

## 6 Brutpflege bei *Pyrgauchenia tristaniopsis*

### 6.1 Reproduktionsbiologie

#### 6.1.1 Einleitung

Dieses Kapitel widmet sich verschiedenen Aspekten der ersten Phase des Entwicklungszyklus von *Pyrgauchenia tristaniopsis*, die bei der Gattung *Pyrgauchenia* völlig unbekannt und auch bei anderen altweltlichen Centrotinae nur bruchstückhaft verstanden sind. Die einzige diesbezügliche Information zu einer südostasiatischen Membracide bemerkt für *Gigantorhabdus enderleini*, dass die Weibchen Eier als Eipakete in die Triebe von Lianen legen (Ushijima und Nagai 1979). Untersuchungen zur Embryonalentwicklung altweltlicher Centrotinae gibt es nur von einigen indischen Arten (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975a, 1975b). Diese schlitzten lebendes Pflanzengewebe mit dem Ovipositor auf und legen, je nach Art, einzelne oder mehrere Eier hinein. Als Ablageplatz dienen v.a. Zweige, aber je nach Art auch Blatt- und Blütenstiele, Blattachseln und Blattmittelrippen. Mit der Ablage von Eiern auf Pflanzen und ihrer Verankerung im Gewebe (statt auf ihm) fügen sich die indischen Centrotinae, wie auch die indischen (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975a, 1975b) und afrikanischen Oxyrhachinae (Capener 1962), in das von den neuweltlichen Unterfamilien bekannte Spektrum ein. Auch bei ihnen dienen Pflanzen und die oben erwähnten Pflanzenorgane als Ablageorte, wobei jedoch einige Gattungen die Eier auf der Pflanzenoberfläche ablegen und mit einem Eihüllensekret verkitten (Wood 1993). Die von anderen Auchenorrhyncha bekannten Ablageorte wie Erdboden, Steine oder abgestorbenes Pflanzenmaterial gibt es bei Membraciden nicht (Strümpel 1983). Freiliegende Wurzeln und Stammbasen (Funkhouser 1917) sowie die Luftwurzeln von *Ficus bengalis* (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b) sind bei ihnen die ungewöhnlichsten, artspezifischen Ausnahmen.

Die Mehrzahl der untersuchten indischen Centrotinae (28 von 30 Arten aus sechs Gattungen) und alle Oxyrhachinae legen mehrere Eier unmittelbar nebeneinander in einen Schlitz (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975a, 1975b). Ein Schlitz enthält zwischen 3-8 (*Otinotus mimicus*) und 18-28 (*Leptocentrus varicornis*) Eier. Viele Arten platzieren mehrere Schlitze zusammen auf einen Raum von wenigen Zentimetern (z.B. 55 – 70 bei *L. leucaspis*) oder gruppieren sie unmittelbar nebeneinander zu Gelegen (nur Oxyrhachinae) (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975a, 1975b). Gelege altweltlicher Centrotinae

sind bisher nur von einer afrikanischen (Lamborn 1914) und einer borneensischen Art (Ushijima und Nagai 1979, Stegmann, et al. 1998) bekannt.

Aus den einzigen Beobachtungen zur Oviposition altweltlicher Centrotinae geht hervor, dass Eier in einen Schlitz direkt nacheinander (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b) abgelegt werden. Die Ablage des Geleges einer *Leptocentrus*-Art dauerte 36 – 48 Stunden (Lamborn 1914). Für neuweltliche Membraciden gibt es Beobachtungen, die eine Gelegeproduktion binnen 24 Stunden nahelegen (Wood 1974, Wood 1976b, Masters, et al. 1994), bzw. eine mehrere Tage währende Ablagezeit dokumentieren (Eberhard 1986).

Von den neuweltlichen Membracidae gelten manche als semelpar, andere als moderat iteropar (Wood 1993), wobei in der Originalliteratur detaillierte Daten in der Regel fehlen. Drei Arten mit ausgeprägtem Subsozialverhalten werden als semelpar bezeichnet, und man geht davon aus, dass sie ihre gesamte reproduktive Kapazität binnen 24 Stunden in ein Gelege investieren (Wood 1974, Wood 1976b, Masters, et al. 1994). Zwei andere Arten, die ihre Brutpflege z.T. noch während der Embryogenese unterbrechen, legen nicht alle Eier in ein Gelege. Bristow (1983) zeigte, dass *Publilia reticulata* mindestens zwei Gelege produzieren kann. *Polygypta dispar* legt nach dem ersten Gelege noch weitere Eier, aber nicht immer in Form eines neuen Geleges, sondern in bereits bestehende, fremde Gelege (Eberhard 1986). Ob es bei diesen Arten einen Unterschied zwischen dem ersten und den späteren von einem Weibchen produzierten Gelegen z.B. hinsichtlich der Gelegegröße gibt, ist nicht bekannt. Bei den altweltlichen Membracidae gibt es keinerlei Kenntnisse über die zeitliche Aufteilung der reproduktiven Ressourcen.

Die von altweltlichen Centrotinae bekannten Entwicklungszeiten der Eier reichen bei indischen Arten von 5-7 (*Cocosterphus minutus*) bis zu 10-15 Tagen (*Leptocentrus varicornis*) (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b). Eine der längsten Embryogenesen bei Membraciden dauert 34 – 44 Tage (Masters, et al. 1994). Im Laufe ihrer Entwicklung nehmen die Eier an Volumen zu (Eberhard 1986) und färben sich oft gelblich (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b). Bemerkungen über synchrones oder sukzessives Schlüpfen der Erstlarven sind nur für einige neuweltliche Arten publiziert. Sie implizieren oder dokumentieren sowohl simultanen (Wood 1974, Wood 1976b, Wood 1978) als auch sukzessiven (mehrere Tage andauernden) Schlupf aus einem Gelege (Haviland 1925, Wood 1984).

Folgende Fragen sollten im Einzelnen beantwortet werden:

- Wo legen Weibchen ihre Eier ab?

- Werden sie einzeln oder zusammen als Gelege abgelegt? Wenn letzteres zutrifft, (1) wieviel Eier enthält ein Gelege, (2) werden die Eier eines Geleges direkt nacheinander oder in längerem zeitlichen Abstand abgelegt und (3) werden die Gelege mehrerer Weibchen auf den Zweigen aggregiert?
- Legen Weibchen mehr als ein Gelege pro Lebenszeit (Iteroparitie)? Wenn sie iteropar sind, (1) wieviel Zeit vergeht jeweils zwischen der Ablage einzelner Gelege und (2) unterscheidet sich das erste von einem Weibchen produzierte Gelege von den späteren in seiner Größe?
- Wie lange leben Weibchen im Durchschnitt, und gibt die Lebensdauer einen Hinweis auf die Anzahl der insgesamt produzierbaren Gelege?
- Wie lang dauert die Embryonalentwicklung ?
- Schlüpfen die Larven des ersten Entwicklungsstadiums synchron?

## 6.1.2 Gelegeort und –position

### 6.1.2.1 Methoden

Zur Beschreibung der Gelege wurden die Länge, Breite und die Position von Gelegen auf den Zweigen von vier Wirtspflanzen (*T. clementis*, *Wendlandia* sp., *P. sanguinea*, *R. molluccanus*) notiert.

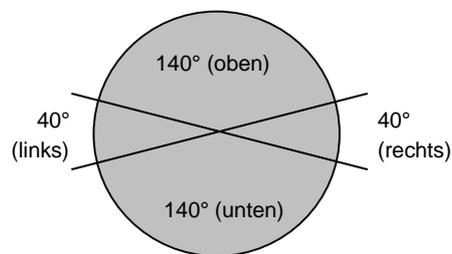


Abb. 14: Gedachte Einteilung des Zweigquerschnitts in drei Abschnitte zur Bestimmung der Gelegeposition.

Die Gelegeposition gibt an, ob ein Gelege auf der Ober-, der Unterseite oder seitlich am Zweig angebracht war (Abb. 14). Für diese Einteilungen wurden nur mehr oder weniger waagrechte Zweige berücksichtigt, da auf ihnen die meisten Gelege (29 von 36) gefunden wurden (die übrigen 7 auf senkrechten Zweigen). Weil die drei Kategorien (oben, unten, seitlich) einen ungleichen Anteil am Gesamtumfang des Zweiges ausmachten (140°, 140° sowie 80°), wurde ihr Anteil am Gesamtumfang (in Prozent) bestimmt und bei der Errechnung der Erwartungswerte für den Chi<sup>2</sup>-Test entsprechend berücksichtigt.

Zur Herstellung histologischer Querschnitte wurden drei Gelege zusammen mit dem Zweigabschnitt, in dem sie verankert waren, in 4 %igem Formalin fixiert und aufbewahrt (ca. 1 Monat). Nach Entwässerung in einer tert-Butanol Serie (50%, 70%, 90%, 100%) wurden sie in Methylbenzoat überführt und nach Paraffineinbettung mit einem Reichert-Mikrotom geschnitten. Die aufgezogenen

Schnitte wurden mit Rotihistol entparaffiniert, in Isopropanol gespült, mit 2,5 %igem Astrablau (in 2%iger Essigsäure) und 0,5 %igem Safranin O (in 50% EtOH) gefärbt und in Isopropanol differenziert (A. Hilpert).

### 6.1.2.2 Ergebnisse

Die Eier wurden als ein oft V-förmiges Gelege in die periphersten Zweige der Wirtspflanzen abgelegt, wobei die Spitze des V stets zur Zweigbasis zeigte (Abb. 15e). Jeder Schenkel bestand aus etwa 4-6 Längsreihen, die jedoch nur selten deutlich ausgeprägt waren. Die Gelege waren im Mittel 4,6 mm lang ( $\pm 0,8$  mm, N = 28) und 3,3 mm breit ( $\pm 0,6$  mm, N = 28). Im histologischen Querschnitt ist zu sehen, dass die Eier nicht auf der Epidermis abgelegt, sondern ins Parenchym hineingelegt wurden (Abb. 15a-c). Die Eier steckten mehr oder weniger schräg im Gewebe, sodass ihre Apikalenden Richtung Zweigspitze wiesen und waren spärlich mit einer weißen, faserigen Substanz bedeckt. Die Eier unterschieden sich in ihrer Färbung, ihrem Volumen und in dem Ausmaß, mit dem sie aus dem Pflanzengewebe hinausragten: Die beiden Enden des Spektrums waren einerseits die nahezu transparenten, schmalen und fast vollständig vom Pflanzengewebe bedeckten Eier (Abb. 15d) und andererseits die goldgelben, dickeren und aus dem Parenchym herausragenden Eier (Abb. 15e). In Gelegen, die über ein Spektrum an unterschiedlichen Eiern verfügten, waren meist die randlichen Eier eines Geleges auch die jeweils gelbsten und dicksten. Erstlarven schlüpfen immer nur aus den goldgelben, dickeren Eiern, sodass die Unterschiede zwischen den Eiern auf eine unterschiedlich weit fortgeschrittene Embryonalentwicklung zurückgingen. Die meisten (29 von 36) Gelege waren auf mehr oder weniger waagrechten (horizontalen) Zweigen. Die Mehrzahl (21 von 29) dieser Gelege befand sich auf den Zweigunterseiten, wenige auf ihren Seiten, aber kein Gelege befand sich auf den Zweigoberseiten (Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest,  $p < 0,0001$ , N = 29, Chi<sup>2</sup> = 20,2, FG = 2).

## 6.1.3 Die räumliche Verteilung der Gelege auf den Zweigen

### 6.1.3.1 Methoden

Die Häufigkeitsdaten der Gelege auf Zweigen beruhen auf den Populationserhebungen der Jahre 1997 und 1998 (s. 2.6). Außerdem wurden folgende Parameter pro *D. longifolia*-Zweig aufgenommen: Anzahl aktuell besetzter Gelege, Anzahl älterer Gelege (nicht mehr bewacht, aber nicht älter als 2 Monate), Zweiglänge und Zweigdicke (Durchschnitt aus [1] der Dicke 15 cm von der Zweigspitze und [2] 1 cm von der Zweigbasis). „Besetzte“ und „bewachte“ Gelege waren solche, auf denen ein Weibchen saß.

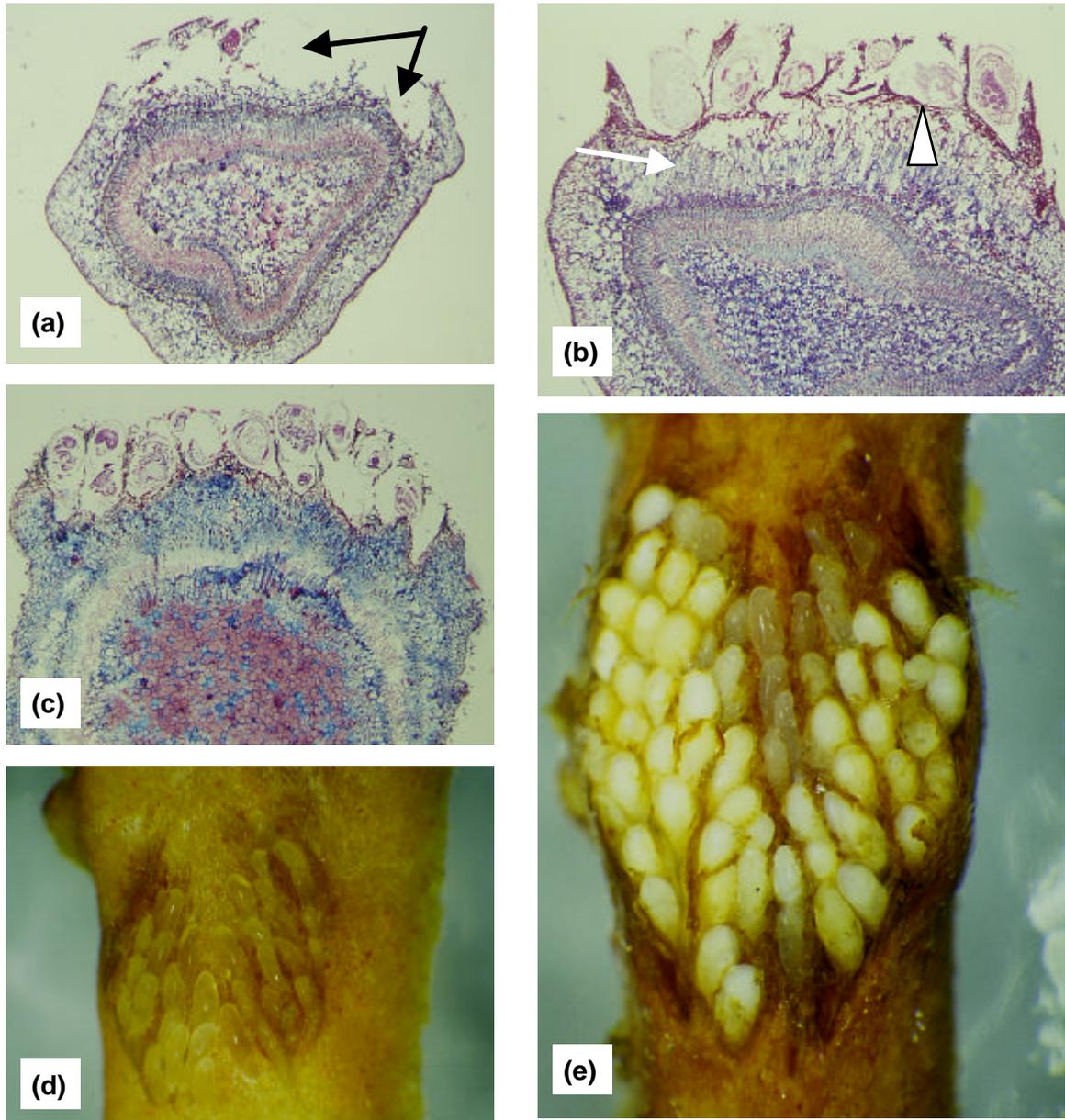


Abb. 15: Eigelege von *Pyrgauchenia tristaniopsis*.

- (a) Querschnitt durch einen *Tristaniopsis clementis*-Zweig. Angeschnitten ist ein junges Gelege, dessen Eier während der Präparation herausbrachen (Pfeile). Das Parenchym hatte sich noch nicht zu radial angeordneten Zellen restrukturiert (vgl. b, Pfeil), und auch eine neue Epidermis war noch nicht vorhanden (vgl. b, Dreieck).
- (b) Querschnitt durch einen *T. clementis*-Zweig mit angeschnittenem Gelege. Die Zellen unterhalb des Geleges hatten sich restrukturiert (Pfeil), und es gab eine neue Epidermis direkt unterhalb der Eier (Dreieck).
- (c) Querschnitt durch einen *Rubus mollucanus*-Zweig mit angeschnittenem Eigelege.
- (d) Junges, freipräpariertes Gelege auf *T. clementis*. Die Eier waren noch schmal und annähernd transparent. Die Oberkante des Fotos weist Richtung Zweigspitze.
- (e) Älteres, freipräpariertes Gelege auf *R. mollucanus*. Nur in der Mitte gab es einige noch schmale und transparente Eier, während die meisten schon dicker und gelblichweiss waren und aus dem Gewebe weiter herausragten. Die Oberkante des Fotos weist Richtung Zweigspitze.

### 6.1.3.2 Ergebnis

Die Anzahl aktuell bewachter Gelege auf einem Zweig schwankte zwischen einem und 14 (1997er-Zensus), bzw. einem und 10 Gelegen (1998er Zensus; Abb. 16). Die Mehrzahl der bewachten Gelege jedoch wurde auf Zweigen mit je einem/vier (Modalwert/Median) bewachten (1997er-Zensus; KS-Anpassungstest,  $p < 0,03$ ,  $N = 273$ ,  $D = 0,1$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 3$ ; Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest,  $p < 0,0003$ ,  $N = 273$ ,  $FG = 13$ ,  $\text{Chi}^2 = 169$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 3$ ), bzw. auf Zweigen mit je zwei/drei (Modalwert/Median) aktuell bewachten Gelegen gefunden (1998er-Zensus: KS-Anpassungstest,  $p < 0,02$ ,  $N = 97$ ,  $D = 0,17$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ; Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest nicht anwendbar). Die Gelegeverteilungen unterschieden sich nicht signifikant zwischen den Jahren (KS-Zweistichprobentest, n.s., Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 3$ ).

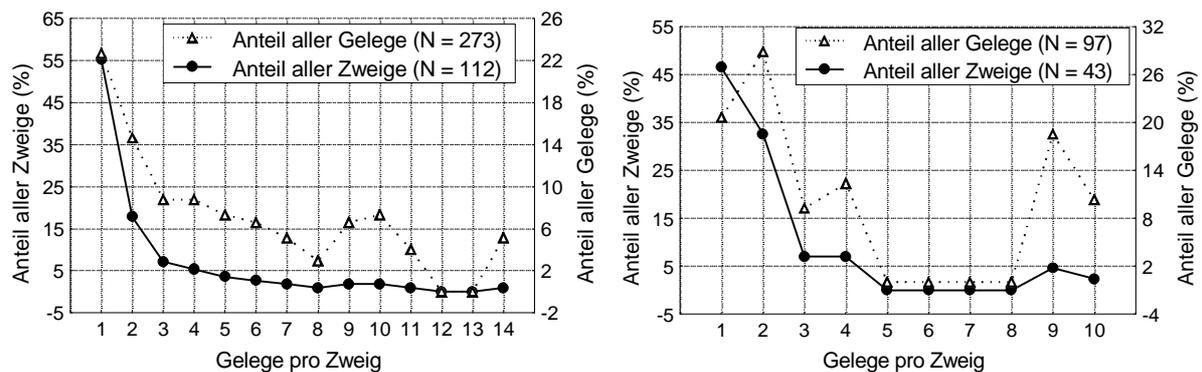


Abb. 16: Häufigkeitsverteilungen von Zweigen und Gelegen. Relative Häufigkeit von Zweigen, die ein, zwei, usw. Gelege hatten (linke Y-Achse) sowie relative Häufigkeit von Gelegen, die auf Zweigen mit ein, zwei, usw. Gelege gefunden wurden (rechte Y-Achse). Die linke Abb. bezieht sich auf den 1997-Zensus, die rechte Abb. auf den 1998-Zensus.

Die Anzahl aktuell bewachter Gelege korrelierte nicht signifikant mit der Anzahl bereits vorhandener, alter (nicht mehr bewachter) Gelege auf einem Zweig (Spearman's  $r = 0,37$ , n.s.,  $N = 30$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ). Aktuell bewachte Gelege waren nicht vermehrt auf längeren Zweigen anzutreffen (Spearman's  $r = 0,23$ , n.s.,  $N = 30$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ). Ebensovienig gab es eine signifikante Korrelation zwischen der Zweiglänge und der Anzahl der auf diesem Zweig insgesamt vorhandenen (alte + bewachte) Gelege (Spearman's  $r = 0,36$ , n.s.,  $N = 32$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ).

## 6.1.4 Anzahl Eier pro Gelege und Oviposition

### 6.1.4.1 Methoden

Bei länger andauernder Oviposition wäre zu erwarten, dass die Gelegegröße mit zunehmender Bewachungsdauer ansteigt. Um dies zu testen, wurden bewachende Weibchen nach unterschiedlichen Bewachungsperioden von ihrem Gelege entfernt (Tag des Ovipositionsbeginns bekannt) und ihre Gelege ausgezählt.

Außerdem wurden (andere) Gelege in zwei „Reifeklassen“ (s. 6.1.4) eingeteilt und die Mediane der beiden verglichen. Sollten alle Eier innerhalb von 1-2 Tagen ins Gelege gegeben werden, dann sollten Gelege mit vorwiegend unreifen Eiern (schmal, transparent) im Mittel gleich viele Eier wie Gelege mit vorwiegend reifen Eiern (groß, goldgelb) enthalten. Diese Voraussage sollte unter der Voraussetzung etwa gleicher Entwicklungsgeschwindigkeiten der Eier eines Geleges gelten, sodass die unreiferen Eier zugleich die jüngeren sein sollten. Die Eizahlen „unreifer Gelege“ waren normalverteilt ( $p > 0,2$ , KS-Test mit Lillifors-Korrektur), die Eizahlen „reifer Gelege“ dagegen nicht ( $p < 0,05$ , KS-Test mit Lillifors-Korrektur), weswegen ein nicht-parametrischer Test zum Vergleich der Mediane verwendet wurde.

Eizahlen wurden durch Auszählungen eingesammelter Gelege mit einem Binokular bestimmt. Es wurde nicht zwischen ersten und späteren Gelegen eines Weibchens unterschieden, weil diese Information meist nicht bekannt war.

### 6.1.4.2 Ergebnis

Experimentell begrenzte Bewachungsdauern korrelierten signifikant positiv mit der Gelegegröße (Kendalls Rangkorrelationskoeffizient  $t = 0,44$ ,  $p < 0,001$ ; Spearmans Rangkorrelationskoeffizient  $r = 0,57$ ,  $p < 0,001$ ,  $N = 32$ ). Um die Art dieses Zusammenhangs festzustellen, wurde eine Kurvenanpassung durchgeführt, bei der eine logarithmische Funktion die beste Anpassung lieferte ( $R^2 = 0,36$ ,  $p < 0,0001$ ,  $N = 32$ , Abb. 17). Teilt man die Werte für die Gelegegröße in zwei Gruppen – solche bis 10 und solche über 10 Tage Bewachungsdauer –, dann zeigten beide Gruppen einen signifikanten Unterschied in der Zentralen Tendenz (U-Test,  $p < 0,01$ ,  $N = 32$ ,  $U = 46$ ). Die Variabilität der Eizahlen jedoch blieb unabhängig von der Bewachungsdauer, weil ein Test, der auch die Streuung berücksichtigt, keinen signifikanten Unterschied ergab (KS-Test, n.s.,  $N = 32$ ).

Gelege mit vielen reifen Eiern (große, goldgelbe Eier, aus denen die Erstlarven, LI, schlüpfen) hatten mit im Median 57 Eiern signifikant mehr Eier als Gelege mit homogen unreifen Eiern (schmale, transparente Eier) (U-Test,  $p \ll 0,001$ ,  $N = 82$ ,  $U = 136,5$ ), die im Median nur 39 Eier enthielten.

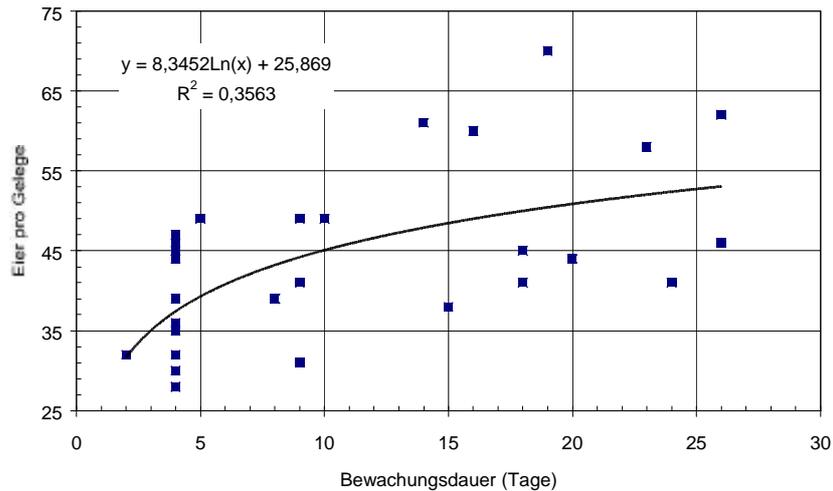


Abb. 17: Experimentelle Verkürzung der Bewachungsdauer durch Entfernen der bewachenden Weibchen von ihrem Gelege führte zu einer geringeren Anzahl an Eiern innerhalb eines Geleges (Spearman's Rangkorrelationskoeffizient  $r = 0,57$ ,  $p < 0,001$ ,  $N = 32$ ). Die angegebene logarithmische Funktion zeigte die beste Anpassung ( $R^2 = 0,36$ ,  $p < 0,0001$ ,  $N = 32$ ). Weibchen legten also nicht alle Eier eines Geleges an einem Tag.

