

Aus der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle Wittenberg
Wissenschaftsbereich Zoologie
(Leiter des Wissenschaftsbereiches: Prof. Dr. J. Schuh)

Fortpflanzungsstrategie und Variabilität phänotypischer Merkmale bei ausgewählten Vertretern der Thysanoptera (Insecta) *)

Von Gerald Moritz und Tilo Materna

Mit 2 Abbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 21. März 1989)

1. Einleitung

Charakterisiert man die zufallsbedingte Variabilität eines Merkmals innerhalb einer Species durch die Varianz, so werden deutliche Unterschiede zwischen Amphimixis und automiktischer Parthenogenese sichtbar. Einerseits wird eine hohe Variabilität bei völlig parthenogenetischen Formen durch eine infolge von Mutationen ständig wachsende genetische Divergenz erklärt (Benson 1950, Suomalainen 1961, Mayr 1967), und andererseits wird die Limitierung der Variabilität mit der Beschränkung des Genaustausches sowie fehlender Rekombinationsphänomene begründet (Sperlich 1968, May u. Holbrook 1978, Wöhrmann et al. 1978, Blackman 1979, Suomalainen et al. 1980, Lange 1982, Friebe 1985).

Die Reproduktion der ca. 4500 Thysanopterenspecies ist primär durch arrhenotoke (haploide) Parthenogenese gegeben. Wenige Arten haben jedoch diese Form der Geschlechtsbestimmung verlassen und zeigen deutero- bzw. thelytokie (diploide) Parthenogenese, bei der Männchen äußerst selten vorkommen bzw. fehlen. Damit stellen die Thysanoptera ein geeignetes Taxon dar, um das Ausmaß an Variabilität ausgewählter Merkmale mit der verfolgten Reproduktionsstrategie zu vergleichen.

2. Material und Methode

Für die Merkmalsanalyse wurden neben den sklerotisierten Fühlergliedern die Vorder- und Hinterflügelängen, der Abstand von Meso- und Metafurca sowie die Myofibrillenbündelanzahl des mesothoracalen Flügelhebers (M.62) und -senkers (M.63) (Moritz 1982 a, 1989) herangezogen. Folgende Arten wurden untersucht:

Species	Herkunft
<i>Aeolothrips intermedius</i>	Ortsausgang Baasdorf bei Köthen auf <i>Linaria vulgaris</i> MILL., leg. Juli 1981 (Moritz).
<i>Chaetanaphothrips orchidii</i>	Gewächshäuser der Sektion Gartenbau, LB Pflanzenschutz der Humboldt-Universität Berlin, leg. 14. Juli 1983 (Moritz).
<i>Frankliniella occidentalis</i>	Colcombe, France, leg. 1987 (J. P. Bournier).
<i>Frankliniella tenuicornis</i>	Stammzucht Pädagog. Hochsch. Köthen 1981, auf Sommergerste „Grit“ (VEB Saat- u. Pflanzgut Halle, Die-mitz (Moritz und Malchau)).

*) Herrn MuR Dr. Rudolf Piechocki zum 70. Geburtstag gewidmet

<i>Gynaikothrips ficorum</i>	Honolulu, Hawaii, auf <i>Ficus microcarpa</i> , leg. 6. Dez. 1981 (Sakimura).
<i>Hercinothrips femoralis</i>	Stammzucht Pädagog. Hochsch. Köthen 1981, auf <i>Zantedeschia aethiopica</i> L. Spreng. (Moritz). Honolulu, Hawaii, auf <i>Gypsophila</i> -Blättern, leg. Nov. und Dez. 1982 (Sakimura).
<i>Parthenothrips dracaenae</i>	Stammzucht Pädagog. Hochsch. Köthen 1982, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg 1988, auf <i>Fatsia</i> spec. (Moritz).
<i>Thrips orientalis</i>	Honolulu, Hawaii, auf <i>Jasminum multiflorum</i> , leg. 10. Dez. 1981 (Sakimura).
<i>Thrips palmi</i>	Kleine Antillen, Guadeloupe, leg. 1985 (J. P. Bournier).

