

# 1 Allgemeine Einleitung

## 1.1 *Brutpflege, ihre Kosten und die Relevanz der Lebensgeschichte*

Zu den Verhaltensleistungen von Tieren, die ihre Fitness besonders stark beeinflussen, gehört bei vielen die Brutpflege der eigenen Nachkommen. Im weitesten Sinne bedeutet Brutpflege (,parental care‘) jede Form elterlichen Verhaltens, welches die Fitness der Nachkommen erhöht. Es gibt keine einheitliche Auffassung über den Zeitpunkt, ab dem von Brutpflege gesprochen werden sollte: Für manche Autoren ist bereits die Produktion dotterreicher Eier Brutpflege, für andere beginnt sie nach der Zygotenbildung oder aber erst nach der physischen Abtrennung der Nachkommen von den Eltern (Clutton-Brock 1991). Die im deutschen Sprachgebrauch gelegentlich auftauchende terminologische Differenzierung in Brutfürsorge und Brutpflege (z.B. Melber und Schmidt 1975b, Müller und Eggert 1999) steht in keinem expliziten und bestimmten Bezug zu international gebräuchlichen Termini (z.B. Clutton-Brock 1991), und sie wird deswegen hier nicht aufgegriffen. Brutpflege (hier also gleichbedeutend mit Brutfürsorge) kommt bei den meisten Taxa der Vertebrata und Invertebrata vor, wenn auch mitunter nur bei wenigen Vertretern einer größeren taxonomischen Einheit. Die umfangreichsten Kenntnisse über verschiedene Aspekte des Brutpflegeverhaltens, einschließlich seiner neuronalen und hormonellen Kontrolle, stammen von Wirbeltieren (Clutton-Brock 1991, Rosenblatt und Snowdon 1996). Besonders die verhaltensökologischen Aspekte der Brutpflege sind aber auch bei manchen Gruppen der Invertebrata, insbesondere der Arthropoden, gut untersucht, während über ihre proximate Regulation noch relativ wenig bekannt ist (Trumbo 1996, Tallamy und Schaefer 1997).

Um Brutpflege zu treiben, müssen Eltern je nach Umfang der Leistungen verschiedene Ressourcen, einschließlich Zeit und Energie, für ihre Nachkommen aufwenden. Diese elterlichen Ausgaben (,parental expenditures‘, Clutton-Brock 1991) betten die Verhaltensleistungen der Tiere in ihre artspezifische Lebensgeschichte ein, und sie führen daher ethologische Forschungsansätze mit der, im weiteren Sinne ökologischen Theorie der Lebensgeschichte (,life-history theory‘) zusammen. Denn wenn die zu Verfügung stehenden Ressourcen begrenzt sind, dann reduzieren Ausgaben für eine Leistung (oder ein Merkmal) die Möglichkeiten, in weitere Leistungen zu investieren (Sibly und Calow 1986). Das führt zu negativen (phäno- und/oder genotypischen) Korrelationen zwischen Leistungen, die als trade-offs bezeichnet werden (Stearns 1992). Einer der für die Theorie der Lebensgeschichte wichtigsten trade-offs betrifft die Brutpflege: er besteht zwischen der gegenwärtigen Reproduktionsleistung eines Organismus einerseits und den zukünftigen

Reproduktionsleistungen (= residueller Reproduktionswert) andererseits (Trivers 1972). Das Ausmaß, mit dem Eltern ihren residuellen Reproduktionswert durch gegenwärtige Brutpflege einzelner Nachkommen verringern, wird als elterliche Investition („parental investment“) bezeichnet – es sind dies die Kosten der Brutpflege (Clutton-Brock 1991, Stearns 1992).

Da die Selektion den Gesamt-Reproduktionswert erhöht, sollte sich Brutfürsorge nur dann evolutiv durchsetzen, wenn ihre Vorteile die Kosten übersteigen (Clutton-Brock 1991). Ein solcher Netto-Nutzen der Brutpflege könnte entweder durch relativ große Vorteile oder durch relativ niedrige Kosten entstehen. Neuerdings wird die Hypothese vertreten, dass Brutpflegende Insekten ihren Gesamt-Reproduktionswert durch relativ geringe Kosten der Brutfürsorge maximieren, nicht aber durch große Vorteile (Tallamy und Brown 1999). Die Voraussage ist, dass dies durch Semelparität (ein- statt mehrmaliges Reproduktionsereignis pro Fortpflanzungsaison, d.h. sensu Tallamy und Brown [1999]) erreicht werden soll, weil sich Fertilitäts- wie Überlebenskosten gegenwärtiger Brutpflege nur in einem zweiten (oder noch weiteren) Reproduktionsereignis manifestierten (Tallamy und Brown 1999). Daher sei Semelparität eine notwendige, wenn auch nicht die hinreichende Bedingung für Brutpflege bei Insekten (Tallamy und Brown 1999).

## **1.2 Subsozialverhalten bei Membraciden**

Tallamy und Brown (1999) sehen ihre Theorie durch die Tatsache unterstützt, dass die Mehrheit der Brutpflegenden Pentatomiden und Membraciden tatsächlich semelpar ist (Tallamy und Schaefer 1997). Die Brutpflegenden Membraciden wurden bisher allerdings fast ausschließlich in den neuweltlichen Unterfamilien gefunden, und dies, obwohl fast die Hälfte aller Membraciden-Arten zu Gattungen gehört, die auf die Alte Welt beschränkt sind – etwa 1450 von rund 3000 beschriebenen Arten (Strümpel 1983). Das Übergewicht neuweltlicher Arten unter den Taxa mit nachgewiesener Brutpflege könnte einerseits die tatsächliche systematische Verbreitung der Brutfürsorge hinreichend genau widerspiegeln. Andererseits könnte dieses Übergewicht ebensogut ein Ergebnis ungleich geringerer Sammel- und Beobachtungstätigkeit in der Alten Welt sein. Sollte letzteres zutreffen, dann könnten sich unter den altweltlichen Membraciden eine Reihe Brutpflegender Arten finden, mit denen sich Tallamy und Browns (1999) Theorie überprüfen ließe.

