

Spermienzahlen heimischer Acrididae

Klaus Reinhardt

Abstract

Sperm numbers were counted from 97 field-caught or laboratory-grown females of 21 mostly central European grasshopper species. Sperm numbers ranged between 1000 and nearly 1,4 Mio, in the migratory locust even up to 4,8 Mio. Largest values within species were in the range of two magnitudes. 8,5% of the females were found without sperm in their spermathecae. Clear differences appeared between the subfamilies of the Gomphocerinae, Oedipodinae and Catantopinae. There was also large variation within genera and species. Ejaculate sizes were measured in six species whereby again large differences were found. One female *C. biguttulus* which had stored a total of 100000 sperm after 55 days without male contact since her first mating laid fertile eggs. For this female, sperm decline was estimated to be about 16000 sperm per day (linear decline assumed).

Zusammenfassung

Von 21 vorwiegend mitteleuropäischen Feldheuschreckenarten wurde die Zahl der Spermien bestimmt, die im Feld gefangene oder im Labor gehaltene Weibchen gespeichert hatten. Die Spanne erstreckte sich von 1000 bis fast 1,4 Mio, bei der Wanderheuschrecke sogar bis 4,8 Mio. Die innerartlich größten Spannweiten lagen im Bereich von zwei Zehnerpotenzen. 8,5% der Weibchen wiesen keine Spermien in ihren Spermatheken auf. Es gab deutliche Unterschiede zwischen den drei Unterfamilien Gomphocerinae, Oedipodinae und Catantopinae. Weiterhin zeigte sich eine große Variabilität auch innerhalb von Gattungen und Arten. Von sechs Arten konnte die Ejakulatgröße ermittelt werden, die ebenfalls eine große interspezifische Variabilität aufwies. Für ein Weibchen von *C. biguttulus* wurde nachgewiesen, dass es nach 55 Tagen ohne Männchenkontakt seit seiner ersten Paarung noch befruchtete Eier legte. Die Abnahme der Spermien bewegte sich im Rahmen von etwa 16000 Spermien pro Tag.

Einleitung

Insektenweibchen sind in der Lage, die bei der Paarung aufgenommenen Spermien über lange Zeit lebensfähig zur halten (RIDLEY 1988). Dies gilt auch für Heuschrecken (Maulwurfsgrillen: WALKER & NATION 1982; Kurzfühlerschrecken: REINHARDT & JENTZSCH 1999, REINHARDT et al. 1999). Dies ist aus mehreren Gründen bedeutsam:

- (1) Weibchen sind damit in der Lage, selbst über lange Zeiträume ohne Männchenkontakt befruchtete Eier zu legen. Dies hat wichtige popula-

tionsökologische und -genetische Auswirkungen bei der Betrachtung von Neu- und Wiederbesiedlungsprozessen. So wurde in einem Metapopulationsmodell zu *Bryodema tuberculata* der Austausch erwachsener Weibchen mit einem Genfluss gleichgesetzt und angenommen, dass alle Weibchen, die auf unbesiedelte Kiesinseln treffen, dort auch befruchtete Eier legen und somit zur Neubesiedlung beitragen (STELTER et al. 1997).