Aufgrund unterschiedlicher Individuenzahlen sowie teilweise lichtmikroskopisch nicht erfassbarer Merkmalskomplexe wurden neben dem Mittelwert des Merkmals die Standardabweichung sowie die relative Variabilität (Sperlich 1973) berechnet. Die metrische Erfassung erfolgte an in Kanadabalsam (E. Merck, Darmstadt) eingebetteten Totalpräparaten. Bei stark sklerotisierten Arten erwies sich die Herstellung von Ätzpräparaten als vorteilhaft (Moritz 1982 b). Die Myofibrillenanalyse erfolgte an Frontalschnittserien (8 μ m), die mit Hilfe der Azan-novum-Färbung (Leuteritz 1969) sowie dem Silberimprägnierverfahren nach Rowell (1963) kontrastiert wurden.

3. Ergebnisse

Die Ermittlung der relativen Variabilitätskoeffizienten erlaubt eine Klassifizierung in Species mit diploider (*He. femoralis*, *Pa. dracaenae*, *Ch. orchidii*) und haploider Parthenogenese (*Ae. intermedius*, *Fr. tenuicornis* et *occidentalis*, *Th. orientalis* et *palmi*, *Gy. ficorum*) (Tab. 1 und 2). Bei den untersuchten Thysanoptera mit diploider Parthenogenese konnte eine Herabsetzung der Variabilität insbesondere bei den Fühlergliedlängen nachgewiesen werden (Abb. 1). Die Myofibrillenausstattung und die damit korrelierten Sklerit-Membran-Strukturen (vgl. Moritz 1989) lassen im Gegensatz dazu einen derartigen Variabilitätsverlust bei diesen Arten nicht erkennen, da fitnessrelevante Merkmalskomplexe über eine allgemein niedrige additive genetische Varianz und damit Heritabilität verfügen. Vergleicht man so zum Beispiel die Mittelwertsummen der Fühlergliedlängen 3 bis 5 der beiden *Hercinothrips*-Populationen (Tab. 1), so läßt sich mit dem U-Test nach Mann und Whitney bei $\alpha = 0,01$ kein signifikanter Unterschied zwischen den Tieren aus Köthen und Hawaii nachweisen, während bei letzterer Gruppe aber die Flügellängen größere und die quantitative Myofibrillenbündelanalyse kleinere signifikante Werte aufweisen (Tab. 2).

Interessant ist auch die bei den meisten Merkmalen auftretende höhere Variationsbreite der arrhenotoken Männchen, die sich zumindest formal aus einer mit den deutero- bzw. thelytoken Weibchen vergleichbaren genetischen Situation entwickeln, wobei aber der bei arrhenotoken Weibchen durch dominant/rezessiv-Verhältnisse maskierte Heterozygotiegrad zum Tragen kommt.

Die Verhältnisse bei den diploid parthenogenetischen Arten legen eine stabilisierende Selektion auf einen standardisierten Phänotyp nahe. Die bei deuterotoker Parthenogenese äußerst selten und spontan vorkommenden Männchen sind als „atavistischer Unfall“ bei der Interaktion zwischen Polkörper und Eizellkern zu verstehen (Moritz 1988) und lassen zumindest in bezug auf die Antennengliedlängen überwiegend homozygote Verhältnisse vermuten (Tab. 3). Die Variationsbreite bestimmter Merkmale stellt somit eine Größe dar, die in ihrer Gesamtheit die Qualität eines Indikators erreichen kann, mit dessen Hilfe Schluffolgerungen:

