

Beobachtungen zur Paarungsbiologie der Kleinen Knarrschrecke, *Pezotettix giornae* (Rossi) (Caelifera: Acrididae, Catantopinae)

Klaus Reinhardt, Jörg Samietz & Günter Köhler

Summary

Observations on the mating biology of the grasshopper Pezotettix giornae. Females of this species from the Mediterranean island of Giglio (Italy) had twelve ovarioles but lay only about 8 eggs per pod. Females collected in September in the field had between 3000 and 32000 sperm in their storage organs. Sperm numbers did not differ between females ready to lay eggs and those with an incomplete maturation of the terminal oocyte. Females size was also not correlated to sperm number stored. Females that were kept for 23 weeks without a male had the same number of sperm in their spermathecae as females with constant male access and that spent 25 to 50 % of their lifetime in copulation. Oviposition declined from September through February. The mean relative testis weight in this species was 3.5 % of the body weight.

Zusammenfassung

Weibchen von *P. giornae* von der Insel Giglio (Mittelmeer) wiesen zwölf Ovariole auf, ein Eipaket enthielt durchschnittlich jedoch nur 8 Eier. Im Freiland gesammelte Weibchen hatten zwischen 3000 und 32000 Spermien in ihren Spermatheken. Diese Zahl korrelierte jedoch weder mit dem Reifezustand der Weibchen noch mit ihrer Größe. Weibchen, die 23 Wochen ohne Männchen gehalten wurden, hatten ähnlich viele Spermien in den Spermatheken wie solche Weibchen, die bei ständiger Verfügbarkeit von Männchen zwischen 25 und 50% ihrer Lebensdauer in Kopulationsstellung zubrachten. Das mittlere relative Hodengewicht lag mit 3,5% im unteren Bereich der Werte für Feldheuschrecken.

Einleitung

Die Paarungsbiologie der meisten Feldheuschrecken ist nicht sonderlich gut erforscht. Dies trifft auch für die Catantopinae zu, so dass es lohnenswert scheint, auch weniger umfangreiche Beobachtungen zu bislang vernachlässigten Arten zusammenzutragen. Während einer orthopterologischen Exkursion auf die italienische Mittelmeerinsel Giglio (KÖHLER et al., in Vorb.), konnten auch Beobachtungen an *Pezotettix giornae* angestellt werden. Sie ist mit Abstand die häufigste und am weitesten verbreitete der *Pezotettix*-Arten (HELLER et al. 1998, FONTANA et al. 2002), tritt gelegentlich sogar als Schädling auf (GOMBOC 1993) und war auch auf Giglio die häufigste Art (KÖHLER et al., in Vorb.). Von *P. giornae* ist bekannt, dass gelegentlich überwinternde Tiere gefunden werden (PRAVDIN 1964, BELLMANN 1993, SCHMIDT 1996, FONTANA et al. 2002) wobei unklar ist, ob es sich

hierbei um Männchen oder Weibchen handelt. Bei vielen Insekten leben die Weibchen länger als die Männchen. Sollte es sich auch bei überwinternden *P. giornae* vorrangig um Weibchen handeln, stellt sich die Frage, ob diese auch nach der Überwinterung noch befruchtete Eier legen. Möglicherweise könnten Weibchen sich im Sommer bzw. Herbst häufig paaren und so eine hohe Anzahl von Spermien aufnehmen und diese im Frühjahr zur Befruchtung verwenden. Für diese Ansicht spräche, dass *P. giornae* in der Literatur häufig in Paarungsposition abgebildet wird (CHOPARD 1943, BACCETTI 1963, BELLMANN 1993, FONTANA et al. 2002), steht aber im Gegensatz zu den meisten mitteleuropäischen Feldheuschrecken (REINHARDT et al. 2002). In einer vorangegangenen Studie hat sich gezeigt, dass sich *P. giornae* 1 bis 50 Stunden lang paart, im Durchschnitt etwa 17 Stunden (REINHARDT et al., unveröff.). Hier teilen wir einige Befunde mit, die den Zusammenhang zwischen der Paarungshäufigkeit der Weibchen und der Spermienverfügbarkeit bei dieser Art zu erhellen versuchen.

