Verh. Westd. Entom. Tag 1994, S. 1 - 24, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1995

Viviparie bei Insekten

Hartmut Greven[1]

Summary

A literature survey of selected data, including some own investigations, about viviparity in insects is presented. To avoid misleading terms such as "ovoviviparity", "false viviparity ","pseudoviviparity" and a terminology which uses criteria that were not known when viviparous insects were studied (e.g. origin of the brood chambers, developmental stage of the young at birth etc.), viviparity is defined here as a mode of reproduction where eggs and developing young are retained for a relatively long time in the female's body. The offspring is released at an advanced stage of development (in insects as larvae, sometimes immediately before pupation). For further differentiation trophic relationships, i.e. the dependence of the embryo solely on yolk (lecithotrophic viviparity) or on nutrients supplied by the mother during gestation (matrotrophic viviparity) seem the most reliable method. However, with the exception of some well investigated taxa, such as *Glossina* and cockroaches, evidence for such relationships is rather indirect and rarely based upon experimental work. Development of the offspring takes place in the distal part of the ovariole, e.g. in aphids, chrysomelids (associated very often with the absence of a chorion), in the lateral oviducts (e.g. *Cloeon dipterum*), in the oviductus communis, called uterus (e.g. *Glossina morsitans*) or in invaginations of the body surface, e.g. brood chambers (viviparous cockroaches). For the study of physiological, ethological, ecological and possible other causes for the evolution of viviparity, facultative viviparous species (known from Thysanoptera, but also from Coleoptera and Diptera) provide the most suitable "systems". Putative advantages and disadvantages of viviparity are discussed. Most apparent disadvantages, however, such as higher body weight and the relative inactivity of females (as in cockroaches) are probably compensated by hitherto largely unknown mechanisms which await investigation.

Einleitung

Viviparie, das "Lebendgebären", ist eine Fortpflanzungsstrategie, die, meist mit Säugetieren in Verbindung gebracht, evolutiv als besonders erfolgreich gilt. Tatsächlich ist sie aber nicht nur auf Säugetiere oder Wirbeltiere beschränkt; vielmehr gibt es kaum einen Tierstamm, der nicht wenigstens einige Arten enthält, die als vivipar bezeichnet werden könnten. Das gilt selbstverständlich auch für die Insekten.

Umfassende neuere vergleichende Studien zur Viviparie bei Insekten liegen nicht vor; nur einige vivipare Insekten, wie z.B. Schaben oder die auch medizinisch bedeutsamen Tsetsefliegen, Überträger der von Trypanosomen verursachten Krankheiten, sind z.T. recht gut untersucht.

---

[1] Herrn Prof. Dr. D. Kuhlmann, Münster, mit herzlichen Dank für manche Hilfe in schwierigen Zeiten zum 65. Geburtstag gewidmet.

Grundlage und "Bibel" für den an einer vergleichenden Viviparie Interessierten ist also immer noch die knapp 500 Seiten umfassende "Embryology of the Viviparous Insects" von HAGAN aus dem Jahre 1951, aus der auch vieles stammt, was in den wenigen späteren Zusammenfassungen und Lehrbüchern über Viviparie geschrieben steht, und das ist verständlicherweise z.T. unbefriedigend oder berücksichtigt nur bestimmte Aspekte (vgl. WEBER 1933, BRAUNS 1959, ENGELMANN 1970).

Im Folgenden sollen daher anhand einiger ausgewählter Beispiele aus dem Insektenreich einige grundsätzliche Probleme des Phänomens "Viviparie" vorgestellt werden, Probleme, die durchaus identisch oder ähnlich auch bei anderen viviparen Tieren vorhanden sind (vgl. dazu GREVEN 1995).

Zunächst werde ich versuchen, Viviparie zu definieren, und für eine Klassifizierung plädieren, die, so glaube ich, konsequenter und praktikabler ist als vieles, was in der Literatur zu lesen ist. Ich werde dabei Anleihen bei den Wirbeltieren machen und damit vielleicht mithelfen, die so oft vorhandene Kluft zwischen diesen und den sogenannten Wirbellosen zu überbrücken. Der sich daran anschließende Teil soll demonstrieren, daß Viviparie nicht nur eine Domäne der Säugetiere ist.

Der dritte Abschnitt gibt Einblicke in "Bruträume" und "Uteri" und behandelt trophische, d.h. ernährungsphysiologische Beziehungen zwischen Mutter und Kind. Ein letzter Teil wird sich mit Vor- und Nachteilen der Viviparie befassen, ist also zwangsläufig sehr spekulativ.

Was ist Viviparie?

Abb. 1 zeigt eine (auf Holunderbüschen beobachtete) unbestimmte Blattlaus, die eine von einer Hülle umgebene Larve gebiert. Der Augenschein trügt nicht: die Blattlaus legt offensichtlich keine Eier ab; sie ist lebendgebärend. Man sollte sich, so meine ich, wie der griechische Philosoph Aristoteles (322-384 v.Chr.), der u.a. Tiere in "Vivipara" und "Ovipara" einteilte, auf das verlassen, was man unmittelbar sieht.

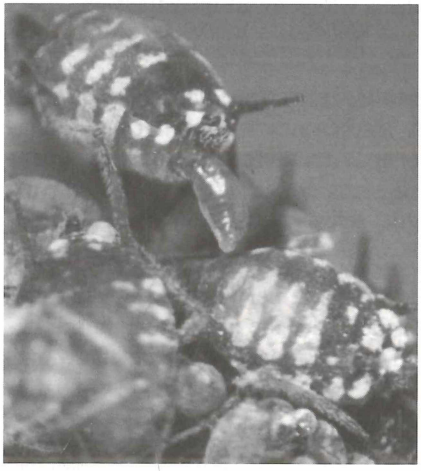


Abb. 1: Geburt einer Blattlaus. Das Neugeborene ist von einer Hülle umgeben.

Viviparie ist - und da sind sich fast alle einig, auch die, die sich um die Klassifizierung der verschiedenen Formen der Viviparie streiten - eine besonders intensive Form der Brutpflege, bei der - und hier wird es schon heikel, weil das nun folgende vielen zu unpräzise ist - die befruchteten (im Falle von Parthenogenese natürlich die unbefruchteten) Eier eine zeitlang (1. unpräzise Formulierung) im Körper (2. unpräzise Formulierung) des Weibchens zurückgehalten werden, dort heranwachsen und später relativ weit entwickelte (3. unpräzise Formulierung) Junge geboren werden.

Mit dieser Definition kann man leben, da sie praktikabel und breit anwendbar ist; die Ungenauigkeiten müssen jedoch noch ein wenig erläutert werden:

"eine zeitlang zurückgehalten"

Der Aufenthalt im mütterlichen Körper sollte so lange sein, daß weit entwickelte Junge, bei Insekten Larvenstadien, evtl. sogar unmittelbar vor der Verpuppung, geboren werden können. Allerdings legen wohl auch eierlegende, also ovipare Arten nicht nur befruchtete, sondern auch solche Eier ab, die bereits mit den Furchungsteilungen begonnen haben. Ganz exakt ist wohl auch bei Insekten die Grenze zwischen Oviparie und Viviparie nicht fixiert.

"im Körper des Weibchens"

Das muß so unpräzise formuliert sein, da die Bruträume nicht zwangsläufig Teile des weiblichen Fortpflanzungstraktes sind (s.u.).

"relativ weit entwickelt"

ist trotz seiner Schwammigkeit eine ganz wesentliche Aussage. Viviparie ist ja gerade darauf angelegt, größere und weiterentwickelte Nachkommen hervorzubringen. Daher werden mit dieser Aussage - das ist ja auch am augenfälligsten - die trophischen Beziehungen zwischen Mutter und Kind in den Vordergrund gestellt. Nur wenn ich etwas zu fressen bekomme, kann ich wachsen und "relativ weit entwickelt" zur Welt kommen.

Es gibt ohne Zweifel auch noch andere Beziehungen zwischen Mutter und Kind. Die Jungen müssen mit Wasser, Salzen und Sauerstoff versorgt werden. Sicher gibt es auch hormonelle Abhängigkeiten. Dies alles trägt aber nicht unmittelbar zur Vermehrung der Biomasse des Nachwuchses bei (und wird im folgenden auch nicht berücksichtigt).

Bei Insekten kommen, wie bereits oben erwähnt, die Jungen als Larven, evtl. noch von der Eihülle, dem Chorion, umgeben, als Nymphen oder sogar als Larven, die bereits unmittelbar vor der Verpuppung stehen, zur Welt; die Jungen können über hochdifferenzierte Drüsen oder Epithelien ernährt werden oder erhalten nur Sauerstoff und Wasser. Gerade diese Vielfalt ist es, die man in Klassifikationsschemata unterbringen zu müssen glaubt.

Einen dieser Klassifikationsvorschläge - er ist in vielen Lehrbüchern zu finden und geht auf so namhafte Entomologen wie WEBER (1933), HAGAN (1951, SELLIER (1955), BRAUNS (1959) u.a. zurück - will ich kurz vorstellen. Ich habe nichts am Text geändert (aus BRAUNS 1959 S. 28/29):

" 1. Ovoviviparie

Dem Ei steht genügend Dotter zur Verfügung, um den Embryo bis zum Ende der Embryonalentwicklung zu ernähren. Ein spezieller Ernährungsapparat existiert nicht. Die Entwicklung kann im Ovar oder Uterus beginnen.

