

Institut für Zoologie, Universität für Bodenkultur, und Institut für Zoologie, Universität Wien,
Österreich

**Fortpflanzung und Fortpflanzungsbarrieren
bei *Phaneroptera nana* FIEB. (1853) und *Phaneroptera sparsa* STÅL (1857)
(Orthoptera: Tettigonioidea)¹⁾**

**Reproduction and Reproductive Isolation in *Phaneroptera nana*
FIEB. (1853) and *Phaneroptera sparsa* STÅL (1857) (Orthoptera, Tettigonioidea)**

BRIGITTE HELFERT und K. SÄNGER

Abstract

The reproduction of two *Phaneroptera* species, *Ph. nana* and *Ph. sparsa*, was investigated. These species had been considered as subspecies of one polytypic superspecies for a long time. Mainly because of their sympatric occurrence they were restored to the status of full species. The results of crossbreeding experiments proved the existence of various breeding barriers, and the inviability of the hybrids, respectively. Herewith the status of *Ph. nana* and *Ph. sparsa* was confirmed.

1. Einleitung

Ph. nana und *Ph. sparsa* zeigen sehr große Übereinstimmungen in ihrer Morphologie. *Ph. sparsa* wurde zwar von STÅL (1857) als eigene Art beschrieben, später aber von RAGGE (1956) als Subspecies von *Ph. nana* betrachtet. Neben der morphologischen Ähnlichkeit mußte nach den damals vorliegenden Fundortangaben außerdem eine Allopatrie angenommen werden. Nach MORALES AGACINO (mündl., zit. in HARZ 1969) tritt *Ph. sparsa* jedoch in Südspanien gemeinsam mit *Ph. nana* auf; dies veranlaßte HARZ zu der Annahme, daß es sich bei *Ph. sparsa* um eine selbständige Art handeln könnte. Ein weiteres Indiz dafür waren Angaben von AYAL bzw. PENER (zit. in RAGGE 1980) über sympatrische Vorkommen beider Arten in Palästina. Diese Hinweise veranlaßten RAGGE (1980) *Ph. sparsa* von *Ph. nana* zu trennen und wieder als eigene Art zu etablieren.

RAGGE erwähnte Beobachtungen von AYAL, daß interspezifische Verpaarungen von *Ph. nana* und *Ph. sparsa* vorkommen, wenn die Tiere in kleinen Käfigen zusammengesperrt werden. Da die produzierten Nachkommen ausschließlich aus Weibchen bestanden, schloß AYAL die Möglichkeit einer parthenogenetisch erzeugten F₁ nicht aus.

Diese Angaben waren der Anlaß zur Untersuchung der Fortpflanzung beider Arten in planmäßigen Reinzuchten (Männchen und Weibchen der selben Art) sowie Hybridzuchten (*Ph. nana*-Weibchen × *Ph. sparsa*-Männchen und *Ph. sparsa*-Weibchen × *Ph. nana*-Männchen).

¹⁾ Diese Arbeit wurde aus Mitteln der Hochschuljubiläumsstiftung gefördert.

2. Material und Methode

Die Kreuzungsversuche wurden ausschließlich mit Tieren aus Laborstämmen durchgeführt. Die Parentalgeneration von *Ph. nana* stammte aus der Gegend von Auer in Südtirol, die von *Ph. sparsa* aus Kenya (Kwale bei Mombasa bzw. Ngulia im Nationalpark Tsavo-West).

Auf Aufzucht und Haltung der Tiere erfolgte nach der bei HELFERT und SÄNGER (1975) beschriebenen Methode.

Für die Kreuzungsversuche wurden Exemplare von *Ph. nana* aus der 10. und von *Ph. sparsa* aus der 6. Filialgeneration verwendet. Die vorhergegangene F₀ von *Ph. nana* und die F₅ von *Ph. sparsa* entsprachen hinsichtlich der Körpergröße und der Körperproportionen (z. B. der Flügellänge) den Freilandpopulationen. Vergleiche mit Wildfängen ergaben keine signifikanten Proportionsunterschiede. Durch die Anwendung derartiger Auswahlkriterien sollte vermieden werden, daß bestimmte Laboreinflüsse, wie z. B. Gedränge-Effekte, die Ergebnisse beeinflussten. Crowding-Effekte sind bei anderen Tettigonioiden nachgewiesen (SÄNGER 1984) und können neben einer Tendenz zu übernormalem Flügelwachstum auch eine verzögerte Eireifung und eine Reduktion der Ovariolenzahl zur Folge haben (RAMME 1950).

