

**Verteilung, Morphometrie und Fitness der Farbmorphen in Wildpopulationen von *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Caelifera: Acrididae)**

Günter Köhler & Carsten Renker

### **Abstract**

From 1977-2002 the distribution of five colour morphs in *Chorthippus parallelus* (according to RICHARDS & WALOFF 1954) was investigated in 19 populations in Thuringia, Central Germany. Summarizing the more than 4400 individuals (♀, ♂), the morph "dorsal stripe" dominated with 45%, followed by "green" with about 30%, whereas the other three morphs were rare or missing completely. In the surroundings of Jena the morph distribution differed considerably between five populations (1984), but without a clear relation to the habitat type. Small scale differences occurred in nine subpopulations of a mesophilic meadow complex in the Leutratal near Jena. In a population which was studied in seven years between 1977-2002 the morph "dorsal stripe" varied around 50%, but since 1983 the morph "green" increased and "brown" decreased. In successive generations of four populations (1983/84) the intrapopular morph patterns were rather constant, but the morph percentages changed in different tendencies. The morphs in a population (Leutratal near Jena) differed significantly in the body measures (length of pronotum, tegmen and postfemur) with "dorsal stripe" males and "brown" females as the largest. In wild populations morph-specific differences in survival, fecundity and macropterism were indicated.

### **Zusammenfassung**

Im Zeitraum 1977-2002 wurde die Verteilung von fünf Farbmorphen von *Chorthippus parallelus* (nach dem System von RICHARDS & WALOFF 1954) in 19 thüringischen Populationen untersucht. Unter den insgesamt 4400 untersuchten Individuen (♀, ♂) dominierte die Farbmorphe "Rückenstreifen" mit durchschnittlich 45%, gefolgt von "Grün" mit etwa 30%, während die anderen drei Morphen deutlich seltener auftraten und mitunter ganz fehlten. Im Raum Jena unterschieden sich die Morphenspektren von fünf Populationen (1984) erheblich, jedoch ohne offensichtlichen Bezug zum Habitattyp. Kleinräumige Verschiebungen wurden bei neun Teilpopulationen in einem mesophilen Wiesenkomplex des Leutratales bei Jena festgestellt. In einer in sieben Jahren zwischen 1977-2002 ebenfalls dort untersuchten Population lag der Anteil "Rückenstreifen" bei zirka 50%, während ab 1983 "Grün" allmählich zunahm und "Braun" abnahm. In aufeinanderfolgenden Generationen von vier Populationen blieben 1983/84 die intrapopulären Grundmuster weitgehend erhalten, doch die Morphenanteile änderten sich tendenziell unterschiedlich. Die Morphen einer Population (Leutratal bei Jena) unterschieden sich teilweise signifikant in den Körpermaßen (Pronotum-,

Tegmen- und Postfemurlänge), wobei "Rückenstreifen"-Männchen und "Braun"-Weibchen jeweils am größten waren. In Wildpopulationen deuteten sich morphspezifische Unterschiede in Überleben und Fekundität sowie in der Ausbildung makropterer Individuen an.

## 1 Einleitung

Die Ausbildung von Farbmorphen bei den Acridoidea, deren genetische (polymorphe) oder/und umweltbedingte (ökomorphe) Induktion sowie evolutiv-ökologische Bedeutung ist seit Jahrzehnten an einer Reihe von Arten untersucht worden (Übersichten bei UVAROV 1966, 1977, ROWELL 1971). Dabei steht außer Zweifel, dass auf Populationsebene ein solcher sichtbarer Poly-/Ökomorphismus adaptiv ist und durch wohl vielfach räuberbedingte Selektion der Phänotypen aufrecht erhalten wird. Allerdings wurden auch erhebliche taxonspezifische Unterschiede sichtbar, deren populationsökologische Relevanz meist schwierig zu erforschen und demzufolge erst in Ansätzen bekannt ist (DEARN 1990). An Gomphocerinae wurden bereits sehr früh die Farbmorphensysteme und auf ihnen beruhende Effekte untersucht. Die Morphen sind hier weitgehend genetisch bedingt und werden folglich direkt vererbt, wobei, im Vergleich zu anderen Orthopterentaxa, die Färbungsvariabilität vielfältiger und in ihrer populationsgenetischen Ausprägung deutlich komplexer ist (DEARN 1990).

Im Zuge der Biodiversitätsforschung rückt neuerdings auch der Farbpolyorphismus von *Chorthippus parallelus* wieder in das Blickfeld (UNSICKER et al., eingereicht). Für diese Art gibt es jedoch erst wenige Studien zur Verteilung der Farbmorphen in Wildpopulationen vor dem Hintergrund einer adaptiven Erklärung (RICHARDS & WALOFF 1954, GILL 1981, GUERRUCCI & VOISIN 1988). Einige Ergebnisse zur Vererbung der Morphen werden von KÖHLER (2006) beschrieben und diskutiert. Daraus ergibt sich für *Ch. parallelus* ein noch lückenhaftes Bild mit erst wenigen sicheren Befunden und vielen Vermutungen. In diesem Beitrag sind nun einige ökologische Basisdaten zum Gemeinen Grashüpfer aufbereitet, die auf teils weit zurückliegenden Erhebungen in Wildpopulationen beruhen. Im Mittelpunkt stehen raum-zeitliche Veränderungen in den Farbmorphenspektren, flankiert von Ergebnissen zur Morphometrie und Fitness der Einzelmorphen.

## 2 Material und Methode

### 2.1 Einteilung in Farbmorphen

Die gekeischerten Individuen von *Chorthippus parallelus* wurden nach dem Schlüssel von RICHARDS & WALOFF (1954) in fünf Farbmorphen unterteilt, was nach einiger Einarbeitungszeit auch problemlos im Gelände möglich war. Sie sind mit folgenden Kürzeln bezeichnet: B = Braun, G = Grün, GbB = Grün/braune (Hinter-)Beine, GbS = Grün/braune Seiten und R = Rückenstreifen. In den Abbildungen 2, 3, 4 und 5 werden die beiden Grün- (G und GbB) und Braumorphen (B und GbS) zusammengefasst und R gegenübergestellt. Wie Konservierungsversuche in 70%igem Ethylalkohol ergaben, ließen sich bei Imagines zumindest die drei Hauptmorphen (Grün, Rückenstreifen, Braun) anhand der Hell/Dunkelverteilung auch nach Jahren noch feststellen, wie schon NABOURS (1937) bei

Tetrigidae erkannte, sofern die Tiere nicht unmittelbar nach der Imaginalhäutung eingelegt worden waren. Eine Morphendifferenzierung ist selbst noch bei jahrzehntelangen, genadelten Trockenpräparaten möglich (Köhler & Samietz, in lit.), und auch CLARK (1943) bezog Museumsmaterial aus Burrs Sammlung in seine Untersuchungen ein.

## 2.2 Populationen und Habitate

Der vorliegende Beitrag konzentriert sich auf thüringische Populationen von *Ch. parallelus*, mit einem Schwerpunkt im mittleren Saaletal um Jena. In den Jahren 1977-2002 (besonders 1983-86) wurden die Farbmorphenspektren von 19 Populationen aufgenommen, wozu insgesamt 4422 zumeist gekeescherte Individuen (ohne Morphometrie-Tiere) ausgewertet wurden, davon 3535 bereits als lebende Tiere im Freiland (und dort teils auch belassen) und 887 als kurzzeitig in Ethylalkohol konservierte Exemplare (Tab. 1). Falls möglich, sind nur ausgefärbte Imagines bonitiert worden, doch zu einigen phänologisch frühen Terminen wurden auch Nymphen (L4, selten L3) mit einbezogen. Dies war deshalb möglich, weil die Farbmorphe bei *Ch. parallelus* ontogenetisch stabil sind (RICHARDS & WALOFF 1954, KÖHLER 2006). Dabei konnten die Morphenspektren von fünf Populationen über zwei bis drei Jahre (teils aufeinanderfolgende Generationen), und von einer Population (Leutratal A) sogar über sieben, wenn auch nicht aufeinanderfolgende Jahre aufgenommen werden.

