

7 Zur Funktion des Pronotums von *Pyrgauchenia tristaniopsis*

7.1 Einführung

Über die Funktion des oft sehr großen Pronotums bei Membraciden gibt es zahlreiche adaptive und nicht adaptive Hypothesen (s. Übersichten in Wood 1993, Stegmann 1998). Bis heute wurde keine befriedigende evolutive Erklärung für diese scheinbar überdimensionierten Strukturen gefunden. Was Untersuchungen an *Pyrgauchenia tristaniopsis* zu diesem Thema ergaben, wird in diesem Kapitel behandelt.

Theorien zur biologischen Funktion des Pronotums können prinzipiell durch zwei sich ergänzende Ansätze überprüft werden: durch direkte Beobachtungen und durch das Testen impliziter Voraussetzungen beider Gruppen von Hypothesen. Direkte Beobachtungen der Membraciden in ihrem Habitat gaben bisher keinerlei Erkenntnisse zur Funktion. Die einzige experimentell getestete Hypothese, der mechanische Schutz vor Prädatoren, konnte bei einer Art bestätigt werden (Wood 1975, Wood 1977a). Acht andere Arten blieben jedoch, unter gleichen Versuchsbedingungen, ungeschützt durch ihr Pronotum (Wood 1977a). Die Auswirkungen des Fehlens von exponierten Teilen des Pronotums wurden in zwei Arbeiten beschrieben. Wood (1977a) schnitt für Prädations- und Aggregationsversuche Teile des Pronotums von *Umbonia crassicornis* ab und fand, dass die Tiere noch Tage und Wochen überlebten. Außerdem paarten sich viele dieser Weibchen und legten Eier (Wood 1977a). Weibchen und Männchen von *Paraxiphopoeus gestroi*, die mit abgebrochenen Pronota im Freiland gefunden wurden, überlebten nach Boulard (1973) genauso lange wie Individuen mit intakten Pronota. Auch bewegten und paarten sie sich wie ihre unbeschädigten Artgenossen, und die Weibchen legten Eier (Boulard 1973). Beide Arbeiten zeigen, dass das Abschneiden und Abbrechen von Pronotumteilen keine unmittelbar tödliche Wirkung hat und dass auch die Paarung und sogar die Ablage von Eiern zumindest bei einigen Individuen noch möglich ist. Dass aber tatsächlich keine Unterschiede zu intakten Artgenossinnen vorlagen, konnte mangels statistischer Prüfung nicht dokumentiert werden.

Adaptive wie nicht-adaptive Hypothesen zur Funktion des vergrößerten Pronotums der Membraciden setzen implizit dessen Heritabilität voraus. Nur dann könnte sich phänotypische Selektion in Evolution (intergenerationelle Unterschiede) umsetzen (Falconer und Mackay 1996, Roff 1997). Ebenso müsste das Pronotum mit der Körpergröße genetisch korrelieren, wenn ersteres nur eine Begleiterscheinung der Körpergröße sein sollte. Heritabilitäten wurden aber bei Membraciden noch nie geschätzt. Die direkte Bestimmung der Heritabilität ist oft und gerade im Freiland schwierig oder unmöglich (Falconer und Mackay 1996, Roff 1997).

Einfacher ist es dagegen zu prüfen, ob die Variabilität eines Merkmals u.a. auch durch additiv genetische Varianz erklärt werden könnte. Träfe das zu, dann wäre zumindest ein Potential für Heritabilität nachgewiesen.

Folgenden Fragen wurde bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* nachgegangen:

- Behindert oder vermindert ein abgebrochenes Pronotum die Fortpflanzungsaktivität und/oder Oviposition?
- Wie variabel sind das Pronotum und andere morphometrische Merkmale bei Männchen und Weibchen?
- Ist die Variabilität des Pronotums durch Heritabilität erklärbar?

7.2 Der Einfluss des pronotalen Dorsaldorns auf die Reproduktion

7.2.1 Paarungserfolg

7.2.1.1 Methode

Im Zeitraum vom 20.9.-12.12.1998 (etwa 140 Beobachtungsstunden) wurde für jede im Freiland vorgefundene Kopulation der Zustand des Pronotums beider Partner notiert. Der Zustand des Pronotums wurde bei Männchen in zwei Kategorien (intakt oder abgebrochen) und bei Weibchen in drei Kategorien (elongata, curvata [Definition s. 4.3.3], abgebrochen) eingeteilt. Die zum Vergleich herangezogenen Häufigkeiten dieser Kategorien in der Population stammen von dem 1997er Populationszensus (s. 2.6). Das Geschlecht der Imagines mit intaktem Dorsaldorn konnte direkt aufgrund desselben festgestellt werden. War dieses abgebrochen, dann konnte es bei den nicht kopulierenden Imagines nicht bestimmt werden (N = 118). Denn ihre Geschlechtsbestimmung hätte ihre Abnahme vom Zweig erfordert und damit massive Störungen zur Folge gehabt, z.B. die Auflösung von Aggregationen und wahrscheinlich einen Anstieg der LV-Mortalität. Solche Eingriffe waren aber wegen der noch geplanten Experimente mit denselben Individuen inakzeptabel.

Um diese Individuen trotzdem einem Geschlecht zuordnen zu können, wurden sie (als Näherung) jeweils zur Hälfte als Männchen bzw. Weibchen klassifiziert (jeweils N = 59). Die geschätzte Häufigkeit der Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn in der Population war die Summe aus dieser Hälfte und aus der Zahl der bewachenden Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn.

7.2.1.2 Ergebnis

Es wurden insgesamt 59 Kopulationen im Freiland beobachtet. Alle Kombinationen des Zustandes des Dorsaldorns bei Männchen und Weibchen waren vertreten (Tab. 27).

Tab. 27: Kopulationen im Freiland und der Zustand des Dorsaldorns bei Männchen und Weibchen (Definition s. 4.3.3). Alle Pronotum-Kombinationen der Paarungspartner wurden gefunden.

| Kombination der Paarungspartner | | Anzahl Kopulationen |
|---------------------------------|-------------|---------------------|
| Weibchen | Männchen | |
| elongata | intakt | 19 |
| elongata | abgebrochen | 5 |
| abgebrochen | abgebrochen | 3 |
| curvata | abgebrochen | 7 |
| abgebrochen | intakt | 12 |
| curvata | intakt | 13 |

Wenn der Zustand des Dorsaldorns einen Einfluss auf die Paarungshäufigkeit hätte, dann sollten Individuen einer bestimmten Dorsaldorn-Kategorie häufiger oder weniger häufig *in copula* anzutreffen sein, als es ihrer Häufigkeit in der Population entspräche. Es gab aber keinen signifikanten Unterschied zwischen dem Verhältnis von Männchen (Abb. 41) mit intaktem und abgebrochenem Dorsaldorn in Kopulationen einerseits (25 %, 75 %) und dem entsprechenden Verhältnis in der Gesamtpopulation andererseits (18 %, 82 %; Chi²-Vierfeldertest, $p > 0,1$, $\text{Chi}^2 = 1,3$, $\text{FG} = 1$).