2. Adenotrophe Viviparie

Dem Ei steht wiederum genügend Dotter zur Verfügung, um den Embryo bis zum Schlüpfen zu ernähren. Danach wird die Ernährung der Larve durch umfangreiche Anhangsdrüsen im mütterlichen "Uterus" sichergestellt.

3. Haemocoel-Viviparie

Hier liegt eine einwandfreie Leibeshöhlen-Trächtigkeit vor. Die Nährstoffe während der Embryonalentwicklung werden vorwiegend dem mütterlichen Blut entnommen.

4. Pseudoplacentäre Viviparie

Der Embryo ernährt sich in den mütterlichen Genitalwegen vermittels placentaartiger Bildungen ("Trophamnion"), die vom Muttertier oder auch vom Embryo selbst ausgebildet werden können. "

Dagegen einzuwenden ist, daß doch niemand auf Anhieb weiß, ob die Tiere, die per Augenschein als vivipar erkannt worden sind, "ovovivipar", "adenotroph vivipar", "haemocoel-vivipar" oder "pseudoplacentär vivipar" sind.

Darüber hinaus ist das Wort "ovovivipar" unglücklich. Es ist nicht nur nahezu unübersetzbar, sondern verschleiert Wichtiges, weil es dieses gar nicht ausdrückt.

Wenn ein viviparer Blattkäfer, z.B. *Chrysomela varians,* seine "Eier" ablegt, schlüpfen daraus bereits 1-3 min später die etwa 1 mm langen L1-Larven; diese haben offenbar geringfügig reduzierte Eizähne auf dem Meso- und Metathorax sowie auf dem ersten Abdominalsegment, mit denen sie die zarte Hülle, von der sie umgeben sind, sprengen (STOLZENBURG & GREVEN 1990, s. auch COX 1988). Dafür ist ebenfalls das Wort "Ovoviviparie" verwendet worden.

Es gibt aber präzisere Alternativen. Ich schlage eine Klassifizierung der Viviparie vor, bei der die ja als wesentlich erkannten trophischen Beziehungen zwischen "Mutter" und "Kind" konsequenter berücksichtigt werden (vgl. auch BONTEMS 1988, WOURMS et al. 1988, GREVEN 1995).

Stammt die für das Heranwachsen der Jungen benötigte Energie ausschließlich aus dem Dottervorrat des Eis, sollte von lecithotropher Viviparie gesprochen werden

(teilweise synonym mit Ovoviviparie), kommt es während der Trächtigkeit auch noch zu einer Ernährung der Embryonen durch die Mutter, liegt matrotrophe Viviparie vor (nur diese Form wird von einigen Autoren als "echte" Viviparie anerkannt).

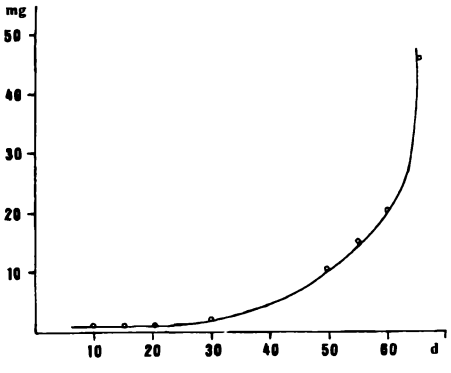


Abb. 2: Zunahme des Trockengewichtes der Embryonen der viviparen Schabe *Diploptera punctata* während der Trächtigkeit. Abszisse: Alter des Weibchens in Tagen; Ordinate: Trockengewicht aller Embryonen (in mg) pro Brutsack (nach STAY & COOP 1973, verändert).

Diese mehr oder weniger intensiven ernährungsphysiologischen Beziehungen - der Grad der Matrotrophie kann ja ganz unterschiedlich sein - müssen aber erst einmal nachgewiesen werden. Bei einem Großteil der viviparen Insekten sind diese Beziehungen überhaupt noch nicht genauer untersucht worden. Sehr oft ist bei der Klassifizierung nach dem Prinzip verfahren worden "Es kann gar nicht anders sein"; bei einigen Insekten sind tatsächlich "nutritive" Organe beschrieben worden und bei ganz wenigen glaubt man "Pseudoplacenten" festgestellt zu haben.

Aber auch der Begriff Pseudoplacenta ist nicht sehr hilfreich.

Handelt es sich um eine enge Assoziation (oder sogar Fusion) von mütterlichem und embryonalem Gewebe, die einen physiologischen Austausch ermöglicht (auch eine Eihülle muß da nicht hinderlich sein), spricht man, nicht nur bei Säugetieren, von einer Placenta (vgl. dazu MOSSMAN 1937, WOURMS et al. 1988, GREVEN 1995). Das Argument, beide Gebilde seien nicht homolog, ist hinfällig, da eine Terminologie, die nur homologe Strukturen mit demselben Namen belegen will (das ist durchaus vorgeschlagen worden, vgl. REMANE 1952), gar nicht praktikabel wäre, und auch bei Insekten wie selbstverständlich von einem Uterus, einer Vagina u.ä. gesprochen wird.

Erste Hinweise, ob nun Lecithotrophie oder Matrotrophie vorliegt, erhält man durch Bestimmungen der Trockengewichte der Eier und der Neugeborenen (diese sind bei den meisten Insekten dazu allerdings etwas klein). Abb. 2 zeigt ein Beispiel aus der Literatur (s. STAY & COOP 1973), und zwar von der viviparen Schabe *Diploptera punctata.* Auf der Abszisse ist das Alter des Weibchens (die Tiere werden am 7. Tag nach der Imaginalhäutung begattet), auf der Ordinate das

Trockengewicht jeweils aller Embryonen eines Weibchens aufgetragen. Die Gewichtszunahme der Embryonen ist ab dem 30. Tag sehr deutlich. Diese Tiere sind eindeutig matrotroph vivipar. Man darf wahrscheinlich auch noch von Matrotrophie ausgehen, wenn das Trockengewicht während der Entwicklung der Jungen gleich bleibt oder bei den Nachkommen einige Prozent unter dem der Eier liegt (u.a. WOURMS et al. 1988).

Bei entsprechender Kenntnis ist es natürlich möglich, Viviparie, sei sie nun matrotroph oder lecithotroph, noch näher zu charakterisieren, indem z.B. der Grad der Entwicklung der Jungen berücksichtigt wird oder der Ort, wo die Jungen heranreifen, oder Wert darauf gelegt wird, ob der Nachwuchs auf parthenogenetischem Weg erzeugt ist oder von einer pädogenetischen Mutter stammt, oder ob die Jungen über spezielle Drüsen ernährt werden etc. (s. die Klassifikationsversuche in den einschlägigen Lehrbüchern).

Wo kommt Viviparie bei Insekten vor?

In Tabelle 1 sind die 32 z.Zt. in Lehrbüchern der speziellen Zoologie aufgeführten Insektenordnungen aufgelistet und diejenigen mit einem x gekennzeichnet, in denen vivipare Arten vorkommen; das sind immerhin 11 Ordnungen. Rechts stehen die Namen einiger, bei weitem nicht aller Gattungen mit viviparen Arten.

Bei den Eintagsfliegen (Ephemeroptera) ist bisher nur eine vivipare Art, *Cloeon dipterum,* bekannt. Bei den Ohrwürmern (Dermaptera) sind die auf Fledermäusen parasitierende Gattung *Arixenia* und die auf afrikanischen Hamsterratten lebendenen Angehörigen der Gattung *Hemimerus* lebendgebärend; vor allem letztere sind durch eine Placentabildung bekannt geworden. Die diesbezüglich neueste Untersuchung stammt aus dem Jahre 1912 (vgl. HEYMONS 1912).

Bei den z.T. sehr intensiv untersuchten Schaben sind alle Übergänge zwischen Oviparie, lecithotropher Viviparie und hochgradiger Matrotrophie (z.B. bei der schon erwähnten *Diploptera punctata;* s. Abb. 2) zu finden (u.a. WILLIS et al. 1958, ROTH 1970). Es sind ja stets vorhandene und meist leicht zu züchtende Versuchstiere, an denen sich ganz verschiedene Probleme des Phänomens "Viviparie" untersuchen lassen (s.u.).

Unter den Staubläusen ist z.B. *Hyperetes* vivipar, zuletzt offenbar 1936 untersucht. Von den Schnabelkerfen (Hemiptera) gibt es bei den Wanzen (Heteroptera) der Familie Polyctenidae aus Indien, Afrika und Amerika vivipare Arten. Die Gattung *Hesperoctenes* parasitiert an Fledermäusen. Gut bekannt ist die wohl matrotrophe Viviparie der Pflanzenläuse (Sternorrhyncha), namentlich der Blattläuse (Aphidina), in Tabelle 1 durch die Gattung *Aphis* repräsentiert, aber auch einiger Schildläuse (Coccinea), z.B. der Gattung *Aspidiotus* (s. die Zusammenstellung bei BRAUNS 1959 und ENGELMANN 1970).

Auch bei den Fransenflüglern (Thysanoptera) gibt es offenbar lecithotroph und matrotroph vivipare Arten, die im Vergleich zu oviparen Arten besonders lange Oviduckte haben (u.a. ANANTHAKRISHNAN 1993).

