

K. REINHARDT, Sheffield & DÖRTHÉ KEMPKÉ, Schmalkalden

Beobachtungen zur Reproduktionsbiologie von *Arcyptera fusca* (PALLAS, 1773) *Stauroderus scalaris* (FISCHER DE WALDHEIM, 1846) und *Chorthippus jucundus* (FISCHER, 1853) (Caelifera, Acrididae, Gomphocerinae)

Zusammenfassung Die Weibchen der drei untersuchten Arten weisen ein Abwehrverhalten auf, *S. scalaris* Weibchen antworten auf Männchengesang. *A. fusca* Weibchen können nach einer Paarung die Spermatophore ungenutzt wieder herauspressen. Die Paarungsdauer von *A. fusca* betrug im Durchschnitt 114 Minuten, die von *S. scalaris* 151. *C. jucundus* paarte sich 41 Minuten lang, wobei sich die Dauer mit zunehmender Zahl der Paarungen der Weibchen erhöhte. Die Weibchen *C. jucundus* und wahrscheinlich *S. scalaris* müssen vor einer erneuten Paarung zunächst Eier legen. Die Hoden von *A. fusca*, *S. scalaris* und *C. jucundus* entsprachen jeweils 3,9 %, 4,7 % und 8,8 % des Körpergewichtes. Die Ejakulatgröße von *A. fusca* betrug 50 000 Spermien, die von *C. jucundus* 3,6 Millionen bei der Erstpaarung eines Männchens, jedoch nur noch 5 % bei einer Drittpaarung. Die Form der Spermien-speicher-kapsel und die Eizahlen von *A. fusca* und *S. scalaris* stimmten mit Literaturangaben überein. Bei *S. scalaris* war eine Abnahme der Eizahl pro Paket über den Saisonverlauf zu beobachten. Die Anzahl der Eier pro Paket bei *C. jucundus* (im Durchschnitt 19) kann aus der Länge des Eipaketes vorhergesagt werden. Die Größe der Eier (in μl) von *C. jucundus* korrelierte dabei mit der Eibreite, nicht aber mit der Eilänge.

Summary Observations on the reproductive biology of *Arcyptera fusca* (PALLAS, 1773), *Stauroderus scalaris* (FISCHER DE WALDHEIM, 1846) and *Chorthippus jucundus* (FISCHER, 1853) (Caelifera, Acrididae, Gomphocerinae). - Females of all three species ward off males, but receptive *S. scalaris* females respond to male song. After an apparently forced copulation a female of *A. fusca* immediately ejected the spermatophore. On average, copulations of *A. fusca* and *S. scalaris* lasted for 114 and 151 minutes, respectively. *C. jucundus* copulated for an average of 41 minutes, while females copulating the longer the more frequently they had previously mated. Females of *C. jucundus*, and probably also *S. scalaris*, always lay an egg pod before mating again. Testis weight of *A. fusca*, *S. scalaris* and *C. jucundus*, respectively, corresponded to 3.9%, 4.7% and 8.8% of the body weight, respectively. The ejaculate of *A. fusca* contained 50 000 sperm, that of *C. jucundus* 3.6 million at the first mating of a male, but only 5 % thereof at a third mating. The shape of the spermatheca and the number of eggs per pod for the three species agreed with previously published data. The number of eggs per pod in *S. scalaris* decreased with season. The number of eggs per pod in *C. jucundus* (19 on average) can be predicted from the length of the egg pod. Egg size (in μl) in *C. jucundus* was correlated to egg width but not egg length.

Einleitung

Unter den weltweit mehr als 10.000 beschriebenen Arten von Kurzfühlerschrecken (Caelifera) sind vor allem wirtschaftlich bedeutsame Arten gut in ihrer Fortpflanzungsbiologie untersucht (UVAROV 1966, 1977). Nicht-schädliche Arten (die Mehrzahl der Spezies) erlangen nur in wenigen Fällen Forschungsbeachtung, so zum Beispiel als Modellorganismen in der Bioakustikforschung (VON HELVERSEN & VON HELVERSEN 1994) oder um Theorien zur Artbildung zu überprüfen (Zusammenfassung dazu: BUTLIN 1998), insbesondere wenn in der Phase nachzeitlicher Erwärmung Refugialpopulationen aufeinandertreffen, sich teilweise genetisch durchmischen und Hybridzonen bilden (HEWITT 1999, 2001). Die genetische Durchmischung wird dabei aus Unterschieden in der Häufigkeit molekularer Merkmale abgeleitet, die zwischen verschiedenen Populationen einer Art bestehen. Diese genetische Durchmischung (Genfluss) findet seine ökologische Parallele im Dis-