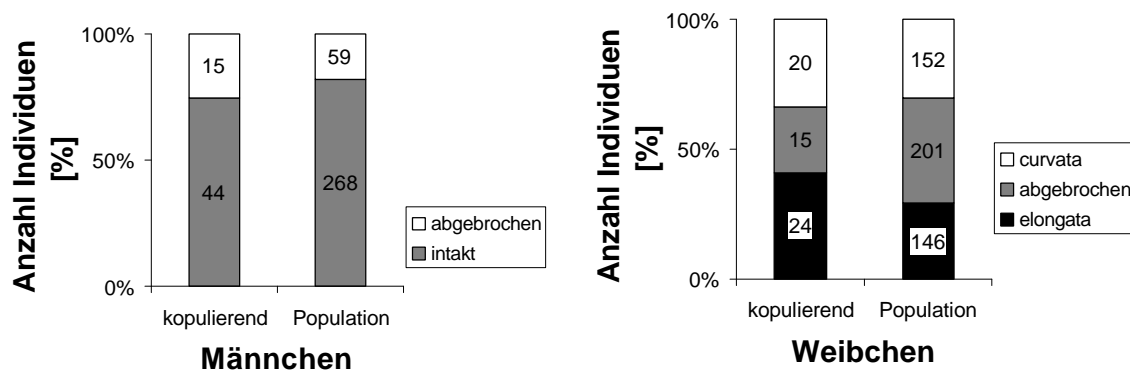


Abb. 41 (links): Männchen mit abgebrochenem und intaktem Dorsaldorn: ihr Vorkommen in Kopulationen unterschied sich nicht signifikant von ihrem Vorkommen in der Gesamtpopulation (Chi²-Vierfeldertest, $p > 0,1$). Stichprobengrößen: Zahlen in den Säulen.

Abb. 42 (rechts): Weibchen mit curvata- und elongata- sowie mit abgebrochenem Dorsaldorn: ihr Vorkommen in Kopulationen unterschied sich nicht signifikant von ihrem Vorkommen in der Gesamtpopulation (Chi²-Mehrfeldertest, $p > 0,05$). Stichprobengröße in den Säulen.

Ebensowenig gab es einen signifikanten Unterschied zwischen dem Verhältnis von Weibchen (Abb. 42) mit curvata-, abgebrochenem, bzw. elongata-Dorsaldorn in Kopulationen (34 %, 25 %, 41 %) und dem entsprechenden Verhältnis in der Gesamtpopulation (31 %, 40 %, 29 %; Chi²-Mehrfeldertest, $p > 0,05$, $\text{Chi}^2 = 5,5$, $\text{FG} = 2$). Der Tendenz nach waren allerdings Weibchen mit elongata-Dorsaldorn in Kopulationen häufiger repräsentiert als in der Gesamtpopulation und Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn weniger häufig.

7.2.2 Fortpflanzung der Weibchen

7.2.2.1 Methode

Die Häufigkeiten der Weibchen mit und ohne Gelege entstammen dem 1997-Zensus der Population (s. 2.6). Drei Weibchenkategorien wurden unterschieden: *elongata*-Morphe, *curvata*-Morphe (Definition s. 4.3.3) sowie Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn.

7.2.2.2 Ergebnis

Die Gelegebewachung war nicht auf Weibchen mit intaktem Dorsaldorn beschränkt. Tatsächlich war er etwa bei der Hälfte (52 %, N = 273) aller Gelege bewachenden Weibchen abgebrochen (Abb. 43).

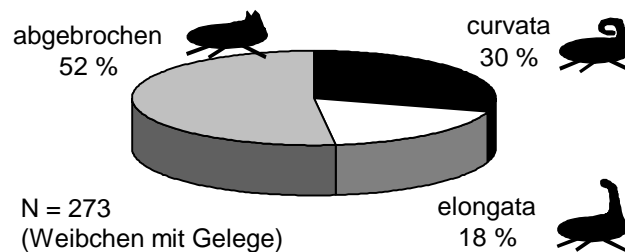


Abb. 43: Gelegebewachung wurde bei allen Weibchen gefunden, auch wenn sie sich in Form oder Zustand ihres pronotalen Dorsaldorns unterschieden (abgebrochen, bzw. intakt als *curvata*- und *elongata*-Morphen, Definition s. 4.3.3).

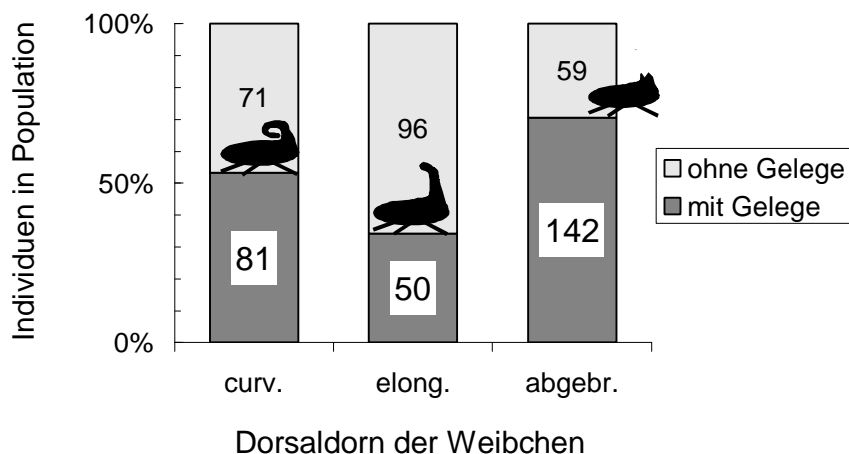


Abb. 44: Vergleich zwischen der Häufigkeit Gelege bewachender und nicht bewachender Weibchen in der Population (1997er Zensus). Bewachende *curvata*-Weibchen waren gleich häufig (χ^2 -Anpassungstest, $p > 0,4$), bewachende *elongata*-Weibchen dagegen weniger häufig als nicht bewachende Weibchen (χ^2 -Anpassungstest, $p < 0,001$). Von den Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn wurden dagegen mehr bewachende als nicht bewachende Individuen gefunden (χ^2 -Anpassungstest, $p < 0,001$). Die Zahlen in den Balken geben die jeweiligen Stichprobengrößen an.

Bei den *curvata*-Weibchen gab es so viele Gelege bewachende wie nicht bewachende Individuen (χ^2 -Anpassungstest, $p > 0,4$, $FG = 1$, $\chi^2 = 0,66$, Abb. 44). Von den *elongata*-Weibchen dagegen bewachten weniger Weibchen ein Gelege (χ^2 -Anpassungstest, $p < 0,001$, $FG = 1$, $\chi^2 = 14,49$, Abb. 44). Umgekehrt die Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn: sie wurden öfter mit als ohne Gelege angetroffen (χ^2 -Anpassungstest, $p < 0,001$, $FG = 1$, $\chi^2 = 34,27$, Abb. 44).

7.3 Die phänotypische Variabilität

7.3.1 Methode

Im Januar und Februar 1998 wurden alle zu dieser Zeit erreichbaren Aggregationen von Larven des letzten Stadiums (LV) täglich kontrolliert. Neu gehäutete Imagines wurden vom Zweig genommen, individuell aufbewahrt, betäubt (Ethylether), gewogen (Mettler, AE 160TM, Messgenauigkeit: 0,1 mg) und anschließend an ihrem Dorsaldorn mittels Wachs auf einen Draht „geklebt“. Dann wurden 10 morphometrische Merkmale (s. Tab. 28) unter einem WILD-Binokular bei 160-facher Vergrößerung gemessen. Auf diese Weise wurden insgesamt 113 Söhne aus 28 Familien mit $2 = n = 10$ ($n =$ Söhne pro Familie) sowie 57 Töchter aus 16 Familien mit $2 = n = 7$ ($n =$ Töchter pro Familie) gemessen.

