

Zur Einteilung, Reproduktion und Vererbung der Farbmorphen bei *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Caelifera: Acrididae)

Günter Köhler

Abstract

The populations of the Meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), are composed of five stable colour morphs according to RICHARDS & WALOFF (1954). Altogether 11 mating experiments were conducted with the three main morphs "green" (G), "dorsal stripe" (R), and "brown" (B). The highest reproductive values were reached by mated R-females. In the F1-rearings the morph distribution was nearly constant from second instar larvae to the adults, showing the individual stability of the colour morphs. In the F1-generation of pure morph matings ($G_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$, $B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$) in each case the concerned morph prevailed. In contrast, in the mixed morph matings ($G_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$, $B_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$, $B_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$, $G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$) R occurred in the highest proportions, whereas G was distinctly rare. The morph dominances in the F1 resulted in $R > B$, $R > G$, and $B > G$.

Zusammenfassung

In den Populationen des Gemeinen Grashüpfers, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), treten nach RICHARDS & WALOFF (1954) fünf stabile Farbmorphen auf. Mit den drei Hauptmorphen "Grün" (G), "Rückenstreifen" (R) und "Braun" (B) wurden 11 Paarungsexperimente durchgeführt. Die höchsten Reproduktionswerte erreichten Paarungen mit R-Weibchen. In den F1-Zuchten blieb die Morphenverteilung von der L2 bis zur Imago nahezu gleich, was für die individuelle Stabilität der Farbmorphen spricht. In der F1-Generation der morphenreinen Paarungen ($G_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$, $B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$) überwog jeweils auch die betreffende Morphe. Dagegen trat in den morphengemischten Paarungen ($G_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$, $B_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$, $B_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$, $G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$) fast durchweg R mit den höchsten Anteilen auf. Die Morphendominanzen in der F1 ergaben $R > B$, $R > G$ und $B > G$.

1 Einleitung

Wie eine Reihe von Versuchen ergeben hat, kommt den Farbmorphen bei Acridoidea eine adaptive, jedoch taxonspezifische Bedeutung zu (zusf. DEARN 1990). Am Beginn jeder diesbezüglichen Studie steht die Morpheneinteilung. Für die Gattung *Chorthippus* lassen sich drei Ansätze unterscheiden, um den Farbpolymorphismus typologisch, ökologisch und genetisch zu erfassen.

- (1) Als erster beschrieb VORONTZOVSKII (1928) in der russischen Uralregion bei 48 Arten der Acridoidea (darunter auch *Chorthippus*) insgesamt 32 Morphen. In der Annahme, dass gleiche Morphen bei verschiedenen Arten homolog

seien, gab er ihnen latinisierte Varietätsnamen. Dieses System wurde von RUBTZOV (1935) in Sibirien für 26 Arten abgewandelt, wobei er für *Ch. albomarginatus* (und *Ch. parallelus*) nur noch 6 Morphen als ebenfalls latinisierte, wenn auch etwas abgeschwächte 'formae' definierte. Dabei ging es ihm eigentlich um mögliche Ausprägungen des Phasenpolymorphismus bei den nichtschwärmenden Gomphocerinae.

- (2) Ganz anders ging CLARK (1943) in England vor, der diese sehr schematische Einteilung wie auch die vermeintliche Homologie ablehnte. Stattdessen betonte er die individuelle Vielfalt mittels Farbformeln, in denen die farbliche Ausprägung verschiedener Körperteile verschlüsselt wurde. Darauf bezog sich später RAGGE (1965), der die wichtigsten Farbmorphen abbildete. In der bislang umfassendsten und tiefgründigsten populationsökologischen Untersuchung parallel an fünf Gomphocerinae-Arten griffen RICHARDS & WALOFF (1954) in Silwood Park zwar 'Clark's notation' auf, hielten es aber gleichzeitig und besonders populationsökologisch für sinnvoll, etwa bei *Ch. parallelus*, die einfach erkennbaren und immer wiederkehrenden Farbmorphen (wiederum als Varietäten) auf eine kleine Zahl zu begrenzen.
- (3) An englischen *Ch. brunneus* konnte GILL (1981) die farblichen Ausprägungen verschiedener Körperteile einzelnen Genen bzw. verschiedenen Allelen zuordnen. Damit ergab sich die Möglichkeit, phänotypische Farbvariationen vor dem Hintergrund der Natürlichen Selektion in den jeweiligen Habitattypen zu bewerten. Allerdings wurden bisher nur sehr wenige Arten dementsprechend genetisch untersucht. Bei *Ch. parallelus* fanden bereits SANSOME & LA COUR (1935) bei umfangreichen Paarungsexperimenten 14 Gene, wobei sie keinen Wildtyp ausfindig machen konnten. So legten sie die Farbmorphe "Grün" als jene fest, mit der alle anderen verglichen werden konnten. Ihre breite Aufspaltung von Farbmorphen lässt sich aber weder mit den Formeln von CLARK (1943) noch mit der Einteilung von RICHARDS & WALOFF (1954) in fünf Grundmorphen zur Deckung bringen und eignet sich deshalb nicht für vergleichende ökologische Untersuchungen.