persal bzw. den Ausbreitungsdistanzen, die aktuell für Individuen einer Population gemessen werden können. Wohl auf Grund ihrer relativ gut messbaren Mobilität (INGRISCH & KÖHLER 1998, Köhler 1999) sind Feldheuschrecken gut geeignet, biologische Annahmen mathematischer Modelle, z.B. zum Metapopulationsverbund oder zum Dispersal zu überprüfen. Feldheuschrecken der Art *Chorthippus biguttulus* könnten einerseits davon profitieren, neue Habitate zu besiedeln, weil sie dort auf schlechter angepasste Parasitengenotypen treffen und damit weniger Ressourcen zur Aufrechterhaltung ihres Immunsystems einsetzen müssen (KURTZ et al. 2002). Im Gegensatz dazu gibt es aber auch eine Reihe von Argumenten, die nahelegen, dass Tiere, die das Habitat wechseln, schlechtere Fortpflanzungschancen in der neuen Population haben und somit den Genfluss zwischen Populationen verringern könnten. Bei einer Reihe von Feldheuschreckenarten sind diese Auswanderer z.B. meist männlich und relativ alt, bei Libellen handelt es sich teilweise um solche Tiere, die in ih-

rer Ursprungspopulation keinen Fortpflanzungserfolg erzielten (REINHARDT & KÖHLER 2002). Um anhand verhaltensökologischer Befunde den Fortpflanzungserfolg dispergierender Tiere in der neuen Population (und damit aktuellen Genfluss) auch nur annähernd abschätzen zu können, fehlen jedoch für die allermeisten Arten bzw. Populationen einfachste Daten zur Paarungsbiologie und Eiablage. In der vorliegenden Arbeit sollen einige solcher Aspekte für drei Feldheuschreckenarten (Gomphocerinae) vorgestellt werden.

Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden während eines Arbeitsaufenthaltes vom 25. Juni bis zum 4. September 2002 in Saillagouse (Department 66: Pyrénées-Orientales, Frankreich) durchgeführt. Das Gebiet, die Cerdagne, eine etwa 450 km² große Ebene, befindet sich im westlichen Teil der Ostpyrenäen im Umkreis der spanisch-katalanischen Stadt Puigcerda in einer Höhe von etwa 1100 m bis 1300 m ü NN. Die umgrenzenden Berge erreichen Höhen von 2900 m. Die landwirtschaftliche Nutzung der Cerdagne besteht vorwiegend in ein- bis mehrschürigen Wiesen und eine sich bis in die subalpinen Matten erstreckende Beweidung mit Rindern und Pferden, so dass sich je nach Nutzungsdruck und Exposition alpine Matten oder ausgedehnte niedrigstrau- chige Heiden bildeten. Von der Ebene bis in 2500 m Höhe wurden larvale und adulte Heuschrecken gesammelt und lebend zu einer provisorischen Feldstation in einem Ferienhaus gebracht. Dort wurden sie in eckigen 15 x 15 x 30 cm großen Gazekäfigen oder zylindrischen von 10 cm Durchmesser und 30 cm Höhe gehältert. Diese Käfige enthielten sandgefüllte Eiablagebehälter und Knäulgras *Dactylis glomerata* als Futter. Nach der Adulthäutung wurden die Tiere entsprechend ihres Geschlechtes getrennt und einzeln oder mit gleichgeschlechtlichen Artgenossen gehalten. In diesen Käfigen fanden auch die Paarungsversuche statt, wozu die Tiere für 2,5 Stunden ohne Futter zusammengesetzt wurden. Die Kopulationsdauer wurden innerhalb der ersten Stunde auf etwa zwei Minuten genau, bei längeranhaltenden Paarungen auf ca. 15 min genau registriert. Dabei sind die unterschiedlichsten Verhaltensaspekte protokolliert worden. Handelte es sich um Paarungen jungfräulicher Weibchen wurde die Spermienzahl ermittelt (siehe REINHARDT & KÖHLER 2002 für eingehendere Beschreibungen). In Abständen von zwei bis sieben Tagen wurden die Eiablagebehälter nach Eipaketen (Ootheken) kontrolliert.

Die Spermien-speicher-kapseln der Weibchen (Receptaculum seminis) wurden bei 80 bis 400facher Vergrößerung skizziert. Zusätzlich wurden dem Freiland entnommene Männchen nach zwei Stunden Futterentzug (zur Darmentleerung) im Labor auf 0,01g genau gewogen (elektronische Waage sartorius PT 120). Danach wurden die Hoden der Tiere entfernt und in einer Spiralfederwaage ebenfalls gewogen (Genauigkeit 50 µg).