Tab. 28: Kurzbeschreibungen der morphologischen Maße.

| Körpermaß | Beschreibung | Abb. |
|-----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------|
| Labium | von proximaler, lateraler Ausbuchtung bis zur Apikalspitze | keine |
| Flügel | von Flügelbasis (die unmittelbar an die untere Ecke des Ventrallobus anschließt) bis zur Apikalspitze | Abb. 4B |
| Caudaldorn | von ventraler Ecke des Ventrallobus bis zur Apikalspitze | Abb. 9H |
| Dorsaldorn | von ventraler Ecke des Ventrallobus bis zum Knick im Vorderrand des Dorsaldorns | Abb. 5A |
| Augen | maximaler Augenabstand, d.h. Distanz zwischen dem unteren rechten und dem unteren linken Innenrand (in ventro-frontaler Ansicht); | Abb. 4A |
| Humerale | maximaler Abstand zwischen den Humeraecken (in ventro-frontaler Ansicht) | Abb. 9B |
| Distallobus, median | vom Knick im Vorderrand des Dorsaldorns bis zum Distalende des Distallobus in Medianebene | Abb. 5C |
| Distallobus, quer | vom Distalende des Distallobus in Medianebene bis zu seiner Lateralspitze | Abb. 9E |
| Distallobus, lateral | vom Knick im Vorderrand des Dorsaldorns bis zur Lateralspitze des Distallobus | Abb. 5C |
| Subapikal-nodus | von seiner ventralen Kante bis zu seiner dorsalen Spitze | Abb. 5B |

In Ermangelung eines Messokulars wurde eine Messlupe (100 μ m-Skalierung) auf ein Okular montiert und die dadurch relativ gewordene Skalierung anschließend auf absolute Werte umgerechnet. Eine größere als die erzielte Messgenauigkeit von 55 μ m hätte angesichts weiterer, nicht zu behebbender Fehlerquellen (Vibrationen, Grenzen der idealen Ausrichtung des Objektes in der Horizontalebene,

Krümmungen der Objekte) keine höhere Präzision gebracht. Der Draht war auf einer Dritten Hand (no name-Produkt) montiert und daher in alle Richtungen drehbar. Dieses Vorgehen wurde nach zahlreichen Vorversuchen entwickelt und erlaubte die genaueste Ausrichtung und zugleich die flexibelste und schonendste Handhabung der Tiere. Weil ursprünglich größenassortative Paarungen geplant waren (zur Schätzung der Heritabilität), wurden Individuen von den beiden subjektiv eingeschätzten Enden des Variabilitätsspektrums (hinsichtlich Dorsaldorn, Flügellänge und/oder Distallobus) bevorzugt gesammelt. Es war meistens nur eine LV-Aggregation auf einer Wirtspflanze. Wenn nicht, dann betrug der Laufabstand zur nächsten Aggregation mindestens zwei Meter.

Zwar wichen die Daten in der visuellen Inspektion nicht erheblich von einer Normalverteilung ab, doch KS-Tests mit Lilliefors-Korrektur zeigten signifikante Abweichungen. Da auch eine Box-Cox-Transformation keine Annäherung an eine Normalverteilung bewirkte, wurden nicht-parametrische Tests und Maße verwendet. Histogramme zeigten entweder leicht bimodale (Dorsal-, Caudaldorn, Flügel, Gewicht und die drei Maße des Distallobus) oder leicht schiefe Verteilungen (Labium, Augen, Humeralweite und Subapikalnodus). Allerdings lag der Wert 0 jeweils im 95%-Konfidenzintervall des Mittelwertes der Schiefe (Ausnahme: männlichen Augenabstand), sodass die Verteilungen annähernd symmetrisch waren (STATISTICA, Hilfe-Funktion). Als Maß für die Variabilität der Merkmale durfte daher der Variationskoeffizient errechnet werden. Unterschiede in den Variationskoeffizient für ein Merkmal zwischen Männchen und Weibchen durften aber nicht mit dem F-Test geprüft werden, weil keine Normalverteilung vorlag (STATISTICA, Hilfe-Funktion). Bimodale Verteilungen waren aufgrund der Bevorzugung der Extremata des Variabilitätsspektrums der „auffälligen“ Merkmale (Dorsaldorn, Distalloben) zu erwarten. Da sie also nicht die natürliche Variabilität wiedergaben, werden sie im Folgenden nicht weiter diskutiert.

Allometriegleichungen wurden und werden oft als lineare Modell I-Regressionen logarithmierter Daten berechnet (Sudhaus und Rehfeld 1992, Sokal und Rohlf 1995) Die so erhaltene Steigung b entspricht dem Exponenten b der als „Allometriegleichung“ bekannten Exponentialfunktion $y = a \cdot x^b$ (Sudhaus und Rehfeld 1992), welche jedoch aus unlogarithmierten Daten errechnet wird. Beide unterstellen eine kausale Verbindung zwischen den Variablen, und weil diese Bedingung bei Allometrien meistens nicht erfüllt ist, gelten beide Methoden unter Statistikern als unzulässig (Sokal und Rohlf 1995). Wie von Sokal (1995) vorgeschlagen, wurden deswegen zusätzlich Geometric Mean Regressions (GMR) von logarithmierten Daten berechnet. Der Nachteil dieses Verfahrens ist das Fehlen eines Signifikanztests für die Abweichung der gefundenen von einer vorgegebenen Steigung (Sokal 1995), hier von $b = 1$ (Isometrie). Allerdings bietet der Standardfehler der Steigung (SF[b]) einen Anhaltspunkt über den Grad dieser Abweichung.

Mit Kendalls Partiellem Rangkorrelationskoeffizient kann jeweils nur ein Parameter konstant gehalten werden und für jede getestete Variable sollte N mindestens 10 bis 20 Individuen umfassen (Siegel und Castellan Jr. 1988). Da in beiden Geschlechtern dieselben Merkmale getestet werden sollten, war die

Stichprobengröße der kleineren Stichprobe, der Weibchen, entscheidend. Es konnten also drei Merkmale berücksichtigt werden ($57/20 = 2,8 \approx 3$ Variable).

7.3.2 Ergebnisse

Zur Charakterisierung der morphometrischen Verhältnisse bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* werden hier drei Aspekte behandelt: (1) Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern (Sexualdimorphismus), (2) Korrelationen zwischen allen Merkmalen innerhalb eines Geschlechts (Korrelationsmatrix) und (3) die Form der Korrelation der Merkmale mit der

