

5 Lebensgeschichte von *Pyrgauchenia tristaniopsis*

5.1 Einleitung

Dieses Kapitel behandelt einige grundlegende Aspekte der Lebensgeschichte von *Pyrgauchenia tristaniopsis*. Wie in der allgemeinen Einleitung erläutert (s. 1.2), war vor dieser Studie nicht nur die Biologie dieser Art oder dieser Gattung völlig unbekannt, sondern auch die aller anderen südostasiatischen Vertreter der Familie Membracidae. Selbst die biologischen Kenntnisse über Membraciden in anderen Großregionen der Alten Welt fehlen entweder (z.B. Afrika) oder blieben Gegenstand von Pionierarbeiten (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975a, 1975b).

Dieser Wissensstand machte es notwendig, die biologischen Rahmenbedingungen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* aufzuklären – und dies so weit, wie es der Schwerpunkt dieser Arbeit (Brutpflege) erlaubte. Da für die Untersuchungen nur eine begrenzte Anzahl an Individuen im Freiland zur Verfügung stand, war stets ein Kompromiss zwischen beiden Anforderungen zu finden. Als Konsequenz musste auf viele Versuche verzichtet werden, deren Durchführung wünschenswert gewesen wäre. Der Zielsetzung dieser Arbeit entsprechend traf dies im Zweifelsfall besonders Aspekte der Lebensgeschichte.

Nach Beschreibung der räumlichen Verteilung von *Pyrgauchenia tristaniopsis* im Untersuchungsgebiet, folgen die Unterkapitel annähernd der Chronologie des Lebenslaufs: Entwicklung und Lebensweise der Larven, Imaginalhäutung, Geschlechtsreife der Imagines und ihre Paarungsbiologie. Abschließend wird das Geschlechterverhältnis und die Mortalität der Population am Mt. Kinabalu behandelt. Die relevante Literatur wird in der Diskussion besprochen.

5.2 Räumliche Verbreitung

5.2.1 Methode

Für die kleinräumige Verteilung am Kinabalu Headquarter wurde der 1997er Populationszensus ausgewertet (s. 2.6). Die Art der Verteilung wurde aufgrund des Dispersionsindex (Southwood 1978) bestimmt:

$$I_D = \frac{s^2(N-1)}{\bar{x}}$$

wobei N = Anzahl sample-Einheiten (Pflanzenindividuen bzw. Zweige), s^2 = Varianz der *P. tristaniopsis*-Individuen bezogen auf eine der beiden sample-Einheiten, \bar{x} = Mittelwert der *P. tristaniopsis*-Individuen pro sample-Einheit angibt. Ist die Verteilung nicht zufällig, dann ist der

Dispersionsindex signifikant größer (geklumpt) oder kleiner (regelmäßig) als N-1. Die Irrtumswahrscheinlichkeit des Dispersionsindex kann in einer Chi²-Tabelle mit N-1 Freiheitsgraden und errechnetes Chi² = Dispersionsindex abgelesen werden (Southwood 1978).

Die Art der Verteilung kann auch durch das k der negativen Binomialverteilung beschrieben werden, wozu folgende Gleichung iterativ zu lösen war:

$$\log\left(\frac{N}{n_0}\right) = k * \log\left(1 + \frac{\bar{x}}{k}\right)$$

wobei N = Anzahl (mit *P.tristaniopsis*-Individuen) besetzter sample-Einheiten (Pflanzenindividuen bzw. Zweige), n_0 = Anzahl unbesetzter sample-Einheiten, \bar{x} = Mittelwert der *P.tristaniopsis*-Individuen angibt. K geht mit zunehmender Klumpung gegen Null, während größere Werte (etwa über 8) sich einer Zufallsverteilung annähern (Southwood 1978).

Zur Messung des Blattstickstoffgehalts wurden pro *T. clementis*-Baum 2-3 an der Zweig-/Triebspitze sitzende, aber voll entfaltete Blätter gesammelt. Sie wurden zum Konservieren zuerst in einem Trockenschrank bei 40° C, für die Probenaufbereitung dann bei 70° C getrocknet. Alle Blätter eines Pflanzenindividuums wurden zusammen zermörsert und anschließend in einem CHN-O-Rapid-Elementanalysator (elementar) und dem daran angeschlossenen ICP-Spektrometer (Instruments S.A., JY 70 Plus™) analysiert (A. Hilpert). Je Pflanze wurden etwa 5 mg Blattmaterial eingewogen. Gemessen wurde der von der Einwaage unabhängige, relative Gehalt pro Probe (Wirtspflanzenindividuum).

5.2.2 Ergebnis

Pyrgauchenia tristaniopsis wurde nur auf dem Wegesystem des Kinabalu Headquarters gefunden (Abb. 1), weder an anderen Stellen dieses Nationalparks (z.B. Sayap), noch außerhalb desselben in Sabah (z.B. Rafflesia Forest Reserve, s. 2.1). Es gibt also bisher nur eine bekannte Population dieser Art. Während aller vier Aufenthalte wurden alle Lebensstadien gleichzeitig gefunden, d.h. die Generationen überlappten sich.

Besetzte Wirtspflanzen wurden nur bis 1610 m ü. NN gefunden, obwohl oberhalb dieser Höhe (bis 1830 m) 13 % aller Wirtspflanzen (84 von 624) und 12 % aller Zweige (710 von 5759) kontrolliert wurden. Das Fehlen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* oberhalb von 1610 m war also nicht zufällig, und zwar gleichgültig, ob Zweige (Chi²-Vierfeldertest, $p < 0,0001$, Chi² = 712, FG = 1) oder Pflanzen als sample-Einheit betrachtet wurden (Chi²-Vierfeldertest, $p < 0,0001$, Chi² = 738, FG = 1).

Bezogen auf drei verschiedene Betrachtungsebenen war die Population geklumpt im Areal verteilt: 1. Alle Larvenstadien und Imagines wurden ausschließlich auf der sonnenbeschienenen Randvegetation entlang der Straße (N = 5410 Individuen auf 4240

Zweigen) gefunden ($N = 0$ auf 809 Zweigen entlang der Waldpfade). Diese Verteilungen unterschieden sich signifikant voneinander (Chi²-Vierfeldertest, $p < 0,0001$, $\text{Chi}^2 = 939,5$, $\text{FG} = 1$). 2. Die Population war geklumpt auf einzelne Wirtspflanzenindividuen entlang der Straße verteilt: der große Dispersionsindex ($I_D = 94115$) wich signifikant von einer Zufallsverteilung ab (Chi²-Test für den Dispersionsindex, $p < 0,001$, $\text{FG} = 348$). Im Mittel wurden pro Pflanze 16 ± 65 Individuen gefunden ($N = 349$ Pflanzen entlang JPS). 3. Auch bezogen auf die Summe aller Zweige entlang der Straße war die Population geklumpt verteilt, weil der große Dispersionsindex ($I_D = 265217$) signifikant von einer Zufallsverteilung abwich (Chi²-Test für den Dispersionsindex, $p < 0,001$, $\text{FG} = 4239$). Im Mittel wurden pro Zweig 1 ± 9 Individuen gefunden ($N = 4240$ Zweige). Geklumpte Verteilung zeigte auch das kleine k der negativen Binomialverteilung an ($k = 0,016$).

Wirtspflanzen der Art *Tristaniopsis clementis*, die im Wald wuchsen, hatten in ihren Blättern denselben Stickstoffgehalt wie entlang der Straße wachsende Individuen dieser Art (U-Test, $p > 0,3$, $U = 66$, $N = 26$). Der Median des Blattstickstoffgehalts der im Wald wachsenden Pflanzen betrug 1,46 % (1., 3. Quartil 1,42 %, 1,57 %, $N = 14$ Pflanzen), jener der entlang der Straße wachsenden 1,43 % (1., 3. Quartil 1,36 %, 1,51 %, $N = 12$).

5.3 Entwicklungsdauer der Larven

5.3.1 Methode

Entwicklungsdauern wurden anhand von Larvenaggregationen geschätzt. Als Aggregation galt eine Gruppe von Larven, die aus dem gleichen Gelege geschlüpft waren. Letzteres konnte zwar nicht direkt beobachtet werden, war aber wahrscheinlich, weil drei Bedingungen erfüllt wurden: (1) nur ein Gelege befand sich auf einem Zweig, (2) die Laufdistanz zur nächsten gleichaltrigen Gruppe betrug für Larven des ersten und zweiten Stadiums mindestens 50 cm, für Larven des dritten bis fünften Stadiums mindestens 200 cm, (3) innerhalb der Gruppe gab es nur ein oder zwei benachbarte Entwicklungsstadien.

4-Tages-Kontrollen. 22 Larvenaggregationen auf vier Wirtspflanzen (*T. clementis*, *P. sanguinea*, *Wendlandiasp.*, *Uncaria* sp.) wurden jeden vierten Tag (Kontrolltage) auf die Anzahl Larven und deren Stadium hin kontrolliert (Aufenthalt III). Elf dieser Aggregationen konnten ausgewertet werden, die anderen wurden zerstört („Flurbereinigung“, Vandalismus).

Die Kohorten wurden gegen Prädation und Abwanderung durch ein tütenförmiges Nylonnetz von 1 bzw. 3,5 mm Maschenweite geschützt. Es wurde mit seinem offenen Ende soweit über den Zweig gestülpt, dass dessen Spitze innen fast das geschlossene Ende berührte. Auf Höhe des offenen Endes wurde ein ebenes, 5 x 5 cm großes Drahtgitter (4 x 4 mm Maschenweite) so angebracht, dass der

Zweig durch ein Loch in der Mitte hindurchging. Lücken zwischen Gitter und Zweig wurden mit Knetwachs oder Filterwatte abgedichtet. Das Gitter hatte einen breiten Rand, der umgeschlagen und auf den das offene, basale Ende des Netzes gebunden wurde. Das Drahtgitter fungierte als „Abstandhalter“, sodass sich die Larven nicht mehr in den Netzfalten verhaken und starben. Das Drahtgitter war mit einem Stück Nylonnetz (1 bzw. 3,5 mm Maschenweite) beklebt, um das Hindurchschlüpfen der Larven zu vermeiden. In das aufgeklebte Nylonnetz wurde ein knapp 1 cm² großes Loch als Durchschlupf für die Ameisen geschnitten. Dieses wurde von den Larven kaum gefunden, weil sie, wenn überhaupt, an den Innenkanten zwischen Gitterfläche und umgeschlagenem Rand entlangliefen.