## 2.3 Morphometrie

Für die Messung von Körperteilen wurde eine Population ausgewählt, in der zwar alle fünf Farbmorphe auftraten, von denen jedoch eine (GbS) aufgrund zu weniger Individuen nicht mit einbezogen wurde. In einem frischen Mesobrometum des Leutratales bei Jena (Population Leutratal A) wurden am 13.09.84 insgesamt 189 adulte *Ch. parallelus* gekeeschert und in 70%igem Ethylalkohol konserviert. Von den 104 Männchen (M) wurden sieben makroptere und von den 85 Weibchen (W) fünf makroptere zwar mit vermessen, aber nicht mit in die morphometrische Auswertung einbezogen. Die Messungen erfolgten danach gestaffelt am 20.11.84 (Morphe GbB - M, W), 11.12.84 (GbS und B - M, W), 05.01.85 (R - W), 04.02.85 (G - M, W) und 07.02.85 (R - M). Gemessen wurden die Längen von Pronotum sowie vom jeweils rechten Tegmen und Postfemur. Dazu sind die angetrockneten Heuschrecken unter dem Stereomikroskop mit einem 12,5x-Messokular bei einer Tubusvergrößerung von 0,63x (= 7,9fache Vergrößerung) vermessen und die abgelesenen Teilstriche in mm umgerechnet worden (1 Teilstrich = 0,11 mm).

Die statistischen Analysen erfolgten in SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, USA). Die Daten wurden mittels Kolmogorov-Smirnov-Tests auf Normalverteilung überprüft. Im Anschluss wurde ein Levene-Test durchgeführt, um die Daten auf Varianzhomogenität zu prüfen. Schließlich ist eine einfaktorielle ANOVA durchgeführt worden, um zu untersuchen, ob sich die morphometrischen Daten der unterschiedlichen Farbmorphe signifikant voneinander unterscheiden; Daten mit heterogenen Varianzen wurden mittels Welch-Statistik anstelle der F-Statistik untersucht. Signifikante Fälle wurden abschließend durch Hochbergs GT-Test (homogene Varianzen und ungleiche Probenummern) oder einen Games-Howell post hoc-Test (heterogene Varianzen) überprüft.

Tab. 1: Thüringische Populationen von *Ch. parallelus*, deren Farbmorphenspektren zumeist mittels Kescherfängen untersucht wurden, 1977-2002. A, B, C und M: Flächenkürzel; einbezogene Stadien: I: Imagines, N: Nymphen (L4, selten L3), fett: überwiegendes Stadium, Alk: zunächst in 70%igem Ethylalkohol konserviert; BZ: Biozönometerfänge (nur einmal 1979).

Aufnahmestandort	Datum	Habitat	n (Stadium)	Aufsammlung
<b>Saaletal um Jena</b>				
Leutratal (A)	14.9.77 Jul.-Okt. 1979 15.9.83 5.9.84 25.8.86 26.-28.8.94 22.9.2002	Halbtrockenrasen (frische Ausprägung)  eine der 9 Teilpopulationen von unten	67 (I), Alk 204 (I), Alk 225 (I) 137 (I)  144 (I) 47 (I)	Zacheja & Nagel Köhler (BZ) Köhler Köhler  Köhler G. u. F.Köhler
Leutratal (9 Teilpop.)	17.-25.8.86	Halbtrockenrasen (frische Ausprägung) bis Frischwiese	1151 (I)	Köhler
Leutratal (Ost)	1.9.83 13.9.84	Halbtrockenrasen (Übergang frische - trockene Ausprägung)	149 (I) 191 (I)	Köhler Köhler
Leutratal (West)	11.9.83 13.9.84	Halbtrockenrasen (frische Ausprägung)	154 (I) 74 (I)	Köhler
Leutratal (M)	21.8.85	Halbtrockenrasen	96 (I)	Köhler
Rautal	23.8.84 28.8.86	Halbtrockenrasen	145 (I) 42 (I)	Köhler Köhler
Mühlthal	26.8.83 22.8.+30.8.84 15.8.86	Frischwiese	142 (I) 178 (I) 74 (I)	Köhler Köhler Köhler
Mühlthal	24.7.85	Halbtrockenrasen	293 (N, I)	Köhler
Maua	28.8.83 26.9.84 20.9.86	Frischwiese	150 (I) 23 (I) 92 (I)	Köhler Köhler G. u. F.Köhler
Spitzenberg bei Maua	9.-11.7.85	Halbtrockenrasen	33 (N), Alk	Studenten
Kirschenberg bei Maua	9.-11.7.85	Halbtrockenrasen	92 (N, I), Alk	Studenten
Ölknitzgrund (unten) bei Rothenstein	21.7.86	Frischwiese	90 (N, I)	Köhler
Ölknitzgrund (oben) bei Rothenstein	21.7.86	Frischwiese	72 (N, I)	Köhler
<b>Anderorts in Thüringen</b>				
Gleitz bei Oberpreilipp	23.7.85	Halbtrockenrasen	33 (N), Alk	Weipert
Veronikaberg bei Martinroda / Thür. Wald	17.7.86		70 (N, I), Alk	Köhler
Scheibe-Alsbach / Thür. Wald	14.9.85	Gebirgsfrischwiese	69 (I)	Köhler
Werra-Aue (B)	5.8.-9.9.91	Frisch-/Feuchtwiese	104 (N, I), Alk	Schmidt
Werra-Aue (C)	5.8.-9.9.91	Frisch-/Feuchtwiese	149 (N, I), Alk	Schmidt
Werra-Aue (Forstloch)	28.8.91	Frisch-/Feuchtwiese	66 (N, I), Alk	Schmidt

## 2.4 Fitness der Farbmorphen

### Überleben

Im Rahmen einer Mobilitätsstudie auf einem Halbtrockenrasen (Mesobrometum, frische Variante) des Leutratales bei Jena wurden am 28.07.94 bei insgesamt 119 Imagines von *Ch. parallelus* farbig verschiedene Opalithplättchen (für Bienenköniginnen, Fa. Honig Münggersdorff / Köln) mit Uhu-Sekundenalleskleber (Gel ohne stechende Dämpfe) auf das Pronotum geklebt (Bauer, Opitz & Köhler, in lit.). Im Laufe der folgenden vier Wochen konnten von diesen Tieren insgesamt 45 Individuen wiedergefunden werden. Da bei Markierung auch die Farbmorphe notiert wurde, ließen sich daraus auch Hinweise für ein morphenspezifisches Überleben ableiten.

### Fekundität

Die zur Körpermessung am 13.09.84 im Leutratal bei Jena gekeescherten 85 Weibchen wurden nach ihrer Vermessung noch seziert. Nach dem Aufschneiden des Hinterleibes konnte jeweils die Zahl an zumeist ablagereifen Eiern bzw. bei jungen Weibchen die Ovariolenzahl ermittelt werden, welche in der Regel der künftigen Eizahl pro Oothek entspricht. Elf Weibchen hatten keine Eier. Außer für die seltene Morphe "Grün, braune Seiten" ( $n = 2$ ) wurden für die anderen vier Morphen die mittleren Eizahlen pro seziertem Weibchen ermittelt.

### Makropterie

Hier wurden von fünf Populationen (und sieben Generationen, 1983-86) der Jenaer Umgebung insgesamt 1681 Imagines ( $\text{♀}$ ,  $\text{♂}$ ) gekeeschert, von denen 100 langflügig waren. Davon wurden die Anteile der Farbmorphen jeweils für die brachypteren und die makropteren Tiere errechnet und miteinander verglichen.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Morphenverteilung in den Populationen und Habitaten

Eine Summierung von 19 untersuchten thüringischen Populationen (Tab. 2) zeigt zunächst eine deutliche Staffelung der Morphenanteile (Abb. 1), wobei von Populationen mit mehreren Untersuchungsjahren jeweils nur deren Mittelwerte einzogen wurden. Vorrangig tritt die Rückenstreifen-Morphe mit durchschnittlich 45% auf, welche zudem in nahezu allen Populationen um diesen Anteil schwankt (Tab. 2). Eine einzige - mit nur 6% weit darunter liegende - Ausnahme fand sich am Gleitz bei Oberpreilipp. Die zweithäufigste Morphe ist "Grün" (mit 28%), während "Braun" (14%) und "Grün, braune Beine" (10%) bei insgesamt hoher Variabilität teils stärker, teils schwächer als "Grün" vertreten sind. Die im Mittel mit nur 3% seltenste Morphe ist "Grün, braune Seiten" mit Anteilen von zumeist weit unter 10%. Während R und G immer in allen Populationen vertreten waren, fehlten die anderen drei Morphen in den Populationen bzw. deren erfassten Ausschnitten mitunter völlig, so GbB in 5, GbS in 6 und B in 3 Populationen (Tab. 2).