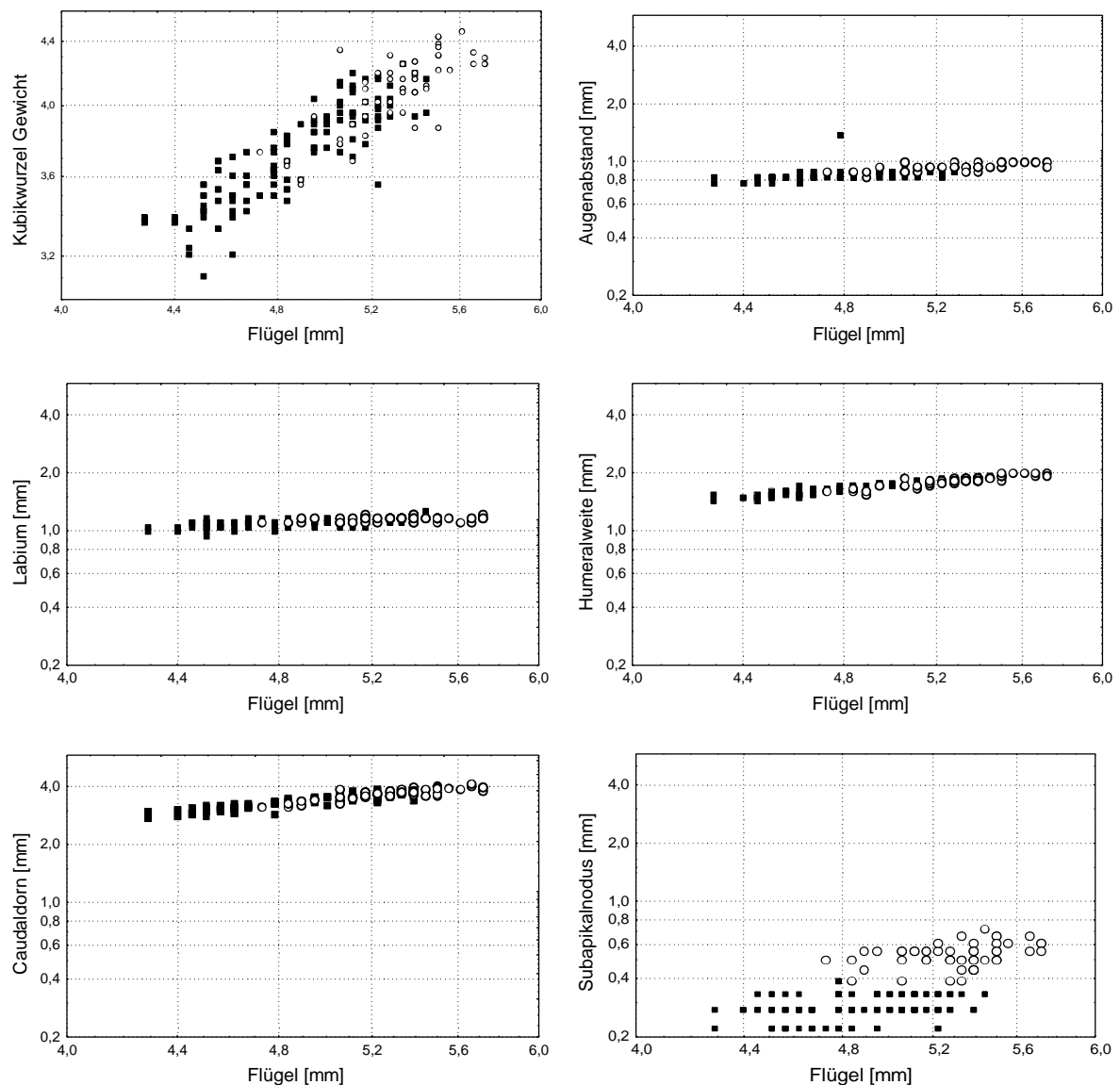


Abb. 45 Korrelation verschiedener Körpermaße mit der Länge des Vorderflügels bei Männchen (dunkle Quadrate) und Weibchen (helle Kreise). Der Übersicht wegen sind keine Iso- und Allometriegeraden eingezeichnet, und alle Achsen sind gleich groß.

Flügelänge innerhalb eines Geschlechts (Allometrie). Bei der grafischen Darstellung der Ergebnisse (Abb. 45 und Abb. 46) wurden, zur leichteren Vergleichbarkeit, dieselben Skalen für alle Merkmale verwendet.

Pyrgauchenia tristaniopsis war sexualdimorph hinsichtlich des Frischgewichts sowie aller 10 morphologischer Merkmale (Tab.29). Es gab zwei Gruppen von Merkmalen. Bei der einen Gruppe waren die Merkmale der Weibchen größer als jene der Männchen. Dazu gehörten alle nicht pronotalen Körpermaße (Gewicht, Flügelänge, Augenabstand, Labium) sowie diejenigen pronotalen Merkmale, die entweder in der Körperquerachse (Humerele) oder in der Körperlängsachse (Caudaldorn sowie Subapikalnodus auf demselben) liegen. Die andere Gruppe von Merkmalen war umgekehrt bei den Männchen größer als bei den Weibchen. Das waren die pronotalen Merkmale der Vertikalachse (Dorsaldorn sowie die Maße des Distallobus). Beide Gruppen unterschieden sich außerdem in ihren Allometriegeraden (s.u.).

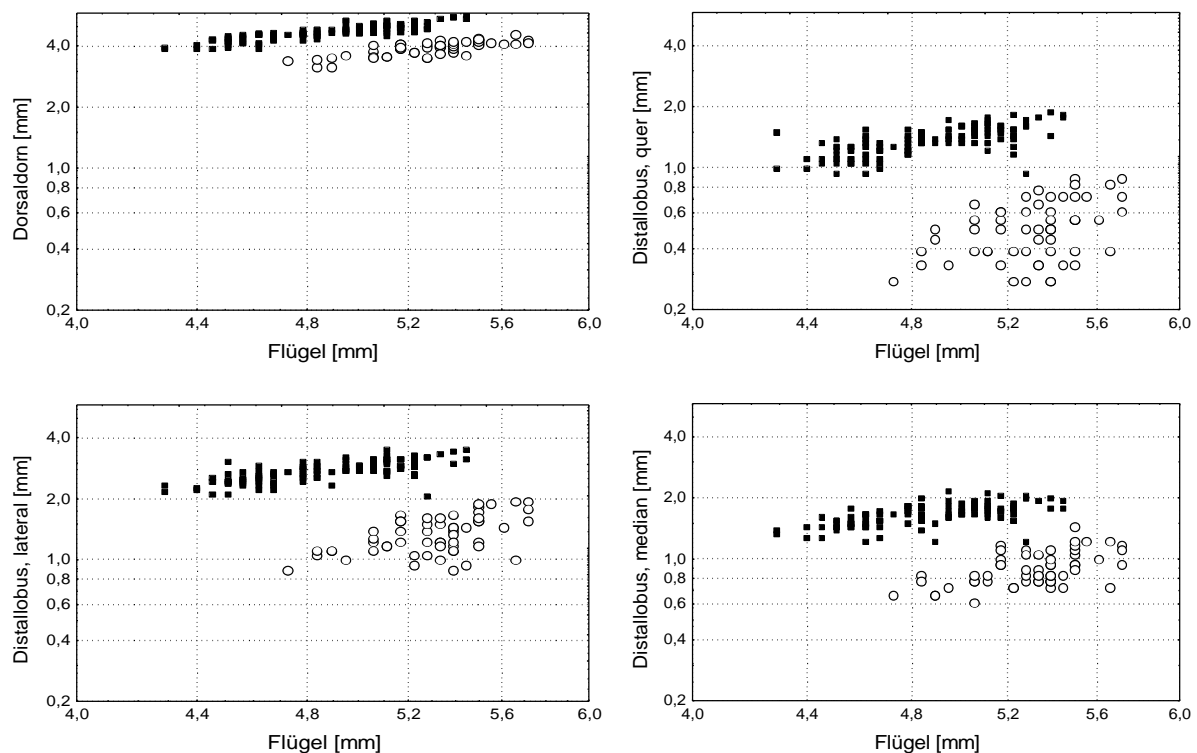


Abb. 46: Korrelation verschiedener Körpermaße mit der Länge des Vorderflügels bei Männchen (dunkle Quadrate) und Weibchen (helle Kreise). Der Übersicht wegen sind keine Iso- und Allometriegeraden eingezeichnet, und alle Achsen sind gleich groß.

Eine qualitative Betrachtung der Variationskoeffizienten deutet auf Unterschiede in der Variabilität der Merkmale hin (Tab.29). Unter den nicht pronotalen Merkmalen hat das Gewicht die größte Variabilität, unter den pronotalen Merkmalen sind es die Teilstrukturen des Dorsal- (Distallobus) und Caudaldorns (Subapikalnodus). Mit Ausnahme dieser Teilstrukturen scheinen die Männchen die variableren Merkmale zu haben.