Die verstreuten, teils materialreichen Untersuchungen an *Chorthippus*-Arten (einschließlich *Ch. parallelus*) erbrachten dabei wenige allgemein gültige Befunde. Demnach tritt der Gemeine Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), in stabilen, genetisch manifesten Farbmorphen auf, wobei sich in Laborzuchten und Freilandherbungen eine nahezu restfreie Trennung in fünf leicht unterscheidbare Morphen (nach RICHARDS & WALOFF 1954) als praktikabel erwiesen hat. Nach Freilandherbungen unterscheiden sich die Morphenspektren klein- und großräumig zwischen den Wildpopulationen, in denen sie aber über die Generationen relativ konstant bleiben (RICHARDS & WALOFF 1954, KÖHLER & RENKER 2006). Dagegen sind die Anpassungsmodi und die selektiven Mechanismen, denen die Wildpopulationen unterliegen, aufgrund beträchtlicher experimenteller Hürden erst in Ansätzen verstanden und noch weitgehend hypothetisch. Grundlage dafür ist zunächst die Vererbung der Farbmorphen, die bislang bei *Ch. parallelus* nur in zwei frühen Arbeiten untersucht wurde. Die erste Studie von SANSOME & LA COUR (1935) wurde bereits erwähnt (3), und eine zweite stammt von CREIGHTON & ROBERTSON (1941) aus Iowa/USA, in der Farbmorphen von *Ch. longicornis*

untereinander verpaart worden sind. Nach heutigem Kenntnisstand handelte es sich dabei um die mit *Ch. parallelus* verwandte Art *Ch. curtipennis* (Harris), deren Vorfahren vermutlich während der letzten Warmzeit nach Nordamerika kamen und sich durch die Mitte der USA von der West- zur Ostküste flächendeckend ausgebreitet haben (OTTE 1981). In der Abtrennung der Morphen und im experimentellen Design sind beide Arbeiten aber weder untereinander noch mit dem hier gewählten Ansatz vergleichbar.

Die in den frühen 1980er Jahren begonnenen Jenaer Untersuchungen zur Adaptation von *Ch. parallelus*-Populationen an ihre Habitate versandeten etwa zehn Jahre später unter neuen Forschungsfeldern. Derzeit jedoch - und ein weiteres Jahrzehnt später - gerät *Ch. parallelus* erneut ins (mikro)evolutive (u.a. TREGENZA et al. 2000) und biodiverse Blickfeld (UNSICKER et al., eingereicht). Im vorliegenden Beitrag werden die Ergebnisse aus Paarungsexperimenten mit den drei Hauptfarbmorphen von *Ch. parallelus* beschrieben. Neben Daten zur Reproduktion und Befunden zur Morphenstabilität wird insbesondere die Morphenverteilung in den F1-Generationen dargestellt und thematisiert.

2 Material und Methode

2.1 Einteilung in Farbmorphen

Bezogen auf *Ch. parallelus* sind die verschiedenen Systeme mit drei bis sieben (elf) Farbmorphen in Tab. 1 zusammengefasst und dort aufgrund ihrer Beschreibung den fünf hier verwendeten Grundmorphen zugeordnet. Für die vorliegenden Untersuchungen erfolgte die Morphenbestimmung nach dem Schema von RICHARDS & WALOFF (1954, dort auch Bestimmungsschlüssel): Grün (G); Grün, braune Beine (GbB); Rückenstreifen (R); Grün, braune Seiten (GbS); Braun (B).

Sieht man einmal von den Systemen mit abweichender Morphenzuordnung ab (SANSOME & LA COUR 1938, CLARK 1943), so ergibt sich ein recht einheitliches Bild von 4-7 Grundmorphen bei *Ch. parallelus* (Tab. 1). Dies verwundert jedoch nicht, werden doch die betreffenden Morphen, von VORONTSOVSKII (1928) zuerst benannt, in teils abgewandelter Form später auch von RUBTZOV (1935), CHOPARD (1951) und GUERRUCCI & VOISIN (1985) anerkannt und weitgehend übernommen. Zwar berufen sich RICHARDS & WALOFF (1954) in erster Linie auf die subtileren Farbformeln von CLARK (1943), doch vereinfachen sie letztlich ihr System doch wieder auf fünf klar farbbeschreibende und damit selbsterklärende Morphen. Eine noch grobere Unterteilung nach einfarbig Grün, zweifarbig und einfarbig Braun findet sich bei WEIDNER (1950) und, bei zutreffender Interpretation, auch bei GILL (1981). In fast allen genannten Arbeiten wird auch auf eine mehr oder weniger breite Variabilität (besonders in den Farbtönen) innerhalb der Farbmorphen hingewiesen, wobei aber zumindest bei *Ch. parallelus* nur sehr selten nicht zuordenbare Individuen auftreten.

Tab. 1: Systeme der Farbmorphen (nach zunehmendem Braun-Anteil) bei *Chorthippus parallelus* in zeitlicher Reihung.

¹⁾ Morphen teilweise zit. bei UVAROV (1966); ²⁾ Morphen für *Ch. albomarginatus* beschrieben (und auf zwei Tafeln abgebildet) und für *Ch. parallelus* als ebenfalls zutreffend angegeben; ³⁾ betrifft *Ch. curtispennis* (Farbmorphen auf Frontispiz des Zeitschriftenheftes); ⁴⁾ Farbmuster für drei Hauptmorphen zu erschließen; ⁵⁾ übernimmt System von RUBTZOV (1935); ⁶⁾ in Anlehnung an und Erweiterung von CHOPARD (1951). f.: forma, var.: varietas.

Autor (Jahr) Geogr. Gebiet	Grün G	Grün, br. Bei- ne GbB	Rücken- streifen R	Grün, br. Seiten GbS	Braun B	Zahl d. Mor- phen
SANSOME & LA COUR (1935) S-England	14 loci mit übergreifender Morphenzuordnung					
VORONTSOVSKII (1928) ¹⁾	var. viridis var. porphyroptera		var. hyalolateralis var. prasinolateralis	var. hyalosuperficies	var. rubiginosa var. fuliginosa	7 var.
RUBTZOV (1935) ²⁾ Sibirien	f. viridis		f. hyalolateralis f. porphyrica	f. hyalosuperficies	f. rubiginosa f. fuliginosa	6 f.
CREIGHTON & ROBERTSON (1941) ³⁾ USA, Iowa	s ^L (light back, green side)		s ^R (red back, green side)	s ^V (variegated side)	? s ⁺ variable grey/black	4
CLARK (1943) ⁴⁾ England	Farbformeln mit teils mehrfacher Morphenzuordnung					11
WEIDNER (1950) D: Main-Gebiet	einfarbige Form		zweifarbige Form		schwarze Form	3 Formen
CHOPARD (1951) ⁵⁾ Frankreich	f. viridis		f. hyalolateralis f. porphyrica	f. hyalosuperficies	f. rubiginosa f. fuliginosa	6 f.
RICHARDS & WALOFF (1954) S-England, Silwood Park	var. green	var. green, brown legs	var. dorsal stripe	var. green, brown sides	var. brown (+ 5 sub- var.)	5 var.
GILL (1981) ⁴⁾ England	green		green/ brown		brown	mind. 3
GUERRUCCI & VOISIN (1988) ⁶⁾ Frankreich, Massif Central	f. viridis		f. hyalolateralis f. porphyrica	f. hyalosuperficies f. rubrolateralis	f. rubiginosa f. purpurata (nur ♀)	7 f.

2.2 Zuchtansätze

Von September 1984 bis September 1987 und von Juni 1992 bis Juni 1993 (Wiederholungsexperiment) wurden insgesamt 11 Paarungsexperimente mit den drei Hauptfarbmorphen (Grün, Rückenstreifen, Braun) im Gewächshaus des Wissenschaftsbereiches und späteren Instituts für Ökologie der FSU Jena durchgeführt. Dabei sind sowohl Weibchen und Männchen derselben Morphe als auch

solche verschiedener Morphen miteinander verpaart worden (Tab. 2). Zu Beginn eines Experiments wurden die Imagines bzw. L4-Nymphen der jeweils benötigten Farbmorphen im Freiland (Umgebung von Jena/Thüringen) gekeschert oder aus Nachzuchten eines vorhergehenden Experiments entnommen. In jedem Käfig (37x37x46 cm) kamen in der Regel jeweils 10 Weibchen und 10 Männchen der betreffenden Morphen, die mit Blättern von Knautgras (*Dactylis glomerata*) aus dem Freiland gefüttert wurden. Die Experimente erbrachten insgesamt 292 Ootheken, aus denen 1388 Erstlarven schlüpften. Um die Farbmorphenverteilung während der Ontogenese der F1-Generation verfolgen zu können, wurde jedes Experiment möglichst bis nach der Imaginalhäutung der F1-Generation ausgedehnt. Für die gemischten Paarungen $G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$ und $R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$ sind aus der F1 nur L2/L3-Daten verwendbar, da die Juvenilen für ein anderes Experiment genommen und dabei leider vermischt wurden.

Tab. 2: Zuchtansätze zur Kreuzung der Farbmorphen von *Chorthippus parallelus*. A und M: Flächenkürzel, Im: Imagines, mak: ♀♂ überwiegend makropter, ND: Nondormanz. Doppellinien trennen die jeweils gleichzeitigen Versuchsansätze. F1-Nachzucht (Nachz.) aus vorhergehendem Experiment (1984).

Morphen	sex ratio	Herkunft	Imaginal-zucht	Oothekenzahl
$R_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂	Leutratal (A)	6.9.-13.10.84	31
$B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂	Leutratal (A)	6.9.-15.10.84	26
$G_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂	Leutratal (A), Mühlital	6.9.-13.10.84	31
$B_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂ mak	F1-Nachz. (Leutratal)	29.5.-20.8.85	33
$R_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂ mak	F1-Nachz. (Leutratal)	30.5.-20.8.85	38
$B_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂ mak	F1-Nachz. (Leutratal)	29.5.-20.8.85	38
$G_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂ mak	F1-Nachz. (Leutratal)	29.5.-20.8.85	33
$R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	19 ♀♀ x 18 ♂♂	Mühlital, Leutratal	15.8.-18.9.86	2
$G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	8 ♀♀ x 18 ♂♂	Mühlital, Leutratal	15.8.-18.9.86	4
$R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	10 ♀♀ x 10 ♂♂	Leutratal (M)	30.6.-4.8.92	41
$G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	7 ♀♀ x 10 ♂♂	Leutratal (M)	30.6.-4.8.92	15
	Noch-Wärme (ND-Schlupf)	Kühlephase (Ootheken)	F1-Schlupf	F1-Zucht
$R_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	13.10.-29.12.84	29.12.84-28.3.85	12.4.-23.4.85	-28.5.85 (50 Im)
$B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$	15.10.-29.12.84	29.12.84-28.3.85	12.4.-23.4.85	-28.5.85 (51 Im)
$G_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	13.10.-29.12.84	29.12.84-28.3.85	12.4.-25.4.85	-28.5.85 (57 Im)
$B_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	20.8.-8.10.85	8.10.85-E März 86	21.4.-30.4.86	-28.5.86 (91 Im)
$R_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$	20.8.-8.10.85	8.10.85-E März 86	21.4.-28.4.86	-28.5.86 (117 Im)
$B_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	20.8.-8.10.85	8.10.85-E März 86	21.4.-28.4.86	-28.5.86 (92 Im)
$G_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$	20.8.-8.10.85	8.10.85-E März 86	21.4.-25.4.86	-28.5.86 (92 Im)
$R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	18.9.-3.10.86	3.10.86-3.7.87	kein Schlupf	keine F1-Zucht
$G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	18.9.-3.10.86	3.10.86-3.7.87	25.7.-15.8.87	-2.9.87 (10 L3)
$R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$	4.8.-24.8.92	24.8.92-28.4.93	13.5.-21.5.93	-1.6.93 (157 L2/3)
$G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$	4.8.-24.8.92	24.8.92-28.4.93	13.5.-23.5.93	-1.6.93 (103 L2/3)

2.3 Reproduktionsparameter

Von sieben Zuchtansätzen liegen Reproduktionsparameter vor, während die ersten R/G-Paarungen (1986) nur sehr wenige Ootheken erbrachten und im Nachversuch (1992) die Parameter nur fragmentarisch erfasst wurden. Die einzelnen Zuchtansätze (Imaginalhälterung) erstreckten sich über 1-3 Monate (bis zum Absterben der letzten Imagines) und wurden dabei in wenig-tägigen Abständen (meist in Verbindung mit dem Einstellen neuen Futters) auf gestorbene Heuschrecken kontrolliert. Zur Eiablage dienten in jedem Käfig 1-2 Plastbehälter mit einem stets etwas feuchten, feingesiebten Gartenerde/Sand-Gemisch. Nach dem Ende der Hälterung wurden die insgesamt 292 Ootheken ausgegraben, gezählt und wieder in etikettierte Schalen eingegraben. Diese Schalen blieben zunächst noch einige Wochen in den Käfigen im Gewächshaus, um den Nondormanzschlupf zu registrieren. Danach kamen die Schalen mindestens drei Monate in einen Kühlschrank bei 5-7 °C. Im Frühjahr/Sommer wurden sie erneut ins Gewächshaus in Zuchtkäfige gebracht, um den Schlupf der F1-Generation zu registrieren (Tab. 2). Nach Schlupfende sind die Ootheken erneut ausgegraben, die in ihnen verbliebenen Resteier gezählt und (nach Aufstechen) deren Entwicklungszustand bzw. Embryonalstadium notiert worden. Aus dem Mortalitätsprotokoll (Imagines) eines Käfigs ließ sich die mittlere Zahl an Weibchen über den jeweiligen Haltungszeitraum bestimmen. Auf diese Weise konnten dann weibchenbezogene Reproduktionsparameter berechnet werden (vgl. Tab. 3).

2.4 Farbmorphenspektren in der F1-Generation

Nach dem Postdormanz-Schlupf befanden sich in den einzelnen Käfigen 107-176 Erstlarven (vgl. Tab. 3), die wiederum mit Knaulgras gefüttert wurden. Aufgrund einer hohen Mortalität in den ersten beiden Stadien blieben je Käfig 50-117 Imagines übrig. Die Bestimmung der Farbmorphen erfolgte ab dem zweiten Stadium. Dazu wurden die Heuschrecken nach jeder Häutung (aber ohne Geschlechtsbestimmung) in einen anderen Käfig gesetzt, und dabei die mittels Exhaustor entnommenen Tiere auf ihre Farbmorphe hin kontrolliert. Bei den Imagines sind die Farbmorphen getrennt für Weibchen und Männchen erfasst worden.

3 Ergebnisse

3.1 Reproduktion der Farbmorphen

Für sieben Kreuzungsvarianten ergaben sich auswertbare Parameter, wobei nur die jeweils gleichzeitig und gleichlang durchgeführten Experimente untereinander vergleichbar sind (Tab. 3). In einer ersten Versuchsreihe wurden die Hauptmorphen Grün (G), Rückenstreifen (R) und Braun (B) jeweils morphenrein verpaart. Dabei erreichten die R-Weibchen in allen vier Vergleichszahlen (Eizahl pro Oothek, Oothekenzahl pro Weibchen, Eizahl pro Weibchen und F1-Schlupf pro Weibchen) etwas höhere Werte als die G- und B-Weibchen, was auf einen leichten Reproduktionsvorteil hindeutet (Tab. 3).

In der zweiten Versuchsreihe mit gemischten Paarungen erreichten wiederum jene die Höchstwerte, bei der die Weibchen der R-Morphe angehörten, während

die Paarungen mit Weibchen der anderen beiden Hauptmorphen deutlich niedrigere Werte aufwiesen (Tab. 3). Die gegenüber der ersten Versuchsreihe zumeist niedrigeren Reproduktionswerte sind hier aber eine Folge der zur Zucht verwendeten makropteren Weibchen und Männchen (aus einem vorhergehenden Experiment), mit einer deutlich längeren imaginalen Reifedauer (hier nicht dargestellt) und einen etwas höheren Resteier-Anteil aufgrund von Nichtbefruchtung, wie die Embryonenkontrolle ergab (vgl. hierzu KÖHLER 2002).

Tab. 3: Reproduktionsparameter der Farbmorphenkreuzungen bei *Ch. parallelus* aus Laborzuchten 1984-86. Fett: jeweils auffallende Maxima. ND: Nondormanz, PD: Postdormanz, mak: vorwiegend makroptere Individuen. In Klammern: Anteile an Gesamtschlupf bzw. Gesamteizahl. * Unstimmigkeiten aufgrund unsicherer mittlerer Weibchenzahl. Doppellinie trennt jeweils gleichzeitige Versuchsansätze, unter fetter Linie die standardisierten Reproduktionsparameter.

Parameter	G♀ x G♂	R♀ x R♂	B♀ x B♂	G♀ x B♂ mak	B♀ x G♂ mak	R♀ x B♂ mak	B♀ x R♂ mak
Mittl. ♀-Zahl	7,7	7,5	7,1	8,8*	8,8	8,0	9,4*
Ootheken, gesamt	31	31	26	33	38	38	33
ND-Schlupf	11(7%)	23 (12%)	16 (11%)	1 (<1%)	0 (0%)	5 (3%)	10 (7%)
PD-Schlupf	137	176	125	134	107	159	139
F1-Schlupf, ges.	148	199	141	135	107	164	149
Resteier	25 (15%)	15 (7%)	32 (18%)	37 (22%)	59 (35%)	49 (24%)	35 (20%)
Eizahl, gesamt	173	214	173	171	166	208	174
Eizahl/Oothek	5,6	6,9	6,7	5,2	4,4	5,5	5,3
Ootheken/♀	4,0	4,1	3,7	3,8*	4,3	4,8	3,5*
Eizahl/♀	22,4	28,3	28,1	19,4*	18,9	26,0	18,5*
F1-Schlupf/♀	19,2	26,5	19,9	15,3*	12,2	20,5	15,9*

3.2 Morphenstabilität in der Ontogenese

Inwieweit eine individuell einmal ausgeprägte Farbmorphe zeitlebens (also auch über die Häutungen) erhalten bleibt, ließ sich in sieben Experimenten zumindest indirekt erschließen. Dazu wurde ab dem zweiten Juvenilstadium und nach jeder Häutung das Farbmorphenspektrum der Käfigpopulationen bestimmt, wobei die Ergebnisse recht eindeutig und mit überall gleicher Tendenz ausfielen.

Als Beispiel sei die Paarung R♀xR♂ aufgeführt (Abb. 1). Die Morphenanteile, hier für R und B deutlich zu sehen, blieben von der L2 bis zur Imago weitgehend gleich, wobei Verschiebungen infolge Todes offensichtlich alle Morphen in ähnlicher Weise betrafen. Seltene Farbmorphen können dabei mortalitätsbedingt im Laufe der Ontogenese ganz verschwinden, wie hier GbS. Dasselbe Bild ergab sich sowohl bei den anderen morphenreinen (G♀xG♂, B♀xB♂) als auch den morphengemischten Paarungen (G♀xB♂, B♀xG♂, R♀xB♂, B♀xR♂). Es traten hingegen nur einzelne Fälle auf, bei denen in der Imaginalgruppe eine Morphe auftauchte, die zuvor bei den Juvenilen noch nicht notiert wurde.

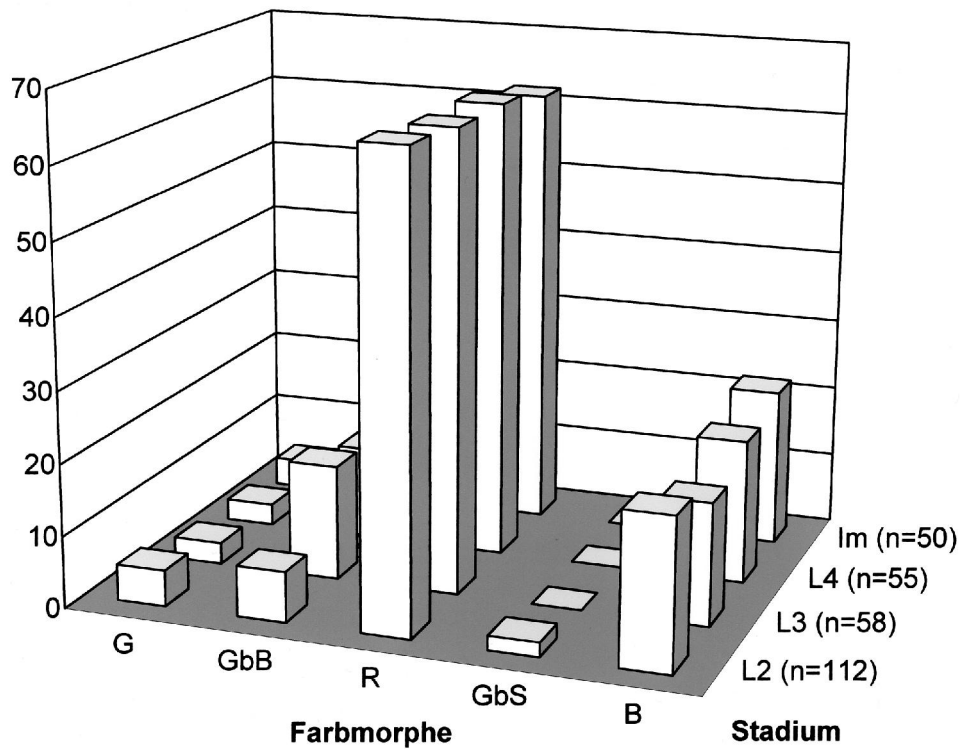


Abb. 1: Verteilung der Farbmorphen [in %] bei *Ch. parallelus* von der L2 bis zur Imago in der F1-Generation von $R_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$. Abnehmende Individuenzahlen infolge Käfigmortalität.

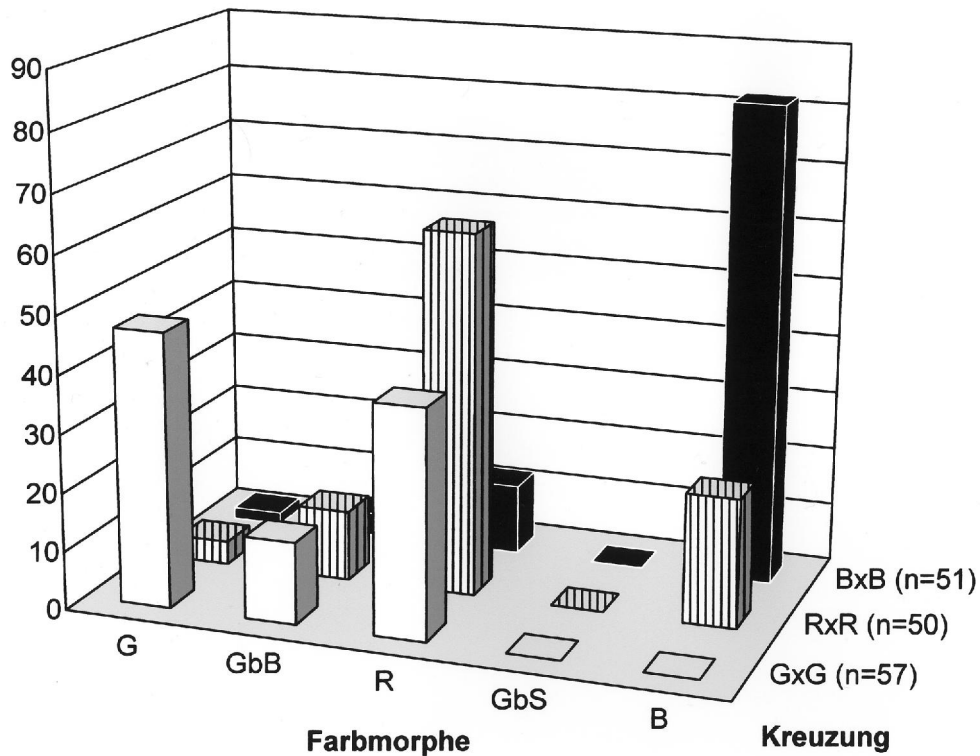


Abb. 2: Verteilung der Farbmorphen [in %] bei *Ch. parallelus* (Imagines) in den F1-Generationen der drei morphenreinen Paarungen $G_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$ und $B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$ (auch in Grafik jeweils links die Weibchen).

3.3 Vererbung der Farbmorphen in der F1-Generation

Wurden jeweils Weibchen und Männchen ein und derselben Morphe miteinander verpaart, so überwog in der F1-Generation stets auch diese Farbmorphe, wenn auch in wechselnden Anteilen (Abb. 2, F1-Imagines). Am ausgeprägtesten zeigte sich die Morphendominanz bei $B_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$ mit etwa 82% Braunanteil in der F1, während von den anderen nur noch R mit 11% etwas stärker vertreten war. Im Falle von $R_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$ dominierte mit 64% auch diese Morphe, weit vor B mit 20% sowie GbB und G in unbedeutenden Anteilen. Bei $G_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$ ergaben sich 44% Grüne, aber auch 40% Rückenstreifen, dazu noch wenige GbB, während B völlig fehlte. In allen drei Ansätzen fehlte in der F1 die Morphe GbS völlig (Abb. 2).

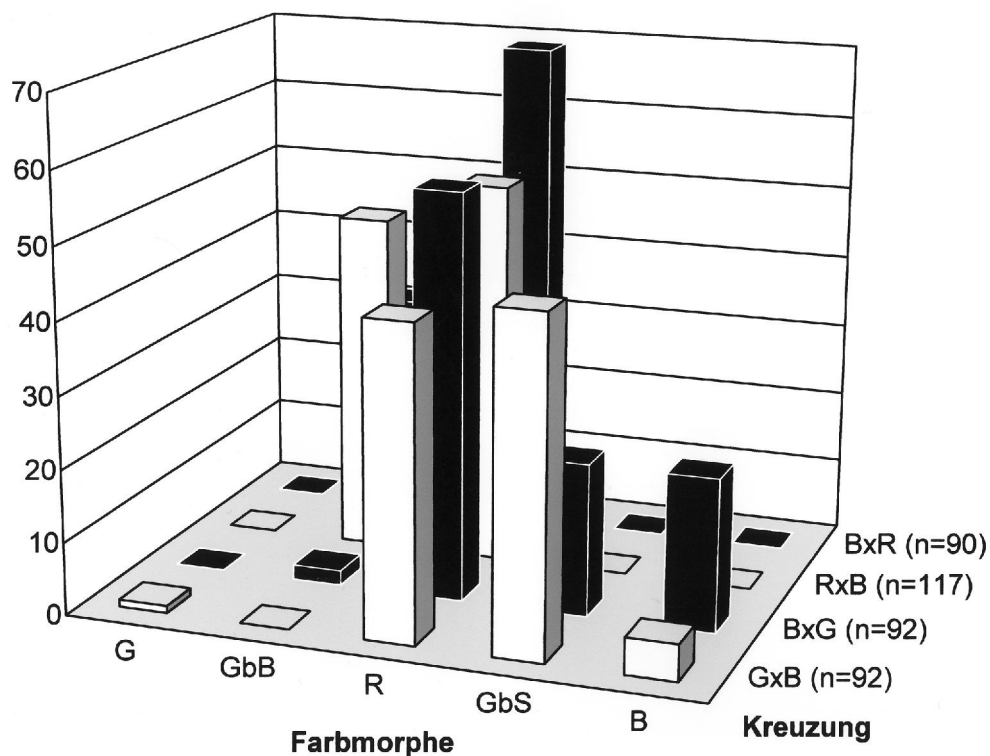


Abb. 3: Verteilung der Farbmorphen [in %] bei *Ch. parallelus* (Imagines) in den F1-Generationen der vier morphengemischten Paarungen $G_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$, $B_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$, $R_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$ und $B_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$ (auch in Grafik jeweils links die Weibchen). Schwarz: Säulen mit $B_{\text{♀}}$

Bei den gemischten Paarungen ergaben sich - unabhängig vom Weibchen (G, B oder R) - fast durchweg dominante R-Anteile (43-69%), mit einem Höchstwert von 69% bei $B_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$. Bei Paarungen von R mit B fehlten erstaunlicherweise B, GbS und G (Abb. 3). Bei Paarungen von $G_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$ lag GbS (46%) an erster Stelle noch vor R, doch G (1%) war gerade noch so vorhanden und GbB (0%) fehlte ganz (Abb. 3). Bei Paarungen mit $R_{\text{♀}} \times G_{\text{♂}}$ war ebenfalls der R-Anteil (45%) am höchsten, gefolgt von GbS (36%), während umgekehrt bei $G_{\text{♀}} \times R_{\text{♂}}$ zwar wiederum ein hoher R-Wert (42%), aber hier gefolgt von G (29%) auftrat. In beiden Ansätzen fehlte jedoch B (je 2%) fast völlig (Abb. 4). Die Ergebnisse lassen sich für die Mischpaarungen so zusammenfassen: $R > B$, $R > G$ und $B > G$. Dies bedeutet einen durchgängigen Vererbungsvorteil für R, und zwar unabhängig von der

Art der Morphenpaarung. Dagegen treten B und G in den jeweiligen F1-Generationen sehr viel seltener auf. Am meisten benachteiligt in der genetischen Weitergabe bei Mischpaarungen ist aber G, war diese Morphe doch nur dann in der F1 von Gemischtpaarungen in nennenswerten Anteilen vertreten, wenn sich G♀ mit R♂ paarten.