Paarungsverhalten und Paarungsdauer

Arcyptera fusca: Das Weibchen sprang bei der Annäherung des Männchens entweder weg oder wehrte sich, indem es das Männchen mit den Hinterschienen heftig wegschleuderte. Auch wurden die Hinterbeine spitzwinklig nach oben angestellt oder das Abdomen derart zur Seite gebogen, dass sich das Männchen nur selten an die weiblichen Genitalien anzukoppeln vermochte. Die Kopulationsversuche des Männchens führten oft dazu, dass das Paar umklammert auf der Seite lag, was bis zu 30 Minuten andauern konnte. Nachdem es einem Männchen offensichtlich trotzdem gelang, zur Paarung zu kommen, wurde eine weitere eindrucksvolle Art der Weibchen-„abwehr“ beobachtet: Das Weibchen preßte nach der Entkopplung die vom Männchen übergebene Spermatophore wieder heraus.

Stauroderus scalaris: Zweimal wurde beobachtet, wie ein Weibchen eine langsame, synchrone und offenbar stumme Auf-und-ab-Bewegung der Hinterbeine in Richtung des singenden Männchens zeigte. Danach folgte jeweils eine Paarung, so dass in dieser Beinbewegung wohl eine Weibchenantwort auf den Männchengesang vermutet werden kann. Es handelte sich beide Male um bereits verpaarte Weibchen, was belegt, dass sich Weibchen mehrfach paaren können. Es wurden jedoch auch Abwehrbewegungen der Weibchen in Form von heftigem Schienenschleudern beobachtet.

Die Dauer der insgesamt neun vollständig beobachteten Paarungen (Tabelle 1) war gleichmäßig über die Saison verteilt, die leichte Zunahme ist höchstwahrscheinlich zufallsbedingt (Pearsonscher Korrelationskoeffizient, $r = 0,34$; $p = 0,37$). Fünf der neun Paarungen wurden von einem der fünf zur Verfügung stehenden Männchen erreicht.

Chorthippus jucundus: Die Paarung fand in allen Fällen innerhalb der ersten 15 Minuten nach dem Zusammen-setzen der Geschlechter statt. Erfolge sie nicht in diesem Zeitraum, konnte innerhalb der nächsten drei Stun-

Tabelle 1. Reproduktionsbiologische Parameter dreier Feldheuschreckenarten.

Art	Paarungsdauer (Spannbreite)	beobachtete Paarungen (Weibchen)	Männchengewicht (N)	relatives Hodengewicht
<i>Arcyptera fusca</i>	114 Min (36-187)	4 (2)	0,71 ± 0,13 g(12)	3,89 ± 1,06
<i>Stauroderus scalaris</i>	151 Min (80-230)	9 (4)	0,25 ± 0,02 g(10)	4,66 ± 0,78
<i>Chorthippus jucundus</i>	41 Min (32-54)	11 (6)	0,22 ± 0,01 g(6)	8,76 ± 1,42

den die Paarung überhaupt nicht mehr beobachtet werden. Die bei RAGGE & REYNOLDS (1999) beschriebenen Laute des Männchens waren dabei direkt vor dem Anspringen des Weibchens zu hören, bei längerer sexueller Isolation auch spontan. In zehn daraufhin beobachteten Paarungen kopelten die Männchen ausschließlich von rechts an.

Waren die Weibchen am vorangegangenen Tag verpaart, ließen sie das Ankoppeln der Männchen meist zu. Nach kurzem Genitalkontakt, bei dem sie die Subgenitalfalte der Weibchen öffneten, stiegen die Männchen jedoch ohne weiteren Paarungsversuch wieder ab. Andere nichtpaarungswillige Weibchen stellten zum Teil die Hinterbeine an oder, was die Regel war, streckten ihr Abdomen gerade. Die viel kleineren Männchen hatten damit keine Möglichkeit, ihren Genitalapparat an den der Weibchen zu bringen. Selten wurde auch das Schienenschleudern der Weibchen zur Männchenabwehr beobachtet. Die Zweitpaarung eines Weibchens war durchschnittlich 19 % länger als die erste, die dritte 34 % länger als die erste, so dass sich über die Saison hinweg eine Zunahme der Paarungsdauer ergab (Korrelation, $r = 0,65$; $N = 12$; $p = 0,023$).

Die durchschnittliche Paarungsdauer der drei Arten ist in Tabelle 1 zusammengestellt.