## 6.1.5 Iteroparität

### 6.1.5.1 Methode

Auf ihrem Gelege sitzende Weibchen wurden individuell markiert und anschließend täglich kontrolliert. Eine Gruppe von Weibchen wurde auf den Gelegen belassen, auf denen sie gefunden worden waren („erste“ Gelege). Nachdem sie es verlassen hatten, wurden sie auf derselben und auf benachbarten Wirtspflanzen gesucht. Eine zweite Gruppe von Weibchen wurde vom Gelege genommen, auf derselben oder auf einer benachbarten Wirtspflanze ausgesetzt und in den folgenden Tagen auf diesen gesucht. Wieder gefundene Weibchen wurden weiter kontrolliert.

Manche Weibchen wurden nie wieder gefunden, andere am nächsten Tag oder an einem der folgenden Tage. Von den wieder gefundenen Weibchen verschwanden manche vor Ende der Beobachtungszeit, andere blieben bis zum Ende (ohne Eier gelegt zu haben). Ob diese Weibchen (1) starben, (2) ohne zweites Gelege weiterlebten oder (3) woanders ein zweites Gelege produzierten, war unbekannt. Sie wurden als „kein zweites Gelege produzierend“ in die Analyse eingeschlossen. Der durch (3) bedingte konservative Fehler wurde in Kauf genommen, weil der Ausschluss dieser Weibchen mit unbekanntem weiteren Schicksalen zu einem weniger akzeptablen, nicht-konservativen Fehler durch (1) und (2) geführt hätte. Sechs Weibchen wurden nach Verlassen ihres zweiten Geleges gesucht (bei den anderen wurden die Kontrollen abgebrochen).

Für die auf ihren Gelegen belassenen Weibchen wurde notiert, wieviel Tage seit dem Verlassen des „ersten“ und dem Ablagebeginn des zweiten Geleges vergingen. Die Auswertung berücksichtigte sog. „zensierte“ Daten: für sie kann nur eine Mindestdauer (bis zum Abbruch der Beobachtung) angegeben werden (SPSS: Kaplan-Meier-Überlebensanalysen). In diese Auswertung wurden auch die

Zwischenzeiten zwischen 2. und 3. Gelege einbezogen, soweit diese bekannt waren. Da die von ihren Gelegen entfernten Weibchen zu unterschiedlichen und unbekanntenen Zeiten vom Gelege genommen worden waren, wäre ein eventueller Unterschied in den Zwischenzeiten zwischen manipulierten und nicht-manipulierten Weibchen nicht interpretierbar gewesen und erübrigte sich daher.

### 6.1.5.2 Ergebnis

Viele Weibchen produzierten ein zweites Gelege. 15 (von 42) Weibchen, die ihr erstes, beobachtetes Gelege spontan verlassen hatten und anschließend wieder gefunden worden waren, produzierten ein zweites Gelege (über die anderen 27 war keine Aussage möglich, s. 6.1.5.1). Diese Verteilung wich nicht signifikant von einer Gleichverteilung ab (Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest, n.s., N = 42, FG = 1, Chi<sup>2</sup> = 3,4, Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ), aber sie wich signifikant von der Ungleichverteilung „kein Weibchen legt ein zweites Gelege“ ab (Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest,  $p < 0,05$ , N = 42, FG = 1, Chi<sup>2</sup> = 5,3, Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ). Von jenen Weibchen, die von ihrem ersten, beobachteten Gelege genommen, ausgesetzt und dann wieder gefunden worden waren, produzierten 18 (von 36) ein zweites Gelege (über die anderen 18 war keine Aussage möglich, s. 6.1.5.1). Auch diese Verteilung wich nicht signifikant von einer Gleichverteilung (Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest, n.s., N = 36, FG = 1, Chi<sup>2</sup> = 0,0, Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ), aber von obiger Ungleichverteilung ab (Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest,  $p < 0,01$ , N = 36, FG = 1, Chi<sup>2</sup> = 9, Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ).

Fünf (von 6) Weibchen, die nach spontanem Verlassen ihres zweiten Geleges gesucht (und wieder gefunden) worden waren, produzierten ein drittes Gelege. Diese Verteilung wich nicht von einer Gleichverteilung ab (KS-Anpassungstest, n.s., N = 6, D = 0,33, Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ), jedoch von der Ungleichverteilung „kein Weibchen mit drittem Gelege“ (KS-Anpassungstest,  $p < 0,02$ , N = 6, D = 0,83, Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 2$ ).

Die meisten (14 von 15) Weibchen, die auf ihrem ersten Gelege belassen worden waren, legten ihr zweites Gelege auf einem benachbarten Zweig auf derselben Wirtspflanze ab (KS-Anpassungstest gegen Gleichverteilung,  $p < 0,01$ , N = 15, D = 0,43). Ein Weibchen legte das zweite Gelege auf einer benachbarten (ca. 2 m) Wirtspflanze ab. Die geringe Dispersion nach Abschluss der ersten Bewachungszeit galt auch für die vom ersten Gelege genommenen und ausgesetzten Weibchen. Die meisten (15 von 18) legten ihr zweites Gelege auf einen benachbarten Zweig jenes Zweiges, auf dem sie ausgesetzt worden waren. Zwei Weibchen platzierten ihr Gelege auf den Zweig, auf welchem sie ausgesetzt worden waren, und ein Weibchen legte ihr Gelege auf eine benachbarte (ca. 2 m) Wirtspflanze (KS-Anpassungstest gegen Gleichverteilung,  $p < 0,01$ , N = 18, D = 0,5).

Im Median vergingen 5 Tage zwischen dem Verlassen eines (1., bzw. 2. beobachteten) Geleges und dem Ablagebeginn des (2., bzw. 3. beobachteten) Folgegeleges (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse, 1., 3. Quartil: 4, 9 Tage, Spanne: 2-11 Tage [jeweils „unzensiert“], N = 17, davon 9 „zensierte“ Fälle).

Die Gelegegrößen zwischen Erst- und dem Zweitgelege eines Weibchens unterschieden sich nicht offensichtlich ( $\text{Median}_{\text{Erstgelege}} = 59$ , 1., 3. Quartil: 53, 61;  $\text{Median}_{\text{Folgegelege}} = 58$ , 1., 3. Quartil: 50,67, N = 5 Weibchen; kein statistischer Test durchführbar).

## 6.1.6 Überlebensdauer bewachender Weibchen

### 6.1.6.1 Methode

Es wurde eine „mittlere Überlebensdauer“ der Weibchen geschätzt (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse). Sie war definiert als die Zeit zwischen dem Auffinden und (1) dem Nicht-Mehr-Wiederfinden („zensiert“) oder (2) dem beobachteten Tod („unzensiert“) eines Weibchens. Die Beobachtungsdauer war auf 77 Tage begrenzt. Diese Schätzung entsprach also nicht der tatsächlichen, mittleren Überlebensdauer (seit Imaginalhäutung), weil erstens das Alter eines Weibchen zum Zeitpunkt des Auffindens unbekannt und weil zweitens die Beobachtungsdauer begrenzt war. Verwendet wurden alle auf Gelegen gefundenen Weibchen, die täglich kontrolliert und individuell markiert worden waren.

### 6.1.6.2 Ergebnis

Gelege bewachende Weibchen überlebten – nachdem sie auf ihren Gelegen gefunden worden waren – im Mittel noch weitere 75 Tage (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse, SF = 1 Tag, Maximum = 76 Tage, N = 54, davon eine unzensierte Beobachtung). Die tatsächliche, mittlere Überlebensdauer der Weibchen (seit ihrer Imaginalhäutung) war also notwendigerweise größer als die hier errechnete (seit Auffinden).

## 6.1.7 Die Dauer der Embryonalentwicklung

### 6.1.7.1 Methode

Eigelege wurden vom Tag der Ablage der ersten Eier (des Geleges) bis zum Tag des Schlupfes der ersten Erstlarven (= Larven des ersten Entwicklungsstadiums) täglich kontrolliert. Diese Zeit wurde als Schätzwert für die Dauer der Embryonalentwicklung (pro Gelege) gewertet, weil die Entwicklungsdauern einzelner Eier nicht gemessen werden konnte. Es wurden nur Gelege mit ungestörter Weibchenbewachung ausgewertet. Die Gelege waren auf drei Wirtspflanzen verteilt (*T. clementis*, *P. sanguinea*, *L. pipericarpa*). Nur ein Gelege pro Weibchen wurde berücksichtigt.

Es war nicht bekannt, ob ein Gelege das jeweils erste oder x-te Gelege des betreffenden Weibchens war. Um dennoch auf Unterschiede in den Entwicklungsgeschwindigkeiten zwischen Erst- und Folgegelegen zu testen, wurden die Gelege in zwei Gruppen geteilt, von denen angenommen werden konnte, dass in ihnen jeweils spätere bzw. frühere Gelege überrepräsentiert waren. Gruppe 1: (a) das jeweils erste (von mehreren beobachteten) Gelege und (b) das einzige beobachtete Gelege eines Weibchens; wegen (a) sollten frühere Gelege überrepräsentiert sein. Gruppe 2: das jeweils zweite Gelege eines Weibchens. Da diese Gelege entweder die tatsächlich zweiten oder aber noch spätere Gelege eines Weibchens waren, sollten spätere Gelege überrepräsentiert sein. „Zensiert“ waren Daten, bei denen der Ablagebeginn des Geleges unbekannt war und daher nur Minstdauern angegeben werden konnten. Unterschiede wurden mit dem Log-Rangtest geprüft, weil dieser im Vergleich zu anderen Tests am robustesten ist (Concepts 1994).

### 6.1.7.2 Ergebnis

Zwischen der Ablage der ersten Eier eines Geleges und dem Schlupf der ersten Larven aus diesem Gelege (Embryonalentwicklung) vergingen im Median 22 Tage (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse; 1.,3. Quartil: je 22, Spanne: 17-25 Tage [diese jeweils „unzensiert“], N = 15 Gelege, 5 davon „zensiert“). Erst- und Folgegelege unterschieden sich nicht signifikant in der Geschwindigkeit der Embryonalentwicklung (Log-Rangtest,  $p = 0,64$ , N = 15,  $\chi^2 = 0,22$ , FG = 1). Denn sowohl die Embryonalentwicklung von Gruppe 1- wie jene von Gruppe 2-Gelegen dauerte im Median 22 Tage (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse: Gruppe 1: 1., 3. Quartil = 21, 22 Tage, Spanne = 17 – 23 Tage, N = 10, davon 5 „zensierte“ Fälle; Gruppe 2: 1., 3. Quartil = 22, 22 Tage, Spanne = 19 – 25 Tage, N = 5, keine „zensierten“ Fälle).

## 6.1.8 Schlupf der Erstlarven

### 6.1.8.1 Methode

Um festzustellen, ob Erstlarven (LI) eines Geleges synchron schlüpften, wurden 36 Gelege täglich für insgesamt 40 Tage kontrolliert. Bei jeder Kontrolle wurde die Anzahl Larven pro Kohorte und deren Stadium notiert. Für die Fragestellung konnte auf individuelles Markieren verzichtet werden, zumal die sehr kleinen Larven leicht verletzt und ihre Aggregationen massiv gestört worden wären. Es wurden nur Kohorten ausgewertet, die von der nächsten Larvenkohorte gleichen Stadiums mindestens 20 cm weit entfernt waren (die meisten Kohorten waren allein auf der Wirtspflanze). Da Zuwanderung über diese Distanzen unwahrscheinlich oder unmöglich war, durfte angenommen werden, dass die Zunahme von LI auf dem Schlupf neuer LI beruhte. Die Kohorten wurden nicht gegen Prädation geschützt.

Die Zeit bis zum Erreichen der maximalen Zahl an LI einer Kohorte (Kohortenmaximum) entsprach der Anzahl Tage zwischen dem Auftreten der ersten LI und dem Tag, an dem die meisten LI der

jeweiligen Kohorte gezählt wurden (beide Tage inklusive). Die Zeit bis zum letzten, dokumentierten Schlupf einer LI aus einem Gelege entsprach der Anzahl Tage zwischen der ersten und der letzten Zunahme an LI (diese beiden Tage inklusive). Die Zeit bis zum Auftreten der ersten LII entsprach der Zeit zwischen dem Auftreten der ersten LI und der ersten LII (beide Tage inklusive). Nur 12, bzw. 11 Kohorten der 36 Kohorten konnten ausgewertet werden, weil die übrigen im Verlauf der Beobachtungszeit zerstört wurden (Vandalismus).

Es ließ sich mit der hier angewandten Summenzählung nicht feststellen, wann die letzte Erstlarve aus einem Gelege schlüpfte, weil die damit verbundene Zunahme an Erstlarven durch die Häutung anderer Erstlarven zu LII am selben Tag möglicherweise (über-) kompensiert wurde und damit nicht erkennbar gewesen wäre. Auch die Mortalität von LI konnte diesen Effekt haben.

Die Beobachtungen zum Verbleib der LI nach ihrem Schlupf beruhen auf mindestens 20 Gelegen/Kohorten, die im Laufe des dritten und vierten Aufenthalts angetroffen wurden.

### **6.1.8.2 Ergebnis**

Wenn die Erstlarven synchron aus einem Gelege schlüpfen, dann sollte die maximale Individuenzahl dieser Kohorte (im folgenden: Kohortenmaximum) bereits am Schlupftag erreicht sein und danach abfallen. Tatsächlich wurde jedoch das Kohortenmaximum erst einige Tage nach Schlupf der ersten Larven einer Kohorte erreicht (Abb. 18) – im Median nach 9 Tagen (25%, 75% Perzentil: 5, 14; N = 12). Die Erstlarven eines Geleges schlüpfen also nicht synchron, sondern sukzessiv.

Der Median der letzten, pro Kohorte dokumentierten Schlupfereignisse war mit 14,5 Tagen (25%, 75% Perzentil: 8, 20; N = 12) signifikant größer als der Median des Kohortenmaximums (Wilcoxon-Test,  $p < 0,01$ , N = 12 Kohorten). Erstlarven schlüpfen also noch nachdem das Kohortenmaximum erreicht worden war. Obwohl in 7 (von 11) Kohorten weitere Erstlarven noch nach Erscheinen der ersten LII schlüpfen, war diese Abfolge nicht signifikant (Wilcoxon-Test,  $p > 0,08$ , N = 11 Kohorten – 11 statt 12, weil die Beobachtung einer Kohorte vor Erscheinen der ersten LII abgebrochen wurde).

Die frisch geschlüpften Erstlarven versammelten sich, bis zu ihrer Häutung zu LII (und später), meistens in einer einzigen Gruppe, selten in wenigen, jedoch nie in mehr als vier Gruppen. Diese Gruppen verblieben während ihres ersten Entwicklungsstadiums im Abstand von einigen, maximal 10 Zentimetern vom Gelege (Abb. 19 und Abb. 20).

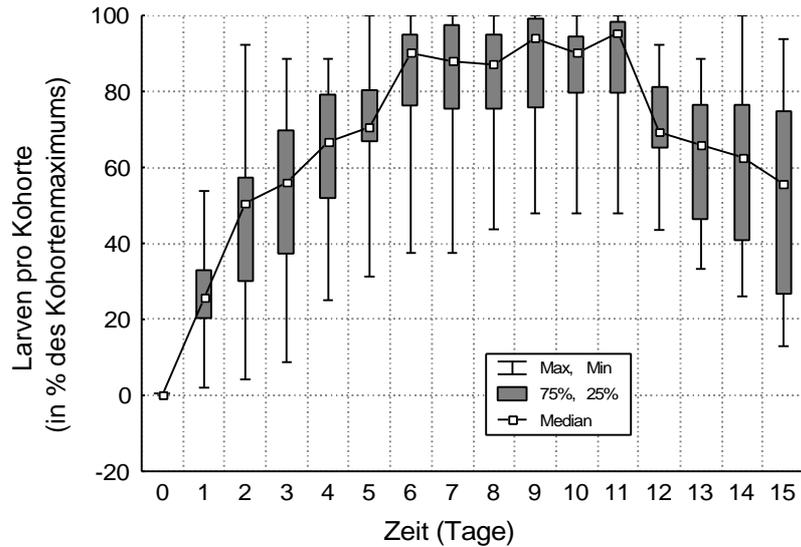


Abb. 18: Zeitliche Abfolge des Schlupfs der Erstlarven (LI). Aufgetragen ist die Anzahl von Erstlarven pro Kohorte in % der für die jeweilige Kohorte erreichten Maximalzahl an Erstlarven. Schlüpften alle Larven eines Geleges gleichzeitig, dann wäre die Maximalzahl an Erstlarven gleich am ersten Tag (nach Schlupf der ersten Larven) zu erwarten gewesen. Tatsächlich wurde die Maximalzahl dagegen erst zwischen dem 5. und 11. Tag nach Schlupf der ersten Larven einer Kohorte erreicht.

Abb. 19: Erstlarven, die sich kurz oberhalb ihres Geleges versammelt hatten, auf dem noch ihre (mit einem Punkt markierte) Mutter saß. Sie und die Larven wurden von *Prenolepis*-CB-15 betreut. Die Wirtspflanze war *T. clementis*.

Abb. 20: Von Weibchen verlassenes Gelege (Pfeil) sowie geschlüpfte Erstlarven, die sich u.a. in einer größeren Gruppe auf dem terminal gelegenen Internodium versammelt hatten (Dreieck). Sie wurden von *Myrmecaria*-CB-2 betreut. Die Wirtspflanze war *Wendlandia* sp.

## 6.1.9 Diskussion

### 6.1.9.1 Struktur, Ablage und Entwicklung des Eigeleges

Die Weibchen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* legten ihre Eier in die Rinde von Zweigen und glichen darin vielen anderen altweltlichen Centrotinae (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975a, 1975b) sowie den meisten neuweltlichen Membraciden (Wood 1993). Mit der Ablage der Eier in Form eines Geleges dagegen zählen sie innerhalb der altweltlichen Centrotinae zu den wenigen bisher bekannten Ausnahmen (Lamborn 1914, Ushijima und Nagai 1979).

Dickere und dunkler gefärbte Eier können als „reifer“ (gegenüber schmalen, transparenteren Eiern) gelten, weil (1) nur aus ihnen die Erstlarven (L1) schlüpften und weil (2) bei anderen Membraciden entsprechende Volumen- und Farbänderungen mit der Eientwicklung einhergehen (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b, Eberhard 1986). Viele Insekteneier benötigen für ihre Entwicklung von außen aufgenommenes Wasser und vergrößern dadurch ihr Volumen (Margaritis 1985).

Die Eier eines Geleges wurden nicht auf einmal abgegeben. Da die Eiablage von *Pyrgauchenia tristaniopsis* einer logarithmischen Kurve folgte, ließ sich kein zeitliches Ende der Eiablage angeben. Jedenfalls dauerte die Eiablage länger als die für Centrotinae bisher bekannte Spanne von 36 – 48 Stunden (Lamborn 1914). Wenn die schmalen, transparenteren Eier tatsächlich die jüngeren waren, dann legten Weibchen neu hinzukommende Eier vorzugsweise in die zentralen Bereiche eines Geleges. Denn die „unreifen“ Eier befanden sich meist in der Mitte des Geleges (Abb. 15e). Der sukzessive Schlupf der Erstlarven war im einfachsten Fall eine Folge der sukzessiven Eiablage. Es kann aber keineswegs ausgeschlossen werden, dass sich die Dauern der Embryonalentwicklung einzelner Larven systematisch, z.B. in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Ablage oder der Eiposition, unterscheiden.

Die Anzahl Eier pro Gelege war sicherlich nicht nur zeitabhängig, sondern auch zwischen Weibchen verschieden. Denn schon nach vier Tagen zugelassener Bewachung zeigte sich eine Variabilität in den Eizahlen pro Gelege, die auch bei längeren Bewachungsdauern konstant blieb. Ob es wie bei vielen anderen Insekten einen positiven Zusammenhang zwischen Körpergröße der Weibchen und der Anzahl produzierter Eier gab wurde nicht untersucht. Bei *Umbonia ataliba*, der einzigen daraufhin untersuchten Membracide, wurde er allerdings nicht gefunden (Masters, et al. 1994). Die Oviposition selbst wurde trotz zahlreicher Kontrollen nur bei einem Weibchen beobachtet. Wenn Weibchen in kurzen Zeitfenstern viele Eier

hintereinander und zu verschiedenen Tages-/Nachtzeiten ablegten, dann wären diese Ereignisse auch selten zu beobachten.

#### 6.1.9.2 Die räumliche Gelegeverteilung

Die Verteilung der Gelege auf den Zweigen war signifikant linksgipfelig, d.h. die meisten Gelege befanden sich entweder allein oder zusammen mit nur wenigen anderen auf einem Zweig. Dennoch saßen die meisten Weibchen nicht allein auf einem Zweig: 78 % (1997), bzw. 80 % (1998) aller bewachenden Weibchen teilten sich ihren Zweig mit mindestens einem weiteren bewachenden Weibchen. Da sich 72 % der Gelege auf der Zweigunterseite befanden, waren die Gelege meist in Reihen hintereinander angeordnet. Diese Häufungen mehrere Gelege auf einzelnen Zweigen waren nicht einfach eine Folge des Zweigalters. Denn dann hätte die Anzahl Gelege pro Zweig mit der Zweiglänge, die mit dem Zweigalter zunimmt, korrelieren sollen, was jedoch nicht der Fall war.

Bestimmte Zweige waren also vermutlich für Gelege produzierende Weibchen attraktiver als andere. Weibchen der neuweltlichen Art *Enchenopa binotata* platzieren ihre Gelege vorzugweise auf Zweige, auf denen schon andere Gelege sind, wodurch Gruppen von Dutzenden von Gelegen pro Zweig entstehen (Wood 1982). Als Attraktoren fungieren dabei die Pheromone des Eihüllensekrets (Wood 1982). Wenn auch Weibchen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* sich von Eihüllensekreten anziehen lassen sollten, dann könnten diese nur von frischen, noch bewachten Gelegen ausgehen, da Zweige mit bereits vorhandenen, älteren Gelegen nicht bevorzugt wurden. Kosten wie höhere Parasitoidendichten könnten bei *P. tristaniopsis* gegen größere Aggregationen selektieren (s. 6.2.7.3).

Die Gleichartigkeit der linksgipfiligen Verteilungen der Jahre 1997 und 1998 spricht dafür, dass es sich um typische Durchschnittsverteilungen handelte, wenngleich längerfristige Schwankungen nicht ausgeschlossen werden können. Auch könnte die Verteilung des Jahres 1998 wegen ungleicher Ausbreitungswahrscheinlichkeiten der Gelege produzierenden Weibchen nicht völlig unabhängig von jener des Jahres 1997 gewesen sein.

Die Unterseite von Zweigen wurde vielleicht für die Ablage von Gelegen bevorzugt, weil so direkte Sonneneinstrahlung vermieden werden konnte, die zu starker Aufheizung und höheren Evaporationsraten führen würde. Nach subjektivem Eindruck saßen die meisten Gelege auf waagrechten Zweigen, weil es mehr waagrechte als aufrechte Zweige gab. Aber mangels Auszählung unbesetzter Zweige wurde diese Vermutung nicht getestet.

Ein Grund für die Tendenz Gelege produzierender Weibchen, in kleinen Gruppen zu sitzen, könnte eine gegenüber einzeln sitzenden Weibchen effektivere Aufnahme von Phloemassimilaten sein. Größere Aggregationen von Aphiden verbrauchen mehr der <sup>14</sup>C-

markierten Zucker pro Volumeneinheit als kleinere Aggregationen (Peel und Ho 1970, Way und Cammell 1970, Thomas und Lombard 1991). Für diesen Effekt müssen die Aphiden nicht direkt beieinander sitzen, sondern können auch über mehrere Zentimeter auf der Wirtspflanze verstreut sein (Peel und Ho 1970). Ob indes die effektivere Ressourcenaufnahme auch andere Fitnessparameter verbessert, ist umstritten (Hargreaves und Llewellyn 1978). Der Vorteil gruppenweise abgelegter Gelege könnte auch in einer geringeren Mortalitätsrate der Nachkommen bestehen. Bei *Enchenopa binotata* führt die Gruppierung von Gelegen (im Mittel 10 pro Zweig) zu größeren Larvenaggregationen, die ihrerseits mehr Ameisen anziehen, welche die Larvalmortalität reduzieren (Wood 1982).

### 6.1.9.3 Die Anzahl Gelege pro Lebenszeit

Obwohl es nicht möglich war, den Reproduktionsaufwand einer Gruppe von Weibchen über ihre gesamte Lebenszeit zu verfolgen, so gibt es doch gute Gründe für die Annahme, dass *Pyrgauchenia tristaniopsis* eine iteropare Art ist, deren Weibchen mindestens zwei oder drei Gelege pro Lebenszeit legen. Iteroparität wird hier, wie allgemein üblich (z.B. Begon, et al. 1996), auf die Einheit „Lebenszeit“ – statt auf „Saison“ (Tallamy und Brown 1999) – bezogen, weil die Fortpflanzung nicht saisonal war (s. 5.2).

Etwa die Hälfte der getesteten Weibchen produzierte ein zweites Gelege, gleichgültig, ob sie (1) vom Gelege genommen und ausgesetzt oder ob sie (2) auf ihrem Gelege belassen worden waren. Es darf angenommen werden, dass in der Population tatsächlich wesentlich mehr als die Hälfte aller Weibchen ein zweites Gelege legte, denn in die Auswertung gingen mehrere Unsicherheiten ein, die alle zu einem konservativen Fehler führten:

1. Es wurden nicht mehr wieder gefundene Weibchen (schon beim ersten Kontrolltag oder erst bei späteren) als „kein zweites Gelege produzierend“ gewertet, obwohl sie möglicherweise außerhalb des Kontrollbereiches oder nach Abbruch der Kontrolle oder nach dem Nicht-Mehr-Wiederfinden ein solches legten. Der Fehler durch Gelege produzierende Weibchen außerhalb des Kontrollbereichs von etwa zwei Metern Radius war aber vermutlich recht gering. Denn nur zwei (von 33) Weibchen legten ihre zweiten Gelege auf einer Wirtspflanze ab, die von der ihres ersten Geleges (bzw. von der, auf der sie ausgesetzt worden waren) etwa 2 m entfernt war. Jenseits der 2 m sollte also der Anteil Gelege produzierender Weibchen noch geringer gewesen sein.
2. Es war zu erwarten, dass manche Weibchen tatsächlich kein weiteres Gelege legten, weil ihr „erstes“ Gelege in Wirklichkeit ihr letztes gewesen war („Erstgelege“ waren jene Gelege, auf denen die Weibchen erstmals gefunden wurden, und damit nicht notwendigerweise das jeweils erste von ihnen produzierte). Sie wurden also als „kein

zweites Gelege produzierend“ gewertet, obwohl sie vor dem Kontrollzeitraum mindestens ein Gelege produziert hatten. Gleiches gilt für die Produktion von „dritten“ Gelegen.

