

Torngräshoppor (*Tetrix* sp.) – iögonfallande variation

JONAS AHNESJÖ & ANDERS FORSMAN

Ahnesjö, J. & Forsman, A.: Torngräshoppor (*Tetrix* sp.) – iögonfallande mångfald. [**Pygmy grasshoppers (*Tetrix* sp.) – eye-catching variation.**] – Entomologisk Tidskrift 127 (4): 145-150. Uppsala, Sweden 2006. ISSN 0013-886x.

Pygmy grasshoppers (Orthoptera: Tetrigidae) are represented by four species in Sweden, all of which belong to the genus *Tetrix* (*T. undulata*, *T. subulata*, *T. bipunctata* and *T. fuliginosus*). They display a great variability in colouration and colour morphs differ also in a number of other traits such as behaviour, morphology and physiology. Once favourable conditions arise, such as the burning of a clear cutting, populations of *Tetrix subulata* and *T. undulata* show an extraordinary population growth. The fact that populations seem to appear from nowhere is puzzling. However, populations inhabiting “stable” habitats do occur (e.g. wet meadows, islands and grassland) and they appear to display a lower degree of variation with respect to body colouration. This difference in degree of variability between populations inhabiting changing and relatively stable environments is a target for our future investigations and we therefore encourage field entomologists to report findings of populations of *T. subulata* and *T. undulata* inhabiting stable habitats in southern Sweden.

Jonas Ahnesjö, Institutionen för Biologi och Miljövetenskap, Högskolan i Kalmar, 391 82 Kalmar, Sweden. E-mail: Jonas.Ahnesjo@hik.se

Anders Forsman, Institutionen för Biologi och Miljövetenskap, Högskolan i Kalmar, 391 82 Kalmar, Sweden. E-mail: Anders.Forsman@hik.se

Familjen torngräshoppor (Tetrigidae) är en grupp som skiljer sig från övriga hoppkrättingar i livshistorieegenskaper, beteenden och morfologi. De svenska arterna övervintrar som fullbildade eller sena nymfer och reproduktionen sker på våren. Övriga svenska hoppkrättingar (t ex Acrididae och Tettigonidae) övervintrar istället som ägg och fortplantar sig först på sensommaren. Torngräshoppor avviker dessutom från flertalet andra hoppkrättingar genom att de är alldeles tystlåtna eftersom de inte har några stridulationsorgan. Det finns fyra arter av torngräshoppor representerade i Sverige och alla tillhör släktet *Tetrix* (*T. undulata*, *T. subulata*, *T. bipunctata* och *T. fuliginosus*). Det är den förlängda halsskölden, och inte som hos andra hoppkrättingar det första vingparet, som täcker flygvingarna (Fig. 1). Halsskölden är utdragen i ett tornliknande utskott vilket gett upphov till gruppens svenska namn. Både kortvingade (icke flygande) och långvingade (flygande)

varianter förekommer åtminstone hos strandtorngräshoppan (*Tetrix subulata*) och möjligen även hos de övriga svenska arterna. Torngräshopporerna förekommer ofta i täta populationer på hyggen och skräpmarker. Hyggen som utsatts för hyggesbränning (Fig. 2) verkar erbjuda speciellt goda betingelser för glänttorngräshoppan (*Tetrix undulata*) och strandtorngräshoppan (*T. subulata*), då extremt täta populationer ofta uppstår ett par år efter bränningen (Ahnesjö, Forsman, egna observationer). Torngräshopporerna blir ofta förbisedda vilket kanske beror på deras ringa storlek och att de är tysta.

Honorna, som är störst, uppnår en storlek på endast 10-15 mm. Dessa djur har en enorm variation i färgteckning som förekommer såväl inom arter som inom populationer. Variationen är diskret, d v s det förekommer specifika färgmorfer och korsningar dem emellan resulterar inte i uppenbara mellanformer. Den genetiska bakgrun-



Figur 1. En hona av strandtorngräshoppan (*Tetrix subulata*) med flygvingarna utfällda. Det förkrympta första vingparet syns alldeles framför flygvingarna. Notera även att halsskölden sträcker sig förbi bakkroppens spets. (Foto Jonas Ahnesjö).