Die Lebensräume, in denen *Ch. parallelus* in ausreichend hohen Dichten auftrat, um genügend Tiere für eine Farbmorphen-Bonitur zu keschern, waren überwiegend mesophile Wiesen. Deshalb lassen sich mögliche Einflüsse der doch recht einheitlichen Habitatgegebenheiten auf die Morphenspektren nicht nachweisen. Greift man zum Vergleich jene Populationen im mittleren Saaletal um Jena

heraus, die alle im selben Jahr (1984) untersucht wurden (Tab. 2, Abb. 2), so zeigt sich bereits in diesem geografisch eng begrenzten Gebiet eine erhebliche Variabilität in den Morphenspektren, die nicht auf einen bestimmten, selektiven Einfluss abiotischer Habitatparameter (wie der Feuchte- und Temperaturverhältnisse) hinweist. So liegen die beiden frischesten Wiesen der Talauen (Mühltal an der Leutra und Maua an der Saale) an den entgegengesetzten Enden der Grün-Braun-Verteilung, und die zu Halbtrockenrasen übergehenden Wirtschaftswiesen im Rautal und im Leutratal unterscheiden sich ebenfalls erheblich voneinander.

Tab. 2: Prozentuale Verteilung der fünf Farbmorphen von *Ch. parallelus* in den Populationen und Generationen (Jahren) im mittleren Saaletal um Jena und andernorts in Thüringen. Kursiv: jeweils aufeinanderfolgende Generationen (1983/84).

Population	Jahr	n	G (%)	GbB (%)	R (%)	GbS (%)	B (%)
Leutratal (A)	1977	67	21	0	46	8	25
	1979	204	44	0	48	5	3
	1983	225	11	5	47	3	32
	1984	137	7	9	55	3	26
	1986	163	11	12	55	3	19
	1994	144	15	10	48	1	26
	2002	47	13	17	51	2	17
Leutratal/Ost	1983	149	12	15	48	1	24
	1984	191	11	16	44	1	28
Leutratal/West	1983	154	21	21	42	6	10
	1984	74	20	19	38	5	18
Leutratal (M)	1985	96	10	10	21	0	59
Rautal	1984	145	34	23	36	0	7
	1986	42	24	31	36	0	9
Mühltal / Frischwiese	1983	142	38	12	49	0	1
	1984	178	31	12	54	2	1
	1986	74	27	18	55	0	0
Mühltal / Halbtr.rasen	1985	293	44	3	51	2	0
Maua	1983	150	9	7	35	16	33
	1984	23	22	4	35	17	22
	1986	92	8	13	45	12	22
Spitzenberg b. Maua	1985	33	43	6	33	12	6
Kirschenberg b. Maua	1985	92	24	4	60	4	8
Ölknitzgrund / unten	1986	90	18	20	51	1	10
Ölknitzgrund / oben	1986	72	14	24	51	4	7
Gleitz b. Oberpreilipp	1985	33	58	15	6	9	12
Martinroda b. Ilmenau	1986	70	33	10	56	0	1
Scheibe-Alsbach	1985	69	22	11	41	1	25
Werra-Aue B	1991	104	22	0	37	6	35
Werra-Aue C	1991	149	48	0	51	1	0
Werra-Aue / Forstloch	1991	66	56	0	42	1	1

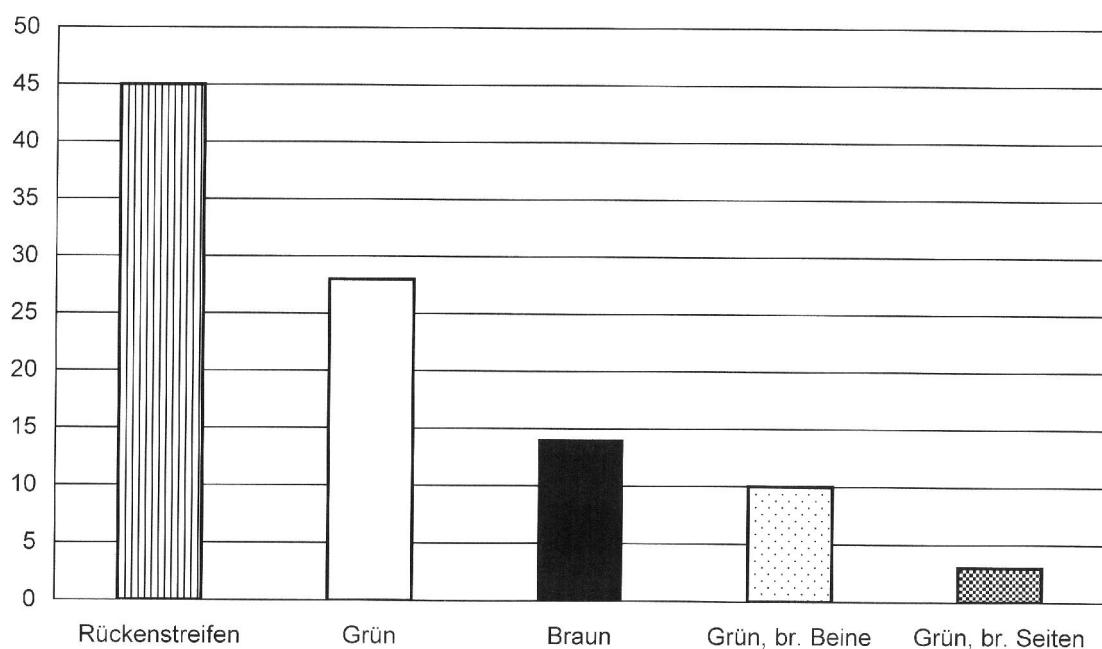


Abb.1: Verteilung der Farbmorphen [in %] von *Ch. parallelus* ( $\varphi$ ,  $\delta$ ) unter Einbeziehung der Mittelwerte von 19 Populationen aus Thüringen (vgl. Tab. 2),  $n = 1914$ .

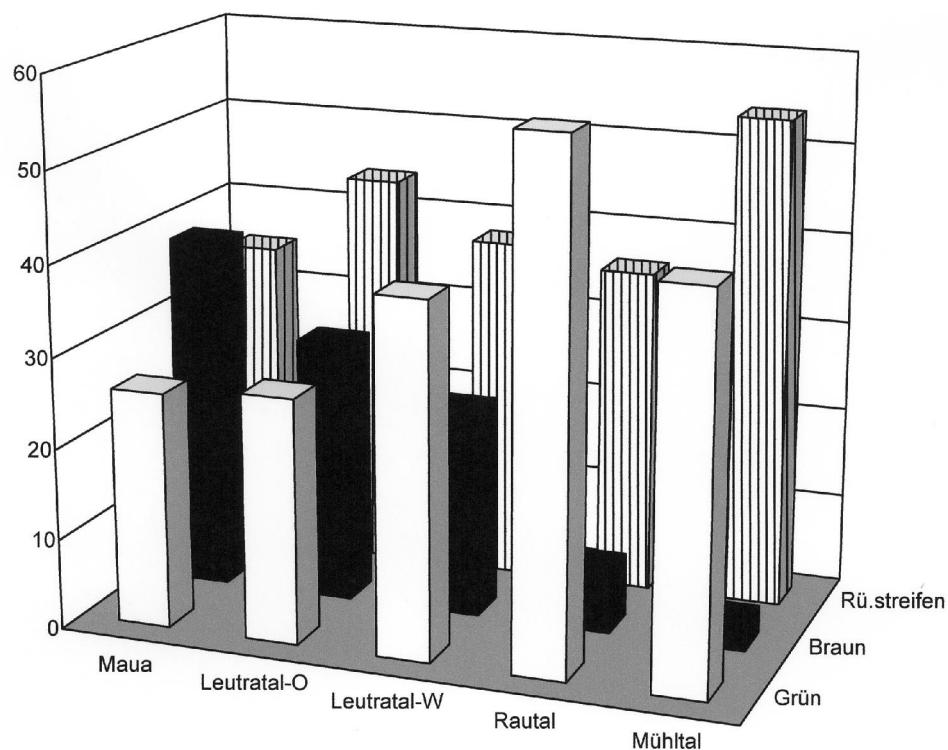


Abb. 2: Verteilung der Hauptfarbmorphen [in %] von *Ch. parallelus* ( $\varphi$ ,  $\delta$ ) in fünf Populationen im mittleren Saaletal um Jena/Thüringen, 1984,  $n = 611$ .