3. Zwischen der Ablage eines Geleges und der Ablage des Folgegeleges vergingen schätzungsweise 32 Tage: 27 (durchschnittliche Bewachungsdauer eines Geleges) + 5 (durchschnittliche Zwischenzeit). Die Lebenszeit der Weibchen reichte damit für die Oviposition und Bewachung von mindestens zwei Gelegen aus: im Mittel überlebten die bewachenden Weibchen noch 75 Tage, nachdem sie aufgefunden worden waren, sodass die tatsächliche, mittlere Überlebensdauer (gemessen seit Imaginalhäutung) noch länger gewesen sein musste. Außerdem war die Beobachtungsdauer auf max. 77 Tage begrenzt.

Für *Pyrgauchenia tristaniopsis* war die Unterbrechung der Bewachung des ersten Geleges keine Voraussetzung für die Produktion und Bewachung des Folgegeleges. Im Gegensatz dazu legen die Weibchen von *Publilia reticulata* in der Regel nur dann ein weiteres Gelege, wenn ihr erstes Gelege von Ameisen bewacht wird und sie es daher früher verlassen, als sie es ohne Ameisenbewachung verlassen würden (Bristow 1983). Auch bei der zweiten als iteropar geltenden Membracidenart liegen besondere Verhältnisse vor. Weibchen von *Polygypta dispar* bewachen Gelege unterschiedlich lang oder legen Eier in die Gelege anderer Weibchen, und einzelne Weibchen wechseln zwischen diesen Verhaltensweisen (Eberhard 1986). Vermutlich verfügen die Weibchen sowohl über die physiologische Kapazität wie über die Lebensdauer zur Produktion und Bewachung mehrerer, eigener Gelege. Aber es ist nicht bekannt, wieviele Weibchen einer Population diese Option realisieren, wieviele Gelege von ihnen durchschnittlich produziert und wie lange diese jeweils bewacht werden (Eberhard 1986). Bei *P. tristaniopsis* dagegen sprechen die Daten dafür, dass (1) die Mehrzahl der Weibchen iteropar ist und (2) dass sie einfach ein Gelege nach dem andern produzieren und bewachen.

## 6.2 Brutpflegeverhalten

### 6.2.1 Einleitung

In diesem Kapitel wird das mit der Gelegebewachung zusammenhängende Verhalten der *Pyrgauchenia tristaniopsis*-Weibchen beschrieben. Gelegebewachung ist eine Form der Brutfürsorge, und die überwiegende Mehrheit aller Brut pflegenden Membraciden gilt deshalb als Brut pflegend, weil die Weibchen für einige Tage auf einem Gelege sitzend gesehen wurden (Haviland 1925, Hinton 1977, Ushijima und Nagai 1979, Wood 1984). In der Tat legen alle Brut pflegenden Membraciden ihre Eier in Gelegen ab. Aber nicht alle Gelege produzierenden Arten treiben Brutpflege (Wood 1984). Brutfürsorge wird bei Membraciden nur von Müttern geleistet (Wood 1993).

Über einige neuweltliche Membraciden gibt es eingehendere Untersuchungen, auf deren Grundlage sich fünf Formen von Brutfürsorge unterschiedlicher Komplexität ausmachen lassen. Im einfachsten Fall bewachen die Weibchen das Gelege bis zum Schlupf der Erstlarven. Diese Art der Brutpflege wurde bisher nur bei *Publilia reticulata* gezeigt (Bristow 1983), aber bei *Antianthe* und anderen neotropischen Gattungen vermutet (Wood 1984, Wood 1993). Beim zweiten Typ (*Aconophora*) bleiben die Weibchen nach der Embryogenese noch in der Nähe der Larven bis zum zweiten/dritten Stadium, aber verteidigen die Larven nicht, und diese reaggregieren nach Störungen ohne mütterliche Hilfe (Wood 1984). Der dritte Typ (*Polygypta*, *Entylia*) unterscheidet sich vom zweiten v.a. durch die zusätzliche Verteidigung der Larven (Eberhard 1986, Wood [1978] über Wood [1977b]). Beim vierten Typ (*Guayaquila*) schliesslich begleitet (oder initiiert?) die Mutter die Larvenmigration auf andere Zweige der Wirtspflanze; auch die Larven dieser Art reaggregieren ohne Zutun der Mutter (Wood 1978). Der fünfte Typ (*Umbonia*, *Platycotis*) betrifft die komplexeste und zugleich am besten untersuchte Form der Brutpflege bei Membraciden (Wood 1974, Wood 1976a, Wood 1976b, Masters, et al. 1994, Cocroft 1996, Cocroft 1999a, 1999b). Bei diesen Arten werden die Larven nicht nur gegen Prädatoren verteidigt, sondern das Weibchen schlitzt unmittelbar vor dem Schlupf der Erstlarven die Epidermis der Wirtspflanze mehrfach an, und die geschlüpften Larven sammeln sich binnen 24 Stunden an diesen „Trinkstellen“ zum Nahrungserwerb. Die Mutter erhält außerdem die larvalen Aggregationen aufrecht, die sich ohne ihre Hilfe auflösen.

Als Verhaltensleistungen während des Sitzens auf Gelegen wurden bei einer Membracide und einer der nah verwandten Aetalionide Beinbewegungen der Weibchen berichtet, und beide nennen sie im Zusammenhang mit der Abwehr von Eiparasitoiden (Brown 1976, Eberhard

1986). Eberhard (1986) erwähnte ungerichtete Körper- und Beinbewegungen bewachender Weibchen, die allerdings selten zum Rückzug des Parasitoids führten. Brown (1976) beobachtete bei der Aetalionide, dass die Beinbewegungen nach unten und seitwärts gerichtet waren und nur von den Hinterbeinen ausgeführt wurden; außerdem seien Eiparasitoide durch das Fegen gelegentlich weggeschleudert worden.

Als fundamentale Verhaltensleistung impliziert Brutfürsorge eine aktive Assoziation des sorgenden Elternteils mit seinen Nachkommen. Im Fall der Membraciden wäre zu erwarten, dass die Weibchen nicht nur bis zur ersten Störung auf dem Gelege bleiben, z.B. wegen einer postovipositionalen Trägheit oder einer guten Nahrungsquelle (Weibchen saugen während der Gelegebewachung, Eberhard 1986), sondern dass sie diese Assoziation gegen Störungen aufrechtzuerhalten versuchen. Es gibt einige Beobachtungen, wonach die Weibchen mancher Arten nur mühsam vom Gelege entfernt werden können (Hinton 1977, Wood 1984), bzw. wieder auf Gelege zurückkehren und sitzen bleiben, nachdem sie von den eigenen Gelegen abgenommen und an anderer Stelle der Wirtspflanze ausgesetzt wurden (Ekkens 1972, Wood 1976b, Wood 1978, Wood 1984). Experimentelle Erblindung, bzw. Ablation der Antennen der Weibchen führte zu einer (signifikant?) geringeren Wiederbesetzungsquote von Gelegen (Wood 1977b). Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass viele Membraciden-Arten ihre Gelegeassoziation aktiv aufrechterhalten.

Die obigen Versuche wurden allerdings nicht statistisch ausgewertet, und es wurde v.a. nicht zwischen der Besetzung eigener und fremder Gelegen unterschieden, sodass ihre Aussagekraft beschränkt ist. Allerdings können Membraciden auch fremde Gelegen dauerhaft besetzen (Wood 1977b). Wiederbesetzungen von Gelegen sind auch von Heteropteren bekannt, und diese bevorzugten in Experimenten nicht ihre eigenen Gelegen (z.B. Eberhard 1975, Melber und Schmidt 1975b, Nakamura 1990, Tsukamoto und Tojo 1992). Die Ausnahme ist eine Raubwanze, die das eigene Gelege aufgrund der räumlichen Anordnung der Eier innerhalb des Geleges erkennt (Parker 1965). Für das Wiederfinden des eigenen Geleges kann die Bevorzugung des vertrauten Gelegeortes sowie die der frisch bebrüteten Gelegen genügen, wie es bei einer Cydnide gezeigt wurde (Kight 1995). Bei nicht-eusozialen Arthropoden ist das Erkennen einzelner Individuen, nicht nur einzelner Eier, selten (Linsenmair 1987).

Im einzelnen waren also folgende Fragen zu klären:

- Betreiben Weibchen Brutpflege? Wenn ja, wie lange wird sie geleistet und welche Verhaltensweisen/Interaktionen beinhaltet sie?

- Gibt es eine aktive Assoziation zwischen Weibchen und Gelege und/oder Sitzplatz? Wenn es eine solche Assoziation gibt, beruht sie auf dem Vorhandensein eines Geleges oder einer besonders attraktiven Saugmöglichkeit?
- Kehren von ihrem Gelege verdrängte Weibchen auf ein Gelege zurück? Bevorzugen sie dabei ihr eigenes gegenüber einem fremden Gelege? Verdrängen solche Gelege suchende Weibchen andere Weibchen von deren Gelegen?
- Wenn Weibchen ihre eigenen Gelege nicht erkennen, stellt eventuell ihr Ausweich- und Suchverhalten während und nach Störungen sicher, dass sie ihr eigenes Gelege unter natürlichen Bedingungen wieder finden?

## 6.2.2 Die Bewachungsdauer

### 6.2.2.1 Methode

Die Daten beruhen auf täglich kontrollierten Eigelegen und Weibchen auf mehreren Wirtspflanzen (*T. clementis*, *Wendlandia* sp., *L. pipericarpa* und *D. longifolia*).

Als „Bewachungsdauer“ wurden zwei Maße verwendet, die teilweise von einem Weibchen, teilweise von verschiedenen Weibchen erhoben wurden, und für die jeweils eine Kaplan-Meier-Überlebensanalyse durchgeführt wurde. (1) *Bewachungsdauer seit Ablagebeginn* (= *absolute Bewachungsdauer*): die Zeit vom Ablagebeginn bis zum Verlassen des Geleges (= Tag, an dem die Weibchen zum letzten Mal auf dem Gelege gefunden wurden; durch Prädation, spontanes Verlassen, experimentell bedingtes Abnehmen oder Abbruch der Kontrollen). „Zensiert“ waren Daten, wenn entweder der Anfang der Gelegebewachung unbekannt war (= Tag des Ablagebeginns des Geleges unbekannt) und/oder dessen Ende (wegen Abnehmen oder Abbruch) – diese Daten repräsentieren also Mindestdauern. (2) *Bewachungsdauer relativ zum Schlupfbeginn* (*relative Bewachungsdauer*): die Zeit zwischen dem Schlupftag der ersten Erstlarven und dem Verlassen des Geleges. Die Bewachung konnte nach Schlupfbeginn andauern (+ Tage) oder vorher enden (- Tage). Da die Kaplan-Meier Überlebensanalyse keine negativen Werte akzeptiert, wurden alle Daten durch Addition mit einem Faktor zu positiven Werten transformiert. „Zensiert“ waren Daten, wenn das Ende der Bewachung wegen experimentell bedingten Abbruchs nach Schlupfbeginn unbekannt war (Mindestdauer).

Es war nicht bekannt, ob ein Gelege das jeweils erste oder x-te Gelege des betreffenden Weibchens war. Um dennoch auf Unterschiede in den Bewachungsdauern zwischen Erst- und Folgegelegen zu testen, wurden die Gelege in zwei Gruppen geteilt, von denen angenommen werden konnte, dass in ihnen jeweils spätere, bzw. frühere Gelege überrepräsentiert waren. In Gruppe 1 sollten frühere Gelege, in Gruppe 2 dagegen spätere Gelege überrepräsentiert sein (Begründung s. 6.1.7.1). „Zensiert“ waren Daten, bei denen der Ablagebeginn des Geleges unbekannt war (Mindestdauern). Unterschiede wurden mit dem Log-Rangtest geprüft (Concepts 1994).

### 6.2.2.2 Ergebnis

Die Weibchen von *Pyrgauchenia tristaniopsis* trieben Brutpflege durch Bewachung ihres Eigeleges. Sie saßen stets der Länge nach und mittig auf ihrem Gelege, sodass sie das Gelege mehr oder weniger vollständig bedeckten und mit ihrer Bauchseite berührten. Die Beine gingen zum Gelegerand. Bei jungen Gelegen ruhten die Tarsen jenseits des Gelegerandes auf der Pflanzenepidermis. Bei älteren Gelegen, die durch die Eireifung an Breite zugenommen hatten, ruhten die Tarsen auf einer der seitlichen Eireihen. Während dieses Sitzens bestand ihre einzig zu beobachtende Tätigkeit in gelegentlichen Beinbewegungen (s.u.) und in der Abgabe von Honigtau. Außerdem stellten die Weibchen ihr Labium auf die Epidermis und versenkten ihre Stechborsten ins Pflanzengewebe. Der Zweig konnte z.T. stark gerieben oder gebogen werden, ohne dass die Weibchen das Gelege verließen oder eine andere offensichtliche Reaktion zeigten. Sie konnten meist sogar berührt oder angeschoben werden. Bei Berührung durch Ameisen und Artgenossen blieben sie entweder reglos sitzen oder schlugen heftig nach rechts und links um den Thorax als Drehpunkt aus. Auch während die Larven schlüpften, blieb das Weibchen auf dem Gelege. Nach dem Schlupf der ersten Erstlarven saßen manche Weibchen jedoch etwas seitlich der Gelegemitte. Es wurden keine Interaktionen zwischen den geschlüpften Erstlarven und den Weibchen beobachtet.

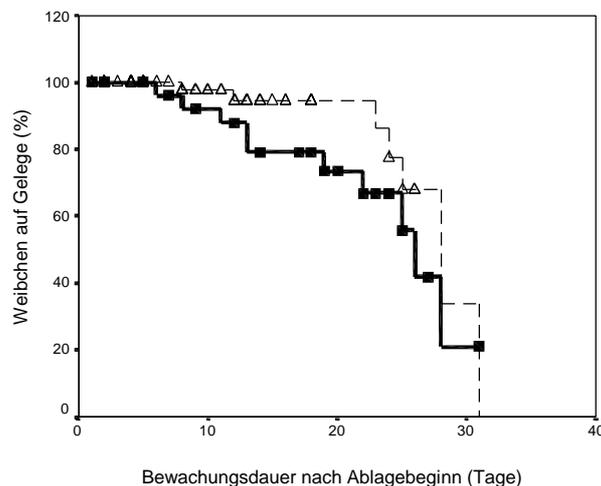


Abb. 21: Die absoluten Bewachungsdauern – Tage zwischen dem Beginn der Ablage und dem Verlassen eines Geleges. Verglichen wurden (1) die Gruppe von Weibchen mit einer Überrepräsentation späterer Gelege (durchgezogene Linie) und (2) die Gruppe der Weibchen mit einer Überrepräsentation früherer Gelege (gestrichelt). Die Symbole markieren jeweils „zensierte“ Daten.

Die *absolute Bewachungsdauer* (Tage des Sitzens zwischen Eiablagebeginn und Verlassen des Geleges, Abb. 21) lag im Median bei 28 Tagen für Gruppe 1 (= frühere Gelege

überrepräsentiert) (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse, 1., 3. Quartil: 25, 31 Tage, Spanne 8-31 Tage [jeweils „unzensiert“], N = 77, davon 68 „zensierte“ Fälle) und bei 26 Tagen für Gruppe 2 (= spätere Gelege überrepräsentiert) (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse, 1., 3. Quartil: 19, 28 Tage, Spanne 6-28 Tage [jeweils „unzensiert“], N = 30, davon 20 „zensierte“ Fälle). Es wurde kein signifikanter Unterschied in den Bewachungsdauern zwischen beiden Gruppen gefunden (Log-Rangtest,  $p = 0,22$ , N = 107, FG = 1,  $\text{Chi}^2 = 1,53$ ).

Die *relative Bewachungsdauer* (Tage zwischen dem Erstlarvenschlupf und dem Verlassen des Geleges, Abb. 22) lag im Median bei +8 Tagen nach Schlupfbeginn für Gruppe 1 (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse, 1., 3. Quartil: +4, +9 Tage, Spanne -7 bis +18 Tage [jeweils „unzensiert“], N = 24, keine „zensierten“ Fälle) und bei +5 Tagen für Gruppe 2 (Kaplan-Meier-Überlebensanalyse, 1., 3. Quartil: +3, +5 Tage, Spanne +2 bis +5 Tage [jeweils „unzensiert“], N = 6, davon 4 „zensierte“ Fälle). Relativ zum Schlupfbeginn der Erstlarven bewachten damit Weibchen der Gruppe 2 ihre Gelege signifikant kürzer als Weibchen der Gruppe 1 (Log-Rangtest,  $p < 0,05$ , N = 30, FG = 1,  $\text{Chi}^2 = 4,01$ ).

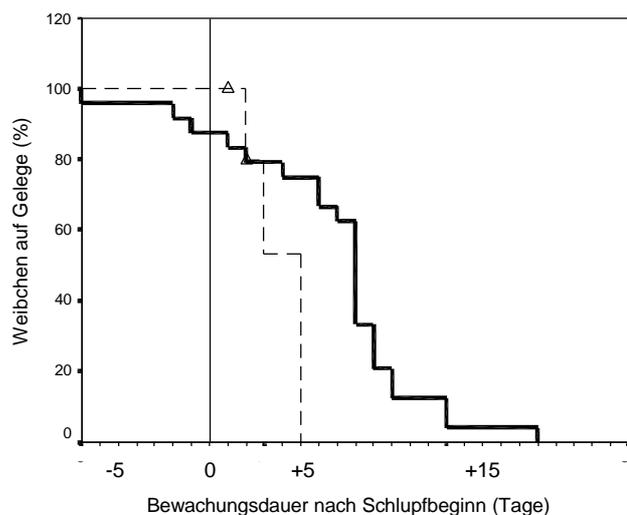


Abb. 22: Die relativen Bewachungsdauern – Tage zwischen dem Schlupfbeginn der Erstlarven (= 0) und dem Verlassen eines Geleges. Verglichen wurde (1) die Gruppe von Weibchen mit einer Überrepräsentation späterer Gelege (durchgezogene Linie) mit (2) der Weibchengruppe mit einer Überrepräsentation früherer Gelege (gestrichelt). Die Symbole markieren jeweils „zensierte“ Daten.

## 6.2.3 Die Assoziation mit dem Gelege

### 6.2.3.1 Methode

Mit dem stumpfen Ende eines Stiftes wurden (1) saugende bewachende und (2) saugende nicht bewachende Weibchen langsam um das etwa Zweifache ihrer Körperbreite zur Seite geschoben, sodass bewachende Weibchen keinen Tarsalkontakt mehr zu ihrem Gelege hatten (Abb. 23). Das Saugen konnte entweder direkt oder indirekt am Verhalten festgestellt werden. Denn zuvor wurde an

anderen saugenden Weibchen beobachtet, dass nur sie (1) dicht am Zweig saßen, (2) für Sekundenbruchteile dem Druck standhielten und dann erst losliefen (Zurückziehen der Stechborsten) (3) dem Druck so auswichen, dass ihr Kopf noch an derselben Stelle verblieb (Verbleib der Stechborsten im Parenchym). Notiert wurde nach zehn Minuten, ob und wann die Weibchen wieder zurückkamen, und wenn nicht, wo sie waren.

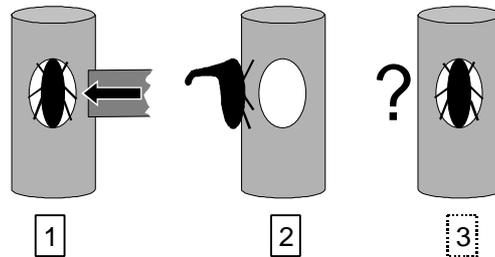


Abb. 23: Experiment zur Ortstreue bewachender und nicht bewachender Weibchen. Weibchen auf Gelegen (1) und nur saugende Weibchen ohne Gelege (nicht dargestellt) wurden seitlich von ihrem Platz verdrängt (2). Nach 10 min wurde geprüft, ob die Weibchen auf ihr Gelege (3), bzw. ihren Saugplatz zurückgekommen waren.

Die Versuche fanden an mehreren Tagen bei gleichen Witterungsbedingungen (19-21°C, tags, kein Regen, bedeckt oder wechselnd bewölkt) und auf verschiedenen Wirtspflanzen (*T. clementis*, *Wendlandia* sp., *D. longifolia*, *L. pipericarpa*) statt.

### 6.2.3.2 Ergebnis

Im folgenden Experiment wurden zwei Hypothesen getestet. Erstens, die Ortstreue der Weibchen beruht auf einer aktiven Assoziation mit dem Gelege und/oder dem Saugplatz. Die Nullhypothese dazu ist, dass die Ortstreue auf Trägheit beruht. Nur wenn ersteres zuträfe sollten die bewachenden Weibchen auf ihr Gelege und die nicht bewachenden Weibchen zu ihrem Saugplatz zurückkehren. Zweitens, eine aktive Assoziation der bewachenden Weibchen besteht gegenüber dem Gelege, nicht gegenüber dem Saugplatz. Träfe das zu, dann sollten ausschließlich die bewachenden Weibchen zurückkehren.

Das Ergebnis bestätigte die Hypothesen (1) aktiver Assoziation mit (2) dem Gelege. Denn während die meisten Weibchen ohne Gelege nicht mehr zum Sitzplatz zurückkamen (15 von 17), nahmen alle Weibchen mit Gelege (20 von 20) ihre ursprüngliche Position über dem Gelege wieder ein (Chi<sup>2</sup>-Vierfeldertest,  $p \ll 0,001$ ,  $N = 37$ ,  $\text{Chi}^2 = 26$ ,  $\text{FG} = 1$ ). Gelege bewachende Weibchen saßen 70 Sekunden (Median), nachdem sie keinen Tarsalkontakt mehr zum Gelege hatten, wieder auf ihren Gelegen (1., 3. Quartil: 34, 87 sec; Minimum, Maximum: 5, 521 sec;  $N = 20$ ). Einige Weibchen (sechs von 20) saßen allerdings zuerst um 180° gedreht (relativ zu ihrer Ausgangsposition bei Versuchsbeginn) auf dem Gelege, um sich nach etwa einer Minute auf dem Gelege um 180° in die Ausgangsposition zurückzudrehen.

Gegenüber der Störung (Verdrängungsdruck) verhielten sich bewachende und nicht bewachende Weibchen unterschiedlich. Weibchen ohne Gelege hielten dem Druck Sekundenbruchteile stand (Zurückziehen der Stechborsten), liefen dann sofort ca. 10 cm den Zweig hinunter oder hinauf, pausierten währenddessen für je höchstens eine Minute an verschiedenen Stellen und fanden nach 4-7 Minuten ihren neuen Sitzplatz, den sie dann für den Rest der Versuchszeit (10 min) nicht mehr verließen. Gelegentliche Kontrollen zeigten, dass sie dort meist über die Versuchszeit hinaus sitzen blieben. Neun (von 15 nicht mehr zurückkehrenden) Weibchen ließen sich innerhalb von 3 cm vom alten Sitzplatz nieder, sechs Weibchen jenseits von 3 cm. Gelege bewachende Weibchen dagegen hielten sich meist so stark fest, dass sie sich unter dem Druck zuerst zur Seite bogen. Sie gaben nur langsam dem Druck nach, wobei sie zur Seite rückend noch mit den ausgestreckten Extremitäten am Gelegerand festzuhalten versuchten; schließlich zogen sie die Extremitäten an und rückten dann spontan ein bis zwei Körperbreiten weiter, z.B. auf die gegenüberliegende Zweigseite.

## 6.2.4 Experimente zur Gelegeerkennung

### 6.2.4.1 Methode

Die für Wahlversuche verwendeten Gelege waren hintereinander in Längsachse des Zweiges positioniert, und ihr Abstand betrug im Mittel  $4,3 \pm 1,5$  mm (N = 32; gemessen vom Unterrand des oberen Geleges - d.h. des zur Zweigspitze hin gelegenen Geleges – bis zum Oberrand des unteren Geleges - d.h. des zur Zweigbasis hin gelegenen Geleges). Das war eine für Gelege typische Anordnung. Es wurden Zweige von drei Wirtspflanzen (*T. clementis*, *L. pipericarpa*, *D. longifolia*) verwendet.

Die auf solchen Gelegepaaren sitzenden Weibchen wurden markiert und dann vom Gelege entfernt. (Im ersten Durchgang wurden die Weibchen mit zwei Fingern [schonender als Pinzette] vom Gelege abgehoben und neu auf den Zweig gesetzt; im zweiten Durchgang wurden die Weibchen mit dem stumpfen Ende eines Stiftes vom Gelege in die gewünschte Position geschoben.) Das untere Weibchen wurde nicht getestet und daher auf einem anderen Ast ausgesetzt. Das obere Weibchen wurde ein bis anderthalb Körperlängen unterhalb des unteren Geleges ausgesetzt (Abb. 24).

Weibchen ließen sich im Median wieder nach 241 sec (Min = 37, Max = 824 sec, N = 27) auf einem Eigelege nieder (= direkter Kontakt der Bauchseite mit dem Gelege, anschließendes Sitzenbleiben). Es konnte also angenommen werden, dass die Gelegewahl nach 15 Minuten abgeschlossen war. Dewegen wurden die von den Versuchswelibchen gewählten Gelege nach 15 Minuten - sowie zusätzlich am nächsten Tag – kontrolliert („eigenes“ oder „fremdes“ Gelege). Drei der 32 Weibchen ließen sich auch nach 20 Minuten auf keinem Gelege nieder, wurden am nächsten Tag nicht mehr wieder gefunden und daher von der Analyse ausgeschlossen.