Welche Maße konkret als Schätzwerte der Entwicklungsdauern verwendet werden konnten, wurde anhand einer theoretischen Simulation mit Larvenstadien zunehmender Entwicklungsdauer ermittelt. Dabei zeigte sich, dass es pro Kohorte zwei verschiedene Schätzwerte gab (außer bei LI), die gemittelt wurden (Tab. 7). Die simulierte Dauer z.B. des vierten Larvenstadiums entsprach sowohl (1) der Zeit zwischen dem *ersten* Auftreten (A - Anfang) der Larven IV und V ($A_{IV} - A_V$) als auch (2) der Zeit zwischen dem *letzten* Auftreten (E - Ende) der Larven III und IV ($E_{III} - E_{IV}$). Die Voraussetzung für diese Berechnungsweise waren im Mittel gleiche Entwicklungsgeschwindigkeiten der Individuen einer Kohorte.

Tab. 7: Berechnung der Entwicklungsdauer (in Kontrolltagen) eines Larvenstadiums pro Kohorte. A steht für den Kontrolltag des ersten Auftretens von Larven desjenigen Stadiums, welches als römische Ziffer (I - V) indiziert ist. E steht entsprechend für den Kontrolltag des letzten Auftretens.

Berechnung der Anzahl Kontrolltage pro Kohorte	
Stadium I	$A_I - A_{II}$
Stadium II	$\frac{(A_{II} - A_{III}) + (E_I - E_{II})}{2}$
Stadium III	$\frac{(A_{III} - A_{IV}) + (E_{II} - E_{III})}{2}$
Stadium IV	$\frac{(A_{IV} - A_V) + (E_{III} - E_{IV})}{2}$
Stadium V	$\frac{(A_V - A_{Im}) + (E_{IV} - E_V)}{2}$

Da nur alle vier Tage kontrolliert wurde, mussten die oben berechneten Dauern (in Kontrolltagen) auf Dauern in Tage umgerechnet werden. Dafür wurde folgende empirische Formel gefunden:

$$T_{\min} = ((T_K - 1) * 4 - (T_K - 2)) - 1$$

wobei : T_{\min} : Entwicklungsdauer in Tagen (Minimaldauer), T_K : Entwicklungsdauer in Kontrolltagen; T_K-1 : Anzahl Intervalle; 4: Pro Intervall 4 Tage; $T_K - 2$: Anzahl doppelt gezählter Tage; -1: für die Minimaldauer zählt A nicht mit (s. Text).

Die Minimaldauer war die Entwicklungsdauer unter der Annahme, dass die Larven erst am Tag des ersten Auftretens (A) geschlüpft waren und sich schon an dem Tag wieder häuteten, der dem Tag ihres letzten Auftretens (E) folgte (A und der auf E folgende Tag zählen nicht mit). Aber auch das andere Extrem könnte zutreffen: die Larven könnten bereits zwei Tage vor ihrem ersten Auftreten (A) geschlüpft sein und sich erst zwei Tage nach ihrem letzten Auftreten (E) gehäutet haben. Daher ist die Maximaldauer:

$$T_{\max} = T_{\min} + 4$$

Für jede Kohorte war ihre Minimaldauer also genauso wahrscheinlich wie ihre Maximaldauer (und die Dauern zwischen beiden Extremen). Die in Tagen angegebene Entwicklungsdauer war also stets ein Intervall, das durch den Messfehler (4 Tages-Intervall) zu Stande kam.

Tägliche Kontrolle. 14 Gelege, die täglich bis maximal zum Auftreten des dritten Larvenstadiums kontrolliert wurden, konnten ausgewertet werden (die übrigen 22 wurden zerstört, s.o.; Aufenthalt IV). Die Entwicklungsdauer in Tagen war die Dauer zwischen dem Auftreten der ersten Larven (A1) in einer Kohorte und dem ersten Auftreten der Larven des Folgestadiums (A2).

5.3.2 Ergebnis

Die 4-tägig kontrollierten Larvenaggregationen ergaben Entwicklungsdauern von im Median minimal 9 Tagen für das erste Stadium bis zu maximal 23,5 Tagen für das letzte Stadium (Tab. 8). Die Dauer der gesamten Larvalzeit betrug damit im Median zwischen 63 und 83 Tagen.

Tab. 8: Larvale Entwicklungsdauern in Tagen, geschätzt aufgrund der 4-tägig kontrollierten Kohorten. Die Angabe konnten nur in Intervallen erfolgen, weil der Messfehler von 4 Tagen zu berücksichtigen war.

	Stadium I	Stadium II	Stadium III	Stadium IV	Stadium V
Median	9-13	12-16	10,5-14,5	12-16	19,5-23,5
Minimum	9-13	9-13	3-8	9-13	13,5-17,5
Maximum	15-19	12-16	18-22	16,5-20,5	27-31
N (Kohorten)	7	5	9	7	7

Die täglich kontrollierten Kohorten zeigten eine Entwicklungsdauer des ersten Larvenstadiums von im Median 9 Tagen (Min.: 7, Max.: 12 Tage, N = 14 Kohorten). Das zweite Stadium dauerte 7 Tage (Min. und Max.: 7 Tage, N = 5 Kohorten).

5.4 Aggregationsverhalten von Larven und Imagines sowie Migration der Imagines

5.4.1 Methode

Ameisenausschluss wurde erreicht, indem die Zweige, auf denen sich die Aggregationen befanden, 12-17 cm unterhalb der Zweigspitzen jeweils mit einem, etwa 1 cm breiten, Streifen Klebepaste (Tanglefoot, USA, Tangletrap™) bestrichen wurden.

Um den relativen Beginn der Imaginalhäutungen beider Geschlechter zu bestimmen, wurden sechs Aggregationen von Larven des fünften Stadiums 4-tägig sowie eine Aggregation täglich bis zur Imaginalhäutung des jeweils ersten adulten Weibchens und Männchens einer Aggregation kontrolliert. Die 4-tägig kontrollierte Kohorte (Aufenthaltsdauer frisch gehäuteter Imagines in Aggregationen) war von einem Netz mit 5 x 5 mm Maschenweite umgeben, was die Abwanderung vermutlich beeinträchtigte und die Aufenthaltsdauern verlängerte.

Es wurden Tages- und über 20 Nachtbeobachtungen sowie eine 18 Stunden-Beobachtung (17:00 bis 11:00 Uhr) eines, mit etwa 20 (z.T. kleinen) Aggregationen besetzten und 2 m hohen *T. clementis*-Baumes durchgeführt.

5.4.2 Ergebnis

Alle Larvenstadien blieben, nach dem Schlupf aus ihrem Gelege (s. 6.1.8), mehr oder weniger eng aggregiert. Larven und Imagines wurden von vier Ameisenarten aufgesucht, meist von *Myrmicaria* CB-1. Jeweils ein bis vier Aggregationen wurden mit den Arten *Myrmicaria*-CB-2, *Camponotus*-CB-5 und *Prenolepis*-CB-15 gefunden. Sie betrillerten *Pyrgauchenia tristaniopsis* mit ihren Antennen und nahmen ihre flüssigen Ausscheidungen, den „Honigtau“, auf (Einzelbeobachtungen s. 13.2.3). Die von Ameisen abgeschirmten vier Aggregationen hatten sich nach 8 Versuchstagen nicht aufgelöst, und es gab keine Anzeichen für eine Verpilzung der Larven. Aggregierende Lebensweise war auf die Larven beschränkt, denn in Gruppen von mehr als etwa 4 Imagines waren immer frisch gehäutete Individuen und meist noch LV, sodass es sich bei diesen Gruppen um Individuen kurz vor oder nach der Imaginalhäutung handelte.

Männliche und weibliche Larven begannen zur gleichen Zeit zu schlüpfen (Wilcoxon-Test, $p > 0,4$, $N = 7$, $Z = 0,73$). In zwei der 4-tägig kontrollierten Aggregationen wurden die jeweils ersten adulten Männchen und Weibchen am gleichen Kontrolltag gefunden. In zwei anderen wurden die ersten adulten Weibchen je vier Kontrolltage früher, in den zwei übrigen wurden die Männchen um je einen Kontrolltag früher festgestellt. In der täglich kontrollierten Kohorte häuteten sich die ersten Männchen und Weibchen am gleichen Tag.

Mindestens 10 Imagines einer täglich kontrollierten Aggregation blieben in dieser für mindestens 10 Tage nach ihrer Imaginalhäutung, weil am ersten Beobachtungstag 10 Imagines und 7 LV, und nach 10 Tage 16 Imagines und eine LV gefunden wurden (dass exakt dieselbe Zahl fremder Imagines zuwanderte, ist höchst unwahrscheinlich). Alle neun Männchen einer 4-tägig kontrollierten Aggregation verließen sie 13 bis 26 Tage nach ihrer Imaginalhäutung. Drei (von 7) Weibchen verließen dieselbe Aggregation nach 13 bis 18 Tagen. Die übrigen verblieben in der Aggregation und legten Eier.

Bewegten sich die Imagines fort, dann v.a. durch Laufen und nur tagsüber. Nachts blieben Imagines und Larven auf ihren Plätzen sitzen. Während manche sich während der gesamten 18 Stunden-Beobachtung überhaupt nicht fortbewegten, waren 5 von 38 Imagines allein während einer Stunde pausenloser Beobachtung am Morgen ununterbrochen unterwegs (Beobachtung schließlich abgebrochen).

Es gab spontane, d.h. nicht durch offensichtliche Störungen ausgelöste Flüge. Vier Männchen wurden dabei beobachtet, wie sie auf eine Blattoberseite kletterten, an den Blattrand liefen, für etwa eine Sekunde mit den Flügeln schwirrten und nach 1 - 4 weiteren Sekunden losflogen. Die längste beobachtete Flugstrecke war drei Meter. Ein Weibchen wurde bei der Landung auf einer Blattoberseite gesichtet. Imagines sprangen nie spontan.