Bei den Käfern ist Viviparie zumindest aus drei Familien bekannt. Vivipar sind einige Staphylinidae, so die myrmekophilen Arten der Gattung *Atemeles*, die nordamerikanischen Holzschädlinge der Gattung *Micromalthus* (Micromalthidae) und - für uns leichter zugänglich - Vertreter der Chrysomelidae, z.B. *Chrysomela varians*, *Chrysochloa*- und *Phytodecta*-Arten.

Tab. 1: Vorkommen von Viviparie (x) bei Insekten.

Diplura		
Collembola		
Protura		
Archaeognatha		
Zygentoma		
Ephemeroptera	x	*Cloeon*
Odonata		
Plecoptera		
Embioptera		
Notoptera		
Dermaptera	x	*Arixenia, Hemimerus*
Mantodea		
Blattodea	x	*Nauphoeta, Diploptera*
Isoptera		
Phasmatodea		
Saltatoria		
Zoraptera		
Psocoptera	x	*Hyperetes*
Phthiraptera		
Thysanoptera	x	*Elaphrothrips*
Hemiptera	x	*Hesperoctenes, Aphis, Aspidiotus*
Megaloptera		
Raphidioptera		
Planipennia		
Coleoptera	x	*Atemeles, Micromalthus, Chrysomela*
Strepsiptera	x	alle Arten, z.B. *Stylops*
Hymenoptera	x (?)	
Trichoptera		
Lepidoptera	x (?)	*Tinea, Colias*
Mecoptera		
Siphonaptera		
Diptera	x	*Miastor, Glossina, Hippobosca, Parasarcophaga*

Alle Fächerflügler (Strepsiptera), die je nach Familie fast vollständig oder als Larven endoparasitisch in ganz verschiedenen Insekten leben, sind vivipar (ULRICH 1956).

Was bisher über die Viviparie bei Hymenopteren und montanen Lepidopteren geschrieben wurde, bedarf der Bestätigung.

Bleiben nur noch die Diptera - ein weites Feld für zukünftige Untersuchungen, da hier lecithotrophe und matrotrophe Viviparie weit verbreitet sind. Genannt seien nur die Gattungen *Miastor* und *Heteropeza* aus der Familie der Heteropezidae (Moosmücken), die Hirschlausfliegen (Hippoboscidae), Vertreter der z.T. offenbar lecithotrophen Schmeißfliegen (Calliphoridae) oder die hochgradig matrotroph viviparen Tsetsefliegen der Gattung *Glossina* (Glossinidae) (s. u. a. SELLIER 1955).

Aus der sicher nicht vollständigen Aufzählung soll lediglich klar werden, daß Viviparie als besondere Fortpflanzungsstrategie auch bei Insekten verbreitet ist und diese sich (wie bei anderen Taxa auch) offensichtlich unter ganz verschiedenen Selektionsdrücken viele Male unabhängig voneinander entwickelt hat. Das wird z.T. schon bei der Beantwortung der nächsten Frage deutlich.

Wo entwickeln sich die Eier und Embryonen viviparer Insekten?

Zunächst, das ist naheliegend, geschieht dies im weiblichen Genitaltrakt (Abb. 3A). Dieser gliedert sich in Eiröhren oder Ovariolen, die über einen Eiröhrenstiel in paarige Ovidukte münden. Jede Ovariole endet distal in einem feinen terminalen Faden. Die Fäden vereinigen sich und sind am Integument, dem Fettkörper oder anderen Geweben angeheftet. Es folgt das Germarium (Ger), in dem entweder nur primäre sich teilende Keimzellen liegen (= panoistische Ovariolen) oder Keimzellen mit Nährzellen (= meroistische Ovariolen). Liegen diese zwischen den Eizellen, spricht man von polytrophen Ovariolen; sind die distal der Ovariole gelegenen Nährzellen über Nährstränge mit den Oocyten verbunden, liegt eine telotrophe Ovariole vor.

Der dritte Abschnitt, das Vitellarium, ist gewöhnlich sehr groß; hier nehmen die Oocyten Dotter auf und werden von Follikelzellen umgeben, die evtl. auch die Eihülle, das Chorion, bilden. Die älteste und durch Dotteraufnahme größte Oocyte gelangt durch den Stiel der Ovariole in den Oviduct (Oviductus lateralis). Beide Oviductus laterales münden in einen gemeinsamen Oviduct, den Oviductus communis, eine normalerweise sehr kurze ektodermale, d.h. von einer Cuticula ausgekleidete Röhre, die proximal mit der Vagina verbunden ist. Ist der distale Teil aufgeweitet, spricht man auch von einem Uterus.

In die Vagina münden an verschiedenen Stellen Anhangsorgane, so die Spermatheka (= Receptaculum seminis), Spermathekadrüsen und weitere akzessorische Drüsen, die z.B. dafür sorgen, daß die Eier zusammenkleben oder eine Eikapsel (Oothek bei Schaben) gebildet wird.

Die befruchteten Eier können nun je nach Art in ganz verschiedenen Abschnitten des Ovars zurückgehalten werden und sich entwickeln:

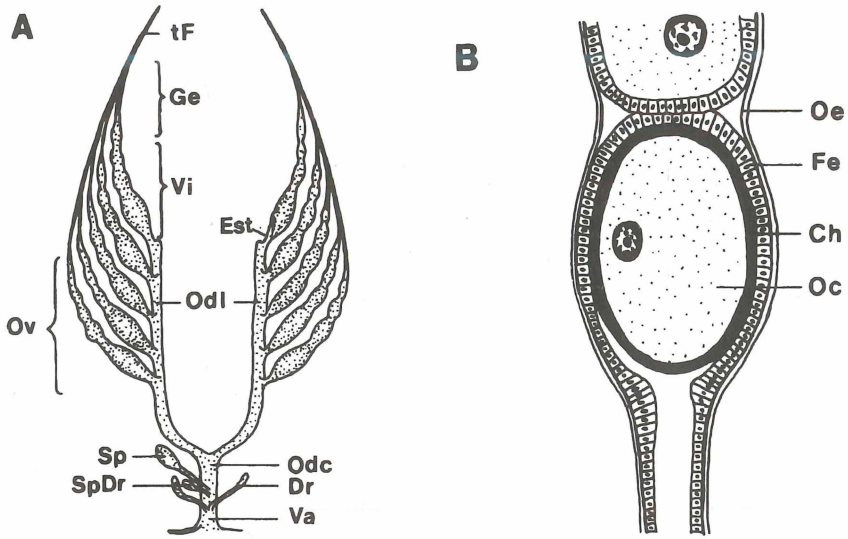


Abb. 3 A u. B: **A** Weiblicher Genitaltrakt eines Insekts.
Dr = akzessorische Drüsen, **Est** = Eiröhrenstiel, **Ge** = Germarium, **Odl**= Oviductus lateralis, **Odc** = Oviductus communis, **Ov** = Ovariole (Eiröhre), **Sp** = Spermatheka, **SpDr** = Spermathekadrüsen, **tF** = terminaler Faden, **Va** = Vagina, **Vi** = Vitellarium.
B Proximaler Abschnitt einer Ovariole mit reifer Eizelle.
Ch = Chorion, e = Follikelepithel, **Oc** = Oocyte, **Oe** = Ovariolenepithel (nach verschiedenen Autoren).

1) Die Embryonen können im basalen Teil der Ovariole heranwachsen; das ist z.B. der Fall bei dem parasitischen Ohrwurm *Hemimerus*, bei Chrysomeliden, bei Blattläusen sowie bei Schildläusen.

Sollte es hier zu einem Nahrungstransfer zwischen Mutter und Kind kommen, kann dieser zunächst nur über das die Oocyte umhüllende Follikelepithel (Abb. 3 B) und die Oberfläche des Embryos, das zur Serosa (äußere Keimhülle) gewordene Blastoderm (einschichtiges Oberflächenepithel des jungen Keims) erfolgen. Eine evtl. noch zwischen Serosa und Follikelepithel liegende Eihülle (Chorion), dürfte (theoretisch) keine Barriere darstellen, scheint aber nach den bisher vorliegenden Befunden bei den meisten Insekten mit Ovariolenträchtigkeit nicht vorhanden zu sein. Bei Chrysomeliden (vgl. Bontems 1988) und Schildläusen (vgl. Koteja 1990) gibt es aber offenbar Ausnahmen.

Bei *Hemimerus* schwillt das Follikelepithel an beiden Enden des Eis sichtbar an.

Die parthenogenetisch viviparen Blattlausgenerationen bilden kein Chorion (COUCHMAN & King 1979, BÜNING 1985). Die Oocyte verläßt zu Beginn der Zellteilungen das Follikelepithel; nachdem die Nährstränge degeneriert sind (Blattläuse haben telotrophe Ovariolen), zeigen die Wandzellen der Ovariole Veränderungen, die auf Synthesevorgänge schließen lassen (COUCHMAN & KING 1979, 1980).

2) Die Embryonen entwickeln sich in den Ovidukten, z.B. bei *Cloeon dipterum*, dessen Larven bei der Geburt nur noch vom zarten Chorion umgeben sind.

3) Die Embryonen entwickeln sich im erweiterungsfähigen Oviductus communis (der Uterus und Vagina mit einschließt). Entweder reicht der Dottervorrat im Ei für die Entwicklung bis zur Geburt (wie bei vielen Dipteren) oder die Jungen befreien sich im Uterus aus der Eihülle, machen dort die gesamte Larvalentwicklung durch und verpuppen sich unmittelbar nach der Geburt wie bei den pupiparen Dipteren, deren bekannteste Vertreter die Tsetsefliegen der Gattung *Glossina* sind.

