

8 Allgemeine Diskussion

In dieser abschließenden Diskussion sollen zwei Gesichtspunkte behandelt werden, für welche die Ergebnisse aus mehreren Kapiteln synthetisiert werden: einerseits die Frage nach der Vereinbarkeit der Lebensgeschichte-Strategie von *Pyrgauchenia tristaniopsis* mit der Semelparitie-Hypothese und andererseits die Schlussfolgerungen der hier gefundenen Ergebnisse für die Debatte um die Pronotumevolution der Membraciden. Die übrigen Ergebnisse werden in den Teildiskussionen an den Kapitelenden behandelt.

8.1 *Pyrgauchenia tristaniopsis* und die Semelparitie-Hypothese

Die Frage nach den Bedingungen zur Evolution der Brutpflege bei Insekten wurde seit Wilsons (1975) Synopsis wiederholt gestellt, aber nie befriedigend geklärt. Im Folgenden soll diese Debatte besonders in der Auseinandersetzung mit der Semelparitie-Hypothese (Tallamy und Brown 1999) aufgegriffen werden. Denn, wie zu zeigen ist, ergeben die hier vorgestellten Untersuchungen an *Pyrgauchenia tristaniopsis* neue Gesichtspunkte.

Für Wilson (1975) waren es vier Hauptgründe, die zu postzygotischer Brutpflege bei Insekten führen sollten: stabile Umwelten, physikalisch anspruchsvolle Umwelten, spezialisierte Nahrungsressourcen sowie Prädation. In vielen Taxa nutzen nah verwandte Arten dieselben Ressourcen im gleichen Habitat, aber nur einige von ihnen treiben Brutfürsorge, so z.B. viele Scarabaeidae (Trumbo 1996, Tallamy und Schaefer 1997). Trotz ihres starken konzeptionellen Einflusses fehlte Wilsons (1975) Theorie also die Voraussagekraft (Tallamy und Brown 1999). Schließlich wurde festgestellt, dass die überwiegende Mehrzahl derjenigen terrestrischen Arthropoden Brutpflege treiben, die keine Ovipositoren und Schutzmechanismen der Eihüllen z.B. gegen Austrocknung besitzen. Brutfürsorge tritt andererseits nur sporadisch bei Insekten auf, und diese verfügen (oder verfügten) über beide Anpassungen (Zeh, et al. 1989). Brutpflege könnte also entfallen, weil bereits Ovipositoren und spezialisierte Eihüllen die Eimortalität durch räumliche Verteilung und Widerstandsfähigkeit genügend reduzieren (Zeh, et al. 1989). Innerhalb der Insekten gibt es aber Taxa, von denen manche Arten trotz dieser Anpassungen ihre Nachkommen bewachen: Membraciden und manche Heteropteren. Außerdem gibt es umgekehrt manche Heteropteren, die trotz fehlenden Ovipositors ihre Eier nicht bewachen (Tallamy und Schaefer 1997).

Der Semelparitie-Hypothese zufolge kommt Brutpflege bei Insekten nur dann vor, wenn sie semelpar sind (ein Reproduktionsergebnis pro Fortpflanzungssaison, sensu Tallamy und Brown 1999) und dadurch keine oder nur geringfügige Kosten durch Brutfürsorge erleiden (Tallamy