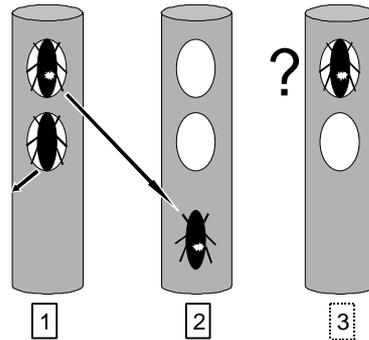


Abb. 24: Experiment zur Bevorzugung des eigenen Geleges gegenüber einem fremden. Von zwei hintereinander auf ihren Gelegen sitzenden Weibchen wurde das näher zur Zweigspitze hin sitzende markiert (weisser Fleck in 1) und anschließend beide entfernt. Das markierte Weibchen wurde unterhalb des unteren Geleges ausgesetzt (2). Nach 15 min bzw. 24 Std. wurde der Sitzplatz dieses Weibchens notiert (3).

Durch die lineare Anordnung der Gelege auf den Zweigen und die Tendenz der Weibchen, nach oben (d.h. zur Zweigspitze) zu laufen, war es unmöglich, das eigene und ein fremdes Gelege gleichzeitig anzubieten. Durch Aussetzen des Weibchens unterhalb des unteren Geleges wurde garantiert, dass die Weibchen immer zuerst auf das fremde Gelege trafen. Gelegentlich (nicht quantifiziert) gab es auf einem Versuchszweig auch weiter entfernte, schon verlassene Gelege, die nach dem ersten, fremden Gelege innerhalb von 15 Minuten aufgesucht wurden. Aber nur solche der nicht auf dem ersten fremden Gelege bleibenden Weibchen wurden in die Auswertung einbezogen, die innerhalb der 15 Minuten auch wenigstens einmal Kontakt mit ihrem eigenen Gelege hatten. So wurde sichergestellt, dass „suchende“ Weibchen auch tatsächlich die Möglichkeit der Wahl hatten.

Sollte keine Unterscheidungsfähigkeit oder Bevorzugung bestehen, dann wäre eine Zufallsverteilung (Erwartung: gleich viele Weibchen entscheiden sich für ein fremdes und für das eigene Gelege) *oder* auch davon abweichende Verteilungen zu erwarten. Letzteres wäre z.B. der Fall, wenn sich Weibchen nach der Regel „setze dich auf das erste gefundene Gelege“ verhielten (Erwartung: kein Weibchen auf dem eigenen, alle auf dem fremden Gelege). Da es also mehrere denkbare Verteilungen bei Nicht-Bevorzugung gab, wurde als erwartete Verteilung die Hypothese Bevorzugung gewählt (alle auf eigenem Gelege) und die gefundene Verteilung auf Abweichung von ihr getestet. Da einer der Erwartungswerte gleich Null war, wurde statt des Chi<sup>2</sup>-Tests der KS-Anpassungstest verwendet.

#### 6.2.4.2 Ergebnis

Wenn Weibchen im Wahlexperiment (Abb. 24) ihr eigenes Gelege gegenüber einem fremden vorzögen, dann sollten sie fremde Gelege (meist das erste getroffene) ignorieren und zum nächsten (eigenen) weiterlaufen. Sollten sie es nicht bevorzugen, dann sollten Weibchen sich auf beiden Gelegen oder nur auf dem ersten (oder einem noch weiter entfernten fremdem) niederlassen.

Von den abgenommenen Weibchen waren nach 15 Minuten nur wenige (5 von 17) auf ihr eigenes Gelege zurückgekehrt, die anderen hatten sich auf einem fremden Gelege niedergelassen (Abb. 25). Diese Verteilung wich signifikant von der erwarteten Verteilung (17 auf eigenem Gelege, 0 auf fremdem Gelege) bei einer Bevorzugung des eigenen Geleges ab (KS-Anpassungstest,  $p < 0,01$ ,  $N = 17$ ,  $D = 0,7$ ). Auch von den weggeschobenen Weibchen kehrten nur wenige (3 von 12) innerhalb von 15 Minuten auf ihr eigenes Gelege zurück (KS-Anpassungstest,  $p < 0,01$ ,  $N = 12$ ,  $D = 0,75$ ; erwartete Verteilung 12:0).

Die Auswertung der Sitzplätze am nächsten Tag führte zum selben Ergebnis (Abb. 26). Von den abgehobenen Weibchen kehrten nur sechs (von 17) auf das eigene Gelege zurück, während sich die übrigen auf fremden Gelegen niedergelassen hatten (KS-Anpassungstest,  $p < 0,01$ ,  $N = 17$ ,  $D = 0,64$ ; erwartete Verteilung 17:0). Nur 2 der 12 weggeschobenen Weibchen kehrten auf ihr eigenes Gelege zurück (KS-Anpassungstest,  $p < 0,01$ ,  $N = 12$ ,  $D = 0,83$ ; erwartete Verteilung 12:0).

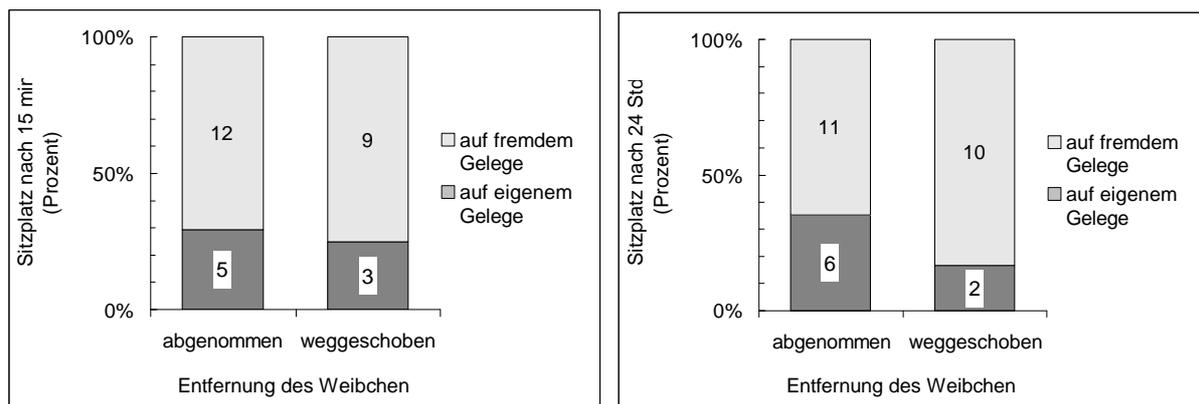


Abb. 25 (links): Ergebnis des Experiments zur Bevorzugung des eigenen Geleges gegenüber einem fremden *nach 15 Minuten*. Die meisten abgenommenen ( $p < 0,01$ ,  $N = 17$ ) und die meisten weggeschobenen Weibchen ( $p < 0,01$ ,  $N = 12$ ) blieben auf einem fremden Gelege sitzen (KS-Anpassungstest; Nullhypothese: Bevorzugung des eigenen Geleges). Die Zahlen in den Balken geben die jeweilige Anzahl Weibchen an.

Abb. 26 (rechts): Ergebnis des Experiments zur Gelegebevorzugung *nach 24 Stunden*. Die meisten abgenommenen ( $p < 0,01$ ,  $N = 17$ ) und die meisten weggeschobenen Weibchen ( $p < 0,01$ ,  $N = 12$ ) blieben auf einem fremden Gelege sitzen (KS-Anpassungstest; Nullhypothese: Bevorzugung des eigenen Geleges). Die Zahlen in den Balken geben die jeweilige Anzahl Weibchen an.

Die Ergebnisse der Experimente zeigten also eine signifikante Nicht-Bevorzugung eigener Gelege gegenüber fremden Gelegen, weil die Nullhypothese (Bevorzugung) verworfen werden konnte - unabhängig vom Modus der Weibchenentfernung und der eingeräumten Experimentalzeit. Nicht untersucht wurde die Frage, ob Weibchen bevorzugt das erste gefundene Gelege besetzten.

Gelege bewachende Weibchen zeigten dasselbe Suchverhalten, gleichgültig ob sie von ihrem Gelege abgehoben oder weggeschoben worden waren. Weibchen verblieben zuerst für einige Sekunden in der Position, in der sie abgesetzt oder in die sie geschoben worden waren. Dann bewegten sie sich zwischen 4 und 30 Minuten seitlich, d.h. auf derselben Zweighöhe, abwechselnd nach rechts und links. Die Seitwärtsbewegungen dehnten sich zunehmend aus, bis die Weibchen schließlich den Zweig ganz umrundet hatten. Erst danach begann eine zweite Suchphase, in der die Weibchen in zunehmend länger werdenden Strecken, die das etwa halb- bis fünffache der eigenen Körperlänge betrug, nach oben bzw. nach unten in Längsrichtung des Zweiges liefen. Auf eine jede solche Längsstrecke folgten wiederum Seitwärtsbewegungen, die dann aber oft kürzer als die jeweils ersten Seitwärtsbewegungen andauerten.

Wenn Weibchen ein unbewachtes, fremdes Gelege dauerhaft besetzten, würden sie dann auch bewachte, fremde Gelege zu besetzen versuchen? Um das zu testen, wurden Weibchen im zweiten Experiment von ihrem Gelege abgenommen und etwa eine Körperlänge unterhalb eines zweiten bewachenden Weibchens ausgesetzt. Die 17 Interaktionen wurde so lange beobachtet, bis ein Weibchen um mehr als das fünffache der Körperlänge davonlief und keine sofortige Rückkehr zu erwarten war (ca. 3-20 min).

Suchende Weibchen reagierten mit einer Reihe von Verhaltensweisen: (1) kurzes Innehalten und anschließendes Weiterlaufen, (2) eine mehrfach wiederholte Sequenz aus Zurückkehren, Berühren und Entfernen, (3) ein Herandrücken und einige Sekunden dauerndes Verharren im direkten Körperkontakt mit dem bewachenden Weibchen, (4) Rechts-Links-Ausschläge in unmittelbarer Gelegenähe, die zum Körperkontakt mit dem bewachenden Weibchen führten. Diese Verhaltensweisen traten auch in Kombination miteinander auf, und es konnte nicht zwischen „Beprobung“ des Geleges (und damit zwangsläufiger Berührung des bewachenden Weibchens) und „Verdrängungsverhalten“ unterschieden werden. Bewachende Weibchen reagierten auf Berührungen durch suchende Weibchen zumeist (14 von 17 Interaktionen) mit kräftigen Recht-Links-Ausschlägen und nur vereinzelt mit Reglosigkeit (KS-Anpassungstest,  $p < 0,05$ ,  $N = 17$ ,  $D = 0,32$ ). Keine der Interaktionen resultierte in einem Rückzug des bewachenden Weibchens vom Gelege (KS-Anpassungstest,  $p < 0,01$ ,  $N = 17$ ,  $D = 0,5$ ).

## 6.2.5 Das Ausweichverhalten

### 6.2.5.1 Methode

Je 10 verschiedene Weibchen wurden mit dem stumpfen Ende eines Stiftes (1) zur Seite, (2) nach unten und (3) nach oben vom Gelege geschoben (jeweils auf *T. clementis*, *L. pipericarpa*, *D.*

*longifolia*). In allen drei Experimenten geschah dies so behutsam, dass sie das Gelege loslassen und dann in die drei „freien“ (nicht durch den Stift versperrten) Richtungen weglaufen konnten. Um auf eine bevorzugte Ausweichrichtung (quer zu oder in Richtung der Zweiglängsachse) zu testen, wurde eine Gleichverteilung als Nullhypothese angenommen. Dabei war zu bedenken, dass in Längsrichtung weggeschobene Weibchen bei Gleichverteilung zu 2/3 seitlich (rechts *und* links) und nur zu 1/3 in Längsrichtung (nach oben *oder* nach unten) ausweichen konnten (statt 50:50). Analog sollten die seitlich weggeschobenen Weibchen zu 2/3 in Längsrichtung und nur zu 1/3 seitlich ausweichen. Die entsprechend korrigierten Erwartungswerte sind unten angegeben.

### 6.2.5.2 Ergebnis

In den drei folgenden Experimenten wurde geprüft, ob Gelege bewachende Weibchen bevorzugt zur Seite oder in Längsrichtung des Zweiges auswichen, wenn sie dazu gezwungen wurden.

Alle (1) zur Seite weggeschobenen Weibchen rückten nach beständigem, starken Druck seitlich ab und liefen meist mehr oder weniger vollständig um den Zweig herum auf die entgegengesetzte Zweigstelle in gleicher Höhe (KS-Anpassungstest,  $p < 0,01$ ,  $N = 20$ ,  $D = 0,5$ ; Nullhypothese: Gleichverteilung 6,6 [längs ausweichend] : 3,3 [seitlich ausweichend]). Alle (2) nach unten weggeschobenen Weibchen wichen ebenfalls beginnend mit ihren ersten Schritten zur Seite aus (KS-Anpassungstest, n.s.,  $N = 10$ ,  $D = 0,33$ ; Nullhypothese: Gleichverteilung 3,3 : 6,6) und blieben dann kurz neben oder halb auf dem Gelege sitzen, bevor sie mit den seitlichen Suchbewegungen begannen. Sie ließen sich aber auf ihrem Gelege so weit in Längsrichtung nach unten schieben, bis sie die Vorderbeine erstmals nachziehen mussten. Im Gegensatz dazu wich (3) nur eines von 10 nach oben geschobenen Weibchen mit ihren ersten Schritten in Längsrichtung nach oben aus (KS-Anpassungstest,  $p < 0,01$ ,  $N = 10$ ,  $D = 0,56$ ; Nullhypothese: Gleichverteilung 3,3 : 6,6), nachdem es erstmals die Hinterbeine nachziehen musste. Die übrigen ließen sich schrittweise so weit nach oben schieben, bis sie mit den Hintertarsen keinen Gelegekontakt mehr hatten und wichen erst dann zur Seite aus, ruckten aber gleichzeitig um ein bis zwei Schrittlängen in der Längsachse Richtung Ausgangsposition zurück.

Zur Seite und nach unten geschobene Weibchen bevorzugten also bereits mit ihren ersten Schritten das Ausweichen zur Seite (wobei dieses Verhalten bei nach unten geschobenen Weibchen der Erwartung aufgrund der „freien“ Richtungen entsprach). Nach oben geschobene Weibchen ließen sich dagegen zunächst in Längsrichtung schieben, wichen jedoch alsbald nach Kontaktverlust mit dem Gelege seitlich und rückwärts aus.

## 6.2.6 Die Funktion der Beinbewegungen

### 6.2.6.1 Methode

Um zu untersuchen, ob der Kontakt mit Eiwespen zur Erhöhung der Anzahl an Beinausschlägen genügte, wurde gezielt nach Weibchen gesucht, die nach subjektivem Eindruck wenig oder gar nicht mit den Extremitäten ausschlugen. Von ihnen wurde die Anzahl Beinausschläge auf einer Körperseite während 3 x 1 min gezählt. Zwischen den drei gezählten Minuten wurde jeweils eine Minute nicht gezählt. Diese Zählweise stellte sich als geeignet heraus, weil die Bewegungsaktivität von Minute zu Minute schwankte und die u.U. schwachen Effekte bei Berücksichtigung nur einer Minute nicht detektierbar gewesen wären. Andererseits sollte nicht zu lange gezählt werden, damit das Risiko von Störungen nicht zu groß wurde. Auch erlahmte nach etwa einer Minute die Konzentrationsfähigkeit und Standfestigkeit (zum Zählen mussten extrem unbequeme Stellungen eingenommen werden, um den Zweig und das Gelege in seiner natürlichen Position zu belassen). Anschließend wurde eine Eiwespe in die unmittelbare Nähe ( $\leq 5$  mm) des beobachteten Weibchens, aber außerhalb der Reichweite ihrer Extremitäten gesetzt, indem es mit einem dünnen Grashalm von einem anderen Gelege abgenommen und am neuen Gelege ausgesetzt wurde. Die Weibchen zogen sofort ihr Bein an, wenn sie der Grashalm doch berührte. Solche Weibchen wurden nicht mehr weiter verwendet. Innerhalb von maximal zwei Minuten kam es zum Körperkontakt zwischen Weibchen und Eiwespe. Ab diesem Zeitpunkt wurde wiederum die Anzahl Beinausschläge auf einer Körperseite für 3 x 1 min gezählt. Zur Auswertung wurden die Beinausschläge pro Weibchen über die drei Minuten vor bzw. nach Eiwespenkontakt summiert und mit einem t-Test für gepaarte Stichproben auf Signifikanz getestet. Die Daten waren normalverteilt (KS-Test mit Lilliefors-Korrektur,  $p > 0,2$ ).

An insgesamt 10, nicht aufeinander folgenden Tagen wurde die Anzahl Beinausschläge auf einer Körperseite von Weibchen eine Minute lang gezählt. Drei Kategorien von Weibchen wurden sowohl tags als auch nachts untersucht: saugende Weibchen ohne Gelege sowie Weibchen auf „jüngeren“ (= Gelege v.a. mit unreifen Eiern, s. 6.1.4.1) und „älteren“ Gelegen (= Gelege v.a. mit reifen Eiern, s. 6.1.4.1). „Jüngere“ Gelege wurden vollständig vom Weibchen bedeckt.

Die Daten waren nicht normalverteilt und ließen sich auch durch eine Box-Cox-Transformation nicht annähern. Daher wurde der nicht-parametrische H-Test zum Vergleich der Mediane zwischen Weibchenkategorien verwendet (jeweils für die Tages- und Nachtbeobachtungen). Daran schlossen sich Einzelvergleiche mittels des Dunn-Tests an. Mit U-Tests wurde auf Unterschiede in Abhängigkeit von der Tageszeit innerhalb jeder Weibchen-Kategorie getestet. Alle Signifikanzen wurden entsprechend der Anzahl mehrfacher Tests mit demselben Datenmaterial ( $\tau = 12$ ) Bonferroni-korrigiert.

Um die Parasitoidendichte in Abhängigkeit von (a) der Tageszeit und (b) der Gelegezahl zu ermitteln, wurden zufällig 43 Zweige zweier Wirtspflanzen (*D. longifolia*, *Wendlandia* sp.) mit einer unterschiedlichen Zahl bewachter Gelege ausgewählt (Dezember 1998). Für jeden Zweig wurde (a) einmal tags und einmal nachts gezählt, wieviel Eiwespen entweder auf oder in der Nähe der Gelege ( $\leq$

5 mm vom Gelegerand) suchend umherliefen oder offensichtlich auf eine Gelegenheit zur Oviposition zu warten schienen und (b) wieviel Gelege auf dem Zweig waren. Die Zählungen wurden an fünf Tagen und Nächten ähnlicher Witterung (tags: 20-22° C, bedeckt oder wechselnd bewölkt; nachts: 16-19° C, kein Regen oder sehr leichtes Nieseln) durchgeführt. Zur Auswertung wurde die Anzahl Eiwespen pro Zweig am Tag mit jener in der Nacht verglichen (gepaarte Stichproben). Da die Daten stark linksschief waren, wurde der nichtparametrische Wilcoxon-Test verwendet.

#### 6.2.6.2 Ergebnis

Während des Sitzens auf ihren Gelegen streiften Weibchen ihre Extremitäten in schnellen Rucken über den Gelegerand oder jenseits desselben über die Pflanzenepidermis. Diese Bewegungen waren oft mit Schlägen kombiniert, also mit schnellen Auf- und Abwärtsbewegungen der Extremitäten. Für dieses „Fegen“ („spurring“) wurden Hinter-, Mittel- sowie Vorderbeine benutzt, und zwar in dieser Reihenfolge mit abnehmender Häufigkeit. Vor der Oviposition in Membracideneier hielten sich die Weibchen der Eiparasitoide (*Brachygrammatella* sp., Trichogrammatidae, Hymenoptera) in der Nähe eines Geleges auf (Abb. 27a). Dann liefen sie rasch auf das Gelege zu, drehten sich um 180° und orientierten ihre Hinterleibsende auf ein Membracidenei (Abb. 27b). Wiederholt wurde beobachtet, wie Eiwespen durch das Fegen der Weibchen weggeschleudert wurden. Solchen Eiwespen, die sich unmittelbar außerhalb des Beinradius aufhielten, wurde jedoch nicht mit gezielten Tritten nachgestellt. *P. tristaniopsis*-Weibchen bewegten nicht nur ihr jeweils nächstes Bein, sondern auch die fernerer Beine beider Körperseiten.

Sollte der Kontakt mit *Brachygrammatella*-Weibchen die Fegeaktivität auslösen, dann sollten *P. tristaniopsis*-Weibchen häufiger mit ihren Beinen ausschlagen. Während vor einer Berührung im Mittel  $27,9 \pm 20,6$  Beinausschläge (in 3 min) registriert wurden, waren es nach Kontakt mit einer Eiwespe  $62,8 \pm 31,9$  Ausschläge (t-Test für gepaarte Stichproben,  $p < 0,005$ ,  $N = 11$  Weibchen,  $t = -4,49$ , Abb. 28).

Tags war die Anzahl der Beinausschläge (die Fegeaktivität) bewachender Weibchen signifikant höher als nachts (Abb. 29), und zwar sowohl bei den Weibchen auf jüngeren (U-Test,  $p < 0,01$ ,  $N = 44$ ,  $U = 57$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 12$ ; s. Tab. 20 für deskriptive Kenngrößen) als auch bei den Weibchen auf älteren Gelegen (U-Test,  $p < 0,01$ ,  $N = 52$ ,  $U = 62,5$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 12$ ). Dagegen konnte für die Weibchen ohne Gelege keine Abhängigkeit der Aktivität von der Tageszeit nachgewiesen werden (U-Test,  $p > 0,05$ ,  $N = 46$ ,  $U = 238,5$ , Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 12$ ).

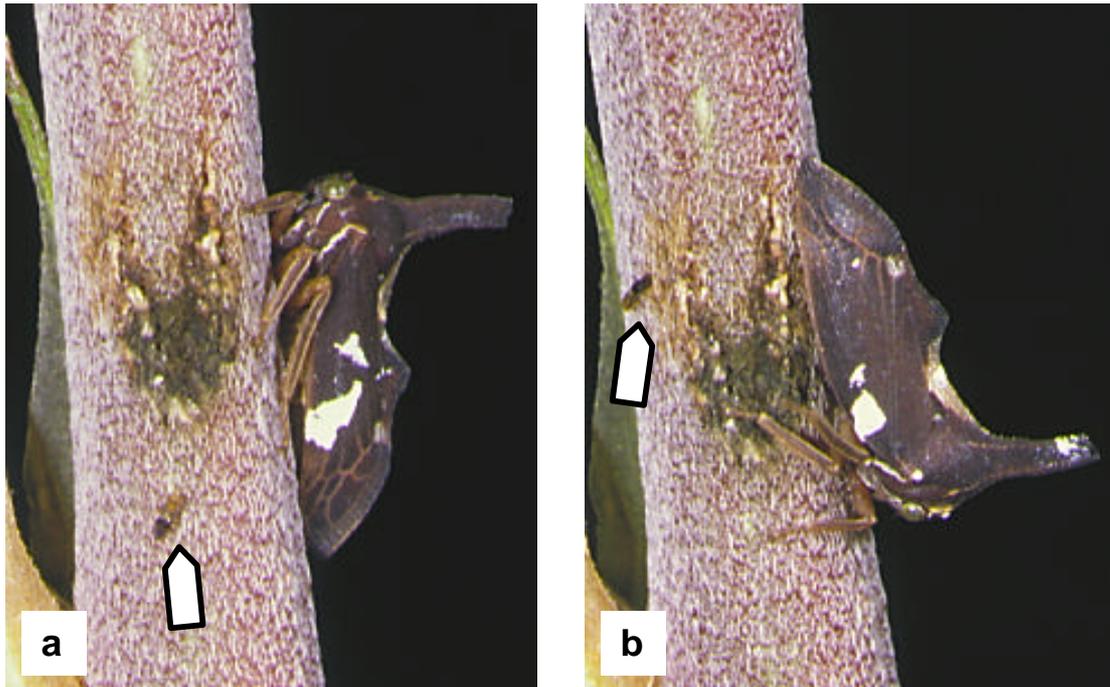


Abb. 27: Der Parasitoid *Brachygrammatella* sp. (Trichogrammatidae) bei der Oviposition in Eier von *Pyrgauchenia tristaniopsis*. Das bewachende *P. tristaniopsis*-Weibchen wurde zur besseren Sichtbarkeit des Vorgangs zur Seite geschoben (die hellen Flecken auf ihren Flügeln sind Markierungen).

- (a) Wartestellung des Parasitoiden-Weibchens (Pfeil) vor der Oviposition: es sitzt mit einigem Abstand zum Eigelege, orientiert sich aber in diese Richtung (Kopf und Thorax sind im Foto der hellere, das Abdomen der dunklere Teil).
- (b) Oviposition des Parasitoiden-Weibchens (Pfeil): es ist auf das Gelege zugelaufen, hat sich um 180° gedreht und verharrt für einige Sekunden in dieser Position. Während dieser Zeit kann das Parasitoiden-Weibchen seine eigenen Eier in jene von *P. tristaniopsis* legen.

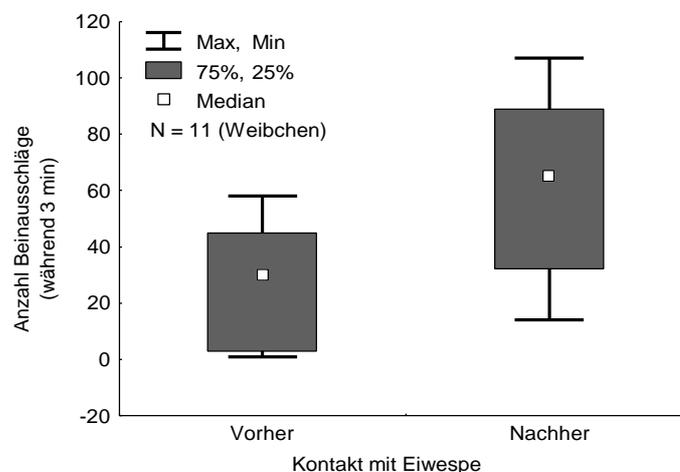


Abb. 28: Nach Körperkontakt mit einer Eiwespe (*Brachygrammatella* sp.) schlugen Gelege bewachende *P. tristaniopsis*-Weibchen häufiger mit ihren Beinen aus als zuvor (t-Test für gepaarte Stichproben,  $p < 0,005$ ,  $N = 11$ ).