Relatives Hodengewicht und Spermienzahl

Nach 2 Stunden Futterentzug wog ein Männchen von *A. fusca* 0,38 g, alle anderen zwischen 0,65 und 0,89 g, die von *S. scalaris* zwischen 0,22 g und 0,28 g. Sechs dem Freiland entnommene Männchen von *C. jucundus* wogen zwischen 0,21 und 0,24 g. Das relative Hodengewicht betrug bei den drei Arten zwischen 3 und 10 % des Körpergewichtes (Tabelle 1). Der nichtzufällig Unterschied zwischen den Mittelwerten des relativen Hodengewichtes (Varianzanalyse: $F_{2,26} = 53,45$; $p < 0,001$) beruhte dabei auf den größeren Werten von *C. jucundus*, während sich *A. fusca* und *S. scalaris* nicht unterschieden (nach BONFERRONI korrigierter Vergleich $p = 0,280$). Ein hier nicht in die Berechnung eingegangenes Männchen von *S. scalaris* beherbergte einen Nematoden, vermutlich *Mermis* sp. Dieser Wurm war 28,6

cm lang und wog 27,6 mg. Dieses Männchen hatte mit 2,7 % deutlich leichtere Hoden als die anderen Individuen dieser Art (vgl. Tabelle 1).

Die oben bereits erwähnte, herausgepresste Spermatoaphore von *A. fusca* enthielt 50.000 Spermien. Sieben ausgemessene Spermienköpfe waren 140 bis 180 μm lang, die Schwänze etwa 3 bis 5 mal so lang.

Bei zwei Paarungen von *C. jucundus* wurden 3,6 Millionen und 175.000 Spermien übergeben. Die letztgenannte Paarung war die dritte eines Männchens an drei aufeinanderfolgenden Tagen und entspricht damit nur knapp 5% der Spermienmenge einer Erstpaarung. Die Spermienköpfe waren 80 bis 100 μm lang, die Schwänze 200 bis 220 μm ($N=4$). Ein am 20. August dem Freiland entnommenes Weibchen wies 2 Millionen Spermien auf. Die Spermien von *S. scalaris* und *C. jucundus* lagen in der weiblichen Samenblase noch in Bündeln vor.

Form der Spermien-speicher-kapseln

Die Form der Speicherkapseln aller drei Arten ist in Abb. 1 zusammengefasst.

Eiablagerhythmus und Eizahlen

Zwei in Zucht genommene Weibchen von *A. fusca* verstarben trotz Fressens nach wenigen Tagen ohne Eier gelegt zu haben. Ein Weibchen wies dabei 11 reife Eier im Abdomen auf. Ein drittes Weibchen nutzte den als Substrat angebotenen feuchten Sand ebenfalls nicht, sondern legte kurz vor seinem Tode ein Eipaket auf den Sand. Dieses enthielt 12 in kräftig orangefarbenem Schaum eingehüllte Eier.

Im Labor standen bei *S. scalaris* neun beobachteten Paarungen 22 abgelegte Eipakete der sechs Weibchen gegenüber. Damit ist klar, dass kein regelmäßiger Wechsel von Paarung und Eiablage stattfand. Eine im Labor beobachtete Eiablage dauerte 42 Minuten. Insgesamt 22 von *S. scalaris* abgelegte Eipakete enthielten im Mittel 7 ± 2 Eier. Dabei war zu beobachten, dass spät in der Saison abgelegte Eipakete weniger Eier enthielten als zeitiger abgelegte (Rangkorrelation $r = -0,522$; $p = 0,013$).

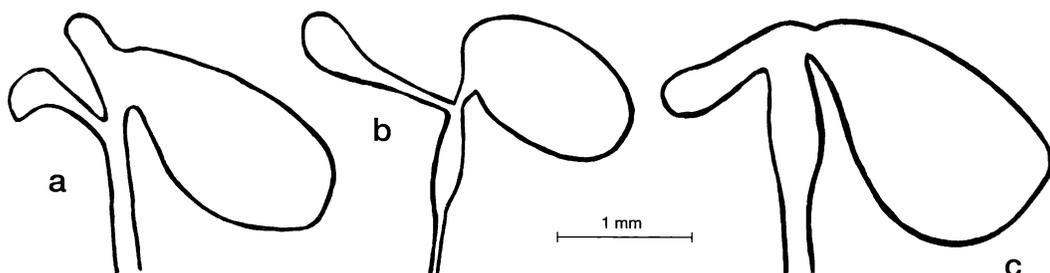


Abb. 1: Form der Spermien-speicher-kapseln bei drei Feldheuschrecken (Gomphocerinae).