- (2) Bedeutung erlangt die Speicherung lebensfähiger Spermien auch in der Evolutionstheorie bei der Untersuchung von Selektionsprozessen. Da Weibchen durch die Eiproduktion generell größere reproduktive Kosten zu tragen haben als Männchen, müssen sie in Bezug auf die Qualität des Partners wälerisch sein, um Fitnesseinbußen zu minimieren. Durch sexuelle Selektion (female choice) kann sichergestellt werden, dass nur qualitativ hochwertige Partner zur Paarung zugelassen werden. Mit der Vererbung dieser Qualitäten auf den Nachwuchs steigert das Weibchen die Ausbreitung seiner Gene, da die Nachkommen bei der Paarung ja ebenfalls erfolgreicher als potenzielle Konkurrenten sein sollten. Da es jedoch auf männlicher Seite Möglichkeiten gibt, bestimmte Partnerqualitäten lediglich vorzutäuschen, hat sich eine weitere Auswahlmöglichkeit der Weibchen entwickelt. Paaren sich Weibchen mit mehreren Männchen, so wird eine Konkurrenzarena der Spermien sowohl verschiedener Männchen als auch verschiedener Spermien eines Männchens geschaffen. Unter der Annahme, dass die konkurrenzstärksten Spermien diejenigen sind, die bei der Ablage die Eier befruchten, entstehen aus diesen Eiern wieder männliche Nachkommen mit konkurrenzstarken Spermien. Sollte ein Weibchen in der Lage sein, Spermien lange Zeit lebensfähig zu erhalten, so verschärft es damit diese Konkurrenzsituation (Zusammenfassungen zu diesem Thema bei ANDERSSON 1994, EBERHARD 1996, BIRKHEAD & MØLLER 1998).

In der vorliegenden Bearbeitung wurden Weibchen verschiedener Arten, die für anderweitige Untersuchungen (KÖHLER 1999) bestimmt waren, dem Freiland entnommen und auf ihren momentanen Füllungsgrad des Speicherorgans für Spermien, der Spermatheca, hin untersucht. Für einige Arten ergab sich aus Laborzuchten außerdem die Möglichkeit, qualitative Daten zur Ejakulatgröße und zur Dauer der Spermien speicherung zu erheben. Obwohl die Untersuchung und Artenauswahl nicht systematisch erfolgte, ergaben sich einige interessante Befunde zu oben genannter Problematik.

Methoden

Im Oktober 1996 sowie zwischen Juli 1998 und Februar 1999 wurden insgesamt 97 Weibchen von 21 Arten in die Untersuchungen einbezogen. Die meisten Tiere stammten aus der unmittelbaren Umgebung von Jena (Thüringen). Zur Ergänzung des Artenspektrums wurden zusätzlich Tiere aus dem Kyffhäuser (Thüringen), dem Vogtland (Sachsen), von den Inseln Hiddensee (Mecklenburg-Vorpommern) und Giglio (Italien) sowie aus den Alpen studiert. Die Wanderheuschrecken entstammen Futtertierzuchten kommerzieller Händler. Um die von

einem Weibchen gespeicherte Spermienzahl zu bestimmen, wurde dieses abgetötet, deren Spermatheca entnommen und anschließend in einem festgelegten Volumen homogenisiert. Aus dieser Suspension wurde ein Tropfen entnommen und in eine Zählkammer für Blutzellen (z.B. Neubauer-Kammer) gegeben. Die bei der Auszählung der Zählquadrate erhaltenen Werte können dann auf die Gesamtspermienzahl hochgerechnet werden (KRIEGBAUM 1991 und pers. Mitteilung, REINHARDT & JENTZSCH 1999, REINHARDT et al. 1999). Wurde bei einem Weibchen die Spermienzahl sofort nach seiner ersten Paarung ermittelt, entspricht diese der Ejakulatgröße des jeweiligen Männchens. Bei der Ermittlung der Ejakulatgröße ist sicherzustellen, dass die Weibchen vor der zu untersuchenden Paarung virgin sind. Dies kann nur gewährleistet werden, wenn die Larven im Gewächshaus gehalten und die Geschlechter nach der Imaginalhäutung getrennt werden.