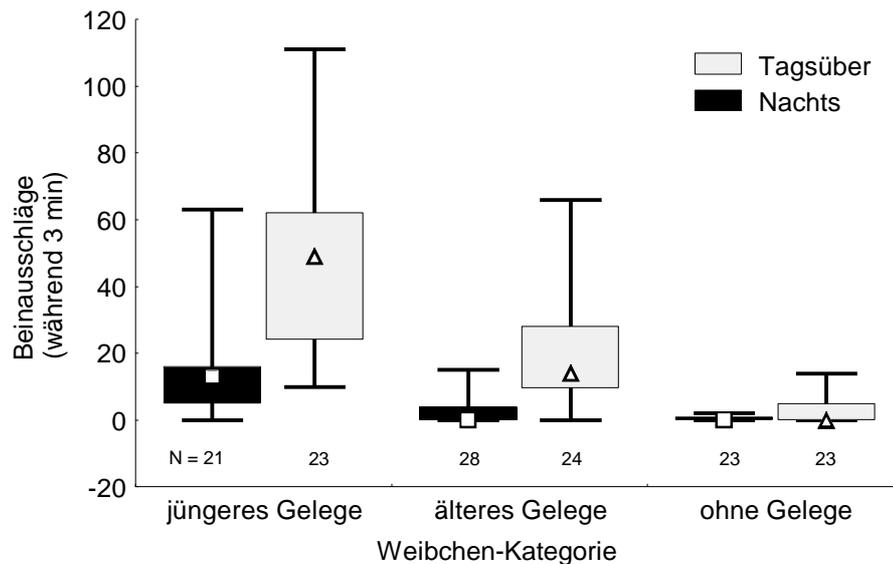


Abb. 29: Einfluss von Tageszeit und Gelegebewachung auf das „Fegen“ der Weibchen. Dargestellt ist die Anzahl Beinausschläge auf einer Körperseite, die bei Weibchen auf jüngeren sowie älteren Gelegen und bei saugenden Weibchen ohne Gelege jeweils tags und nachts gezählt wurden.

Die Fegeaktivität hing jedoch nicht nur von der Tageszeit ab, sondern auch davon, ob die Weibchen ein Gelege bewachten, bzw. ob sie ein jüngeres oder älteres Gelege bewachten (deskriptive Kenngrößen s. Tab. 20). Zwischen den drei Weibchenkategorien (ohne, mit älterem bzw. mit jüngeren Gelege) zeigten sich signifikante Aktivitätsunterschiede, sowohl tags (Kruskal-Wallis-Test,  $p < 0,01$ ,  $N = 70$  Weibchen,  $H_{\text{korrt}} = 44,88$ ) als auch nachts (Kruskal-Wallis-Test,  $p < 0,01$ ,  $N = 72$  Weibchen,  $H_{\text{korrt}} = 28,29$ ). Paarweise Dunns-Anschlussstest für den H-Test (Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 12$ ) zeigten, dass die Fegeaktivität am Tage sowohl von Weibchen auf „jüngeren“ Gelegen ( $p < 0,01$ ,  $Q = 6,654$ ) als auch von Weibchen auf „älteren“ Gelegen ( $p < 0,01$ ,  $Q = 4,027$ ) jeweils gegenüber Weibchen ohne Gelege signifikant erhöht war. Die Fegeaktivität am Tag von „jüngeren“ und „älteren“ Weibchen unterschied sich dagegen nicht signifikant voneinander ( $p < 0,5$ ,  $Q = 2,698$ ). Dunns-Anschlussstests für den H-Test wurden auch für die Fegeaktivität in der Nacht durchgeführt (Bonferroni-korrigiert mit  $\tau = 12$ ) und ergaben ein etwas abweichendes Resultat. Denn nachts bewegten Weibchen auf jüngeren Gelegen ihre Beine nicht nur häufiger als Weibchen ohne Gelege ( $p < 0,01$ ,  $Q = 4,989$ ), sondern auch häufiger als die Weibchen auf älteren Gelegen ( $p < 0,01$ ,  $Q = 4,27$ ). Außerdem war nachts kein signifikanter Aktivitätsunterschied zwischen Weibchen auf älteren und Weibchen ohne Gelege festzustellen ( $p > 0,5$ ,  $Q = 0,971$ ).

Tab. 20: Anzahl der Beinausschläge auf einer Körperseite pro Weibchen und Minute.

	Tags – Art des Geleges			Nachts – Art des Geleges		
	ohne	ältere	jüngere	ohne	ältere	jüngere
Median	0	14	49	0	0	13
1., 3. Quartil	0, 5	9.5, 28	24, 62	0, 1	0, 4	5, 16
Spanne	0 - 14	0 - 66	10 - 111	0 - 2	0 - 15	0 - 63
N	23	24	23	23	28	21

Mit der Tageszeit änderte sich nicht nur die Fegeaktivität der Weibchen, sondern auch die Parasitoidendichte auf den Zweigen mit Gelegen. Tags wurden signifikant mehr Eiwespen bei oder auf den Gelegen eines Zweiges angetroffen als nachts auf demselben Zweig (Wilcoxon-Test,  $p < 0,005$ ,  $N = 43$  Zweige,  $Z = 3$ ). Dieser Unterschied drückte sich allerdings nicht in den über alle Zweige gepoolten Daten aus (Abb. 30). Der tageszeitliche Verlauf der Ovipositionsaktivität der Wespen wurde nicht untersucht.

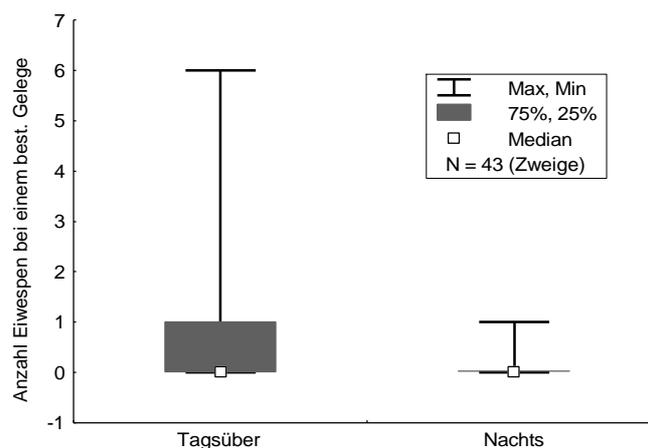


Abb. 30: Einfluss der Tageszeit auf die Anwesenheit von Eiwespen auf den Zweigen mit bewachten Gelegen. Tags wurden mehr Eiwespen in unmittelbarer Nähe zu Gelegen gefunden als nachts auf denselben Zweigen (Wilcoxon-Test,  $p < 0,005$ ,  $N = 43$  Zweige).

Die Anzahl der Eiwespen auf einem Zweig hing aber auch von der Anzahl der Gelege ab. Ein Vergleich der Anzahl tags auf einem Zweig angetroffenen Eiwespen mit der Gesamtzahl bewachter Gelege auf demselben Zweig ergab eine signifikant positive Korrelation (Spearman's  $r = 0,64$ ,  $p < 0,0001$ ,  $N = 43$ ). Auch die Anzahl Eiwespen *pro Gelege* stieg mit zunehmenden Gelegezahlen (Spearman's  $r = 0,55$ ,  $p < 0,0005$ ,  $N = 43$ ).

## 6.2.7 Diskussion

### 6.2.7.1 Die Dauer der Gelegebewachung

Die Weibchen saßen auf ihren Gelegen bis zum achten (Gelege-Gruppe 1), bzw. fünften Tag (Gelege-Gruppe 2) nach Schlupf der ersten Larven. Obwohl also die Bewachung des Geleges noch *nach* dem Schlupf der ersten Larven andauerte, richtete sich die Bewachung vermutlich ausschließlich auf das Gelege, nicht auf das erste Larvenstadium. Denn erstens waren die meisten Erstlarven eines Geleges erst am neunten Tag nach Schlupf der ersten Larven geschlüpft (= Kohortenmaximum, s. 6.1.8) und zweitens wurden keinerlei Interaktionen der Mutter mit ihren Larven beobachtet (z.B. Verteidigung gegen Prädatoren). *Pyrgauchenia tristaniopsis* praktizierte also die einfachste Form der Brutfürsorge bei Membraciden: die Bewachung von Gelegen und das Verlassen der Nachkommen mit dem Schlupf der (Mehrheit der) Erstlarven. Diese Form der Brutpflege war bisher nur von *Publilia reticulata* bekannt (Bristow 1983). Allerdings verlässt diese Art ihr Gelege bei Anwesenheit von Ameisen viele Tage vor Schlupf der Erstlarven, und die Ameisen übernehmen dann die Pflege der Gelege (Bristow 1983). Ein solches Verhalten wurde bei *P. tristaniopsis* nie beobachtet.

Während sich die absoluten Bewachungsdauern zwischen beiden Gelege-Gruppen nicht unterschieden, war die relative Bewachungsdauer der Gruppe 1 (v.a. Erstgelege) länger als die der Gruppe 2 (v.a. Folgegelege). Bei gleicher Entwicklungsgeschwindigkeit der Gelege, wie sie auch gefunden worden war (s. 6.1.7), sollten sich jedoch absolute und relative Bewachungsdauern entweder konsistent zwischen den Gelege-Gruppen unterscheiden oder gleich sein. Dieses widersprüchliche Ergebnis kann verschieden gedeutet werden. (1) Der Unterschied in den relativen Bewachungsdauern war ein Artefakt, das z.B. durch die (im Vergleich zur absoluten Bewachungsdauer) geringere Stichprobengröße hervorgerufen worden sein könnte. (2) Der fehlende Unterschied in den absoluten Bewachungsdauern war ein Artefakt, denn es gab einen Trend der Gruppe 1 auch zu längeren absoluten Bewachungsdauern (p-Wert, Abstand der Kurven im Bereich um 20 Tage). (3) Die Folgegelege beanspruchten längere Entwicklungszeiten als Erstgelege. Die letzte Erklärung widerspräche dem empirischen Befund gleicher Dauern und ist deswegen am unwahrscheinlichsten. Die beiden ersten Hypothesen sind plausibler, weil nicht eindeutig spätere gegen frühere Gelege getestet wurden, sondern nur Gruppen, in denen die ein oder andere Kategorie überrepräsentiert war. Außerdem bewacht *Publilia reticulata* Zweitgelege dann kürzer als Erstgelege, wenn sie auf demselben Pflanzenindividuum wie die Erstgelege platziert wurden (auf anderen war die Bewachungsdauer gleich, Bristow 1983). Die Identität der Wirtspflanzen wurde zwar in meinen Experimenten nicht berücksichtigt, aber Bristows

(1983) Befunde zeigen, dass sich die Bewachungsdauern auch bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* unterscheiden könnten.

### 6.2.7.2 Das Verhalten bewachender Weibchen gegenüber Störungen

Das Experiment zur Ortstreue von bewachenden *und* nicht bewachenden Weibchen zeigte, dass das Vorhandensein eines Geleges notwendig und hinreichend für die Rückkehr zum Platz war. Aus den bisher bekannten Beobachtungen der Rückkehr von Weibchen zu ihren Gelegen konnte diese Schlussfolgerung nicht gezogen werden, weil sie nur an bewachenden Weibchen gemacht wurden (Ekkens 1972, Wood 1976b, Wood 1977b, Wood 1978, Wood 1984). Sie zeigen indes, dass aktive Gelegeassoziationen vermutlich keine Besonderheit von *Pyrgauchenia tristaniopsis* sind. Es könnte eingewandt werden, dass Weibchen dennoch nur den Saugplatz suchen, ihn aber nur dann wieder finden, wenn er durch ein Gelege „markiert“ ist. Das ist aber unwahrscheinlich, weil nicht bewachende Weibchen das für bewachende Weibchen typische Suchverhalten fehlte.

Die bisherigen Hinweise auf mütterliche Assoziation mit einem Gelege ließen völlig offen, ob Membraciden ihre eigenen Eier gegenüber fremden bevorzugen (Ekkens 1972, Wood 1976b, Wood 1977b, Wood 1978, Wood 1984). *Pyrgauchenia tristaniopsis* zeigte keine Bevorzugung des eigenen Geleges, wie auch die meisten daraufhin untersuchten Heteropteren (z.B. Eberhard 1975, Melber und Schmidt 1975b, Nakamura 1990, Tsukamoto und Tojo 1992). Die einzig bekannte Ausnahme bei Heteropteren ist die Raubwanze *Pisilus tulipiformis* (Parker 1965).

Vom fehlenden Nachweis individueller Gelegeerkennung kann zwar nicht - aus prinzipiellen Gründen und wegen der Vielzahl kontextspezifischer Verhaltensreaktionen - auf das generelle Fehlen einer Gelegeerkennung geschlossen werden (Waldman, et al. 1988). Aber auch die Art der Brutpflege von *Pyrgauchenia tristaniopsis* macht ihre Existenz bei dieser Art unwahrscheinlich:

1. Weibchen werden unter natürlichen Bedingungen vermutlich sehr selten so vom Gelege entfernt, dass sie danach noch in der Lage sind, es suchen und wiederbesetzen zu können. Missglückte Prädationsversuche könnten die Weibchen so schädigen, dass sie die Suche bald einstellen. Wurden sie durch einen Zweig während starker Winde vom Gelege verdrängt, wie es beobachtet wurde, dann lag danach der Zweig oft auf oder am Gelege, oder dieses selbst war abgerieben worden. In diesen Fällen war eine weitere Bewachung also entweder unmöglich oder aussichtslos. Ein spontanes Verlassen und Wiederbesetzen des Geleges wurde nie beobachtet.

2. Bewachende Weibchen, die gestört worden waren, führten ein spezifisches Ausweich- und anschließendes Suchverhalten aus, welches die Rückkehr zum eigenen Gelege sicherstellen sollte: Bewachende Weibchen wichen bei den Verdrängungsexperimenten bevorzugt so aus, dass sie nach der Verdrängung auf derselben Zweighöhe wie ihr Gelege saßen. Ihre Suche begannen sie dann mit Seitwärtsbewegungen auf derselben Zweighöhe (auch wenn das Gelege 1,5 cm vor ihnen war). Da es auf einer Zweighöhe nur ein Gelege gab, kehrten sie wieder auf das eigene Gelege zurück (sofern sie über das Mehrfache der Gelegelänge noch oben oder unten verdrängt).

Das Suchverhalten von *Pyrgauchenia tristaniopsis*-Weibchen spricht für eine idiothetisch gesteuerte Bewegung, d.h. eine nicht auf äußere richtende Reize angewiesene Orientierung, z.B. systematische Suche oder senso-motorische Wegintegration (Bell 1991). Dagegen gibt es keine Hinweise auf allothetische Orientierung z.B. aufgrund von Spurpheromonen, wie bei einer Heteroptere vermutet (Tsukamoto und Tojo 1992), oder anhand visueller Stimuli (Parker 1965). Es ist unbekannt, wie Membraciden einmal lokalisierte Gelege als solche identifizieren. Wie andere Insekten könnten sie Standortmerkmale – z.B. räumliche (Kight 1995) oder chemotaktile perzipierte Charakteristika (Radl und Linsenmair 1991) – oder Gelege spezifische Eigenschaften nutzen (Parker 1965).

Weibchen saßen meist mit ihrem Kopf in Richtung Zweigspitze auf ihren Gelegen. Fanden sie Gelege wieder, und nahmen sie beim Wiederfinden die entgegengesetzte Orientierung ein, so drehten sie sich alsbald zurück. Ein Grund dafür könnte die während der Bewachung fortgesetzte Ernährung sowie die V-förmige Anlage des Geleges sein. Weibchen sollten möglichst alle Teile des Geleges bedecken, und das ist vermutlich umso eher möglich, je näher sie am Gelege saugen können. Größere Gelegenähe ermöglicht ihnen das Saugen im offenen Teil des „V“, weswegen sie diesen Bereich gegenüber seiner Spitze bevorzugen sollten. Da der offene Teil des V immer zur Zweigspitze wies (s. 6.1.2), sollten die Weibchen zur Zweigspitze hin orientiert sein.

### 6.2.7.3 Beinbewegungen während der Gelegebewachung

Der physische Kontakt mit dem Eiparasitoid *Brachygrammatella* sp. war hinreichend, um die bewachenden *Pyrgauchenia tristaniopsis*-Weibchen zu häufigerem Ausschlagen mit ihren Beinen zu veranlassen. Ob er allerdings auch notwendig war, ob die Reaktion also spezifisch nur von Eiparasitoiden, aber z.B. nicht von Ameisen ausgelöst wurde, ließ sich mit diesem Experiment nicht beantworten. Es gibt allerdings einige Hinweise, die eine spezifische Reaktion wahrscheinlicher als eine unspezifische machen.

Erstens ist das Fegen im wesentlichen auf die Weibchen mit Gelegen beschränkt, also allein auf jene, die Eiparasitoiden etwas zu bieten haben (die Aktivität nicht bewachender Weibchen könnte von Weibchen kurz vor ihrer Oviposition stammen oder das Aktivitätsniveau wiedergeben, das durch Kontakte mit Ameisen erreicht wurde). Zweitens waren die Weibchen auf jüngeren Gelegen aktiver als Weibchen auf älteren Gelegen, und bei Heteropteren wurde ein höheres Prädationsrisiko für jüngere Eier als für ältere Eier gefunden (Nakamura 1990); die erhöhte Aktivität könnte daher eine Anpassung an ein höheres Prädationsrisiko jüngerer Gelege sein. Drittens korrelierte das Aktivitätsniveau der Weibchen mit der Dichte von Eiparasitoiden (als Näherung an den tatsächlichen, tageszeitlichen Verlauf der Ovipositionsaktivität): tagsüber gab es mehr auf eine Gelegenheit zur Oviposition wartende Parasitoide als nachts, und auch die Fegeaktivität der Weibchen war tagsüber höher. Viertens wurden die Beinbewegungen bisher stets im Zusammenhang mit der Anwesenheit von Eiparasitoiden, und nicht etwa mit jener von Ameisen, erwähnt (Brown 1976, Eberhard 1986).

Mit zunehmender Gelegezahl auf einem Zweig nahm auch die Häufigkeit von Parasitoiden zu, und zwar sowohl ihre Anzahl pro Zweig als auch ihre Anzahl pro Gelege und Zweig. Wenn es sich bei den gefundenen Parasitoiden nicht nur um inaktive Individuen, sondern auch um ovipositionswillige Weibchen handelte, was die wahrscheinlichste Annahme ist, dann sollte das Parasitierungsrisiko umso größer sein, je mehr Gelege auf einem Ast sind. Dieser negative Effekt könnte der Bildung größerer Aggregationen wie bei *Enchenopa binotata* (Wood 1982) entgegenwirken. Denn etwaige nahrungsökologische Vorteile größerer Aggregationen bewachender Weibchen (s. 6.1.9.2) würden auf diese Weise kompensiert.

## 6.3 Nutzen der Brutpflege

### 6.3.1 Einleitung

Bei einigen Insekten dient die Brutpflege der Sicherung wertvoller Ressourcen, etwa bei Dungkäfern (Tallamy und Wood 1986, Halffter, et al. 1996) und *Nicrophorus* (Scott 1998). Manche Arten, die ihre Nachkommen im Wasser oder im Kontakt zum Erdboden aufziehen, schützen die Eier aktiv vor Verpilzung (Caussanel 1970, Tallamy und Wood 1986, Müller und Eggert 1999). Ein entsprechender Effekt konnte aber im Fall der Gelegebewachung zweier *Grisea*-Arten (Heteroptera) experimentell ausgeschlossen werden (Melber und Schmidt 1975a). Insekteneier sind im Gegensatz zu einigen anderen Arthropodeneiern dank ihrer Eihüllen sowohl gegen Austrocknung (Wachsschicht der vittellogenen Membran), Ersticken (Aeropyle im Chorion) als auch gegen Schrumpfen/Zerreißen aufgrund eines osmotischen Drucks (dickwandiges Chorion) geschützt (Hinton 1981, Margaritis 1985, Zeh, et al. 1989). Daher spielt Brutpflege als Schutz gegen diese potentiellen abiotischen Mortalitätsfaktoren bei Insekten keine oder nur eine untergeordnete Rolle (Tallamy und Wood 1986, Zeh, et al. 1989).

Der Schutz gegen Prädatoren und Parasiten ist dagegen bei den meisten Insekten ein zentraler Nutzen der Brutpflege (Kudo und Ishibashi 1996), auch und gerade bei Heteropteren und Membraciden (Tallamy und Wood 1986). Viele subsoziale Heteropteren bewachen ihre Eier bis zu deren Schlupf, und sie reduzieren dadurch die Eimortalität (z.B. Eberhard 1975, Melber und Schmidt 1975a, Nakamura 1990). Die Verminderung der Eimortalität bewachter gegenüber unbewachter Gelege konnte experimentell bei einer Membracide nachgewiesen werden (Wood 1976a). Einige weitere Arbeiten machen eine Reduktion der Eimortalität als direkte Folge der Gelegebewachung auch bei anderen Membraciden wahrscheinlich, konnten sie aber nicht nachweisen (Wood 1976b, Wood 1977b, Wood 1984, Eberhard 1986).

Prädatoren altweltlicher Membraciden sind bisher nicht bekannt. Die taxonomische Bandbreite der Eiparasitoide ist allerdings groß: Vertreter aus vier verschiedenen Hymenopteren-Familien (Myrmaridae, Trichogrammatidae, Eulophidae, Thysanidae) parasitieren Eier indischer Membraciden-Arten der Gattungen *Leptocentrus*, *Tricentrus*, *Coccosterphus*, *Gargara*, *Telingana* und *Otinotus* sowie Arten der Unterfamilie Oxyrhachinae (Ananthasubramanian und Ananthakrishnan 1975b).

Ob die Eier durch die Gelegebewachung gleich effektiv gegen Parasitoide wie gegen Prädatoren geschützt sind, ist bei Heteropteren umstritten und bei Membraciden nicht untersucht. Eberhard (1975) zeigte, dass (1) die Entfernung eines *Antiteuchus*-Weibchens

(Heteroptera) von ihrem Gelege die Eimortalität durch Prädation (Ameisen) erhöhte, aber gleichzeitig (2) die Parasitierungsrate *verringerte*. Da der Nettoeffekt der Gelegebewachung positiv war, ist anzunehmen, dass der Vorteil der Brutpflege durch Verteidigung gegen Prädatoren die höhere Parasitierungsrate überkompensierte (Eberhard 1975). Eberhard (1986) vermutete dasselbe für eine Membracide. Gelegebewachung könnte die Parasitierungsrate erhöhen, wenn die Parasitoide durch die Weibchen erst angelockt würden. Eberhard (1975) beobachtete, dass die Parasitoide nur in der Nähe von Weibchen, nicht aber bei unbewachten Gelegen nach Ovipositionsgelegenheiten suchten. Tatsächlich ist bekannt, dass Parasitoide Eier nicht nur aufgrund von Eikairomonen lokalisieren (Noldus und Lenteren 1985, Renou, et al. 1989, Frenoy, et al. 1992, Alebeek und Huis 1997), sondern dazu auch mit den Imagines verbundene Signale nutzen können. Manche Eiparasitoide orientieren sich zur Wirtsfindung an den Sexualpheromonen der Imagines (Quicke 1997), anderen genügt die visuelle Gegenwart der Weibchen zur Eilokalisation (Henriquez und Spence 1993). Bei einer anderen Heteroptere wies jedoch Nakamura (1990) eine signifikante Reduktion der Parasitierungsrate durch Gelegebewachung nach.

Die Mortalität der Eier eines Geleges kann aber nicht nur durch die Bewachung eines Elterntiers beeinflusst werden, sondern auch durch die Position einzelner Eier im Gelege. Bei Heteropteren (Odhiambo 1959, Eberhard 1975, Tallamy und Horton 1990) und einer Membracide (Eberhard 1986) wurde festgestellt, dass am Rand eines Geleges platzierte Eier eine höhere Parasitierungswahrscheinlichkeit als zentral platzierte Eier haben. Ohne zwischen randlichen und zentralen Eiern zu differenzieren, zeigten experimentelle Untersuchungen an *Grisea*, dass Weibchen Gelege nur dann effektiv gegen Prädatoren verteidigen können, wenn das Gelege nicht zu groß relativ zu Körpergröße der Weibchen ist (Mappes und Kaitala 1994). Bei *Gargaphia*-Wanzen, die ihre Eier in fremde Gelege geben können, nehmen die larvalen Überlebensraten jenseits einer bestimmten Gelegegröße stark ab (Tallamy und Horton 1990). Bei *P. tristaniopsis* sollten folgende Fragen untersucht werden:

- Reduziert die Gelegebewachung die Eimortalität? Wenn ja, ist die Bewachung gegenüber Parasitoiden so effektiv wie gegenüber Prädatoren?
- Beeinflusst die Gelegegröße die Eimortalität?
- Beschleunigt die Gelegebewachung die Embryogenese?