Bei *C. jucundus* betrug der durchschnittliche Abstand zwischen zwei Paarungen 8 Tage (Abb. 2). Bei Betrachtung der Ablagen, die nur summarisch, nicht aber für jedes Weibchen spezifiziert werden konnten, ergab sich, dass die Zahl der Eipakete genau der Zahl vorheriger Paarungen entsprach. Obwohl kein Beweis, legt dies nahe, dass *C. jucundus* Weibchen nach einer Paarung zunächst Eier legen müssen, bevor eine erneute Paarung möglich ist.

Die vier *C. jucundus* Weibchen lebten nach In-Zucht-nahme noch 18, 19, 21 und 24 Tage. Im Labor und im Freiland wurde jeweils eine komplette Eiablagesequenz beobachtet, beide dauerten exakt 30 Minuten. Nach der Ablage scharrte das Weibchen das entstandene Loch mit den Hinterbeinen zu. Im Freiland fanden sich in der ca. 2 cm unter der Oberfläche beginnenden Oothek 22 Eier. Es ergab sich ein sehr klarer Zusammenhang zwischen der Länge des Eipaketes und der darin befindlichen Eizahl (Abb. 3). Bei späteren Untersuchungen kann die Länge des Eipaketes somit als gute Näherung für die Eizahl benutzt werden, ohne dass die Oothek geöffnet werden muss. Im Mittel fanden sich 19 Eier pro Oothek, die Zahl schwankte zwischen 12 und 22. Alle Weibchen von *C. jucundus* wiesen rechts und links jeweils eine symmetrische Zahl von Ovariolen auf, insgesamt 10, 22, 26 und 28 Ovariolen. Das im Freiland bei der Eiablage beobachtete Weibchen besaß 22 Ovariolen.

Die Länge zehn gemessener Eier von *C. jucundus* schwankte zwischen 5,2 und 6,0 mm (Mittelwert 5,8 mm), deren Breite zwischen 1,0 und 1,3 mm (Mittelwert 1,1 mm). Längere Eier waren jedoch schmaler als kürzere, so dass das Eivolumen nahezu perfekt mit der Eibreite korreliert war ($r = 0,98$; $p < 0,01$), nicht jedoch mit der Eilänge.

Diskussion

Wie eingangs erwähnt, liegen nur für vergleichsweise wenige Feldheuschreckenarten Untersuchungen zur Paarungsbiologie vor, dies sind die ersten Untersuchungen zur Paarungsdauer, Spermienzahl und zum relativen Hodengewicht dieser drei Arten. Die Spermienzahl ist jedoch kein starres Artmerkmal, sondern kann sich in gewissen Grenzen ändern. So kommt es bei *C. jucundus* mit fortschreitender Paarungszahl der Männchen offenbar zu einer Verringerung der übertragenen Spermienmenge. Wie bei den Männchen von *Chorthippus parallelus* (REINHARDT, unveröffl.) betrug die Spermienzahl einer Drittpaarung auch bei *C. jucundus* bei der dritten Paarung nur noch etwa 5% der Spermienzahl der Erstpaarung. Dies hat interessante evolutionsökologische Konsequenzen. Wenn nämlich die Ejakulatgröße eines Männchens für eine gewisse Zeit nach der Paarung verringert ist, ist es bei der nächsten Paarung anderen Männchen gegenüber, die noch die volle Ejakulatmenge übertragen, im Nachteil. Da die Männ-

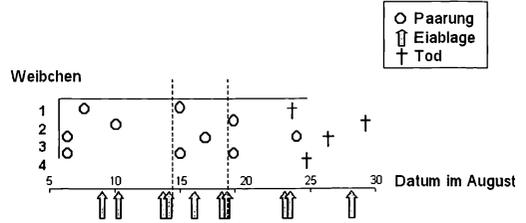


Abb. 2: Ablage- und Paarungsrhythmus von vier gemeinsam gezüchteten Weibchen von *Chorthippus jucundus*. Die Pfeile zeigen an, zu welchem Zeitpunkt Eipakete gefunden wurden. Kreise markieren den Tag einer Paarung. Paarungen fanden immer dann statt, wenn kurz zuvor Eipakete gefunden wurden. Wurden keine Eipakete gefunden, fanden auch keine Paarungen statt.