### 3.2 Morphenverteilung in kleinräumigem Habitatmuster

Am Beispiel des ausgedehnten, durch die Bundesautobahn 4 zerschnittenen Unterhangs des Leutratales bei Jena zeigte sich (1986) selbst kleinräumig (auf ca. 300 x 200 m) eine gewisse, infolge von Barrieren noch unterstützte Variabilität in den Morphenspektren (Abb. 3). Dabei dürften die sieben Teilpopulationen oberhalb/nördlich der Autobahn aufgrund der Hangmorphologie untereinander im Austausch stehen. Wie nämlich ein Mobilitätsexperiment (1994) mit individualmarkierten Imagines von *Ch. parallelus* im selben Gebiet ergab, lagen die mittleren Tagesstrecken der Weibchen bei 2,8 m und der Männchen bei 3,4 m (KÖHLER 1999) bei maximalen Aktionsradien (über einen Monat) von 20-30 m in beiden Geschlechtern (Bauer, Opitz & Köhler, in lit.).

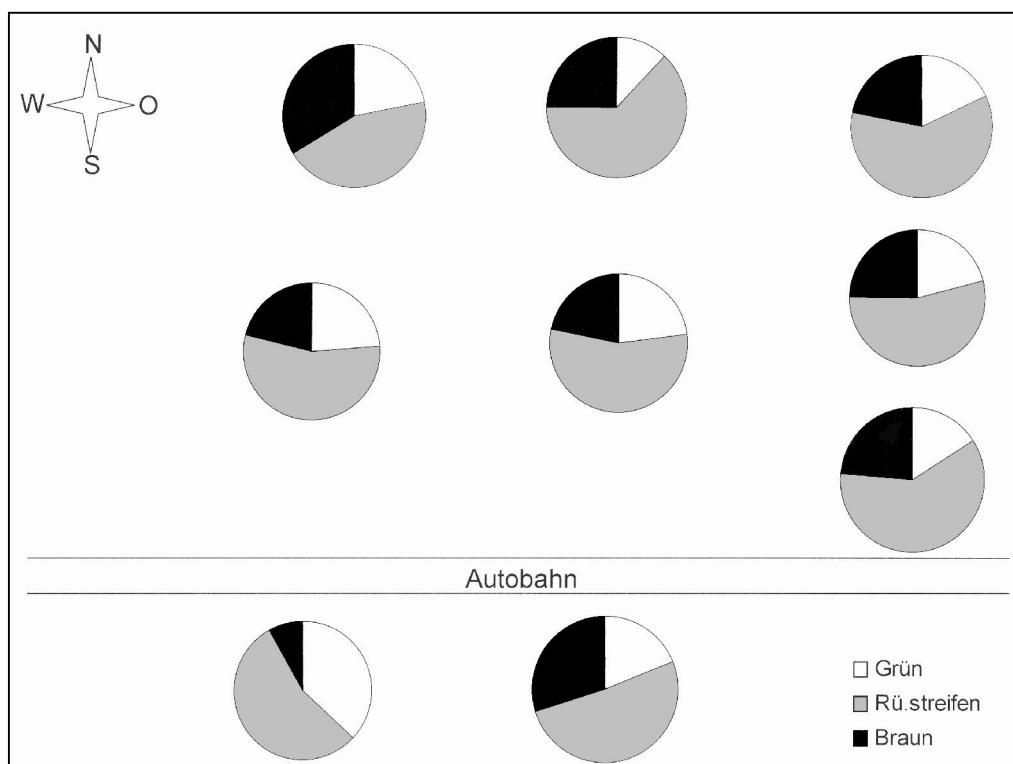


Abb. 3: Verteilung der Hauptfarbmorphen von *Ch. parallelus* ( $\text{♀}$ ,  $\text{♂}$ ) in lokal teils verbundenen Teilpopulationen im Leutratal bei Jena/Thüringen, ca. 300 m entlang der Autobahn A4 (W-O) und 200 m von der Aue auf den Unterhang (S-N), 17.-25.08.1986,  $n = 1151$ .

Wie andernorts auch, dominierte in allen Bereichen die R-Morphe (Abb. 3). Deshalb lässt sich die Variabilität am besten in der Grün-Braun-Verteilung erkennen. Am oberen Unterhang mit der frischen Ausprägung eines Mesobrometums nahm der Braunanteil von West nach Ost ab, während er am mittleren Unterhang leicht zunahm. Hangabwärts nahm Grün im westlichen und mittleren Teil zugunsten von Braun zu, während der östliche Abschnitt am einheitlichsten blieb. Südlich der Autobahn auf den frischeren Wirtschaftswiesen (Abb. 3, untere Reihe) zeigten die Morphenspektren der beiden, voneinander wie auch von den oberen sieben vollständig isolierten Populationen ein unterschiedliches Bild. Auf der westlich gelegenen Wiese traten Grün-Morphen mit dem insgesamt höchsten Anteil auf (37%), während die Braun-Morphen stark unterrepräsentiert waren (8%).

Östlich davon war die G-B-Verteilung im wesentlichen umgekehrt und ähnelte den Bereichen nördlich der Autobahn (Abb. 3).

### 3.3 Morphenverteilung über die Generationen

Die Morphenspektren über viele Generationen wurden besonders in einer Leutratal-Population (A; Mesobrometum, frische Variante), und hier ausschnittsweise in sieben Jahren zwischen 1977-2002 erfasst (Tab. 2, Abb. 4). Während über diese 25 Jahre der R-Anteil annähernd konstant um die 50% blieb, änderten sich die zusammengefassten Grün- (G, GbB) und die Braunmorphen (B, GbS) im Bereich von 10-30%, und seit 1983 mit einem Trend der Zunahme von Grün zugegunsten von Braun (Abb. 4). Eine bemerkenswerte Ausnahme trat im Jahre 1979 auf, als die G-Morphen mit 44% ihren überhaupt höchsten, und die Braun-Morphen mit zusammen 8% ihren mit Abstand niedrigsten Populationsanteil erreichten (Tab. 2, Abb. 4).

Von fünf Populationen im Jenaer Raum sind in den Jahren 1983 und 1984 die Morphenspektren der aufeinanderfolgenden Generationen untersucht worden. Mit Ausnahme von Maua (1984 zu wenige Individuen) sind die anderen vier in Abb. 5 dargestellt. Dabei zeigt sich, dass die intrapopularen Grundmuster von einer Generation zur nächsten erhalten bleiben, also die morphenbezogenen Anteile nur wenig differieren. Dabei sind die Tendenzen zwischen den Populationen nicht gleichgerichtet. Während bei Leutratal A (L/A) und Leutratal/Ost (L/O) die Grün-Anteile von 1983 zu 1984 etwa gleich geblieben sind, ist der Braun-Anteil in L/A gesunken und in L/O gestiegen. Bei Leutratal/West (L/W) und Mühlthal (Mü) nahmen der Grün-Anteil ab und der Braunanteil zu, während Rückenstreifen in L/W fiel und in Mü stieg.

