt

1. Zusammenfassung .....	4
2. Einleitung.....	5
3. Material und Methoden.....	7
3.1. Untersuchungsflächen.....	7
3.2. Markierung der Heuschrecken .....	7
3.3. Fang und Wiederfang.....	8
3.4. Erfassung der Heuschrecken auf den Zufallsflächen ZF .....	8
3.5. Erfassung der Habitatparameter auf den Zufallsflächen ZF .....	9
3.6. Populationsschätzung .....	9
3.7. Geschlechterverhältnis.....	10
3.8. Räumliche Abhängigkeit.....	10
3.9. Fangdichten und die Verteilung im Habitat.....	10
3.10. Mobilität .....	11
3.11. Habitatparameter und räumliche Verteilung .....	11
3.12. Abbildungen.....	13
4. Resultate .....	14
4.1. Populationsschätzung im Rottensand (RO) .....	14
4.2. Populationsschätzung im Russenbrunnen (RU).....	14
4.3. Geschlechterverhältnis.....	15
4.4. Räumliche Abhängigkeit.....	15
4.5. Fangdichten und Verteilungen .....	15
4.6. Mobilität.....	16
4.7. Habitatparameter und räumliche Verteilung .....	17
4.8. Abbildungen und Tabellen.....	19
5. Diskussion .....	27
5.1. Populationsgrößen und Gefährdung .....	27

5.2.	Phänologie .....	28
5.3.	Habitatqualität .....	29
5.4.	Mobilität, Geschlecht und Habitatqualität .....	29
5.5.	Mobilität und die Besiedlung von neuen Lebensräumen .....	31
5.6.	Habitatparameter und räumliche Verteilung .....	31
5.7.	Habitat-Management.....	32
6.	Danke .....	33
7.	Literatur .....	34
Anhang A: Standardisierte Semi-Variogramme .....		38
Anhang B: Verteilungskarten der einzelnen Durchgänge von RO, RU und den ZF..		41
Anhang C: Zusätzliche Tabellen.....		46

## 1. Zusammenfassung

Zwei der aktuell bekannten Vorkommen von *Chorthippus pullus* in der Schweiz befinden sich im Pfywald (VS). Wir führten an beiden Standorten (Russenbrunnen und Rottensand) eine Populationsschätzung mit Fang- und Wiederfang durch, analysierten mittels Fangdichten und zurückgelegten Tagestrecken die Habitatqualität und verwendeten die multiple logistische Regression zur Suche nach Habitatparameter, welche für die beobachtete Verteilung im Habitat verantwortlich waren.

Im Rottensand wurden im gesamten 246 Imagines markiert. Der höchste Schätzwert für die Populationsgrösse fanden wir am 1. Juni mit 178 Individuen. Im Russenbrunnen markierten wir 235 Imagines. Beide Populationen befinden sich mit diesen Werten an der unteren Grenze einer überlebensfähigen Population. Die Flächennutzung war sehr gering: Auf 50 % der untersuchten Fläche an beiden Standorten wurde eine durchschnittliche Fangdichte von weniger als 1 Ind. pro 5×5 m Fläche gefunden. Im Russenbrunnen war *Chorthippus vagans*, der ältere Sukzessionsstadien als *Ch. pullus* als Habitat bevorzugt, 5 mal häufiger anzutreffen. Im Russenbrunnen fanden wir eine erhöhte Mobilität der Weibchen, was darauf hinweist, dass es dort an einer für die Weibchen wichtigen Ressource mangelte. Mit Hilfe der Regression fanden wir die Beschattung am Morgen (9:00) und am Mittag (13:00) als Faktoren, welche die Habitatqualität im Russenbrunnen stark beeinträchtigen. Nach dem Regressionsmodell wurden Flächen mit einer Beschattung über 60% am Morgen oder über 7% am Mittag bereits gemieden.

Keywords: Saltatoria, Acrididae, *Chorthippus pullus*, Pfywald, Fang und Wiederfang, Populationsschätzung, Verteilung, Habitat, Habitatqualität, Habitat-Management

## 2. Einleitung

*Ch. pullus* ist in der Schweiz, und auch in weiten Teilen seines restlichen Verbreitungsgebietes stark gefährdet (Thorens und Nadig 1997; Maas et al 2002). In Harz (1957) wird *Ch. pullus* als eine xerophile und thermophile Art bezeichnet, die vegetationsarme Sandflächen und Kiesbänke entlang von Flüssen, trockene Wiesen, Heiden, Waldlichtungen, Waldränder und Waldwege besiedelt. In der Schweiz ist der Kiesbankgrashüpfer nur noch punktuell an der Rhone, im Val de Ferret, am Inn, am Rhein, und an der Sense anzutreffen (Thorens und Nadig 1997).

Im Gebiet des Pfywaldes sind zwei Standorte von *Ch. pullus* bekannt: Eine Reliktpopulation besiedelt einen ehemaligen Seitenarm der Rhone (Müller und Zettel 1999). Der Standort ist von der Rhone und ihrer Dynamik durch Dämme völlig getrennt und fast vollständig vom Föhrenwald umgeben. Eine zweite Population befindet sich auf einer Lichtung im Auenwald auf der anderen Seite der Rhone unterhalb Salgesch beim sogenannten Russenbrunnen. Die Lichtung liegt auf einer erhöhten Kies- und Sandterrasse am Ufer der Rhone (Carron 1999). Auch dieser Standort befindet sich ausserhalb des Wirkungsbereiches der Rhone. Carron bezeichnet beide Standorte für *Ch. pullus* als suboptimal, weil Föhren und Laubhölzer zunehmend in die besiedelten Flächen einwandern. Eine erfolgreiche Kolonisierung von neuen Standorten, insbesondere der vegetationsarmen Kiesbänke im Flussbett, konnte in der Vergangenheit nicht beobachtet werden. Dabei zeigt der Kiesbankgrashüpfer durchaus die Bereitschaft zur Eroberung von neuen Standorten: Im Rottensand konnten einzelne Individuen bis zu 100 m entfernt vom eigentlichen Standort beobachtet werden (pers. Mitt. J. Zettel) und im Russenbrunnen versuchte der Kiesbankgrashüpfer entlang eines Waldweges für ihn geeignete Standorte zu erreichen (Carron 1999; pers. Mitt. G. Carron). Da die gegenwärtige Situation im Pfywald anscheinend eine erfolgreiche Kolonisierung von neuen Standorten verunmöglicht, sollten die alten Standorte möglichst erhalten werden. Gründe, weshalb *Ch. pullus* keine neuen Standorte kolonisieren kann, dürften einerseits darin liegen, dass die vegetationsarmen Kiesinseln im Flussbett zu häufig überschwemmt werden, und dass aufgrund der Flugunfähigkeit und durch das Fehlen von Korridoren bzw. durch den hohen Wasserstand der Rhone im Sommer, die wenigen geeigneten Standorte von den Heuschrecken nicht erreicht werden können.

Die Vegetationsstruktur stellt für die Heuschrecken einer der primären Faktoren dar, die das Vorkommen bestimmen. Sie verändert nicht nur die mikroklimatischen Verhältnisse, sondern stellt auch den strukturierten Raum dar, in dem die gesamte Aktivität der Tiere abläuft (Ingrisch und Köhler 1998; Heydemann 1956). Schwarz-Waubke (1997) konnte mehrere Faktoren beschreiben, bei denen *Ch. pullus* Präferenzen zeigte: Imagines bevorzugten Steine gegenüber Moos, Gefässpflanzen und Bodenstreu als Substrat. Weiter wurden besonnte Stellen zu allen Tageszeiten gegenüber beschatteten Stellen sowohl von den Larven als auch von den Imagines vorgezogen und alle Stadien hielten sich häufiger in vegetationsärmeren Mikrohabitaten auf. Welche Faktoren aber verantwortlich für die Verteilung im Habitat sind, geht aus dieser Arbeit nicht hervor. Nach wie vor ist auch unbekannt, wie häufig gewisse Strukturen (z. B. unbeschattete Flächen, Steine, oder vegetationsarme Stellen) vorkommen müssen, damit eine Fläche besiedelt wird. Ein Teilziel der vorliegenden Arbeit war es, diese Fragen zu klären, damit die beiden bestehenden Standorte von *Ch. pullus* durch Pflegemassnahmen erhalten und optimiert werden können, bis durch eine Revitalisierung der Rhone gemäss dem Massnahmenplan des Hochwasserschutzkonzepts (KBM 1997) die Habitate für Pionierarten auf natürliche Weise gesichert werden können. Weiter sollte aufgrund der starken Gefährdung der Art in der Schweiz der momentane Status von *Ch. pullus* im Pfywald erhoben werden. Wir analysierten die Populationsgrössen mit Fang und Wiederfang, die Geschlechterverhältnisse, die zurückgelegten Tagesstrecken, die Dichten und die Verteilung der Heuschrecken im Habitat. Dies erlaubte uns, die Habitatqualität und die Gefährdung der beiden Populationen abzuschätzen. Dadurch wurde auch die Vergleichsbasis für eine spätere Erfolgskontrolle der geplanten Pflegemassnahmen gelegt.

### **3. Material und Methoden**

#### **3.1. Untersuchungsflächen**

Unsere Arbeit fand an beiden von Carron (1999) und Müller und Zettel (1999) erwähnten Standorten, Russenbrunnen und Rottensand, statt. Die Lichtung im Russenbrunnen umfasst etwa 4500 m<sup>2</sup> und ist von kleinen bis grösseren Gehölzen durchsetzt. Der Untergrund besteht hauptsächlich aus Schotter. Auffallend ist vor allem der starke Moosbewuchs des Bodens (Abb. 1). Die Krautschicht besteht primär aus Kräutern und nur sehr wenigen Gräsern. Im Rottensand ist die Moosdecke viel weniger stark ausgeprägt. Auch Gehölze sind weniger häufig, was auf eine Entbuschung im Herbst 1997 zurückzuführen ist. Gräser kommen etwas häufiger vor als im Russenbrunnen. Neben kiesiger Oberfläche sind auch sandige Stellen vorhanden. Auch dieser Standort ist fast vollständig von Wald umgeben. Die Fläche des Standorts ist deutlich geringer und umfasst etwa 1200 m<sup>2</sup>.

Beide Standorte wurden mit einem 10×10 m Rasternetz versehen. Im Rottensand wurde eine zusammenhängende Fläche (RO) von 1200 m<sup>2</sup> bearbeitet. Im Russenbrunnen war die besiedelte Fläche zu gross, als dass sie in einem vernünftigen Zeitrahmen hätte vollständig bearbeitet werden können. Daher wählten wir sechszwanzig 5×5 m Felder (ZF) zufällig aus. Dazu wurden alle 10×10 m Teilflächen des Rasters jeweils in vier 5×5 m Flächen aufgetrennt und aus diesen neuen Flächen die Zufallsauswahl getroffen. Felder, durch welche Pfade führten oder die an den Waldrand grenzten und vollständig mit Gehölzen bewachsen waren, wurden ausgeschlossen. Zusätzlich zu den ZF wählten wir eine zusammenhängende Fläche (RU) von 1500 m<sup>2</sup> aus. Die Fläche wurde so ausgewählt, dass die Bereiche mit hoher Besiedlungsdichte auf ihr befanden.

#### **3.2. Markierung der Heuschrecken**

Die Markierung bestand aus einem vierstelligen individuellen Farbcode. Zwei der vier Stellen befanden sich auf der Oberseite des Pronotums je seitlich des Mittelkiels und die zwei anderen an den Pronotumseiten je unterhalb der Seitenkiele. An jede Stelle setzten wir zwei Farbpunkte, damit die Tiere auch noch identifiziert werden konnten, falls einer der Farbpunkte verloren gehen sollte. Zuerst verwendeten wir Acrylfarben, wechselten dann aber auf Kunstharzfarben (Humbrol), weil die ersteren schlecht hafteten. Die Farbe wurde mit einem Zahnstocher aufgetragen. Zur Sicherheit wurden die Tiere im zweiten, dritten und vierten Durchgang zusätzlich mit der Notch-

Technik (Gangwere et al 1964) markiert. Bei dieser Methode werden am Pronotumhinterrand kleine Kerben ausgeschnitten. Der Vorteil dieser Methode ist, dass die Markierungen nicht verloren gehen können und nach einer Häutung (oft auch nach mehreren) noch erkennbar sind. Wir verwendeten datumsspezifische Einschnitte, anhand welcher wir feststellen konnten, wann die Tiere zuletzt gefangen wurden. Damit die Tiere beim Anbringen der Markierungen möglichst nicht verletzt wurden, betäubten wir sie mit CO<sub>2</sub>. Beide Markierungstypen sind in Abb. 2 dargestellt.