Ergebnisse

Die unter verschiedenen Bedingungen ermittelten Spermienzahlen sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengefasst. Wurden die Nullwerte unberücksichtigt gelassen, erstreckte sich die Anzahl festgestellter Spermien von 1000 bis fast 1,4 Mio, bei der Wanderheuschrecke sogar bis 4,8 Mio (Tabelle 2). Die innerartlich größten Spannbreiten lagen im Bereich von zwei Zehnerpotenzen. Fünf (8,5%) von 59 zu einem beliebigen Zeitpunkt untersuchten Weibchen, wiesen keine Spermien in ihren Spermatheken auf. Drei Weibchen waren davon am Ende ihres Lebens (*Oedipoda germanica*) bzw. am Ende ihres jahreszeitlichen Auftretens (*Euthystira brachyptera*). Im Gegensatz dazu hatten Weibchen von *Chorthippus biguttulus* und *Pezotettix giornae* auch nach sehr langer Zeit ohne Männchenzugang noch Spermien vorrätig. Ein Weibchen von *Ch. biguttulus* paarte sich einmal mit einem 18 Tage alten Männchen und lehnte dann nahezu zwei Monate lang alle Männchen ab, obwohl diese zumindest im ersten Monat im zweitägigen Rhythmus angeboten wurden. Es legte innerhalb dieser Zeit 12 Ei-pakete ab, die insgesamt 100 Eier enthielten, 88 davon waren befruchtet und enthielten entwickelte Embryonen. Lediglich im zweiten, zehnten und zwölften Eiapket waren jeweils 12,5%, 14,3% und 66,7% der Eier unbefruchtet. Nach diesen 55 Tagen Lebensdauer hatte das Weibchen noch 100000 Spermien gespeichert (Tabelle 1).

Werden die Weibchen, die ohne Spermien aufgefunden wurden, ausgeklammert, so zeigen sich auch zwischen den drei betrachteten Unterfamilien Unterschiede. Hierbei wird besonders deutlich, dass die Minimalwerte der Gomphocerinae meist noch deutlich über den Median-, ja sogar über den Maximalwerten der Oedipodinae und Catantopinae liegen. Es muss jedoch beachtet werden, dass die deutlich größere Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* (Oedipodinae) in diese vergleichenden Betrachtungen nicht einbezogen wurde.

Tab. 1: Spermienzahlen von Feldheuschreckenweibchen verschiedener Arten in Freiland (F)- oder Gewächshaus (G)- Populationen.
Die Werte sind innerhalb der Unterfamilien absteigend angeordnet.

Datum	Herkunft	Art	Anzahl	Spermienzahl x 1000	Bemerkung
Catantopinae:					
Juli 1998	G/ Florenz	<i>C. italicus</i>	3	1,1; 1,2; 2	20 bis 52 Tage nach Eiabgabe
Februar 1999	G/ Giglio	<i>P. giromae</i>	5	0,5; 6	>160 Tage ohne Männchenzugang
17.09.1998	F/ Giglio	<i>P. giromae</i>	9	3 - 32; Median 8,7	
01.-13.09.1998	G/ Tessin	<i>M. formosanta</i>	3	5,4; 5,4; 20	Weibchen 2,5 Monate alt
11.09.1998	F/ Tessin	<i>M. alpina</i>	3	1; 5; 90	
<i>alle Freilandwerte (ohne 0-Werte)</i>					
20.08.1998	G/ Jena	<i>O. germanica</i>	2	0; 3,3	beide Weibchen am Lebenende
21.08.1998	F/ Kyffhäuser	<i>O. caeruleescens</i>	5	6 - 36; Median 15	
21.08.1998	F/ Kyffhäuser	<i>S. grossum</i>	3	0; 0; 45	
21.09.1998	F/ Jena	<i>P. stridulus</i>	2	30; 75	
<i>alle Freilandwerte (ohne 0-Werte)</i>					
Oedipodinae:					
21.08.1998	F/ Jena	<i>E. brachyptera</i>	2	0	
12.09.1998	F/ Vogtland	<i>M. maculatus</i>	1	7,2	
12.09.1998	F/ Schweiz	<i>G. sibiricus</i>	3	30; 36; 156	
12.09.1998	F/ Vogtland	<i>O. vindulius</i>	3	21; 42; 207	
22.10.1998	G/ Jena	<i>Ch. biguttulus</i>	1	100	55 Tage nach Kopula untersucht
21.08.1998	F/ Kyffhäuser	<i>Ch. vagans</i>	5	0 - 531; Median 105	
24.10.1996	F/ Jena	<i>Ch. biguttulus</i>	6	6 - 336; Median 120	
21.08.1998	F/ Kyffhäuser	<i>S. crassipes</i>	6	48 - 108; Median 142,5	
22.08.1998	F/ Kyffhäuser	<i>S. nigromaculatus</i>	5	300 - 513; Median 357	
03.10.1998	F/ Hiddensee	<i>Ch. dorsatus</i>	1	392	
24.10.1996	F/ Jena	<i>Ch. biguttulus</i>	1	564	direkt nach Kopula untersucht
<i>alle Freilandwerte (ohne 0-Werte)</i>					