Die Kreuzungsversuche (*Ph. nana*-Weibchen × *Ph. nana*-Männchen, *Ph. sparsa*-Weibchen × *Ph. sparsa*-Männchen, *Ph. nana*-Weibchen × *Ph. sparsa*-Männchen, *Ph. sparsa*-Weibchen × *Ph. nana*-Männchen) wurden sowohl in Einzel- als auch Gruppenhaltung durchgeführt. Bei Einzelzucht (EZ) wurden jeweils ein Weibchen und ein Männchen ab dem letzten Larvenstadium gemeinsam gehalten (Terrariumgröße: 13 × 13 × 15 cm) und von jedem Versuchsansatz die individuellen Kenndaten der Praeovipositionszeit (PraeOZ), Ovipositionszeit (OZ), Postovipositionszeit (PostOZ), der Fertilität sowie der Natalität der Filialgeneration erhoben. Die Begriffe Fertilität und Natalität folgen im wesentlichen den Definitionen von SCHWERDTFEGER (1979). Unter Fertilität wird in der vorliegenden Arbeit die gesamte Eiproduktion pro Weibchen bzw. pro Versuchsgruppe und Versuchsdauer verstanden. Der im folgenden verwendete Begriff der Natalität entspricht sinngemäß der „sekundären Natalität“ von SCHWERDTFEGER, also der Anzahl der Nachkommen pro Weibchen, die ihre Embryonalentwicklung abgeschlossen haben.

Als Kriterium für ein typisches Eiablageverhalten diente generell die Ablage der Eier in das Ersatzsubstrat (Filterpapierstreifen); Abweichungen davon, wie etwa das Unterbleiben von Probebohrungen im Substrat (Einschnitte mit dem Ovipositor ohne Eiablage) oder das Fallenlassen der Eier, wurden registriert.

Die Versuchsdauer erstreckte sich vom Zeitpunkt der Imaginalhäutung bis zum Tod der Geschlechtspartner, wobei nur jene Versuche ausgewertet wurden, die mindestens 90 Tage dauerten. Die Versuche wurden so oft wiederholt, bis von jeder Paarungsanordnung 10 auswertbare Ergebnisse vorlagen.

Um einen trotz der erwähnten Auswahlkriterien möglichen Einfluß eines weniger fitten Partners zu egalisieren sowie eine Stimulation der Eiablage durch höhere Abundanzen zu ermöglichen, wurden Gruppenzuchten (GZ) von jeweils 10 Weibchen und 10 Männchen durchgeführt (Terrariumgröße: 40 × 22 × 25 cm). Die Versuchsdauer betrug 90 Tage, entsprechend der kürzesten Versuchsdauer bei Einzelzuchten. Eventuelle Ausfälle vor Versuchsende wurden durch unverpaarte Imagines ersetzt.

Alle Eier wurden nach der bei HELFERT (1980) beschriebenen Methode individuell weiterbehandelt. Die Eier von *Ph. sparsa* wurden – entsprechend den klimatischen Bedingungen ihres Herkunftsgebietes – bei konstant 25°C, l/d = 12/12 gehalten. Eier von *Ph. nana* hingegen wurden nach dem Ablegen 30 Tage bei 5°C und Dauerdunkel inkubiert und erst anschließend einer Temperatur von konstant 25°C bei l/d = 12/12 ausgesetzt. Durch die Kühlperiode zu Beginn der Embryogenese kam es zur Unterdrückung einer eventuellen prospektiven Dormanz und daher zu einem zeitlich relativ einheitlichen Schlüpfen der Larven bei 25°C. Die zeitlich unterschiedliche Embryonalentwicklung der beiden Arten hatte zur Folge, daß erst in der F₀ von *Ph. nana* und in der F₅ von *Ph. sparsa* Larven in ausreichender Anzahl und im gleichen Alter für die Kreuzungsversuche zur Verfügung standen.