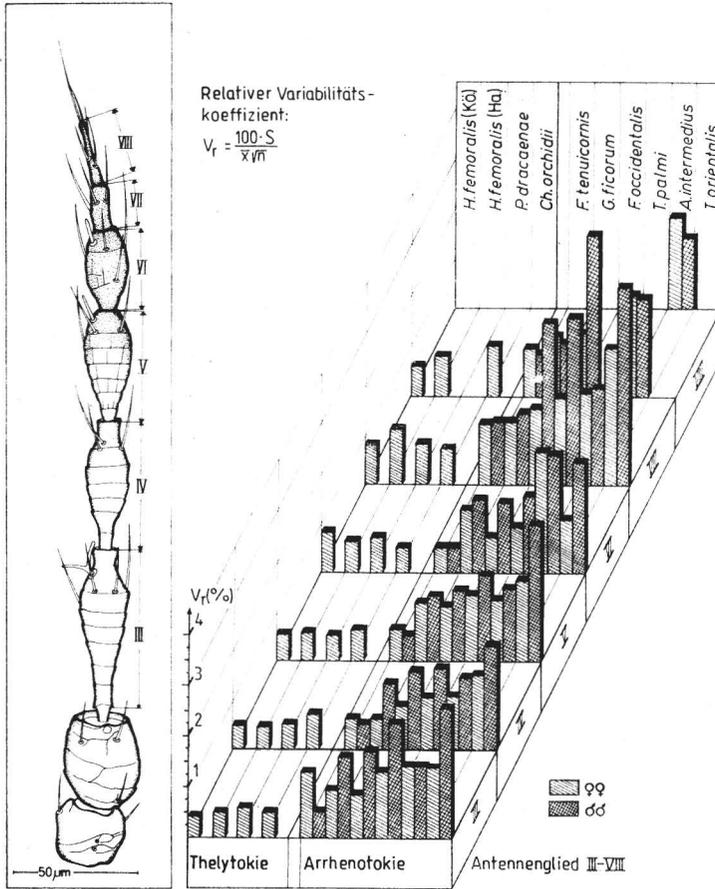


Abb. 1. Darstellung der relativen Variabilitätskoeffizienten der Fühlergliedlängen ausgewählter diploid und haploid parthenogenetischer Thysanoptera sowie Angabe der Meßpunkte am Fühler von *Hercinothrips femoralis*

1. zur Reproduktionsstrategie,
2. zum Sexualindex und damit zur Voraussage potentiell existierender Männchen,
3. zur Wertigkeit von Max-Min-Angaben bei der Artdiagnose und
4. zur kritischen Bewertung von Zwillingarten

getroffen werden können.

4. Diskussion

Die Betrachtung der phänotypischen Variation von Merkmalen mit unterschiedlicher Fitnessrelevanz und ihre Beziehung zum Parthenogenesetyp ist indirekt bereits durch zahlreiche systematische Arbeiten erfolgt (Schliephake 1964, 1983, Schliephake und Klimt 1979). Dabei fallen insbesondere große Variationsbreiten bei metrisch zu erfassenden Merkmalen auf, wodurch eine Artdiagnose erschwert und letztlich die Einführung von optimierenden Algorithmen zur Messwertbearbeitung (numerical indices) unumgänglich wird (Schliephake 1988). Die Basis der unterschiedlichen Variationskoeffizienten liegt im Parthenogenesegeschehen mit der sich anschließenden Interaktion des Individuums mit seiner Umwelt (Loeschke und Wöhrmann 1984).