Tab. 29: Sexualdimorphismus bei *Pyrgauchenia tristaniopsis*. Angegeben ist der Median mit erstem und drittem Quartil (Q; in mm) sowie der Variationskoeffizient für Weibchen (N = 57, außer Subapikalnodus N = 55) und Männchen (N = 113, außer Supapikalnodus N = 112). Die Mediane aller Parameter unterschieden sich signifikant zwischen Weibchen und Männchen ($p < 0,000001$, bzw. Bonferroni-korrigiert ($t = 26$) $p < 0,0001$, U-Tests, zweiseitig; U = 1029, 784, 616, 1363, 1248, 915, 409, 20, 0, 0, 2). Die Variationskoeffizienten (VK) dürfen nur qualitativ verglichen werden (s. 7.3.1).

| | Weibchen | | Männchen | |
|----------------------|-------------------|-------|-------------------|-------|
| | Median (1., 3. Q) | VK | Median (1., 3. Q) | VK |
| Gewicht [mg] | 70,0 (61,0, 77,0) | 16,02 | 52,0 (44,0, 61,0) | 20,87 |
| Flügelänge | 5,34 (5,17, 5,5) | 4,35 | 4,84 (4,62, 5,12) | 5,84 |
| Augenabstand | 0,94 (0,94, 0,94) | 4,01 | 0,83 (0,83, 0,88) | -- |
| Labium | 1,16 (1,10, 1,16) | 2,74 | 1,10 (1,10, 1,10) | 4,39 |
| Humerale | 1,82 (1,76, 1,87) | 5,9 | 1,71 (1,60, 1,76) | 7,29 |
| Dorsaldorn | 4,02 (3,69, 4,13) | 8,02 | 4,62 (4,46, 4,95) | 8,78 |
| Distallobus, median | 0,83 (0,77, 1,05) | 19,62 | 1,65 (1,49, 1,76) | 12,18 |
| Distallobus, quer | 0,50 (0,39, 0,61) | 32,63 | 1,38 (1,21, 1,54) | 15,93 |
| Distallobus, lateral | 1,27 (1,1, 1,54) | 21,18 | 2,75 (2,48, 2,97) | 11,78 |
| Caudaldorn | 3,74 (3,58, 3,85) | 6,21 | 3,30 (3,14, 3,52) | 7,67 |
| Subapikalnodus | 0,50 (0,50, 0,55) | 14,09 | 0,28 (0,28, 0,33) | 13,01 |

Die Korrelationen zwischen zwei Merkmalen innerhalb eines Geschlechts waren stets positiv (Tab. 30). Die größte Korrelation bestand zwischen der Länge der Vorderflügel und dem Humeralabstand, und zwar sowohl bei Männchen ($T = 0,83$) als auch bei Weibchen ($T = 0,79$, Tab. 30). Nur etwas geringer war die Korrelation zwischen dem Gewicht und dem Humeralabstand (Tab. 30). Generell korrelierten die pronotalen Merkmale in beiden Geschlechtern mit der Flügelänge mehr als mit dem Körpergewicht. Die beiden pronotalen Merkmale, die mit der Flügelänge am stärksten korrelierten, waren der Caudal- und der Dorsaldorn – ebenfalls in beiden Geschlechtern. Die relativ größten intersexuellen Unterschiede betrafen die drei Maße des Distallobus mit den nicht pronotalen Merkmalen Gewicht, Flügelänge, und Augenabstand. Aber insgesamt waren die intersexuellen Unterschiede gering, d.h. die gering ausgeprägten oder nicht nachweisbaren Korrelationen der Männchen waren auch jene der Weibchen.

Die Korrelationsmatrix gibt keine Korrelationen zwischen zwei Merkmalen unabhängig von ihrem Zusammenhang mit anderen Merkmalen an (s. 7.3.1). Das kann nur die partielle Korrelationsanalyse, die aber nur für drei Merkmale durchgeführt werden durfte (s. 7.3.1). Im

Hinblick auf die Funktion der pronotalen „Exzessivbildungen“ wurden hier das Gewicht, die Flügellänge und der Dorsaldorn ausgewählt.

Tab. 30: Kendalls Rangkorrelationskoeffizienten T fürs Gewicht und 10 morphometrische Merkmale der Weibchen (N = 57, außer Subapikalnodus N = 55, grau unterlegt) und Männchen (N = 113, außer Supapikalnodus N = 112). Alle mit * markierten Koeffizienten sind mit mindestens $p < 0,05$ signifikant ($T \neq 0$). Die Signifikanzen sind Bonferroni-korrigiert mit $13 \leq \tau \leq 26$ für Weibchen und Männchen. Gew – Gewicht; Flü – Flügel; Aug – Auge; Lab – Labium; Hum – Humeralweite; Dd – Dorsaldornlänge; DI – Distallobus (q – quer; la – lateral; me – median); Cd – Caudaldornlänge; Cd-no – Subapikalnodus des Caudaldorns).

| | Gew | Flü | Aug | Lab | Hum | Dd | DI-q | DI-la | DI-me | Cd | Cd-no |
|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Gew | -- | 0,58* | 0,61* | 0,15 | 0,72* | 0,52* | 0,27* | 0,35* | 0,35* | 0,56* | 0,25 |
| Flü | 0,71* | -- | 0,56* | 0,26 | 0,79* | 0,60* | 0,30* | 0,37* | 0,39* | 0,63* | 0,25 |
| Aug | 0,66* | 0,62* | -- | 0,11* | 0,69* | 0,53* | 0,32* | 0,39* | 0,41* | 0,63* | 0,35* |
| Lab | 0,38* | 0,44* | 0,38* | -- | 0,28* | 0,29* | 0,17 | 0,26 | 0,28* | 0,20 | -0,12 |
| Hum | 0,80* | 0,83* | 0,70* | 0,43* | -- | 0,62* | 0,32* | 0,39* | 0,41* | 0,65* | 0,24 |
| Dd | 0,62* | 0,72* | 0,59* | 0,47* | 0,71* | -- | 0,49* | 0,56* | 0,50* | 0,60* | 0,28 |
| DI-q | 0,55* | 0,55* | 0,50* | 0,39* | 0,61* | 0,66* | -- | 0,76* | 0,45* | 0,39* | 0,25 |
| DI-la | 0,57* | 0,60* | 0,51* | 0,34* | 0,63* | 0,66* | 0,75* | -- | 0,72* | 0,44* | 0,26 |
| DI-me | 0,52* | 0,51* | 0,50* | 0,24* | 0,57* | 0,54* | 0,55* | 0,73* | -- | 0,39* | 0,22 |
| Cd | 0,66* | 0,75* | 0,63* | 0,37* | 0,76* | 0,72* | 0,61* | 0,64* | 0,55* | -- | 0,31* |
| Cd-no | 0,21* | 0,24* | 0,20* | 0,15 | 0,25* | 0,25* | 0,27* | 0,26* | 0,22* | 0,29* | -- |

Bei den Männchen korrelierten Gewicht und Flügellänge unabhängig vom Dorsaldorn positiv miteinander ($T_{GF,D} = 0,48$, $p < 0,0001$, zweiseitig). Eine der beiden einfachen Korrelationen des Dorsaldorns (mit Gewicht und Flügellänge, s. Tab. 30) könnte also entfallen, wenn eines der beiden Körpermaße konstant gehalten würde. Aber der Dorsaldorn korrelierte sowohl (1) mit dem Gewicht unabhängig von der Flügellänge ($T_{GD,F} = 0,22$, $p < 0,05$, zweiseitig) als auch (2) mit der Flügellänge unabhängig vom Gewicht ($T_{FD,G} = 0,51$, $p < 0,0001$, zweiseitig). An der Größe von T ist zu erkennen, dass er stärker mit der Flügellänge als mit dem Gewicht korrelierte. Ähnlich waren die Verhältnisse bei den Weibchen: Gewicht und Flügellänge korrelierten positiv miteinander unabhängig vom Dorsaldorn ($T_{GF,D} = 0,39$, $p < 0,01$). Letzterer korrelierte zwar signifikant positiv mit der Flügellänge ($T_{FD,G} = 0,43$, $p < 0,001$), aber nicht mit dem Gewicht ($T_{GD,F} = 0,26$, n.s.).

Für die weitere morphometrische Analyse wurde mittels Kurvenanpassung geprüft, ob die Merkmale allo- oder isometrisch mit der Körpergröße zunahen. Als Maß für die Körpergröße diente hier die Flügellänge, die im Vergleich mit dem Gewicht den jeweils höheren Korrelationskoeffizienten aufwies.