5.5 Beginn und Dauer der Bereitschaft zu einer ersten Paarung

5.5.1 Methode

Täglich oder spätestens jeden vierten Tag wurden frisch gehäutete Imagines (weiches Pronotum) aus LV-Aggregationen entnommen und individuell markiert (Aufenthalt III). Dadurch war (1) das Alter der Partner zum Zeitpunkt des Versuchs bzw. der Präkopula/Kopulation bekannt, und (2) die Virginität der Weibchen und Männchen wurde sichergestellt. Die Individuen wurden anschließend, nach Geschlechtern getrennt, auf Zweigen einer *T. clementis*-Wirtspflanze gehalten. Jeder Zweig war von einem GazeNetz umgeben (s. 5.3). Weibchen verblieben ohne Kopulationsmöglichkeit zwischen 2-3 (Alter nicht auf Tag genau bekannt) und 36-37 Tagen auf der Wirtspflanze. Männchen verblieben ohne Kopulationsmöglichkeit zwischen 6 und 29 Tagen auf der Wirtspflanze.

Zum Paarungsversuch wurde ein Weibchen zusammen mit einem (oder mehreren) Männchen in eine Versuchsbox gesetzt. Diese Box bestand aus einem etwa 5 cm hohen Pappbecher, der durch ein GazeNetz (3 mm Maschenweite) abgedeckt war. In die Box wurden einige Blatteile gelegt. Die Tests fanden im Schatten unterhalb der Wirtspflanze meist vormittags, selten nachmittags statt.

Ein Individuum wurde im Lauf der 2-monatigen Versuchszeit mehreren (maximal 4), meist verschiedenen (s.u.) Partnern angeboten. Weibchen, die mit keinem Männchen eine Präkopula

eingingen, wurden von der Analyse ausgeschlossen, weil sie eventuell permanent unfähig waren, eine Präkopula mit einzuleiten (Verfälschung der physiologischen Paarungsbereitschaft). Männchen, die nie „präkopulierten“, wurden ausgeschlossen, weil sie eventuell permanent unfähig zu Präkopulae waren. Die Paarungspartner eines Individuums waren meist für dieses Individuum neue Partner, aber unter folgenden Bedingungen wurden Ausnahmen zugelassen: (1) Ein mehrfach verwendetes Männchen kopulierte mindestens in einem der Versuche mit dem jeweiligen Weibchen, war also paarungsfähig (galt für Tests zur Paarungsbereitschaft von Weibchen; N = 9 Versuche, N = 4 Männchen). (2) Ein mehrfach verwendetes Weibchen ging, in mindestens einem der Versuche mit demselben Männchen, eine Präkopula ein, d.h. es war fähig, eine Präkopula ggf. mit einzuleiten (galt für Tests zur Paarungsbereitschaft von Männchen; N = 6 Weibchen, N = 14 Versuche).

Kam eine Präkopula zu Stande, dann galt das Männchen als paarungsbereit. Erst bei einer Kopulation galt auch das Weibchen als paarungsbereit.

5.5.2 Ergebnis

Weibchen (N = 42). Keines der drei 2-4 Tage alten Weibchen kopulierte, aber 4 der 5-6 Tage alten Weibchen kopulierten (N = 6), wobei eines der 4 Weibchen 5 Tage alt war (bei den übrigen war das Alter nicht genau bekannt, d.h. entweder 5 oder 6 Tage). Das Verhältnis kopulierender zu nicht-kopulierenden Weibchen unterschied sich nicht signifikant zwischen den beiden Gruppen (2-4, bzw. 5-6 Tage), sodass allein aufgrund der Stichprobengröße in der ersten Gruppe kein kopulierendes Weibchen zu finden gewesen sein könnte (Fishers Test, $p > 0,3$, einseitig). Ein weiteres, kopulierendes Weibchen war 4-6 Tage alt. Die *früheste*, gesicherte Erstkopulation eines Weibchens fand also 5 Tage nach ihrer Imaginalhäutung statt (Häutungstag zählte mit).

Die *späteste*, gesicherte Erstkopulation vollzog ein Weibchen im Alter von 36-37 Tagen (nicht auf Tag genau bekannt). Das war die längste, experimentelle Verzögerung einer Gelegenheit zur Erstkopulation. Von den übrigen 31 Weibchen kopulierten 24 erstmalig im Alter zwischen 6 und 35 Tagen. Es gab keine Hinweise auf eine Änderung der Paarungsbereitschaft innerhalb dieser Spanne: Die Verteilung des Alters (in Tagen seit der Imaginalhäutung), mit dem erstmals kopuliert wurde, unterschied sich nicht signifikant von der insgesamt getesteten Altersverteilung (Wald-Wolfowitz-Test, $p > 0,5$, N = 31, zweiseitig). Unter den experimentell vorgegebenen Umständen waren Weibchen also mindestens bis zu einem Alter von 36 Tagen zu einer Erstkopulation bereit.

Männchen (N = 39). Keines der drei 6-8 Tage alten Männchen begann eine Präkopula. Aber 5 (von 6) der 10-13 Tage alten Männchen begannen eine Präkopula, wobei eines von ihnen 10 Tage alt war und kopulierte. Das Verhältnis „präkopulierender“ zu „nicht präkopulierender“

Männchen unterschied sich nicht signifikant zwischen den beiden Altersgruppen, sodass allein aufgrund der Stichprobengröße kein paarungsbereites Männchen in der 6-8 Tage-Gruppe zu finden gewesen sein könnte (Fishers Test, $p > 0,2$, einseitig). Der *früheste*, gesicherte Zeitpunkt der Paarungsbereitschaft war also 10 Tage nach der Imaginalhäutung, wobei frühere Paarungsbereitschaft nicht ausgeschlossen werden konnte.

Die *späteste* Erstpräkopula (und gleichzeitig Erstkopulation) ging ein 29 Tage altes Männchen ein. Das entsprach der längsten, experimentellen Verzögerung der Erstkopulation. Von den übrigen 29 Männchen gingen 20 im Alter zwischen 11 und 28 Tagen erstmals eine Präkopula ein, 9 gingen nie eine ein. Es gab keine Hinweise auf eine Änderung der Paarungsbereitschaft innerhalb dieser Spanne: Die Verteilung des Alters, mit dem erstmals eine Präkopula eingegangen wurde, unterschied sich nicht signifikant von der insgesamt getesteten Altersverteilung (Wald-Wolfowitz-Test, $p > 0,8$, $N = 29$, zweiseitig). Männchen waren also noch mindestens bis zum Alter von 29 Tagen zu einer Erstkopulation bereit.

5.6 Paarungsablauf

5.6.1 Methode

Für die Paarungsversuche wurden virgine Weibchen und Männchen bekannten Alters paarweise in Versuchsboxen gesetzt (= Versuchsbeginn; Details s. 5.5). Vibrationssignale wurden mit einem Accelerometer-System aufgenommen. Ein Accelerometer (Knowles, Typ 1771™) wurde auf die Versuchsdose geklebt. Die Signale wurden zuerst in einen selbstgebauten Vorverstärker (Schaltplan: Rex Cocroft, Ausführung: Gerd Vonend) und von dort in einen Kassettenrecorder (Sony, WM-D6C™) geleitet. Die Auswertung erfolgte mit dem Programm Cool Edit 96™ (Syntrillium Software). Die Daten wichen signifikant von einer Normalverteilung ab (KS-Test mit Lillifors-Korrektur, $p < 0,01$), weswegen nicht-parametrische Tests verwendet wurden.

5.6.2 Ergebnis

Das Paarungsverhalten umfasste drei aufeinander folgende Abschnitte: Kontaktaufnahme, Präkopula und Kopula.

Kontaktaufnahme (N = 15 Paare). Unter Kontaktaufnahme werden hier verschiedene, nicht stereotype Verhaltensweisen unmittelbar vor der Präkopula zusammengefasst. Nur in 3 (von 15) Paaren liefen Männchen unmittelbar vor der Präkopula direkt über eine längere Strecke (≤ 5 cm) auf die Weibchen zu (ein Weibchen lief zweimal hintereinander auf das Männchen zu, welches auf die Berührung jeweils mit Weglaufen reagierte). Die anderen Pärchen liefen

ohne erkennbare Ordnung in der Box umher. Kreuzten sich dann die Wege der beiden, dann kletterten die Männchen rasch auf die Weibchen. Präkopulae schlossen sich nicht immer an das erste Aufklettern an. Drei Männchen kletterten z.T. bis zu je dreimal auf das Weibchen und wieder herunter, bevor sie eine Präkopula eingingen. Fünf andere Männchen blieben auf den Weibchen von 8 Sekunden bis zu 5 Minuten sitzen, ohne eine Präkopula einzugehen (drei dieser Paare kopulierten während der gesamten Versuchsdauer nicht). Laufende Weibchen hielten während der Kontaktaufnahme und während des Kletterns meist inne und setzten dann ihren Lauf fort. Viele sitzende Weibchen reagierten mit kräftigen Rechts-Links-Ausschlägen des ganzen Körpers. Männchen reagierten ebenfalls mit kräftigen Rechts-Links-Ausschlägen, wenn ein zweites Männchen auf sie kletterte und ggf. eine „Präkopula“ einging.

Vor der Präkopula wurden zwar Vibrationssignale registriert. Sie konnten aber nicht einzelnen Individuen zugeordnet werden, weil das Abdomen beider Partner gerade in dieser Phase nicht gleichzeitig zu sehen war (Zuordnung nur über dessen Auf- und Abwärtsbewegungen). Die Ausnahme war ein Signal, das ein sitzenden Männchen ausgesandte, als es von einem zweiten Männchen berührt wurde. Es bestand aus einer Folge längerer Pulse (225 ± 56 msec pro Puls, $N = 12$ Pulse, 1 Männchen), die in Abständen von 428 msec (± 30 msec, $N = 8$ Pulse, 1 Männchen) wiederholt wurden. Die Pulse waren breitbandig (bis 1700 Hz), und ihr größter Energiegehalt lag bei 701 Hz (± 147 Hz, $N = 12$ Pulse, 1 Männchen). Als das suchende auf das rufende Männchen kletterte und für Sekunden eine „Präkopula“ einnahm, verringerten sich die Abstände zwischen den Pulsen so, dass die Pulse ineinander übergingen. Solche Rufe wurden auch bei Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen registriert.