Bei Tsetsefliegen besteht das Ovar nur aus zwei Ovariolen; diese münden in einen kurzen Oviductus communis, der sich zu einem muskulären, von einer Cuticula ausgekleideten "Uterus" erweitert (Abb. 4). Die Weibchen produzieren (im Labor) alle 9-10 Tage eine einzige Larve, die sich im Uterus bis zur L3 entwickelt und sich bereits ein bis zwei Stunden nach der Geburt verpuppt. Während der Trächtigkeit nimmt sie über das 100fache an Trockengewicht zu. Eine solche massive Ernährung durch eine Cuticula hindurch scheint schwierig zu sein. Das Problem ist dadurch gelöst, daß die im vorliegenden Falle sehr umfangreichen akzessorischen Anhangsdrüsen ein protein- und lipidreiches Sekret in den Uterus pumpen. Diese "Milchdrüsen", namentlich ihre distalen und proximalen Anteile, unterliegen daher während einer Fortpflanzungsperiode zyklischen Veränderungen (vgl. dazu TOBE & LANGLEY 1978).

4) Die Embryonen entwickeln sich in Einsenkungen des Integumentes, z.B. bei allen viviparen Schaben (Puristen halten sie deswegen nicht für vivipar, sondern allenfalls für pseudovivipar).

Die Eier besitzen ein stabiles Chorion und eine Mikropyle, in die das Spermium eindringen kann (Abb. 5); sie passieren die Spermatheca (dabei werden sie besamt) und die akzessorischen Drüsen, d.h. die linke und rechte Collateraldrüse, wo sie zu einer Doppelreihe (Oothek) zusammengeklebt werden.

Ovipare Schabenarten legen entweder die Oothek ab, oder tragen sie bis zum Schlüpfen oder bis kurz vor dem Schlupf der Jungen am Körper festgeheftet mit sich herum. Vivipare Arten schieben die meist dünnere und weniger sklerotisierte und daher hellere Oothek aus dem Körper heraus, drehen diese um ca. 90° und ziehen sie dann in den Brutsack hinein (Abb. 7). Dieser ist nicht Teil des weiblichen Genitaltraktes sensu stricto, sondern eine mit einer Cuticula ausgekleideten Einstülpung der Körperwand (vgl. Abb. 6).

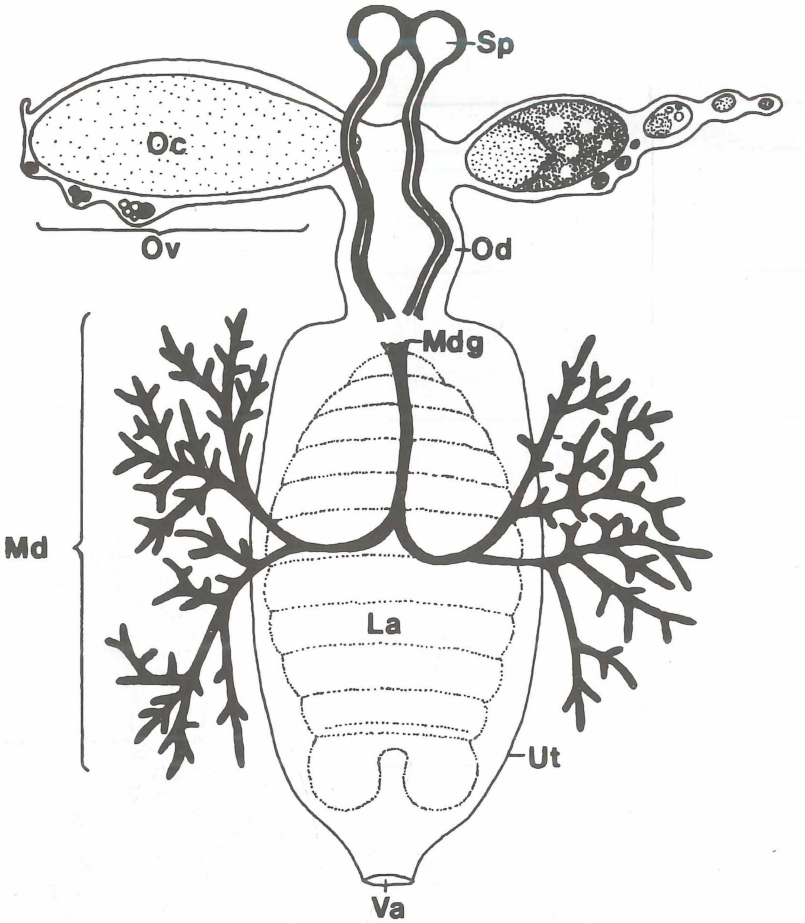


Abb. 4: Ovar einer trächtigen Tsetsefliege *Glossina morsitans*.
La = Larve, **Md** = Milchdrüsen, **Mdg** = Milchdrüsenausgang, **Od** = Oviduct, **Oc** = Oocyte, **Ov** = Ovariole, **Sp** = Spermatheka, **Ut** = Uterus, **Va** = Vagina (nach SELLIER 1955 und BRAUNS 1958, verändert).

Die von uns z.Zt. untersuchte Schabe *Nauphoeta cinerea* gebiert bei 26 °C nach durchschnittlich 52 ± 9 Tagen bis zu 42 Nymphen (BENSCH & GREVEN 1995). Vielleicht werden auch bei diesen in der Literatur als ovovivipar (= lecithotroph vivipar) bezeichneten Schaben die Jungen während der Trächtigkeit nicht nur mit Wasser, sondern in bescheidenem Maße auch mit Nahrung versorgt. Der Brutsack dieser Schabe wird von der Oothek und den heranwachsenden Jungen

enorm gedehnt und ist daher so dünn, daß er bereits lichtmikroskopisch ohne Anfertigung von Schnitten untersucht werden könnte. Im Rasterelektronenmikroskop zeigt sich, daß er von papillenförmigen Erhebungen ausgekleidet ist, die auf ihrer Spitze kleine Öffnungen besitzen (Abb. 8, 9,10). Es handelt sich um Ausfuhrgänge von Drüsenzellen, die von modifizierte Epidermiszellen mit großen Zellkernen gebildet werden.

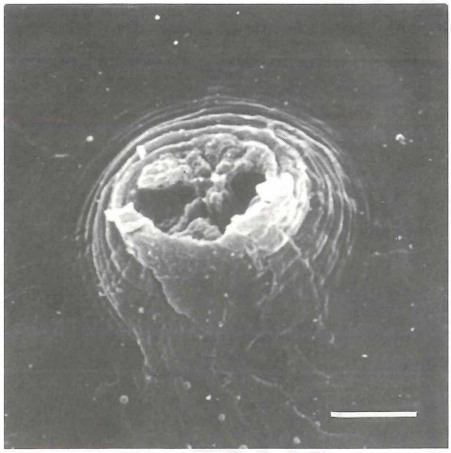


Abb.5: Mikropyle des Eis von *Nauphoeta cinerea*. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Maßstab 10 µm.

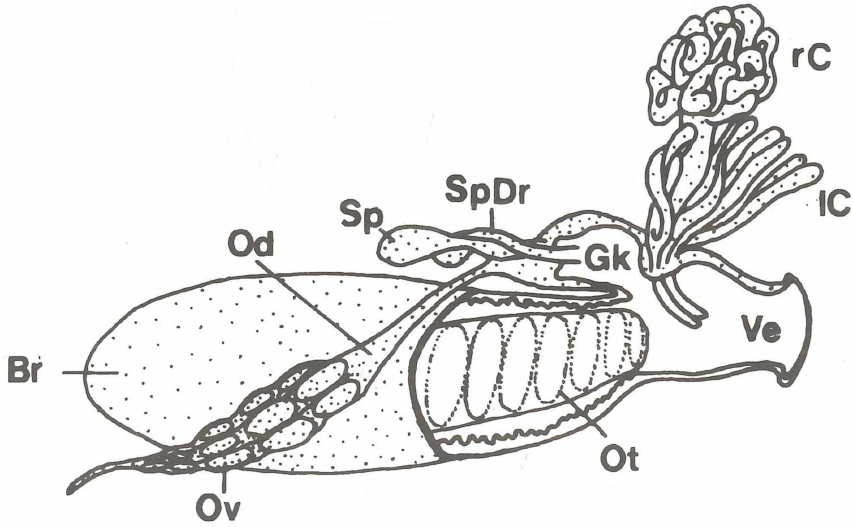


Abb. 6. Weiblicher Genitaltrakt einer viviparen Schabe mit Ovariolen (**Ov**), Oviduct (**Od**), Spermatheka (**Sp**), Spermathekadrüse (**SpDr**), Genitalkammer (**Gk**), Vestibulum (**Ve**) sowie rechter (**rC**) und linker (**lC**) Collateraldrüse. Man beachte den teilweise aufgeschnittenen Brutraum (**Br**) mit der Oothek (**Ot**) (nach STAY & COOP 1974, verändert).