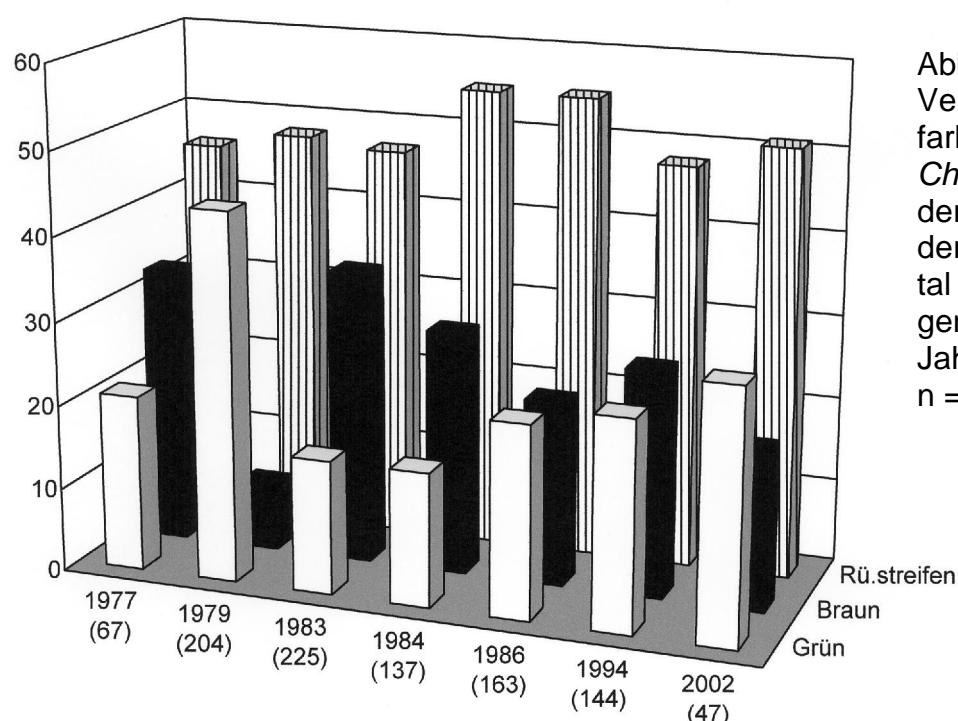


Abb. 4:  
Verteilung der Hauptfarbmorphen [in %] von *Ch. parallelus* (♀, ♂) in der Generationenfolge der Population "Leutratal (A)" bei Jena/Thüringen im Laufe von 25 Jahren (1977-2002), n = 987.

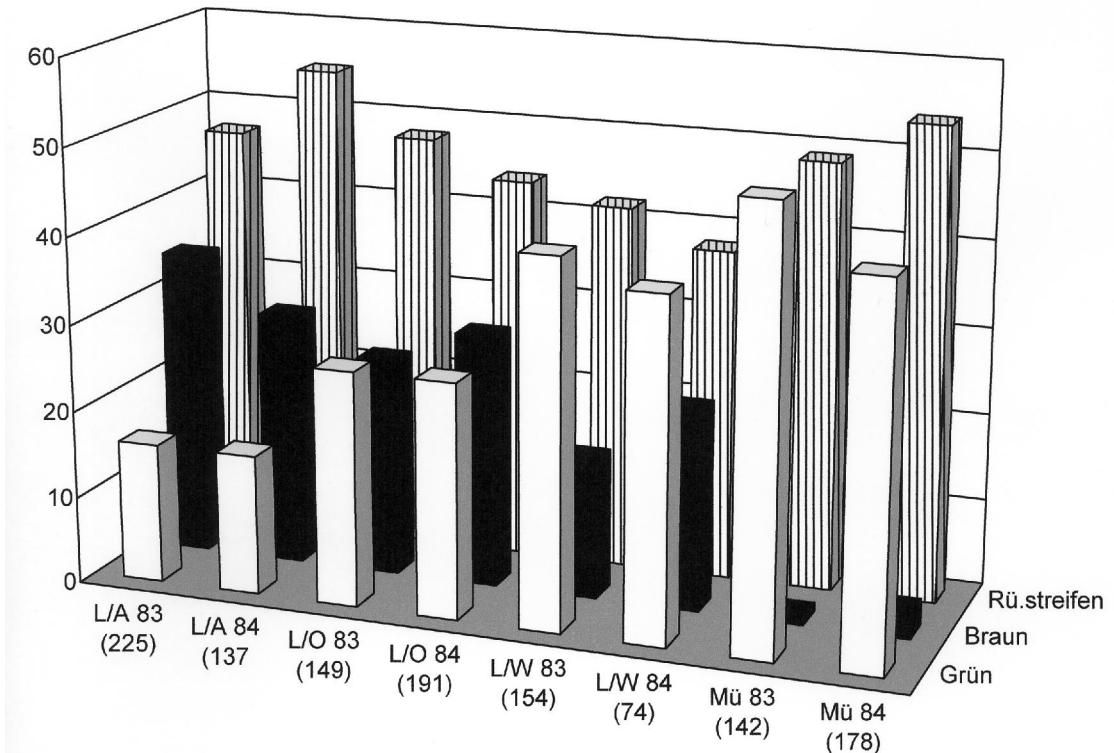


Abb. 5: Verteilung der Hauptfarbmorphen [in %] von *Ch. parallelus* (♀, ♂) in jeweils zwei aufeinanderfolgenden Generationen (1983/84) von vier Populationen im Raum Jena/Thüringen, L/A: Leutratal A, L/O: Leutratal-Ost, L/W: Leutratal-West, Mü: Mühltal. n = 1250.

### 3.4 Morphenverteilung auf die Geschlechter

Bei den zufällig ausgeführten Kescherfängen war das Geschlechterverhältnis ( $\text{♂}:\text{♀}$ ) in keinem Falle genau ausgeglichen, sondern je nach Population und Fangzeitraum (also phänologischem Status) mal zu den Weibchen, mal zu den Männchen hin verschoben. Diese sex ratio kann nun als Vergleichsbasis für die Geschlechterverhältnisse in den Farbmorphen herangezogen werden. Betrachtet man nur diejenigen Populationen, aus denen viele Tiere (> 140) einbezogen werden konnten, so zeigt sich ein variables Bild (Tab. 3). Zumindest fällt auf, dass die R-Morphe in vier von sechs Populationen überproportional bei Weibchen auftrat, während B häufiger bei Männchen zu finden war und G eine Mittelstellung einnahm (Tab. 3). Doch kann aus diesen wenigen Befunden nicht auf ein generelles Muster geschlossen werden, wonach etwa die Geschlechter von vornherein dazu neigen würden, bestimmte Farbmorphen besonders häufig bzw. selten auszubilden.

### 3.5 Morphometrie der Farbmorphen

Die morphometrischen Untersuchungen an insgesamt 173 *Ch. parallelus* (Tab. 4) erbrachten zum Teil signifikante Unterschiede zwischen den Farbmorphen, bezogen auf die Längen von Pronotum, Tegmen und Postfemur (Abb. 6). Während sich die Pronotumlängen der Männchen nicht signifikant unterschieden, waren die B- und G-Weibchen signifikant größer als die GbB-Tiere. Während sich die Tegmina der Weibchen in ihrer Länge nicht signifikant unterschieden, waren jene der R-Männchen signifikant länger als die der B- und GbB-Männchen. Bei den B-Weibchen waren die Hinterschenkel signifikant länger

als bei den GbB-Weibchen. Weiterhin lassen sich aus Abb. 6 die weithin bekannten Größenunterschiede zwischen männlichen und weiblichen *Ch. parallelus* ablesen.

Tab. 3: Geschlechterverhältnis ( $\text{♂} : \text{♀}$ ) in den drei Hauptfarbmorphen ausgewählter Populationen von *Ch. parallelus* ( $n > 140$ ). Fett: Morphenspezifischer Weibchenüberschuss. In Klammern: Index aus sehr kleinen Zahlen.