Präkopula ($N = 32$). Vor einer Kopulation nahm das Männchen immer eine bestimmte Stellung auf dem Weibchen ein: Das Männchen kletterte auf eine Körperseite des Weibchens und blieb unterschiedlich lange, regungslos auf diesem sitzen. Der Kopf des Männchens war immer in Richtung Kopf des Weibchens orientiert, und mit seiner Ventralseite hatte das Männchen direkten Körperkontakt mit dem Weibchen. Entweder saß das Männchen mit allen Beinen auf dem Weibchen oder nur mit den Beinen einer Körperseite (andere auf Zweig). Oft saßen mehrere (bis zu vier) Männchen gleichzeitig auf einem einzigen Weibchen. Weibchen reagierten wie bei der Kontaktaufnahme, d.h. sie verharrten entweder ruhig oder schlugen nach rechts und links aus.

Während der Präkopula sandten die Männchen Vibrationssignale aus, die entweder nur aus einem Ruftyp (Ruftyp 1, Abb. 11) oder aus zwei Rufen bestanden. In letzterem Fall wechselte Ruftyp 1 mit Ruftyp 2 (Abb. 12) ab (Tab. 9). Die aufgenommenen Rufe zeigten, dass (1) ein

Tab. 9: Zwei Beispiele (Männchen M#10, M#9) für den Wechsel zwischen Ruftyp 1 (R1) und Ruftyp 2 (R2) während der Präkopula. Die Anzahl der direkt aneinander anschließenden Rufe pro Ruftyp unterschied sich nicht nur zwischen beiden Männchen, sondern variierte auch bei einem einzelnen Männchen, z.B. bei M#9.

Indiv.	Parameter	Zeitlicher Wechsel zwischen Ruftypen					
		R2	R1	R2	R1		
M#10	Anzahl Rufe	109	8	118	-	-	-
	Dauer (sec)	11	6	12	-	-	-
M#9	Anzahl Rufe	-	33	109	94	147	154
	Dauer (sec)	-	21	15	96	17	162

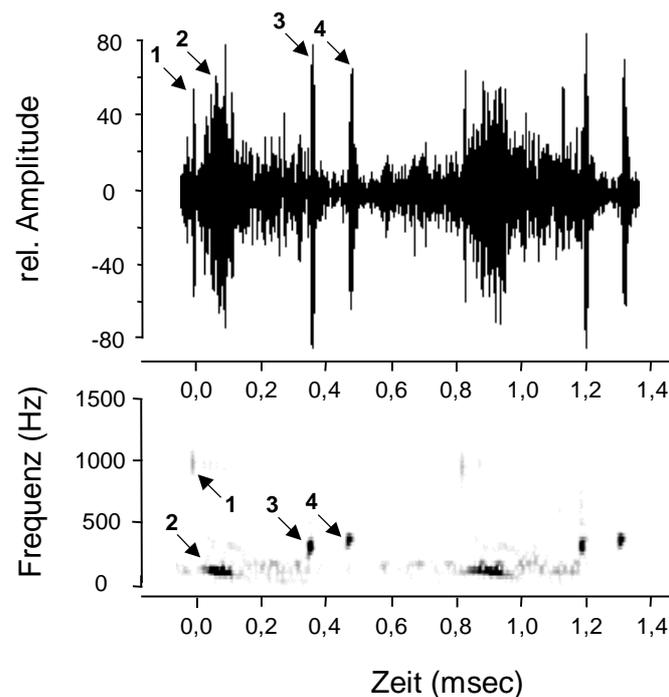


Abb. 11: Oszillogramm (oben) und Sonogramm (unten) zweier aufeinander folgenden Rufe (Sequenzen) des Ruftyps 1 eines Männchens während der Präkopula. Jede Sequenz bestand aus 4 charakteristischen Pulsen (Ziffern 1-4, s. Tab. 10 für Details).

bestimmter Ruftyp von verschiedenen Individuen unterschiedlich lange produziert wurde, bevor sie zum anderen Ruftyp wechselten, und dass (2) die Ruftypen-Dauer auch bezogen auf ein einzelnes Männchen schwankte (Tab. 9). Diese beobachteten Einzelfälle ließen allerdings offen, ob es für die Rufwechsel allgemeinere Muster gab.

Ruftyp 1 bestand aus mehreren wiederholten, im Mittel 968 msec dauernden Sequenzen (± 38 msec, $N = 14$ Sequenzen, 3 Männchen), die sich ihrerseits aus vier unterscheidbaren Pulsen zusammensetzten (Tab. 10). Der erste Puls (1 in Abb. 11) war kurz, hochfrequent (gelegentlich bis zu fünf Mal pro Sequenz wiederholt – nicht in Abb. 11). Unmittelbar darauf folgte ein längerer, tieffrequenter Puls, der leicht frequenzmoduliert war (2 in Abb. 11). Es folgten Puls 3 und, in kurzem Abstand ($134 \text{ msec} \pm 10 \text{ msec}$, $N = 14$ Sequenzen, 3 Männchen), Puls 4. Bei manchen Rufen, auch vom selben Individuum, waren einer oder

mehrere Pulse durch ein bis zwei höhere, harmonische Frequenzbänder ergänzt. Bei den Pulsen 3 und 4 waren letztere z.T. energieintensiver als das tiefste Frequenzband.

Tab. 10: Die vier Pulse des Rufes (Sequenz) von Ruftyp 1. Gemessen wurden N Rufe von insgesamt drei Männchen während der Präkopula. Es wurde nur das niedrigste Frequenzband der stärksten Energie (dB) angegeben, nicht die manchmal zusätzlich auftretenden höheren, harmonischen Frequenzbänder. Pulse 1, 3 und 4 waren kürzer und hochfrequenter als Puls 2 (s.a. Abb. 11).

Puls Nr.	Mittelwert \pm SD	N
Puls 1 - Dauer	21 \pm 4 msec	14
Puls 1 - Frequenz	982 \pm 134 Hz	14
Puls 2 - Dauer	276 \pm 58 msec	12
Puls 2 - Frequenz (Anfang)	295 \pm 80 Hz	14
Puls 2 - Frequenz (Ende)	226 \pm 86 Hz	14
Puls 3 - Dauer	26 \pm 7 msec	13
Puls 3 - Frequenz	379 \pm 42 Hz	14
Puls 4 - Dauer	30 \pm 7 msec	13
Puls 4 - Frequenz	474 \pm 14 Hz	14

Ruftyp 2 bestand aus 64 msec dauernden Pulsen (\pm 5 msec, N = 13 Pulse, 2 Männchen), die im Mittel alle 115 msec (\pm 8 msec, N = 13 Pulse, 2 Männchen) wiederholt wurden (Abb. 12). Die Pulse waren breitbandig, ihre stärkste Energie lag bei 283 Hz (\pm 64 Hz, N = 13 Pulse, 2 Männchen).

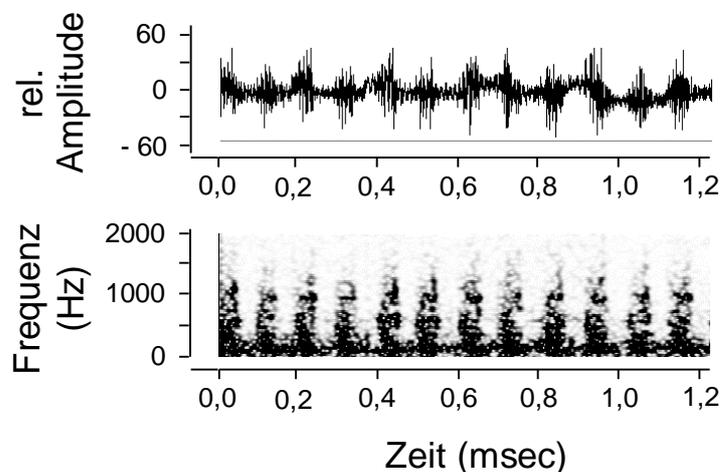


Abb. 12: Oszillogramm (oben) und Sonogramm (unten) von zwölf aufeinander folgenden Rufen (Sequenzen) des Ruftyps 2 eines Männchens während der Präkopula.

Kopulae (N = 21). Die Männchen initiierten die Kopulation (nach einer Präkopula), indem sie ihre Flügel etwas spreizten und ihren Hinterleib zur weiblichen Abdomenspitze bogen. Nach Einführen des Aedagus in den Legeapparat drehte sich das Männchen zur Seite weg und nahm die Kopulationsstellung ein. Dabei saßen die Partner mit voneinander abgewandten Köpfen hintereinander auf dem Zweig und hingen nur mit ihren Abdomenenenden zusammen. Während der Kopulation wurden keine Vibrationssignale registriert.

Im Median dauerte eine Präkopula 139 Sekunden, eine Kopulation dagegen 116 Minuten (Tab. 11). Die Dauern der erfolglosen und erfolgreichen Präkopulae unterschieden sich weder in ihren zentralen Tendenzen (U-Test, $p > 0,5$, zweiseitig, $N = 32$) noch in ihren Schiefen (KS-Zweistichproben-test, $p > 0,1$, zweiseitig, $N = 32$). Es gab eine Tendenz zu größerer Variabilität in den Dauern der (1) erfolglosen Präkopulae (mit anschließender Kopulation) gegenüber den erfolgreichen (ohne anschließende Kopulation) sowie (2) der erfolgreichen Präkopulae gegenüber den Kopulationen (Interquartilabstand, Tab. 11). Es gab keinen signifikanten Zusammenhang zwischen der Dauer der Präkopulae und der Dauer der darauf folgenden Kopulationen (Spearman's Rangkorrelationskoeffizient $r = -0,27$, $p > 0,2$, $N = 19$). Auch hing die Anzahl Präkopulae (erfolglose und erfolgreiche zusammen) mit der Anzahl Kopulationen pro Individuum nicht zusammen (Spearman's $r = 0,49$, $p > 0,1$, $N = 10$).