A female *T. subulata* displaying its hind wings. The rudimentary first wing pair can be seen in front of the second wing pair. Note the prolonged pronotum covering the abdomen.



Figur 2. Ett bränt hygge som två år efter bränningen hyste en mycket stor population av strandtorngräshoppan (*Tetrix subulata*). (Foto Jonas Ahnesjö).

This burnt clear cut area hosted a very dense population of *T. subulata* two years after the burning.

den till polymorfin är ännu inte helt klarlagd men långvariga korsningsförsök som genomförts på närstående arter (*Apotettix eurycephalus*, *Paratettix texanus*, *Telmatettix aztecus*, *Tetrigidea parvipennis*) har visat på ett komplext system av länkade gener och dominansfaktorer (Nabours 1929, Fisher 1930, 1939). Anmärkningsvärt är att en hona kan få avkomma av ett flertal olika

morfer i en och samma kull, möjligen ett resultat av att hon parat sig med flera hanar. Samma eller liknande morfer förekommer hos åtminstone tre av de fyra svenska arterna (*T. subulata*, *T. undulata* och *T. bipunctata*) och många av de utländska, t ex hos de arter som nämnts ovan.

De fyra vanligast förekommande färgvarianterna hos *T. undulata* och *T. subulata* på sven-



Figur 3. Fyra vanligt förekommande morfer av såväl glänttorngräshoppa (*Tetrix undulata*) som Strandtorngräshoppa (*Tetrix subulata*). Alla avbildade individer är honor av *T. subulata*. (Foto Jonas Ahnesjö)

Four common colour morphs in both *T. undulata* and *T. subulata*. All specimens shown are *T. subulata* females.

ska hyggen är brun, svart, randig och grå (Fig. 3). Gräshoppor tillhörande den bruna och den svarta morfen är enfärgade, medan den randiga har en mörkbrun till svart grundfärg med en gulbrun linje som löper från pannan ända bak till den förlängda halssköldens spets. Den grå

morfens grundfärg är svart men hela den förlängda halssköldens översida är ljusgrå. Ett stort antal andra morfer förekommer också, ofta med mörkbrunt som grundfärg men även gulaktigt spräckliga och rostbruna individer kan finnas. Dessa mindre vanliga varianter hittas sällan

Figur 4. Markfloran förändras snabbt efter hyggesbränning. Efter två till tre år täcks vanligen fuktiga områden av olika mossor. Bilden visar en av författarna (Jonas Ahnesjö) under jakt efter torngräshoppor på ett hygge två år efter bränningen. (Foto Anders Forsman)

The ground flora changes fast after the burning of a clear cut area. Moist places are usually covered by different mosses after two to three years. The image shows one of the authors (Jonas Ahnesjö) hunting pygmy grasshoppers two years after the burning of the clear cutting.



i lika höga numerär som de fyra som beskrivs ovan (oftast hittas bara enstaka individer med avvikande kroppsfärg).

Kroppsfärgen påverkar förutom predation-risken även insekternas termiska egenskaper. Mörka individer värms upp snabbare och når en högre jämviktstemperatur än ljusa (se t ex Forsman 2000, Forsman m fl. 2002). Jämviktstemperaturen är den temperatur som uppnås när avkyllningen balanserar uppvärmningen så att kroppstemperaturen ej ökar då en individ exponeras för ljus. Den mäts med en liten termometer inuti döda gräshoppor som exponeras för ljus under konstanta förhållanden. Även kroppens storlek har stor betydelse när det gäller temperaturreglering hos insekter, bl a värms små individer upp snabbare än stora (Digby 1955, Stevenson, 1985). Det temperaturintervall där egenskaper som t ex metabolism, aktivitet och rörlighet är optimalt är hos flertalet insekter ganska smalt (Forsman 1999a). Således påverkar kroppsfärg och storlek indirekt viktiga egenskaper hos insekten.