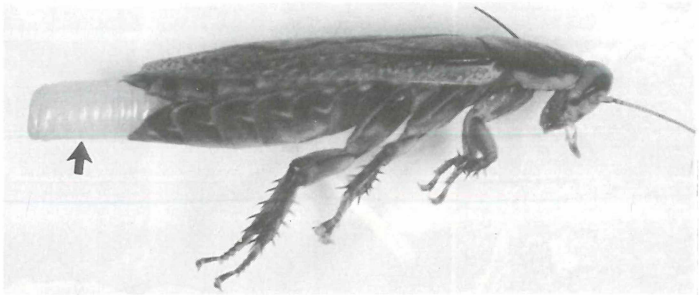


Abb. 7: Weibchen von *Nauphoeta cinerea* mit noch außerhalb des Körpers sichtbarer Oothek (Pfeil).

Wir wissen noch nicht, wann und in welchem Maße bei *Nauphoeta cinerea* die Tätigkeit dieser Drüsen einsetzt und ob die Jungen deren Sekrete tatsächlich aufnehmen - wenn ja, dann sicher erst, nachdem der Darm durchgängig und die Eihülle gerissen ist. Ein ähnlicher Bau des Brutsackes (mit aktiven Drüsen etc.) findet sich auch bei anderen bisher als "ovovivipar" geltenden Schaben, so daß davon ausgegangen werden muß, daß Matrotrophie hier weiter verbreitet ist, als ursprünglich angenommen wurde (vgl. dazu SNART et al. 1984 a, b). Von der hochgradig matrotroph viviparen *Diploptera punctata,* der "fortpflanzungsphysiologisch" wohl am besten untersuchte Schabenart, ist bekannt, daß der Beginn der "Milchproduktion" etwa 20 Tage nach der Begattung des Weibchens von noch unbekannten humoralen Faktoren abhängt. Der Embryo bestimmt das "timing" und die nachfolgende Milchproduktion (EVANS & STAY 1989).

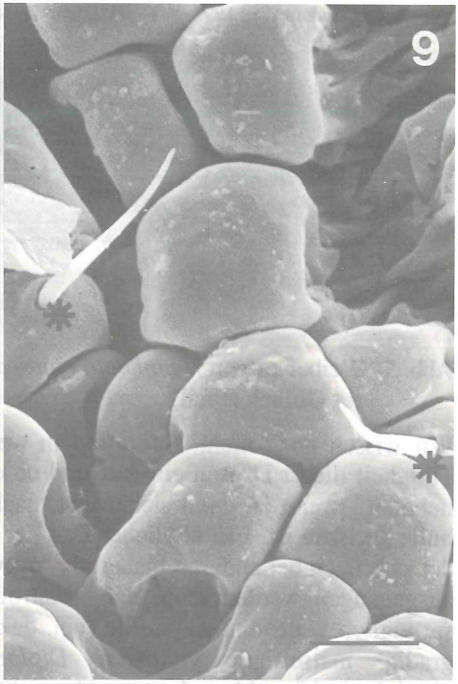
Die Pleuropodien, tubuläre paarige Anhänge des ersten Abdominalsegmentes (Abb. 11), dienen wohl eher dem Transport von Ionen und Flüssigkeiten (STAY 1977) und nicht, wie ursprünglich angenommen (s. HAGAN 1951, BRAUNS 1959 u.a.), der Nahrungsaufnahme.

Ein weiterer, sehr eigentümlicher Brutraum für die Larven soll nur kurz erwähnt werden, zumal darüber erstaunlicherweise keine neueren Untersuchungen vorliegen.

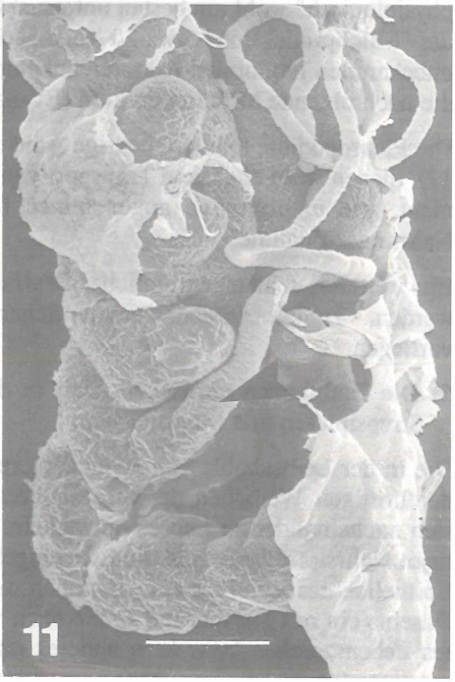
5) Die Embryonen entwickeln sich in der Leibeshöhle der Mutter, z.B. bei den Strepsipteren und Moosmücken.

Die in der Leibeshöhle von Hymenopteren und Kleinzikaden schmarotzenden madenförmigen Weibchen der Strepsipteren sind von dotterarmen Eiern erfüllt, die sich nacheinander zu Larven entwickeln. Ein Chorion wird nicht gebildet. Die nötigen Nährstoffe liefert die die Eier umgebende Hämolymphe, die über "trophische" Epithelien des Embryos aufgenommen werden. Das Weibchen ist "am Ende seines Daseins ein mit Larven und Embryonen vollgestopfter Sack, an dem es kein anderes Lebenszeichen bzw. kein anderes intaktes Organ mehr gibt als den autonom pulsierenden Wehenapparat" (ULRICH 1956, p. 218).

8


9

10


11

⇐

Abb. 8: Innenansicht des Brutsackes von *Nauphoeta cinerea* mit papillenförmigen Erhebungen. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Maßstab 100 µm.

Abb. 9: Stärkere Vergrößerung der Papillen. Man beachte die beiden Mechanorezeptoren (Sterne). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Maßstab 20 µm.

Abb. 10: Mechanorezeptor (rechts) und Papille mit apikalen Poren (unten) aus dem Brutsack von *Nauphoeta cinerea*. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Maßstab 5 µm.

Abb. 11: Embryo von *Nauphoeta* cinerea mit Pleuropodium (Pfeil). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Maßstab 100 µm.

⇐

Bei den pädogenetischen Larven der Moosmücken *Miastor* und *Heteropeza* - Lehrbuchbeispiele für Heterogonie - werden die Ovariolen in die larvale Leibeshöhle abgestoßen; die hier flottierenden dotterarmen Eier entwickeln sich parthenogenetisch zu Tochterlarven, die sich anfangs von der Hämolymphe der Mutterlarve ernähren, und später von deren zerfallenden Organen. Am Ende bleibt nur noch die Cuticula der Mutter übrig, die von den Larven verlassen wird (vgl. dazu ULRICH 1963, KAISER 1969).

Ist Viviparie bei Insekten vorteilhafter oder erfolgreicher als Oviparie?

Zur Einstimmung in diese Frage will ich noch einmal wiederholen, was als wesentliches Ergebnis des "Lebendgebärens" schon beim Definitionsversuch (s.o.) hervorgehoben wurde: Die Geburt weit entwickelter, Jungtiere, deren Überlebenschancen - so eine durchaus plausible Erklärung - zumindest statistisch gesehen, größer sind. Eine neugeborene Blattlaus spaziert wenige Minuten nach der Geburt auf dem Bohnenblatt herum, sticht ihren Rüssel ins Blatt und zeigt dieselben raschen Fluchtreaktionen wie die Erwachsenen.

Die Frage ist in dieser Form selbstverständlich zu verneinen (andernfalls wären die oviparen Insekten bereits ausgestorben oder vom Aussterben bedroht). Aber unter bestimmten Bedingungen ist diese Art der Fortpflanzung vorteilhafter. Nur welche das sind, darüber kann meist nur mehr oder weniger plausibel spekuliert werden. So könnte von Vorteil sein (die folgende Aufzählung erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit),

- daß größere und weiter entwickelte Jungtiere, die insgesamt leistungsfähiger sind und vielleicht besser überleben können, geboren werden;

- daß der Nachwuchs von der Mutter in günstigere Bereiche, z.B. mit optimaler Temperatur, Feuchtigkeit etc., getragen werden kann;
- daß die Verbreitung der betreffenden Art erleichtert wird, da bereits ein einzelnes Weibchen eine neue Kolonie gründen kann. Dessen Fortpflanzungspotential kann zudem noch durch eine Vorratsbefruchtung gesteigert werden usw.

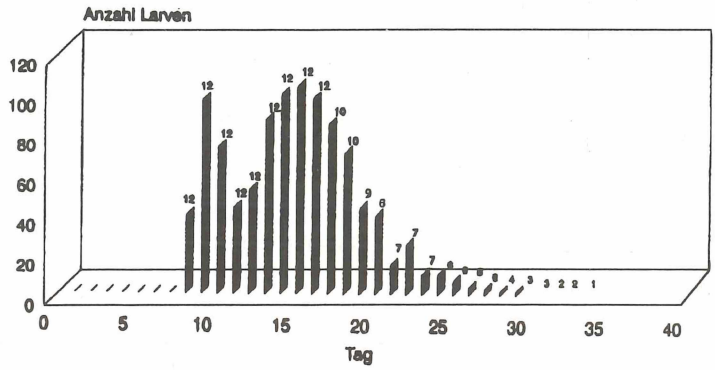


Abb. 12: Anzahl der abgelegten Larven (Ordinate) der Grünen Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* in Abhängigkeit vom Alter (Abszisse). Zahlen über den Säulen = Anzahl der gebärenden Tiere.

Ob auch für Insekten immer das Argument, die Jungen seien im Weibchen wirksam gegen Prädatoren (nicht Parasiten) geschützt, zutrifft, wäre im Einzelfall zu überprüfen, da Insekten, auch die viviparen, meist sehr klein sind und generell eine geringe Chance haben, sich gegen größere Angreifer zu verteidigen.