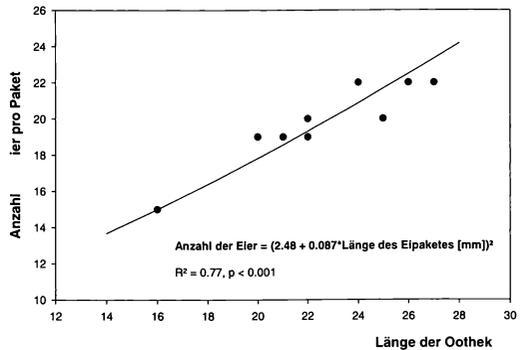


Abb. 3: Das Verhältnis von Länge des Eipaketes im Verhältnis zu darin befindlichen Zahl der Eier bei *Chorthippus jucundus*. Das Bestimmtheitsmaß R^2 sagt aus, dass die Eizahl 77% der Variabilität der Länge des Eipaketes bestimmt und demzufolge die Eizahl aus der Eipaketlänge mit einer Genauigkeit von 77% abgeschätzt werden kann.

chen ihre Spermienzahl offenbar nicht gleichmäßig über mehrere Paarungen verteilen, sollte in solchen Situationen theoretisch erwartet werden, dass Männchen bevorzugt Weibchen hoher Qualität zur Paarung auswählen.

C. jucundus paart sich im Vergleich zu Feldheuschrecken ähnlicher Größe ungewöhnlich kurz. Die Zunahme der Paarungsdauer mit zunehmender Paarungszahl des Weibchens ist möglicherweise ähnlich wie bei der Gelben Dungfliege dadurch erklärbar, dass in eine bereits stark gefüllte Spermienkapsel nachfolgende Spermien nur langsamer einwandern können (SIMMONS 2001). Bei *C. jucundus* wird, wie bei anderen Arten der Gomphocerinae, vergleichsweise viel in den Aufbau der Hoden investiert und auch die hohe Zahl übertragener Spermien entspricht der anderer Gomphocerinae (REINHARDT 2000). Das relative Hodengewicht (Gonadosomatic index) wird dazu benutzt, um Evolutionsprozesse gedanklich nachzuvollziehen. Wenn der mittlere Gonadosomatic index innerhalb oder zwischen taxonomischen Großgruppen mit dem Paarungssystem der Gruppen verglichen wird, zeigt sich z.B. bei Affen,

Schmetterlingen oder Fischen, dass die Männchen von Arten, die häufiger kopulieren auch die relativ größeren Hoden haben als bei Arten mit geringerer Paarungshäufigkeit.

Die Parameter der Eiablage sind für die drei Arten besser untersucht. So werden für *A. fusca* 12+13 Ovariolen (rechts + links), für *S. scalaris* 5+5 Ovariolen genannt (RUBTZOV 1934, zitiert in INGRISCH & KÖHLER 1998), was mit den hier beobachteten Eizahlen pro Paket übereinstimmt. Neu ist die Beobachtung, dass von *S. scalaris* spät in der Saison abgelegte Eipakete weniger Eier enthalten, ein Trend, der bei einer Reihe weiterer Arten zu beobachten ist (STAUFFER & WHITMAN 1998), jedoch nicht bei allen (REINHARDT et al. 1999; *C. jucundus* - vorliegende Untersuchung). Erwähnenswert ist, dass längere Eier von *C. jucundus* schmaler waren, so dass die Eibreite maßgeblich das Eivolumen bestimmte, nicht jedoch die Eilänge. Möglicherweise trifft dies auch für andere Heuschreckenarten zu, so dass es nicht unbedingt gerechtfertigt ist, die Eilänge als Näherung für die Eigröße heranzuziehen, wie dies häufig geschieht.

Ein im Freiland fotografiertes Weibchen wies mit 22 Ovariolen und 22 Eier pro Oothek eine potentielle Fekundität von 100 % auf, die im Labor ablegende Weibchen (22, 26 und 28 Ovariolen) würden im Vergleich mit den durchschnittlich abgelegten Eizahlen von 19 bis 22 demzufolge potentielle Fekunditäten von 70% bis 100% erreichen.