Tab. 11: Dauern von Präkopulae ohne (Präk –) und von Präkopulae mit anschließender Kopulation (Präk +) sowie von Kopulationen. Die beiden Präkopulae dauerten gleich lang (U-Test, $p > 0,5$, zweiseitig, $N = 32$). I – Interquartilabstand (zwischen 1. und 3. Quartil).

	Präk – (sec)	Präk + (sec)	Kop (min)
Median	139	138	116
1.; 3. Quartil	102; 654	43; 211	101; 130
Min; Max	19; 1827	19; 2875	56; 240
N	11	21	21
I	552	168	29

Auch hinsichtlich der Zeit, die zwischen Versuchsbeginn (Einsetzen beider Partner in die Box) und Beginn der Präkopulae verstrich, gab es keine Unterschiede zwischen erfolgreichen und erfolglosen Präkopulae, weder im Median (U-Test, $p > 0,6$, zweiseitig) noch in der Schiefe (KS-Zweistichproben-test, $p > 0,1$, zweiseitig). Denn im Median begannen alle Präkopula etwa 27 Minuten nach Versuchsbeginn (Tab. 12). Die Verteilungen beider Präkopula-Typen waren linksschief, d.h. die meisten Präkopulae begannen zwischen 5 und 50 Minuten nach Versuchsbeginn (5 von 7 erfolglosen, bzw. 9 von 12 erfolgreichen Präkopulae).

Tab. 12: Zeit zwischen Versuchsbeginn und Beginn von Präkopulae ohne (Präk –) und von Präkopulae mit anschließender Kopulation (Präk +). Als Versuchsbeginn galt der Zeitpunkt unmittelbar nach Einsetzen beider Partner in die Box. Beide Gruppen unterschieden sich weder in ihren Medianen (U-Test, $p > 0,6$) noch in ihren Verteilungen (KS-Zweistichproben-test, $p > 0,1$).

	Präk – (min)	Präk + (min)
Median	27	27,5
1.; 3. Quartil	13; 51	12; 47,5
Min; Max	6; 186	5; 175
N (Paare)	7	12

5.7 Die Kopulation im Lebenszyklus

5.7.1 Methode

Die Beobachtungen zu Kopulationen im Freiland stammen vom vierten Aufenthalt (etwa 140 Beobachtungsstunden). Um auf Mehrfachverpaarungen zu testen, wurden die Paarungsversuche (s. 5.6) nach einem bis sieben Tagen wiederholt, wobei beide Partner das Mindestalter für die Paarungsbereitschaft (s. 5.5) erreicht hatten. Für die Weibchen bestand immer die Gelegenheit zur Kopulation (Männchen gingen Präkopulae ein). Für die Mehrfachverpaarungen von Männchen wurden nur solche Männchen ausgewertet, die in mindestens einem Versuch eine Präkopula eingegangen waren (um Paarungsunfähigkeit auszuschließen).

5.7.2 Ergebnis

26 der 59 im Freiland beobachteten Kopulationen fanden innerhalb von Aggregationen statt, die restlichen 33 auf Nachbarzweigen oder auf weiter entfernten Zweigen. Das entsprach einer Gleichverteilung (Chi²-Anpassungstest, $p > 0,5$, Chi² = 0,5, FG = 1, N = 59). Die überwiegende Mehrheit der Weibchen trieb zum Zeitpunkt der Kopulation keine Brutpflege (Chi²-Anpassungstest, $p < 0,0001$, Chi² = 27,7, FG = 1, N = 59): lediglich fünf (von 59) kopulierende Weibchen saßen auf ihrem Gelege. Damit gab es signifikant weniger kopulierende Weibchen auf Gelegen als es ihrem Anteil in der Population (273 auf Gelegen zu 285 ohne Gelege – unter der konservativsten Annahme, dass alle 118 nicht geschlechtsdeterminierten Individuen Weibchen waren, vgl. dazu 5.8) entsprach (Chi²-Anpassungstest, $p < 0,0001$, Chi² = 35, FG = 1, N = 617). Während einer Beobachtungsstunde wurden etwa zwischen 5 und 20 Präkopulae festgestellt (keine detaillierten Zählungen), d.h. im gesamten Beobachtungszeitraum mindestens 700 (5 Präkopulae mal 140 Beobachtungsstunden) – etwa das 12-fache der im Freiland vorgefundenen Kopulationen.

Eines von sieben zweimal zur Paarung angebotenen Weibchen kopulierte in beiden Versuchen, die übrigen nie (N = 3) oder nur in einem Versuch (N = 3). Letztere kopulierten erst beim zweiten Versuch. Sechs (von 10 zwei- oder dreimal getesteten) Männchen gingen in zwei Versuchen eine Präkopula ein und vier von ihnen kopulierten zweimal.

Über 30 Kopulationen nichtverwandter Paare wurden anhand der Paarungsversuche (s. 5.6) dokumentiert. Waren Paarungen mit nicht-Verwandten unmöglich, dann konnten Geschwisterpaarungen vorkommen: Erstens paarte sich ein Weibchen mit ihrem Bruder (Aggregation im Netz); zweitens produzierte es, wie fünf andere mit ihren Brüdern in einem

Netz befindliche Weibchen, ein Eigelege (zwischen 7 bis 21 Tagen nach ihrer Imaginalhäutung).

5.8 Geschlechterverhältnis

5.8.1 Methode

Geschlechterverhältnis unter den Nachkommen eines Weibchens. Sechs 4-tägig kontrollierte und eine täglich kontrollierte Aggregation von Larven des fünften Stadiums wurden bis zur Häutung aller Larven verfolgt. Replizierte G-Tests wurden nach Formeln in Sokal (1995) berechnet (Taschenrechner).

Geschlechterverhältnis in der Population. Die Zahlen adulter Männchen und Weibchen wurden der Spalte „Imagines“ der stationären Lebensstafel entnommen (Tab. 15), die auf den 1997er Zensus zurückging (2.6). Von 14 % dieser Imagines (118 von 826) konnte das Geschlecht während des Zensus nicht bestimmt werden, weil ihr Dorsaldorn abgebrochen war.

5.8.2 Ergebnis

Das über 7 Aggregationen summierte Geschlechterverhältnis der Nachkommen eines Weibchens betrug 1:0,86 (Tab. 13) und wich damit nicht signifikant von einem 1:1 Verhältnis der Geschlechter ab (Gepoolter G-Test, $p > 0,05$, Tab. 14). Manche Aggregationen hatten allerdings mehr männliche als weibliche Nachkommen, in anderen war es umgekehrt. Diese Heterogenität der Geschlechterverhältnisse der Aggregationen untereinander ließ sich aber statistisch nicht erhärten (Tab. 14).

Tab. 13: Das Geschlechterverhältnis innerhalb der Nachkommenschaft eines Weibchens. Nr. – Nummer der Aggregation, M – Männchen, W – Weibchen.

Nr.	M	W
1	12	4
2	9	7
3	6	11
4	6	10
5	4	5
6	8	6
7	18	11
Summe	63	54

Tab. 14: Replizierte G-Tests zum Geschlechterverhältnis innerhalb der Nachkommenschaft eines Weibchens. Alle drei Tests zeigten keine Abweichung von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis (jeweils $p > 0,05$).

Test	FG	G
Gepoolt	1	0,693
Heterogenität	6	8,351
Allgemein	7	9,044

Das Geschlechterverhältnis in der Gesamtpopulation war mit 1:1,64 zugunsten der Weibchen verschoben (Chi²-Anpassungstest, $p < 0,0001$, Chi² = 41,8, FG = 1, N = 268 Männchen und 440 Weibchen), wenn die Individuen unbekanntes Geschlechts (s. 5.8.1) unberücksichtigt blieben. Auch bei Annahme eines ausgeglichenen Geschlechterverhältnisses dieser 118 Individuen war das Verhältnis zugunsten der Weibchen verschoben (Chi²-Anpassungstest, $p < 0,0001$, Chi² = 35,8, FG = 1). Nur unter der (konservativsten) Annahme, dass alle diese Individuen Männchen waren, war das Geschlechterverhältnis ausgeglichen – aber statistisch nur knapp (Chi²-Anpassungstest, $p = 0,0603$, Chi² = 3,5, FG = 1).

5.9 Altersstruktur der Population und stadienspezifische Mortalität

5.9.1 Methode

Da sich die Generationen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* überlappten (s. 5.2) und die Entwicklungsdauer der Larven mehr als 2 Monate betrug (s. 5.3), wurde zur Schätzung der Mortalität eine stationäre Lebensstafel erstellt. Bei überlappenden Generationen kann aus der Altersstruktur der Population auf deren stadien- und altersspezifische Mortalitätsraten geschlossen werden, wenn diese sich im Gleichgewicht befindet (Southwood 1978, Begon, et al. 1996, Begon, et al. 1997). Es sollten dann z.B. keine negativen Mortalitätsraten auftreten. Die Daten stammen vom 1997er Populationszensus (s. 2.6).

Da in die Lebensstafel die Anzahl *Individuen* pro Stadium einging, aber keine einzelnen Eier, sondern *Eigelege* gezählt wurden, musste die Anzahl Eier geschätzt werden. Zuerst musste zwischen „reifen“ bzw. „unreifen“ Gelegen unterschieden werden, weil diese beiden Gelegetypen unterschiedlich viele Eier hatten (s. 6.1.4). Während des Zensus selbst konnte diese Typisierung der Gelege nicht vorgenommen werden, weil dies zu zeitaufwendig gewesen wäre, und deswegen wurde die Anzahl beider Gelegetypen im Zensus nachträglich geschätzt. Dazu wurden nach dem Zensus 116 zufällig ausgewählte Gelege einer der beiden Gruppen zugeordnet (visuelle Inspektion nach Verdrängen der Weibchen). Von 116 Gelegen waren 22,4 % „unreif“, d.h. schätzungsweise auch 22,4 % (oder 60) der insgesamt gefundenen Zensus-Gelege (N = 268). Diese geschätzte Anzahl „unreifer“ (und „reifer“) Gelege wurde dann mit der durchschnittlichen Eizahl pro Gelegetyp („unreife“ = 39, „reife“ = 57 Eier, s. 6.1.4) multipliziert. Die Summe beider Produkte ergab die geschätzte Gesamtzahl Eier im 1997-Zensus.