Man könnte jetzt noch darüber spekulieren, wann lecithotrophe Viviparie - ich brauchte mich in diesem Fall nur zur Zeit der Dotterbildung gut zu ernähren - und wann matrotrophe Viviparie - ich müßte auf konstant vorhandene Nahrungsquellen zurückgreifen - von Vorteil sind.

Der Nachwuchs von im Labor gehaltenen Tsetsefliegen (*Glossina morsitans*) ist tatsächlich kleiner, wenn dem Weibchen während der Trächtigkeit nur unzureichende Mengen von Futter, d.h. Blut, zur Verfügung stehen (u.a. GASTON & RANDOLPH 1993).

Im Vergleich zu den "normal" matrotroph viviparen Insekten könnte die Fortpflanzungsstrategie z.B. von Blattläusen - hier beginnt die Entwicklung der Nachkommen, bevor die Mutter geboren wird, so daß man bildhaft von einem "telescoping", d. h. vor einem Ineinanderschieben der Generationen spricht (vgl. MORAN 1992) -, unter bestimmten Bedingungen einen noch höheren Anpassungswert haben. Zwar ist die Zahl der auf einmal geborenen Jungen noch weiter reduziert, doch werden diese häufiger und kontinuierlicher geboren; die Energiezufuhr für die einzelnen Bruten wird noch gleichmäßiger über einen längeren Zeitraum verteilt. Die

postnatale Entwicklung und damit die Abfolge der Generation ist bedeutend verkürzt.

Meine Mitarbeiterin Frau LINDERMANN hat Blattläuse , und zwar *Aphis fabae,* die Schwarze Bohnenblattlaus, und *Acyrtoshiphon pisum,* die Grüne Erbsenblattlaus, im Anholozyklus, d.h. unter ständigen Sommerbedingungen gehalten. Dabei kommt es nur zur Ausbildung von ungeflügelten oder geflügelten Läusen, die sich parthenogenetisch fortpflanzen und L1-Larven gebären, also vivipar sind.

Acyrtosiphon pisum beginnt bei 20 °C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70% am 8. Tag nach der Geburt, d. i. etwa einen Tag nach der Imaginalhäutung, mit dem Ablegen der Larven; nach 29 Tagen ist keine Geburt mehr zu verzeichnen. In dieser Zeit gebiert eine Blattlaus insgesamt durchschnittlich 84 Larven; am 15. bis 16. Tag beginnt die Kurve kontinuierlich abzufallen; einzelne Tiere sterben auch schon. Von anfänglich 12 Weibchen wurden in dieser Zeit 1008 Larven geboren (Abb. 12).

Unter welchen Bedingungen Viviparie bei Insekten vorteilhaft ist und welche Selektionsdrücke dazu geführt haben, ließe sich experimentell am besten an solchen Arten nachweisen, die fakultativ vivipar sind, d.h. die in der Lage sind, je nach biotischen oder abiotischen Umwelteinflüssen, Eier zu legen, Eier zurückzuhalten und/oder Larven oder Puppen zu gebären.

CRESPI hat 1989 in der renommierten Zeitschrift "Nature" über die fakultative Viviparie eines pilzfressenden Fransenflüglers, *Elaphrothrips tuberculatus,* berichtet. Vivipare Weibchen dieser Art produzieren nur Männchen, ovipare Weibchen nur Weibchen. Einzelne Weibchen wechseln im Sommer, in dem sie sich im Gegensatz zum Frühling mehrfach fortpflanzen könne, zwischen beiden Fortpflanzungsstrategien (das hat unter anderem vielleicht etwas mit den Blattgenerationen zu tun, zu denen die abgestorbenen Eichenblätter gehören, auf denen die Nahrungspilze wachsen).

Tab. 2 zeigt, daß im Frühjahr etwa 25% der Weibchen vivipar sind und 75% ovipar (beide pflanzen sich nur einmal fort). Der prozentuale Anteil des männlichen Nachwuchses stimmt in etwa mit dem Anteil der viviparen Weibchen überein. Die mittlere Fruchtbarkeit (Zählung der Eier oder Embryonen) zeigt, daß die viviparen weniger fruchtbar sind - das gilt für beide Jahreszeiten. Die relative Überlebensrate (bei oviparen Weibchen willkürlich auf 1 gesetzt) ist jedoch so, daß die mittlere Anzahl der bis zur Puppe gelangenden Larven bei beiden Fortpflanzungstrategien gleich ist.

Die Bedeutung dieser Befunde ist kaum zu überschätzen. An ein und derselben Art konnte gezeigt werden, daß vivipare Arten weniger Junge produzieren als ovipare und daß die relative Überlebensrate der weiter entwickelten Jungen durchschnittlich höher ist (nur so kann ja die mittlere Anzahl der bis zu Puppe gelangenden Larve bei beiden Fortpflanzungsstrategien annähernd gleich sein). Einen Haken hat die Sache: Der Vergleich der Überlebensraten von Nachkommen oviparer und

viviparer Weibchen krankt daran, daß die einen nur Weibchen und die anderen nur Männchen hervorbringen.

Tab. 2: Fruchtbarkeit viviparer und oviparer Weibchen von *Elaphrothrips tuberculatus* und relative Überlebensrate der Jungtiere. Weiteres s. Text (nach CRESPI 1989, verändert).

Jahreszeit	Prozentualer Anteil männlicher Nachkommen	Fortpflanzungsmodus	Prozentualer Anteil oviparer u. viviparer Weibchen	Mittlere Fruchtbarkeit	Relative Überlebensrate
Frühjahr	19	vivipar	25	21,5	1,4
		ovipar	75	43,7	1,0
Sommer	58	vivipar	55	13,5	2,1
		ovipar	45	26,1	1,0

Es spricht für das Selbstbewußtsein des Autors, wenn er in seiner Arbeit anmerkt, die von ihm untersuchten fakultativ viviparen Fransenflügler lieferten das erste "System", mit dem unmittelbar die ökologischen, physiologischen und sonstigen Ursachen für den wechselnden Fortpflanzungsmodus experimentell untersucht werden könnten. Die Literatur nennt zumindest viele andere Fälle von fakultativer Viviparie, z.B. bei Chrysomeliden und Dipteren (s.o.), und bei näherem Hinsehen werden darunter sicher auch solche sein, die bei jeder der beiden Fortpflanzungsstrategien sowohl Männchen als auch Weibchen hervorbringen.

Vermeintliche Nachteile der Viviparie sind z.B. (auch hier ist Vollständigkeit nicht angestrebt),

- daß im Vergleich zu gleich großen oviparen (möglichst verwandten) Arten die Nachkommenzahl vermindert ist, also ein Verlust der Fruchtbarkeit festzustellen ist (exakter zu prüfen bei fakultativer Viviparie s.o.);
- Verlust der gesamten Nachkommenschaft, wenn die Mutter umkommt;
- hoher energetischer Aufwand, um die insgesamt wenigen Jungen zu versorgen und evtl. auch zu tragen.
- Verlust an Biomasse und Energie, wenn das trächtige Weibchen, z. B. infolge verminderter Beweglichkeit, leichter erbeutet wird. Die Schwerfälligkeit behindert es möglicherweise auch bei der Futtersuche.

So unterliegt *Glossina morsitans* während des Trächtigkeitszyklus enormen kurzfristigen (bedingt durch die Blutmahlzeiten) und längerfristigen (Wachstum der Larve) Volumenschwankungen und vermindert ca. 48 h vor der Larvenablage drastisch ihre Aktivität (BRADY & GILSON 1983).

Die vivipare Schabe *Nauphoeta cinerea* nimmt im Verlaufe der etwa 52tägigen Trächtigkeit durchschnittlich 23% an Frischgewicht zu. Meine Überlegungen waren nun, daß trächtige Weibchen, schon bedingt durch die Last der Oothek, einen im Vergleich zu nichtträchtigen Weibchen höheren Stoffwechsel haben sollten.

Dieser läßt sich über den Sauerstoffverbrauch oder mit Hilfe eines Kalorimeters über die Wärmeproduktion der Tiere bestimmen.