Population	Gesamt	Grün	n	Rü.streifen	n	Braun	n
Leutratal (A) 1983	0,98	<b>0,63</b>	44	<b>0,93</b>	116	1,30	85
Leutratal (Ost) 1984	1,15	<b>1,04</b>	51	<b>0,91</b>	84	1,80	56
Leutratal (West) 1983	0,88	1,03	65	0,91	65	<b>0,60</b>	24
Rautal 1984	1,04	1,27	84	<b>0,79</b>	52	(0,80)	9
Mühltal (Frischwiese) 1983	0,93	<b>0,90</b>	78	0,98	97	(0,50)	3
Mühltal (Halbtr.rasen) 1985	1,11	1,26	140	<b>1,00</b>	148	(0,67)	5

Tab. 4: Körpermaße [in mm] der Farbmorphen ( $\text{♂}$ ,  $\text{♀}$ ) einer Population von *Ch. parallelus* im Leutratal bei Jena. 13.09.84. G: Grün; GbB: Grün, braune Beine; R: Rückenstreifen; B: Braun.

Merkmal / Geschlecht	Morphe	N	Mittelwert	Min	Max	$\pm s$
<b>Männchen</b>						
Pronotum	G	12	2,99	2,75	3,19	0,15
	GbB	12	2,83	2,64	3,08	0,18
	R	37	2,93	2,64	3,19	0,13
	B	34	2,91	2,53	3,08	0,14
Postfemur	G	12	9,27	8,80	9,68	0,24
	GbB	12	9,08	8,14	9,46	0,36
	R	37	9,56	8,80	10,45	0,37
	B	34	9,23	8,25	10,01	0,39
Tegmen	G	12	9,27	8,25	10,34	0,59
	GbB	12	9,13	7,70	10,56	0,75
	R	37	10,30	8,58	11,44	0,73
	B	34	9,30	8,03	10,45	0,70
<b>Weibchen</b>						
Pronotum	G	7	3,77	3,30	4,18	0,40
	GbB	13	3,44	3,19	3,74	0,15
	R	40	3,60	3,30	3,85	0,15
	B	18	3,69	3,41	4,29	0,27
Postfemur	G	7	11,08	10,56	11,88	0,48
	GbB	13	10,89	10,23	11,33	0,28
	R	40	11,08	10,45	12,21	0,35
	B	18	11,43	10,78	13,42	0,60
Tegmen	G	7	7,09	6,38	8,58	0,75
	G+bB	13	6,49	5,72	7,37	0,50
	R	39	6,89	5,39	8,80	1,38
	B	18	6,98	5,50	8,80	0,77

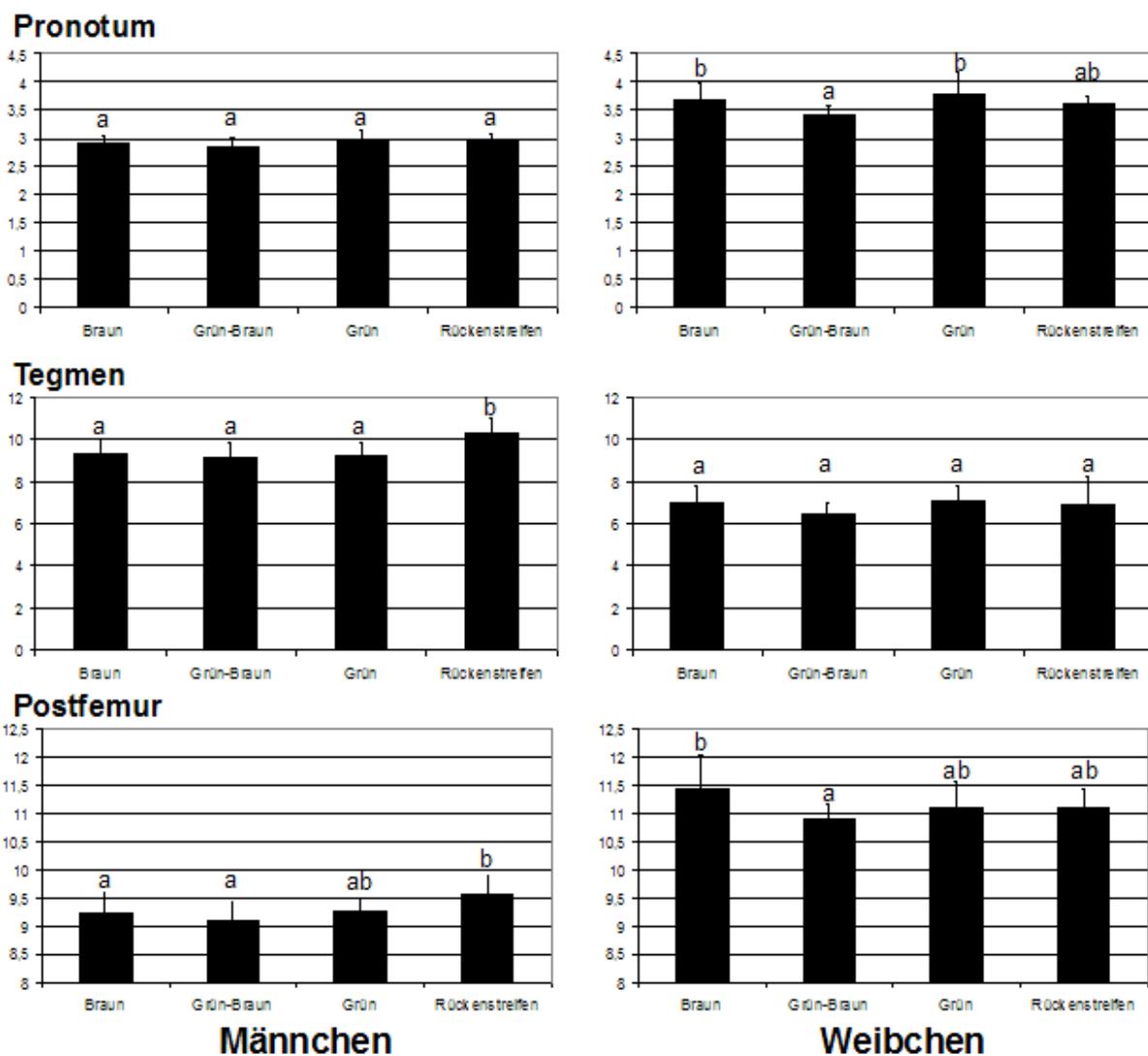


Abb. 6: Morphometrie [in mm] der Hauptfarbmorphen von *Ch. parallelus* ( $\delta$ ,  $\varphi$ ) anhand der Längen von Pronotum, Tegmen und Postfemur. Leutratal bei Jena/Thüringen, 13.09.84, n = 173.

### 3.6 Fitness der Farbmorphen in Wildpopulationen

#### Überleben

Individualmarkierte Imagines von *Ch. parallelus* im Leutratal bei Jena überlebten in den folgenden 1-30 Tagen je nach Farbmorphe in etwas unterschiedlichen Anteilen (Tab. 5). Die meisten Tiere wurden von "Grün" (56%) wiedergefunden, während "Rückenstreifen" und "Braun" nur zu jeweils einem Drittel überlebten. Trotz der niedrigen Individuenzahlen fiel ebenfalls auf, dass die Morphe "Grün" anteilig am längsten in der Population verblieb.

Tab. 5: Überleben von markierten adulten *Ch. parallelus* (Weibchen und Männchen), getrennt nach den Hauptfarbmorphen. Leutratal (A), 28.7.-29.8.94.

Morphe	Tag 1	4	8	14	25	Tag 30	n	Anteil
G (n = 25)	2	2	1	4	3	2	14	56%
R (n = 57)	5	1	4	7	1	1	19	33%
B (n = 37)	4	3	1	1	3	-	12	32%

### Fekundität

In der im Jahre 1984 untersuchten Population von *Ch. parallelus* im Leutratal bei Jena fanden sich bei 72 von 83 Weibchen Eier in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium. Im Median (min-max) der Eizahl ergab sich folgende Reihung: R: n = 42; 8 (3-10) Eier; B: n = 18; 8 (2-10) Eier; G: n = 7; 6 (4-10) Eier; GbB: n = 16; 6 (4-10) Eier. Demnach hatten die beiden Morphen mit den höheren Braunanteilen (R und B) auch die höheren potentiellen Fekunditäten.