Material und Methoden

Insgesamt 54 Exemplare (20M, 34W) von *P. giornae* wurden am 21. September 1997 von der Mittelmeerinsel Giglio (Italien) per Auto nach Jena (Thüringen) transportiert. Danach wurde ein Teil der Weibchen mit, ein anderer Teil ohne Männchen in Käfigen gehalten und mehrmals täglich beobachtet. Insgesamt wurden die Tiere von Ende September 1997 bis Ende Februar 1998 gehalten und zeitweise bis zu sechsmal am Tag kontrolliert (REINHARDT et al., unveröff.). Bei der Ermittlung der Paarungshäufigkeit wurde darauf geachtet, dass nur solche Tiere einbezogen wurden, deren Genitalien offensichtlich gekoppelt waren und es sich nicht lediglich um ein Aufsitzen des Männchens handelte. Ab Ende Januar 1998, als die meisten der Männchen gestorben waren und somit das Geschlechterverhältnis von 1:1 in den Versuchen nicht aufrechterhalten werden konnte, wurden die Weibchen ohne Männchen gehalten. Die Futterpflanzen der Art scheinen bisher nicht bekannt zu sein, wir boten Brombeere (*Rubus spec.*), Alant (*Inula spec.*) und Sonnenröschen (*Heliotropium*) an, von denen Brombeere am besten angenommen und somit fortwährend verwendet wurde.

Als potentielle Ablagesubstrate wurden Sand und Grasbüschel bereitgestellt. Die Ootheken wurden im Abstand von ein bis zwei Wochen abgesammelt und in sandgefüllten, feuchtgehaltenen Filmdosen im Gewächshaus zwei Monate lang bei 20 bis 30°C aufbewahrt. Danach wurden sie fünf Monate lang bei etwa 5°C im Kühlschrank gelagert. Mitte Mai 1998 wurden sie in eine bei 25°C gehaltene Klimakammer überführt. Als nach 45 Tagen noch kein Schlupf erfolgt war, wurden die Eipakete Ende Juni 1998 zur Untersuchung der Eizahl geöffnet.

Außerdem wurden einige dem Freiland bzw. der Zucht entnommene Weibchen auf die Anzahl der von ihnen gespeicherten Spermien untersucht (Methodik in REINHARDT & KÖHLER 2002). Der Reifegrad (vier Stufen) von 16 Weibchen aus dem Freiland wurde anhand der Entwicklung der Terminaloocyten in den Ovarien nach PHIPPS (1949) bestimmt, die Hinterbeinlänge wurde als Größenmaß verwendet.

Ende Oktober 1999 konnten sieben von Herrn S. ROTH auf Giglio gesammelte Männchen gewogen und deren Hodengewicht auf einer elektronischen Waage bestimmt werden. Fünf Weibchen derselben Fracht wurden ebenfalls vermessen

und am 2.11. 1999 (also innerhalb von vier Tagen nach ihrem Fang) auf die Anzahl gespeicherter Spermien untersucht.

Ergebnisse

Von 16 am 19. September 1997 im Freiland gesammelten Weibchen hatten neun (56,2%) ablagebereite Eier (siehe Abb. 1), d.h. die Terminaloocyten waren vollständig entwickelt. Auf jeder Seite hatten die Weibchen sechs Ovariolen, wobei maximal ein Unterschied von einer Ovariolenzahl vorkam. Dies ist deutlich weniger als die von VOY (1949) genannte Gesamtzahl von 16 Ovariolen. Die Ablagefrequenz war sehr gering und sank von 0,26 Paketen pro Weibchen und Woche im September auf Null im November, Januar und Februar herab. Von 23 Eipaketen wurden zwei in den Sand, die anderen in Gras gelegt. Sie wogen zwischen 0,01 g und 0,08 g (Mittelwert 0,02 g). Die Eipakete enthielten im Mittel acht Eier (7,9 Eier), d.h. nur etwa zwei Drittel der von der Ovariolenzahl möglichen zwölf. Die Eizahl unterschied sich dabei nicht zwischen Weibchen, die mit und ohne Männchen gehalten wurden (Mann-Whitney-U-Test: $U = 35,5$, $p = 0,470$). Keines der Eier konnte zum Schlupf gebracht werden. Die meisten der Eier enthielten keine Embryonen, waren eingetrocknet oder verpilzt. Vier der Eier befanden sich jedoch im Stadium der späten Katatrepsis, wobei nicht eingeschätzt werden kann, ob dieses Stadium vor oder nach der Winterkühle erreicht wurde.