und Brown 1999). Brutpflege sei wegen der geringen Fekunditätskosten, nicht jedoch wegen ihrer vermeintlich großen Vorteile entstanden (Tallamy und Brown 1999). Die Vorteile der Brutfürsorge seien eher gering: so führe sie zu erhöhten Parasitierungsraten, und die larvalen Überlebensraten subsozialer *Gargaphia*-Wanzen seien – eben trotz Brutpflege – nicht höher als die nicht-sozialer Arten derselben Gattung (Tallamy und Schaefer 1997). Zur Unterstützung ihrer Hypothese weisen Tallamy und Brown (1999) darauf hin, dass die Mehrheit Brut pflegender Pentatomiden und Membraciden semelpar ist. Iteropare, Brut pflegende (nicht-eusoziale) Insekten seien dagegen die Ausnahme, die aufgrund einer ökologischen Beschränkung auf Semelparitie mit ihrer Hypothese in Einklang zu bringen seien. So produzierten z.B. *Sehirus*-Wanzen (Kight 1997) und *Nicrophorus* (Eggert und Müller 1997) mehrere Gelege nur unter artifiziellen Bedingungen oder unter seltenen, äußerst günstigen Freilandbedingungen (Tallamy und Brown 1999). Diese Arten seien zwar physiologisch zur Produktion mehrerer Gelege fähig, aber ephemere Ressourcen oder eine geringe Wahrscheinlichkeit der Ressourcenlokalisation erlaubten im Regelfall nur die Produktion eines Geleges pro Fortpflanzungssaison – eine solche ökologisch vermittelte Semelparitie nennen Tallamy und Brown (1999) „funktionale Semelparitie“. Tatsächliche oder funktionale Semelparitie gilt diesen Autoren also als notwendige, wenn auch nicht als hinreichende Bedingung für die Evolution mütterlicher Brutfürsorge bei Insekten.

Diese Theorie könnte möglicherweise die Brutpflege bei bisher als iteropar eingeschätzten, Brut pflegenden Membraciden-Arten erklären, indem sie sie nämlich als funktional semelpar interpretiert. Das ist im Fall von *Publilia reticulata* plausibel, weil diese Art ein zweites Gelege meist nur dann produziert, wenn ihr die Brutpflege des ersten Geleges von Ameisen abgenommen wird (Bristow 1983). *Polygypta dispar* hat vermutlich die physiologische Kapazität zur Produktion mehrerer Gelege und zur Abgabe der Eier in fremde Gelege, realisiert sie aber nicht immer (Eberhard 1986). Auch dieses Verhalten lässt sich durchaus als funktionale Semelparitie deuten.

Bei *P. tristaniopsis* wurde Iteroparitie/Semelparitie auf die Lebenszeit bezogen, nicht aber, wie von Tallamy und Brown (1999) vorgesehen, auf die Fortpflanzungssaison. Unter der Voraussetzung, dass es keine getrennten Fortpflanzungssaisons gibt (wie bei *P. tristaniopsis*), ist das jedoch für den Anspruch der Semelparitie-Hypothese unerheblich. Denn dann gibt es nur eine durchgehende Fortpflanzungsperiode (Tallamy und Brown 1999).

Wollte man die Semelparitie-Hypothese also trotz des Befundes bei *P. tristaniopsis* aufrechterhalten, dann müsste ihre Iteroparitie, wie schon die von *Publilia reticulata* und *Polygypta dispar*, als funktionale Semelparitie interpretiert werden. Dazu müssten zwei

Annahmen erfüllt sein: 1. Diejenigen Weibchen der Iteroparitie-Versuche, welche nicht mehr wieder gefunden wurden (etwa die Hälfte, s. 6.1.5), legten nur ein einziges Gelege. 2. Die Weibchen, die tatsächlich ein zweites oder auch drittes Gelege produzierten, erfuhren außergewöhnlich günstige Bedingungen. Beide Annahmen sind aber angesichts einer Reihe von Gründen sehr unwahrscheinlich: (1) Vieles spricht für eine reguläre Iteroparitie: Erstens lief die Vitellogenese bei allen untersuchten Weibchen schon während der Bewachung eines Geleges an, nicht erst nach Verlassen des Geleges und unter der Einwirkung dann günstiger Bedingungen. Zweitens vergingen bis zur Ablage des Folgegeleges im Median nur 5 Tage, was nicht dafür spricht, dass Weibchen auf selten erfüllte Rahmenbedingungen warten mussten. Drittens war die Schätzung der Anzahl iteroparer Weibchen aus mehreren Gründen konservativ (s. 6.1.9.3). (2) Selbst wenn nur die Hälfte aller Weibchen ein (oder mehrere) Folgegelege unter natürlichen Bedingungen produzierte, dann wären solche Bedingungen offensichtlich nichts Außergewöhnliches. (3) Es müsste eine Reihe von Zusatzhypothesen zur Erklärung der günstigen Umweltbedingungen angenommen werden, für die es keine Hinweise gab und die auch nicht plausibel sind (sie müssten [a] kleinräumig [z.B. wirtspflanzen-spezifisch] und [b] gleichzeitig [die Variabilität der Gelegezahlen trat während derselben drei Monate auf] variieren und beides [c] mit einer sehr hohen Amplitude [welche die Ablage von mindestens zwei zusätzlichen Gelegen zuließe]).