Der Caudaldorn und der Dorsaldorn nahmen mit Steigungen zwischen $b = 1,32$ und $b = 1,88$ in beiden Geschlechtern positiv allometrisch mit der Flügellänge zu (Tab.31). Der b-Wert des

Dorsaldorns war dabei größer als jener des Caudaldorns, und die b-Werte der Weibchen waren größer als die der Männchen. Ob beide Merkmale damit signifikant von $b = 1$ (Isometrie) abwichen, kann mit einer GMR aber nicht getestet werden (vgl. 7.3.1). Allerdings hatten sie von allen pronotalen Merkmalen die geringsten Standardfehler der GMR. Auch die mittels der Exponentialfunktion $y = a * x^b$ errechneten b-Werte waren etwas größer als 1, und sie hatten die größten Korrelationskoeffizienten unter den pronotalen Merkmalen.

Tab. 31: Der Zuwachs morphologischer Merkmale mit der Flügellänge bei Weibchen (N = 57, außer Subapikalnodus N = 55) und Männchen (N = 113, außer Supapikalnodus N = 112). Wenn die Steigung b von 1 abweicht, liegt Allometrie vor. Die Steigungen b (grau unterlegt) wurden hier zweifach geschätzt: als b der Exponentialfunktion der unlogarithmierten (Exp) und als b der Geometric Mean Regression der logarithmierten Daten (GMR). R^2 - Regressionskoeffizient; SF (b) – Standardfehler von b; Gew – Gewicht; Flü – Flügel; Aug – Auge; Lab – Labium; Hum – Humeralweite; Dd – Dorsaldornlänge; DI – Distallobus (q – quer; la – lateral; me – median); Cd – Caudaldornlänge; Cd-no – Subapikalnodus des Caudaldorns)

| Merkmal | Weibchen | | | | Männchen | | | |
|--------------|----------|-------|------|--------|----------|-------|------|--------|
| | Exp | | GMR | | Exp | | GMR | |
| | b | R^2 | b | SF (b) | b | R^2 | b | SF (b) |
| Gew | 1,00 | 0,61 | 1,28 | 0,11 | 1,05 | 0,75 | 1,21 | 0,06 |
| Aug | 0,63 | 0,47 | 0,92 | 0,09 | 0,58 | 0,27 | 1,11 | 0,09 |
| Lab | 0,23 | 0,13 | 0,62 | 0,08 | 0,42 | 0,31 | 0,76 | 0,06 |
| Hum | 1,25 | 0,83 | 1,37 | 0,08 | 1,18 | 0,88 | 1,25 | 0,04 |
| Dd | 1,46 | 0,61 | 1,88 | 0,16 | 1,32 | 0,76 | 1,51 | 0,07 |
| DI-q | 3,12 | 0,17 | 7,49 | 0,92 | 1,90 | 0,47 | 2,77 | 0,19 |
| DI-la | 2,46 | 0,26 | 4,78 | 0,55 | 1,50 | 0,54 | 2,04 | 0,13 |
| DI-me | 2,34 | 0,29 | 4,32 | 0,49 | 1,35 | 0,41 | 2,12 | 0,16 |
| Cd | 1,22 | 0,71 | 1,44 | 0,11 | 1,17 | 0,78 | 1,32 | 0,06 |
| Cd-no | 1,15 | 0,13 | 3,21 | 0,41 | 0,70 | 0,10 | 3,04 | 0,28 |

Beim Größenvergleich zwischen den Geschlechtern wurden zwei Gruppen von Merkmalen festgestellt (Männchen größer als Weibchen bzw. umgekehrt, s.o.). Abb. 45 und Abb. 46 zeigen qualitativ, dass sich beide Gruppen in ihren Iso-, bzw. Allometrie-geraden unterschieden. Waren die Merkmale bei Männchen kleiner als bei Weibchen ($M < W$), dann lagen die Merkmale beider Geschlechter auf derselben Iso- oder Allometrie-geraden. Waren die Merkmale dagegen bei den Männchen größer als bei den Weibchen ($M > W$), dann lagen die Merkmale nicht auf derselben Gerade. GMRs können untereinander nicht statistisch verglichen werden, weswegen hier qualitativ argumentiert wird: in der ($M < W$)-Gruppe war die geschlechtsspezifische Differenz der körpergrößenunabhängigen Konstante a geringer als in der ($M > W$)-Gruppe (Tab. 32).

Tab. 32: Vergleich der körpergrößenunabhängigen Konstante a zwischen den beiden Merkmalsgruppen $M > W$ (Männchen größer als Weibchen) und $M < W$ (Männchen kleiner als Weibchen). Als Beispiel dienen der Dorsaldorn (Dd) und der Caudaldorn (Cd). Die Differenz der Konstanten a zwischen den Geschlechtern war bei der ersten Gruppe größer als bei der zweiten. Das galt unabhängig von der Art ihrer Berechnung (GMR – Geometric Mean Regression bzw. Exp – Exponentialgleichung).

| Gruppe | GMR | | | Exp | | |
|------------|-------|-------|-----------|-------|-------|-----------|
| | a (M) | a (W) | Differenz | a (M) | a (W) | Differenz |
| M > W (Dd) | -0,85 | -1,77 | -0,92 | 0,58 | 0,34 | 0,24 |
| M < W (Cd) | -0,89 | -1,11 | -0,22 | 0,52 | 0,48 | 0,04 |

7.4 Die Ähnlichkeit zwischen Verwandten

7.4.1 Methode

Grundsätzlich lässt sich aus der phänotypischen Ähnlichkeit von Verwandten die Heritabilität eines Merkmals ableiten (Falconer und Mackay 1996, Roff 1997). Als Maß für diese phänotypische Ähnlichkeit wird der Intraklassen-Korrelationskoeffizient t („intraclass correlation coefficient“) definiert (Falconer und Mackay 1996):

$$t = \frac{\mathbf{s}_Z^2}{\mathbf{s}_Z^2 + \mathbf{s}_B^2}$$

wobei \mathbf{s}_B^2 - phänotypische Varianz innerhalb Familien (Varianz der Geschwister um den Mittelwert der Familie), \mathbf{s}_Z^2 - phänotypische Varianz zwischen Familien (Varianz der Familienmittelwerte um den Mittelwert der Population) ist.

Diese Varianzen können aus den mittleren Quadratsummen (= Varianzen) einer einfaktoriellen ANOVA bestimmt werden, bei der die Familienzugehörigkeit als Faktor eingesetzt wird (Roff 1997):

$$t = \frac{MS_{AF} - MS_{AP}}{MS_{AF} + (k - 1)MS_{AP}}$$

wobei MS_{AF} - mittlere Quadratsumme (Varianz) zwischen Familien, MS_{AP} - Varianz innerhalb Familien, k - korrigierte Familiengröße ist.

Der Koeffizient t ist umso größer, je unähnlicher sich die Familien sind, d.h. je größer die phänotypische Varianz *zwischen* den Familien ist. Umgekehrt formuliert: je ähnlicher einander Verwandte (Familienmitglieder) sind, umso größer ist der Koeffizient. Für Vollgeschwister gilt zwischen t und der Heritabilität (h^2 , „narrow sense heritability“) folgender Zusammenhang (Falconer und Mackay 1996):

$$t \geq \frac{1}{2}h^2$$

oder vereinfacht (Roff 1997): $h^2 = 2t$.