S. scalaris und *C. jucundus* paarten sich seltener als Eiablagen erfolgten. *C. jucundus*-Weibchen müssen nach einer Paarung offenbar zunächst Eier legen, ehe sie sich erneut paaren können. Ein solches Muster tritt bei vielen Gomphocerinae und einigen anderen Insektenarten auf. Bei der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* wirken z.B. Proteine in der Samenflüssigkeit des Männchens derartig auf die weibliche Physiologie, dass die Weibchen die Paarungsbereitschaft verlieren (WOLFNER 1997). Dies legt einen Selektionsvorteil derjenigen Männchen nahe, die mit derartigen Substanzen ausgestattet sind. Durch die Verhinderung einer erneuten Paarung mit anderen Männchen werden die Eier bei der Ablage ausschließlich mit Spermien dieses Männchens befruchtet. Diese Spermien enthalten dann Gene, die wiederum die Ausbildung solcher Rezeptivitätshemmer in den männlichen Nachkommen ermöglichen. Bei Heuschrecken findet sich solch ein regelmäßig alternierendes Muster von Paarung und Eiablage u.a. bei der Kleinen Goldschrecke, *Euthystira brachyptera* (RENNER 1952), auch die Weibchen der Roten Keulenschrecke *Gomphocerippus rufus* können sich nicht mehrfach hintereinander paaren, ohne dazwischen Eier zu legen. Männchen werden in dieser Zeit abgelehnt (LOHER 1966). Während bei letzterer Art dabei die Wirkung von Proteinen aus den akzessorischen Drüsen der Männchen nachgewiesen werden konnte (HARTMANN &

LOHER 1996, 1999), wurde bei *E. brachyptera* herausgestellt, dass das Muster dort durch die Eireifung und nicht durch einen Männchenfaktor zustande kommt (RENNER 1952).

Werden Weibchen derart an der Wiederverpaarung gehindert und ihnen somit die Kontrolle über die Reproduktionsentscheidung entzogen, sind Gegenanpassungen zu erwarten, die innerhalb der Weibchen den schädlichen Männchenmerkmalen entgegengerichtet ist (Theorie des Geschlechterkonfliktes: RICE 1998, ARNQVIST & ROWE 2002). Die hier vorliegenden Beobachtungen reihen sich insofern in das Gebäude des Geschlechterkonfliktes ein, da a) bei allen Arten ein Abwehrverhalten der Weibchen festgestellt werden konnte, b) bei *A. fusca* vermutet werden muss, dass Männchen eine Paarung erzwingen können, dass aber c) Weibchen durch einen Ausstoß der Spermatophore Mittel haben, die Befruchtung der Eier durch Spermien bestimmter Männchen zu verhindern. Ein ähnliches Verhalten wurde bei der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* festgestellt (BOLDYREV 1929, REINHARDT & MEISTER 2000). Durch welche Umstände es dazu kommt, dass die Männchen von *C. jucundus* die Paarung nicht einleiten, obwohl die Weibchen das Ankoppeln gestattet, bleibt unbekannt. Möglicherweise können paarungswillige Männchen bereits verpaarte Weibchen an der Anwesenheit einer noch aufgelösten Spermatophore erkennen.

Die Form der Spermatheca ist innerhalb der Unterfamilien der Caelifera konstant (z.B. SLIFER 1939, DIRSH 1957). Die von *C. jucundus* entspricht dabei dem Durchschnittstyp der Gomphocerinae, die von Slifer (1939) festgestellten leichten Abweichungen vom Grundtyp der Gomphocerinae bei *A. fusca* und *S. scalaris* können hier bestätigt werden. Bei anderen Insekten gefundene morphologische Anpassungen der Weibchen an Spermienmerkmale (z.B. bei Fruchtfliegen der Gattung *Drosophila* - PITNICK et al. (1999) scheinen demnach hier nicht aufzutreten.

Danksagung

Wir danken Herrn PD Dr. GÜNTER KÖHLER für Anmerkungen zum Manuskript und die Bestimmung von *Chorthippus jucundus*. Die hier betrachteten Arten dienen als Vergleich zu *Chorthippus parallelus*, der im Rahmen des von der EU geförderten Projektes MCFI-2000-01661 (Marie-Curie Fellowship an K. R.) untersucht wurde.

Literatur

- ARNQVIST, G. & ROWE, L. W. (2002): Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. - *Nature* 425:787-789.
 BOLDYREV, B. T. (1929): Spermatophore fertilization in the migratory locust (*Locusta migratoria* L.). - *Izvestija po pribladnoj entomologii Leningrad* 4: 189-219.
 BUTLIN, R. K. (1998): What do hybrid zones in general, and the *Chorthippus parallelus* zone in particular, tell us about speciation? In: HOWARD, D. J. & BERLOCHER, S. H. (Hrsg.): *Endless Forms: Species and speciation*, pp. 367-378. - Oxford University Press, Oxford.