Die Spermatheka endete in zwei länglichen Schläuchen, deren kurzer Abschnitt bei zwei vermessenen Tieren 0,63 und 0,88 mm und dessen langer Abschnitt jeweils 2,4 mm maß (Abb. 2). In beiden Fällen wurden nur im längeren Schlauch Spermien bemerkt, deren Kopfstück jeweils etwa 0,14 mm maß.

Die Spermienzahl der fünf Weibchen vom 2. November 1999 lag zwischen 2400 und 9400, die der zehn Weibchen vom September 1997 zwischen 3000 und 32700 (Median 8670) und damit etwas höher als in der Novemberprobe ($U = 8,0$, $p = 0,037$). In der Septemberprobe hatten Weibchen, die zur Eiablage bereit waren (Reifezustand 4) genauso viele Spermien in ihren Spermatheken wie diejenigen Weibchen, deren Terminaloocyten noch nicht vollständig entwickelt waren (Reifezustand 1 bis 3) (Mann-Whitney-U-Test, $U=10,0$, $P=1,00$, Abbildung 1). Die Spermienzahl lag auch bei größeren Weibchen nicht höher (Spearman-scher Rangkorrelationskoeffizient $r_s = 0,103$, $N = 10$, $p = 0,759$). Fünf Weibchen, die sich in zwei bis fünf Monaten der Hälterung zu 25% bis 49% ihres Lebens in Paarungsstellung aufhielten, hatten 440 bis 3780 Spermien in ihren Speicherorganen. In den Spermatheken von drei Weibchen, die 23 Wochen ohne Männchen lebten, fanden sich 0, 2200, und 5600 Spermien. Selbst unter Einschluss dieser drei Weibchen ohne Männchenanwesenheit gab es keinen Zusammenhang zwischen der Dauer, die die Weibchen in Paarung zugebracht hatten und der Anzahl gespeicherter Spermien ($r_s = 0,282$, $N = 8$, $P = 0,46$).

Sieben Männchen wogen 31 bis 81 mg, das relative Hodengewicht betrug 1,6% bis 7,1% ihres Körpergewichtes (Mittelwert 3,5 %).