Diskussion

Verhaltensbiologische Betrachtungen

Daten zu Ejakulatgrößen von Feldheuschrecken lagen bis zu dieser Studie noch nicht vor, Tabelle 2 fasst diese deshalb gesondert zusammen. Auffällig ist zunächst, dass sich selbst innerhalb gleichgroßer Vertreter der Gomphocerinae die Ejakulatgrößen stark unterscheiden. Dies könnte auf unterschiedlichen Paarungsstrategien der einzelnen Arten beruhen. So wird im allgemeinen angenommen, dass Männchen der Arten, die mehr Energie zur Partnersuche oder -anlockung verwenden, weniger in direkte Fortpflanzungsaktivitäten (Spermienproduktion) investieren können (STOCKLEY et al. 1997). Auf Tabelle 2 angewendet, würde dies bedeuten, dass *Ch. biguttulus* viel mehr Energie in die Spermienproduktion investiert als *Ch. parallelus*, *Ch. albomarginatus* oder *Gomphocerippus rufus*. Diese Kosten-Nutzen-Rechnung wurde auch zur Erklärung intraspezifischer Variabilität der Ejakulatgröße angewendet (PARKER 1998). So hängt die Anzahl ejakulierter Spermien auch vom Zustand des Männchens ab. Für Feldheuschrecken ist dazu lediglich bekannt, dass *Ch. biguttulus*-Männchen erst 15 bis 17 Tage nach der Imaginalhäutung ein komplettes Ejakulat produzieren (KRIEGBAUM 1991). Die vier untersuchten Männchen von *Ch. biguttulus* könnten eine ähnliche Tendenz aufweisen: Die beiden 8 und 9 Tage alten Männchen übergaben nur 590000 bzw. 720000 Spermien, die beiden 21 und 25 Tage alte Männchen dagegen 1,16 bzw. 1,35 Millionen. Eine andere Erklärungsmöglichkeit für die hohe Ejakulatgröße bei *Ch. biguttulus* könnte im Paarungsverhalten liegen. Da sich die Weibchen von *Ch. biguttulus* nur selten paaren (KRIEGBAUM 1988), ist auch die Anzahl der Paarungsmöglichkeiten für die Männchen beschränkt. Das bedeutet, dass die Männchen sehr viel reproduktiven Aufwand in eine Kopulation legen, während die sich häufiger paarenden *Ch. parallelus*-Männchen ihre Spermienzahl auf mehrere Begattungen aufteilen. Die Fähigkeit der Männchen, die Ejakulatgröße auch einer Konkurrenzsituation oder der Qualität des Weibchens anzupassen (GAGE & BERNARD 1996), kann hier nicht näher diskutiert werden. Zwar wurden alle Versuche im Ansatz von 1 Männchen und 1 Weibchen pro Käfig durchgeführt, die Qualität der Weibchen wurde jedoch nicht untersucht.

Tab. 2 Ejakulatgrößen von Feldheuschrecken, in Klammern die Anzahl untersuchter Tiere

Art	Spannbreite	Median	Quelle
<i>Miramella formosanta</i> (2)	1800 - 9600	-	
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (5)	3300 - 129000	30000	
<i>Gomphocerippus rufus</i> (7)	22000 - 351000	83000	
<i>Chorthippus parallelus</i> (10)	66000 - 414000	249000	REINHARDT et al. 1999
<i>Chorthippus biguttulus</i> (4)	591000 - 1,35 Mio	940000	
<i>Locusta migratoria</i> (10)	240000 - 4,75 Mio	1,32 Mio	