### 6.3.2 Methode

Der Einfluss der Gelegebewachung auf die Mortalitätsrate der Eier wurde durch experimentelles Verkürzen der Bewachungsdauer getestet. Dazu wurden für die Dauer von zwei Wochen täglich alle

Weibchen mit neu produzierten Gelegen auf drei Wirtspflanzen (*T. clementis*, *D. longifolia*, *L. pipericarpa*) registriert, sodass der Zeitpunkt des Beginns der Oviposition auf den Tag genau bekannt war. Die Weibchen wurden dann zu verschiedenen Zeiten nach Beginn der Eiablage dauerhaft vom Gelege entfernt (randomisierte Zuordnung der zugelassenen Bewachungsdauer). Anschließend wurden die Gelege täglich so lange kontrolliert, bis entweder der Verlust oder der Schlupf jedes der Eier im Gelege festgestellt werden konnte. Bei jeder Kontrolle wurden ggf. Veränderungen am Gelege, insbesondere das Fehlen von Eiern, notiert und ggf. die Anzahl geschlüpfter Erstlarven gezählt. Nach Ablauf der Beobachtungszeit wurden die Gelege zur weiteren Analyse mit einem Stück Zweig abgeschnitten und in 4 %igem FA konserviert.

Tab. 21: Auswertung der Eier im Gelege

Befund	Ursache	Bewertung
Feste, dicke, beige-opake Eihüllen mit kreisrundem Loch	Parasitierung	Verlust
Feste, dicke, beige-opake Eihüllen ohne Loch, aber mit ungeschlüpften Wespen - z.B. erkennbar an den großen Augen	Parasitierung	Verlust
Feste, opake Eier mit leerem Apikalteil	unbekannt	Verlust
Schwarze Eier	unbekannt (Fäulnis?)	Verlust
Stark geschrumpfte Eier	unbekannt	Verlust
Schwammig-glasige Eier	unbekannt	Verlust
Eihüllen ohne Schlitz, aber mit zusammengeklebten Wänden	Prädation	Verlust
Basale Eihüllenreste	Prädation	Verlust
Abdrücke (Platz zwischen Eiern und/oder leichte Vertiefungen auf Epidermis), wenn (1) mehrere benachbarte Eier gleichzeitig fehlten und (2) es keine Eihüllenreste und (3) keine LI gab und (4) wenn sich die Eier nicht schon tags zuvor vom Untergrund gelöst hatten	Prädation	Verlust
Abdrücke, wenn das Parenchym abgeschält war	Prädation	Verlust
Abdrücke, wenn benachbarte Eier noch vorhanden, aber beschädigt waren	Prädation	Verlust
Abdrücke, wenn durch Vortageskontrollen die allmähliche Ablösung der betreffenden Eier festgestellt wurde	unbekannt (Parenchymregeneration?)	Verlust
Abdrücke, die durch Eier entstanden, die sich aufgrund der Feldnotizen einer der obigen Verlustkategorien zuordnen ließen	unterschiedlich, je nach Verlustkategorie	Verlust
Eihüllen mit Apikalschlitz, oft mit randlich erhaltenen und nicht zusammengeklebten Wänden	geschlüpfte Erstlarven	Überleben
Abdrücke, die sich aufgrund fehlender Hinweise und Notizen keiner Kategorie sicher zuordnen ließen (wurden obigen Verlust- und/oder Überlebenskategorien gemäß dem für das jeweilige Gelege bekannten Kategorienverhältnis zugerechnet)	unterschiedlich, je nach Kategorie	Verlust / Überleben

Die Eier wurden je nach Befund (linke Spalte) als Verlust oder „überlebend“ gewertet (rechte Spalte), und den Verlusten wurden drei ursächliche Kategorien zugeordnet (mittlere Spalte, Tab. 21).

Bezogen auf ein Gelege wurde festgelegt: 1. Gesamteimortalität = Anteil der Eier in allen Verlustkategorien an der Gesamteizahl des Geleges (Summe der Eier in allen Verlust- und Überlebenskategorien). 2. Parasitierungsrate = Anteil der als parasitiert eingeschätzten Eier an der

Gesamteizahl eines Geleges. 3. Prädationsrate = Anteil der als gefressen eingeschätzten Eier an der Gesamteizahl eines Geleges.

Die Zunahme der Eizahlen pro Gelege mit der Bewachungsdauer (6.1.4) erforderte eine Korrektur der Bewachungsdauer, bevor diese mit der Mortalität/Gelegegröße korreliert werden konnte. Denn da Weibchen ihre Eier nicht innerhalb eines Tages ins Gelege gaben, wurden später gelegte Eier entsprechend weniger lang bewacht (bis zum Ende ihrer Embryonalentwicklung), als die ersten Eier des Geleges. Die durchschnittliche Bewachungsdauer pro Ei (eines Geleges) musste also geringer sein als die Bewachungsdauer der ersten Eier (= Tage zwischen Beginn der Eiablage und Entfernung des Weibchens vom Gelege). Da sich das Experiment nun auf alle Eier eines Geleges erstreckte, war allein die durchschnittliche Bewachungsdauer maßgeblich. Sie konnte aber nicht direkt beobachtet und musste deswegen geschätzt werden. Diese Schätzung beruht auf folgenden Überlegungen:

Werden alle Eier an einem Tag gelegt, so entspricht die durchschnittliche Bewachungsdauer pro Ei des Geleges (=) der Eizahl multipliziert mit ihrer vorgegebenen Bewachungsdauer geteilt durch die Eizahl (z.B. [10 Eier \* 10 bewachte Tage]/10 Eier = 10 bewachte Tage). Werden die Eier über mehrere Tage verteilt gelegt – wie hier der Fall –, so entspricht die durchschnittliche Bewachungsdauer pro Ei (=) der *Summe der jeweiligen Produkte* (aus Anzahl Eier mal jeweiliger Bewachungsdauer) geteilt durch die Gesamtzahl Eier im Gelege. Um diese Produkte für jedes Gelege errechnen zu können, müsste bekannt sein, (1) wieviele Eier eines Geleges (2) wann gelegt wurden und damit, wie lange sie jeweils bewacht wurden. Diese Daten waren aber nicht direkt beobachtbar und mussten deswegen geschätzt werden. Zu diesem Zweck wurde angenommen, dass jedes Gelege im Mittel der logarithmischen Funktion des Eizuwachses folgte (s. 6.1.4:  $y = 8,3452 * \ln[x] + 25,8$ ), die unter Einbeziehung aller Gelege errechnet wurde (die Annahme entspricht also nur der Aussage dieser Kurve, eben die durchschnittliche Wachstumsfunktion wiederzugeben). Die Funktion gibt für jeden Bewachtungstag (x) die gesuchte Eizahl des Geleges (y) an, wobei aber noch die allgemeine Konstante (25,8) durch die für ein spezielles Gelege gültige ersetzt werden musste. Da die Konstante dem y-Wert der errechneten Funktion bei  $x = 1$  (Bewachtungstag) entspricht, wurde er für ein beliebiges Gelege durch Parallelverschieben der Funktion entlang der y-Achse und Ablesen bei  $x = 1$  ermittelt. Die Bewachungsdauer für ein später als zum Ablagebeginn gelegtes Ei entspricht der restlichen Bewachungsdauer (= Tage zwischen Ablage des jeweiligen Eis und der Unterbrechung der Bewachung).

Statt für jedes Gelege und jeden Bewachtungstag die Produkte (aus Anzahl Eier mal jeweiliger Bewachungsdauer) zu berechnen, wurde für jedes Gelege das Integral vom Tag des Eiablagebeginns ( $x = 1$ ; maximale Bewachungsdauer der Eier zu diesem Zeitpunkt ist 1 Tag) bis zum Tag der Entfernung des Weibchens vom Gelege ( $x = n$ ; maximale Bewachungsdauer der Eier zu diesem Zeitpunkt ist n Tage) unter Verwendung der Funktion des Eizuwachses errechnet:

$$B_{Ei} = \frac{\int_{x=1}^{x=n} 8,3452 * \ln(n) + y_{x=1}}{G}$$

Das Ergebnis ist die korrigierte, durchschnittliche Bewachungsdauer pro Ei und Gelege.

Weil aufgrund früherer Untersuchungen (Eberhard 1975, Melber und Schmidt 1975a, Wood 1976a, Nakamura 1990) zu erwarten war, dass Gelegebewachung die Mortalität senkt, wurde nur diese einseitige Hypothese geprüft. Über den Einfluss der Gelegegröße auf die Mortalität war hingegen nichts bekannt, und deswegen wurde zweiseitig getestet. Bonferroni-Korrekturen konnten vermieden werden, weil jeweils Bewachungsdauer und Gelegegröße mit verschiedenen Faktoren, diese aber nicht untereinander verglichen werden mussten.

Um zu überprüfen, ob die Gelegebewachung die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier beschleunigte, wurden Weibchen zu unterschiedlichen Zeiten nach Beginn der Eiablage dauerhaft vom Gelege entfernt und der Schlupfbeginn der Erstlarven notiert. Obwohl die Entwicklungsgeschwindigkeit eine Dauer ist, konnte die Cox-Regression wegen zu geringer Stichprobengröße nicht angewandt werden.

### 6.3.3 Ergebnis

Mit der Zunahme der experimentell vorgegebenen Bewachungsdauer sank die Eimortalität signifikant (Kendalls Rangkorrelationskoeffizient  $T_{MB} = -0,329$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 24$  einseitig), während zunehmende Gelegegröße ohne nachweisbaren Einfluss blieb ( $T_{MG} = -0,169$ , n.s.,  $N = 24$  einseitig). Da aber auch die Gelegegröße ein negatives Vorzeichen hatte, musste überprüft werden, ob der Effekt der Bewachungsdauer tatsächlich unabhängig von jenem der Gelegegröße war. Tatsächlich sank die Eimortalität unabhängig von der Gelegegröße signifikant mit zunehmender Bewachungsdauer (Kendalls partieller Rangkorrelationskoeffizient  $T_{MB.E} = -0,286$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 24$ , einseitig).

Aufgrund stereomikroskopischer Untersuchungen der Gelege nach Ablauf der Beobachtungszeit konnte für alle Eier entschieden werden, ob sie (1) parasitiert oder (2) gefressen worden waren oder ob ihnen (3) keine sichere Mortalitätsursache zugeordnet werden konnte. Geschlüpfte Membracidenlarven hinterließen weißliche, nicht zusammengeklebte Eihüllen mit einem apikalen Schlitz (Abb. 31a und b). Parasitierte Eier bildeten eine pergamentartige, opake Eihülle, die von den Parasitoiden zum Schlupf kreisrund ausgeschnitten wurde (Abb. 31a und b). Es wurde nur eine Parasitoiden Art gefunden: *Brachygrammatella* sp. (Trichogrammatidae, Hymenoptera) schlüpfte aus separat aufbewahrten Gelegen ( $N = 10$  Gelege), befand sich in parasitierten Eiern (Abb. 31b), und ihre Imagines wurden beim Laufen auf den Zweigen gesammelt (Abb. 27).

Als einzige Prädatoren wurden auf unbewachten Gelegen eine Bryocorinae-Wanze beim Aussaugen (Miridae, Heteroptera, Abb. 33a) sowie eine Coleopteren-Larve beim Fressen von

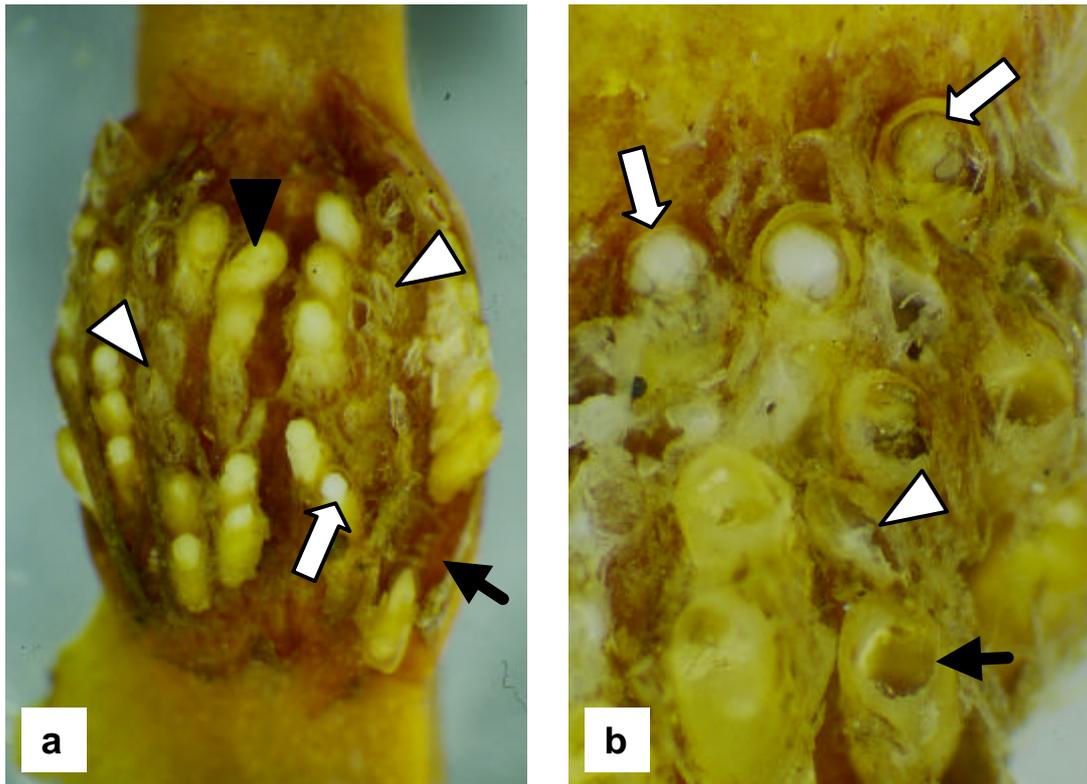


Abb. 31: Gelegereste von *Pyrgauchenia tristaniopsis*.

- (a) Dieses Gelege enthält die weißlichen Hüllen mit Längsschlitz von geschlüpften Erstlarven (weiße Pfeilspitzen), die Lücken nicht mehr vorhandener Eier (schwarzer Pfeil), die ungeschlüpften Parasitoide (*Brachygrammatella* sp., weißer Pfeil) sowie die ungeschlüpften Erstlarven (schwarze Pfeilspitzen).
- (b) Ein Gelege mit den transparenten Hüllen geschlüpfter Erstlarven (weiße Pfeilspitze), den ungeschlüpften Parasitoiden (weiße Pfeile) und den Eihüllen geschlüpfter Parasitoide (schwarzer Pfeil).

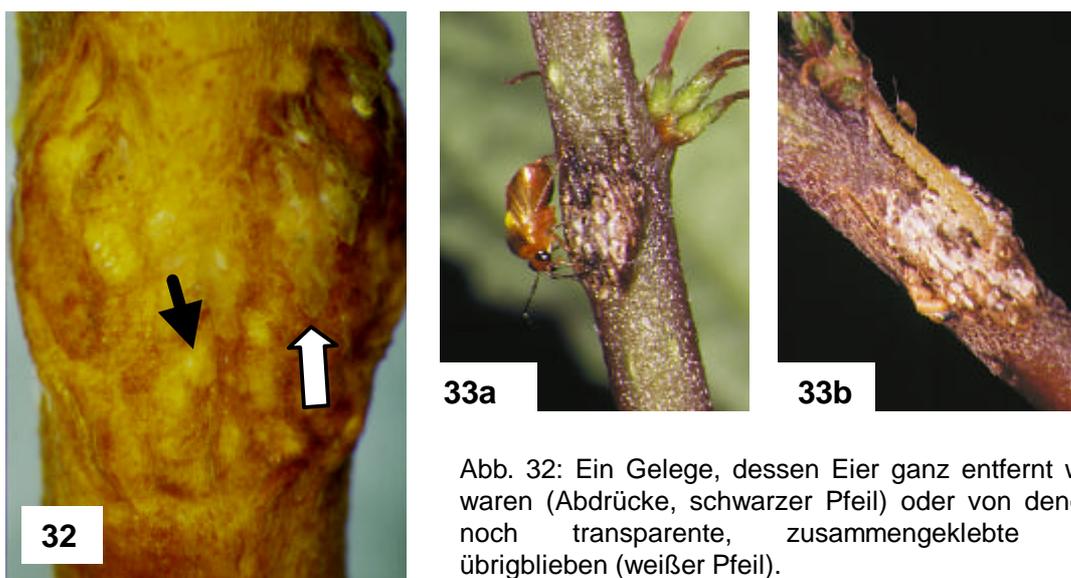


Abb. 32: Ein Gelege, dessen Eier ganz entfernt worden waren (Abdrücke, schwarzer Pfeil) oder von denen nur noch transparente, zusammengeklebte Hüllen übrigblieben (weißer Pfeil).

Abb. 33: Eiräuber von *Pyrgauchenia tristaniopsis*. Eine saugende Bryocorinae-Wanze ((a), Miridae) sowie eine nicht identifizierte Coleopteren-Larve beim Fressen (b).

Eiern beobachtet (Abb. 33b)– und dies, obwohl die meisten Gelege (17 von 24) Fraßspuren aufwiesen. So blieben z.B. nur die Basalteile von Eihüllen mit zusammengeklebten Wänden zurück (Abb. 32). Manche Eier wurden aus der umgebenden Pflanzenepidermis restlos herausgelöst ohne die Epidermis zu beschädigen (Abb. 34a und b). Andere wurden mitsamt dem Gewebe abgeschält (Abb. 34c und d). Diese verschiedenen Spuren traten vielfach auch innerhalb eines Geleges auf (Abb. 32). Unentdeckt blieben jene Prädatoren, die Teile des Geleges entfernten und gelegentlich Teile der Pflanzenepidermis mit abschälten.

Zu den Eiverlusten, deren Ursache nicht aufgeklärt wurde, gehörten die Schwarzfärbung (vermutlich Verpilzung, Abb. 35a und b) und die über mehrere Tage fortschreitende Ablösung von Eigruppen (Abb. 35c bis e), bei der sich die Eier zunehmend von der Unterlage lösten, ab noch mit anderen Eiern zusammenhingen und deswegen nicht herunter fielen.

Durch diese Beobachtungen war deutlich, dass sowohl parasitierte als auch gefressene Eier (sowie aus nicht näher bekannten Gründen abgestorbene Eier) zur Gesamt-Eimortalität beitrugen. Daher war zu testen, ob die Bewachungsdauer sich unterschiedlich auf diese speziellen Mortalitätsfaktoren auswirkte. Außerdem war zu prüfen, ob die Gesamtmortalität entgegengesetzte Effekte verdeckte, welche die Gelegegröße möglicherweise auf einzelne Mortalitätsfaktoren (z.B. Prädation) gehabt hatte. Die *Parasitierungsrate* sank weder signifikant mit der Bewachungsdauer ( $T_{BP_{paras}} = -0,053$ , n.s.,  $N = 24$ , einseitig) noch korrelierte sie mit der Gelegegröße ( $T_{GP_{paras}} = 0,128$ , n.s.,  $N = 24$ , zweiseitig). Die *Prädationsrate* sank zwar ebenfalls nicht mit der Bewachungsdauer ( $T_{BP_{\bar{p}}\bar{i}} = -0,257$ , n.s.,  $N = 24$ , einseitig), sank jedoch signifikant mit der Gelegegröße ( $T_{GP_{\bar{p}}\bar{i}} = -0,377$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 24$ , zweiseitig). Eine ähnliche Situation galt für die *Mortalitätsrate aufgrund unbekannter Faktoren*: sie sank zwar nicht mit zunehmender Bewachungsdauer ( $T_{BT} = 0,184$ , n.s.,  $N = 24$ , zweiseitig), stieg aber mit zunehmender Gelegegröße an ( $T_{GT} = 0,38$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 24$ , zweiseitig). Offenbar hatte die Gelegegröße einen negativen Effekt auf die Prädationsrate, aber einen positiven auf die Mortalitätsrate durch unbekannte Faktoren.

Waren diese Gelegegrößen-Effekt jeweils unabhängig von der Bewachungsdauer? Tatsächlich sank die Prädationsrate mit zunehmender Gelegegröße unabhängig von der Bewachungsdauer ( $T_{GP_{\bar{p}}\bar{i}.M} = -0,299$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 24$ , zweiseitig). Demgegenüber nahm die Mortalitätsrate durch unbekannte Faktoren mit zunehmender Gelegegröße unabhängig von der Bewachungsdauer signifikant zu ( $T_{GT.M} = 0,338$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 24$ , zweiseitig).

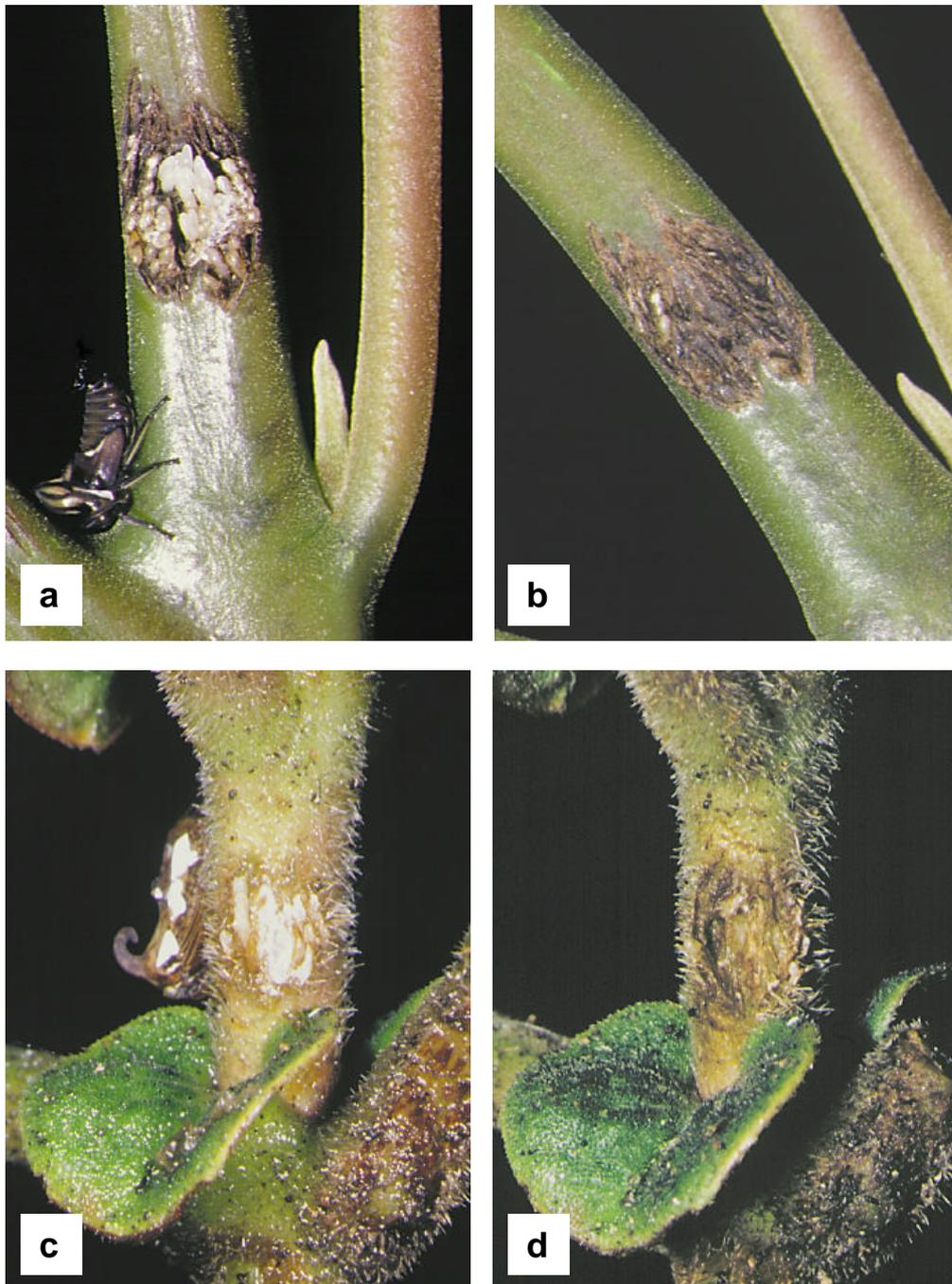


Abb. 34: Fraßspuren an täglich kontrollierten Gelegen von *Pyrgauchenia tristaniopsis*. Fotografiert wurde der Zustand vor (links) und nach (rechts) Prädation. Die Schäden entstanden binnen 24 Stunden.

- (a) / (b) Gelege auf *Lindera pipericarpa* - die Eier wurden ohne Beschädigung der sie umgebenden Pflanzenepidermis gefressen.
- (c) / (d) Gelege auf *Wendlandia* sp. - die Eier wurden mit der sie umgebenden Epidermis entfernt, sodass eine tiefere Grube zurückblieb.