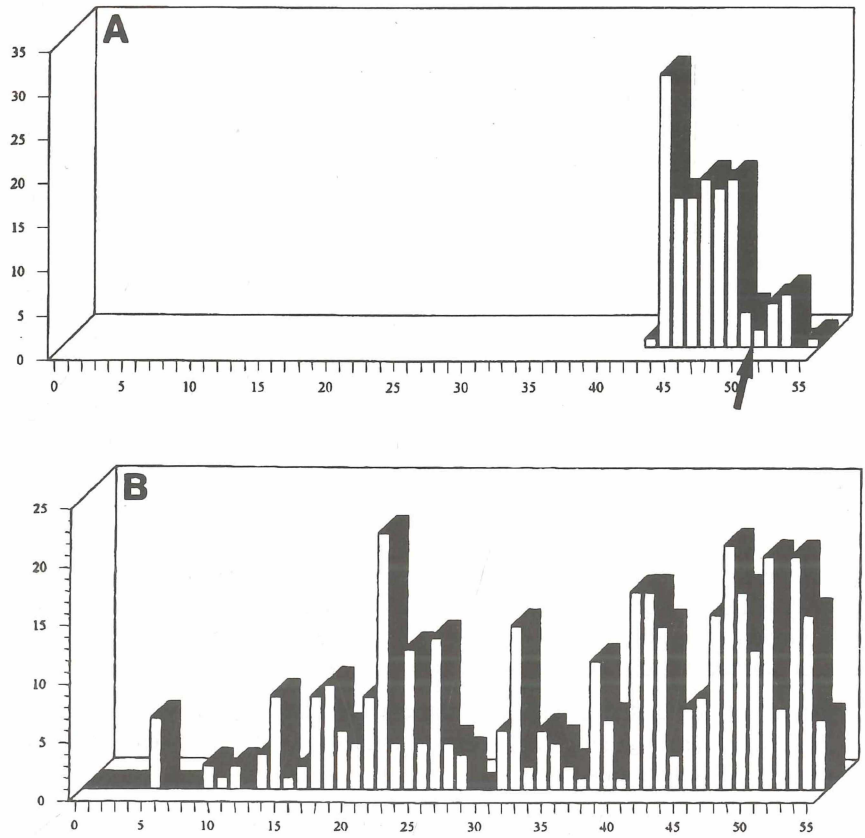


Abb. 13 A u. B: Aktivitäten einer weiblichen Schabe (*Nauphoeta cinerea*) vom Beginn bis zum Ende der Tragzeit (**A**) und einer männlichen Schabe (**B**) im Kastenaktograph mit einer Lichtschranke zwischen Versteck und Futternapf. Wasser befand sich unmittelbar neben dem Versteck. Abszisse: Tage nach der Kopulation. Ordinate: Anzahl der Lichtschrankendurchgänge pro 24 h. Pfeil = Zeitpunkt der Geburt.

Unsere Untersuchungen in Zusammenarbeit mit dem Institut für Biophysik der FU Berlin haben nun gezeigt, daß trächtige Weibchen pro Gewichtseinheit die geringste Wärmeproduktion aufweisen(0,80 $\pm$ 0,07 Wkg^{-1}); eine höhere besitzen

Männchen (1,45 $\pm$ 0,22 Wkg^{-1}) und nichtträchtige Weibchen (1,53 $\pm$ 0,38 Wkg^{-1}) (SCHULZE-MOTHEL & GREVEN im Druck).

Warum das so ist, ist nicht ganz klar. Ganz offensichtlich sind die Weibchen nicht mehr so mobil (im Kalorimeter haben sich die Männchen aber nicht unbedingt mehr bewegt als die Weibchen). Das sieht jeder, der die Tiere hält, und das hat meine Mitarbeiterin Frau MELLER auch quantitativ belegt. Sie hat Männchen und Weibchen (diese während der gesamten Schwangerschaft) einzeln im Kastenaktographen gehalten und deren Aktivitäten registriert, allerdings nur die, die die Schaben auch bis zum Futternapf führten (Abb. 13 A, B). Es fällt auf, daß weitere Ausflüge, dann auch wieder zum Futternapf - daraus ergeben sich noch andere Konsequenzen, die hier aber nicht erörtert werden sollen - erst gegen Ende der Schwangerschaft einsetzen. LEE (1994) hat das Problem auf den Punkt gebracht, indem er in einer kürzlich erschienenen Arbeit fragt: "Are pregnant females of the German cockroach too heavy to run?" Er untersuchte die die Oothek am Körper tragende, also ovipare Schabe *Blattella germanica* und fand, daß die mit einer Oothek belasteten Weibchen (die Oothek wiegt etwa 30% des Körperfrischgewichtes) weniger aktiv sind. Aber, so folgert er aus seinen Experimenten, vor allen aus Messungen des Sauerstoffverbrauchs, es sei nicht das Gewicht, daß die Tiere weniger mobil mache, sondern andere Faktoren, evtl. die Notwendigkeit, sich vor Prädatoren verstecken oder eine Austrocknung vermeiden zu müssen (die Oothek wird von dieser Art außerhalb des Körpers getragen!).

Insgesamt gesehen gibt es wohl gar keine real existierenden Nachteile der Viviparie; sie werden stets irgendwie kompensiert, sei es durch größere Überlebenschancen der Jungen, sei es durch Verhaltens- und Stoffwechseländerungen etc. Die meisten dieser Kompensationsmechanismen bedürfen jedoch noch der Aufklärung.

Eine weitere auf den ersten Blick nachteilig erscheinende Verhaltensweise, die vivipare Insekten allerdings mit den oviparen teilen, sind die bei vielen Arten erstaunlich langen Kopulationszeiten.

Unabdingbare Voraussetzung für die von Insekten praktizierte Viviparie ist - sieht man einmal von der parthenogenetischen Entwicklung ab - die innere Besamung und Befruchtung über Spermatophoren, die entweder direkt in den weiblichen Genitaltrakt gebracht werden (z.B. bei allen pterygoten Insekten) oder abgesetzt und dann vom Weibchen aufgenommen werden (indirekte Spermatophorenübertragung, z.B. bei Collembolen). Sie ist sicher nicht als Anpassung an die Viviparie, sondern als Anpassung an das Leben auf dem Lande entstanden, aber als wesentliche Präadaptation für die Evolution der Viviparie anzusehen.

Unsere *Nauphoeta cinerea* zeigt wie alle Schaben ein interessantes Balzverhalten. Das Männchen bietet sich etwa ab dem 4. Tag nach der Imaginalhäutung an, indem es die Deckflügel hebt; das rezeptive Weibchen klettert dann auf das Abdomen des Männchens und beleckt oder beknabbert die freiliegenden Tergaldrüsen, die ein

Sexualpheromon produzieren; es kommt zur Kopulationsstellung und schließlich zu Kopula.

Frau BENSCH hat in unserem Labor festgestellt, daß *Nauphoeta cinerea* ziemlich genau 13 min für die Balz und ebenfalls 13 min für die Kopula benötigt; die Zeiten verlängern sich beträchtlich, wenn das Männchen innerhalb von 24 h noch einmal kopuliert (BENSCH & GREVEN 1995). 13 min sind im Vergleich zu anderen Schabenarten und vielen anderen Insekten noch relativ kurz. Herr STOLZENBURG hat bei dem viviparen *Chrysomela varians* bis zu 10 h registriert (STOLZENBURG & GREVEN 1990). Es gibt (ovipare) Stabheuschrecken die sogar 79 Tage für eine Paarung benötigen (SIVINSKI 1983).

Diese Zeiten werden u.a. benötigt, um verschiedene Sekrete, z.B. nährende, spermatozoide u.a. aus den akzessorischen Drüsen zu übertragen.

Offenbar bringen so lange Kopulationszeiten im Schnitt jedoch mehr Vorteile als Nachteile mit sich, z.B. bei aposematisch gefärbten Tieren eine Intensivierung der Warnsignale, eine Verstärkung mechanischer und chemischer Verteidigungsmittel oder die Vermeidung der Konkurrenz zwischen den Spermien zweier oder mehrerer Männchen, da das Weibchen für längere Zeit gewissermaßen "blockiert" wird. Die Vorteile können also ganz verschiedenartig sein und müßten für jeden Einzelfall sorgfältig geprüft werden (vgl. SIVINSKI 1983).

Meine Mitarbeiterin Frau LINDERMANN hat kürzlich den Geburtsvorgang bei Blattläusen beobachtet und die einzelnen Stadien des Geburtsablaufs quantifiziert. Für mich war am überraschendsten, daß der gesamte Geburtsvorgang, z.B. bei der Grünen Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum,* ziemlich genau 16±1 min dauert (vgl. LINDERMANN & GREVEN, in Vorber.). Dabei verharrt das Weibchen meist die gesamte Zeit an derselben Stelle. Das scheint mir gefährlich lange zu sein, es sei denn die gebärende Blattlaus reagiert genauso rasch auf Störungen wie die nicht gebärende, die u.a. Alarmpheromone an der Spitze ihrer Siphonen ausscheidet (vgl. DIXON 1985), auf die auch die benachbarten Blattläuse reagieren, unruhig werden, den Saugort verlassen und/oder sich fallen lassen (s. dazu auch STRÜMPEL 1983). Diesbezügliche Untersuchungen scheinen jedoch zu fehlen.

Schlußbemerkungen

Bedingungen, die zur Entwicklung der Viviparie geführt haben, sind offenbar nicht so ohne weiteres experimentell nachzuweisen. Erschwerend kommt hinzu, daß die Selektionsdrücke, die zu wichtigen Präadaptionen, die primär nichts mit Viviparie zu tun haben (z.B. Lebenserwartungen über die Eiablage hinaus, damit die Jungen ausgetragen werden können, Balzhandlungen als Voraussetzung für die notwendige innere Befruchtung), und zu Vorstufen oder einfachen Formen der Viviparie geführt haben (z.B. Zurückhalten der Eier, um deren Austrocknung zu verhindern), nicht zwangsläufig dieselben sein müssen, die später - nach Etablierung der Viviparie - die Verbreitung viviparer Arten begünstigt haben.

Sie sind auch nicht für alle Taxa gleich, müßten also separat für jede Linie, in der sich Viviparie entwickelt hat, geprüft werden. Dazu sollte man auch wissen, wie oft sich Viviparie innerhalb der Insekten unabhängig voneinander entwickelt hat; neuere Schätzungen gehen von etwa 17 mal aus (ZEH & SMITH 1985).