Die Parameter der stationären Lebensstafel waren:

$$d_E = l_E - l_{LI} \quad \text{- Anzahl der während eines Stadiums gestorbenen Individuen (auf 1000 Individuen zu Beginn standardisiert)}$$

$$q_{LII} = \frac{d_{LII}}{l_{LII}} \quad \text{- Mortalitätsrate}$$

Die Mortalität der Eier wurde außerdem mittels einer Kohorten-Lebenstafel geschätzt (Aufenthalt IV). Dazu wurden zufällig (von Weibchen bewachte) Gelege ausgewählt und, beginnend mit ihrer Ablage, täglich kontrolliert. 20-31 Tage später wurden sie mit einem Stück Zweig abgeschnitten und in 4 %igem Formaldehyd konserviert. Anschließend wurden die Eier ausgezählt (s. 6.3.2).

Die Parameter der Kohorten-Lebenstafel waren:

$$d_E = l_{E_{\text{geschlüpft}}} - l_{E_{\text{abgelegt}}} \quad \text{Anzahl während des Eistadiums gestorbener Individuen (auf 1000 Individuen zu Beginn standardisiert)}$$

$$a_{E_{\text{geschlüpft}}} = \sum E_{\text{Überlebende}} \quad \text{Gesamtzahl als LI geschlüpfter Eier in der Stichprobe (nicht standardisiert)}$$

$$a_{E_{\text{abgelegt}}} = \sum E_{\text{Verluste}} + E_{\text{Überlebende}} \quad \text{Gesamtzahl abgelegter Eier in der Stichprobe (nicht standardisiert)}$$

Die Beobachtungen von Prädationsereignissen im Freiland wurden v.a. während des vierten Aufenthaltes gemacht. Taxonomische Bestimmungen erfolgten durch Christa Deeleman (Araneae), Sigfrid Ingrisch (Gryllidae), Christian Schulze (Noctuidae), Reinhard Remane (Heteroptera) und Andrew Polaszek (Hymenoptera).

5.9.2 Ergebnis

Die stationäre Lebenstafel ergab eine Eimortalität von rund 87 % (Tab. 15). Die Mortalitätsraten des vierten und fünften Larvenstadiums waren negativ. Das spiegelte sich in einer Zunahme der Überlebenskurve der LV und Imagines wieder (Abb. 13). Die Voraussetzung einer konstanten Populationsgröße war also nicht erfüllt.

Tab. 15: Stationäre Lebenstafel. a_x - Individuen pro Stadium, l_x - standardisierte Individuenzahlen pro Stadium ($a_E = 1000$ gesetzt), d_x - Anzahl der während eines Stadiums gestorbenen Individuen, q_x - stadienspezifische Mortalitätsrate.

Stadium	a_x	l_x	d_x	q_x
Eier	14196	1000	866	0,866
LI	1903	134	56	0,415
LII	1113	78	36	0,459
LIII	602	42	12	0,292
LIV	426	30	-8	-0,268
LV	540	38	-20	-0,530
Imagines	826	58		

Die Eimortalität aus dem Kohortenexperiment betrug 35 % (Tab. 16) und war damit signifikant geringer als der Schätzwert aufgrund der stationären Lebenstafel (Statistica-Test

„Differenz zwischen zwei Anteilen“, $p \ll 0,0001$, zweiseitig). Pro Gelege starben im Median 24 % der Eier (1., 3. Quartil: 3 %, 39 %, $N = 16$ Gelege).

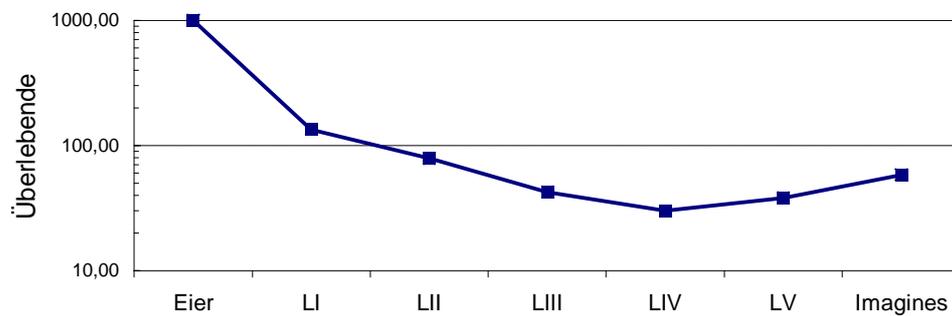


Abb. 13: Überlebenskurve von *Pyrgauchenia tristaniopsis* basierend auf der stationären Lebensstafel. Y-Achse in logarithmischer Auftragung.

Tab. 16: Kohorten-Lebensstafel des Eistadiums ($N = 16$ Gelege). Beschriftung s. Tab. 15.

Stadium	a_x	l_x	d_x	q_x
Eier _{abgelegt}	867	1000	354	0,35
Eier _{überlebend}	557	646		

Das Spektrum der für *Pyrgauchenia tristaniopsis* dokumentierten Prädatoren und Parasitoide umfasste die Araneae sowie die Insekten-Ordnungen Saltatoria, Heteroptera, Lepidoptera und Diptera (Tab. 17, Details s. 13.2.1). Verschiedene Vögel (Passeriformes) besuchten von *P. tristaniopsis* besetzte Büsche und Bäume (s. 13.2.1), doch konnte trotz eindeutiger und pro Besuch vielfach wiederholter Pickbewegungen in keinem Fall ein Fraßereignis beobachtet werden.

Tab. 17: Prädatoren, Parasitoide und Parasiten von *Pyrgauchenia tristaniopsis* (s. a. 13.2.1). Nur die direkt beobachteten Taxa sind aufgelistet.

Stadium	Ordnung, Familie	Gattung/Art/Sonstiges
Eier	Hymenoptera, Trichogrammatidae:	- <i>Brachygrammatella</i> sp.
	Heteroptera, Miridae:	- Bryocorinae
L I	Heteroptera, Miridae:	- Pylophorini (Phyllinae)
	Araneae, Salticidae:	- <i>Rhene</i> sp. - <i>Myrmarachne</i> sp. 1
	Araneae, Salticidae:	- <i>Myrmarachne</i> sp. 1
L III	Lepidoptera, Lycaenidae:	- Miletinae? (Raupe)
L IV	Lepidoptera, Lycaenidae:	- Miletinae? (Raupe)
	Saltatoria, Gryllidae:	- <i>Nisistrus musicus</i> Ingrisch 1987
L V	Lepidoptera, Lycaenidae:	- Miletinae? (Raupe)
Imagines	Diptera, Asilidae:	- indet.
	Araneae, Salticidae:	- <i>Thiania</i> sp. - <i>Hyllus lacertosus</i> (C.L.Koch) - <i>Evarcha?</i> sp.
	Acari:	- indet. (Parasit)

5.10 Diskussion

5.10.1 Bevorzugung des Waldrandes

Pyrgauchenia tristaniopsis wurde nur am Waldrand (entlang der Straße), nicht im Wald gefunden. Natürliche Waldränder finden sich in tropischen Tiefland- und Bergregenwäldern v.a. entlang von Wasserläufen und in Lichtungen, die durch Erdbeben und Windbruch entstehen (Whitmore 1993). Dieses Verteilungsmuster von *P. tristaniopsis* ist von vielen Membraciden bekannt (Haviland 1925; B. Fiala, pers. Mitt.; eigene Beobachtungen an anderen Centrotinae Malaysias). Eine Ursache könnte in ungünstigeren Nährstoffbedingungen liegen, welche die Schattenpflanzen bieten. Dass die Nahrungsqualität für die Fitness von Membraciden wichtig ist, zeigt eine Studie an der nordamerikanischen *Platycotis vittata* (Keese und Wood 1991). Bei ihr ist die Oviposition mit der Phänologie der Wirtspflanze synchronisiert: Wasser- und löslicher N-Gehalt sind im Frühjahr in der Wirtspflanze am höchsten, wenn auch die Larven der Membraciden heranwachsen (Keese und Wood 1991). Experimentelle Aufhebung der Synchronisation reduzierte die Überlebensraten der Nachkommen stark (Keese und Wood 1991). Zwar konnte bei *Tristaniopsis clementis* kein Unterschied im Blattstickstoffgehalt nachgewiesen werden. Allerdings wurde (als Näherung) der gesamte N-Gehalt analysiert, sodass im – für *P. tristaniopsis* allein verwertbaren – organischen N-Gehalt des Phloems trotzdem ein Unterschied hätte bestehen können. Der Gesamt-Stickstoffgehalt wurde als Näherung analysiert, weil es einen Zusammenhang zwischen dem von Membraciden genutzten N und dem Gesamt-Stickstoffgehalt bei *T. clementis* geben könnte, wie er in einem anderen Membraciden-Wirtspflanzensystem gezeigt wurde: hohe Membraciden-Dichten reduzierten den Gesamt-Stickstoffgehalt der Wirtspflanze (Wood und Dowell 1984).

5.10.2 Entwicklungsdauer und Aggregationsverhalten der Larven

Larven von *Pyrgauchenia tristaniopsis* entwickelten sich mit 63-83 Tagen mehr als doppelt so lange als z.B. die Centrotinae Indiens (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b). Dieser Unterschied muss kein taxonomischer, sondern könnte ein klimatischer gewesen sein. Während die Studie an indischen Membraciden im Tiefland stattfand, stammten die Daten über *P. tristaniopsis* aus dem unteren Montanregenwald des Mt. Kinabalu. Dort herrschen bereits um etwa 5° C tiefere Durchschnittstemperaturen als im Tieflandregenwald (Poring,

Mt. Kinabalu) (Kitayama 1992). Eine im Montanregenwald Costa Ricas lebende Membracide brauchte mit 44 Tagen (vier Stadien) ebenfalls länger als die indischen Arten (Masters, et al. 1994).