All diese Gründe sprechen also dafür, dass *Pyrgauchenia tristaniopsis* – im Gegensatz zu *Publilia reticulata* (Bristow 1983) und *Polygypta dispar* (Eberhard 1986) – tatsächlich iteropar, aber nicht funktional semelpar ist. Damit wird jedoch auch die starke Version der Semelparitie-Hypothese widerlegt, die Semelparitie zur notwendigen Bedingung für Brutpflege bei Insekten erklärt (Tallamy und Brown 1999).

Die Semelparitie-Hypothese hat allerdings einen wichtigen Ausgangspunkt (die schwache Version): Evolution von Brutpflege bei Insekten werde erst durch relativ geringe Kosten ermöglicht (Tallamy und Brown 1999). Dieser, nicht explizit formulierten Hypothese wird hier zugestimmt. Denn es gibt starke Hinweise auf relativ geringe Kosten der Gelegebewachung von *Pyrgauchenia tristaniopsis*: (1) Die Brutpflege beschränkte sich auf das Eistadium, sodass – im Gegensatz zu semelparen, Brut pflegenden Membraciden wie *Umbonia crassicornis* (Wood 1974, Wood 1976a, Wood und Dowell 1984) – keine Fekunditätskosten durch Larvenbewachung entstanden. (2) Bei *P. tristaniopsis* dauerte die Nahrungsaufnahme noch während der Brutpflege an, eine Besonderheit, die bei Heteropteren nicht (Eberhard 1975, Melber und Schmidt 1975b, Nakamura 1990) oder nur ausnahmsweise (Tsukamoto, et al. 1995) vorkommt. Offensichtlich genügte sie bei *P. tristaniopsis*, um noch

während der Gelegebewachung Reserven im Fettkörper anzulegen und die Vitellogenese für das Folgegelege einzuleiten (s. 6.4.3). Während der Brutpflege fortgesetzte und eventuell erhöhte Nahrungsaufnahme sowie der Verbrauch von Reserven gehören zu den einzigen Mechanismen, denen zugebilligt wird, die energetischen Kosten der Brutfürsorge reduzieren zu können (Clutton-Brock 1991).

Zusammenfassend ist festzustellen, dass (1) Semelparitie zwar nicht die einzige Möglichkeit der Kostenreduktion ist, wie es die Semelparitie-Hypothese annimmt (Tallamy und Brown 1999), dass (2) aber die Annahme (relativ) geringer Kosten als Voraussetzung für Brutpflege bei Insekten durch *P. tristaniopsis* unterstützt wird.