Kroppsfärg och storlek

De nackdelar som är förknippade med en viss kroppsfärg (t ex låg uppvärmningsförmåga för ljusa individer) verkar åtminstone delvis kunna kompenseras med en justering i kroppsstorlek. Forsman (1999b) visade att vildfångade individer av olika färgmorfer av strandtorngräshoppan (*T. subulata*) varierade i kroppsstorlek. De bruna gräshopporna var störst och de grå minst. En studie av den närbesläktade glänttorngräshoppan (*T. undulata*) visade att samma mönster (storleksskillnader) upprepade sig även hos denna art (Ahnesjö & Forsman 2003). Den sistnämnda studien antyder också att storleksvariationen mellan morferna är genetiskt betingad. Den slutgiltiga storleken hos helsyskon som föddes upp i två olika temperaturregimer påverkades inte, trots att utvecklingshastigheten skilde sig markant mellan de olika behandlingarna. Det visade sig dock att honans kroppsfärg hade en signifikant effekt på avkommans slutliga storlek, vilket ytterligare tyder på en genetisk koppling mellan färg och storlek (för detaljer se Ahnesjö & Forsman 2003).

Kroppsfärg och beteende

Som nämnts ovan har de olika morferna varierande termiska egenskaper och det verkar som om de anpassat sig morfologiskt till detta genom justeringar i kroppsstorlek (Forsman 1999b, Ahnesjö & Forsman 2003). Även den beteendemässiga temperaturregleringen verkar skilja sig åt mellan morfer. I laboratorieförsök visade Forsman m fl. (2002) att individer av olika morfer temperaturreglerar med olika strategier, de ljusa morferna solar under kortare perioder men med kortare intervall än de mörka. Även i detta fall tyder resultaten på att den observerade variationen i beteendet har en delvis genetisk grund. Skillnaderna mellan morferna kvarstod trots att deras uppvärmningsegenskaper ändrats genom att kroppsfärgen manipulerats genom att halssköldens översida målades. När gräshopporna fick välja temperatur längs en temperaturgradient, där värmen kom underifrån för att undvika skillnader som beror på solningsbeteende och absorptionsförmåga, visade det sig att de mörka varianterna föredrog något högre temperatur än de ljusa (Forsman 2000). Detta tyder på att det finns fysiologiska skillnader mellan de olika färgmorferna, vilket innebär att de ljusa individerna, som inte värms upp lika snabbt som de mörka, är anpassade till en lägre uppvärmningsförmåga och kan vara aktiva trots att de inte kan uppnå samma temperatur som t ex en svart individ.

Kroppsfärg hos insekter har i många fall evolverat som ett skydd mot predation, och det finns exempel på flera olika strategier som varningsfärger, krypsis eller kamouflage. Torngräshopporna är förmodligen kryptiska d v s de försöker undvika predation genom att inte bli upptäckta, t ex genom att välja en bakgrund som matchar den egna kroppsfärgen. Morferna torde således ställa olika krav på sin omgivning för att kunna finna en bakgrund med rätt färg och struktur som samtidigt tillfredsställer behoven av t ex mat, vätska och temperatur. Exempelvis är en ljusgrå gräshoppa inte särskilt kryptisk om den kryper runt på ett bränt och således sotsvart underlag och en svart gräshoppa är inte särskilt svår att upptäcka om den sitter på en grånad torr pinne eller en ljus lav. En fältstudie visar att morferna anträffas i olika utsträckning på olika underlag. De verkar också ställa specifika

krav på sammansättningen av markens substrat i deras omedelbara närhet (Ahnesjö & Forsman, 2006). En orsak till detta kan vara att det inom hopphåll bör finnas ett substrat med en matchande färg som erbjuder krypsis. Ett laborieförsök stödjer detta påstående. Svarta och randiga individer fick tillbringa 10 minuter i en behållare med ett underlag som till hälften bestod av brända (svarta) granbarr (som matchar den svarta morfen) och till hälften av en blandning av brända (svarta) och torra, gulbruna granbarr (som matchar den randiga morfen). Efter 10 minuter skrämdes gräshopporerna genom att man helt lätt knackade på behållaren och de olika individernas position noterades efter att de flytt som en respons. Det visade sig att de svarta individerna huvudsakligen flydde till den svarta bakgrunden och de randiga till den "blandade" bakgrunden (Ahnesjö & Forsman, 2006).