Für ein Sammelartefakt spricht in der Tat, dass Kenntnisse selbst über die basalsten Daten der Lebensgeschichte eines Großteils der Membraciden der Alten Welt vollständig fehlen, und dass es keine Revisionen der beiden dort vorkommenden Unterfamilien (Centrotinae und Oxyrhachinae) gibt, die alle Regionen der Alten Welt einschließt. Von einigen

Wirtspflanzenbelegen abgesehen ist fast nichts über die Lebensgeschichte afrikanischer Membraciden bekannt (Capener 1962). Die verstreuten Informationen zur Lebensgeschichte der Membraciden Ost- und Südostasiens sind anekdotischer Natur. Seit den Erstbeschreibungen der südostasiatischen Fauna zu Anfang des 20. Jahrhunderts gab es nur noch eine einzige taxonomische Arbeit (Gunji und Nagai 1994). Lediglich zur Lebensgeschichte der indischen Fauna liegt eine Studie vor (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b), und seit kurzem gibt es eine Revision der australischen Taxa (Day 1999). Demgegenüber steht eine Reihe detaillierter, deskriptiver Arbeiten zur Lebensgeschichte neuweltlicher Arten (z.B. Funkhouser 1917, Haviland 1925, Wood 1984), die vielfach noch experimentell vertieft wurden (s. Übersicht in Wood 1993). Das umfangreichere Wissen über neuweltliche Membraciden schlägt sich auch in der Systematik ihrer höheren Taxa nieder, welche durch Revisionen und kladistische Analysen bereits eine gewisse Stabilität erreicht hat (z.B. Deitz 1975, Deitz und Dietrich 1993, Dietrich und Deitz 1993). Der Kenntnisstand über die Membraciden der Alten Welt liegt also in jeder Hinsicht weit hinter dem der Membraciden der Neuen Welt.

### **1.3 Zielsetzung und Gliederung der Arbeit**

Wie deutlich geworden sein sollte, liefern Membraciden zusammen mit Heteropteren die entscheidenden Argumente in der aktuellen Diskussion um die Evolution der Brutpflege bei Insekten (Tallamy und Brown 1999). Gleichzeitig beruht jedoch das Wissen um die Biologie der Membraciden nahezu vollständig auf neuweltlichen Arten. Deswegen liegt es nahe, die theoretischen Überlegungen an altweltlichen Membraciden zu überprüfen. Das wiederum setzt aber die Klärung zumindest einiger ihrer basalen biologischen Parameter voraus.

Diese Situation bildet den Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit. Sie beschäftigt sich folglich nicht nur mit Brutpflege, sondern notwendigerweise auch mit zahlreichen lebensgeschichtlichen, ethologischen, morphologischen und schließlich taxonomischen Fragen. Als Untersuchungsobjekt wurde die Membracide *Pyrgauchenia tristaniopsis* ausgewählt, die in den Bergregenwäldern am Mount Kinabalu (Malaysia, Borneo) lebt. Die beiden zentralen Ziele dieser Untersuchung lassen sich mit zwei Fragen umreißen:

1. Gibt es unter den vielen altweltlichen Membraciden Brut pflegende Arten, welche die Diskussion um die Evolution der Brutpflege bei Insekten im Allgemeinen voranbringen können?
2. Welche Lebensgeschichte haben altweltliche Membraciden, und gibt es Unterschiede zu den neuweltlichen Arten?

Die Arbeit ist in fünf Ergebnis-Kapitel untergliedert, die stufenweise auf die speziellen Untersuchungen zur Brutpflege bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* hinführen und diese dadurch in einen größeren Rahmen stellen. Das erste Ergebnis-Kapitel (Abschnitt 3 der Gliederung) präsentiert das Ergebnis einer breit angelegten Suche nach Brut pflegenden Membraciden auf der malaysischen Halbinsel und im Norden Borneos. Das zweite Kapitel (Abschnitt 4) widmet sich der taxonomischen Einordnung der im Detail untersuchten Art *P. tristaniopsis*. Da es sich um eine neue entdeckte Art handelte, war eine Neubeschreibung unter Einschluss einiger sehr ähnlicher Arten erforderlich, um die weiteren Untersuchungen auf einer soliden taxonomischen Grundlage aufbauen zu können. Im dritten Kapitel (Abschnitt 5) wird speziell auf die Lebensgeschichte von *P. tristaniopsis* eingegangen. Die deskriptiven und experimentellen Untersuchungen zur Brutpflege von *P. tristaniopsis* werden im vierten Kapitel (Abschnitt 6) vorgestellt. Das letzte Kapitel (Abschnitt 7) fasst Arbeiten zusammen, welche zur funktionellen Aufklärung des Pronotalfortsatzes von *P. tristaniopsis* beitragen sollen.

Den Ergebnis-Kapiteln (oder ihren Unterkapiteln) gehen jeweils Einleitungen voran, in welchen sowohl eine Literaturübersicht gegeben als auch die konkret bearbeiteten Fragestellungen erläutert werden. Ebenso separat zugeordnet sind spezielle Methoden und Diskussionen. Die abschließende Diskussion am Ende der Arbeit greift zwei allgemeine Aspekte auf, für welche die Ergebnisse aus verschiedenen Abschnitten dieser Arbeit zusammen berücksichtigt werden müssen: Die Semelparitie-Hypothese und die mögliche Funktion des vergrößerten Pronotums.