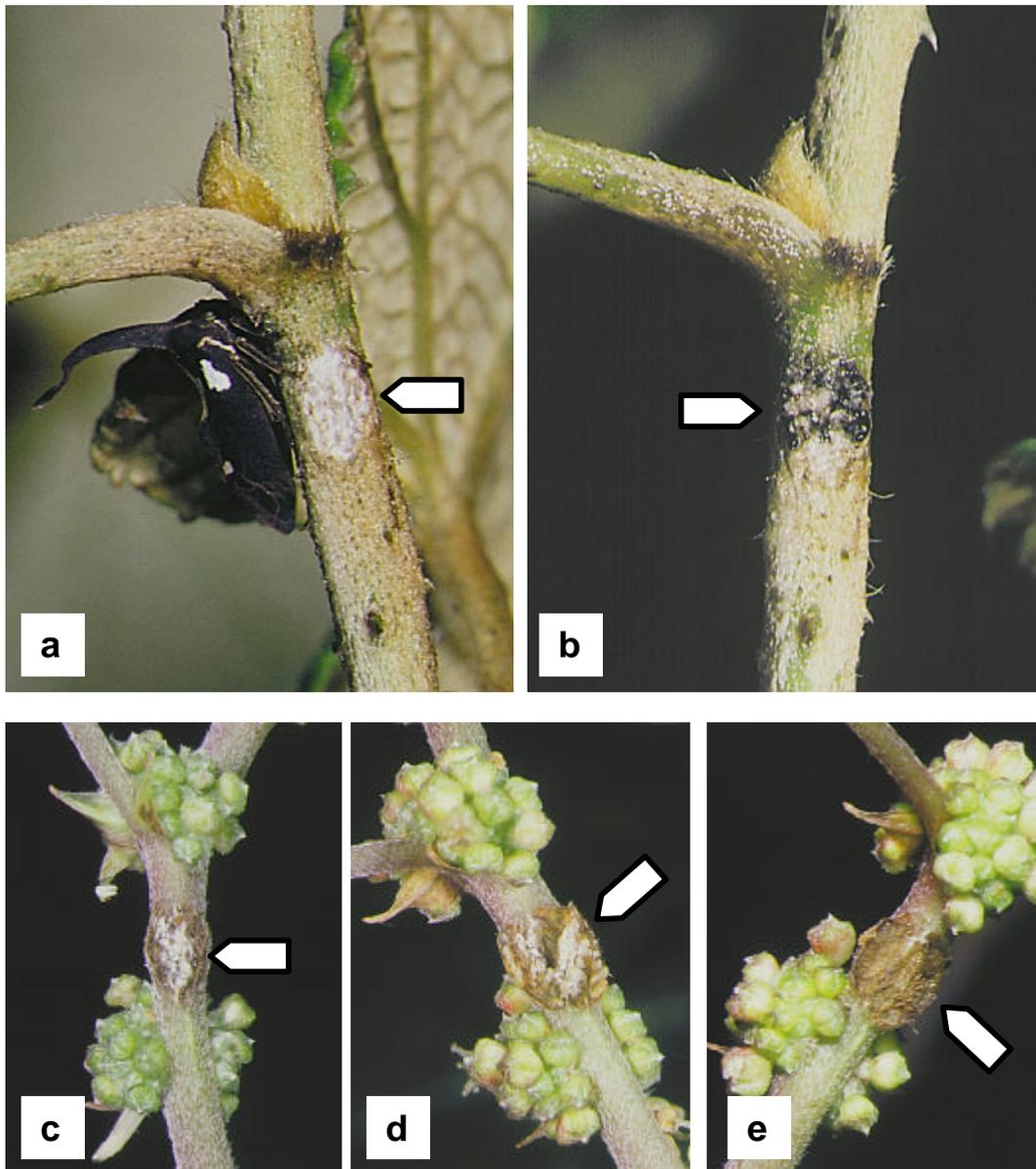


Abb. 35: Verluste in Gelegen (Pfeile) von *Pyrgauchenia tristaniopsis* durch unbekannte Mortalitätsfaktoren, die im Laufe vieler Tage entstanden. Fotografiert wurden täglich kontrollierte Gelege.

(a) / (b) Ein Gelege auf *Rubus mollucanus* vor (a) und nach (b) einsetzender Schwärzung der Eier (Verpilzung?). Das bewachende Weibchen war zur Seite geschoben worden (der weiße Fleck ist eine Markierung).

(c) - (e) Ein Gelege auf *Debigeasea longifolia* vor (c), während (d) und nach (e) der gruppenweisen Ablösung von Eiern.

Es gab keinen signifikanten Zusammenhang zwischen der experimentell vorgegebenen Bewachungsdauer eines Geleges und der Entwicklungsgeschwindigkeit seiner Eier (Spearman's  $r = -0,48$ ,  $p = 0,19$ ,  $N = 9$ ).

### 6.3.4 Diskussion

#### 6.3.4.1 Bewachung und Mortalität

Je länger Weibchen ihr Gelege bewachen durften, umso mehr Eier überlebten bis zum Schlupf der Erstlarven. Die Gelegebewachung war also wichtig für die Reduzierung der Eimortalität. Dieses Ergebnis bestätigt andere Studien an Membraciden (Wood 1976a, Wood 1976b, Wood 1977b, Wood 1984, Eberhard 1986) und Heteropteren (Eberhard 1975, Melber und Schmidt 1975a, Nakamura 1990), die eine Reduzierung der Eimortalität durch Gelegebewachung nachwiesen oder nahelegten.

Wie bei anderen Hemipteren richtete sich auch bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* die Bewachung der Eier gegen Verluste durch Prädation und Parasitierung. Auch wenn die Prädationsereignisse nicht direkt beobachtet wurden, so deuteten doch die Spuren an den Gelegen auf Fraß hin. Nur so sind etwa zerteilte und anders beschädigte Eier oder die Abschabungen von Teilen des Parenchyms im Bereich des Geleges erklärbar. Auf keine der drei Mortalitätskategorien (Parasitierung, Prädation, unbekannte Ursachen) hatte die Manipulation der Bewachungsdauer der Gelege einen nachweisbaren Einfluss. Daher kann Eberhards (1986) Hypothese, die Gelegebewachung der Weibchen sei ineffektiver gegen Parasitoide (als gegen Prädatoren), anhand der hier vorliegenden Daten nicht überprüft werden. Allerdings gab es eine Tendenz zur reduzierten Prädationsrate mit zunehmender Bewachungsdauer ( $T = -0,257$ ), die bei der Parasitierungsrate weniger ausgeprägt war ( $T = -0,053$ ).

Die nicht signifikanten Zusammenhänge zwischen der Bewachungsdauer und den drei Mortalitätskategorien könnten eine Folge zu geringer Stichprobengröße sein. Daneben könnte aber auch eine durch die nachträgliche Auswertung bedingte Unterschätzung der Parasitierungs- und/oder der Prädationsrate bestehen (Tab. 22). Es ist z.B. anzunehmen, dass ein unbekannter Anteil der als „geschrumpft“ eingestuften Eier nicht aus unentwickelten Membraciden-Embryonen sondern aus Parasitoiden-Embryonen bestand, die vor Ausbildung der, für spätere Stadien typischen, pergamentartigen Eihülle abstarben. Dabei ist die Unterschätzung der Parasitierungsrate vermutlich größer als jene der Prädationsrate, da auch einige der parasitierten Eier gefressen worden sein könnten. Das erklärte, weshalb nur 8 (von 24) Gelegen „parasitiert“ waren, aber 17 (von 24) Gelegen Fraßspuren aufwiesen.

Tab. 22: Durch potentielle Fehler bei der Entscheidung über die Mortalitätsursache von Eiern ist es wahrscheinlich, dass sowohl die Parasitierungs- als auch die Prädationsrate unterschätzt wurde.

Unzutreffende/provisorische Klassifikation	Zutreffende Klassifikation	
	Prädation	Parasitierung
„Ursache unbekannt“, z.B. „verfault“, „ausgetrocknet“	gefressen, aber ohne typische Fraßspuren, z.B. angesaugte Eier	vorher parasitiert
„im Lauf mehrerer Tage abgelöste Eier“	vor Ablösung (an)gefressen	vor Ablösung parasitiert
„Prädation“		vor Fraß parasitiert (Fraß vor Ausbildung der pergamentartigen Eihülle)

Würde die Parasitierungs- und Prädationsrate aller Gelege im Mittel gleichermaßen unterschätzt, dann wäre lediglich davon auszugehen, dass das Gesamtniveau der Parasitierung und/oder Prädation höher als methodisch feststellbar war. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass kürzer bewachte Gelege mehr als länger bewachte Gelege unterschätzt wurden. Denn je kürzer die Bewachung dauerte, umso länger konnten die Spuren von Prädation und Parasitierung durch Verpilzung, Austrocknung u.ä. verwischt und nicht mehr korrekt identifiziert werden. Deswegen muß davon ausgegangen werden, dass nicht nur die Schätzung der Prädations- und der Parasitierungsrate selbst von einem konservativen Fehler behaftet war, sondern darüber hinaus –wegen jener Asymmetrie –auch die Schätzung des Effekts der Bewachungsdauer auf diese beiden Parameter. Das könnte die Erklärung für den nicht nachweisbaren Einfluss der Bewachungsdauer auf Parasitierungs- und Prädationsrate sein.

Es gab keine nachweisbare Verlangsamung der Embryonalentwicklung durch eine experimentell bedingte Verkürzung der Bewachungsdauer, wenn auch der negative Korrelationskoeffizient als ein entsprechender Trend interpretiert werden könnte. Allerdings ist ein solcher Effekt bislang weder bei Membraciden noch bei Heteropteren bekannt (s. aber die elterliche Thermoregulation von Dermapteren-Eiern, welche die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflussen könnte, Tallamy und Wood 1986).

#### 6.3.4.2 Gelegegröße und Mortalität

Zunehmende Gelegegröße bedingte bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* das Absinken der Prädationsrate und ein Ansteigen der Mortalitätsrate durch unbekannte Faktoren – beides unabhängig von der Bewachungsdauer. Auf die Parasitierungsrate hatte die Gelegegröße keine nachweisbare Wirkung. Dies bedeutet, dass mit zunehmender Gelegegröße relativ weniger Eier gefressen wurden, aber relativ mehr Eier durch unbekannte Ursachen starben, und dass der Anteil der parasitierten Eier etwa gleich blieb.

Der gleichbleibende Anteil parasitierter Eier könnte durch eine von der absoluten Gelegegröße unabhängigen Abwehreffektivität der bewachenden Weibchen erklärt werden. Das könnte eintreten, wenn (1) mehr Eier nur von größeren Weibchen gelegt würden und wenn (2) die Abwehreffektivität von der weiblichen Körpergröße (relativ zur Gelegegröße) abhänge, sodass die durchschnittliche Abwehreffektivität gleich bliebe. Ob diese Prämissen aber für *Pyrgauchenia tristaniopsis* gelten, ist nicht bekannt, aber sie wurden bei anderen Taxa gefunden. Bei vielen Insekten nimmt die Anzahl Eier mit der weiblichen Körpergröße zu (z.B. Denno, et al. 1986). Bei *Grisea* wurde eine von der relativen Körpergröße der Weibchen abhängige Effektivität der Gelegeverteidigung nachgewiesen (Mappes und Kaitala 1994). Dieser Befund bezieht sich aber auf die Abwehr gegen Prädatoren (Mappes und Kaitala 1994). Auch der Verteidigungserfolg von Larvenaggregationen gegen Prädatoren sinkt mit deren Größe (Tallamy und Horton 1990).

Der relative Rückgang des Eifraßes mit zunehmender Gelegegröße könnte darauf zurückzuführen sein, dass den Räubern für jedes gefundene Gelege durchschnittlich dieselbe Zeit ungestörter Nahrungsaufnahme zur Verfügung stand und sie pro Zeiteinheit durchschnittlich dieselbe Anzahl Eier fressen konnten. Eventuell begrenzte die Häufigkeit der Honigtau sammelnden und patrouillierenden Ameisen die Zeit, die einem Räuber zum Fressen von Eiern zur Verfügung stand, und diese Häufigkeit sollte dann eher von der Ressourcenverfügbarkeit als von der Gelegegröße abhängen.

## 6.4 Die Kosten der Brutpflege

### 6.4.1 Einführung

Bei Arthropoden sind verschiedene Formen von Überlebens-, Fertilitäts- und energetischen Kosten der Brutpflege zu erwarten und nachgewiesen worden. Brut pflegende Weibchen können einem höheren Prädationsrisiko als nicht Brut pflegende Weibchen ausgesetzt sein. So erlitten Eier tragende *Phyllomorpha*-, bzw. Nymphen bewachende *Gargaphia*-Wanzen eine höhere Mortalität als nicht Brut pflegende Artgenossen (Tallamy und Horton 1990, Reguera und Gomendio 1999).

Die Bewachung eines Geleges oder von Larven kann die Ablage weiterer Gelege verzögern. Solche Fekunditätskosten können sich als eine Verminderung der spezifischen Zuwachsrates ( $r$ ) zeigen (Tallamy und Schaefer 1997). Experimentelle Entfernung von Gelegen oder Larven führte bei verschiedenen Arthropoden zur rascheren Neuproduktion von Eiern (Vancassel 1977, Müller 1987, Nalepa 1988). Fekunditätskosten liegen auch dann vor, wenn Brutpflege die Lebenszeit-Fekundität senkt. So haben subsoziale gegenüber solitären Heteropteren eine geringere Lebenszeit-Fekundität (Tallamy und Schaefer 1997), und die Neuproduktion von Eiern infolge der experimentellen Unterbrechung der Bewachung erhöhte die Lebenszeit-Fekundität subsozialer Arten (Tallamy und Denno 1982, Fink 1986). Da *Pyrgauchenia tristaniopsis* iteropar ist, könnte die Gelegebewachung auch bei ihr zu einer verzögerten Ablage der Folgegelege führen.

Energetische Kosten können v.a. durch verminderte Nahrungsaufnahme entstehen, die eine Begleiterscheinung der Brutpflege vieler Heteropteren ist (z.B. Eberhard 1975). Reduzierte oder fehlende Nahrungsaufnahme infolge von Brutpflege führt nicht nur bei Heteropteren (Eberhard 1975), sondern z.B. auch bei subsozialen Spinnen zu Gewichtsverlusten (Fink 1986). Allerdings sprechen die versenkten Stechborsten bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* für eine fortgesetzte Nahrungsaufnahme Gelege bewachender Weibchen. Dennoch könnte eine Verschlechterung der Nahrungsqualität während der Brutpflege nicht wie bei Aphiden durch Migration (z.B. Dixon 1975) entschärft werden. Würden Weibchen bestimmte Abschnitte, z.B. die Spitzen eines Zweiges zur Nahrungsaufnahme bevorzugen, dann würde dieser relativ zur Position des bewachten Geleges durch das Längenwachstum verschoben. Eine Verschlechterung könnte auch durch Artgenossen entstehen, die sich zum Saugen zwischen das bewachende Weibchen und die Assimilatquelle („source“) setzten. Von Aphiden-Aggregationen ist bekannt, dass sie die aufgenommene Assimilatkonzentration der weiter entfernt von der Assimilatquelle sitzenden Aggregation erheblich reduzieren (Peel und Ho

1970). Zwar ist unbekannt, ob auch einzelne Aphiden einen solchen Effekt haben. Aber sie erfüllen zumindest die Voraussetzung, ein Ort des Nährstoffverbrauchs („sinks“) zu sein (Canny und Askham 1967). Deswegen könnte auch ein bereits auf einem Zweig vorhandenes, älteres, Gelege bewachendes Weibchen das neu hinzukommende Weibchen dazu veranlassen, sich zwischen dieses und die Assimilatquelle zu setzen, um nicht selbst dem negativen Effekt ausgesetzt zu sein. Die Anordnung vieler bewachender Weibchen in einer Reihe hintereinander könnte diese Form intraspezifischer Ausbeutungskonkurrenz verschärfen.

Energetische Kosten könnten für *Pyrgauchenia tristaniopsis* außerdem durch spezifische Verhaltensleistungen während der Brutpflege entstehen. Das zur Abwehr von Parasitoiden eingesetzte Schlagen und Reiben mit den Extremitäten könnte einen über den Grundstoffwechsel hinausgehenden Energiebedarf erfordern.

Durch welche Vorgänge die energetischen Bewachungskosten auch entstünden, sie könnten sich in einer Abnahme der Energiestoffwechselreserven niederschlagen. Eine wichtige solche Reserve bei Insekten bilden Lipide, insbesondere das im Fettkörper gespeicherte Triglycerol (Downer 1985). Der Fettkörper synthetisiert Glyceride, Fettsäuren und Ketone, die an periphere Gewebe (z.B. Muskulatur, Nervensystem) abgegeben werden und deren Abbau dort Energie für den Betriebsstoffwechsel freisetzt (Candy 1985).

Folgende Fragen wurden zur Auffindung von Kosten der Gelegebewachung untersucht:

- Verzögert Gelegebewachung die Oviposition des Folgegelege (Fekunditätskosten)?
- Bevorzugen Gelege produzierende Weibchen bestimmte Positionen relativ zu bereits auf demselben Zweig vorhandenen Gelegen, z.B. davor oder dahinter (optimale Saugplätze)?
- Haben bewachende Weibchen einen geringeren Fettgehalt und/oder verlieren sie an Gewicht (energetische Kosten)?

## 6.4.2 Fekunditätskosten

### 6.4.2.1 Methode

Für 14 Tage wurden alle neu produzierten Gelege (N = 19) auf mehreren Wirtspflanzen (*T. clementis*, *D. longifolia*, *L. pipericarpa*) sowie die bewachenden Weibchen individuell markiert. Das waren die Gelege, mit denen die Weibchen zum ersten Mal gefunden wurden (im Folgenden „Erstgelege“). Ob es sich dabei um das jeweils erste von einem Weibchen produzierte Gelege handelte, ist nicht bekannt. Nach verschiedenen Zeiträumen der Bewachung des Erstgeleges wurden die Weibchen vom Gelege entfernt (zufällige Auswahl der Weibchen) und auf einem benachbarten Zweig ausgesetzt. Die Weibchen wurden anschließend täglich bis zu ihrem Verschwinden oder der Ablage eines „Folgegeleges“ kontrolliert. Neun Weibchen wurden nach Aussetzen für den Rest der Versuchszeit

(26 Tage) wieder gefundenen, und acht von ihnen legten erneut ein Gelege. Obwohl die abhängige Variable eine Zeitgröße ist, wurde keine Cox-Regression angewandt, weil die Voraussetzungen des zugrunde liegenden Modells (proportional hazard) wegen geringer Stichprobengröße nicht überprüft werden konnte.

Ob die Verkürzung der Bewachungsdauer der Erstgelege einen Einfluss auf die Eizahl im Folgegelege hatte, wurde durch Korrelation beider Parameter überprüft. Da die Beobachtung der Folgegelege zu unterschiedlichen Zeiten abgebrochen werden musste, wurden ihre Eizahlen mittels der Wachstumsfunktion auf die Gelegegröße am 14. Bewachtungstag standardisiert.

### 6.4.2.2 Resultat

Je länger die Weibchen ihre Gelege bewachen durften, umso länger brauchten sie zur Ablage ihres Folgegeleges (Spearman's  $r = 0,73$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 8$ , Abb. 36). In Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Entfernung der Weibchen vom Erstgelege vergingen 13 bis 28 Tage vom Ablagebeginn des ersten Geleges bis zum Ablagebeginn des Folgegeleges.

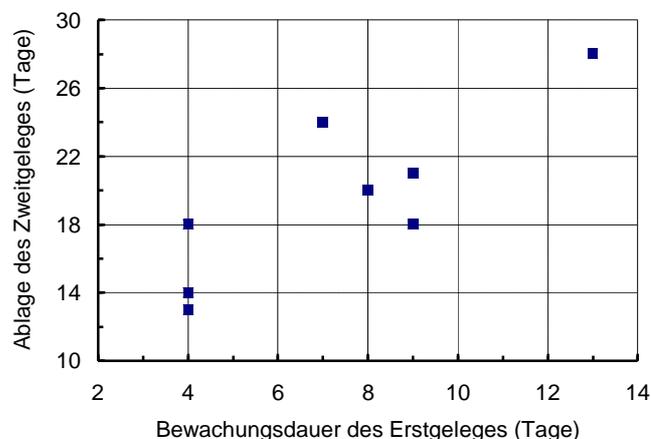


Abb. 36: Experimentell bedingtes Verkürzen der Bewachungsdauer von Erstgelegen führte zur signifikant rascheren Ablage des Folgegeleges (Spearman's  $r = 0,74$ ,  $p < 0,05$ ,  $N = 8$ ). Mit der Gelegebewachung waren also Kosten in Form einer verzögerten Ablage weiterer Gelege verbunden.

Die experimentelle Verkürzung der Bewachungsdauer des Erstgeleges eines Weibchens hatte keine signifikante Auswirkung auf die Eizahlen seines Folgegeleges (Spearman's  $r = 0,564$ ,  $p > 0,3$ ,  $N = 5$ ).

### 6.4.3 Energetische Kosten

#### 6.4.3.1 Methode

Während zweier Monate wurden alle neu gelegten Gelege auf drei Wirtspflanzen (*D. longifolia*, *T. clementis* und *L. pipericarpa*) sowie die bewachenden Weibchen individuell markiert. Außerdem wurden am jeweiligen Kontrolltag neu geschlüpfte Weibchen individuell markiert. Diese frisch gehäuteten Weibchen wurden nach fünf Tagen (immer vor Ablage ihres ersten Geleges), die bewachenden Weibchen nach 5- bzw. 17-tägiger Bewachung ihres Eigeleges in 75 %iges Ethanol überführt. Jedes Weibchen kam in ein Eppendorf-Cup.

Die Bestimmung des Fettgehalts der Weibchen erfolgte nach Trockengewichtsmessungen vor und nach Lipidextraktion (Ellers 1996). Zur Vorbereitung wurden den Weibchen die (markierten) Vorderflügel und der Dorsaldorn abgeschnitten, wodurch Verfälschungen durch Verunreinigungen und Gewichtsveränderungen (leicht abbrechbarer Dorsaldorn) vermieden wurden. Für die folgenden Wägungen (Mettler, MT5™, Messgenauigkeit: 1 µg) wurden kleine, selbst hergestellte und individuell markierte Aluschälchen verwendet. Ihr Leergewicht entsprach dem Mittelwert ihres Gewichts vor und nach ihrer Verwendung. Die Weibchen wurden zusammen mit dem Ethanol ihres Cups in die Aluschälchen überführt und fünf Tage lang bei 70° C getrocknet. Nach Abkühlung auf Raumtemperatur wurden die Schälchen mit Weibchen gewogen (Trockengewicht mit Fett) und anschließend in 2 ml-Eppendorf-Cups mit Petroläther gegeben, um das Fett zu extrahieren. Der Petroläther wurde nach zweimal 3 Tagen gewechselt, schließlich abgegossen und die Aluschälchen mit den Weibchen fünf Tage lang bei 70° C getrocknet. Nach Abkühlung auf Raumtemperatur wurden die Schälchen mit Weibchen erneut gewogen (Trockengewicht ohne Fett). Die Gewichts Differenz zwischen beiden Messungen entsprach dem Fettgehalt (Ellers 1996). Die Reihenfolge der zu wägenden Schälchen war zufällig, um einen systematischen Fehler durch Aufnahme von Wasserdampf zu vermeiden.

Alle Daten waren normalverteilt mit  $p > 0,1$  (KS-Test mit Lilliefors-Korrektur). Die Varianzen des Fettgehalts waren homogen ( $p > 0,1$ ,  $F_{\max} = 3,25$ , Bartlett-Chi<sup>2</sup> = 4,09), weswegen eine einfaktorielle ANOVA mit einem Anschlussstest für unbalanzierte Stichproben (Scheffé-Test) durchgeführt werden konnte. Die Varianzen des Trockengewichts ohne Fett ( $p < 0,02$ ,  $F_{\max} = 4,5$ , Bartlett Chi<sup>2</sup> = 7,6) waren dagegen inhomogen, weswegen ein nicht-parametrischer Test auf Unterschiede in der zentralen Tendenz (Kruskal-Wallis-Test) mit einem Anschlussstest für unbalanzierte Stichproben (Dunns Test) kombiniert wurde. Die Varianzen der Humeralweiten waren homogen ( $p > 0,2$ ,  $F_{\max} = 2,49$ , Bartlett-Chi<sup>2</sup> = 2,44), sodass eine einfaktorielle ANOVA durchgeführt werden durfte. Um zu überprüfen, ob Unterschiede zwischen den Gruppen bezüglich des Fettgehalts auf Unterschiede in den Humeralweiten zurückgeführt werden können, wurde eine einfaktorielle ANCOVA mit der Humeralweite als Kovariate durchgeführt.

Nach Abschluss der Fettgehalt- und Trockengewichtsmessungen wurden sechs Weibchen aus jeder Gruppe rehydriert (50% Ethanol) und anschließend präpariert. Die ungefähre Anzahl und/oder Größe ihrer Oocyten und ihres Fettkörpers sollten die Interpretation der quantitativen Daten (s.o.) erleichtern.

### 6.4.3.2 Ergebnis

Sowohl der Fettgehalt (Abb. 37) als auch das Trockengewicht (ohne Fett; Abb. 38) nahmen mit zunehmender Bewachungsdauer tendenziell zu. Mindestens zwei der drei Weibchen-Gruppen unterschieden sich voneinander signifikant in ihrem Fettgehalt (einfaktorielle ANOVA, Tab. 23).

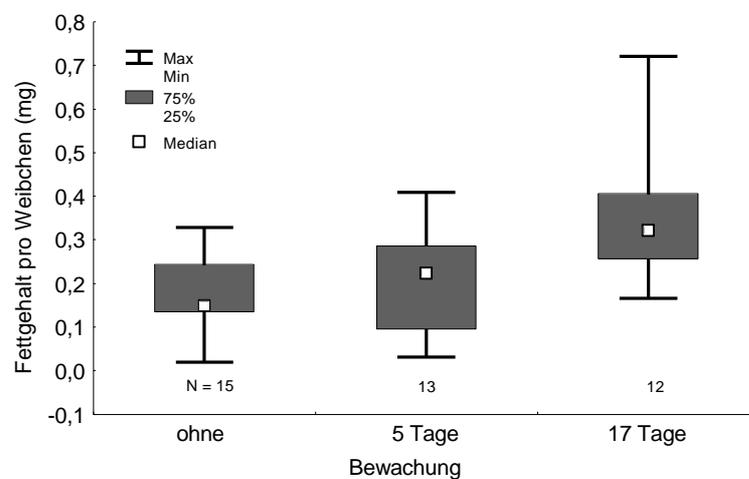


Abb. 37: Vergleich des Fettgehalts zwischen drei Gruppen von Weibchen, die sich in ihrer Bewachungsdauer (keine, kurze und längere Bewachung) unterschieden (einfaktorielle ANOVA,  $p < 0,001$ ,  $N = 40$ ).