Diskussion/sammanfattning

Det verkar som om varje färgmorf inte bara är en färgvariant utan snarare består av ett helt paket egenskaper som i samverkan gör organismen funktionell. Vissa av dessa egenskaper är genetiskt kopplade t ex färg, storlek, temperaturregleringsbeteende och temperaturpreferenser. Detta innebär att hela "genetiska paket" som bestämmer dessa egenskaper ärvs och att eventuella mellanformer får genetiska kombinationer som sannolikt är mindre lyckade. En förändring i miljön som påverkar någon av alla dessa kopplade egenskaper (t ex igenväxning av ett hygge) bör således kunna förändra sammansättningen av färgmorfer inom en population och därmed ändra förutsättningarna för upprätthållande av den genetiska variationen. Följaktligen kan man förutsätta att frekvensen av de olika morferna inom en population varierar med habitatets förändring. I en polymorf population är sannolikheten att det finns varianter som är anpassade till nya miljöer stor, vilket möjligen kan förklara torngräshopporernas framgång på brända hyggen. Sett över flera generationer kan det vara en framgångsrik strategi att producera avkomma med stor genetisk variation även om endast ett fåtal klarar sig i varje generation (Slatkin 1974; Seger & Brockman 1987; Yasui 2001; Fox & Rauter 2003). På ett hygge förändras livsbetingelserna snabbt, främst genom den

naturliga successionen av markfloran. Efter en brand sker sådana förändringar sannolikt ännu snabbare p g a frisättning av näringsämnen och minskad konkurrens mm (Fig. 4). En följd av detta kan vara att polymorfa arter/populationer generellt är mer tåliga mot, eller rent av gynnas av störningar såsom en bränning av ett hygge (se ovan). Intuitivt känns det som om mörka individer skulle gynnas av en sotsvart bakgrund med hög marktemperatur, som på ett bränt hygge, och våra preliminära observationer verkar stödja detta.

Det finns populationer av både *T. undulata* och *T. subulata* i områden med mindre föränderlig miljö (betesmarker, strandzoner och fuktängar). Sådana populationer kan studeras under längre tid då de inte, som "hyggespopulationerna" försvinner efter några år (pers. observationer), och just sådana populationer är av stort intresse för oss i våra fortsatta studier.

Det vi beskrivit ovan är baserat på data som främst samlats in från populationer på brända hyggen (störda områden) i Småland. Ett litet mysterium är dock hur torngräshopporerna till synes från ingenstans helt plötsligt dyker upp i enorma populationstätheter när de rätta betingelserna uppstår (t ex efter en hyggesbrand) och att samma population kraftigt minskar eller rent av försvinner efter några (4-5) år (pers. observationer). Hur de kan hitta dessa miljöer (torngräshoppor är mer eller mindre markbundna och även om vingade varianter förekommer är de förhållandevis dåliga flygare som i huvudsak använder vingarna för att förlänga sina hopp), och hur färgmorfsammansättningen ser ut i populationer som lever under "ostörda" betingelser är frågeställningar som kräver fortsatta studier. Därför uppmanas fältentomologer i södra Sverige att rapportera fynd av populationer i "ostörda" områden av framförallt *Tetrix subulata* och *T. undulata*. Rapporterna om sådana fynd mottages tacksamt via e-post eller vanlig post (kontaktinformation se nedan).

Sammanfattningsvis kan sägas att de olika morferna skiljer sig åt i en massa egenskaper, såväl morfologiska, beteendemässiga som fysiologiska. En sådan polymorfi är ett exempel på naturlig genetisk diversitet som faktiskt går att se med blotta ögat. Dessa insekter erbjuder således unika möjligheter att studera de proces-

ser som skapar och bibehåller genetisk variation i naturen.