### **3.3. Fang und Wiederfang**

Auf RO und RU führten wir Fang und Wiederfang durch: Bei jeder Begehung suchten wir alle Teilflächen des Rasters einmal schlaufenförmig und flächendeckend ab und fingen alle Imagines von *Ch. pullus*, die wir entdecken konnten. Alle Erstfänge wurden markiert. Die Datenaufnahme wurde nur an niederschlagsfreien Tagen mit einer Wolkenbedeckung unter 50 % durchgeführt. Bei allen Fängen registrierten wir den Fundort und das Geschlecht. Als Fundort wurde nicht nur die Teilfläche des Rasters notiert, sondern auch in welchem Viertel der Teilfläche die Heuschrecken gefunden wurden. Die gefangenen Heuschrecken wurden vor ihrer Freilassung in einer Kühlbox abgekühlt. Dadurch konnten wir verhindern, dass die Tiere bei ihrer Freilassung flüchteten und dadurch die Verteilung der Heuschrecken auf der Fläche verändert wurde. Alle Tiere, die wir im gleichen Viertel einer 10×10 m Teilfläche fanden, liessen wir gemeinsam in der Mitte des Viertels frei.

Die Fläche RO konnte innerhalb von 1-2 Tagen und die Fläche RU in 1-4 Tagen vollständig bearbeitet werden. Auf beiden Flächen führten wir je 6 Durchgänge durch, die zwischen 9 und 23 Tagen auseinander lagen und zeitlich möglichst synchron waren.

### **3.4. Erfassung der Heuschrecken auf den Zufallsflächen ZF**

Die ZF wurden dreimal während der Saison (Beginn 22.06.02, 19.07.02 und 07.08.02) abgesucht. Für die Bearbeitung aller 5×5 m Flächen benötigten wir pro Durchgang 3 Tage. Wir suchten die Flächen schlaufenförmig ab und fingen alle adulten Tiere von *Ch. pullus* und *Ch. vagans*, die wir entdecken konnten. Das weitere Vorgehen lief wie unter Kap 3.3 beschrieben ab. Ursprünglich sollten nicht nur die Imagines von *Ch. pullus* erfasst werden, sondern auch die Larven. Diese konnten aber von den anderen Arten der Gattung Chorthippus nicht unterschieden werden.

### **3.5. Erfassung der Habitatparameter auf den Zufallsflächen ZF**

Pro 5×5 m Feld ermittelten wir an 15 zufällig ausgewählten Stellen mit einem Rahmen (25×25 cm), welcher in 64 Felder unterteilt war, die Deckung von totem Pflanzenmaterial (STREU), Moosen (MOOS) sowie Kräutern und Gräsern (KRAUT). Für MOOS und STREU verwendeten wir die relative Anzahl der Teilflächen des Rahmens, in welchen Moose bzw. totes Pflanzenmaterial dominant waren. Bei KRAUT wurde die Flächendeckung von Kräuter und Gräser im Rahmen den Klassen 0-5 %, 5-10 %, - 20 %, ..., - 100 % zugeordnet. Diese Daten wurden einmal am Ende der Beobachtungszeit erhoben.

Die Deckung von Gehölzen (BG) auf den ZF bestimmten wir, indem für alle Gehölze auf einem Feld die Fläche geschätzt wurde, die sie überdeckten. Diese Fläche wurde aus Berechnungsgründen als rechteckig angenommen und deren Länge und Breite auf 10 cm genau gemessen. Für grössere Büsche mit Flächen ab ~2 m<sup>2</sup> massen wir auf 0,5 m genau. Die Flächen der einzelnen Büsche auf einem Feld wurden aufsummiert und deren Anteil an der Gesamtfläche des Feldes berechnet. Die gleiche Vorgehensweise führten wir mit Totholz (BT) durch. Dabei wurden sowohl abgestorbene stehende Gehölze als auch Asthaufen berücksichtigt.

Die Beschattung, als relativer Flächenanteil der ZF, schätzten wir um 9:00 (SMO), um 13:00 (SMI) und um 17:00 (SA). Dabei verwendeten wir die gleiche Klasseneinteilung wie bei KRAUT. Die Beschattung wurde einmal zu Beginn und einmal am Ende der Beobachtungszeit aufgenommen und aus diesen beiden Datensätzen der Mittelwert für SMO, SMI und SA berechnet.

### **3.6. Populationsschätzung**

Die Populationsschätzung führten wir mit der Software POPAN 5 (Arnason et al 1998) durch. Wir verwendeten das volle Modell (Verlust und Geburt) von Jolly-Dickson (Jolly und Dickson 1980; 1982) mit konstanter Fangwahrscheinlichkeit.

Vor der Schätzung analysierten wir die Daten auf Homogenität in der Fangwahrscheinlichkeit: Wir testeten die Fangwahrscheinlichkeit auf Abhängigkeit von Geschlecht und Fangzeitpunkt mit dem  $\chi^2$ -Homogenitätstest. Als Kategorien verwendeten wir die Anzahl markierter Tiere, die zum Zeitpunkt i gefangen wurden, und derjenigen, die zum Zeitpunkt i übersehen, aber zu einem späteren Zeitpunkt wieder gefangen wurden. Weiter testeten wir nach Pollock et al (1990), ob die Fangwahrscheinlichkeit zwischen neu markierten Tieren und Wiederfängen

unterschiedlich war. Durch diesen Test wurde geprüft, ob markierte Tiere häufiger gefangen wurden als unmarkierte.

### **3.7. Geschlechterverhältnis**

Auf den Flächen RO und RU testeten wir die Anzahl registrierter Männchen und Weibchen pro Durchgang auf ein Geschlechterverhältnis von 1: 1 mit dem Binomial-Test. Zusätzlich führten wir zur Überprüfung der Aussagekraft der Stichprobengröße eine Poweranalyse durch: Als Effektgröße wählten wir ein Geschlechterverhältnis von 9:13, bei welchem die effektive Populationsgröße bei Monogamie um 10 % verringert wird. Das Verhältnis wurde gemäss der Formel  $n_e = n_m n_f / 4(n_m + n_f)$  aus Primack (1995) mit  $n_m$  = Anzahl Männchen und  $n_f$  = Anzahl Weibchen berechnet.

### **3.8. Räumliche Abhängigkeit**

Meist sind Flächen, die räumlich näher beieinander liegen, ähnlicher als solche, die weiter von einander entfernt sind. Ein solche räumliche Abhängigkeit (auch als räumliche Autokorrelation bezeichnet) kann die Aussage von statistischen Verfahren verfälschen, wenn sie in der Analyse nicht mitberücksichtigt wird (Dutilleul et al 1993; Clifford et al 1989). Mit standardisierten Semi-Variogrammen können solche räumliche Abhängigkeiten untersucht werden. Dazu werden alle Datenpunkte einer Variablen paarweise miteinander verglichen und ein Mass für die Streuung innerhalb verschiedener Distanzklassen, die sog. Semivarianz, berechnet (Webster 2001). Dieses Verfahren wendeten wir bei den Dichten und den Vegetationsparametern (MOOS, STREU, KRAUT, BG, BT SMO, SMI und SA; s. Kap. 3.5) an. Die Dichten von *Ch. pullus* wurden mit  $y = \log_{10}(x+1)$  transformiert und die Vegetationsparameter mit  $y = \arcsin(x)$ .

### **3.9. Fangdichten und die Verteilung im Habitat**

Zusätzlich zur Populationsschätzung konnten aus den Fang- und Wiederfangdaten von RO und RU auch Fangdichten (Anzahl Heuschrecken pro 5×5 m Feld) ermittelt werden, da bekannt war, in welchem Viertel des abgesuchten 10×10 m Feldes sich die Tiere aufgehalten hatten. Dadurch gewannen wir genauere Informationen zu den Dichten und den Verteilungen der Heuschrecken.

Wir verglichen die mittleren Fangdichten von *Ch. pullus* im Russenbrunnen und Rottensand. Dazu verwendeten wir die Daten aus den ZF und von RO. Für die Berechnung der mittleren Dichten von RO verwendeten wir aber nur die drei

Durchgänge, die zeitlich zu den drei Durchgängen der ZF passten. Der Vergleich wurde mit dem U-Test durchgeführt. Weiter verglichen wir die mittlern Dichten von *Ch. pullus* und *Ch. vagans* auf den ZF mit dem Wilcoxon-Test.

Die Verteilung von *Ch. pullus* auf RO, RU und den ZF analysierten wir mit dem Mittelwert-Varianzverhältnis-Test nach Krebs (1989). Anhand dieses Testes konnte bestimmt werden, ob die Heuschrecken gleichmässig, zufällig oder geklumpt verteilt waren.

### **3.10. Mobilität**

Zur Berechnung von Aktionsräumen oder Aktionsdistanzen war unsere Datenmenge zu klein. Zur Beurteilung der Mobilität mussten wir uns daher auf die Berechnung von Tagestrecken zwischen zwei aufeinander folgenden Wiederfunden beschränken. Dazu verwendeten wir die topographischen Landeskoordinaten der Mittelpunkte der entsprechenden 5×5 m Fläche. Bei mehreren Werten pro Individuum berechneten wir den Mittelwert.

Der Vergleich der Tagestrecken zwischen den Männchen und Weibchen auf RO und RU führten wir mit dem H-Test und multiplen Vergleichen (Dunn-Test) durch.

### **3.11. Habitatparameter und räumliche Verteilung**

Wir verwendeten die schrittweise logistische Regression, um den Einfluss der gemessenen Habitatparameter (MOOS, STREU, KRAUT, BG, BT SMO, SMI und SA; s. Kap. 3.5), auf die mittlere Fangdichte von *Ch. pullus* (mittlere Anzahl Tiere pro Teilfläche der ZF) zu analysieren. Neben den obigen Faktoren wurden auch die mittlere Dichte von *Ch. vagans* und die X- und Y-Koordinaten der topographischen Landeskoordinaten in die Analyse integriert. Die Heuschrecken verteilten sich auf den ZF geklumpt, daher konnten wir kein Verfahren verwenden, welches auf einer Normalverteilung basiert. Bei einer geklumpten Verteilung von Tieren muss davon ausgegangen werden, dass auf der untersuchten Fläche gewisse Bereiche gemieden bzw. bevorzugt werden, also eine Zweiteilung in der Habitatsnutzung besteht. Das logistische Regressionsmodell arbeitet mit einer abhängigen Variablen mit nur zwei möglichen Ereignissen und war deshalb für unsere Daten das geeignete Verfahren. Die Zuweisung der Teilflächen in die beiden Klassen „bevorzugte Fläche“ bzw. „gemiedene Fläche“ führten wir anhand der Häufigkeitsverteilung der Dichten durch.

Zusätzlich zur Regression wurden die einzelnen Spearman-Rangkorrelationen der Covariablen mit den mittleren Dichten berechnet. Die Überprüfung der Signifikanz der einzelnen Korrelationen erfolgte einerseits mit dem T-Test, andererseits mit einem angepassten T-Test nach Clifford et al (1989) und Dutilleul et al (1993), der die räumliche Autokorrelation miteinbezog. Dadurch war es uns möglich, den Einfluss der räumlichen Abhängigkeit auf den P-Wert zu überprüfen.

### 3.12. Abbildungen

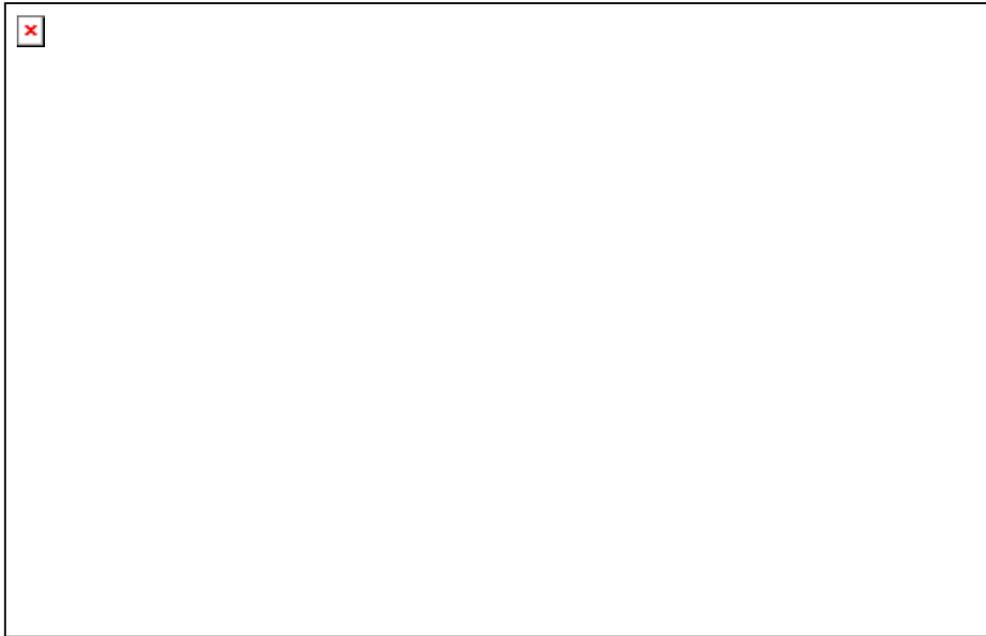


Abb. 1: Auf der ganzen Lichtung im Russenbrunnen ist der Boden von einer mächtigen Moosschicht bedeckt.