Lebensalter und SpermienSpeicherung

Der Medianwert von sechs Ende Oktober dem Freiland entnommenen *Ch. biguttulus*-Weibchen lag etwa bei 120000 Spermien. Dies war gerade soviel, wie ein Weibchen dieser Art nach 55 Tagen ohne Männchenkontakt noch in der Spermatheca gespeichert hatte. Dies könnte ebenso wie die Versuche von KRIEGBAUM (1988) darauf hindeuten, dass sich die meisten Weibchen von *Ch. biguttulus* im Freiland nur einmal während ihres Lebens paaren. Dem würde allerdings die Oktoberbeobachtung einer Kopulation im Freiland widersprechen, da es wenig wahrscheinlich ist, dass es sich im Spätherbst um die Erstpaarung eines Weibchens handelt. Die vom Männchen dabei übergebene Zahl an Spermien lag dann allerdings unter den im Labor erhaltenen Ejakulatgrößen (vgl. Tab. 1 und 2).

Entsprechend der von KRIEGBAUM (1991) mitgeteilten Altersabhängigkeit der Ejakulatgröße und der vier Werte aus den vorliegenden Untersuchungen (Tabelle 1), kann geschlossen werden, dass ein 18 Tage altes Männchen etwa 1 Mio Spermien übergeben hatte. Nach 55 Tagen waren davon 900000 aufgebraucht. Nimmt man vereinfachend an, dass die Spermienzahl linear abnimmt, bedeutet dies, dass etwa 16000 Spermien pro Tag, fast 75000 pro Eipaket oder 10000 pro befruchtetem Ei aufgebraucht würden. Selbst die beiden Weibchen, die sich mit jüngeren, 8 bis 9 Tage alten Männchen paarten, hätten demnach genügend Spermien, um fast 37 bzw. 45 Tage lang befruchtete Eier zu legen. Obwohl *Ch. biguttulus*-Weibchen im Käfig bis 110 Tage (Mittel: 70 Tage) alt werden können (BIMÜLLER 1991), zeigen die Überlebenskurven anderer freilebender Gomphocerinae, dass 30 bis 40 Tage bereits die Ausnahme darstellen (KRIEGBAUM 1988, SAMIETZ 1998, OPITZ et al. 1998). Besonders bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass zwei Weibchen der Goldschrecke *E. brachyptera*, die am Ende ihres jahreszeitlichen Auftretens gefangen wurden, keine Spermien mehr vorrätig hatten.

Das oben angenommene Erstpaarungsalter der Männchen von *Ch. biguttulus* könnte auch im Freiland realistisch sein, so paarten sich in einem Freilandkäfig die meisten Männchen das erste Mal im Alter von 7 bis 20 Tagen (BIMÜLLER 1991). Allerdings ist zu berücksichtigen, dass die Spermienzahl meist eben nicht linear, sondern logarithmisch abnimmt (REINHARDT et al. 1999). Damit nimmt die Spermienzahl zwar schneller ab als bei einer linearen Reduktion, aber diese geringere Anzahl von Spermien steht dafür länger zur Verfügung.

KRIEGBAUM (1991) folgerte, dass Weibchen die Paarung mit jungen Männchen vermeiden sollten, um nicht eine durch Räuberdruck gefährliche Zweitpaarung riskieren zu müssen. Da, wie diese Untersuchung zeigte, einige Weibchen auch spät in der Saison noch Spermien aufwiesen und außerdem wenige tausend Spermien für eine Befruchtung ausreichen (*Ch. parallelus* - REINHARDT et al. 1999), sollte für die Weibchen von *Ch. biguttulus* auch nach einer Paarung für die Dauer eines Lebens unter Freilandbedingungen eine zur Befruchtung aller Eier ausreichende Spermienanzahl vorhanden sein. Die im Freiland selten (KRIEGBAUM 1988), im Freilandkäfig jedoch häufiger (BIMÜLLER 1991) beobachteten Mehrfachpaarungen von *Ch. biguttulus* könnten demnach auch eine andere Ursache als die bloße Aufnahme einer ausreichenden Anzahl von Spermien haben.