Kontaktinformation:

Jonas Ahnesjö
Institutionen för Biologi och Miljövetenskap,
Högskolan i Kalmar, 391 82 Kalmar
Jonas.Ahnesjo@hik.se

Andes Forsman
Institutionen för Biologi och Miljövetenskap,
Högskolan i Kalmar, 391 82 Kalmar
Anders.Forsman@hik.se

Tack

Ett stort tack till de faktagranskare som genom att läsa och kommentera bidragit till en signifikant förbättring av detta manuskript. Ett tack även till Sofia Caesar och Magnus Karlsson för synpunkter på manuskriptet.

Litteratur

Ahnesjö, J. & Forsman, A. 2003. Correlated evolution of color pattern and body size in polymorphic pygmy grasshoppers, *Tetrix undulata*. – Journal of Evolutionary Biology 16: 1308-1318.
Ahnesjö, J. & Forsman, A. 2006. Differential habitat selection by pygmy grasshopper color morphs; interactive effects of temperature and predator avoidance. – Evolutionary Ecology 20: 235-257.
Digby, P.S. 1955. Factors affecting temperature excess of insects in sunshine. – Journal of Experimental Biology 32: 279-298.
Fox, C.W. & Rauter, C.M. 2003. Bet-hedging and the evolution of multiple mating. – Evolutionary Ecology Research 5: 273-286.

Fisher, R.A. 1930. The evolution of dominance in certain polymorphic species. – American Naturalist 64: 385-406.
Fisher, R.A. 1939. Selective forces in wild populations of *Paratettix texanus*. – Annals of Eugenics 9: 109-122.
Forsman, A. 1999a. Reproductive life history variation among colour morphs of the pygmy grasshopper, *Tetrix subulata*. – Biological Journal of the Linnean Society 67: 247-261.
Forsman, A. 1999b. Variation in thermal sensitivity of performance among color morphs of a pygmy grasshopper, *Tetrix subulata*. – Journal of Evolutionary Biology 12: 869-878.
Forsman, A. 2000. Some like it hot: intra-population variation in behavioral thermoregulation in color-polymorphic pygmy grasshoppers. – Evolutionary Ecology 14: 25-38.
Forsman, A., Ringblom, K., Civantos, E. and Ahnesjö, J. 2002. Coevolution of color pattern and thermoregulatory behavior in polymorphic pygmy grasshoppers, *Tetrix undulata*. – Evolution 56: 349-360.
Nabours, R.K. 1929. The genetics of the Tettigidae (Grouse locusts). – Bibliographia Genetica 27-104. Verlag M Nijhoff, den Haag, Netherlands.
Seger, J. & Brockman, H.J. 1987. What is bet-hedging? – Oxford Survey of Evolutionary Biology. 4: 182-211.
Slatkin, M. 1974. Hedging one's evolutionary bets. – Nature 250:704-705.
Stevenson, R.D. 1985. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. – American Naturalist 125: 102-117.
Yasui, Y. 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. – Ecological Research 16: 605-616.

Maria och Thure Palms minnesfond samt Överbys fond

Flera stipendier på tillsammans c:a 10 000 kronor kan sökas av framför allt yngre entomologer men även doktorander eller motsvarande. Stipendierna är avsedda för ett självständigt arbete rörande inskter. Noggrann plan erfordras rörande entomologiska undersökningen vartill medel söks. Kostnads kalkyl skall bifogas, liksom också yttrande över eleven från handledare, lärare i naturkunskap eller motsvarande. Om medel söks från annat håll skall detta anges.

Eventuella frågor kan besvaras av Bert Gustafsson, tel. 08 5195 4089, e-mail bert.gustafsson@nrm.se.

Ansökan inlämnas till föreningen senast den 1 maj 2007 under adress:

Entomologiska föreningen
Naturhistoriska riksmuseet
Box 50007
104 05 Stockholm.