Die Vermessung der frisch abgelegten Eier erfolgte mit Hilfe des Längenmeßgerätes WILD MMS 235 (Meßgenauigkeit 10⁻³ mm).

Die Ergebnisse wurden mittels t-Test, U-Test, Friedmann-Test und Wilcoxon-Test ausgewertet.

3. Ergebnisse

3.1. Fertilität in Rein- und Hybridzuchten

Sowohl *Ph. nana* als auch *Ph. sparsa* pflanzten sich unter Laborbedingungen in Reinzuchten problemlos fort. Die durchschnittliche Eiproduktion betrug bei *Ph. nana* 199 Eier (EZ) bzw. 221 Eier (GZ), bei *Ph. sparsa* 178 (EZ) bzw. 193 (GZ) pro Weibchen.

Die Kreuzungszuchten waren schwieriger durchzuführen, es gelangen jedoch erfolgreiche Verpaarungen sowohl von *Ph. nana*-Weibchen mit *Ph. sparsa*-Männchen als auch von *Ph. sparsa*-Weibchen mit *Ph. nana*-Männchen. Kopulationen erfolgten allerdings nur dann, wenn arteigene stridulierende Männchen im selben Raum waren und die stimulierende Wirkung der arteigenen Stridulation zur Umgehung ethologischer Barrieren ausgenützt wurde. Trotzdem war die Partnerappetenz in Hybridzuchten so gering, daß die Kopula oft erst nach wochenlangem Zusammenleben der Tiere stattfand. Dies manifestiert sich auch in den gegenüber unvermischten Paaren extrem verlängerten Praeovipositionszeiten (vgl. Kap. 3.2.).

Tab. 1. Eiproduktion von *Ph. nana* und *Ph. sparsa* in Rein- und Hybridzuchten.

Verpaarungstyp	Einzelzucht			Gruppenzucht Summe	Anzahl der befruchteten Eier Eier in %
	\bar{x}	$\pm s$	Summe		
<i>Ph. nana</i> W \times <i>Ph. nana</i> M	199	53	1990	2210	94
<i>Ph. sparsa</i> W \times <i>Ph. sparsa</i> M	178	23	1776	1927	96
<i>Ph. nana</i> W \times <i>Ph. sparsa</i> M	0,6	1,1	6	15	0
<i>Ph. sparsa</i> W \times <i>Ph. nana</i> M	3	2	28	41	10

Das Eiablageverhalten war bei den Weibchen in Hybridzuchten atypisch. Im Normalfall legen die Weibchen beider Arten ihre Eier in die Schmalseiten von Blättern und nehmen im Labor problemlos Filterpapierstreifen als Ersatzsubstrat an. Vor Beginn der Eiablage wird das Substrat durch Probebohrungen auf seine Eignung überprüft. Die mit einem artfremden Partner verpaarten Weibchen ließen die Eier hingegen zu über 90% einfach auf den Boden der Terrarien fallen. Eine Eiablage in Blätter oder Filterpapierstreifen bzw. Probebohrungen wurde von den meisten Tieren überhaupt nicht versucht.

Die durchschnittliche Eiproduktion der Weibchen in Hybridzuchten lag weit unter jener artgleicher Tiere in Reinzuchten. In Einzelzuchten betrug die Eiproduktion von *Ph. nana* 0,6 Eier, in Gruppenzuchten 1,5 Eier. In den Einzelzuchten legten von 10 sicher verpaarten Weibchen nur 8 Weibchen ihre Eier ab – insgesamt 6 Stück. Dagegen waren alle von *Ph. nana*-Männchen begatteten *Ph. sparsa*-Weibchen reproduktiv. Die durchschnittliche Eiproduktion betrug bei ihnen 2,8 Eier in Einzelzuchten bzw. 4,1 Eier in Gruppenzuchten. Generell gab es – sowohl bei artfremden als auch bei arteigenen Verpaarungen – einen Trend zur höheren Fertilität in Gruppenzuchten, der sich allerdings statistisch nicht absichern ließ. Die Eiproduktion war jedoch bei jeder untersuchten Zuchtvariante in Gruppenzuchten höher als in Einzelzuchten (Tab. 1).