Tab. 6: Farbmorphanteile bei brachypteren (n = 1581) und makropteren *Ch. parallelus* (n = 100; ♀, ♂). Werte von fünf Populationen aus sieben Jahreserhebungen in der Umgebung von Jena/Thüringen, 1983-1986.

Farbmorphe	Brachyptere	Morphenanteil	Makroptere	Morphenanteil	Vgl.
Grün	281	18%	30	<b>30%</b>	>>
Grün, braune Beine	211	13%	20	20%	>
Rückenstreifen	632	40%	32	32%	<
Grün, braune Seiten	177	11%	6	6%	<
Braun	280	18%	12	12%	<

### Makropterie

Durch Langflügigkeit von *Ch. parallelus* wird zum einen die Fitness durch längere Reifezeit der makropteren Weibchen verringert, zum anderen ergibt sich aber auch die Chance der Ausbreitung durch eine erfolgreiche Neubesiedlung von Habitaten. Eine summarische Auswertung mehrerer Datensätze ergab, dass die beiden Grün-Morphen (G und GbB) einen vergleichsweise höheren makropteren Anteil als der "Populationsdurchschnitt" aufwiesen, während "Rückenstreifen" und die beiden Braun-Morphen (B, GbS) anteilig weniger makroptere Tiere hatten (Tab. 6). Inwieweit dies tatsächlich eine auch morphenspezifische Tendenz zur Langflügigkeit bedeutet, lässt sich aus den relativ spärlichen Angaben nicht erschließen.

## 4 Diskussion

Die Aufrechterhaltung eines balancierten Polymorphismus, wofür auch *Chorthippus parallelus* ein Beispiel bietet, wird durch drei, in unterschiedlicher Weise zusammenwirkende Mechanismen erklärt: ein lokales Gleichgewicht zwischen Genfluss und gerichteter Selektion, einen Vorteil der Heterozygoten sowie eine frequenzabhängige Selektion (DEARN 1990). Vor diesem allgemeinen Hintergrund lässt die regionale und lokale Verteilung der fünf stabilen Farbmorphen in Wildpopulationen von *Ch. parallelus* sowie die Verschiebung der Morphen-Spektren über die Generationen den Schluss zu, dass das Morphenspektrum einer von Generation zu Generation und von Habitat zu Habitat immer wieder neu eingestellte adaptive Situation widerspiegelt. Diese Feineinstellung kann im wesentlichen auf vier Ursachen beruhen, sofern diese etwas unterschiedlich auf die Morphen einwirken: Paarung und Vererbung, Überleben und Reproduktion, Makro-Mesoklima (und Habitat) sowie Prädation.

## Vererbung

Die Verteilung der Farbmorphen von *Ch. parallelus* zeigt insgesamt eine durchgängige Tendenz, nämlich die Dominanz bzw. das weitgehende Überwiegen der R-Morphe in nahezu allen untersuchten Populationen. Von den anderen kam nur noch die G-Morphe in allen Populationen vor, während GbB, GbS und B mitunter (in 16-32% der Populationen) auch fehlten. Zwar bezieht sich das Nichtauftreten nur auf den untersuchten Populationsausschnitt, doch müssen diese Morphen stellenweise zumindest sehr selten gewesen sein. Auch in den älteren Studien an *Ch. parallelus* zeigten sich ähnliche Muster. So trat in einer südenglischen Population über fünf Generationen (1947-1951) die R-Morphe mit ca. 50% auf, hier aber gefolgt von B mit ca. 25% und G mit ca. 11% (RICHARDS & WALOFF 1954). Auch GILL (1981, England) gibt R mit 40-55% als häufigste Morphe bei den untersuchten Weibchen an. Im französischen Zentralmassiv herrschten bei 82 Populationen insgesamt G (45%) und R (40%) vor, während B (15%) viel seltener auftrat (GUERRUCCI & VOISIN 1988). Die durchgängige Häufigkeit von R in Wildpopulationen lässt nun vermuten, dass es sich um eine Generalmorphe handelt, die sich aus vielen unterschiedlichen Morphen-Paarungen immer wieder rekrutiert. Tatsächlich zeigen Vererbungsexperimente, dass ungeachtet der jeweiligen, morphenreinen wie morphengemischten Paarungen in der F1-Generation die R-Morphe immer mit und oft sogar häufig auftritt (KÖHLER 2006). Demgegenüber entsteht G geradezu selten in der F1-Generation, was im völligen Gegensatz zur doch recht weiten Verbreitung und Häufigkeit dieser Morphe steht. Dies wiederum lässt entweder morphenbedingte Fitness-Unterschiede oder die Einwirkung von Selektionsfaktoren auf die Populationen vermuten.

## Morphometrie und Fitness

Die Körpergröße gilt generell als Parameter für direkte oder indirekte Fitness. Wie nun die vorliegenden Berechnungen zeigen, können sich in einer *parallelus*-Population auch die Morphen in einigen Körpermerkmalen zwar geringfügig, doch signifikant unterscheiden. So ist bei den Männchen die R-Morphe (Postfemur), bei den Weibchen aber die B-Morphe (Postfemur) am größten. Die anderen Maße und Rangfolgen scheinen dagegen keinem einheitlichen Muster zu unterliegen. Bei *Chorthippus albomarginatus* unter hohen Dichten im sibirischen Freiland fand RUBTZOV (1935) ebenfalls Unterschiede zwischen den vier Farbmorphen, doch bei Männchen und Weibchen nach denselben Tendenzen. Jedoch war "Grün" (Postfemur, Elytren) am größten und "Braun" am kleinsten. Bei *Tetrix subulata* wies FORSMAN (1999) nach, dass sich die fünf Farbmorphen teils signifikant in der Körpergröße unterschieden, was wiederum Folgen für die Gelege- und Eigröße haben musste. Hingegen fanden RICHARDS & WALOFF (1954) bei *Ch. parallelus* in Silwood Park (England) keine signifikanten Größenunterschiede (Postfemur, Körperlänge) zwischen Farbmorphen einer Population in einem Jahr. Jedoch verweisen sie auf mögliche Größendifferenzen von Jahr zu Jahr oder von Habitat zu Habitat.

Die Befunde zu direkten Fitness-Unterschieden zwischen den Farbmorphen von *Ch. parallelus* sind noch schwach (weil tendenziell) und bedürfen weiterer Bestätigung: längeres Überleben von G, höhere Fekundität von R und B sowie höherer Makropterieanteil bei G und GbB. Demgegenüber war in Silwood Park (England)

die Lebensdauer der Morphen im Freiland je nach Art der Berechnung signifikant unterschiedlich oder auch nicht. Aber die Morphenhäufigkeit erklärte sich hier teilweise durch die mittlere Morphen-Lebensdauer im Vorjahr (RICHARDS & WALLOFF 1954). In sibirischen Populationen von *Ch. albomarginatus* war die B-Morphe mobiler, und deren vergleichsweise starke Abnahme in der Vegetationsperiode wurde auf verstärkte Abwanderung zurückgeführt (RUBTZOV 1935). Bei *Tetrix subulata* glaubt FORSMAN (1999) sogar an verschiedene Reproduktionsstrategien der fünf Morphen mittels Kompromissen zwischen Gelege- und Eigröße sowie Eizahl pro Gelege.