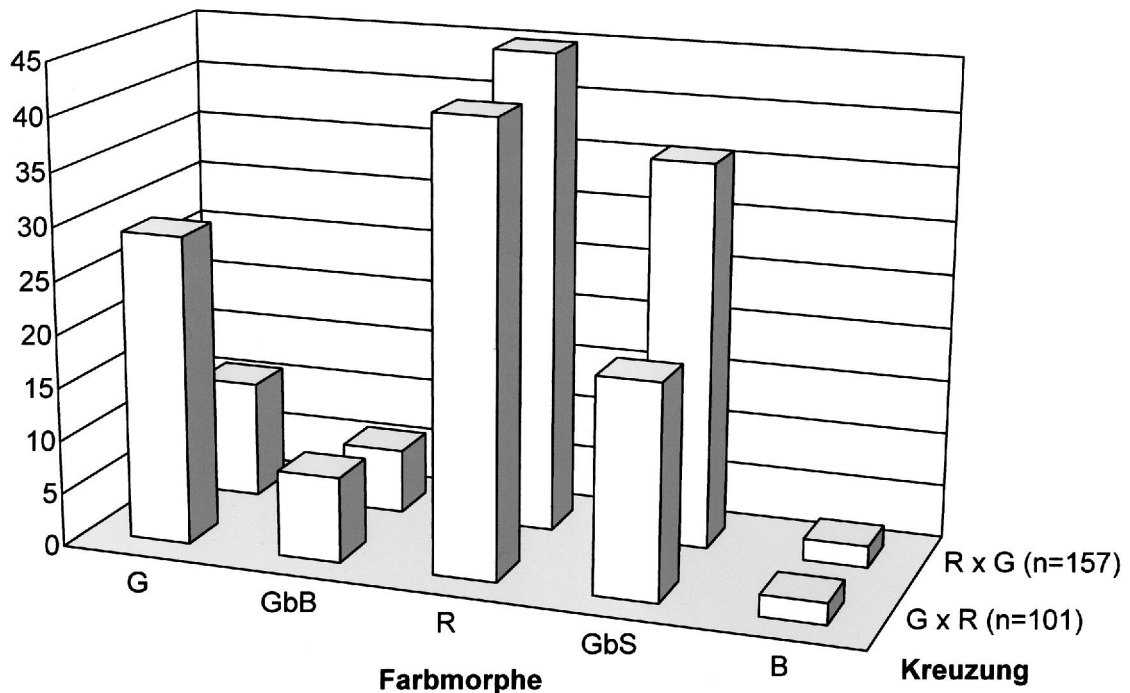


Abb. 4: Verteilung der Farbmorphen [in %] bei *Ch. parallelus* (Imagines) in den F1-Generationen der zwei gemischtmorphigen Paarungen G♀xR♂ und R♀xG♂ (auch in Grafik jeweils links die Weibchen).

4 Diskussion

Der Gemeine Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), zählt zu jenen *Chorthippus*-Arten, die nur wenige, genetisch manifeste und mithin ontogenetisch stabile Farbmorphen aufweisen, deren Erhaltung in den Populationen durch balancierten Polymorphismus erklärt wird. Dabei könnte die adaptive Bedeutung der Farbmorphen in direkten Fitnessvorteilen einzelner Morphen (wie der Reproduktion) wie auch in indirekten Vorteilen (als Tarnung) gegenüber Räubern liegen (RICHARDS & WALOFF 1954). Diese bereits vor einem halben Jahrhundert aus umfangreichen Untersuchungen getroffenen Feststellungen sind heute noch ebenso aktuell wie offen in der Beweislage. Während andere, Farbmorphen ausbildende Insektentaxa in Europa (wie etwa bei den Zikaden und Marienkäfern) längst intensiv untersucht worden sind (hierzu nur MÜLLER 1985), wurde dieser Aspekt bei heimischen Gomphocerinae bislang kaum weiterverfolgt.

Wie die vorliegenden Paarungsergebnisse zeigen, ist die R-Morphe tatsächlich reproduktiv in einem leichten Vorteil gegenüber allen anderen Farbmorphen, sofern nur ein R-Weibchen an der Fortpflanzung beteiligt ist. Vernachlässigt wer-

den kann dabei die (hier nicht bekannte) Paarungshäufigkeit der Weibchen, da diese bei *Ch. parallelus* weder die Reproduktionsparameter noch den F1-Schlupf beeinflusst (REINHARDT & KÖHLER 1999). Dieser reproduktive R-Vorteil deckt sich mit Befunden, wonach die R-Morphe in zahlreichen Populationen zumindest recht häufig, wenn nicht gar dominant vertreten ist (KÖHLER & RENKER 2006). Demgegenüber fanden RICHARDS & WALOFF (1954) keine signifikanten Unterschiede zwischen der Fekundität der R-Morphe (bei 20 Weibchen) und jener der B-Morphe (bei 16 Weibchen), während von G keine Ergebnisse vorlagen.

Ein für die Experimente wie Ergebnisse entscheidender Punkt ist der Nachweis jeglicher individueller Stabilität der einmal ausgefärbten Morphen. In den hier durchgeführten Experimenten wurden die Heuschrecken aber nicht einzeln über ihre Juvenilentwicklung verfolgt, sondern es ist das jeweilige Morphenspektrum nach jeder Häutung erfasst worden. Aus der hohen Übereinstimmung der Morphenanteile in den Stadien L2, L3, L4 und Imago wird dabei auf eine weitgehende individuelle Morphenstabilität geschlossen, nach der die Farbmorphe in einem frühen Juvenilstadium auch jener in der Imago entsprechen muss. Die Zuchtbefunde belegen aber auch eine gleiche anteilige Morphenmortalität. Aus Beobachtungen an einzeln gekäfigten Nymphen von *Ch. parallelus* schlossen sowohl SANSOME & LA COUR (1935) als auch RICHARDS & WALOFF (1954) bereits auf ontogenetisch stabile Farbmorphen, die sich in den Hauptfarben und Mustern nur graduell änderten. Auch Markierung-Wiederfang-Experimente mit Imagines ergaben keine Farbänderungen während der Fortpflanzungsphase (RICHARDS & WALOFF 1954).