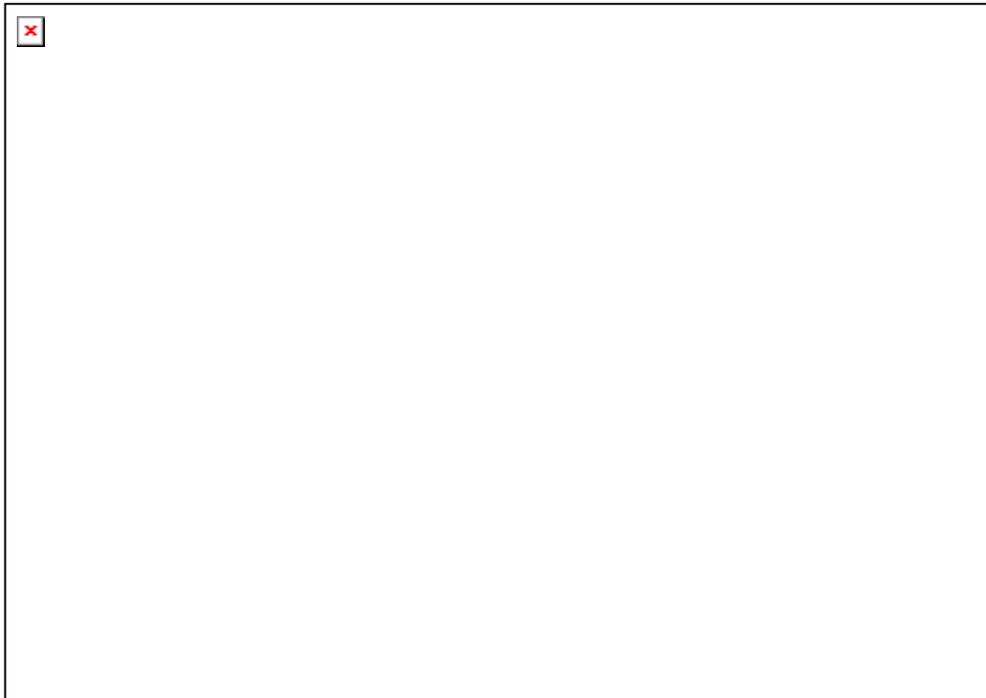


Abb. 2: *Ch. pullus* Männchen mit Farbmarkierung und einer Notch-Markierung (Pfeil).

## 4. Resultate

### 4.1. *Populationsschätzung im Rottensand (RO)*

Während den 6 Durchgängen zwischen dem 21.6 und dem 29.8 konnten wir total 246 adulte Individuen markieren. Somit hatten mindestens  $0,21 \text{ Ind./m}^2$  das Adultstadium erreicht. Die Schätzwerte für die Populationsgrösse und die Fangrate sind in Abb. 3 dargestellt. Die Fangwahrscheinlichkeit betrug  $p = 0,56 \pm 0,07$  ( $\pm \text{SE}$ ). Die meisten Tiere fingen wir am 1. Juli. Zu diesem Zeitpunkt erreichte auch die Populationsgrösse ihren grössten Schätzwert. Die Population konnte sich über den Juli recht gut halten, nahm dann aber im August stark ab und erreichte am Monatsende  $\frac{1}{4}$  der Grösse vom 1. Juli.

Wir fanden in den Fang- und Wiederfangdaten keinen signifikanten Hinweis auf eine Abhängigkeit der Fangwahrscheinlichkeit von Zeitpunkt und vom Geschlecht ( $\chi^2$ -Homogenitätstest;  $\chi^2 = 3.98$ ;  $f = 5$ ;  $p = 0.55$ ). Die Daten aus dem zweiten Durchgang (01.07.02) konnten wir nicht in den Test integrieren, da die Erwartungswerte zu klein waren. Weiter zeigten die Daten im 2. bis 5. Durchgang keinen signifikanten Unterschied in der Fangwahrscheinlichkeiten zwischen neu markierten Tieren und Wiederfängen ( $\chi^2$ -Homogenitätstest: alle  $\chi^2$ -Werte  $< 1$ ;  $\chi^2(\alpha = 0.05; f = 1) = 3.84$ ).

Die Farbmarkierungen mit den Kunstharzfarben hafteten sehr gut: Alle 117 Wiederfänge der 184 mit der Notch-Technik zusätzlich markierten Tiere konnten anhand der Farbmarkierung identifiziert werden. Der systematische Fehler in den Schätzwerten durch vollständig verlorengegangene Markierungen ist daher vernachlässigbar klein.

### 4.2. *Populationsschätzung im Russenbrunnen (RU)*

Die Fang-Wiederfangdaten von der Fläche RU konnten statistisch nicht ausgewertet werden, da die Bedingungen für die Schätz-Modelle nicht erfüllt waren. Insbesondere bestand der Verdacht, dass Tiere aus der abgesuchten Fläche ausgewandert und zu einem späteren Zeitpunkt wieder eingewandert waren. Während den 6 Durchgängen markierten wir total 235 Tiere, was  $0.17 \text{ Individuen pro m}^2$  entspricht. Der Verlauf der Fangrate ist in Abb. 4 dargestellt: Wie im Rottensand fingen wir im Juli die meisten Tiere und registrierten einen starken Rückgang der Fangzahlen im August.

#### **4.3. Geschlechterverhältnis**

Wir fanden auf allen untersuchten Flächen (RO, RU und ZF) und in allen Durchgängen keine signifikante Abweichung von einem Geschlechterverhältnis von 1:1 (Anhang C Tab. 3). Im Juli wurde die grösste Abweichung von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis auf RU am 8.7. mit 53 % Weibchen und 47% Männchen und auf RO am 11.7 mit ebenfalls 53 % Weibchen und 47 % Männchen verzeichnet. Die Power der Tests im Juli für die gegebenen Stichprobengrössen (Anzahl gefangener Tiere, Abb. 3 und Abb. 4) und einer Effektgrösse 9:13 schwankte zwischen 72 % und 86%. Die Wahrscheinlichkeit, eine signifikante Abweichung zu finden wenn die tatsächliche Abweichung grösser war als 9:13, war somit sehr hoch. Wir können daher davon ausgehen, dass im Juli keine grösseren Abweichungen vorlagen. Im Juni und im August hingegen waren die Aussagen der Tests aufgrund der niedrigen Fangzahlen sehr unzuverlässig (Maximale Power = 50 %).

#### **4.4. Räumliche Abhängigkeit**

Wir fanden sowohl bei den log-transformierten Dichten von *Ch. pullus* der ZF als auch von RU eine räumliche Abhängigkeit. Die Abhängigkeit lässt sich daran erkennen, dass die Streuung (Semi-Varianz) in Abb. 5 zwischen räumlich näher gelegenen Datenpunkten geringer ist als zwischen voneinander weiter entfernten Datenpunkten. Auf RU zeigte sich eine Abhängigkeit bis 20 m und auf den ZF bis zu 35 m. Die Semi-Variogramme der Dichten von *Ch. pullus* auf RO und *Ch. vagans* auf den ZF sowie die Vegetationsparameter der ZF zeigten im untersuchten Skalenbereich keine räumliche Abhängigkeit (s. Anhang A)

#### **4.5. Fangdichten und Verteilungen**

*Ch. pullus* kam im Russenbrunnen in ähnlichen Dichten vor wie im Rottensand und wir fanden keinen signifikanten Unterschied in den Dichten der beiden Standorten. Auffallend war vor allem der hohe Anteil der Teilflächen mit niedrigen Werten: Über 50 % der 5×5 m Teilflächen hatten eine mittlere Anzahl von weniger als einen Individuum (Abb. 8 und Abb. 10). Im Gegensatz dazu waren die mittleren Dichten im Russenbrunnen von *Ch. pullus* und *Ch. vagans* sehr stark voneinander verschieden (Wilcoxon Test:  $n = 26$   $p < 0.001$ ). Während *Ch. pullus* auf 8 Flächen der ZF in den drei Durchgängen nie beobachtet wurde, war *Ch. vagans* auf jeder Teilfläche mindestens in zwei der drei Durchgänge präsent und durchschnittlich 5 mal häufiger als *Ch. pullus*. Im Russenbrunnen waren zusätzlich noch *Ch. mollis*, *Oedipoda*

*caerulescens* und *Calliptamus italicus* anzutreffen; im Rottensand waren es *Ch. vagans* und *O. caerulescens*.

Ursprünglich sollte auf den ZF auch die Larven von *Ch. pullus* erfasst werden. Im Feld liessen sie sich aber nicht von den Larven von *Ch. vagans* und *Ch. mollis* trennen. Da aber diese beiden Arten in ihrer Phänologie etwas später waren, dürften die ersten L1 Larven von *Ch. pullus* stammen. Die ersten Larven von *Chorthippus spec.* fanden wir Anfangs Mai.

In Abb. 6a ist zu erkennen, dass sich *Ch. pullus* im Russenbrunnen vorwiegend in der westlichen Hälfte der Lichtung aufhielt und den Bereich ganz im Osten fast völlig mied. Abb. 6b zeigt, dass die Tiere auch im westlichen Teil der Lichtung nicht die ganze Fläche nutzten und vor allem die Teilflächen mit grossem Gehölzanteil mieden. Die Verteilung der Tiere war in allen Durchgängen auf den ZF und im 1. bis 5. Durchgang auf RU signifikant von einer Zufallsverteilung verschieden (Tab. 1). Die hohen  $\chi^2$ -Werte der Tests weisen ebenfalls auf eine signifikante Abweichung von einer Gleichverteilung hin. Die Verteilung der Tiere im Habitat war somit geklumpt. Im Rottensand (Abb. 7) zeigte *Ch. pullus* eine gleichmässigeren Verteilung als im Russenbrunnen. Aber auch hier war in allen Durchgängen die Verteilung signifikant geklumpt (Tab. 1). Die Verteilung von *Ch. pullus* in den einzelnen Durchgängen auf RO, RU und den ZF ist in Anhang B zu finden.

#### **4.6. Mobilität**

Die zurückgelegten Tagesstrecken der Männchen und Weibchen im Russenbrunnen und Rottensand sind in Abb. 9 dargestellt. Trotz der recht grossen Zeitdifferenzen zwischen den Wiederfängen fanden wir signifikante Unterschiede in den Tagesstrecken (H-Test:  $\chi^2 = 16,7$ ;  $f = 4$ ;  $p < 0.001$ ). Auffallend war, dass die Weibchen im Russenbrunnen mobiler waren als die Weibchen im Rottensand (Dunn-Test:  $p < 0.01$ ), währenddem sich die Tagesstrecken der Männchen der beiden Standorte nicht signifikant voneinander unterschieden. Die Männchen waren im Rottensand tendenziell mobiler als die Weibchen (Dunn-Test.  $p < 0.1$ ), was im Russenbrunnen nicht der Fall war. Die absoluten Werte der Tagesstrecken sind aufgrund der grossen Zeitdifferenzen nicht von Bedeutung, aber es fiel auf, dass innerhalb einer Kategorie die meisten Tiere eine ähnliche Mobilität zeigten und nur vereinzelte grössere Strecken zurücklegten. Im Rottensand wurden zwei Weibchen 19 Tage später 79 m und 53 m vom früheren Fundort entfernt wiedergefunden und

ein Männchen war nach 13 Tagen 32 m von seinem vorherigen Fundort entfernt. Im Russenbrunnen lagen 2 aufeinanderfolgende Fundorte (innerhalb 25 Tage) von einem Weibchen 43 m auseinander und ein Männchen und Weibchen waren nach 24 Tagen 41 m von ihrem früheren Fundort entfernt.

#### **4.7. Habitatparameter und räumliche Verteilung**

Die Beschattung am Morgen (SMO) und am Abend (SA) variierten auf den zufällig ausgewählten Flächen ZF im Russenbrunnen am stärksten (zwischen 5 % und 100 %). Die durchschnittliche Beschattung betrug am Morgen (SMO) 50%, am Mittag (SMI), 10% und am Abend (SA) 20%. Die Deckung von Moos (MOOS), der Büsche (BG) und der Kräuter und Gräser (KRAUT) war eher homogen. Der Boden war am häufigsten von Moosen bedeckt (Median = 50%). Totes Pflanzenmaterial (STREU) machten im Mittel 30 % der Bodenbedeckung aus. Die Krautbedeckung betrug durchschnittlich 30 %. Offene Flächen bestehend aus Kies oder Sand waren komplementär zu MOOS und STREU und hatten im Mittel einen Flächenanteil von 20%. Bäume (BG) überdeckten nur kleine Bereiche der ZF (Median = 7%). Totholz war nur wenig vorhanden. Eine starke Korrelation fanden wir zwischen STREU und MOOS ( $R = -0.81$ ,  $p < 0.001$ ), zwischen STREU und KRAUT ( $R = 0.65$ ,  $p < 0.001$ ) und zwischen BG und SMI ( $R = 0.73$ ,  $p < 0.001$ ). Weiter korrelierte MOOS negativ mit der Beschattung (SMO SMI und SA,  $R > -0.43$ ,  $p < 0.05$ ). Eine ausführliche Darstellung der einzelnen gemessenen Faktoren ist in Anhang C Tab. 4 zu finden.