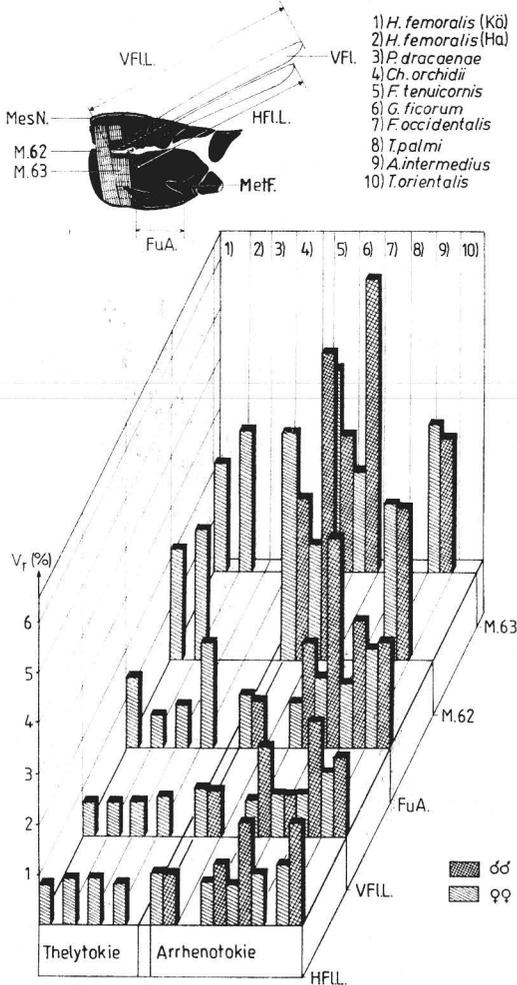


Abb. 2. Darstellung der relativen Variabilitätskoeffizienten am thorakalen Merkmalskomplex (HFL. L. = Hinterflügellänge, VFL. L. = Vorderflügellänge, FuA. = Furcaabsand, M.62 u. M.63 = Myofibrillenbündelanzahl des M.62 und M.63) für diploid und haploid parthenogenetische Thysanopterenarten (MesN. = Mesonotum, MetF. = Metafurca)

Nach Bournier (1956, 1983) gehören Thysanopteren mit diploider Parthenogenese zum automiktischen Typ mit später Regulation der Chromosomenzahl, während bei arrhenotok parthenogenetischen Arten die Männchen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen und bis auf die Oenocyten nicht eine dem weiblichen Status entsprechende Polyploidisierung erfahren (Risler u. Kempter 1961). Dennoch wirken bei automiktischer Parthenogenese Endopolyploidie, Mutationen und soweit möglich Rekombinationsvorgänge einer phänotypischen Uniformität entgegen (Sperlich 1968). Dabei ist zu beachten, daß nur adulte Tiere untersucht wurden und die beobachtete niedrige Streuung durch letale praeimaginale Stadien vorgetäuscht werden kann (Wallace 1974, Lamb u. Willey 1979). Für Vertreter (*Aphididae*) der Schwestergruppe der Thysanoptera liegen mehrere Arbeiten zur genetischen Variabilität vor, wobei durch apomiktische Parthenogenese die Varianz aufgrund der fehlenden Rekombinations-

vorgänge noch weiter abnimmt (May u. Holbrook 1978, Blackman 1979, Suomalainen et al. 1980).

Tab. 1. Mittelwert, Standardabweichung und relativer Variabilitätskoeffizient der Fühlergliedlängen (\bar{X} und S in μm , V_r in $\%$)