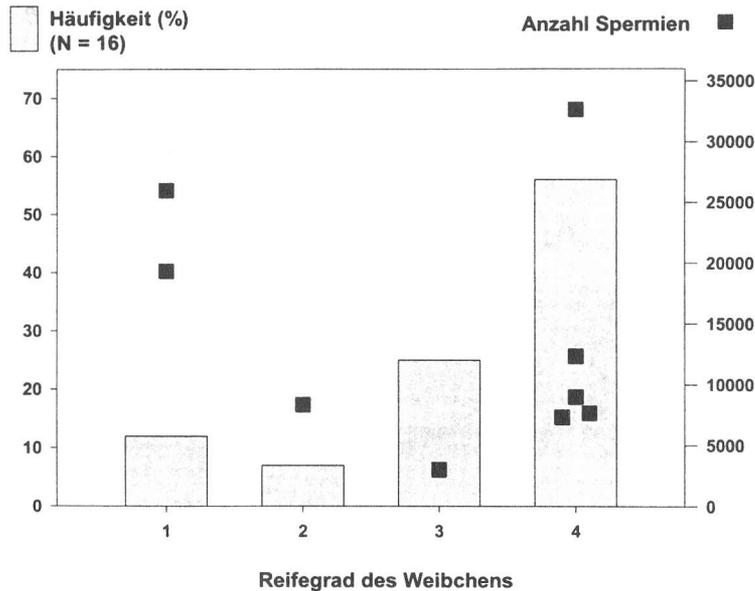


Abb. 1: Spermienzahlen im Freiland gefangener Weibchen von *Pezotettix giornae* (schwarze Quadrate) im Verhältnis zu ihrem jeweils an Hand der Ovariolenentwicklung festgestellten Reifezustand (x-Achse) und der Maturitätsverteilung im Freiland am 21. 09.1997 (graue Balken) auf der Insel Giglio, Italien.

Fig. 1: Frequency distribution of the maturation levels (degree of terminal oocyte development) of female grasshoppers *Pezotettix giornae* in the field (09. 1997, island of Giglio, Italy) (grey bars). Sperm numbers (black quadrats) stored by females are shown in relation to their respective maturation level (x-axis).

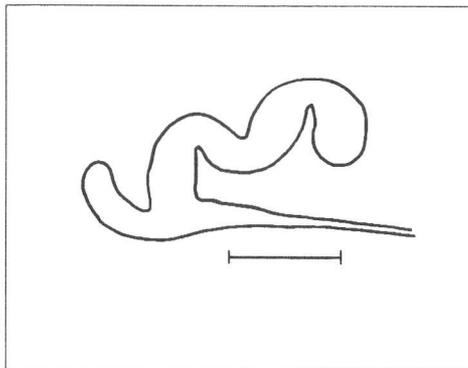


Abb. 2: Schema der Spermatheka von *Pezotettix giornae*. Der Maßstabsbalken entspricht 1 mm

Fig. 2: Schematic drawing of the spermatheca of *Pezotettix giornae*. The scale bar represents 1 mm

Diskussion

Die Ökologie der Kleinen Knarrschrecke, *P. giornae*, ist erst fragmentarisch bekannt, obwohl es sich um die im Mittelmeerraum am weitesten verbreitete *Pezotettix*-Art und eine der häufigsten Heuschreckenarten dort handelt (z.B. CHOPARD 1938, FONTANA et al. 2002). Drei Gesichtspunkte sollen diskutiert werden, die möglicherweise weitere Untersuchungen anregen könnten.

Im September im Freiland gefangene verpaarte Weibchen von *P. giornae* befanden sich in unterschiedlichen Reproduktionszuständen, wobei bemerkenswert ist, dass Weibchen mit gering entwickelten Terminaloocyten bereits verpaart waren. Da die Männchen der Art über lange Perioden wie die Weibchen in hohen Dichten vorkommen, erscheint es uns unwahrscheinlich, dass sich noch nicht ausgereifte Weibchen lediglich deshalb verpaaren, um die Befruchtung sicherzustellen, so lange noch genügend Männchen zur Verfügung stehen. Für dieses Phänomen der Verpaarung unausgereifter Weibchen können wir bisher keine Erklärungsmöglichkeit anbieten.

Die Seltenheit der Frühjahrsbeobachtungen im Freiland und Lebensdauerwerte im Labor (REINHARDT et al. unveröf. publ.) deuten daraufhin, dass die Adultüberwinterung tatsächlich eine Ausnahme ist. Zusätzlich nimmt auch die Paarungsrate mit fortschreitender Saison ab, was aber offensichtlich dadurch ausgeglichen wird, dass in Weibchen selbst nach 23 Wochen ohne Männchenkontakt noch Spermien gefunden wurden (die vermutlich lebensfähig waren). Gleichzeitig nimmt aber auch die Eiablage ab, so dass im Frühjahr wohl nur ausnahmsweise Eier gelegt werden. Allerdings wissen wir nicht, ob die Eiablage etwa mit zunehmender Tageslänge im Frühjahr wieder ansteigt.