3.2. Zeitliche Parameter der Fortpflanzung

Bei den paarweise gehaltenen Tieren (EZ) wurden Praeovipositionszeit, Ovipositionszeit und Postovipositionszeit in Reinzuchten sowie in Hybridzuchten verglichen (Tab. 2). Unter Praeovipositionszeit wurde der Zeitraum zwischen der Imaginalhäutung eines Weibchens und seiner ersten Eiablage verstanden. Als Ovipositionszeit galten die Tage, in der die Eiablage erfolgte, als Postovipositionszeit die Phase der Seneszenz, in der keine Eier mehr abgelegt wurden.

Tab. 2. Zeitliche Parameter der Reproduktion und Lebensdauer von *Ph. nana* und *Ph. sparsa* in Tagen (n. e. = nicht eruierbar).

Verpaarungstyp	Prae OZ		OZ		Post OZ		OZ + Post OZ		Lebensdauer W		Lebensdauer M	
	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$
<i>Ph. nana</i> W × <i>Ph. nana</i> M	17,0	5,5	64,5	7,2	26,2	5,5	90,7	12,6	107,7	10,7	128,2	10,1
<i>Ph. sparsa</i> W × <i>Ph. sparsa</i> M	22,2	2,9	72,0	4,0	16,2	5,0	88,2	8,8	112,1	6,2	134,6	8,4
<i>Ph. nana</i> W × <i>Ph. sparsa</i> M	42,2	6,9	n. e.	n. e.	n. e.	n. e.	93,2	7,2	135,4	13,9	136,5	14,2
<i>Ph. sparsa</i> W × <i>Ph. nana</i> M	33,6	8,3	n. e.	n. e.	n. e.	n. e.	103,9	10,7	137,9	10,5	135,0	7,9

Wahrscheinlich sind die fallweise langen Postovipositionszeiten nur im Labor möglich, da die Kondition der Tiere in dieser Phase merklich nachläßt. Es ist anzunehmen, daß ihre Lebensdauer im Freiland erheblich kürzer ist. Bei Hybridzuchten ließ sich ein postreproduktiver Abschnitt von einem reproduktiven überhaupt nicht unterscheiden, da die Eiproduktion zu gering war und die zeitlichen Abstände zwischen den Eiablagen zu groß und unregelmäßig waren. In Reinzuchten dauerte die Postovipositionszeit von *Ph. nana* signifikant länger ($\alpha < 1\%$) und die Praeovipositionszeit signifikant kürzer als jene von *Ph. sparsa* ($\alpha < 5\%$). Noch deutlicher waren die unterschiedlichen Praeovipositionszeiten von Weibchen in Hybridzuchten im Vergleich zu Reinzuchten ($\alpha < 1\%$). *Ph. nana*-Weibchen, die mit *Ph. sparsa*-Männchen verpaart waren, brauchten bis zur ersten Eiablage im Durchschnitt 42,2 Tage, also mehr als doppelt so lange wie bei intraspezifischer Verpaarung. Auch *Ph. sparsa* hatte in Hybridzuchten eine erheblich längere Praeovipositionszeit (durchschnittlich 33,6 Tage gegenüber 22,2 Tagen in unvermischten Zuchten) ($\alpha < 1\%$).

Als Folge davon unterschieden sich in Reinzuchten auch die Werte von Ovipositionszeit + Postovipositionszeit beider Arten nicht voneinander. In den Hybridzuchten, bei denen eine Trennung dieser zwei zeitlichen Parameter nicht möglich war, ließ sich ein signifikanter Unterschied in der Zeitdauer zwischen erster Eiablage und dem Tod der Weibchen von *Ph. nana* und *Ph. sparsa* absichern ($\alpha < 1\%$). Ein Vergleich der Werte von Ovipositionszeit + Postovipositionszeit zwischen Rein- und Hybridzuchten ergab bei *Ph. nana* keine signifikanten Unterschiede, bei *Ph. sparsa* war dieser Zeitraum bei Hybridzuchten gegenüber Reinzuchten erheblich verlängert ($\alpha < 1\%$).