		Fühlerglied						
		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>He. temoralis</i> (Kö)	♀ ♀	62,5	48,1	41,9	34,5	16,1	37,2	
		3,0	2,5	2,6	2,8	1,3	2,2	
		0,4	0,4	0,5	0,8	0,8	0,6	
	(Ha) ♀ ♀	62,9	48,0	41,1	33,9	15,2	37,2	
		1,8	1,2	1,4	1,3	1,2	1,8	
		0,5	0,4	0,6	0,6	1,1	0,8	
<i>Pa. dracaenae</i>	♀ ♀	72,0	65,4	62,5	52,8	49,8		
		4,4	3,1	2,7	2,5	2,7		
		0,7	0,5	0,5	0,7	0,8		
<i>Ch. orchidii</i>	♀ ♀	45,9	43,7	45,3	53,3	11,9	20,1	
		1,4	2,0	2,0	1,7	0,5	1,3	
		0,5	0,7	0,7	0,5	0,7	1,0	
<i>Ae. intermedius</i>	♀ ♀	102,6	94,3	69,9	19,9	15,3	12,3	10,4
		9,7	6,6	5,6	3,4	1,9	1,7	1,3
		1,4	1,0	1,2	2,4	1,8	2,0	1,9
	♂ ♂	85,2	83,2	69,5	18,8	13,4	11,0	9,3
		7,7	7,5	6,4	3,0	1,8	1,3	0,9
		1,4	1,4	1,4	2,4	1,9	1,9	1,4
<i>Fr. occidentalis</i>	♀ ♀	52,4	51,3	41,7	53,9	9,7	16,7	
		2,8	2,8	2,8	2,3	0,9	1,3	
		0,9	0,9	1,1	0,7	1,5	1,2	
	♂ ♂	44,8	45,9	37,3	49,3	8,6	13,1	
		3,2	2,9	2,2	2,9	1,2	1,8	
		1,7	1,5	1,4	1,4	3,3	3,2	
<i>Fr. tenuicornis</i>	♀ ♀	49,5	47,6	44,9	59,9	11,9	14,6	
		5,8	2,5	2,4	2,1	1,0	0,9	
		1,3	0,6	0,6	0,5	1,2	0,9	
	♂ ♂	39,6	40,2	38,3	50,2	9,9	12,0	
		2,0	2,2	1,9	2,0	1,0	0,8	
		0,5	0,5	0,5	0,5	1,2	0,9	
<i>Th. orientalis</i>	♀ ♀	67,3	64,7	46,0	63,8	18,5		
		4,0	4,1	3,2	2,9	2,1		
		1,4	1,5	1,6	1,1	2,7		
	♂ ♂	73,6	64,7	47,1	63,9	17,7		
		4,9	3,7	3,4	3,8	1,8		
		2,6	2,1	2,7	2,2	3,9		
<i>Th. palmi</i>	♀ ♀	37,6	41,9	34,0	44,5	13,9		
		2,7	2,5	2,4	2,1	1,3		
		1,3	1,1	1,3	0,9	1,7		
	♂ ♂	35,5	36,2	30,1	43,2	12,6		
		2,3	1,8	1,6	2,0	1,3		
		2,2	1,6	1,7	1,5	3,3		
<i>Gy. ficorum</i>	♀ ♀	93,9	93,2	91,2	85,5	60,1	38,7	
		2,1	1,5	2,8	2,8	1,9	1,3	
		0,8	0,6	1,2	1,2	1,2	1,2	
	♂ ♂	86,2	85,7	84,4	80,0	57,0	37,3	
		3,6	2,9	2,9	3,1	2,1	1,1	
		1,6	1,3	1,3	1,4	1,4	1,1	

Tab. 2. Mittelwert, Standardabweichung und relativer Variabilitätskoeffizient der mit dem Flugapparat korrelierten Merkmale (Legende: Siehe Abb. 2)