- DIRSH, V. M. (1957): The spermatheca as a taxonomic character in Acridoidea (Orthoptera). - Proceedings of the Royal entomological Society of London (A) 32: 107-114.
- HARTMANN, R. & LOHER, W. (1996): Control mechanisms of the behavior 'secondary defense' in the grasshopper *Gomphocerus rufus* L. (Gomphocerinae: Orthoptera). - Journal of Comparative Physiology A 178: 329-336.
- HARTMANN, R. & LOHER, W. (1999): Post-mating effects in the grasshopper, *Gomphocerus rufus* L. mediated by the spermatheca. - Journal of Comparative Physiology A 184: 325-332.
- HEWITT, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. - Biological Journal of the Linnean Society 68: 87-112.
- HEWITT, G. M. (2001): Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. - Molecular Ecology 10: 537-549.
- INGRISCH, S. & KÖHLER, G. 1999: Die Heuschrecken Mitteleuropas. - Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- KÖHLER, G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). - Laurenti Verlag, Bochum.
- KURTZ, J., KLAPPERT, K. & REINHOLD, K. (2002): Immunocompetence, local adaptation and dispersal. - Evolutionary Ecology Research 4: 431-439.
- LOHER, W. (1966): Die Steuerung sexueller Verhaltensweisen und der Oocytenentwicklung bei *Gomphocerus rufus* L. - Zeitschrift für vergleichende Physiologie 53: 277-316.
- PITNICK, S., MARKOW, T. & SPICER, G. S. (1999): Evolution of multiple kinds of female sperm-storage organs in *Drosophila*. - Evolution 53: 1804-1822.
- RAGGE, D. R. & REYNOLDS, W. J. (1999): The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe. - Harley Books, Colchester.
- REINHARDT, K. (2000): Spermienzahlen heimischer Acrididae. - Articulata 15: 113-120.
- REINHARDT, K. & KÖHLER, G. (2002): Zur Bedeutung aktueller Befunde der Verhaltensökologie für den Artenschutz - dargestellt am Beispiel der Heuschrecken. - Naturschutz und Landschaftsplanung (Zeitschrift für angewandte Ökologie) 34: 171-180.
- REINHARDT, K., KÖHLER, G. & SCHUMACHER, J. (1999): Females of the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Zett.) do not remate for fresh sperm. - Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological sciences 266: 2003-2009.
- REINHARDT, K. & MEISTER, J. (2000): Low numbers of sperm retained in the spermatheca may explain the high values of sperm precedence in the migratory locust, *Locusta migratoria* (LATR.). - Journal of Insect Behavior 13: 839-849.
- RENNER, M. (1952): Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* OCSK. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates. - Zeitschrift für Tierpsychologie 9: 122-154.
- RICE, W. R. (1998): Intergenomic conflict, interlocus antagonistic coevolution, and the evolution of reproductive isolation. In: HOWARD, D. J. & BERLOCHER, S. H. (Hrsg.): Endless Forms: Species and speciation, pp. 261-270. - Oxford University Press, Oxford.
- SIMMONS, L. W. (2001): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. - Princeton University Press, Princeton.
- SLIFER, E. (1939): The internal genitalia of female Acridinae, Oedipodinae and Paulinae (Orthoptera, Acrididae). - Journal of Morphology 65: 437-469.
- STAUFFER, T. W. & WHITMAN, D. W. (1997): Grasshopper Oviposition. pp. 231-280. In GANGWERE, S. K., MURALIRANGAN, M. C. & MURALIRANGAN, M. (eds.) The bionomics of grasshoppers, katyids and their kin. - New York: CAB International.
- UVAROV, B. (1966): Grasshoppers and locusts, Volume 1. - Cambridge: Cambridge University Press. 481 S.
- UVAROV, B. (1977): Grasshoppers and locusts, Volume 2. - Cambridge: Cambridge University Press. 613 S.
- VON HELVERSEN, O. & VON HELVERSEN, D. (1994): Forces driving coevolution of song and song recognition in grasshoppers. - Fortschritte der Zoologie 39: 253-284.
- WOLFNER, M. F. (1997): Tokens of love: Functions and regulation of *Drosophila* male accessory gland products. - Insect Biochemistry and Molecular Biology 27: 179-192.

Manuskripteingang: 8.4.2003

Anschriften der Verfasser:

Dr. Klaus Reinhardt

Dr. Dörthe Kempke

Department of Animal and Plant Sciences

Sheffield University

Sheffield S10 2 TN

United Kingdom

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Nachrichten und Berichte](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [48](#)

Autor(en)/Author(s): Reinhardt Klaus, Kempke Dörthe

Artikel/Article: [Beobachtungen zur Reproduktionsbiologie von Arcyptera fusca \(Pallas, 1773\) Stauroderus scalaris \(Fischer e Waldheim, 1846\) und Chorthippus jucundus \(Fischer, 1853\) \(Caelifera, Acrididae, Gomphocerinae\). 105-110](#)