In Abb. 10 ist die Häufigkeitsverteilung der mittlere Dichte von *Ch. pullus* auf den ZF dargestellt. Flächen mit weniger als 1.5 Ind./Feld wurden für die Regressionsanalyse der Kategorie „gemiedene Fläche“ zugeordnet, die restlichen der Kategorie „bevorzugte Flächen“. Es ist dabei zu berücksichtigen, dass die Grenze willkürlich gewählt wurde, aber in der Verteilung an dieser Stelle eine deutliche Trennung sichtbar ist.

Die schrittweise logistische Regression ergab, dass die Beschattung am Morgen (SMO) und am Mittag (SMI) die Verteilung von *Ch. pullus* auf den ZF beeinflussten und erklären konnten. Das gesamte Modell war hoch signifikant ( $\chi^2 = 20.982$ ,  $f = 2$ ,  $p < 0.001$ ) und erklärte einen Grossteil der Varianz (Nagelkerke  $R^2 = 0.81$ ). Nur der Koeffizient von SMO und die Konstante erwiesen sich als signifikant von 0 verschieden. Beim Koeffizient von SMI war zumindest eine Tendenz zur Abweichung von 0 zu erkennen (Tab. 2). In Abb. 11 wurden die Voraussagen des logistischen

---

Modells grafisch dargestellt. Sowohl SMO als auch SMI wirkten sich negativ auf die Besiedlung der Teilflächen durch *Ch. pullus* aus. Ein Beschattung von 60 % am Morgen oder eine Beschattung von 7 % am Mittag der 5 m × 5 m Fläche führte nach dem Modell bereits zu einer Meidung der Fläche. Die restlichen Covariablen: die Dichte von *Ch. vagans*, MOOS, STREU, KRAUT, BG, BT und SA hatten keinen signifikanten Einfluss und wurden nicht in das Regressionsmodell aufgenommen.

Nur bei der X- und der Y-Koordinate (topografischen Landeskoordinaten) fanden wir bei den Einzelkorrelationen grosse Unterschiede in den P-Werten zwischen dem nicht korrigierten und dem für räumliche Abhängigkeit korrigierten T-Test. Da die räumliche Autokorrelation den P-Wert stark über die Signifikanzgrenze ( $p = 0.05$ ) anhub ( $p(x) = 0.21$ ,  $p(y) = 0.23$ ) wurden die Koordinaten nicht in die Regressionsanalyse miteinbezogen. Bei den restlich verwendeten Covariablen in der Regression waren die Differenzen nur sehr klein und bewegten sich zwischen 0.001 und 0.05. Die korrigierten P-Werte der Einzelkorrelation von SMO und SMI sind in Tab. 2 enthalten. Beide Korrelationen waren signifikant.

#### 4.8. Abbildungen und Tabellen

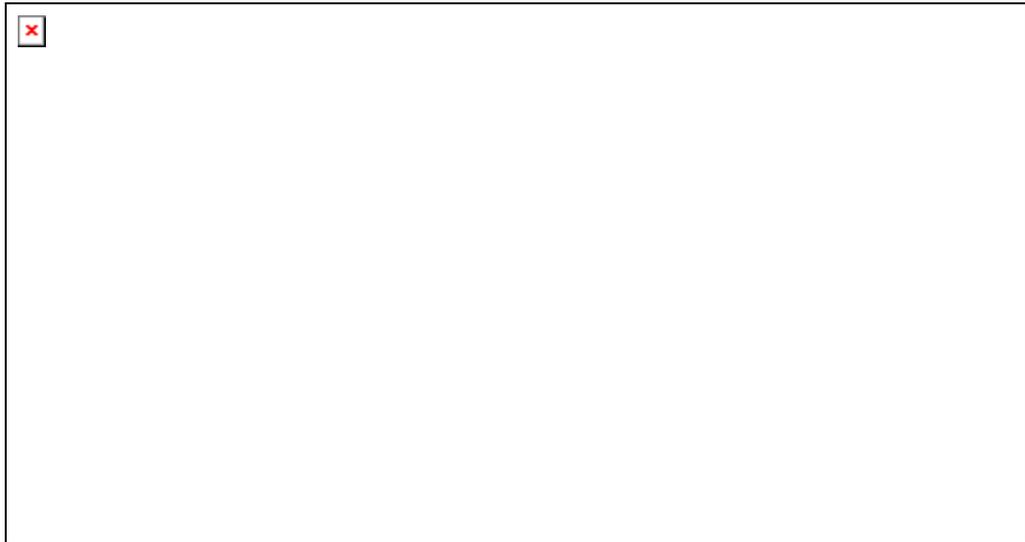
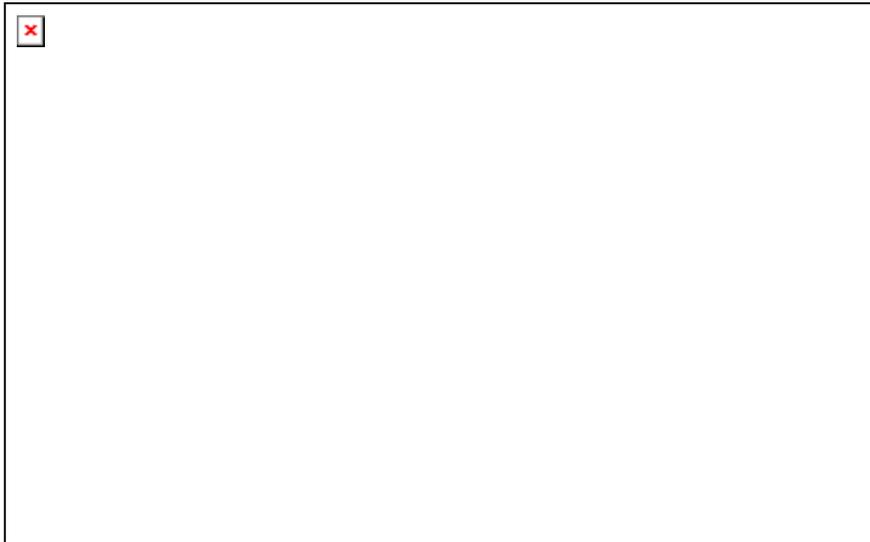


Abb. 3: Zeitlicher Verlauf der Fangrate und geschätzte Populationsgrösse im Rottensand (Fläche RO) nach dem Jolly- Dickson Modell mit konstanter Fangwahrscheinlichkeit.



Abb. 4: Zeitlicher Verlauf der Fangrate im Russenbrunnen auf der Fläche RU.

a)



b)

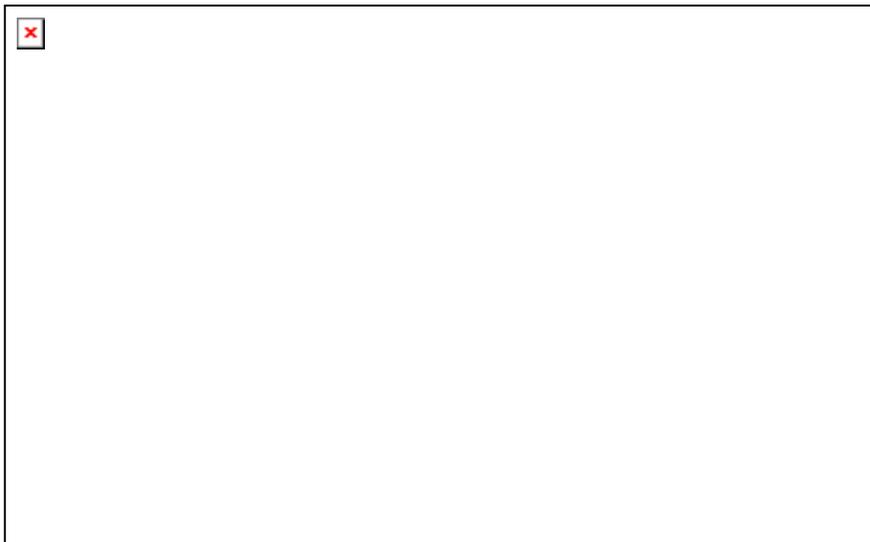
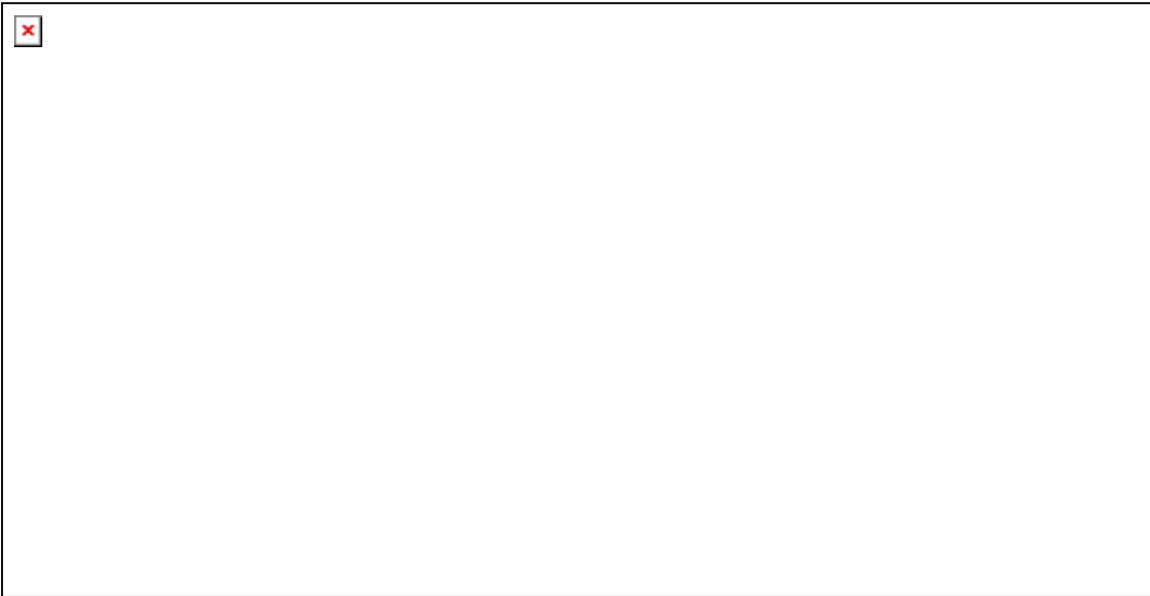


Abb. 5: Die standardisierte Semi-Varianz  $\gamma_s(|h|)$  (Mass für die Streuung) in Abhängigkeit der Distanz  $|h|$  zwischen den Datenpunkten. Die einzelnen Punkte stellen die aus den Daten ermittelte  $\gamma_s(|h|)$  dar und die Linie das am besten passende Modell von  $\gamma_s(|h|)$ . Die Abhängigkeit der Streuung von der Distanz ist deutlich erkennbar und weist auf eine räumliche Abhängigkeit der Daten hin.

- a) mittlere Dichten von *Ch. pullus* auf den ZF im Russenbrunnen (log-transformiert). (Modell: Gausskurve mit Nuggets = 0.80, Sill = 1.34, Range = 71.0 m)
- b) mittlere Dichten von *Ch. pullus* auf RU im Russenbrunnen (log-transformiert). (Modell: Gausskurve mit Nuggets = 0.51, Sill = 1.12, Range = 17.7 m)

a)



b)

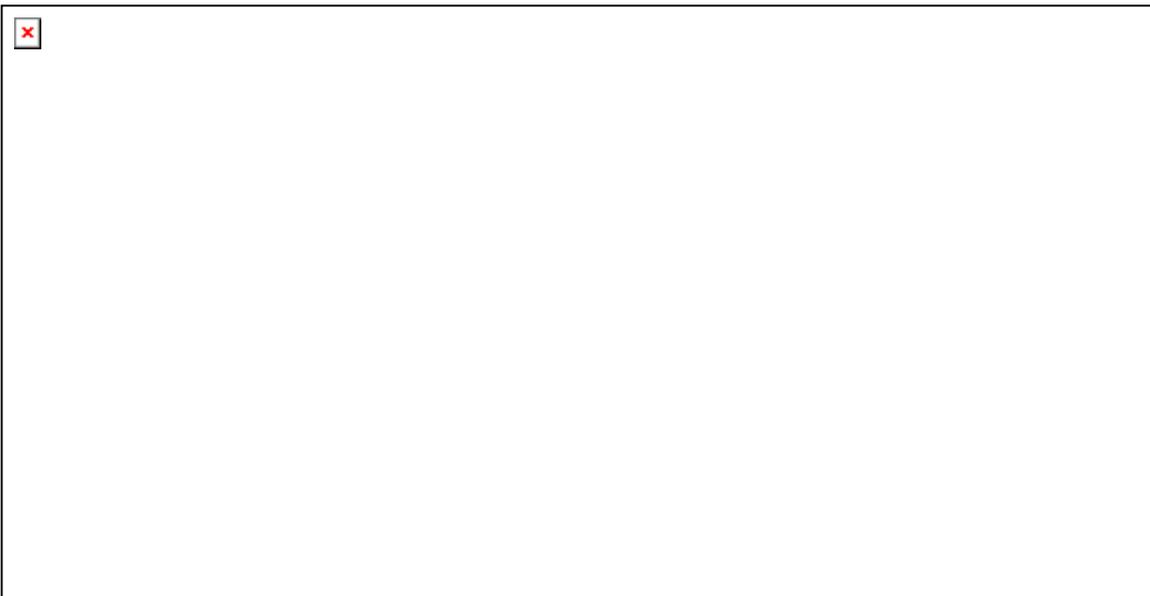


Abb. 6: Verteilung von *Ch. pullus* im Russenbrunnen. Pro Feld wird die mittlere Anzahl beobachteter Individuen angegeben. Die zufällig ausgewählten Flächen ZF (a) wurden 3 mal und die Fläche RU (b) 6 mal begangen. Quadratlänge = 5 m.



Abb. 7: Verteilung von *Ch. pullus* auf RO im Rottensand. Pro Feld ist die mittlere Anzahl beobachteter Individuen angegeben. Die Fläche wurde 6 mal begangen. Quadratlänge = 5 m.

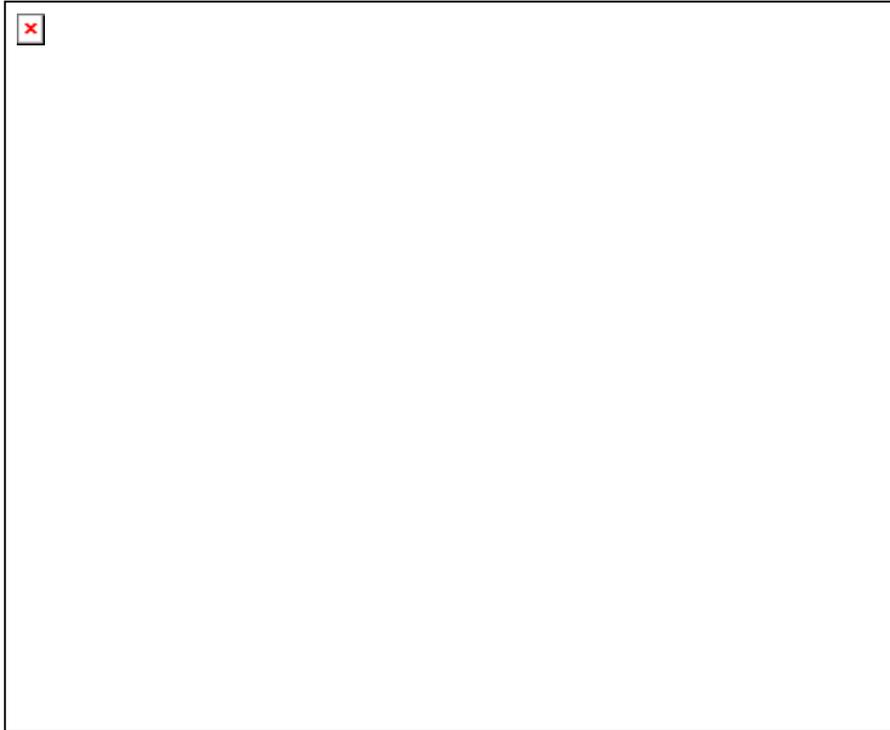


Abb. 8 Mittlere Fangdichten von *Ch. pullus* im Rottensand auf der Fläche RO und im Russenbrunnen auf den zufällig ausgewählten Flächen ZF sowie die Fangdichten von *Ch. vagans* im Russenbrunnen (ZF). Kreise stellen Extremwerte dar (Fälle die mehr als 1.5 Balkenlängen von der oberen oder unteren Kante des Balkens entfernt sind).

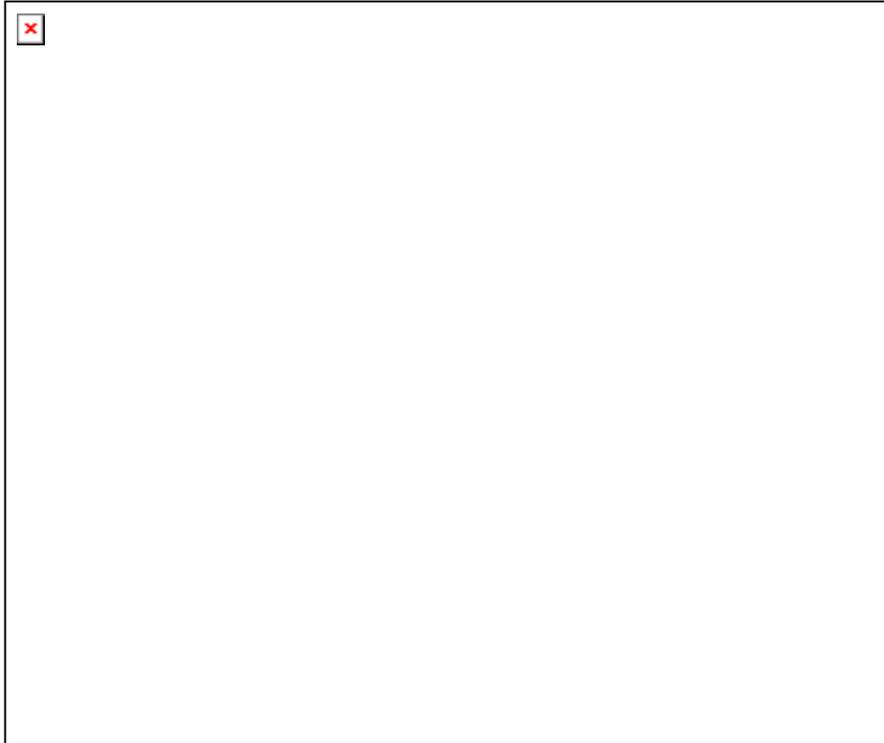


Abb. 9: Mobilität von *Ch. pullus* im Rottensand (RO) und Russenbrunnen (RU) (weiss = Weibchen; grau = Männchen). Die vier Gruppen sind signifikant voneinander verschieden. (H-Test:  $\chi^2 = 16,653$ ;  $f = 4$ ;  $p < 0.001$ ). Kreuze stellen Extremwerte dar (Fälle die mehr als 1.5 Balkenlängen von der oberen oder unteren Kante des Balkens entfernt sind).



Abb. 10 Häufigkeitsverteilung der mittleren Anzahl *Ch. pullus* auf den zufällig ausgewählten Flächen ZF im Russenbrunnen.

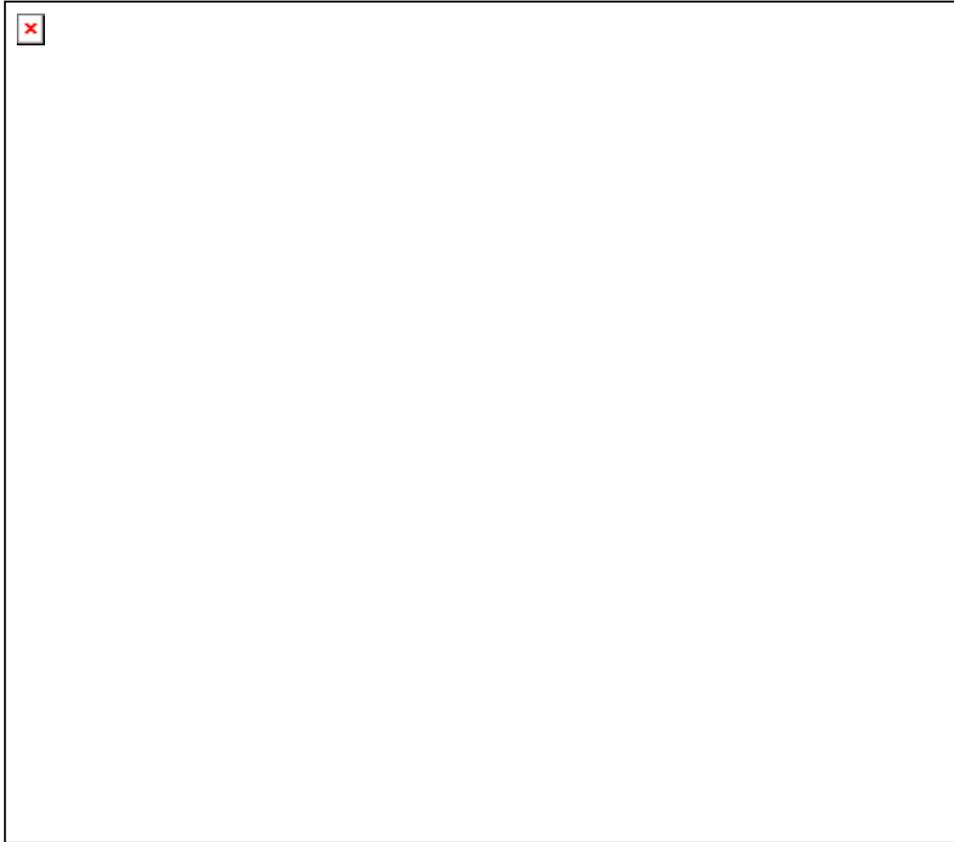


Abb. 11: Auswirkung der Beschattung: Auf den Geraden befinden sich die Wertepaare der Beschattung am Morgen und am Mittag, für welche das logistische Regressionsmodell die gleiche Wahrscheinlichkeit vorhersagt, dass *Ch. pullus* eine hohe Dichte aufweist. Die Koeffizienten des Modells sind in Tab. 2 aufgelistet.

Tab. 1: Verteilung von *Ch. pullus* im Habitat: Mit dem Mittelwert-Varianzverhältnis-Test wurde auf eine Abweichung von einer Zufallsverteilung getestet. Hohe  $\chi^2$ -Werte weisen auf eine geklumpfte Verteilung hin.

		$\chi^2$	DF	p
ZF	22.06.2002	57.2	25	p < 0.001
	19.07.2002	96.9	25	p < 0.001
	07.08.2002	51.5	25	p < 0.01
RU	10.06.2002	87.3	59	p < 0.01
	29.06.2002	130.3	59	p < 0.001
	08.07.2002	125.9	59	p < 0.001
	22.07.2002	156.3	59	p < 0.001
	13.08.2002	84.3	59	p < 0.05
	30.08.2002	74.0	59	0.1 > p > 0.05
RO	21.06.2002	88.6	47	p < 0.001
	01.07.2002	102.0	47	p < 0.001
	11.07.2002	89.9	47	p < 0.001
	24.07.2002	120.2	47	p < 0.001
	13.08.2002	103.0	47	p < 0.001
	29.08.2002	78.0	47	p < 0.01

Tab. 2 Berechnete Koeffizienten (B) der Beschattung am Morgen (SMO) und Mittag (SMI) und der Konstante der logistischen Regression. Die Waldstatistik (Wald) testet die Koeffizienten auf eine Abweichung vom Wert 0. Zusätzlich wurden die Rangkorrelationen (R) zwischen den Dichten von *Ch. pullus* auf den ZF im Russenbrunnen mit SMO und SMI korrigiert für räumliche Autokorrelation nach Clifford et al (1989) und Dutilleul et al (1993) berechnet.

	B	SE	Wald	DF	p	R	p
SMO	-6.9	3.2	3.913	1	0.048	-0.44	0.013
SMI	-58.9	42.0	1.966	1	0.161	-0.47	0.012
Konstante	4.2	2.1	3.935	1	0.047	-	-

## 5. Diskussion

### 5.1. Populationsgrößen und Gefährdung

Im Pfywald existieren nur noch zwei isolierte Populationen von *Ch. pullus* (Carron 1999; Müller und Zettel 1999). Die Beurteilung der Gefährdung dieser beiden Population ist daher von besonderer Wichtigkeit. Die Populationsgrösse spielt dabei eine zentrale Rolle, weil unterhalb gewisser Grössen (minimale überlebensfähige Populationsgrösse, Schaffer 1981) eine Population mit Sicherheit nicht langfristig überleben kann. Eine genaue Bestimmung dieser Grenze für die beiden Populationen im Pfywald ist aber hier aufgrund unserer Daten nicht möglich. Insbesondere auch deshalb, weil für viele Verfahren Daten über mehrere Jahre notwendig sind oder Daten über die genetische Variabilität benötigt werden. Köhler (1999) schlägt die von Thomas (1990) berechnete minimale Populationsgrösse von 500 Individuen als Richtlinie für Heuschrecken vor. Diese Zahl beruht allein auf genetischen Überlegungen. Katastrophen und Habitatsveränderungen wurden bei der Ermittlung dieses Richtwertes nicht mitberücksichtigt. Im Rottensand liegt unsere maximale Populationsschätzung weit unter 500 Tieren und auch im Gesamten wurden weit weniger Adulte gefangen und markiert. Mit Sicherheit wurden längst nicht alle Tiere markiert, die das Adultstadium erreicht haben. Aber wenn auch nur die Hälfte aller Tiere markiert wurde, was aufgrund der ermittelten Fangwahrscheinlichkeit das Minimum an gefangenen Tiere darstellt, bewegt sich die Population nach wie vor im Grenzbereich der 500 Individuen. Im Russenbrunnen wurde zwar nur auf einem Teil der Gesamtfläche die Tiere markiert, aber gemäss der beobachteten Verteilung enthielt diese Fläche den Grossteil der Population und daher kann auch im Russenbrunnen davon ausgegangen werden, dass die Population maximal nicht weit über 500 Individuen hinausgeht. Wahrscheinlich ist allerdings die Grenze von 500 Individuen als minimale überlebensfähige Population zu hoch angesetzt, da im Rottensand vor 1997 sehr niedrige Populationsgrössen von 2- 3 Dutzend Tiere über längere Zeit beobachtet wurden (pers. Mitt. G. Carron und P. Werner). Auch von anderen Heuschreckenarten sind sehr kleine Populationen von unter 100 Individuen bekannt: So z. B. *Oedipoda caerulea* an Bahnhöfen und Kiesgruben, *Oedipoda germanica* an Geröllstandorten und *Calliptamus italicus* auf Trockenrasen (Küchenhoff 1994; Sander 1995; Hess und Ritschel-Kandel 1992 in Köhler 1998). Ob die beiden Population im Pfywald stabil sind, wird sich allerdings erst zeigen, wenn genaue Populationsschätzungen von mehreren Jahren vorliegen.

Alarmierend ist, dass die Population im Russenbrunnen (pers. Mitt. G. Carron) im Vergleich zu früheren Jahren deutlich kleiner geworden ist, was sehr wahrscheinlich auf eine Verschlechterung des Habitats zurückzuführen ist.

Nach Köhler (1999) sind Heuschrecken vor allem anfällig für den demographischen Extinktionsstrudel und den Fragmentierungs-Extinktionsstrudel. Dem Wort Strudel kommt dabei besondere Bedeutung zu, weil sich die Problematik, die hinter den Strudeln steht, durch die Strudel selbst verstärkt wird und dadurch die Aussterbewahrscheinlichkeit so immer mehr zunimmt. Beim demographischen Strudel wird die Populationsgrösse durch Umweltstörungen zufällig reduziert und die Varianz in der Wachstumsrate erhöht. Dies macht die Population wiederum anfälliger für weitere Störungen. Dies kann unter anderem dazu führen, dass sich kleine Abweichungen im Geschlechterverhältnis von 1:1 kumulieren und immer stärker werden. Wir fanden keine Abweichung von einem Geschlechterverhältnis von 1:1, was daher auf eine gewisse Stabilität in den Populationen hinweist, aber wir können nicht ausschliessen, dass sich die beiden Population bereits in diesem Strudel befinden. Störungen können sich auch auf andere Bereiche auswirken, wie zum Beispiel die Populationsgrösse selbst. Beim Fragmentierungsstrudel wirkt sich die Verringerung der Populationsgrösse auf die Verteilung aus, was zu einer Aufspaltung in kleine Teilpopulationen führt und später auch zu deren Isolation. Die Isolation selbst kann dann erneut negative Auswirkungen auf die Populationsgrösse haben. Dieser Strudel scheint im Pfywald seine Bedeutung verloren zu haben, da hier ohnehin nur noch zwei kleine isolierte Populationen übrig sind, die kaum noch stärker aufgesplittert werden können.

## **5.2. Phänologie**

Bei Salzburg auf einer Höhe von 450 m ü. M. konnte Schwarz-Waubke (2001) wie wir eine gut ausgebildete Population über einen Monat mit anschliessendem starkem Rückgang beobachten. Insgesamt war das Auftreten der Imagines im Pfywald etwas später als bei Salzburg. Das erste Auftreten von Larven Ende April stimmt etwa mit unseren Beobachtungen im Pfywald überein. Im Unterengadin auf 1100 bis 1200 m trat *Ch. pullus* (Imagines) von Mitte Juli bis Ende September auf und somit etwas später als im Pfywald (Nadig 1986). Die zeitliche Verschiebung kann mit der unterschiedlichen Höhe erklärt werden.

### 5.3. Habitatqualität

Schwarz-Waubke (2001) fand bei Salzburg zum Zeitpunkt der maximalen Abundanz von *Ch. pullus* eine Dichte von 0.5 Individuen/m<sup>2</sup>. Dieser Wert ist fast 10 mal höher als unsere beobachteten Dichten der beiden Standorte zum Zeitpunkt der maximalen Abundanz und weist auf eine suboptimale Habitatqualität hin.

Im Russenbrunnen kam neben *Ch. pullus* unter anderem auch *Ch. vagans* vor. Beide Arten zeigten eine sehr unterschiedliche Nutzung der Fläche. *Ch. pullus* nutzte weniger als die Hälfte der potenziell zur Verfügung stehenden Fläche. *Ch. vagans* hingegen war im Habitat viel gleichmässiger verteilt und häufiger anzutreffen als *Ch. pullus*. *Ch. vagans* ist eine xerothermophile Art und wird als Bewohner von Felsensteppen und offenen Wäldern beschrieben (Bellmann 1985; Thorens und Nadig 1997). Als typischer Steppen-Bewohner benötigt er eine minimale Vegetationsdeckung in seinem Habitat. Wunder (2001) konnte zeigen, dass er Flächen mit hohem Kies- und Schotteranteil meidet. In Detzel (1998) wird die bevorzugte Vegetationsstruktur als Vegetation mit geringer Höhe, geringem Raumwiderstand und mässig lückigen Bereichen beschrieben. Für *Ch. pullus* werden aber sehr vegetationsarme Kies- und Sandbänke als bevorzugtes Habitat angesehen (Thorens und Nadig 1997). Auch im Val de Verret (Fournier und Marchesi 1995; eigene Beob.) sind auf der von *Ch. pullus* besiedelten Fläche grosse Bereiche vegetationslos. Während *Ch. vagans* für seine Indifferenz gegenüber Beschattung bekannt ist (Detzel 1998), stellten wir fest, dass *Ch. pullus* beschattete Flächen meidet. *Ch. vagans* bevorzugt daher eindeutig ältere Sukzessionsstadien als *Ch. pullus*. Die höhere Abundanz von *Ch. vagans* im Vergleich zu *Ch. pullus* stellt daher einen weiteren Hinweis für die schlechten Bedingungen für den Kiesbankgrashüpfer im Russenbrunnen dar.

### 5.4. Mobilität, Geschlecht und Habitatqualität

In der Literatur sind unterschiedliche Angaben zur Mobilität der Geschlechter von Heuschrecken zu finden. Bei *Bryodema tuberculata* und *Chorthippus dorsatus* zeigten sich die Männchen deutlich mobiler als die Weibchen (Reich 1991; Rietze 1991). Bei *Chorthippus parallelus* war die Mobilität von Weibchen und Männchen ähnlich (Leisi 1992) und Holderegger (1999) fand zwischen den Geschlechtern von *Oedipoda caerulescens* keine Differenz in den Tagesstrecken. Die Mobilität zwischen den Geschlechtern ist aber nicht nur von Art zu Art verschieden, sondern kann auch

zwischen einzelnen Populationen unterschiedlich sein: Im Rottensand fanden wir bei *Ch. pullus* wie Schwarz-Waubke (1998) in den minimalen Aktionsflächen eine geringere Mobilität der Weibchen im Vergleich zu den Männchen. Dagegen zeigten sich im Russenbrunnen die Weibchen ebenso mobil wie die Männchen. Nach Ingrisch und Köhler (1998) ist die Mobilität nicht nur von den Eigenschaften der Art, dem Geschlecht, dem Alter und der Lebensdauer abhängig, sondern auch von Umweltgrößen wie Störungen, Heuschreckendichten, Witterung und Habitat. Wir vermuten, dass der beobachtete Unterschied zwischen den Tagesstrecken (ein Mass für die Grundmobilität) der Weibchen an den beiden Standorten auf Unterschiede in der Habitatqualität zurückzuführen ist und die Weibchen im Russenbrunnen grössere Distanzen zurücklegen mussten, damit sie bestimmte Ressourcen nutzen konnten. Da nur die Weibchen davon betroffen waren, kommen nur speziell für die Weibchen wichtige Ressourcen in Frage. Geeignete Eiablageplätze und die Abundanz von paarungsbereiten Männchen stellen solche Ressourcen dar. Weiter könnte bei unterschiedlichen Nahrungsbedürfnissen der Geschlechter auch die Verfügbarkeit von bestimmten Nahrungsquellen eine Rolle spielen. Da die Männchen gleich häufig wie die Weibchen waren und ihre Dichten an den beiden Standorten ähnlich waren, kann ein Mangel an Männchen für die erhöhte Mobilität ausgeschlossen werden. Auch eine unterschiedliche Abundanz in den Nahrungsquellen ist unwahrscheinlich, da die Vegetation im Russenbrunnen eher dichter und artenreicher war als im Rottensand. Hingegen könnte ein Mangel an geeigneten Eiablageplätzen durchaus in Frage kommen. Im Russenbrunnen war die Moosbedeckung viel stärker ausgeprägt als im Rottensand (Abb. 1). Bei einer zu dicken Mooschicht müssen die Weibchen ihre Ootheken in die Moospolster ablegen, welche aufgrund des sehr schnell austrocknenden Untergrundes (mineralischer Boden) und geringer Niederschlagsmengen während einem Grossteil der Zeit trocken sind. Die Eier der Caelifera müssen aber während ihrer Entwicklung Wasser aufnehmen können (Ingrisch 1983, 1988 in Ingrisch und Köhler 1998) und daher kann eine zu mächtige Mooschicht ungeeignet für eine Eiablage sein. Weiter sind systematische Fehler nicht auszuschliessen, da gemäss Samietz und Berger (1997) die Tagestrecke sehr stark von der Anzahl Tage zwischen den Wiederfinden abhängt. Da wir aber nur Daten von zwei aufeinander folgenden Funden berücksichtigt haben und die Bearbeitung der beiden Standorte zeitlich synchronisiert wurde, können wir davon

ausgehen, dass der systematische Fehler an beiden Standorten ähnlich war und als mögliche Erklärung ausgeschlossen werden kann.

### **5.5. Mobilität und die Besiedlung von neuen Lebensräumen**

Auf beiden Standorten fanden wir wenige Individuen, die zwischen den Wiederfängen überdurchschnittlich grosse Distanzen zurück legten. Dabei wanderte ein Individuum fast 90 m weit. Auch Zettel (pers. Mitt.) fand einige Individuen die vom eigentlichen Standort im Rottensand rund 100 m entfernt waren. Im Russenbrunnen konnte Carron (1999) Migration entlang eines Waldweges beobachten. Vier Jahre nach der ersten Beobachtung dieser Ausbreitung wurde der Kiesbankgrashüpfer bereits 500 m entfernt von seinem ursprünglichen Habitat beobachtet. Allerdings konnten sich die Tiere dort nicht halten (eigene Beob.). In geeigneter Umgebung scheint *Ch. pullus* durchaus fähig zu sein, grössere Strecken zurückzulegen. Aber im Vergleich zu sehr guten Fliegern wie *Oedipoda germanica* sind die zurückgelegten Strecken eher kurz. Bei *O. germanica* wurden Aktionsdistanzen über 400 m und bei *B. tuberculata* über 900 m beobachtet (Zöller 1995; Reich 1991). Die Flugunfähigkeit beeinträchtigt die Mobilität von *Ch. pullus* im Vergleich zu andern flugfähigen Heuschrecken recht stark. Insbesondere Bereiche mit dichter Vegetation ohne Korridore oder wasserführende Flussläufe dürften unüberwindbare Hindernisse darstellen.

### **5.6. Habitatparameter und räumliche Verteilung**

Wir fanden, dass die Beschattung am Morgen und am Mittag die Verteilung der Imagines im Habitat beeinflusst. Dies stimmt mit dem Befund von Schwarz-Waubke (1997) überein; sie fand, dass der Kiesbankgrashüpfer sonnige gegenüber schattigen Stellen bevorzugt. Die Beschattung am Abend hingegen scheint für *Ch. pullus* nicht mehr wichtig zu sein. Dies liegt wohl daran, dass die bevorzugten Flächen über den restlichen Teil des Tages grösstenteils besonnt sind und sich der Boden und die bodennahen Luftschichten soweit erhitzt haben, dass sich eine spätere Beschattung nicht mehr nachteilig auf das Mikroklima auswirkt. Nach Nadig (1986) und Fournier und Marchesi (1995) ist *Ch. pullus* auch in der näheren Umgebung von Büschen anzutreffen. Auch Harz (1957) erwähnt Waldränder als mögliches Habitat, ohne jedoch Aussagen über deren Exposition zu machen. Da aber gerade Büsche und Bäume die Beschattung verursachen, sind aufgrund unserer Beobachtungen solche Habitate nicht ideal. Wahrscheinlich spielt das

Lokalklima bei der Wahl des Mikrohabitats zusätzlich eine Rolle. An windexponierten Standorten kann die Nähe von Büschen und Bäumen von Vorteil sein, da Bäume und Büsche windstille Orte schaffen und daher dort die Wärme besser erhalten bleibt.

Nach Schwarz-Waubke (1997) wäre neben der Beschattung auch die Deckung von Streu und Moos sowie diejenige der Kräuter als beeinflussende Faktoren zu erwarten gewesen. Sie scheinen aber im Russenbrunnen keinen Einfluss auf die Verteilung von *Ch. pullus* zu haben. Da unsere Resultate auf Beobachtungsdaten und nicht auf Experimenten beruhen, können wir den Einfluss anderer Faktoren auf die Verteilung im Allgemeinen nicht ausschließen. Einige Covariablen korrelierten miteinander und könnten allein deshalb aus dem Modell heraus gefallen sein und nicht weil sie keinen Einfluss auf die Verteilung der Heuschrecken hatten.

Nach wie vor unklar sind die Habitatansprüche der Larven und inwiefern die Habitatstruktur die Wahl der Eiablageplätze beeinflusst. Die Bedürfnisse der Imagines, der Larven und Ootheken können durchaus verschieden sein: So konnte Kaltenbach (1963) zeigen, dass Larven und Imagines in Bezug auf die Milieufeuchte in ihren Ansprüchen differieren. Urech (2003) fand, dass sich die Imagines, Larven und Ootheken von *Calliptamus italicus* und *Oedipoda caerulescens* im Habitat unterschiedlich verteilten, was auch auf unterschiedliche Ansprüche im Mikrohabitat hinweist.

Bei der Regressionsanalyse selbst wurde die räumliche Abhängigkeit nicht berücksichtigt. Da aber die Differenzen der P-Werte zwischen der korrigierten Analyse nach Dutilleul et al (1993) und Clifford et al (1989) und der unkorrigierten Analyse der einzelnen Korrelationen kaum verschieden waren, war die Verwendung einer unkorrigierten Analyse gerechtfertigt. Der Ausschluss der Koordinaten aus der Analyse war aufgrund der nicht signifikanten Abhängigkeit wegen der räumlichen Autokorrelation notwendig, sonst wäre die X-Koordinate ins Regressionsmodell aufgenommen worden und ein falsches Modell entstanden.

### **5.7. Habitat-Management**

Im Rottensand hat zwar die Population gegenüber früher zugenommen (pers. Mitt. G. Carron und P. Werner), dennoch dürfte sie sich immer noch an der unteren Grenze einer überlebensfähigen Population befinden. Im Russenbrunnen hat die Population im Vergleich zu früheren Jahren abgenommen (pers. Mitt. G. Carron und

---

P. Werner) und auch sie befindet sich an der unteren Grenze einer überlebensfähigen Population. Es ist daher wichtig, dass die beiden Populationen durch Verbesserungen der Habitatqualität erhalten bleiben und gestärkt werden, bis die geplanten Management-Pläne verwirklicht werden und neue potenzielle Standorte entstehen, in welche *Ch. pullus* von den jetzigen Standorten einwandern kann. Einerseits sind Habitatkorridore geplant, die den Standort im Rottensand mit der grossen Schwemm- und Schotterfläche verbinden und andererseits sollte durch eine Revitalisierung der Rhone (KBM 1997) ein breiteres, weniger gefährdendes Flussbett entstehen, auf dessen Kiesinseln sich Pionierarten wie *Ch. pullus* halten können. Aus unserer Arbeit geht hervor, dass die Beschattung ein wichtiger limitierender Faktor ist und ein Entfernen der Büsche und damit verbunden eine Reduktion der Beschattung die Habitatqualität stark verbessern würde. Weiter dürfte sich eine Öffnung der Bodenoberfläche, d. h. eine Entfernung der Moose, positiv auf die Population auswirken, da dadurch sehr wahrscheinlich bessere Eiablageplätze geschaffen werden. Da im Val de Ferret an einem Standort von *Ch. pullus* nur wenig Moos vorkam und *Ch. pullus* dort häufig war (eigene Beob.), dürfte sich eine solche Massnahme zumindest nicht negativ auswirken. In den kommenden Jahren soll mit Feldexperimenten der Einfluss von Beschattung und Moosdecke auf die Populationsgrösse abgeklärt werden.

## 6. Danke

Mein herzlicher Dank gilt allen vorab Jürg Zettel, der diese Arbeit leitete und wann immer es nötig war mit Rat und Tat zur Seite stand. Weiter möchte ich mich bei Ursula Zettel für die Unterstützung bei der Erstellung der Verteilungskarten, bei Jean-Pierre Airoidi und Sven Bacher für die statistische Beratung, bei Reto Urech für die gute Zusammenarbeit im Pfynwald und bei Gilles Carron für die Unterstützung bei der Planung meiner Arbeit bedanken. Ein herzliches Dankeschön geht auch an meine Familie, die mir beim Korrekturlesen eine grosse Hilfe war und mich mental unterstützte.

## 7. Literatur

- Arnason, A. N., Schwarz C. J., Boyer G. (1998): Popan 5. A data maintenance and analysis system for mark-recapture data. Scientific report Dept of Computer Scienc. University of Manitoba
- Bellman H. (1985): Heuschrecken. Neumann-Neudamm, Melsungen
- Carron G. (1999): Les orthoptères menacés de la zone alluviale de finges, VS. Bull. Murith. 117: 23-30
- Clifford P., Richardson S., Hemon D. (1989): Assessing the significance of the correlation between tow spatial processes. Biometrics 45: 123-134
- Detzel P. (1998) Die Heuschrecken Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart
- Dutilleul P., Clifford P., Richardson S., Hemon D. (1993): Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. Biometrics 49: 305-314
- Fournier J., Marchesi P. (1995): Découverte d'une population de criquet des iscles (*Chorthippus pullus*) Philippi, 1830 (Saltatoria, Acrididae) dans le Val Ferret, Valais. Bull. Murith. 113: 85-90
- Gangwere S. K., Chavin W., Evans F. C. (1964): Methods of marking insects with especial reverence to orthoptera. Ann. Entomol. Soc. Am. 57: 662-669
- Harz K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. Fischer, Jena
- Hess R., Ritschel-Kandel G. (1992) Heuschrecken als Zeigerarten des Naturschutzes in Xerothermstandorten des Saaletales bei Machtilshausen (Krs. Bad Kissingen). Articulata 7: 77-100
- Heydemann B. (1956): Die Biotopstruktur als Raumfülle und Raumwiderstand für die Tierwelt. Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg: 332-347
- Holderegger B. (1999): Autökologie von *Sphingonotus caerulans* und *Oedipoda caerulescens* (Orthoptera, Acrididae) in zwei unterschiedlichen Zonationstypen im Pfywald (VS, Schweiz). Diplomarbeit Universität Bern

- Ingrisch S. (1983): Zum Einfluss der Feuchte auf den Wasserhaushalt der Eier und die Grösse des 1. Larvenstadiums bei mitteleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zool. Anz. 210: 357-368
- Ingrisch S. (1988): Wasseraufnahme und Trockenresistenz der Eier europäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). Zool. Jb. Physiol. 92: 227-280
- Ingrisch S., Köhler G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. Neue Brehm Bücherei Bd. 629. Westarp Wissenschaften, Magdeburg
- Jolly, G. M., Dickson J. (1980): Mark-recapture suite of programs. COMPSTAT-1980: Proceedings in computational statistics. Physica-Verlag, Wien.
- Jolly, G. M., Dickson J. (1982): Programs for the analysis of mark-recapture data. (Manual for the MARK suite of programs). Department of Statistics, Edinburgh University.
- Kaltenbach A. (1963): Milieufeuchtigkeit, Standortsbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonischen Raum Österreichs. Sitz.- Ber. Österr. Akad. Wiss. Abt. I 172: 97-119
- KBM, Werner P., Berthod Ch. (1997): Massnahmenplan Hochwasserschutzkonzept Salgesch/ Varen/ Leuk. Bericht der Dienststelle für Strassen und Flussbau des Kantons Wallis
- Köhler G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). Laurenti-Verlag, Bochum
- Krebs C. J. (1989): Ecological methodology. Harper & Row, New York
- Küchenhof B. (1994): Zur Verbreitung der blauflügeligen Ödlandschrecke (*Oedipoda caerulea* L. 1758) im Kölner Raum. Articulata 9: 43 – 53
- Leisi Ch. (1992): Die Bedeutung von Grünbrücken als Vernetzungselement für Heuschrecken. Diplomarbeit Universität Basel
- Maas S., Detzel P., Staudt A. (2002): Gefährdungsanalyse der Heuschrecken Deutschlands. Bundesamt für Naturschutz Deutschland, Bonn

- Müller P., Zettel J. (1999): Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfywald, Kt. VS). IV. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Heuschrecken (Saltatoria). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 72: 165-174
- Nadig A. (1986): Heuschrecken (Orthoptera). In: Ökologische Untersuchungen im Unterengadin. Erg. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark 12, Liefg. 10
- Pollock K. H., Nichols J. D., Brownie C., Hines J. E. (1990): Statistical inference for capture-recapture experiments. Wildlife Monographs 107: 97
- Primack R. B. (1995): Naturschutzbiologie. Spektrum, Heidelberg
- Reich M. (1991): Struktur und Dynamik einer Population von *Bryodema tuberculata* (Fabricius, 1775)(Saltatoria, Acrididae). Dissertation Universität Ulm
- Rietze J. (1994): Zum Ausbreitungsverhalten von Feldheuschrecken. Erfahrungen, Methoden und Ergebnisse. Articulata 9: 43-58
- Samietz J., Berger U. (1997): Evaluation of movement parameters in insects - bias and robustness with regard to resight numbers. Oecologia 110: 4049
- Sander U. (1995): Beziehungen zwischen Habitatparametern und Struktur und Grösse von Populationen der Heuschrecken *Oedipoda caerulescens* (L. 1758) und *Oedipoda germanica* (Latr. 1804) im Mittelrheintal. Diplomarbeit Universität Bonn
- Schaffer. M. L. (1981) Minimum population sizes for species conservation. Bioscience 31:131-134
- Schwarz-Waubke M. (1997): Lebensraumnutzung von *Chorthippus pullus* (Philippi 1830) (Orthoptera Acrididae). Linzer biol. Beitr. 29: 601-620
- Schwarz-Waubke M. (1998): Wanderverhalten und Aktionsraum adulter *Chorthippus pullus* (Philippi 1830) (Orthoptera, Acrididae) in einer Wildflusslandschaft bei Salzburg. Linzer biol. Beitr. 30: 605-611

- 
- Schwarz-Waubke M. (2001): Zur Biologie und Vergesellschaftung von *Chorthippus pullus* (Philippi 1830)(Saltatoria, Acrididae) im Land Salzburg (Österreich). Linzer biol. Beitr. 32: 997-1015
- Thomas C. D. (1990): What do real population dynamics tell us about minimum viable population sizes? Conserv. Biol. 4: 324-327
- Thorens P. H., Nadig A. (1997): Atlas de distribution des orthoptères de Suisse. Sauterelles, grillons, criquets (Orthoptera), mante religieuse (Mantodea). CSCF, Neuchâtel
- Urech R. (2003): Influence of spreading woody plants and surface cover on the distribution of *Calliptamus italicus* and *Oedipoda caerulescens* (Saltatoria, Caelifera) in a steppe habitat. Diplomarbeit Universität Bern
- Webster R., Oliver A. M. (2001): Geostatistics for environmental scientists. John Wiley and Sons, Chichester
- Wunder U. (2001): Einfluss von Habitatstrukturen auf das Vorkommen von Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) im Pfywald (VS). Diplomarbeit Universität Bern
- Zöller S. (1995): Untersuchungen zur Ökologie von *Oedipoda germanica* (Latreille, 1804) unter besonderer Berücksichtigung der Populationsstruktur, der Habitatbindung und der Mobilität. Articulata 19: 21-59

## Anhang A: Standardisierte Semi-Variogramme

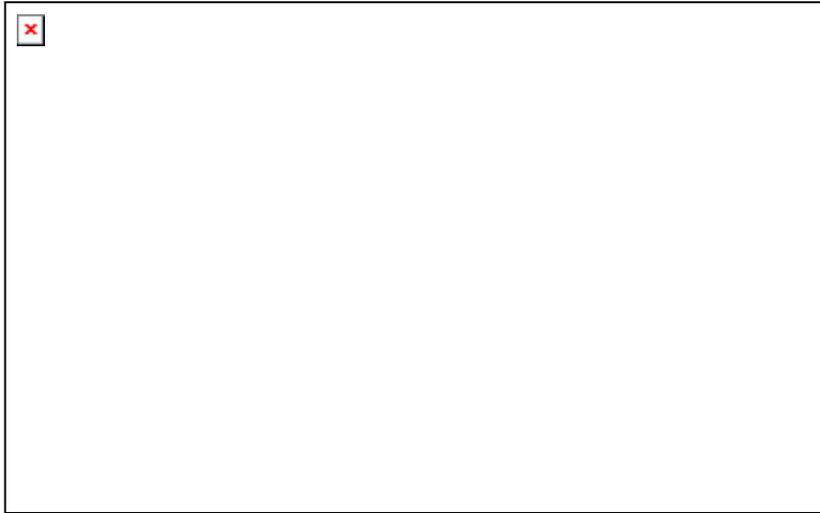


Abb. 12 Standardisiertes Semi-Variogramm von MOOS



Abb. 13 Standardisiertes Semi-Variogramm von STREU

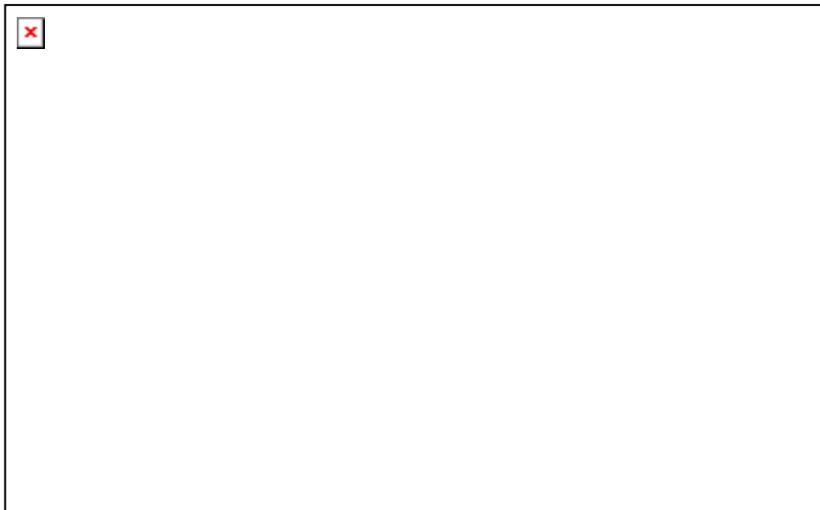


Abb. 14 Standardisiertes Semi-Variogramm von KRAUT



Abb. 15 Standardisiertes Semi-Variogramm von BG

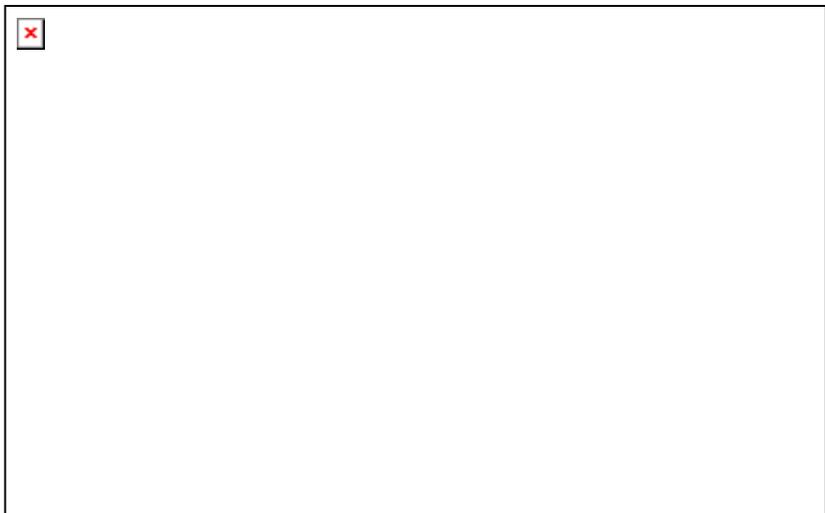


Abb. 16 Standardisiertes Semi-Variogramm von BT



Abb. 17 Standardisiertes Semi-Variogramm von SMO



Abb. 18 Standardisiertes Semi-Variogramm von SMI



Abb. 19 Standardisiertes Semi-Variogramm von SA

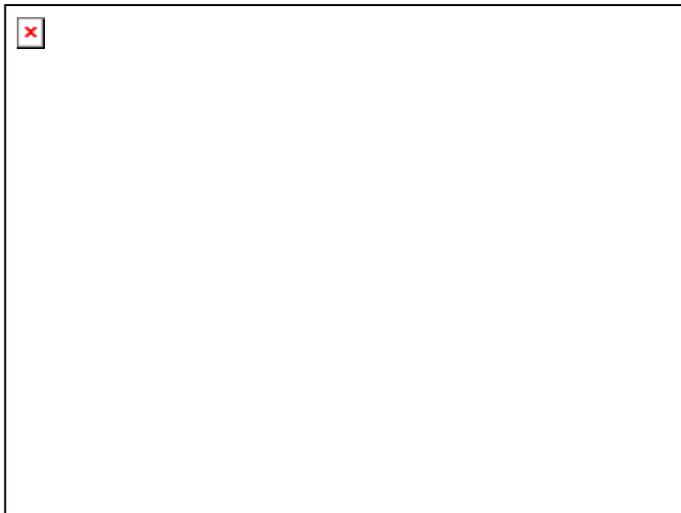


Abb. 20 Standardisiertes Semi-Variogramm der mittleren Dichte von *Ch. vagans*

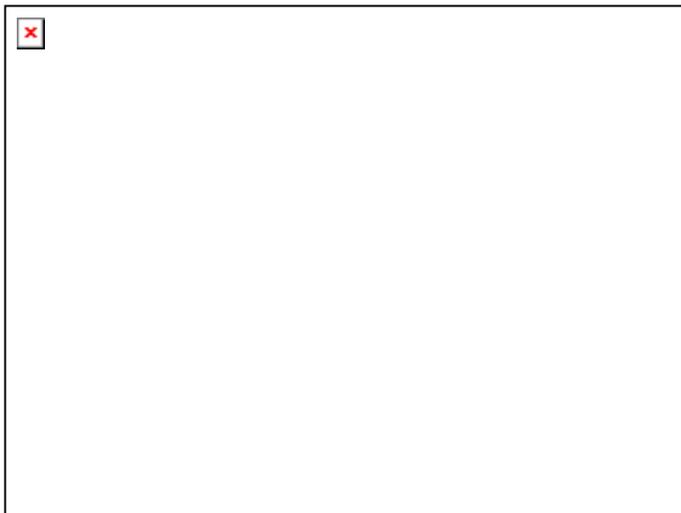
---

**Anhang B: Verteilungskarten der einzelnen Durchgänge von RO,  
RU und den ZF**

a) 21.06.02



b) 01.07.02



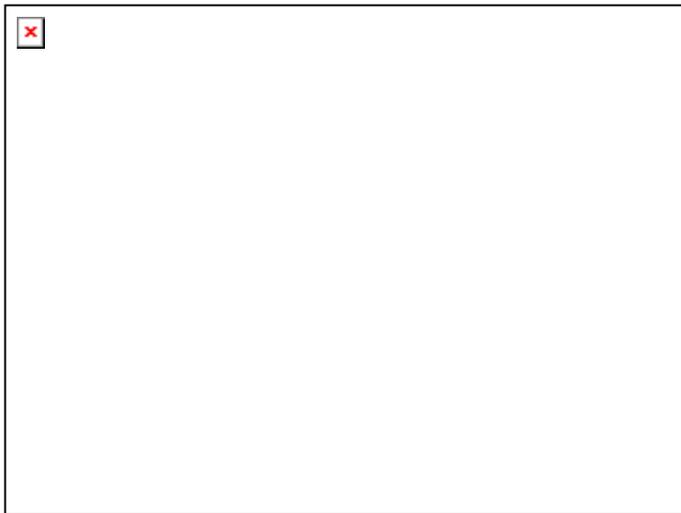
c) 11.07.02



d) 24.07.02



e) 13.08.02

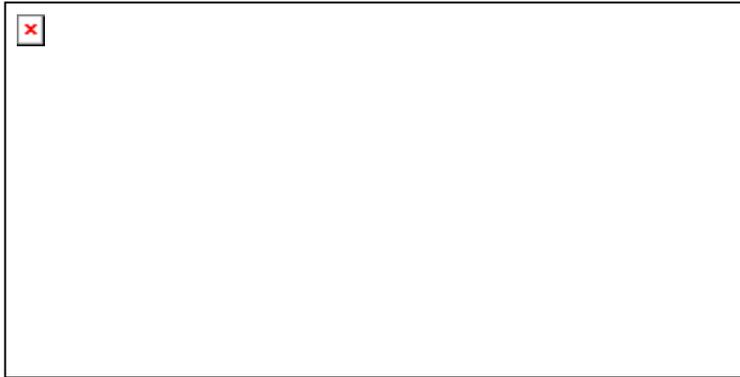


f) 29.08.02



Abb. 21: Verteilung von *Ch. pullus* auf RO

a) 10.06.02



b) 29.06.02



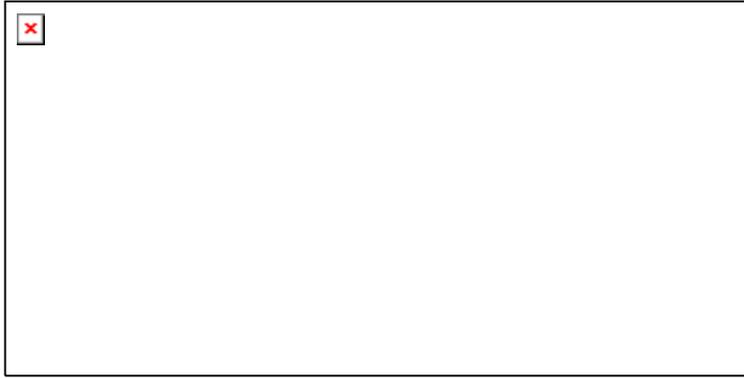
c) 08.07.02



d) 22.07.02



e) 13.08.02

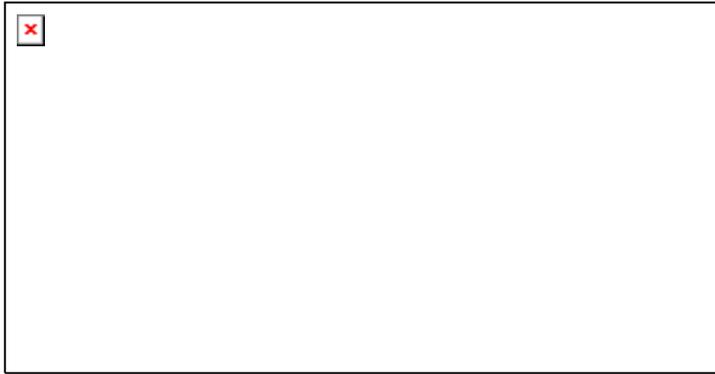


f) 30.08.02



Abb. 22: Verteilung von *Ch. pullus* auf RU

a) 22.06.02



b) 19.07.02



c) 07.08.02



Abb. 23: Verteilung von *Ch. pullus* auf den ZF

## Anhang C: Zusätzliche Tabellen

Tab. 3: Relativer Anteil der Männchen  $p(M)$  und Weibchen ( $p(W)$ ) von *Ch. pullus* für die verschiedenen Durchgänge und Flächen. Der Anteil der Geschlechter wurde auf ein Verhältnis von 1:1 mit dem Binomial-Test getestet (Sig.). Zusätzlich wurde eine Poweranalyse (Pow) durchgeführt, um die Aussagekraft des Testes für die gegebenen Stichprobengrößen  $N$  zu überprüfen. Als Effektgröße wurde ein Verhältnis von 9:13 gewählt, was eine Reduktion der effektiven Populationsgröße um 10 % bedeuten würde.

		<b>N</b>	<b>p(W)</b>	<b>p(M)</b>	<b>Sig.</b>	<b>Pow.<sup>4</sup></b>
<b>ZF:</b>	22.06.02	25	0.64	0.36	0.23	0.33
	19.07.02	36	0.58	0.42	0.40	0.45
	07.08.02	30	0.57	0.43	0.58	0.39
<b>RU:</b>	10.06.02	15	0.53	0.47	1.00	0.22
	29.06.02	83	0.54	0.46	0.51	0.79
	08.07.02	92	0.53	0.47	0.60	0.83
	22.07.02	73	0.52	0.48	0.82	0.74
	13.08.02	32	0.50	0.50	1.00	0.41
	30.08.02	10	0.30	0.70	0.34	0.16
<b>RO:</b>	21.06.02	31	0.55	0.45	0.72	0.40
	01.07.02	100	0.51	0.49	0.92	0.86
	11.07.02	70	0.53	0.47	0.72	0.72
	24.07.02	71	0.44	0.56	0.34	0.73
	13.08.02	42	0.40	0.60	0.28	0.51
	29.08.02	22	0.64	0.37	0.29	0.30

Tab. 4 Habitatparameter im Russenbrunnen (ZF). Alle Werte stellen relative Anteile dar. Für jeden Faktor wird der beobachtete Minimalwert (Min) das 25, 50, und 75% Quantil und der Maximalwert (Max) angegeben.

	Min	Q <sub>25</sub>	Q <sub>50</sub>	Q <sub>75</sub>	Max
MOOS	0.03	0.4	0.5	0.6	0.7
STREU	0.10	0.2	0.3	0.4	0.9
KRAUT	0.2	0.3	0.3	0.4	0.6
BG	0.00	0.05	0.1	0.2	0.6
BT	0.05	0.05	0.05	0.05	0.1
SMO	0.05	0.2	0.5	0.7	1.0
SMI	0.05	0.05	0.1	0.2	0.8
SA	0.05	0.1	0.2	0.6	1.0