		VFl.	HFl.	FuA.	M.62	M.63
<i>He. femoralis</i> (Kö)	♀ ♀	730,8	708,0	93,6	299,1	613,3
		30,2	33,7	7,6	40,2	81,3
		0,7	0,8	1,4	2,2	2,2
	(Ha) ♀ ♀	804,4	755,6	106,7	279,3	448,7
		28,7	21,3	3,8	38,3	64,3
		0,6	0,7	0,9	2,6	2,8
<i>Pa. dracaenae</i>	♀ ♀	1045,9	975,7	88,4	—	—
		44,5	34,1	4,9	—	—
		0,7	0,9	0,8	—	—
<i>Ch. orchidii</i>	♀ ♀	534,7	502,9	76,3	—	—
		18,4	15,4	7,1	—	—
		0,8	0,8	2,1	—	—
<i>Ae. intermedius</i>	♀ ♀	1061,2	976,9	148,3	518,2	816,4
		45,0	40,9	9,7	94,2	135,9
		0,8	1,0	1,3	3,2	2,9
	♂ ♂	910,0	—	127,2	453,7	712,2
		55,4	—	8,6	59,1	82,2
		2,3	—	2,6	3,0	2,6
<i>Fr. occidentalis</i>	♀ ♀	843,2	787,8	114,4	—	—
		39,1	25,9	6,6	—	—
		0,7	0,8	0,9	—	—
	♂ ♂	655,6	602,0	91,8	—	—
		52,6	62,3	8,3	—	—
		1,9	2,4	2,1	—	—
<i>Fr. tenuicornis</i>	♀ ♀	864,2	794,5	138,4	376,6	618,3
		38,7	37,8	7,5	82,1	118,8
		0,9	1,0	1,1	4,5	4,0
	♂ ♂	619,6	574,8	102,0	291,5	522,2
		27,2	25,8	4,5	40,9	62,2
		0,9	1,0	0,9	3,2	2,7
<i>Th. orientalis</i>	♀ ♀	956,0	890,7	126,3	—	—
		47,0	42,7	7,1	—	—
		1,3	1,2	1,6	—	—
	♂ ♂	791,4	741,4	112,5	—	—
		34,4	40,2	6,0	—	—
		1,6	2,0	2,0	—	—
<i>Th. Palmi</i>	♀ ♀	582,6	540,1	80,3	—	—
		27,8	23,7	5,9	—	—
		0,8	0,8	1,4	—	—
	♂ ♂	476,7	441,1	64,1	—	—
		11,2	27,1	8,1	—	—
		0,8	2,0	4,2	—	—
<i>Gy. ficorum</i>	♀ ♀	—	—	—	442,1	672,8
		—	—	—	65,3	82,1
		—	—	—	2,3	2,0
	♂ ♂	—	—	—	389,6	636,4
		—	—	—	75,0	111,2
		—	—	—	6,1	5,8

Tab. 3. Fühlergliedlängen bei Männchen diploid parthenogenetischer Arten

		Fühlergliedlänge (in μm)					
		III	IV	V	VI	VII	VIII
<i>He. femoralis</i> (Kö)	♂ ♂	62,0	47,7	40,6	31,0	14,3	35,8
	(Ha) ♂ ♂	62,0	47,7	38,2	31,0	14,3	33,4
<i>Pa. dracaenae</i>	♂ ♂	71,6	62,0	57,3	50,1	47,7	

5. Zusammenfassung

1. Es wurden die Mittelwerte, Standardabweichungen und relativen Variabilitätskoeffizienten ausgewählter Merkmale für 3 Arten mit diploider und für 6 Species mit haploider Parthenogenese ermittelt.

2. Bei den diploid parthenogenetischen Arten konnte eine herabgesetzte Variabilität der Fühlergliedlängen nachgewiesen werden.

3. Fitnessrelevante Merkmale minimieren den Variabilitätsverlust und zeigen Adaptationsleistungen.

4. Die allgemein größere Variabilität der arrhenotoken Männchen wird anscheinend durch den hohen Heterozygotiegrad der Weibchen bedingt.

5. Die Variationsbreite der diploid parthenogenetischen Thysanoptera legt die Selektion auf einen standardisierten Phänotyp nahe und läßt aufgrund der Fühlergliedlängen zumindest teilweise stark homozygote Verhältnisse vermuten.