Als weiterer Parameter wurde die Lebensdauer (die Zeit von der Imaginalhäutung bis zum natürlichen Tod des Tieres) untersucht; praeimaginale Lebensabschnitte wurden nicht

berücksichtigt. Bei den Männchen ließen sich signifikante Unterschiede weder zwischen den beiden Arten noch zwischen Tieren aus Rein- und Hybridzuchten feststellen. Die weiblichen Imagines beider Arten lebten in Reinzuchten im Mittel ebenfalls etwa gleich lang. Auffallend und signifikant waren dagegen die Unterschiede der durchschnittlichen Lebensdauer weiblicher Tiere in Reinzuchten gegenüber Hybridzuchten ($\alpha < 1\%$). Weibchen aus Hybridzuchten, deren Eiproduktion drastisch verringert bzw. überhaupt eingestellt war (vgl. Kap. 3.1.), lebten erheblich länger als die hoch reproduktiven Weibchen in Reinzuchten.

3.3. Maße der Eier von *Ph. nana* und *Ph. sparsa*

Die Eier von *Ph. nana* und *Ph. sparsa* unterschieden sich in ihren Maßen deutlich voneinander (Tab. 3).

Eier von *Ph. nana* waren signifikant länger und breiter als Eier von *Ph. sparsa* (bei beiden Parametern $\alpha < 1\%$). Die Eier aus Hybridzuchten entsprachen der jeweils artcharakteristischen Norm, es ließ sich also aus den Meßwerten keine äußere Ursache für die fallweise nicht abgeschlossene Embryogenese ableiten.

Tab. 3. Maße der Eier von *Ph. nana* und *Ph. sparsa* in mm.

Verpaarungstyp	n	Länge		Breite	
		\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$
<i>Ph. nana</i> W × <i>Ph. nana</i> M	160	3,96	0,11	1,81	0,05
<i>Ph. sparsa</i> W × <i>Ph. sparsa</i> M	181	3,74	0,26	1,56	0,25
<i>Ph. nana</i> W × <i>Ph. sparsa</i> M	21	3,97	0,11	1,82	0,04
<i>Ph. sparsa</i> W × <i>Ph. nana</i> M	69	3,80	0,14	1,59	0,06

3.4. Natalität der Filialgeneration

Zur Ermittlung der Natalität wurden die Ergebnisse aus EZ und GZ gemeinsam ausgewertet (Tab. 1). In Reinzuchten war der Prozentsatz der geschlüpften Larven und damit der befruchteten Eier sehr hoch; er betrug 94% bei *Ph. nana* bzw. 96% bei *Ph. sparsa*. Dagegen war von den Eiern, die aus Kreuzungen von *Ph. nana*-Weibchen mit *Ph. sparsa*-Männchen stammten, entweder kein einziges befruchtet, oder die Embryogenese zu einem sehr frühen Zeitpunkt abgebrochen worden.

Das Fehlen oder der Abbruch einer Embryonalentwicklung ließ sich äußerlich leicht durch den Befall der Eier mit dem Schimmelpilz *Peecilomyces lilacinus*¹⁾ diagnostizieren. Während der Embryogenese werden offensichtlich fungistatische Substanzen produziert, die eine Verpilzung der Eier verhindern.

Auch die Eier aus Hybridzuchten von *Ph. sparsa*-Weibchen und *Ph. nana*-Männchen waren zum überwiegenden Teil unbefruchtet, 7 Eier (10%) entwickelten sich jedoch. Sechs

¹⁾ Wir danken Frau Dr. A. ŠAMŠIŇÁKOVÁ, Prag, für die Bestimmung der Schimmelpilzart.

Embryonen starben kurz vor dem Schlüpfen ab, ein Tier konnte die Embryogenese abschließen. Diese Larve lebte allerdings nur 4 Tage.

4. Diskussion

Nach den vorliegenden Befunden ist die Trennung der beiden Arten *Ph. nana* und *Ph. sparsa* gerechtfertigt. Bereits das sympatrische Vorkommen in Spanien und Israel, aufgrund dessen RAGGE (1965, 1980) *Ph. sparsa* nicht mehr als Unterart von *Ph. nana* ansieht, sondern als eigene Art führt, ließen das Wirken von Reproduktionsbarrieren vermuten.