Danksagung

Anonyme Gutachter und die Herren S. HAHN, G. KÖHLER und G. WAGNER sahen das Manuskript durch und sparten nicht mit Hinweisen. G. KÖHLER, J. SAMIETZ und G. WAGNER sammelten oder überließen mir Tiere aus ihren Zuchten für diese Untersuchung. Diese Arbeit wurde teilweise durch ein Thüringer Landesgraduiertenstipendium unterstützt.

Verfasser:

Dipl.-Biol. Klaus Reinhardt
FSU Jena
Biol. Pharm. Fakultät
Institut für Ökologie
Dornburger Str. 159
07742 Jena

Literatur

- ANDERSSON, M. (1994): Sexual selection. (Princeton University Press), Princeton; 599 S.
- BIMÜLLER, E. (1991): Untersuchungen zum Fortpflanzungsverhalten der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Acrididae) in einem Freilandkäfig-Experiment. Diplomarbeit Univ. Erlangen-Nürnberg, 90 S.
- BIRKHEAD, T.R. & MÖLLER, A.P. (1998): Sperm competition and sexual selection. (Academic Press), London; 826 S.
- EBERHARD, W.G. (1996): Female control: Sexual selection by cryptic female choice. (Princeton University Press), Princeton; 501 S.
- GAGE, A.R. & BERNARD, C.J. (1996): Male crickets increase sperm number in relation to competition and females size. Behav. Ecol. Sociobiol. 38: 349-353.
- KÖHLER, G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). (Laurenti), Bochum; 253 S.
- KRIEGBAUM, H. (1988): Untersuchungen zur "Lebensgeschichte" von Feldheuschrecken (Acrididae, Gomphocerinae): Fortpflanzungsstrategie und akustisches Verhalten im natürlichen Habitat. Dissertation Univ. Erlangen-Nürnberg, 98 S.
- KRIEGBAUM, H. (1991): Selektive Partnerwahl bei Weibchen von *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera: Gomphocerinae): Ist der Männchengesang mit Männchenqualität korreliert? Verh. Dt. Zool. Ges. 1991: 316-317.
- OPITZ, S., KÖHLER, G. & MABELIS, A. (1998): Local movement of the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Zett.). Proc. exper. appl. Entomol., N.E.V. Amsterdam 9: 53-58.
- PARKER, G.A. (1998): Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base. In: BIRKHEAD, T.R. & MÖLLER, A.P. (1998): Sperm competition and sexual selection. (Academic Press), London; 826 S.
- REINHARDT, K. & JENTZSCH, A. (1999): Lebensdauer, Eizahl und Dauer der Speicherung lebensfähiger Spermien bei Weibchen der Italienischen Schönschrecke, *Calliptamus italicus* (L.). Articulata 14(2): 199-204.
- REINHARDT, K., KÖHLER, G. & SCHUMACHER, J. (1999): Females of the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Zett.) do not remate for fresh sperm. Proc. R. Soc. Lond. B 266:
- RIDLEY, M. (1988): Mating frequencies and fecundity in insects. Biol. Rev. 63: 509-549.

- SAMIETZ, J. (1998): Populationsgefährdungsanalyse an einer Heuschreckenart - Methoden, empirische Grundlagen und Modellbildung bei *Stenobothrus lineatus* (Panzer). (Cuvillier), Göttingen, 146 S.
- STELTER, C., REICH, M., GRIMM, V. & WISSEL, C. (1997): Modelling persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryodema tuberculata*. *J. Anim. Ecol.* 66: 508-516.
- STOCKLEY, P., GAGE, M.J.G., PARKER, G.A. & MØLLER, A.P. (1997): Sperm competition in fishes: the evolution of testis size and ejaculate characteristics in fish. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 451-458.
- WALKER, T.J. & NATION, J.L. (1982): Sperm storage in mole crickets: fall matings fertilize spring eggs in *Scapteriscus acletus*. *Florida Entomol.* 65: 283-285.