ANOVAs setzen üblicherweise die Normalverteilung der Daten (Sokal und Rohlf 1995) voraus. Allerdings ist eine ANOVA nach Roff (1997) „very robust to fairly extreme skew“, und sie wird daher auch bei den oft nicht normalverteilten, quantitativ genetischen Daten regelmäßig angewandt (Roff

1997). Für die Anwendbarkeit einer ANOVA spricht im vorliegenden Fall außerdem die Tatsache, dass die Daten annähernd symmetrisch waren, also nur eine geringe Schiefe aufwiesen (s.o.). Nach Köhler (1996) muss für die Berechnung der mittleren Quadratsummen nicht zwischen Modell I- und Modell II-ANOVAs unterschieden werden. Die Quadratsummen wurden aus diesen Gründen - für Männchen und Weibchen getrennt - mittels einer Modell I-ANOVA errechnet, bei der die Familienzugehörigkeit als unabhängige Variable eingesetzt wurde.

Zwar wurden zur Probe die genetische, die umweltbedingte und die phänotypische Korrelation zwischen Flügellänge und Dorsaldorn berechnet. Da sie aber 1, bzw. -1 weit überschritten, waren sie nicht mehr genetisch interpretierbar und bleiben daher unberücksichtigt. Es ist bekannt, dass Berechnungen der genetischen Korrelationen selbst bei sehr großen Stichprobenzahlen mit einem hohen Standardfehler behaftet sind (Roff 1997).

7.4.2 Ergebnis

Die Varianz zwischen Familien leistete bei fast allen Merkmalen einen signifikant (von Null abweichenden) Beitrag zur Gesamtvarianz des betreffenden Merkmals (Tab. 33). Das galt für Männchen wie für Weibchen.

Tab. 33: Der Anteil der Varianz zwischen Familien an der Gesamtvarianz diverser morphometrischer Merkmale. Die Berechnung erfolgte für Männchen und Weibchen getrennt, da es sich um sexualdimorphe Merkmale handelte. Mit * markierte Intraklassen-Koeffizienten waren mit $p < 0,01$ signifikant ($t \neq 0$; die Signifikanzen sind Bonferroni-korrigiert mit $13 = t = 26$). Der Standardfehler SF der Heritabilität wurde nach dem Vollgeschwister-Design (Roff 1997) berechnet. Abkürzungen s. Tab.32.

| Merkmal | Männchen | | | Weibchen | | |
|--------------|----------|----------------|----------------------|----------|----------------|----------------------|
| | t | h ² | SF (h ²) | t | h ² | SF (h ²) |
| Gew | 0,73* | 1,45 | 0,17 | 0,61* | 1,23 | 0,24 |
| Flü | 0,80* | 1,60 | 0,11 | 0,67* | 1,39 | 0,21 |
| Aug | 0,43* | 0,86 | 0,20 | 0,31 | 0,63 | 0,21 |
| Lab | 0,24* | 0,49 | 0,21 | 0,31 | 0,63 | 0,21 |
| Hum | 0,67* | 1,33 | 0,16 | 0,78* | 1,56 | 0,15 |
| Dd | 0,73* | 1,45 | 0,14 | 0,72* | 1,44 | 0,19 |
| DI-me | 0,50* | 1,01 | 0,20 | 0,31 | 0,61 | 0,30 |
| DI-qu | 0,61* | 1,22 | 0,17 | 0,51* | 1,01 | 0,27 |
| DI-la | 0,58* | 1,15 | 0,18 | 0,57* | 1,14 | 0,25 |
| Cd | 0,69* | 1,38 | 0,15 | 0,66* | 1,32 | 0,22 |
| Cd-no | 0,15 | 0,30 | 0,19 | 0,14 | 0,29 | 0,19 |

Besonders hoch war dieser Beitrag für die Flügel (80%), das Gewicht (73%) und den Dorsaldorn (73%) der Männchen. Bei den Weibchen war der Beitrag für den Dorsaldorn mit 72% noch größer als jener für die Flügel (67%) oder das Gewicht (61%). Bei den Weibchen waren die Koeffizienten mit Ausnahme des Humerale kleiner als bei Männchen.

Offensichtlich erreichte also der Dorsaldorn als pronotales Merkmal unbekannter Funktion bei Männchen und bei Weibchen eine maximale Heritabilität, die etwa jener von funktionell bedeutsamen Körpermaßen (z.B. dem Gewicht) entsprach.

7.5 Diskussion

7.5.1 Die Bedeutung des Dorsaldorns für die Reproduktion

Kopulationen im Freiland waren nicht auf Individuen mit einem intakten Dorsaldorn beschränkt. Jeweils 25 % aller bei einer Kopulation angetroffenen Männchen und Weibchen hatten einen abgebrochenen Dorsaldorn. Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn legten außerdem Eier und bewachten ihre Gelege: immerhin 52 % aller Gelege bewachenden Weibchen hatten einen abgebrochenen Dorsaldorn. Diese Befunde bestätigen die Beobachtungen von Boulard (1973): Die afrikanische Art *Paraxiphopoeus gestroi* besitzt einen caudalen und zwei laterale Pronotumfortsätze. Beide Geschlechter der untersuchten Freilandpopulation paarten sich, und die Weibchen legten Eier, selbst wenn die Fortsätze abgebrochen waren. Auch das experimentelle Abschneiden des dorsalen und/oder der lateralen Fortsätze von *Umbonia crassicornis* verhinderte nicht die Kopulation oder, bei den Weibchen, die Eiablage (Wood 1977a).

Unbeantwortet blieb aber bislang die Frage, ob das Abbrechen von Pronotumteilen die *Wahrscheinlichkeit* für Kopulationen und/oder für die Eiablage mindert. Die Ergebnisse bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* sprechen dagegen, dass Individuen mit beschädigtem Pronotum Nachteile bei der Paarungshäufigkeit oder der Eiablage erfahren. Erstens kopulierten sowohl Männchen als auch Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn so oft, wie es ihrer Häufigkeit in der Population entsprach. Zweitens war die Anzahl Weibchen mit beschädigtem Dorsaldorn, die ein Gelege produzierten und es bewachten, sogar größer als die Zahl derjenigen Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn, die nicht auf Gelegen gefunden wurden.

Der Befund, dass Weibchen mit abgebrochenem Dorsaldorn häufiger Gelege produzierten, als es ihrem Anteil an der Population entsprach, *elongata*-Morphe dagegen weniger, gibt vermutlich keine Fitnessunterschiede wieder. Er ist einfacher durch einen spezifischen Alterungseffekt erklärbar. Denn wahrscheinlich hatte (1) der Dorsaldorn mit zunehmendem Alter eine höhere Wahrscheinlichkeit abzubrechen (wegen Kumulation entsprechender Gelegenheiten), und vermutlich waren (2) bewachende Weibchen älter als nicht bewachende. Denn nur die Gruppe der Weibchen ohne Gelege konnte auch frisch gehäutete Weibchen

enthalten, weswegen sie im Durchschnitt jünger als die Gruppe der Gelege bewachenden Weibchen gewesen sein sollte. Außerdem ist die Annahme plausibel, dass (3) der Dorsaldorn bei der *elongata*- leichter als bei der *curvata*-Morphe abbrach, weil er, durch seine längliche und gerade Form bei der *elongata*-Morphe, mehr exponiert war als bei der *curvata*-Morphe. Die Konsequenz dieser Annahmen: Weibchen mit abgebrochenem Pronotum sollten häufiger unter Weibchen mit Gelegen (= ältere Weibchen) vertreten sein als unter Weibchen ohne Gelege. Umgekehrt sollten Weibchen mit intaktem Dorsaldorn, zumindest die *elongata*-Morphe, häufiger bei Weibchen ohne Gelege (= jüngere Weibchen) als bei Weibchen mit Gelege sein. Beide Voraussagen trafen zu (Abb. 44).