Die bei RAGGE (1980) erwähnte Beobachtung von AYAL, daß bei interspezifischer Verpaarung Artbastarde entstehen, wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigt. Die einzige Larve aus Hybridzuchten (*Ph. sparsa*-Weibchen × *Ph. nana*-Männchen) starb nach 4 Tagen. Es geht allerdings aus RAGGE's Angaben nicht hervor, wie vital diese Artbastarde waren. Auch wird nicht ausgeschlossen, daß es sich um eine parthenogenetisch entstandene Filialgeneration handeln könnte, zumal dabei ausschließlich Weibchen auftraten.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war, durch planmäßige Kreuzungszucht die Wirksamkeit von Fortpflanzungsbarrieren zu untersuchen. Die ökologischen und ethologischen Schranken wurden dabei umgangen. Bei Verpaarungen von *Ph. nana*-Weibchen mit *Ph. sparsa*-Männchen konnte kein einziges Tier der F₁ nachgezüchtet werden. Möglicherweise wurde bereits die Besamung durch eine mechanische Inkompatibilität verhindert, oder es lag eine gametische bzw. zygotische Mortalität vor. Welche isolierenden Mechanismen wirksam waren, wurde nicht untersucht, um die eventuelle Entwicklung der Embryonen nicht zu gefährden. Obwohl die Eischale beider *Phaneroptera*-Arten unpigmentiert ist, können die frühen Abschnitte der Embryogenese bis zum Einsetzen der Blastokinese ohne Fixierung der Eier und Entfernung des Chorions nicht eindeutig diagnostiziert werden.

Bei Hybridzuchten von *Ph. sparsa*-Weibchen mit *Ph. nana*-Männchen entwickelten sich immerhin 7 von 69 Eiern. 6 Embryonen starben erst kurz vor dem Schlüpfen im Stadium VII ab (WARNE 1972); in diesem Embryonalstadium ist die Pigmentierung des Embryos abgeschlossen und auch durch das Chorion deutlich erkennbar. Die einzige geschlüpfte Larve war, wie bereits erwähnt, ebenfalls nicht lange lebensfähig.

Auch hinsichtlich anderer Fortpflanzungsparameter zeigten die Tiere in Hybridzuchten deutliche Unterschiede zu ihren Artgenossen in Reinzuchten. Die stark verlängerten Praeovipositionszeiten der Weibchen beider Arten lassen das Fehlen stimulierender Einflüsse art eigener Männchen entweder auf die Orogenese oder die Eiablage vermuten.

Bei *Ph. sparsa* war auch der Zeitraum von der ersten Eiablage bis zum Tod (Ovipositionszeit + Postovipositionszeit) in Hybridzuchten erheblich länger als in Reinzuchten. Dies könnte darauf zurückzuführen sein, daß *Ph. sparsa*-Weibchen mit *Ph. nana*-Männchen zwar kopulierten, ihre Eiproduktion aber weitaus geringer war als bei Tieren, die mit art eigenem Partner verpaart wurden und somit die energetische Investition vergleichsweise gering blieb. Dagegen unterschied sich die Dauer von Ovipositionszeit + Postovipositionszeit bei *Ph. nana* in Hybridzuchten nicht von jener der Weibchen in Reinzuchten, obwohl auch sie sehr wenige Eier ablegten. Ihre Praeovipositionszeit war jedoch extrem lang und übertraf die der *Ph. sparsa*-Weibchen in Hybridzuchten um fast ein Drittel (durchschnittlich 42,2 Tage bei *Ph. nana* gegenüber 33,6 Tage bei *Ph. sparsa*).

Ein weiterer auffallender Unterschied zwischen Rein- und Hybridzuchten betraf die Gesamtdauer der Imaginalperiode der weiblichen Tiere. Die Lebensdauer von der Imaginalhäutung bis zum Tod eines Tieres war bei den Weibchen beider Arten in Hybridzuchten um fast ein Drittel länger als in Reinzuchten. Auch diese Befunde wiesen auf einen Zusammenhang zwischen Fertilität und energetischer Investition hin. Die Männchen beider Arten hingegen lebten unabhängig von der Verpaarung gleich lang.