Eine weitere bemerkenswerte Beobachtung war, dass trotz der Tatsache, dass Weibchen ein Viertel bis die Hälfte ihrer Lebensdauer in Paarungsstellung verbrachten, verpaarte Weibchen mit und ohne weiteren Paarungsmöglichkeiten ähnliche Spermienmengen in ihren Spermatheken hatten. Dies ist überraschend und könnte verschiedene Ursachen haben. So könnte bei jeder Paarung das Sperma des Vorgängers ausgeräumt werden oder die Weibchen pressen die Spermatophoren wieder heraus und behalten jeweils nur eine geringe Anzahl von Spermien in ihren Spermatheken. Solche Verhaltensweisen sind auch bei Feldheuschrecken beobachtet, wenn auch kontrovers diskutiert worden (PARKER & SMITH 1975, REINHARDT 2000, REINHARDT & MEISTER 2000, ZHU & TANAKA 2002). Eine weitere Erklärungsmöglichkeit besteht darin, dass keine Vorgängerspermien ausgeräumt werden, die Männchen aber mit fortschreitender Anzahl von Paarungen immer weniger Spermien übertragen können, z.B. durch hohe Kosten der Spermienproduktion. Dies wurde von einer Fruchtfliegen Gruppe beschrieben, in der die hohen Kosten der Spermienproduktion darin bestehen, dass die Spermien sehr lang sind (z.B. PITNICK et al. 1995). Eine Ähnlichkeit zu *Pezotettix giornae* besteht darin, dass dessen Spermien ebenfalls sehr lang sind und mit mehr als einem Millimeter (BACCETTI 1970) etwa 8 % der männlichen Körpergröße betragen. Dass das relative Hodengewicht trotz der großen zu produzierenden Spermien mit durchschnittlich 3,5% im Vergleich mit anderen Feldheuschreckenarten im unteren Drittel liegt (REINHARDT, unveröf. publ. Daten von 40 Arten), spricht ebenfalls für eine geringere Spermienproduktion. Als dritte Möglichkeit kommt in Betracht, dass sich die weibliche Physiologie der Spermien-

speicherung derartig ändert, dass im Herbst, wenn viele Männchen zur Verfügung stehen, wenig Spermien gespeichert werden. Mit fortschreitender Saison, wenn die Männchen seltener werden, könnte mehr Energie von den Weibchen aufgewendet werden, um Spermien zu speichern, weil es nur geringe Möglichkeiten für erneute Paarungen gibt. Ein solcher Fall wurde kürzlich für ein Wanzenart wahrscheinlich gemacht (ROTH & REINHARDT 2003).

Eine letzte Auffälligkeit sind die für derartig lange Paarungen auffällig geringe Spermienzahlen, beide Eigenschaften teilt *P. giornae* übrigens mit der ihr verwandten Art *Miramella formosanta* (KÖHLER et al. 1999).

Danksagung

Wir danken Herrn Dr. Steffen ROTH für den 1999-er Nachschub an *Pezotettix giornae* von Giglio.

Verfasser

Dr. Klaus Reinhardt

Department of Animal and Plant Sciences

The University of Sheffield

Sheffield S10 2TN

U.K.

Dr. Jörg Samietz

Eidgenössische Technische Hochschule (ETH)

Angewandte Entomologie

Clausiusstr. 25/NW

CH-8092 Zürich

Schweiz

Dr. Günter Köhler

Friedrich-Schiller-Universität Jena

Institut für Ökologie

Dornburger Straße 159

D- 07743 Jena

Literatur

BACCETTI, B. (1963): Notulae orthopterologicae. XIX. Ricerche sugli ortotteroidei dell' appennino ligure orientale per il centro di entomologia alpina e forestale del C.N.R.- Redia 48: 93-163.

BACCETTI, B. (1970): The biology of orthopteroid sperm cells.- Proc. of the International Study Conference "Current and Future Problems of Acridology", London 1970, 149-161.

BELLMANN, H. (1993): Heuschrecken beobachten - bestimmen. - Naturbuch Verlag, Augsburg, 349 S.