Es gibt eine Reihe von plausiblen Spekulationen, die besagen, daß Viviparie eine geeignete Strategie ist, in einer fluktuierenden Umgebung, also in "Randhabitaten" zu überleben. Fluktuieren können u.a. die Temperatur (vivipare Blattkäfer finden sich meist im Gebirge) oder das Nahrungsangebot; rasch verändern kann sich auch der Gesamtlebensraum, so für koprophage Dipterenlarven u.a. (HAGAN 1981, BRAUNS 1959, HOGARTH 1976).

Trotz der in der vorliegenden Zusammenstellung insgesamt sehr subjektiven Auswahl von Beispielen, sollte klar geworden sein, daß "Viviparie bei Insekten" - sieht man einmal von einigen wenigen gut bekannten "Standardarten" ab - bisher nur unvollkommen untersucht ist. Das gilt nicht nur für die Struktur der daran beteiligten Organe, sondern auch für die Evolution dieser besonderen Fortpflanzungsstrategie und ihre physiologischen, ökologischen und ethologischen Grundlagen. Darüberhinaus sollte auch gezeigt werden, daß sich hinter dem Phänomen "Viviparie", ob es nun bei Insekten, anderen "Wirbellosen" oder Wirbeltieren untersucht wird, biologische Probleme von allgemeinem Interesse verbergen.

Danksagungen

Ich danke ganz herzlich meiner Frau W. GREVEN für die Anfertigung der Zeichnungen und meinen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern, namentlich Frau Ch. BENSCH, Frau S. LINDERMANN, Frau MELLER und Herrn SEUFERT, die Abbildungen aus ihren unveröffentlichten Examensarbeiten zur vorliegenden Übersicht beigesteuert haben.

Literatur

(Aus der umfangreichen, vor allem älteren Literatur sind nur wenige Arbeiten zitiert; weitere lassen sich jedoch leicht aus den neueren Zitaten erschließen).

ANANTHAKRISHNAN, T.N. (1993): Bionomics of *Thrips*. Annu. Rev. Entomol. 38, 71-92.

BENSCH, Ch. & GREVEN, H. (1995): Beobachtungen zur Balz und Paarung der Schabe *Nauphoeta cinerea*. Acta Biol. Benrodis 7, im Druck.

BONTEMS, C. (1988): Localization of spermatozoa inside viviparous and oviparous females of Chrysomelidae, pp. 299-316. In: Biology of Chrysomelidae (P. JOLIVET, E. PETITPERRE & T.H. HSIAO, eds). Kluwer Academic Publishers, Boston, London.

BRADY, J. & GILSON, G. (1983): Activity patters in pregnant tsetse flies, *Glossina morsitans*. Physiol. Entomol. 8, 359-369.

BRAUNS, A. (1959): Die Viviparie bei den Insekten. Nachrichten Naturwiss. Mus. Aschaffenburg 62, 1-84.

BÜNING, J. (1985): Morphology, ultrastructure, and germ cell cluster formation in ovarioles of aphids. J. Morph. 186, 209-221.

COUCHMAN, J.R. & K , P.E. (1979): Germarial structure and oogenesis in *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae). Int. J. Insect Morphol. Embryol. 8, 1-10.

----- (1980): Ovariole sheath structure and its relationship with developing embryos in a parthenogenetic viviparous aphid. Acta Zool. 61, 147-155.

COX, M.L. (1988): Egg bursters in the Chrysomelidae, with a review of their occurrence in the Chrysomeloidea and Curculionoidea (Coleoptera). Syst. Entomol. 13, 393-432.

CRESPI, B.J. (1989): Facultative viviparity in a thrips. Nature 337, 357-358.

DIXON, A.F.G. (1985): Aphid Ecology. Blackie & Son Ltd., Glasgow.

ENGELMANN, F. (1970): The physiology of insect reproduction. Pergamon, Oxford.

EVANS, L.D. & STAY, B. (1989): Humoral induction of milk synthesis in the viviparous cockroach *Diploptera punctata.* Invert. Reprod. Dev. 15, 171-176.

GASTON, K.A. & RANDOLPH, S.E. (1993): Reproductive underperformance of tsetse flies in the laboratory, related to feeding frequency. Physiol. Entomol. 18, 130-136.

GREVEN, H. (1995): Viviparie bei Aquarienfischen (Poeciliidae, Goodeidae, Anablepidae, Hemiramphidae) pp. 141-160. In: Fortpflanzungsbiologie von Aquarienfischen (H. GREVEN & R. RIEHL, eds). Birgit Schmettkamp Verlag, Minden.

HAGAN, H.R. (1951): Embryology of the viviparous insects. Ronald Press Company, New York.

HEYMONS, R. (1912): Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walker. Zool. Jb. Suppl. 15 (2), 141-184 (Festschrift Spengel).

HOGARTH, P.J. (1976): Viviparity. Edward Arnold, London.

KAISER, P. (1969): Welche Bedingungen steuern den Generationswechsel der Gallmücke *Heteropeza* (Diptera: Itomididae)? Zool. Jb. Physiol. 75, 17-40.

KOTEJA, J. (1990): Embryonic development; ovipary and vivipary, pp. 233-241. In: Armored scale insects. Their biology, natural enemies and control. Vol. A (D. ROSEN, ed.). Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.

LEE, H.-J. (1994): Are pregnant females of the german cockroach too heavy to run? Zool. Studies 33, 200-204.

MORAN, N.A. (1992): The evolution of aphid life cycles. Annu. Rev. Entomol. 37, 321-348.

MOSSMANN, H.W. (1937): Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures. Contrib. Embryol. Carnegie Inst. 26, 129-246.

REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.

ROTH. L.H. (1970): Evolution and taxonomic significance of reproduction in Blattaria. Annu. Rev. Entomol. 15, 75-96.

SCHULZE-MOTHEL, P. & GREVEN, H. (1995): Metabolic heat flux is reduced in pregnant females of the viviparous cockroach *Nauphoeta cinerea.* Eingereicht.

SELLIER, R. (1955): La viviparitè chez les insectes. L'Anne, 3me serie. Biol. 31, 525-545.

SIVINSKI, J. (1983): Predation and sperm competition in the evolution of coupling durations, particularly in the stick insect *Diapheromera veliei*, pp. 147-162. In: Orthopteran mating system, sexual competition in a diverse group of insects (D.T. GWYNNE & G.K. MORIS, eds). Westview Press, Boulder Colorado.

SNART, J.O.H., GREENWOOD, M., BECK, R. & HIGHNAM, K.C. (1984 a): The functional morphology of the broodsac in two species of ovoviviparous cockroaches, *Byrsotria fumigata* (Guerin), and *Gromphadorina portentosa* (Schaum). 1. Scanning and light microscopy. Intern. J. Invert. Repr. Dev. 7, 345-355.

----- (1984 b): The functional morphology of the broodsac in two species of ovoviviparous cockroaches, *Byrsotria fumigata* (Guerin), and *Gromphadorina portentosa* (Schaum). 2. Transmission electron microscopy. Intern. J. Invert. Repr. Dev. 7, 357-367.

STAY, B. (1977): Fine structure of two types of pleuropodia in *Diploptera punctata* (Dictyoptera: Blaberidae) with observations on their permeability. Int. J. Insect Morph. Embryol. 6, 67-95.

STAY, B. & COOP, A. (1973): Developmental stages and chemical composition in embryos of the cockroach, *Diploptera punctata*, with observations on the effect of diet. J. Insect Physiol. 19, 147-171.

----- (1974): Milk secretion for embryogenesis in a viviparous cockroach. Tissue & Cell 6, 669-693.

STOLZENBURG H. & GREVEN, H. (1990): Beobachtungen zur Fortpflanzung und Entwicklung des viviparen Blattkäfers *Chrysomela varians* Schaller (Coleoptera, Chrysomelidae). Acta Biol. Benrodis 2, 71-87.

STRÜMPEL, A.F.G. (1983): Homoptera, pp 48-183. In: Handbuch der Zoologie, Bd. IV, 28. Arthropoda: Insecta. (M. H. FISCHER, ed.). Walter de Gruyter, Berlin.

TOBE, S. S. & LANGLEY, P.A. (1978): Reproductive physiology of *Glossina*. Annu. Rev. Entomol. 23, 283-307.

ULRICH, W. (1956): Unsere Strepsipteren-Arbeiten. Zool. Beitr. NF. 2, 179-255.

----- (1963): Generationswechsel und Geschlechtsbestimmung einer Gallmücke mit viviparen Larven. Zool. Anz. Suppl. 26, 139-152.

WEBER, H. (1933): Lehrbuch der Entomologie. 3. Aufl. Gustav Fischer, Jena.

WILLIS, E.R., RISER, G.R. & ROTH, L.M. (1958): Observations on reproduction and development in cockroaches. Ann. Entomol. Soc. America 51, 53-69.

WOURMS, J.P.,GROVE, B.D. & LOMBARDI, J. (1988): The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes, pp. 1-134. In: Fish physiology, Vol. XI (W.S. HOARE, D.J. RANDALL, eds). Academic Press, New York.

ZEH, D.W. & SMITH R.L. (1985): Paternal investment by terrestrial arthropods. Amer. Zool. 25, 785-805.

Prof. Dr. Hartmut Greven, Institut für Zoomorphologie u. Zellbiologie
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
Universitätsstr. 1
D - 40225 Düsseldorf

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 1994

Autor(en)/Author(s): Greven Hartmut

Artikel/Article: Viviparie bei Insekten 1-24