Die Fertilität jeder Versuchsgruppe war in Gruppenzuchten tendenziell höher als in Einzelzuchten. Viele Phaneropterinae – und auch die untersuchten Arten – neigen dazu, ihre Eier zu den bereits im Substrat befindlichen dazuzulegen. Dieses Verhalten könnte neben der Stimulation durch die Anwesenheit mehrerer Artgenossen die größere Eiproduktion der Weibchen in Gruppenhaltung erklären, auch wenn die Eier von den Weibchen in Hybridzuchten nicht in arttypischer Weise abgelegt wurden.

Es bleibt die Frage offen, ob sich die Populationen aus unterschiedlichen Teilen der riesigen Verbreitungsgebiete beider Arten in bezug auf ihre Reproduktion gleich verhalten. Für die Zuchten wurden Tiere extrem weit getrennter Gebiete verwendet. Die Parentalgeneration von *Ph. nana* stammte aus einer der nördlichsten, die von *Ph. sparsa* aus einer südlichen Population. Zweifellos handelte es sich um völlig verschiedene Ökotypen, die sich aber beide unter geeigneten Laborbedingungen problemlos fortpflanzten. Ob die arttrennenden Mechanismen im Fortpflanzungsverhalten bei Tieren aus geographisch näheren und ökologisch vergleichbaren Habitaten verstärkt oder abgeschwächt werden, ist noch zu klären.

5. Zusammenfassung

Es wurde die Reproduktion zweier *Phanoptera*-Arten, *Ph. nana* und *Ph. sparsa* untersucht, die lange Zeit als Unterarten einer polytypischen Art angesehen und vor allem wegen ihres sympatrischen Auftretens als eigene Arten etabliert wurden. Die durchgeführten Kreuzungsexperimente bewiesen die Existenz von Fortpflanzungsbarrieren bzw. die Lebensunfähigkeit der Filialgeneration; sie bestätigten damit die Berechtigung des Status von *Ph. nana* und *Ph. sparsa* als echte Arten.

Literatur

- HARZ, K.: Die Orthopteren Europas. Ser. Entomol. **5** (1969), Dr. W. Junk N. V. Den Haag.
- HELFERT, B.: Die reguläre Wirkung von Photoperiode und Temperatur auf den Lebenszyklus ökologisch unterschiedlicher Tettigoniiden-Arten (Orthoptera, Saltatoria). 2. Teil: Embryogenese und Dormanz der Filialgeneration. Zool. Jb. Syst. **107** (1980), 449–500.
- und SÄNGER, K.: Haltung und Zucht europäischer Heuschrecken (Orthoptera, Saltatoria) im Labor. Z. angew. Zool. **62** (1975), 267–279.
- RAGGE, D. R.: A revision of the genera *Phanoptera* SERVILLE and *Neophanoptera* UVAROV (Orthoptera: Tettigoniidae), with conclusions of zoogeographic and evolutionary interest. Proc. Zool. Soc. Lond. **127** (1956), 205–283.
- Ortópteros y Dermapteros colectados en la Peninsula Iberica durante los años de 1962 y 1963 por misiones de British Museum (Natural History). Graellsia **21** (1965), 95–119.
- A review of the African Phanopterinae with open tympana (Orthoptera: Tettigoniidae). Bull. Brit. Mus. (Nat. History) Entomol. Ser. **40** (1980), 67–192.
- RAMME, W.: Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. Mitt. Zool. Mus. Berlin **27** (1950), 1–431.

- SÄNGER, K.: Die Populationsdichte als Ursache makropterer Ökomorphosen von *Tessellana vittata* (CHARP.) (Orthoptera, Tettigoniidae). Zool. Anz. Jena **213** (1984), 68–76.
- SCHWERDTFEGER, F.: Ökologie der Tiere, Bd. II: Demökologie. 2. Aufl. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1979.
- Stål, C.: Orthoptera cursoria och Locustina från Cafferlandet. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. **13** (1857), 170.
- WARNE, A. C.: Embryonic development and the systematics of the Tettigoniidae (Orthoptera: Saltatoria). Int. J. Insect Morphol. and Embryol. **1** (1972), 267–287.

Manuskripteingang: 12. September 1989

Anschrift der Verfasser: Doz. Dr. B. HELFERT, Institut für Zoologie, Universität für Bodenkultur, Gregor-Mendel-Straße 33, A-1180 Wien; Doz. Dr. K. SÄNGER, Institut für Zoologie, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien.