

Beobachtungen zu Biologie und Verhalten einer Buschheuschrecke, *Phymateus leprosus* FABRICIUS, 1793 (Acridoidea: Pyrgomorphidae), in der Großen Karoo, Südafrika

Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen

GÜNTER KÖHLER, JÖRG SAMIETZ und GERD WAGNER

Zusammenfassung: Die Buschheuschrecke, *Phymateus leprosus* FABR., lebt in der südlichen Großen Karoo/Südafrika zu Beginn ihrer Imaginalzeit (März/April) vorzugsweise an *Asclepias buchenaviana* SCHINZ, wurde aber auch an weiteren 7 Strauch- und Baumarten gefunden. Die bis zu 80 mm große Art trat im Tierberg-Gebiet bei Prince Albert nur in der roten Form auf; von den Individuen hatten wiederum ca. 80% ein grünes und ca. 20% ein rotes Pronotum. Individuen einer grünen Morphe wurden bei Wilderness an der Südküste gefunden. Als Drohverhalten werden die Flügel plötzlich und mit einem Raschellaut nach oben geschlagen. Zur Abwehr bei Annäherung reißt *Phymateus* die Hinterbeine nach oben, und bei Berührung verspritzt die Insekten eine widerlich riechende milchig-klebrige Flüssigkeit unter hohem Druck.

1. Einleitung

Während einer einmonatigen Forschungsexkursion von Mitarbeitern und Studenten des Jenaer Universitätsinstituts für Ökologie durch die südafrikanische Kapprovinz (10. 3.–9. 4. 1995) konnten im Gebiet um Prince Albert (südliche Große Karoo) einige interessante Beobachtungen an Buschheuschrecken (Gattung *Phymateus*, 'bush locusts' – JOHNSEN 1990) gemacht werden. Sie gehören zur Familie der Pyrgomorphidae, einer überwiegend subtropisch-tropisch verbreiteten Gruppe, die mit wenigen Arten auch noch in Südeuropa vertreten ist. Es stellte sich im Nachhinein heraus, daß zur Biologie und Ökologie gerade dieser auffälligen und interessanten Gattung bisher wenig bekannt ist (BISHOP 1940, DE LOTTO 1950), so daß wir uns entschlossen, unsere Beobachtungen zusammenzustellen. Damit soll auch ein Anreiz für jene Entomologen gegeben werden, die Südafrika zukünftig auf Reisen erkunden wollen.

Die Gattung *Phymateus* THUNBERG, 1815 ist auf dem afrikanischen Kontinent mit insgesamt 8 Arten verbreitet; in Südafrika kommen davon 4 Arten in zwei Untergattungen vor: *Phymateus (Phymateus) viridipes* STAL, *Phymateus (Phymateus) morbillosus* (L.), *Phymateus (Maphyteus) baccatus* (STAL) und *Phymateus (Maphyteus) leprosus* FABRICIUS. Ungeachtet der bedeutenden Körpergröße ihrer Arten ist diese Gattung aber revisionsbedürftig und ihre Taxonomie – vor allem in älteren Arbeiten – bleibt ziemlich verworren (KEVAN & AKBAR 1964, JOHNSEN 1990 und briefl. Mitteilung).

Die im folgenden behandelte Art *Phymateus leprosus* FABR. zeichnet sich vor anderen durch zwei zapfen- bis halbkugelförmige Erhebungen auf dem vorderen Pronotum aus und kann daher mit den vorhandenen Gattungsschlüsseln (BOLIVAR 1884, 1904; JOHNSEN 1990) gut bestimmt und von anderen abgegrenzt werden. Diese Art tritt nach JOHNSEN & FORCHHAMMER (1978) und JOHNSEN (1990) in Zimbabwe, Namibia, Südafrika, Rhodesien und Swaziland (letzteres nach JOHNSEN, unpubl.) auf. Das genauere Verbreitungsgebiet in Südafrika läßt sich hingegen aus den wenigen publizierten Fundortangaben nur grob bestimmen; eine umfassende Auswertung des musealen Belegmaterials steht für diese Heuschreckengruppe noch aus. Nach den zumeist älteren Publikationen ist *Ph. leprosus* wohl vor allem im südöstlichen, küstennahen Bereich Südafrikas zwischen Mossel Bay und Durban verbreitet, wobei die meisten Fundorte im Gebiet um Mossel Bay nach Norden bis zur südlichen Großen Karoo liegen. Auch die älteren Quellen (BOLIVAR 1884, KARNY

1910) nennen als Verbreitungsgebiet ‚Cafreria‘, wie im 19. Jahrhundert die Gegend zwischen East London und Durban genannt wurde. Auf unserer weiteren Exkursionsroute durch die nördliche Kapprovins konnten wir diese Art jedenfalls nicht mehr finden: zwischen Beaufort-West und Upington, im Kalahari Gemsbok National Park sowie vom Fish River Canyon (Namibia) über Springbok nach Cape Town. Auch JOHNSEN (1990) gibt sie für die Fauna des nördlich angrenzenden Botswana nicht an.

2. Untersuchungsgebiet

Die Feldstudien betrieben wir durchweg im unmittelbaren Südosten der Großen Karoo, die als Halbwüste den größten Teil der Kapprovins und damit über ein Drittel von Südafrika bedeckt. Zirka 25 km östlich des Städtchens Prince Albert und zirka 20 km nördlich der Swartberge, befindet sich das im Jahre 1987 gegründete Tierberg-Forschungszentrum der Universität Kapstadt, auf dessen zu einer großen Farm gehörigem Gelände wir überwiegend tätig waren. Das Untersuchungsgebiet von 100 ha liegt in 800 m ü. NN im Tal des Sandrivier-Flusses (80 km lang, mit Nebenbächen 5 km breit), der jedoch zur Zeit unseres Aufenthaltes kein Wasser führte.

Das Klima ist ausgesprochen arid, mit einem mittleren Jahresniederschlag von nur 167 mm. Die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 17,5°C bei beträchtlichen Schwankungen über das Jahr und von Jahr zu Jahr. An 90 Tagen des Jahres liegt das Temperaturmaximum über 30°C, an 10 Tagen das Minimum unter 0°C (MILTON et al. 1992).

3. Lebensraum

Die *Phymateus*-Population lebte überwiegend entlang zweier nach SSW gerichteter, trockener Fluß- bzw. Bachbetten (‚major drainage line‘ und ‚minor drainage line‘) von 10–20 m bzw. 5–10 m Breite (Abb. 1). Am Rande des zirka 0,5–1 m tiefen, in den gelbbraunen sandigen Lehmen



Abb. 1. Ausgetrockneter Nebenbach (‚minor drainage line‘) des Sandrivier-Flusses im Tierberg-Gebiet, Große Karoo, mit Büschen von *Asclepias buchenaviana*. Foto: G. Köhler.



Abb. 2. Einzelstehender Busch von *Asclepias buchenaviana*, in dessen oberem Teil sich die Imagines von *Ph. leprosus* zumeist aufhielten. Foto: G. Köhler.

boden erodierten Bachbettes wuchsen zahlreiche Büsche. Die ausgedehntesten waren *Asclepias buchenaviana* SCHINZ (mountain milk bush, lammerlat), eine Art, die im Gebiet hauptsächlich an solchen Bachläufen, aber auch entlang unbefestigter Landstraßen vorkommt. Diese Büsche erreichten Höhen bis zu 3 m und Durchmesser von 1–4 m (Abb. 2).

Im Laufe einer Woche konnten von uns etwa 100 Buschheuschrecken gefunden und beobachtet werden, wobei jene an den Straßenrändern nicht berücksichtigt sind. Die enorme Größe dieser Heuschrecken läßt sie schon von weitem erkennen und sogar aus dem Fahrzeug heraus zählen.

Im Tierberg-Gebiet der Großen Karoo schien es zunächst bei oberflächlicher Betrachtung, daß *Ph. leprosus* nur an *Asclepias buchenaviana* vorkommt, in deren hohem, dünnem Stengelbusch die Tiere weithin sichtbar saßen und von denen sie sich sicherlich auch ernährten. Später fanden wir die Heuschrecken noch auf anderen Pflanzenarten, wenn auch bei weitem nicht so häufig. Sollten die Pflanzen, auf denen die Heuschrecken saßen, auch von ihnen gefressen werden, so handelt es sich bei *Ph. leprosus* um eine recht polyphage Art, denn die acht festgestellten Pflanzen(arten) gehören sämtlich verschiedenen Familien an (Tab. 1). Auch die anderen *Phymateus*-Arten des südlichen Afrika werden als polyphag an Kräutern, Sträuchern und auf Bäumen charakterisiert (JOHNSEN 1990). Genaue Nahrungsanalysen sind jedoch nicht bekannt.

4. Entwicklungszustand

Zur Zeit der Untersuchungen befanden sich nahezu alle Individuen im Imaginalstadium. So wurden während einer Begehung im Bachbett am 21. März insgesamt 69 adulte Tiere und nur eine Nymphe (im letzten Stadium) gefunden, während im selben Gebiet am 24. März 54 Imagines und zwei Nymphen gefunden wurden. Zumindest diese wenigen späten Juvenilstadien wiesen bereits die für *Ph. leprosus* typischen großen beulenförmigen Pronotumhöcker auf und waren dadurch trotz ihrer völlig anderen Färbung (vgl. Abb. 5) einwandfrei dieser Art zuzuordnen.

Tabelle 1.
Sitzpflanzen (nach Nutzungshäufigkeit) von *Phymateus leprosus* im Tierberg-Gebiet/Große Karoo. Ende März 1995.
Taxonomie nach SHEARING & HEERDEN (1994).

Pflanzenart	Familie
<i>Asclepias buchenaviana</i> SCHINZ	Asclepiadaceae
<i>Rhigozum ? obovatum</i> BURCH.	Bignoniaceae
<i>Euphorbia</i> spec.	Euphorbiaceae
<i>Acacia karoo</i> HAYNE	Fabaceae
<i>Lycium oxycarpum</i> DUNAL	Solanaceae
<i>Grewia robusta</i> BURCH.	Tiliaceae
<i>Rhus undulata</i> JACQ.	Anacardiaceae
<i>Osteospermum sinuatum</i> (DC.) NORL.	Asteraceae

Demzufolge findet die Adulthäutung wohl in der Zeit von Mitte Januar bis Ende Februar statt, und wenige Nymphen – wie in unserem Falle – sind sogar noch bis Ende März zu finden. Damit scheint die Phänologie ähnlich wie bei den verwandten Arten *Ph. baccatus* und *Ph. morbillosus* zu sein (JOHNSEN 1990). Die Zahl der Entwicklungsstadien wird bei *Phymateus viridipes* mit 7 angegeben (DE LOTTO 1951), für die anderen Arten gibt es keine Hinweise. Die verwandte Gattung *Zonocerus* (*Z. variegatus*) hat 5–8 Juvenilstadien (IHEAGWAM 1981). Insgesamt gelten die Pyrgomorphidae als Langsamentwickler. So soll die Postembryonalphase von *Pyrgomorpha* und *Chrotogonus* (durch Nahrungsmangel) 4 Monate und länger dauern (SCHMIDT & MELBER 1980). Eine ähnlich lange Juvenilentwicklung wird auch von *Zonocerus variegatus* aus Nigeria beschrieben, bei der zu Beginn der Trockenzeit (November) geschlüpfte Individuen immerhin 4 Monate bis zur Imaginalhäutung, noch später in der Trockenzeit geschlüpfte gar 6 Monate dafür benötigen (CHAPMAN et al. 1979). Bei derselben Art (ebenfalls in Nigeria) stellte IHEAGWAM (1981) eine Entwicklungsdauer von der L1 bis zur Imago von 93 Tagen (für Tiere mit 6 Stadien) und 79 Tagen (für Tiere mit 5 Stadien) fest.