8.2 Das Pronotum als Indikator für männliche „gute Gene“?

Einige Aspekte des Lebensgeschichte und der Paarungsbiologie von *Pyrgauchenia tristaniopsis* sind mit der Annahme von Weibchenwahl für männliche „gute Gene“ vereinbar: die lang andauernden Präkopulae mit oft mehreren Männchen auf einem Weibchen, der geringe Prozentsatz erfolgreicher Präkopulae und schließlich die Asymmetrie des elterlichen Aufwands (s. 5.10.4). Sollte es eine solche Weibchenwahl geben, dann würde sie, der handicap-Hypothese zufolge (Zahavi 1975), durch ein sekundäres Geschlechtsmerkmal „vermittelt“: nur genetisch „gute“ Männchen könnten sich ein solches (teures) Merkmal (das handicap) – bzw. seine besonders starke Ausprägung – leisten, wodurch es zu einem ehrlichen Signal (Indikator) für „gute Gene“ und zum Wahlkriterium für Weibchen bei der Partnerwahl würde (Zahavi 1975, Andersson 1994). Möglicherweise ist der männliche Dorsaldorn von *P. tristaniopsis* ein solcher Indikator: Er zeigt eine beträchtliche Variabilität, die weitgehend heritabel sein könnte (s. 7.5.3), und er ist körpergrößenunabhängig sexualdimorph und kann daher keine Folge einer Körpergrößenzunahme sein (s. 7.5.2).

Die Befunde sprechen allerdings dafür, dass Weibchen, wenn überhaupt, aufgrund von Vibrationssignalen zwischen potentiellen Paarungspartnern wählen, welche die Männchen während (oder vor) der Präkopula aussenden (s. 5.10.4). Da das Pronotum weder beim Signalempfang noch bei der Signalproduktion direkt beteiligt ist, bliebe zu klären, wozu dann noch ein scheinbar visuelles Merkmal, wie das Pronotum, notwendig wäre. Mögliche Erklärungen sind: (1) Pronotale Größen- und Formunterschiede könnten die Schwingungseigenschaften des Gesamtkörpers verändern und damit auch bestimmte Signalparameter wie Frequenz und Amplitude; wären diese morphologischen Unterschiede mit „guten Genen“ korreliert, dann könnten sie letztlich (nicht visuell) über Vibrationssignale angezeigt werden. (2) Die Produktion von Vibrationssignalen ist energieaufwendig

(Michelsen, et al. 1982), und es ist davon auszugehen, dass bestimmte Signalparameter energieaufwendiger sind als andere; da nach der Indikatorhypothese auch der vergrößerte Dorsaldorn kostenintensiv sein sollte, könnten sich nur besonders „gute“ Männchen ein großes Pronotum leisten und zugleich Vibrationssignale mit besonders (vielen) energieaufwendigen Passagen senden.

Gäbe es eine präkopulatorische Weibchenwahl aufgrund des Dorsaldorns und/oder von Vibrationssignalen, dann sollten Männchen mit abgebrochenem Dorsaldorn weniger attraktiv als mit intaktem Dorsaldorn sein, weil (1) die Qualität ihres Merkmals für die Weibchen nicht mehr detektierbar wäre und/oder (2) weil diese einen abgebrochenen Dorsaldorn als einen kleinen Dorsaldorn interpretierten. Diese Erwartungen trafen jedoch nicht zu: Männchen mit abgebrochenem Dorsaldorn hatten dieselbe Paarungswahrscheinlichkeit wie solche mit intaktem Dorsaldorn (s. 7.2.1). Dieser Befund kann letztlich nicht befriedigend mit der Indikatorhypothese erklärt werden. Zwar könnte eine postkopulatorische Weibchenwahl auf Gameten-Ebene angenommen werden (Eberhard 1997). Sie müsste allerdings zur präkopulatorischen Weibchenwahl noch hinzukommen. Eine andere Hilfhypothese wäre die Annahme, Männchen demonstrierten durch das Überleben trotz abgebrochenem Dorsaldorn eine hohe Immunkompetenz (Neutralisierung in die Hämolymphe eindringender Pathogene, s.a. Kurtz, et. al. 2000). Dann sollten Männchen mit abgebrochenem Dorsaldorn bevorzugt werden, was nicht der Fall war (s. 7.2.1).

Die Indikatorhypothese des Pronotums ist also einerseits vielversprechend, weil sie im Prinzip die unterschiedlichsten Pronota vieler Membraciden erklären könnte. Andererseits erfordert sie aber Zusatzannahmen, denen entweder noch die empirische Basis fehlt oder die durch die bisherigen Kenntnisse nicht unterstützt werden.