Auf spezifischere Fragen, etwa nach der genauen Dauer einzelner Stadien, können die 4-Tages-Schätzungen nur bedingt Antwort geben. Denn Fehler durch Mortalität und ungleiche Entwicklungszeiten innerhalb einer Kohorte, könnten entgegengesetzte Folgen auf ein und denselben Schätzwert gehabt haben (Tab. 18). Die Größe dieser Fehler war nicht bekannt, und sie könnten zu Abweichungen > 4 Tagen geführt haben.

Tab. 18: Potentielle Fehler bei den 4-Tages-Schätzungen der larvalen Entwicklungsdauern und ihre Auswirkungen auf die Schätzungen. A2 – die ersten gefundenen LII; E2 – die letzten gefundenen LII (bei gleicher Entwicklungsdauer innerhalb der Kohorte und ohne Prädation entsprachen sie den späteren A3 bzw. E3).

Wenn ...	dann ...	geschätzte Dauer...
A2 nach Schlupf gestorben wären	verzögerte sich A3	würde überschätzt
E2 vor ihrem Schlupf gestorben wären	verkürzte sich E2	würde unterschätzt
E1 vor ihrem Schlupf gestorben wären	verkürzte sich E1 und E2	bliebe gleich
A2 sich langsamer entwickelten	entsprächen sie nicht den A3	würde unterschätzt
E1 sich schneller entwickelten	entsprächen sie nicht den E2	würde überschätzt

Diejenigen Fehlerquellen, die eine Überschätzung der Entwicklungsdauern bewirken, könnten also die Unterschiede zwischen den Schätzwerten der täglichen und der 4-Tages-Kohorten erklären, z.B. die Unterschiede in Bezug auf die LII. Deren Entwicklungsdauer war gemäß der 4-Tages-Schätzung etwa doppelt so lang als gemäß der täglich kontrollierten Kohorten. Dass die LII kürzere Entwicklungszeiten als die LI hatten, war vermutlich kein Fehler der Schätzung, denn das gilt auch für fast alle der 37 untersuchten indischen Centrotinae (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b).

Die Larven von *Pyrgauchenia tristaniopsis* lebten in Aggregationen, die auch in der Abwesenheit von Ameisen (und der Mutter) über mindestens acht Tage aufrecht erhalten wurden. Larvenaggregationen mancher Arten, z.B. von *Umbonia crassicornis* (Wood 1974), lösen sich dagegen innerhalb von Stunden auf, wenn sie nicht durch die Mutter aktiv zusammengehalten werden.

Ungeprüft blieb hier indes, ob die Ameisen die Larven vor Prädation schützten. Das war allerdings wahrscheinlich, weil Larven fressende Prädatoren (Spinnen, eine Grille und eine Wanze) nur an von Ameisen unbewachten Aggregationen angetroffen wurden. *Myrmarachne* sp. 1 wurde außerdem vielfach beim raschen Ausweichen vor Ameisenkontakt beobachtet, wenn sie in der Nähe einer bewachten Aggregation fouragierte. Schließlich wurde Prädationsschutz von Larven (und z.T. Imagines) durch bewachende Ameisen bei vielen neuweltlichen Membraciden nachgewiesen (Wood 1977b, McEvoy 1979, Fritz 1982, Wood

1982, Bristow 1983, Buckley 1983, Bristow 1984, Cushman und Whitham 1989, Cushman und Whitham 1991). Nur die, in wenigen Exemplaren gefundenen Lycaenidae-Raupen ließen sich durch die Anwesenheit von Ameisen nicht vom Fressen abhalten. Vermutlich schützten sie sich vor Ameisenattacken durch Beruhigungsallomone, wie sie für myrmekophile Lycaenidae vermutet werden (Fiedler und Maschwitz 1989, Fiedler 1993). Vögel waren potentielle Prädatoren, gegen die ebenso wenig Ameisenschutz bestanden haben dürfte. Zwar konnte die Aufnahme von Larven oder Imagines nie direkt gesehen werden. Angesichts der Kleinheit der Beute, der raschen Bewegungen und einer Beobachtungsdistanz von 1-3 m wäre das aber auch unwahrscheinlich gewesen.

5.10.3 Imagines: von der Imaginalhäutung bis zur Paarung

Zwar gab es keine Hinweise auf intersexuelle Unterschiede im Häutungszeitpunkt der Imagines, aber bestehende Protandrie oder Protogynie hätte aus mehreren Gründen unentdeckt bleiben können: (1) Unterschiede hätten in den (nicht gemessenen) Medianen der Häutungstermine (pro Aggregation und Geschlecht) liegen können, jedoch nicht in den (gemessenen) Häutungsterminen des ersten Weibchens bzw. Männchens einer Aggregation. (2) Wegen der 4-Tages-Intervalle waren Zeitunterschiede von 1-5 Tagen, wie sie bei *U. ataliba* (Masters, et al. 1994) und *U. crassicornis* (Wood und Dowell 1985) gefunden sowie bei *Enchenopa binotata* vermutet wurden (Wood und Guttman 1982), kaum auflösbar. (3) Die Stichprobenzahl war gering. Die Daten machen allerdings zeitliche Differenzen von mehr als vier Tagen unwahrscheinlich.

Es gab Anhaltspunkte dafür, dass die Imagines die ersten 10-25 Tage nach ihrer Imaginalhäutung in der Aggregation verbrachten und danach abwanderten (auch wenn sie Philopatry nicht ausschließen). Diese postecdysiale Verweildauer läge im Rahmen der bisher von Membraciden bekannten Aufenthaltsdauern, und sie ist daher plausibel: *Umbonia crassicornis* beginnt frühestens 8 Tage nach ihrer Imaginalhäutung abzuwandern (Wood und Dowell 1985), *U. ataliba* etwa nach 20 Tagen (Masters, et al. 1994) und *Enchenopa binotata* erst nach 30-40 Tagen (Guttman, et al. 1981). Wie die gelegentlich beobachteten Flügel zeigten, waren weder Männchen noch Weibchen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* zur postecdysialen Ausbreitung allein auf Laufen angewiesen.

Wichtiger als die absoluten Verweildauern in Aggregationen sind allerdings die Aufenthaltsdauern relativ zur Geschlechtsreife der betreffenden Art. Denn wenn die Imagines ihre Aggregation noch vor ihrer Geschlechtsreife verließen, dann könnte Inzucht vermieden oder reduziert werden. Das scheint bei *U. crassicornis* der Fall zu sein, deren Männchen die

Aggregationen überdies früher als die Weibchen verlassen und bei der Geschwisterkopulationen selten vorkommen (Wood und Dowell 1985). Kopulationen der nah verwandten *U. ataliba* finden dagegen noch vor dem Abwandern und fast ausschließlich zwischen Geschwistern statt (Masters, et al. 1994). Daraus folgt für *Pyrgauchenia tristaniopsis*: sollte die postecdysiale Aufenthaltsdauer tatsächlich mindestens 10 Tage betragen (s. 5.4), und sollten die Imagines spätestens nach 10 Tagen geschlechtsreif sein (s. 5.5), dann gäbe es keine Inzuchtbarriere aufgrund zeitlicher und räumlicher Segregation.

Für eine fehlende zeitlich-räumliche Segregation spricht auch die Tatsache, dass die Hälfte aller Kopulationen im Freiland innerhalb Aggregationen frisch gehäuteter Imagines stattfand (als „außerhalb“ wurden u.a. Nachbarzweige gezählt, worin ein konservativer Fehler liegen könnte). Zu diesen könnten allerdings auch fremde Männchen (und Weibchen) hinzukommen. Die sehr lauffaktiven Imagines, z.B. aus der 18 Stunden-Beobachtung (s. 5.4), könnten solche Männchen auf der Suche nach paarungsbereiten Weibchen sein. Ob es bei *P. tristaniopsis* unter natürlichen Bedingungen Inzucht gibt, ist unbekannt. Aber sie kann vermutlich vorkommen, wenn keine Paarungsgelegenheit mit nicht-Verwandten besteht: mit ihren Brüdern eingezäunte Weibchen produzierten Gelege. Zwar blieb unklar, ob die Eier befruchtet worden waren. Aber die Weibchen kopulierten zumindest mit ihren Brüdern, denn bei Insekten ist die Kopulation eine notwendige Bedingung zur Ovulation und Oviposition (Davey 1985, Wheeler 1996) – im Unterschied zu manchen Crustacea (Sastry 1983, Borowsky 1991) – und außerdem wurde eine Geschwisterkopulation direkt beobachtet.

Die Mehrfachverpaarungen von Männchen legen Polygynie nahe. Obwohl Mehrfachpaarung nur bei einem (von 7 getesteten) Weibchen festgestellt wurde, sprechen die Freilandbeobachtungen auch für Polyandrie: rund 9 % aller im Freiland kopulierenden Weibchen trieben Brutpflege, sodass ihre gegenwärtigen Eier aufgrund (mindestens) einer vergangenen Kopulation befruchtet worden sein mussten. Vermutlich ist *P. tristaniopsis* also promiskuitiv. Unter den neuweltlichen Membraciden gibt es sowohl Arten, deren Weibchen sich nur einmal (Wood und Guttman 1982), als auch solche, die sich mehrmals verpaaren (Wood, et al. 1984, Eberhard 1986). Die Männchen mindestens zweier Arten sind polygyn (Wood 1980, Wood, et al. 1984).