6. Der relative Variabilitätskoeffizient ausgewählter Merkmale hat Indikatorwert.

Schrifttum

- Benson, R. B.: An introduction to the natural history of british sawflies. Trans. Soc. Brit. Entomol. **10** (1950) 45–142.
- Blackmann, R. L.: Stability and variation in aphid clonal lineages. Biol. J. Linn. Soc. **11** (1979) 259–277.
- Bournier, A.: Contribution à l'étude de la parthénogenèse des thysanoptères et de sa cytologie. Arch. Zool. exp. gen. **93** (1956) 219–318.
- Bournier, A.: Les thrips, biologie, importance, agronomique. INRA, Paris 1983.
- Friebe, B.: Prinzipien der meiotischen Rekombination. Biol. Zent.bl. **104** (1985) 655–682.
- Lamb, R. Y., and R. B. Willey: Are parthenogenetic and related bisexual insects equal in fertility? Evolution **33** (1979) 774–775.
- Lange, E.: Die biologische Bedeutung der Sexualität. Biol. Zbl. **101** (1982) 729–744.
- Leuteritz, S.: Verbesserte Azan-novum-Färbung für histologische Präparate. Wiss. Hefte Pädagog. Hochsch. Köthen **2** (1969) 55.
- Loeschke, V., und Wöhrmann, K.: Populationsbiologie. Naturwiss. Rdsch. **37** (1984) 305–308.
- May, B., and F. R. Holbrook: Absence of genetic variability in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). Ann.
- Mayr, E.: Artbegriff und Evolution. Parey, Hamburg und Berlin 1967.
- Moritz, G.: Zur Morphologie und Anatomie des Fransenflüglers *Aeolothrips intermedius*. 2. Mitteilung: Der Thorax. Zool. Jb. Anat. **108** (1982 a) 55–106.
- Moritz, G.: Zur Morphologie des Kopffinnenskeletts (Tentorium) bei den Thysanoptera. Dtsch. Entomol. Z. N. F. **29** (1982 b) 17–26.
- Moritz, G.: Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers *Hercinothrips femoralis*. I. Embryonalentwicklung. Zool. Jb. Anat. **117** (1988) 1–64.

- Moritz, G.: Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers *Hercinothrips femoralis*. I. Imago - Thorax. Zool. Jb. Anat. **118** (1989) 391-427.
- Risler, H., und Kempfer, E.: Die Haploidie der Männchen und die Endopolyploidie in einigen Geweben von *Haplothrips* (Thysanoptera). Chromosoma **12** (1961) 351-361.
- Rowell, C. H. F.: A general method for silvering invertebrate central nervous systems. Quart. J. micr. Sci. **104** (1963) 81-87.
- Schliephake, G.: Untersuchungen über die Variabilität an den Männchen des Genus *Thrips* L. Dtsch. Entomol. Z. N. F. **11** (1964) 215-317.
- Schliephake, G.: Zur Problematik von Rasse und Cline bei Thysanopteren. Verh. SIEEC. X. Budapest 1983, 292-294.
- Schliephake, G.: Beitrag zur Unterscheidung mitteleuropäischer Arten der Gattung *Frankliniella* KARNY, 1910. Dtsch. entomol. Z. N. F. **35** (1988) 257-263.
- Schliephake, G., und K. H. Klimt: Thysanoptera, Fransenflügler. Jena 1979.
- Sperlich, D.: Populationsgenetik II. Fortschr. Zool. **20** (1968) 207-268.
- Sperlich, D.: Populationsgenetik. Jena 1973.
- Suomalainen, E.: On morphological differences and evolution of different polyploid parthenogenic weevil populations. Hereditas **47** (1961) 309-341.
- Suomalainen, E., A. Saura, J. Lokki, and T. Teeri: Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. Theor. Appl. Genet. **57** (1980) 129-132.
- Wallace, B.: Die genetische Bürde. Jena 1974.
- Wöhrmann, K., H. A. Eggers-Schumacher and J. Tomiuk: Allozyme variations in natural populations of aphids. Proc. 14. Internat. Congr. Genet. Mosc., part I (1978) 492.

D a n k s a g u n g

Für die Zusendung von Tiermaterial danken wir Herrn Dr. K. Sakimura (Honolulu) und Herrn Dr. R. zur Strassen (Frankfurt am Main). Die Auszählung der Myofibrillenbündel übernahm dankenswerterweise Frl. K. Pippig. Für anregende Diskussion und kritische Hinweise sind wir den Herren Dr. Reinhard Piechocki (Halle), Prof. Dr. A. Bournier (Montpellier) und Priv.-Doz. Dr. W. Bode (Bielefeld) zu Dank verpflichtet.

Dr. Gerald Moritz
 Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
 Sektion Biowissenschaften
 WB Zoologie
 Domplatz 4
 Halle
 DDR - 4010