Im Tierberg-Gebiet konnten bei *Ph. leprosus* auch einige wenige Paarungen beobachtet werden. Dabei sitzt das Männchen senkrecht auf dem Weibchen, umklammert dieses mit seinen Vorderbeinen hinter dem Kopf und mit den Mittelbeinen am vorderen Abdomendrittel, während die Hinterbeine frei hängen. Zwei Weibchen hatten 360 bzw. 480 Ovariolen ausgebildet.

5. Körpermaße und Farbmorphen

Zweifellos gehören die *Phymateus*-Arten mit zu den weltweit größten und schwersten Kurzfühlerschrecken (Caelifera). Dennoch gibt es in der verfügbaren Literatur nur an einer einzigen Stelle (1 Weibchen – BOLIVAR 1884) Hinweise auf Körpermaße von *Ph. leprosus*. Aus diesem Grunde haben wir die 16 gesammelten Individuen (2 Nymphen, 10 Weibchen, 4 Männchen) vermessen und die Parameter in Tab. 2 zusammengestellt.

Trotz der wenigen Angaben fallen der geschlechtsspezifische Größenunterschied und eine ziemliche Variabilität der Werte auf. So schwanken bei den Weibchen (zu Beginn der Reifephase) die Körperlängen zwischen 67–83 mm und die Hinterfemora zwischen 32–40 mm; bei den vergleichsweise wenigen Männchen liegen diese Werte zwischen 53–62 mm bzw. 27–34 mm. Eine ähnliche Variabilität weisen auch die Längen der Tegmina auf. Die von BOLIVAR (1884) angegebenen Maße eines Weibchens aus „Cafreria“ (coll. BRUNNER) liegen ebenfalls in diesem Rahmen (Körperlänge 75 mm, Pronotum 19 mm, Postfemur 40 mm, Elytren 62 mm).

In diesem Zusammenhang ist auch die beträchtliche Körpermasse der Tiere zu erwähnen, von der nur 3 Werte vorliegen, die überdies erst 2–3 Wochen nach dem Fang bestimmt werden konnten und in dieser Zeit bereits durch Wasserverluste verfälscht worden sind. Immerhin wogen diese Weibchen noch 5,48 g, 9,17 g und 9,18 g, wobei diese Tiere aber erst am Anfang der Reifephase waren. Im Vergleich dazu wiegen erwachsene mitteleuropäische Grashüpferweibchen mit 0,20–0,40 g nur einen Bruchteil davon.

Tabelle 2.

Morphometrische Daten von *Phymateus leprosus* aus der südöstlichen Kapprovinz/Südafrika. März 1995.
w – weiblich, m – männlich, P. A. – Prince Albert. Femur und Flügel jeweils rechts gemessen.

Stadium	Geschlecht	Herkunft	Körperlänge (mm)	Pronotum (mm)	Hinterfemur (mm)	Vorderflügel (mm)
Nymphe	w	P. A.	68	14	25	12
Nymphe	w	P. A.	55	14	25	10
Imago	w	Wilderness	77	19	35	60
Imago	w	Wilderness	77	17	39	67
Imago	w	Wilderness	75	16	38	64
Imago	w	P. A.	78	19	37	61
Imago	w	P. A.	83	18	38	61
Imago	w	P. A.	70	15	32	57
Imago	w	P. A.	71	15	33	59
Imago	w	P. A.	81	18	40	61
Imago	w	P. A.	67	15	33	55
Imago	w	P. A.	79	18	38	63
Imago	m	P. A.	62	14	34	57
Imago	m	P. A.	58	15	32	55
Imago	m	P. A.	53	12	31	45
Imago	m	P. A.	55	12	27	46



Abb. 3. Männchen von *Ph. leprosus* in Drohhaltung mit aufgefächerten Alae. Foto: J. Samietz.



Abb. 4. Männchen von *Ph. leprosus* mit Abwehrhaltung der Hinterbeine, an den graugrünen Stengeln von *A. buchenaviana* kletternd. Foto: G. Wagner.

Die gefundenen und beobachteten Individuen von *Ph. leprosus* sind zunächst mehr oder weniger deutlich zwei stabilen Formmorphen, einer roten und einer grünen, zuzuordnen. In der roten Morphe (Abb. 3 und 4) sind Kopf, Pronotum, Tegmina (Grundfärbung) und Extremitäten (Femora, Tibiae) rot bis rötlich gefärbt, die Abdominalsegmente und die Beingelenke sind noch jeweils mit einem schwarzen Ring versehen. Dieselben Partien sind nun in der anderen Morphe dunkelgrün oder zumindest grünlich gefärbt. Solche Tiere konnten von uns nur bei Wilderness an der Südküste gefunden werden, während die Individuen aus dem Tierberg-Gebiet allesamt der roten Morphe angehörten. Das von BOLIVAR (1884) genannte Weibchen aus ‚Cafreria‘ wird dagegen als ‚grün (viridi)‘ angeben.

Interessanterweise treten innerhalb der roten Morphe wiederum zwei stabile Variationen auf, nämlich eine mit rotem (Abb. 3) und eine mit grünem Pronotum (Abb. 4). Die untersuchte Population bestand an zwei verschiedenen Tagen aus Tieren mit 77% bzw. 84% grünem, und 23% bzw. 16% rotem Pronotum, mit ähnlicher Verteilung bei den Männchen und Weibchen. Über die Bedeutung dieser Farbunterschiede ist bislang nichts bekannt.

Die wenigen gefundenen Nymphen hingegen sind wunderschön leuchtend gelbgrün (Pronotum, Stirnstreifen, das hintere Fünftel eines jeden Abdominalsegments und teilweise die Extremitäten) und schwarz (übriger Kopf, Antennen, überwiegender Teil der Abdominalsegmente, Subgenitalplatte und Gelenkpartien der Extremitäten) gefärbt (Abb. 5).

6. Warnverhalten

Die Art *Ph. leprosus* zeichnet sich durch einen markanten Warnverhaltenskomplex in beiden Geschlechtern aus, der zum einen als (optische) Drohung bei Annäherung, zum anderen als (chemische) Abwehr bei Ergreifen interpretiert werden muß.

Als Drohverhalten tritt in beiden Geschlechtern das Abspreizen der Tegmina nach oben und das plötzliche Aufschlagen der Hinterflügel (Alae) nach einer Störung der Tiere auf (Abb. 3), welches



Abb. 5. Letztes Nymphenstadium von *Ph. leprosus*. Man beachte die beiden Höcker auf dem Pronotum.

Foto: J. Samietz.

von raschelnden Lauten begleitet wird. Dabei werden als Warnzeichen die in Ruhelage eingefalteten, schwarzrot gefleckten Alae in ihrer vollen Ausdehnung gezeigt. Dieses Verhalten kann bereits bei Annäherung an die Heuschrecken ausgelöst werden. Anderweitige Laute der Tiere wurden nicht festgestellt, obwohl beide Geschlechter ein Trommelfell im ersten Abdominalsegment ausgebildet haben. Von *Zonocerus*-Männchen sind Vibrationen des Thoraxinteguments bekannt (DE VILLIERS 1985).

Zur unmittelbaren Abwehr schlagen die Heuschrecken – wie bei Caelifera weit verbreitet – die Hinterbeine nach oben, um die dornenbesetzten, kräftigen Tibien gegen Feinde einzusetzen (Abb. 4). Wurden die Tiere gar zwischen Daumen und Zeigefinger seitlich am Pronotum festgehalten, so gaben einige Individuen eine milchige, klebrige Flüssigkeit mit widerlichem Geruch ab, die mit hohem Druck mitunter über 2 m weit verspritzt wurde. Während der Untersuchungen nahmen daher nach einiger Zeit auch die Lederhandschuhe, mit denen die stark chitinisierten Tiere gehalten wurden, diesen penetranten Geruch an. Im Laufe der Zeit führte dies dazu, daß sich die Heuschrecken schon bei Annäherung von einigen Metern in die unteren, dichteren Partien der *Asclepias*-Büsche verkrochen, was an eine Ausbreitung der Geruchssubstanz mit Luftströmungen und deren Repugnanz auf andere Individuen schließen läßt. Da unter natürlichen Bedingungen nur (wenige) Feinde die Heuschrecken veranlassen dürften, solche Wehrsekrete abzugeben, könnte man davon ausgehende chemische Warnsignale für die anderen Individuen der Population postulieren. Solche Abwehrsekrete erwähnt DE VILLIERS (1985) für die südafrikanischen Pyrgomorphidae insgesamt, und JOHNSEN (1990) weist bei dem verwandten *Ph. morbillosus* auf dessen abstoßenden Geruch und Geschmack für Räuber hin. Bei dieser Art wird bei grober Behandlung eine schaumige Flüssigkeit aus den Basen der Hinterbeine abgegeben. Schon BEIER (1955) weist bei *Zonocerus* auf die chemische Verwandtschaft dieser Substanz mit dem Milchsaft der wichtigsten Futterpflanzen (*Calotropis*) hin. Ein ebensolcher Zusammenhang besteht im Tierberg-Gebiet sicherlich auch zwischen *Phymateus leprosus* und seiner Hauptwirtspflanze *Asclepias buche-naviana*, deren Stengel ebenfalls einen Milchsaft enthalten. Schon lange ist bekannt, daß die Gattung *Asclepias* – wie auch andere Vertreter der Schwalbenwurzgewächse – einen Giftcocktail

aus Herzglykosiden, Cardenoliden und Nikotin enthält (TEUSCHER & LINDEQUIST 1988). Selbst Todesfälle sind bekannt geworden; so von einem Guinea-Huhn, welches einen *Phymateus* gefressen hatte (DESCAMPS & WINTREBERT 1966), und von einem Bantu-Kind, nachdem es einen *Ph. leprosus* verschluckt hatte (STEYN 1962).

Überhaupt sind in der Familie Pyrgomorphidae Wehrdrüsen weit verbreitet und bei *Phymateus* (*viridipes*, DE LOTTO 1950), *Poecilocerus* und *Zonocerus* (BEIER 1937, 1955) morphologisch genauer untersucht worden. Bei den beiden letztgenannten Gattungen handelt es sich um aus der vergrößerten Intersegmentalhaut entstandene Drüsensäcke, welche dorsal im 1. Abdominalsegment liegen und zwischen 1. und 2. Abdominaltergit nach außen münden. In der Ruhelage wird diese Öffnung durch den median verdickten Hinterrand des 1. Tergits verschlossen. Bei *Ph. leprosus* ist äußerlich keine derartige Verdickung zu erkennen und der beschriebene Abwehrmechanismus konnte nicht genauer lokalisiert werden.

Danksagung

Durch Frau Dr. SUE J. MILTON und Herrn Dr. W. R. J. DEAN (Fitzpatrick-Institut, Universität Kapstadt) erhielten wir die Möglichkeit, uns mit dem Tierberg-Forschungszentrum vertraut zu machen und dort Beobachtungen anstellen zu können. Weitere Feldarbeiten fanden auf der Tierberg-Farm von PIET VAN WYK statt. Wertvolle Hinweise sowie eigene Publikationen erhielten wir von Prof. Dr. PALLE JOHNSEN (Aarhus, Dänemark). Ihnen allen gebührt unser herzlicher Dank.

7. Literatur

- BEIER, M. (1937): Eine neue Wehrdrüse bei saltatoren Orthopteren. – C. R. XII. Congr. int. Zool. Lisbonne 1935: 1458–1462
- BEIER, M. (1955): Embioidea und Orthopteroidea. In: WEBER, H., Hrg., Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Bd., III. Abt., 6. Buch, 1–304, Leipzig
- BISHOP, H. J. (1940): The Bush Locust (*Phymateus leprosus*) in the Eastern Cape Province. – Bull. Dep. Agric. For. Un. S. Afr. No. 208: 8 pp.
- BOLIVAR, J. (1884): Monografía de los Pirgomorfinos. – Anales Hist. Nat., Madrid **13**: 419–500
- BOLIVAR, J. (1904): Notas sobre los Pirgomorfidos (Pyrgomorphidae). – Bol. Soc. esp. Hist. nat. **4**: 393–418
- CHAPMAN, R. F.; PAGE, W. W. & COOK, A. G. (1979): A study of population changes in the grasshopper, *Zonocerus variegatus*, in southern Nigeria. – J. Anim. Ecol. **48**: 247–270
- DE LOTTO, G. (1950): Sulla presenza di una ghiandola ripugnatoria in due Ortoteri del genere *Phymateus*. – Boll. Soc. ital. Med., Sez. Eritrea **10**: 195–201
- DE LOTTO, G. (1951): Osservazioni sulla biologia del *Phymateus viridipes* St. (Orth. Acrididae). – Riv. Agric. suptr. **45**: 8–19
- DESCAMPS, M. & WINTREBERT, D. (1966): Pyrgomorphidae et Acrididae de Madagascar. Observations biologiques et diagnoses (Orth., Acridoidea). – Eos, Rev. Esp. Entomol. **42**: 41–263
- DE VILLIERS, W. M. (1985): Order Orthoptera (Grasshoppers, locusts, crickets). In: SCHOLTZ, C. H. & HOLM, E., eds., Insects of Southern Africa, 78–95, Durban
- IHEAGWAM, E. U. (1981): On some aspects of the biology of immature stages of the grasshopper pest, *Zonocerus variegatus* L. (Orthopt., Pyrgomorphidae). – Z. ang. Ent. **91**: 149–154
- JOHNSEN, P. (1990): The Acridoidea of Botswana, Part 1. – Aarhus Univ., Denmark, 1–129
- JOHNSEN, P. & FORCHHAMMER, P. (1978): Check-list of the short-horned grasshoppers (Acridomorpha) of Rhodesia (Insecta: Orthopteroidea). – Natura Jutlandica **20**: 227–236
- KARNY, H. (1910): Orthoptera (s. str.). In: SCHULTZE, L., Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika ausgeführt in den Jahren 1903–1905. 4. Bd. Systematik und Tiergeografie, 35–90
- KEVAN, D. K. MCE. & AKBAR, S. S. (1964): The Pyrgomorphidae (Orthoptera: Acridoidea): Their Systematics, Tribal Divisions and Distribution. – Can. Ent. **96**: 1505–1536
- MILTON, S. J.; DEAN, W. R. J. & KERLEY, G. I. H. (1992): Tierberg Karoo Research Centre: History, physical environment, flora and fauna. – Trans. Roy. Soc. S. Afr. **48**: 15–46
- SCHMIDT, G. H. & MELBER, A. (1980): Überlebensstrategien tropischer Saltatorien (Ins., Orth.) als Bewohner arider Dünengebiete der ostafrikanischen Republik Somalia. – Z. ang. Zool. **67**: 413–447

- SHEARING, D. & HEERDEN, K. v. (1994): Karoo. South African Wild Flower Guide 6. – Botanical Soc. South Africa, Kirstenbosch, 1–192
- STEYN, D. G. (1962): Grasshopper (*Phymateus leprosus* FABR.) poisoning in a Bantu child. – S. Afr. Med. J. **36**: 822–823
- TEUSCHER, E. & LINDEQUIST, U. (1988): Biogene Gifte. – Akademie-Verlag, Berlin.

Eingegangen am 22. 8. 1997

Dr. GÜNTER KÖHLER und Dipl.-Biol. GERD WAGNER, Institut für Ökologie, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Dornburger Str. 159, D-07743 Jena

Dr. JÖRG SAMIETZ, Department of Entomology and Center for Population Biology, University of California, Davis, One Shields Avenue, Davis, CA 95616-8584, U.S.A.