Das Paarungsverhalten mit Präkopula glich dem von anderen Membraciden (Wood 1974, Wood 1980, Wood, et al. 1984, Strübing 1992, Hunt 1993). Auch die voneinander abgewandte Stellung der Partner während der Kopulation ist charakteristisch für die Membracidae (z.B. Funkhouser 1917, Strümpel 1972). Während der Präkopula gaben die Männchen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* variable Vibrationssignale ab. Über die Funktion

dieser, während der Präkopula abgegebenen Signale gibt es noch keine Untersuchungen. Aber die von *P. tristaniopsis* vor der Präkopula produzierten (nicht individuell zuzuordnenden) Signale stammten vermutlich besonders von Männchen und dienten der Partnerfindung: Bei *Spissistilus festinus* lösen männliche Signale vor der Präkopula weibliche Antwort-Signale aus, die ihrerseits die Männchen zum Suchen veranlassen (Hunt 1993). Als Ortungssignale zur Partnerfindung werden auch die Rufe von *Stictocephala bisonia* interpretiert (Strübing 1992). Bei dieser Art gibt es nicht nur zwei, wie bei *P. tristaniopsis*, sondern drei männliche Ruftypen, denen aber keine bestimmten Verhaltensweisen zugeordnet werden konnten (Strübing 1992).

5.10.4 Gibt es Weibchenwahl „guter Gene“?

Einige Beobachtungen aus den Bereichen Paarungsbiologie und Lebensgeschichte sprechen dafür, dass *Pyrgauchenia tristaniopsis*-Weibchen möglicherweise ihre Paarungspartner auswählen, um „gute Gene“ (Zahavi 1975, Andersson 1994) ihrer Partner an ihre Nachkommen weiterzugeben:

- (1) Die Männchen von *P. tristaniopsis* saßen während der Präkopula teilweise zu mehreren auf einem Weibchen - während dieser Zeit könnten die Weibchen zwischen den Männchen wählen. Solche Präkopulae sind auch von anderen Membraciden bekannt (Wood 1974, Wood 1980, Wood, et al. 1984, Strübing 1992, Hunt 1993). So befanden sich in 13 % von 207 Präkopula-Paaren zwei oder mehr *Umbonia crassicornis*-Männchen auf je einem Weibchen (Wood und Dowell 1985).
- (2) Im Freiland wurden etwa 12 mal so viele „präkopulierende“ als kopulierende *P. tristaniopsis* gefunden (bei konservativer Schätzung, s. 5.7). Nur ein Bruchteil der Kopulationsversuche war also erfolgreich. Diese Überzahl von Präkopulae gegenüber Kopulationen entsprach im Prinzip dem von anderen Membraciden bekannten Muster, bei denen Präkopulae sogar 40 bis 80 mal häufiger als Kopulationen sind (Tab. 19).
- (3) Durch die weibliche Gelegebewachung von *P. tristaniopsis* sollte sich die Asymmetrie des elterlichen Aufwandes zwischen beiden Geschlechtern zugunsten der Männchen erhöhen. Weil es außerdem keinerlei Hinweise auf männliche Investitionen zur Erhöhung der weibliche Fekundität gab, sollten Weibchen, die Männchen mit „guten Genen“ wählen, durch größere Fitness ihrer Nachkommen evolutiv belohnt werden.

Tab. 19: Die Überzahl von Präkopulae gegenüber Kopulationen in Freiland- oder Experimentalpopulationen nordamerikanischer Membraciden. Gemessen als die Anzahl der in Kopulationen resultierenden Präkopulae (*), bzw. als die Häufigkeit von Präkopulae und Kopulationen einer Art, die während desselben Zeitabschnitts gefunden wurden.

Art	Präkopulae	Kopulae	Quelle
<i>Platycotis vittata</i>	245	3 (*)	(Wood, et al. 1984)
<i>Umbonia crassicornis</i>	200	5	(Wood und Dowell 1985)
<i>Enchenopa binotata</i>	3739	52	(Wood und Keese 1990)

Wahlkriterien könnten in den von *P. tristaniopsis*-Männchen vor und während der Präkopula ausgesandten Vibrationssignalen liegen: Bei den nahe verwandten Spornzikaden (Delphacidae) werden die Paarungspartner aufgrund der Vibrationssignale ausgewählt (De Winter 1992, Butlin 1993). So präferieren Weibchen die Pulsrepetitionsfrequenzen von Männchen ihrer eigenen Population gegenüber denen fremder Populationen (Butlin 1993).

5.10.5 Das Geschlechterverhältnis

Das Geschlechterverhältnis der bis zum Beginn des adulten Stadiums überlebenden *Pyrgauchenia tristaniopsis* war ausgeglichen. Bei nordamerikanischen Arten wurden neben Arten und Populationen mit ausgeglichenem Geschlechterverhältnis (Masters, et al. 1994), auch solche mit leicht (Wood und Dowell 1984) oder stark zugunsten der Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnissen gefunden (Masters, et al. 1994).

In der Gesamtpopulation von *Pyrgauchenia tristaniopsis* war das Geschlechterverhältnis zwar nicht eindeutig bestimmbar, weil das Geschlecht von 14 % der Individuen nicht festgestellt werden konnte (solche mit abgebrochenem Dorsaldorn). Trotzdem machen die Daten ein zugunsten der Weibchen verschobenes Geschlechterverhältnis wahrscheinlicher als ein ausgeglichenes. Erstens war das Geschlechterverhältnis der Imagines in der Gesamtpopulation auf 1:1,64 zugunsten der Weibchen verschoben, wenn die Individuen unbekanntes Geschlechts von der Analyse ausgeschlossen wurden. Zweitens war das Geschlechterverhältnis nur unter der Annahme ausgeglichen, dass alle diese Individuen Männchen waren (schon bei Annahme eines ausgeglichenen Geschlechterverhältnisses innerhalb dieser Gruppe war das Gesamtverhältnis noch zugunsten der Weibchen verschoben). Das aber war unwahrscheinlich, weil der Dorsaldorn auch leicht bei Weibchen abbrach, was z.B. für 52 % aller Gelege bewachenden Weibchen zutraf (s. 7.2.2). Drittens war das ausgeglichene Geschlechterverhältnis (Nullhypothese) nur knapp insignifikant.

Das Geschlechterverhältnis in der Gesamtpopulation schloss auch alte Imagines mit ein und damit deren Mortalität. Deswegen spricht die Verschiebung des Verhältnisses zugunsten der

Weibchen für eine größere Mortalitätsrate und/oder geringere, physiologische Lebensdauer der Männchen, wie sie bei zwei nordamerikanischen Membraciden festgestellt wurden (Wood und Guttman 1982, Wood, et al. 1984). Bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* gab es dafür keine direkten Hinweise. Allerdings hatten zumindest die Weibchen eine geringe Tendenz zur Ausbreitung (eventuell matriloikal?), was ihre Mortalität (gegenüber Männchen) reduzieren könnte: (1) Rund 88 % der Weibchen mit „Zweitgelege“ platzierten dieses auf einen Zweig, der dem des „Erstgeleges“ benachbart war (s. 6.1.5); (2) Einige Weibchen einer Aggregation verblieben auf dem Zweig ihrer Larvalentwicklung und legten dort ihr erstes Eigelege, aber alle Männchen verließen den Zweig (s. 5.4).

5.10.6 Stadienspezifische Mortalität

Aus der Alters- bzw. Stadienstruktur einer Population kann nur dann auf die Mortalitätsraten geschlossen werden, wenn die (tatsächliche) Mortalitätsrate, die Geburtenrate und die Populationsgröße gleich bleiben (Southwood 1978, Begon, et al. 1996, Begon, et al. 1997). Eine oder mehrere dieser Voraussetzungen waren nicht erfüllt, wie an den – biologisch unsinnigen – negativen Mortalitätsraten der LIV und LV ersichtlich wurde (außerdem mehr Imagines als LV).

Diese Zunahme an *P. tristaniopsis*-Imagines konnte nicht auf Immigration von Imagines ins Untersuchungsgebiet beruhen, weil gerade die nicht flug- und damit nicht immigrationsfähigen LIV und LV negative Mortalitätsraten hatten. Als Ursache für den Verlauf der Überlebenskurve war eine Veränderung der stadienspezifischen Mortalitätsraten wahrscheinlicher. Der Verlauf müsste dann durch eine reale und gegenwärtige (Dezember 1997) Abnahme der Larvenstadien I – III bedingt gewesen sein, weil eine reale (gegenwärtige) Zunahme der LIV, LV und der Imagines ohne Immigration biologisch unmöglich ist. Das heißt, die Mortalitätsrate z.B. der gegenwärtigen LIII war größer als die der früheren LIII (die sich zu den gegenwärtigen LIV bzw. Imagines entwickelten). Dieser Anstieg in der Mortalitätsrate früher Larvenstadien könnte klimatische Ursachen gehabt haben. Der 1997er Populationszensus wurde zu einem Zeitpunkt durchgeführt, als das El Niño-Ereignis von 1997/98 (Webster und Palmer 1997) im Populationsgebiet von *P. tristaniopsis* bereits zwei Monate vorher zu einer Dürre geführt hatte: die Wetterstation am Headquarter zeigte für die Monate November und Dezember 1997 einen Rückgang der monatlichen Niederschlagsmenge auf etwa 9 % der durchschnittlichen, „normalen“ (von 1975 bis 1983 gemessenen) Menge an (Harrison 2000). Das könnte einen Rückgang des Wasserpotentials der Wirtspflanzen verursacht haben, der rasch zu Turgorabfall und zur

Einstellung des Streckenwachstums führen kann (Schopfer und Brennicke 1999). Beides könnte junge Larvenstadien stärker als ältere Stadien und Imagines beeinträchtigt haben, weil letztere eher von Reserven zehren könnten. Außerdem sollten sie ihrerseits unempfindlicher gegen Transpirationsverluste sein.

Die tatsächliche Mortalitätsrate der Eier lag höchstwahrscheinlich näher bei 35 % (Kohorten-Lebenstafel) als bei 87 % (stationäre Lebenstafel), weil die stationäre Lebenstafel Überschätzungen bedingte: (1) Zwar wurde der bis zum Zeitpunkt des Zensus überlebende Teil der Larvenstadien und der Imagines festgestellt, aber es wurden alle *abgelegten* Eier gewertet (z.B. einschließlich der parasitierten), was die Eimortalität notwendigerweise erhöhte (tatsächliche Eimortalität plus etwa die Hälfte der LI-Mortalität); (2) die anzunehmende (s.o.), ungewöhnlich hohe LI-Mortalität erhöhte rechnerisch ebenfalls die Eimortalität.