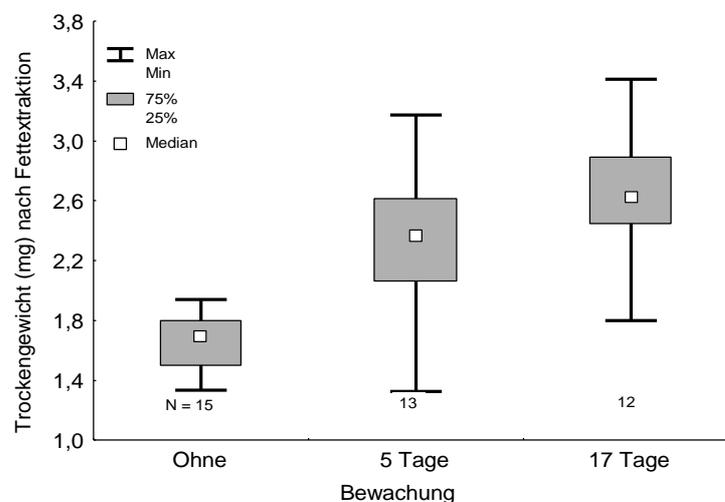


Abb. 38: Vergleich des Trockengewichts (ohne Fett) zwischen drei Gruppen von Weibchen, die sich in ihrer Bewachungsdauer (keine, kurze und längere Bewachung) unterschieden (Kruskal-Wallis-Test,  $p < 0,0001$ ,  $N = 40$ ).

Tab. 23: Einfaktorielle ANOVA des Fettgehalts von Gelege bewachenden und nicht bewachenden Weibchen.

	FG	MQS	F	P
Effekt	2	0,121	8,988	0,00066
Fehler	37	0,013		

Eine einfaktorielle ANCOVA mit der Humeralweite als Kovariate kam zu einem vergleichbaren Ergebnis ( $p = 0,0016$ ,  $F = 7,72$ ). Anschluss-tests zeigten, welche Weibchen-Gruppen sich unterschieden: Sowohl nicht bewachende (frisch geschlüpfte) Weibchen als auch Weibchen nach 5-tägiger Bewachung hatten jeweils einen signifikant geringeren Fettgehalt als Weibchen nach 17-tägiger Bewachung (Tab. 24). Dagegen unterschieden sich die beiden erstgenannten Gruppen in ihrem Fettgehalt nicht voneinander (Tab. 24). Dieselben Unterschiede stellten sich auch nach Anschluss-tests an die einfaktorielle ANCOVA heraus. Hinsichtlich ihres Trockengewichts unterschieden sich mindestens zwei der drei Weibchen-Gruppen voneinander (Kruskal-Wallis-Test,  $p \ll 0,0001$ ,  $N = 40$ ,  $H = 24,4$ ). Anschluss-tests ergaben, dass beide Gruppen bewachender Weibchen jeweils signifikant schwerer als nicht bewachende Weibchen waren (Tab. 24). Aber die Weibchen nach 17-tägiger Bewachung waren nicht signifikant schwerer als jene nach 5-tägiger Bewachung (Tab. 24).

Tab. 24: Irrtumswahrscheinlichkeiten der Einzelvergleiche der zentralen Tendenzen von Fettgehalt (schattiert) und Trockengewicht (nicht schattiert) zwischen Gelege bewachenden und nicht bewachenden Weibchen. Das  $p$  der Trockengewichte beruht auf dem Dunns-Test (Q-Werte in Klammern), das  $p$  der Fettgehalte auf dem Scheffé-Test.

	ohne Bewachung	5-tägige Bewachung	17-tägige Bewachung
ohne Bewachung	-	< 0.05 (3.447)	< 0.05 (4.616)
5-tägige Bewachung	> 0.7	-	> 0.05 (1.203)
17-tägige Bewachung	< 0.005	< 0.05	-

Die Unterschiede im Fettgehalt und Trockengewicht waren nur dann Konsequenzen der experimentellen Behandlung, wenn das Frischgewicht zwischen den Gruppen gleich war, was durch die zufällige Auswahl von Weibchen gewährleistet worden sein sollte. Zwar konnte das Frischgewicht nicht direkt bestimmt werden, wohl aber das lineare Körpermaß, welches mit dem Frischgewicht am stärksten ( $k = 0,72$ ) korrelierte: die Weite zwischen den Humeralecken (s. Tab. 30). Zwar nahm der Mittelwert der Humeralweite von frisch gehäuteten Weibchen über Weibchen nach 5-tägiger zu Weibchen nach 17-tägiger Bewachung tendenziell zu (Abb. 39). Aber diese Zunahme war nicht signifikant (einfaktorielle ANOVA,  $p > 0,07$ ,  $N = 40$ ,  $F = 2,74$ ), womit sich auch Einzelvergleiche erübrigten.

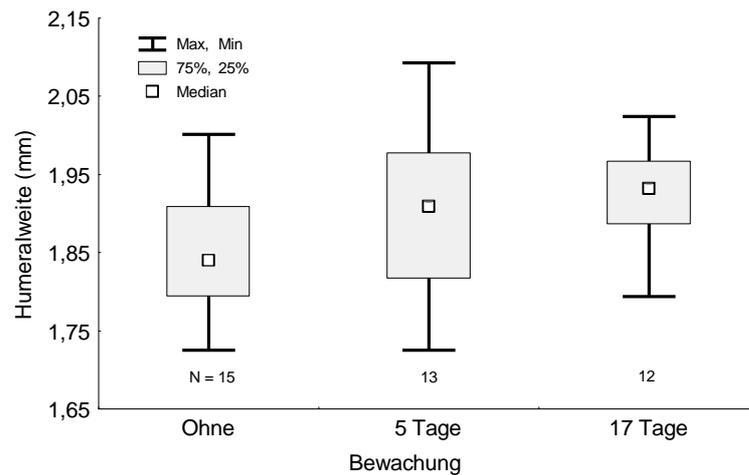


Abb. 39: Vergleich der Humeralweiten zwischen den drei Gruppen von Weibchen. Obwohl bewachende Weibchen tendenziell größer waren, waren diese Unterschiede nicht signifikant (einfaktorielle ANOVA,  $p > 0,07$ ,  $N = 40$ ).

Zur qualitativen Ergänzung des obigen Experiments wurde das Abdomen der Weibchen nach der Fettextraktion präpariert. Nicht bewachende Weibchen besaßen schmale Ovariolen ohne entwickelte Oocyten und einen sehr kleinen Fettkörper. Weibchen nach 5-tägiger Bewachung besaßen je nach Individuum etwa 5-15 entwickelte Oocyten und einen deutlich sichtbaren Fettkörper. Der Fettkörper der Weibchen nach 17-tägiger Bewachung war meist sehr groß und füllte weite Bereiche des Abdomens aus. Die Zahl der entwickelte Oocyten schwankte von Null bis etwa 10.

#### 6.4.4 Intraspezifische Konkurrenz um optimale Saugplätze

##### 6.4.4.1 Methode

Durch die Erhebung im November 1998 (s. 2.6) war bekannt, wann wieviele Gelege auf den kontrollierten Zweigen abgelegt worden waren. Zur Auswertung wurde jedes Gelege mit jedem anderen Gelege auf demselben Zweig verglichen: für jedes Gelegepaar wurde bestimmt, ob das jeweils jüngere der beiden Gelege unterhalb (zur Zweigbasis hin) oder oberhalb (zur Zweigspitze hin) des älteren Geleges platziert worden war. Die so bestimmte Häufigkeit von unter- und oberhalb älterer Gelege platzierter neuer Gelege konnte anschließend mit einem Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest gegen Gleichverteilung getestet werden. Die Altersunterschiede zwischen zwei Gelegen betragen zwischen einem und 16 Tagen. Weil dieses Maß relativ war (jüngeres gegenüber älterem Gelege), wurde nicht geprüft, ob auf einem Zweig bestimmte Abschnitte (z.B. die Spitze) bevorzugt wurden oder nicht. Außerdem war unbekannt, in welchem Abschnitt auf dem Zweig die älteren Gelege im Durchschnitt lagen (z.B. im Bereich der Zweigspitze). Für die Fragestellung war dies auch nicht erforderlich (s.u.). Längenwachstum nach Ablage des ersten Geleges würde die Strecke zwischen dem Ablageort des ersten Geleges und der Zweigspitze verlängern. Dadurch könnte sich die Wahrscheinlichkeit für ein

zweites Gelege, ober- oder unterhalb eines vorhandenen abgelegt zu werden, ändern. Um diesen Wachstumseffekt auszuschließen, wurden nur folgende Gelegepaare ausgewertet: die Zeit, die zwischen der Ablage des älteren und des jüngeren Geleges verging, musste kleiner als die Zeit gewesen sein, die ein Zweig dieser Wirtspflanze brauchte, um einen der Gelegelänge entsprechenden Längenzuwachs zu erreichen. Das für eine Oviposition relevante Wachstum war also gleich Null.

Die mittlere Gelegelänge war 4,6 mm (s. 6.1.2). Wieviel Tage brauchten die Zweigspitzen der Wirtspflanzen im Durchschnitt, um 4,6 mm zu wachsen? Zur Ermittlung dieser Zeit wurden Markierungen an gelegefreien Zweigen dreier Wirtspflanze vorgenommen. Am 6.11. wurde wenige Zentimeter unterhalb der Zweigspitzen (definiert als der oberste Punkt des Wachstumskegels) je eine Markierung angebracht. Der Abstand zwischen Markierung und Zweigspitze wurde dann am 6.11. und 12.12. gemessen.

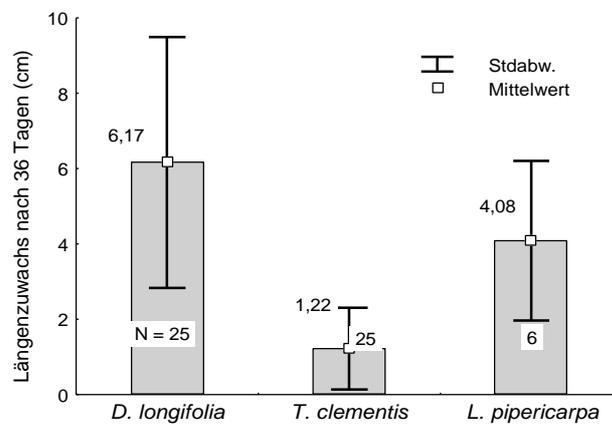


Abb. 40: Der Längenzuwachs von Zweigspitzen dreier Wirtspflanzen nach 36 Tagen. Die Werte mit Komma geben die jeweiligen Mittelwerte [cm] an.

Der Abb. 40 sind die wirtspflanzenspezifischen Zuwächse nach 36 Tagen zu entnehmen. Die täglichen Zuwachsraten wurden mit steigenden Faktoren multipliziert, bis ein Zuwachs von gerade < 4,6 mm erreicht war. Dieser Faktor entsprach also der maximal erlaubten Anzahl Tage, die zwischen der Ablage des älteren und des jüngeren Geleges vergehen durfte (Tab. 25).

Tab. 25: Berechnungen zur Korrektur des Zweiglängenwachstums. Die tägliche wirtspflanzenspezifische Wachstumsrate errechnete sich aus dem Längenzuwachs nach 36 Tagen (Versuchsdauer) dividiert durch 36 Tage. Multiplikation der täglichen Wachstumsrate mit einem Faktor ergab die gesuchte Anzahl Tage bis zum Längenzuwachs von < 4,6 mm.

Wirtspflanze	täglicher Zuwachs [mm]	mit Faktor erreichter Zuwachs < 4,6 mm	Faktor (= maximal erlaubte Anzahl Tage)
<i>D. longifolia</i>	<b>1,71</b> (= 61,68 / 36)	<b>2</b> * 1,71 = 3,43 mm	2
<i>T. clementis</i>	<b>0,34</b> (= 12,2 / 36)	<b>13</b> * 0,34 = 4,42 mm	13
<i>L. pipericarpa</i>	<b>1,13</b> (= 40,83 / 36)	<b>3</b> * 1,13 = 3,39 mm	3

Es waren drei Gruppen der durchschnittlichen, relativen Anordnung eines älteren und eines neuen (d.h. auf denselben Zweig hinzukommenden) Geleges zu erwarten: das jüngere Gelege wurde (1) häufiger oberhalb des älteren, (2) häufiger unterhalb des älteren oder (3) gleich häufig ober- und

unterhalb des älteren Geleges platziert. Je nach Faktor, der die Position eines neu hinzukommenden Geleges bestimmt, sollte eine dieser erwarteten Gruppen zutreffen (Tab. 26). Die Faktoren könnten sein:

Tab. 26: Erwartete, durchschnittliche, relative Anordnung eines Paares aus einem älteren und einem neuen (auf denselben Zweig hinzukommenden) Gelege: das neue Gelege könnte häufiger (1) ober- bzw. (2) unterhalb des älteren bzw. (3) gleich häufig ober- und unterhalb („Gleich“) des älteren sein. Drei Faktoren könnten die Ablage von neuen Gelegen auf einem Zweig bestimmen: „Zufall“, Bevorzugung bestimmter Zweigabschnitte („Zweigabschnitt“) oder Bevorzugung einer bestimmten Position relativ zum älteren Gelege („Relative Gelegeposition“). Die Zweige wurden um ihr Längenwachstum korrigiert, indem bestimmte Gelegepaare ausgeschlossen wurden (s. Text). „Spitze“, „Basis“ und „Mitte“ geben (1) Positionen des älteren Geleges (linke Spalte) sowie (2) bevorzugte Positionen neuer Gelege auf dem Zweig an. „-“ für „Entfällt“.

Position älterer Gelege	Ablage bestimmender Faktor					
	Zufall	Zweigabschnitt			Relative Gelegeposition	
		Spitze	Basis	Mitte	Oberhalb	Unterhalb
Spitze	Unterhalb	Gleich	-	-	Oberhalb	Unterhalb
Basis	Oberhalb	-	Gleich	-	Oberhalb	Unterhalb
Mitte	Gleich	-	-	Gleich	Oberhalb	Unterhalb

1. Zufall: Bei zufälliger Wahl hinge der Ablageort eines neuen relativ zu einem älteren Gelege von der Position des älteren Geleges relativ zum Zweig ab. Denn das ältere Gelege teilt den Zweig in zwei Abschnitte: bei rein zufälliger Wahl sollten auf den längeren Abschnitt mehr neue Gelege als auf den kürzeren platziert werden. Läge also z.B. das ältere Gelege in Richtung Zweigspitze („Spitze“, linke Spalte in Tab. 26), dann sollten neue Gelege am häufigsten unterhalb der älteren platziert werden („Unterhalb“, zweite Spalte von links in Tab. 26), weil der entsprechende Zweigabschnitt länger als der oberhalb des Geleges wäre.
2. Bevorzugung eines bestimmten Zweigabschnitts: ein vorhandenes, älteres Gelege sollte bereits im bevorzugten Bereich liegen, weshalb sich neu hinzukommende Gelege relativ zu den älteren gleichverteilen sollten (mit derselben Wahrscheinlichkeit ober- wie unterhalb des älteren Geleges).
3. Bevorzugung einer bestimmten Position relativ zum älteren Gelege: die Position des älteren Geleges *relativ zum Zweig* sollte dann keine Rolle spielen und die Position z.B. oberhalb des älteren Geleges am häufigsten eingenommen werden (sofern „Oberhalb“ die bevorzugte Position wäre).

#### 6.4.4.2 Ergebnis

Wurde das Zweigwachstum durch Auswahl geeigneter Gelegepaare korrigiert, dann wich die Anzahl der ober- (11) und unterhalb (11) platzierten Gelege nicht signifikant von einer Gleichverteilung ab (Chi<sup>2</sup>-Anpassungstest,  $p < 1,0$ ,  $N = 22$ ,  $\text{Chi}^2 = 0,0$ ,  $\text{FG} = 1$ ).

## 6.4.5 Diskussion

### 6.4.5.1 Fekunditätskosten der Gelegebewachung

Experimentelles Verkürzen der Bewachungsdauer des Erstgeleges bedingte ein rascheres Ablegen des Folgegeleges. Dies galt zumindest für den Zeitraum von 4 bis 13 Tagen zugelassener Bewachungsdauer. In diesem Zeitraum wurde eine Verkürzung auf 13 Tage bis zur Ablage des Folgegeleges erreicht. Verließen Weibchen ihre Gelege also bereits am vierten Tag nach Ablagebeginn, so könnten sie mehr als die Hälfte der sonst benötigten Zeit bis zur Ablage des Folgegeleges – schätzungsweise 32 Tage (s. 6.1.5) – einsparen. Dies zeigt, dass mit der Gelegebewachung erhebliche Fekunditätskosten verbunden waren.

Tallamy und Denno (1982) entfernten Eier der Wanze *Gargaphia* vor Abschluss des natürlichen Endes der Brutpflegeperiode. Die Weibchen produzierten daraufhin mehr Eier und/oder mehr Gelege, sodass sie eine größere Lebenszeitfekundität als bewachende Weibchen erreichten (Tallamy und Denno 1982). Dass Brutpflege solche Fekunditätskosten mit sich bringt, wurde inzwischen auch bei anderen Arthropoden experimentell bestätigt. Die Entfernung der Eier der Waldschabe *Cryptocercus* führt bei der Hälfte der Weibchen zu einer Neuproduktion von Eiern (Nalepa 1988). Der Totengräber *Nicrophorus* produziert neue Eier, wenn seine Larven nicht schlüpfen oder der Kontakt mit ihnen ausbleibt (Müller 1987), und Eisack bewachende Spinnen haben eine geringere Lebenszeitfekundität als nicht bewachende (Fink 1986).

Das Verkürzen der Bewachungsdauer beschleunigte höchstwahrscheinlich die Vitellogenese, führte aber nicht erst zur ihrem Einsetzen, weil sie schon während der Brutpflege des aktuellen Geleges anlief (6.4.5.3). Es ist nicht bekannt, ob diese Beschleunigung nur durch eine hormonelle Umstellung bewirkt wurde oder ob erst der Bewachungsabbruch ermöglichte, die für die Vitellogenese notwendigen Nährstoffe zu erschließen (oder beides).

Auf zwei Defizite des Experiments ist hinzuweisen. Zum einen war die Stichprobengröße gering und zum anderen war das Alter der Gelege unbekannt. Letzteres bedeutet, dass eventuelle altersabhängige Unterschiede in den Fekunditätskosten nicht festgestellt werden konnten. Produzierten Weibchen z.B. ihre ersten Gelege (pro Lebenszeit) schneller nacheinander als ihre späteren, dann könnte das Ergebnis des Experiments darauf zurückgehen, dass die früh vom Gelege genommenen Weibchen zufällig jene mit ersten, die später vom Gelege genommenen Weibchen aber solche mit späteren Gelegen waren.

### 6.4.5.2 Optimale Gelegeposition

Ein neues Gelege wurde gleich oft ober- wie unterhalb eines bereits auf demselben Zweig befindlichen Geleges platziert (Gleichverteilung). Das spricht dagegen, dass die Position des

neuen Geleges von der Position des älteren bestimmt wurde, denn dann sollte es entweder ober- oder unterhalb des älteren Geleges bevorzugt abgelegt worden sein. Es gab also keine Hinweise auf Kosten, die durch die Gegenwart eines bereits auf einem Zweig vorhandenen Geleges entstanden.

Mit der Gleichverteilung vereinbar war dagegen sowohl eine zufällige Auswahl der Gelegeposition als auch die Bevorzugung bestimmter Zweigabschnitte (s. Tab. 26). Welche dieser Möglichkeiten zutraf, kann nicht entschieden werden. Sollten aber bestimmte Zweigabschnitte bevorzugt worden sein, z.B. ein gewisser minimaler und/oder maximaler Abstand zur Zweigspitze, dann könnte die, durch Brutpflege bedingte, längerfristige Festlegung auf einen Saugplatz, die Nährstoffversorgung verschlechtert haben: durch das Zweigwachstum verschob sich die Position des Weibchens relativ zur Zweigspitze.

### 6.4.5.3 Energetische Kosten der Gelegebewachung

Wenn Gelegebewachung zu einem erhöhten Energiebedarf geführt hätte (durch verschlechterte Ernährungsbedingungen, s. 6.4.5.2, oder durch Bewegungsaktivitäten wie Beinabwehr gegen Parasitoide), dann könnte dieser ganz oder teilweise durch Lipide bereitgestellt worden sein. Das sollte zu geringeren Fettreserven mit zunehmender Bewachungsdauer geführt haben, was nicht der Fall war.

Im Gegenteil, der Fettgehalt von Weibchen nach 17-tägiger Bewachung war höher als der von nicht oder nur 5-tägig bewachenden Weibchen. Während erstere einen großen Fettkörper hatten, war er bei letzteren stark reduziert. Das legt nahe, dass die Speicherung von Nährstoffen im Fettkörper bei den 17-tägig bewachenden Weibchen in vollem Gange war, während die Nährstoffe im Fettkörper der 5-tägig bewachenden nahezu verbraucht und, durch Oviposition, außerhalb des Körpers gelangt waren. Ein Großteil der Fette, Kohlenhydrate und Proteine des Fettkörpers wird bei Insekten in die Eier geleitet (Mordue (Luntz) und Hill 1970), was ihn stark verkleinern kann (Woodring, et al. 1979). Die in den Ovidukten der 5-tägig bewachenden Weibchen gefundenen Eier wurden also höchstwahrscheinlich noch in ihr gegenwärtig bewachtes Gelege gegeben (da lang andauernde Oviposition, s. 6.1.4), während jene in den 17-tägig bewachenden Weibchen vermutlich schon zum Folgegelege gehörten (sie waren auch kleiner).

Hätte es dennoch erhöhte, energetische Ausgaben bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* gegeben, die durch den Fettstoffwechsel bereitgestellt wurden, dann wären sie also höchstwahrscheinlich durch die Fettsynthese im Zusammenhang mit der Eiproduktion des Folgegeleges überkompensiert worden. Außerdem könnte es sein, dass die energetischen Kosten der Gelegebewachung v.a. durch nicht-lipide Reservestoffe aufgefangen wurden. Viele Insekten

nutzen etwa Glycogen für den kurzfristigen Energiebedarf (Candy 1985, Downer 1985). In diesem Fall wäre kein sinkender Fettgehalt zu erwarten gewesen.

Es ist darüber hinaus zweifelhaft, ob energetische Kosten der Brutpflege bei Hemipteren überhaupt groß genug für einen Nachweis sind. Tallamy und Denno (1982) kamen bei *Gargaphia* zu dem Ergebnis, dass die Bewachung von Eiern und Larven, im Gegensatz zur Eiproduktion, keine oder nur geringfügig über den Grundstoffwechsel hinausgehende energetische Kosten verursachte. In Eberhards (1986) Untersuchung waren die Brutpflegenden Weibchen mit kleinerem Fettkörper zugleich älter als die nicht bewachenden Weibchen, sodass der Unterschied in ihrem Fettkörpervolumen eine Folge der Seneszenz, nicht aber der Brutpflege gewesen sein könnte. Auch ohne Brutpflege und bei fortgesetzter Nahrungsaufnahme kann der Fettgehalt bei Insekten altersabhängig sinken (Ellers 1996). Auch die Beschleunigung der Vitellogenese durch experimentellen Abbruch der Gelegebewachung muss nicht notwendigerweise auf energetische Kosten zurückgeführt werden (6.4.5.1).

#### **6.4.5.4 Postmetabole Reifung**

Das höhere Trockengewicht Gelege bewachender Weibchen ist vermutlich ein Folge der postmetabolen Reifung, weil die nicht bewachenden Weibchen erst fünf Tage alt, die bewachenden Weibchen aber mindestens um einige Tage (wenn es sich um ihr jeweils erstes Gelege handelte) oder um Wochen älter waren (wenn es sich um ein späteres Gelege handelte). Die zufällige Auswahl der Weibchen für eine Behandlung sollte außerdem dazu geführt haben, dass ein Gelege der 17 Tage-Gruppe im Durchschnitt 12 Tage älter war als ein Gelege der 5 Tage-Gruppe ( $17-5 = 12$ ). Ob das zutrifft, konnte aber nicht überprüft werden. Viele Insekten müssen nach ihrer Imaginalhäutung die Ausbildung ihrer Kutikula, ihrer Gonaden, ihrer Muskulatur sowie ihres Fettkörpers als Nährstoffspeicher noch abschließen (Slansky Jr und Scriber 1985). Das kann sich in hohen Konsumptionsraten (Slansky Jr und Scriber 1985), aber auch in einer starken Gewichtszunahme der frisch gehäuteten Imagines widerspiegeln. So nehmen Weibchen von Heuschrecken (Mordue [Luntz] und Hill 1970, Delvi und Pandian 1972) und Grillen (Woodring, et al. 1979) nach der Imaginalhäutung noch für einige Tage an Gewicht zu. Diese Gewichtszunahme ist zu einem unterschiedlich großen Teil rein somatisches Wachstum (Mordue [Luntz] und Hill 1970, Woodring, et al. 1979), wofür sowohl Kohlenhydrate wie Proteine verbraucht werden (Mordue [Luntz] und Hill 1970). Unterschiede im lipidfreien Trockengewicht zwischen bewachenden und nichtbewachenden Weibchen sind also wahrscheinlich eine Folge solcher postecdysialer

Reifungsprozesse. Dafür spricht auch, dass dieser Unterschied zwischen den kurz und länger bewachenden Weibchen nicht zu finden war.

Die Unterschiede im Fettgehalt und Trockengewicht waren jedoch nur dann Behandlungs- und/oder Alterseffekte, wenn die verglichenen Gruppen das gleiche Frischgewicht hatten. Das sollte durch die zufällige Auswahl der Weibchen für eine experimentelle Behandlung gewährleistet worden sein, und der Erfolg dieser Maßnahme wurde durch Berücksichtigung der Humeralweiten der Weibchen überprüft (das Frischgewicht konnte nicht direkt bestimmt werden). Die Humeralweite wurde als Indikator für das Frischgewicht verwendet, weil letzteres mit der Humeralweite stärker als mit allen anderen gemessenen morphometrischen Maßen korrelierte ( $r = 0,72$ ). Als Ergebnis der Überprüfung war kein Einfluss der Humeralweite (und damit des Frischgewichts) auf die Unterschiede im Fettgehalt und Trockengewicht festzustellen. Denn erstens unterschieden sich die Humeralweiten der drei Weibchen-Gruppen nicht signifikant voneinander. Zweitens veränderte die Einbeziehung der Humeralweite als Kovariate in die statistische Auswertung das Ergebnis ohne diese Einbeziehung nicht: die ANCOVA entsprach der ANOVA. Es gab also keine Hinweise darauf, dass die beobachteten Unterschiede im Fettgehalt und Trockengewicht Artefakte der Körpergröße waren.