### Klima und Habitat

Für die klimatisch-habitatbezogene Komponente als Selektionsfaktor lassen sich hier keine klaren Hinweise finden, dafür ist die Stichprobe von 19 Populationen zu klein und der gewählte geographische Rahmen zu begrenzt. Als einzige korrelierten GUERRUCCI & VOISIN (1988) an 82 Populationen von *Ch. parallelus* im französischen Zentralmassiv (500-1800 m ü.NN) die Farbmorphenspektren mit Klimaparametern. Die Morphenhäufigkeit korrelierte nicht mit dem mittleren Jahresniederschlag, wohl aber die B-Morphe positiv und die R-Morphe negativ mit der mittleren Juli-Temperatur. Dazu scheinen R- und B-Tiere in größeren Höhen aufgrund ihrer Dunkelfärbung und möglicher stärkerer Absorption der Sonnenstrahlung einen Vorteil zu haben. Diesen Umstand postulierte schon WEIDNER (1950) beim Vergleich heller *Ch. parallelus* aus Mazedonien mit dunkleren aus Deutschland, wobei er viele schwarz gezeichnete Stücke auf Wiesen des linken Mainufers zwischen Lohr und Steinbuch fand. Aus Sibirien berichtete RUBTZOV (1935) von grünen Formen von *Ch. albomarginatus*, die hauptsächlich in feuchten Habitaten vorkamen, während braune Tiere in trockenen und dynamischen Lebensräumen (auf Weiden) sowie bei Massenvermehrungen dominierten. Bei den von GILL (1981) in einer Hauptkomponentenanalyse neu verrechneten Daten von CLARK (1948) zur Habitatbindung englischer Gomphocerinae-Arten wurden 77,6% durch die Vegetationsdeckung und nur 14,5% durch die Vegetationshöhe erklärt. Und vorwiegend grüne Arten (wie *Ch. parallelus*) fanden sich in dichter Vegetation in frischeren Habitaten (GILL 1981).

### Räuber

Die Bedeutung und konkrete Einwirkung von Räubern auf Populationen von Heuschrecken, und damit auch auf *Ch. parallelus*, ist bislang kaum untersucht worden, wobei im Falle einer Farbmorphen-Auswahl nur visuell agierende Prädatoren (Vögel und Eidechsen), nicht aber netzbauende Spinnen in Frage kommen. Unser einziger Befund, wonach von markierten *Ch. parallelus* die G-Tiere anteilig am besten überlebten, könnte zumindest auf eine bestimmte Schutzfärbung von Grün in grünen Wiesen hindeuten. Dies korrespondiert mit den bereits erwähnten Ergebnissen von GILL (1981), wonach die Farbunterschiede (hier aber zwischen Arten!) tatsächlich etwas mit dem Verhalten und der Tarnung gegenüber Räubern zu tun haben könnten. Auch GUERRUCCI & VOISIN (1988) vermuteten, dass die in einigen Wiesen des Französischen Zentralmassivs häufigere B-Morphe (aber nicht G-Morphe) von *Ch. parallelus* die Folge visueller Selektion (der anderen Morphen) durch Räuber sein könnte. Diesen Nachweis, dass kryptische Färbung die Individuen tatsächlich schützt und damit eine Selektion durch Räuber

entsteht, erbrachte erstmals ISELY (1938) an nordamerikanischen Arten. Anders argumentieren RICHARDS & WALOFF (1954), die den Farbmorphen keinen besonderen Schutz zugestehen, da sie - nach menschlichem Ermessen - allesamt schlecht zu sehen seien, solange die Heuschrecken stillsitzen; zumindest eine Erfahrung, die jeder Orthopterologe sofort bestätigen wird.

Letztlich sollte aber auch mit MÜLLER (1979, für die Zwergzikade *Mocydia crocea*) daran gedacht werden, dass den Farbmorphen primär vielleicht gar keine unmittelbar ökologische Funktion zukommen muss, so dass sie der Selektion nur bedingt unterliegen. Vielmehr könnten sie an unsichtbare, aber ökophysiologisch wirksame Eigenschaften (genetisch) gebunden sein, diese lediglich begleiten und damit nun auch phänotypisch markieren. Erst sekundär mögen sie dann - etwa als Mittel der Feindabwehr - einen speziell ökologischen Wert erhalten haben und entsprechender Selektion zugänglich geworden sein.

## Danksagung

Bei den Wildfängen (G.K.) verdanken wir einzelne Serien den Herren Klaus-Peter Nagel, Jörg Weipert und Hans-Jürgen Zacheja, ehemaligen Diplomanden am damaligen Wissenschaftsbereich Ökologie der FSU Jena, die Material aus ihren Qualifizierungsarbeiten zur Verfügung stellten. Von Klaus Schmidt (Barchfeld) lag uns Material der Werra-Aue vor. Ein Mobilitäts- und Mortalitätsexperiment mit individuell markierten *Ch. parallelus* (1994) wurde wesentlich von Frau Dr. Silke Bauer (Utrecht/NL) und Dr. Stefan Opitz (Jena) getragen und teilausgewertet. Gelegentlich half Frauke Köhler bei den Geländearbeiten. Bei der grafischen Gestaltung unterstützte uns Frau Dr. Simone Pfeiffer. Allen Genannten gilt unser herzlicher Dank.

Verfasser:

Dr. Günter Köhler  
Friedrich-Schiller-Universität Jena  
Institut für Ökologie  
Dornburger Str. 159  
D-07743 Jena  
E-Mail: guenter.koehler@uni-jena.de

Dr. Carsten Renker  
UFZ - Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH  
Department für Bodenökologie  
Theodor-Lieser-Str. 4  
D-06120 Halle (Saale)  
E-Mail: carsten.renker@ufz.de

## 5 Literatur

- CLARK, E.J. (1943): Colour variation in British Acrididae (Orthopt.). - Entomol. Mon. Mag. 79: 91-104.
- CLARK, E.J. (1948): Studies in the ecology of British grasshoppers. - Trans. R. ent. Soc. Lond. 99: 173-222.
- DEARN, J.M. (1990): Color Pattern Polymorphism. - In: CHAPMAN, R.F. & JOERN, A. (eds.): Biology of Grasshoppers. - John Wiley & Sons, New York et al.: 517-549.
- FORSMAN, A. (1999): Reproductive life history variation among colour morphs of the pygmy grasshopper *Tetrix subulata*. - Biol. J. Linn. Soc. 67: 247-261.
- GILL, P.D. (1981): Colour patterns and ecology of British grasshoppers. - Acrida 10: 145-158.
- GUERRUCCI, M.-A. & VOISIN, J.-F. (1988): Influence de quelques facteurs du milieu sur les formes de coloration de *Chorthippus parallelus* [sic!] dans le Massif Central (Orthoptera: Acrididae). - Bull. Soc. Zool. France 113 (1): 65-74.
- ISELY, F.B. (1938): Survival value of acridian protective coloration. - Ecology 19: 370-389.
- KÖHLER, G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). - Laurenti, Bochum, 253 S.
- KÖHLER, G. (2006): Zur Einteilung, Reproduktion und Vererbung der Farbmorphen bei *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Caelifera: Acrididae). - Articulata 21 (1): 45-57.
- MÜLLER, H.J. (1979): Zur weiteren Analyse des larvalen Polymorphismus der Jasside *Mocydia crocea* H.S. (Homoptera Auchenorrhyncha). - Zool. Jb. Syst. 106: 311-343.
- NABOURS, R.K. (1937): Methoden und Ergebnisse bei der Züchtung von "Tetriginae" (Grouse Locusts). - In: ABDERHALDEN, E. (Hrsg.): Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden Abt. IX, Teil 3, II, Vererbungsforschung 2, Berlin, Wien: 1309-1365.
- RICHARDS, O.W. & WALOFF, Z. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. - Anti-Locust Bulletin 17: 182 S.
- ROWELL, C.H.F. (1971): The variable coloration of the acridoid grasshoppers. - Adv. Insect Physiol. 8: 145-198.
- RUBTZOV, I.A. (1935): Phase variation in non-swarming grasshoppers. - Bull. Entomol. Res. 26: 499-574.
- UNSICKER, S.B.; LINZ, J.; KÖHLER, G.; RENKER, C.; STEIN, C. & WEISSER, W.W. (eingereicht): Effects of plant species diversity on the fitness of the generalist grasshopper *Chorthippus parallelus* (Orthoptera, Acrididae) in montane European grasslands.
- UVAROV, B.P. (1966): Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology. Vol. 1. - Univ. Press Cambridge, 481 S.
- UVAROV, B.P. (1977): Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology. Vol. 2. - Centre for Overseas Pest Research, London, 613 S.
- WEIDNER, H. (1950): Ökologische Voraussetzungen für eine intraspezifische Evolution bei Heuschrecken. - Zool. Anz., Ergänzungsband zu Bd. 145 (KLATT-Festschrift): 1069-1078.