Die bisherigen Kreuzungs-Experimente reichen noch nicht aus, um die Farbmorphen genterminologisch exakt zu kennzeichnen. Hinzu kommt, dass diese Befunde nicht auf Nachkommenschaften von Einzelpaaren basieren, sondern nur auf solchen von Paarungsgruppen, was keine statistische Auswertung ermöglicht, sondern nur Tendenzen aufzeigen kann. Ein weiteres Problem ist die Verwendung von Imagines aus Wildpopulationen, deren Weibchen sich bereits einmal oder mehrmals (mit Männchen unbekannter Morphen) verpaart haben könnten und entsprechende Spermienanteile noch in den Receptacula seminis besitzen. Doch die zumeist klar unterscheidbaren Häufigkeitsmuster in den F1-Generationen sind Anzeichen dafür, dass derartige Unwägbarkeiten keine entscheidende Rolle gespielt haben können.

Zumindest lieferten die Paarungsexperimente klare Hinweise auf die Vererbungs-Dominanz der R-Morphe, und zwar in allen möglichen Kreuzpaarungen der Hauptfarbmorphen. Dies ist, neben der etwas höheren Fekundität, eine weitere Erklärung für die weite Verbreitung und Häufigkeit von R in den Populationen. Hingegen lässt sich das in Wildpopulationen teils ebenfalls häufige Auftreten der Grün-Morphe nach den Paarungsergebnissen nicht befriedigend erklären, weil G in fast allen Mischpaarungen einen deutlichen Vererbungs-nachteil aufwies. Entweder wird dieser Nachteil durch viele morphenreine G-Paarungen abgeschwächt, oder es könnte in mesophilen Wiesen tatsächlich selektives Räubertum einen Überlebensvorteil für G bringen, wie es erste Hinweise aus einem Markierung-Wiederfang-Experiment belegen (KÖHLER & RENKER 2006).

Dank

Die ersten Anregungen, sich auch bei Feldheuschrecken mit Farbmorphen und balanciertem Polymorphismus zu beschäftigen, erhielt ich von unserem hochverehrten damaligen Emeritus, Herrn Prof. em. Dr. H. J. Müller (Großhansdorf), der selbst über viele Jahre den larvalen Farbpolymorphismus bei der Zwergzikade *Mocycdia crocea* untersuchte. Ihm verdanke ich viele Hinweise, anregende Diskussionen und den Einstieg in die umfangreiche Literatur zur Thematik.

Verfasser:
Günter Köhler
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Ökologie
Dornburger Str. 159
D-07743 Jena
Email: Guenter.Koehler@uni-jena.de

5 Literatur

- CHOPARD, L. (1951): Faune de France. 56 Orthopteroides. - P. Lechevalier, Paris, 359 S.
- CLARK, E.J. (1943): Colour variation in British Acrididae (Orthopt.). - Entomol. Mon. Mag. 79: 91-104.
- CREIGHTON, M. & ROBERTSON, N.R.B (1941): Genetic studies on *Chorthippus longicornis*. - J. Heredity 32: 339-342.
- 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.
- 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.
- KÖHLER, G. (2002): Experimente und Erhebungen zur Flügligkeit beim Gemeinen Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Caelifera: Acrididae) – ein Beitrag zur Interpretation von Makropterie. - Articulata 17(1): 1-19.
- KÖHLER, G. & RENKER, C. (2006): Verteilung, Morphometrie und Fitness der Farbmorphen in Wildpopulationen von *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Caelifera: Acrididae). - Articulata 21 (1):59-75.
- MÜLLER, H.J. (1985): Über die ökologische Bedeutung des Polymorphismus. - Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. 4: 258-263.
- OTTE, D. (1981): The North American Grasshoppers, Volume I. Acrididae, Gomphocerinae and Acridinae. - Harvard Univ. Press, Cambridge/Mass. and London, England.
- RAGGE, D. (1965): Grasshoppers, Crickets and Cockroaches of the British Isles. - Warne, London, 299 S.
- REINHARDT, K. & KÖHLER, G. (1999): Costs and benefits of mating in the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Caelifera: Acrididae). - J. Insect Behaviour 12 (3): 283-293.

- RICHARDS, O.W. & WALOFF, Z. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. - *Anti-Locust Bulletin* 17, 182 S.
- RUBTZOV, I.A. (1935): Phase variation in non-swarming grasshoppers. - *Bull. Entomol. Res.* 26: 499-574.
- SANSOME, F.W. & LA COUR, L. (1935): The genetics of grasshoppers: *Chorthippus parallelus*. - *J. Genetics* 30: 415-422.
- TREGENZA, T.; PRITCHARD, V.L. & BUTLIN, R.K. (2000): Patterns of trait divergence between populations of the Meadow grasshopper, *Chorthippus parallelus*. - *Evolution* 54(2): 574-585.
- 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. (1966): Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology. Volume I. - At the University Press, Cambridge, 481 S.
- VORONTSOVSKII, P.A. (1928): On the question of homologous series of colour variation in Acrididae (russ.). - *Bull. Orenburg Plant Prot. Sta. (Izv. orenburg. stants. Zashch. Rast.)* 1, 27-39. (zit. nach Rubtzov 1935 und UVAROV 1966)
- WEIDNER, H. (1950): Ökologische Voraussetzungen für eine intraspezifische Evolution bei Heuschrecken. - *Zool. Anz., Ergänzungsband zu Bd. 145 (KLATT-Festschrift)*: 1069-1078.