CHOPARD, L. (1938): La biologie des Orthoptères.- Encycl. entomol., Paris (A) 20: 1-541.

CHOPARD, L. (1943): Orthoptéroïdes de l'Afrique du Nord. - Librairie Larose, Paris.

FONTANA, P., BUZZETTI, F.M., COGO, A. & ODÉ, B. (2002): Guida al riconoscimento e allo studio di Cavallette, Grilli, Mantidi e Insetti affini del Veneto. Blattaria, Mantodea, Isoptera, Orthoptera, Phasmatodea, Dermaptera, Embiidina.- Museo Naturalistico Archaeologico di Vicenza (ed.), 592 pp.

GOMBOC, S. (1993): Pojav novih škodljivih vrst iz reda koblic (Orthoptera) v sloveniji.- Zbornik Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani 61: 193-198.

HELLER, K.-G., KORSUNOVSKAYA, O., RAGGE, D. R., VEDENINA, V., WILLEMSE, F., ZHANTIEV, R. D. & FRANTSEVICH, L. (1998): Check-list of European Orthoptera.- Articulata Beiheft 7: 1-61.

KÖHLER, G., REINHARDT, K. & ASSHOFF, R. (1999): Zur Biologie der Tessiner Gebirgsschrecke *Miramella formosanta* (Fruhstorfer, 1921) (Acrididae: Catantopinae).- Mitt. schweiz. entomol. Ges. 72: 315-328.

PARKER, G. A. & SMITH, J. L. (1975): Sperm competition and the evolution of the precopulatory passive phase behaviour in *Locusta migratoria migratorioides*.- J. Entomol. (A) 49: 155-171.

PHIPPS, J. (1949): The structure and maturation of the ovaries in British Acrididae (Orthoptera). - Trans. R. entomol. Soc. Lond. 100: 233-247.

PITNICK, S., MARKOW, T. A. & SPICER, G. S. (1995): Delayed Male Maturity Is a Cost of Producing Large Sperm in *Drosophila*.- Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 23: 10614-10618.

PRAVDIN, F.N. (1964) - Vertical distribution of orthopteroid insects (Orthopteroidea) on the Adriatic side of the Balkan Peninsula.- Entomol. Rev., Wash. 43: 131-134.

REINHARDT, K. (2000). Variation in sperm precedence in *Chorthippus* grasshoppers (Caelifera: Gomphocerinae).- Physiol. Entomol. 25: 324-329.

REINHARDT, K. & KÖHLER, G. (2002): Zur Bedeutung aktueller Befunde der Verhaltensökologie für den Artenschutz - dargestellt am Beispiel der Heuschrecken.- Natursch. Landschaftsplanung 34: 171-180.

REINHARDT, K. & MEISTER, J. (2000): Low numbers of sperm retained in the spermatheca may explain high values of sperm precedence in the migratory locust, *Locusta migratoria* (Latr.).- J. Insect Behav. 13: 839-849.

REINHARDT, K., SAMIETZ, J., WAGNER, G., OPITZ, S. & KÖHLER, G. (2002): Diel and seasonal mating peaks in grasshopper populations (Caelifera: Acrididae).- J. Orthoptera Res. 10: 263-269.

ROTH, S. & REINHARDT, K. (2003): Facultative sperm storage in response to nutritional status in a female insect.- Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.) DOI 10.1098/rsbl.2003.0008

SCHMIDT, G.H. (1996) - Biotopmäßige Verteilung und Vergesellschaftung der Saltatoria (Orthoptera) im Parco Nazionale del Circeo, Lazio, Italien.- Dtsch. entomol. Z., N.F., 43: 9-75.

VOY, A. (1949): Contribution a l'étude anatomique et histologique des organes accessoires de l'appareil génital femelle chez quelques espèces d'orthopteroïdes.- Ann. des sc., nat., zool. 11: 321-347.

ZHU, D.H. & TANAKA, S. (2002): Prolonged precopulatory mounting increases the length of copulation and sperm precedence in *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae).- Ann. Entomol. Soc. Am. 95: 370-373.