7.5.2 Sexualdimorphismus des Pronotums

Diejenigen pronotalen Merkmale, die bei den Weibchen größer als bei den Männchen waren, z.B. der Caudaldorn, lagen in beiden Geschlechtern auf derselben Allometrie geraden (s. 7.3). Der Sexualdimorphismus dieser Merkmale (und jener der Körpergröße) könnte also allein durch Annahme einer evolutiven Körpergrößen-Verkleinerung entlang der gemeinsamen Allometrie gerade erklärbar sein. Die Entstehung von Pronotalstrukturen als allometrische Begleiterscheinungen einer Evolution der Körpergröße ist der Kern nicht-adaptiver Hypothesen zur Pronotum evolution der Membraciden (z.B. Strümpel 1972, Boulard 1973). Weil sie keinen Selektionsdruck notwendig macht, der sich spezifisch auf diese Merkmale richtete, ist sie als sparsamere Hypothese gegenüber adaptiven Erklärungen vorzuziehen. Allerdings schließt Evolution entlang einer Allometrie geraden keineswegs aus, dass das Verhältnis des korrelierten zum selektierten Merkmal selbst einem Selektionsdruck unterliegt, wodurch das korrelierte Merkmal keine Begleiterscheinung mehr wäre (Price und Langen 1992).

Anders dagegen die pronotalen Merkmale, die bei den Männchen größer als bei den Weibchen sind (Dorsaldorn und sein Apex). Ihr Sexualdimorphismus ist nicht durch Evolution entlang einer gemeinsamen Allometrie gerade erklärbar, weil beide Geschlechter auf verschiedenen Geraden lagen (s. 7.3) – er ist also körpergrößenunabhängig.

Eine wichtige Schlussfolgerung aus diesen Ergebnissen ist, dass das Pronotum von Membraciden vermutlich keine einheitliche Merkmalsgruppe ist, deren Entstehung und gegenwärtiger Erhalt durch einen einzigen, gemeinsamen evolutiven Faktor erklärt werden könnte.

7.5.3 Ist das Pronotum heritabel?

Der große Intra-Klassen-Korrelationskoeffizient t wies für viele Merkmale einen großen Beitrag der phänotypischen Varianz zwischen Familien an der phänotypischen Gesamtvarianz aus. Das bedeutet, dass ein entsprechend großer Prozentsatz der Gesamtvarianz auf Faktoren zurückging, welche sowohl die Unterschiede zwischen als auch die Ähnlichkeiten innerhalb Familien bedingten. Da hier (1) eine Vollgeschwister-Analyse zu Grunde gelegt wurde, bei der (2) alle Nachkommen eines Weibchens auf demselben Zweig (zumindest auf derselben Wirtspflanze) aufwuchsen, beinhaltet die phänotypische Gesamtvarianz drei solcher Faktoren: neben der additiv genetischen Varianz (V_A) auch die Dominanzvarianz (V_D) und die Umweltvarianz (V_{Ec}) (Falconer und Mackay 1996). Epistatische Effekte (Interaktionen zwischen Loci) gelten dagegen auch bei Vollgeschwister-Analysen als vernachlässigbar (Falconer und Mackay 1996, Roff 1997). Sowohl Additive, Dominanz- und/oder Umweltvarianz könnten also allein oder zusammen ursächlich für die große Ähnlichkeit der Geschwister von *Pyrgauchenia tristaniopsis* gewesen sein. Erkenntnisse über andere Arten zeigen jedoch, dass vermutlich nicht alle drei Komponenten gleich wichtig sind.

Die Dominanzvarianz (Interaktion zwischen Allelen) ist bei morphologischen Merkmalen – im Gegensatz etwa zu Merkmalen der Lebensgeschichte – am geringsten (Roff 1997). Ein Review von 11 Studien zeigte, dass Vollgeschwister-Analysen nur tendenziell, aber nicht statistisch signifikant höhere Heritabilitäten als Eltern-Nachkommen-Analysen lieferten (Mousseau und Roff 1987). Aus diesen beiden Ergebnissen folgte Roff (1997), dass Dominanzvarianz für morphologische Parameter, wie sie hier vorliegen, vernachlässigbar sei. Die Umweltvarianz ist hier derjenige Teil der umweltbedingten phänotypischen Varianz, welcher zwar die Varianz *zwischen* Familien, nicht aber die Varianz *innerhalb* Familien erhöht (Falconer und Mackay 1996). Er kann auf familienspezifisch gleiche Nährstoff- und Temperaturbedingungen, aber auch auf maternale Einflüsse und/oder unbekannte („intangible“) Ursachen zurückgehen (Falconer und Mackay 1996). Bei morphologischen Merkmalen sind letzteres besonders „Zufälle“ während der ontogenetischen Entwicklung (Falconer und Mackay 1996). Maternale Effekte (Falconer und Mackay 1996, Roff 1997) waren bei *Pyrgauchenia tristaniopsis* vermutlich vernachlässigbar, weil die Brutpflege bei dieser Art keine erkennbaren Leistungen beinhaltet, die unmittelbar die Entwicklungsbedingungen der Eier beeinflussten, z.B. deren Entwicklungsgeschwindigkeiten. Dagegen ist es leicht denkbar, dass die große Ähnlichkeit zwischen Geschwistern allein oder vorwiegend auf gleichen Nährstoffressourcen beruhte. So gibt es Hinweise, dass schlechteres Nährstoffangebot die Länge und das Gewicht von *Umbonia crassicornis*-Nachkommen

reduziert (Wood und Dowell 1984). Nachgewiesen wurde dieser Zusammenhang bei Aphiden (z.B. Dixon und Dharma 1980, Kindlmann und Dixon 1992) und Delphaciden (Padgham 1983). Variable Körpergrößen würden sich, wegen der engen allo- oder isometrischen Beziehungen, auch auf korrelierte Merkmale auswirken, z.B. auf den Pronotaldorn.

Die Ähnlichkeit zwischen Geschwistern könnte allerdings auch oder vor allem auf additiv genetischen Effekten, also auf einer großen Heritabilität beruhen. Zahlreiche Insektenarten zeigen eine hohe Heritabilität ihrer morphologischen Merkmale (s. Übersichten in Mousseau und Roff 1987, Roff 1997). Zwar sind Heritabilitäten > 1 , wie sie für viele Merkmale von *Pyrgauchenia tristaniopsis* gefunden wurden, nicht genetisch interpretierbar. Sie sind aber rechnerisch möglich und auch in der Literatur zu finden (Mousseau und Roff 1987). Solche Werte zeigen ein Potential für hohe Heritabilität, dokumentieren aber gleichzeitig ihre Überschätzung (Mousseau und Roff 1987). Im Fall von *P. tristaniopsis* könnte letztere auf eine hohe Umweltvarianz zurückgehen.

Große Geschwister-Ähnlichkeit könnte schließlich auf Inzucht beruhen. Allerdings nur, wenn die Gesamtpopulation groß gewesen und aus einzelnen Inzucht-Linien bestanden hätte. In Abwesenheit von Selektion divergieren ingezüchtete Linien untereinander durch genetische Drift, was die additive genetische Varianz der Gesamtpopulation und damit ihre Heritabilität erhöht (Falconer und Mackay 1996). Wäre die Population dagegen klein gewesen, wäre der gegenteilige Effekt eingetreten: die additiv genetische Varianz verringert sich innerhalb ingezüchteter Linien (und kleinen Populationen), sodass deren Heritabilität sinkt (Falconer und Mackay 1996, Roff 1997).

Die obigen Überlegungen setzten voraus, dass die Nachkommen eines Weibchens nur von einem Vater gezeugt wurden. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass sie von mehreren Vätern stammten, womit sie Halb-, statt Vollgeschwister gewesen wären. Allerdings würde das zu geringeren Heritabilitäten geführt haben. Denn Phänotyp- und Genotyp-Werte der zusätzlichen Väter sollten die Varianz innerhalb der „Familie“ (= Nachkommen eines Weibchens) erhöhen und deswegen den Intraklassen-Korrelationskoeffizienten verringern.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass die Variabilität des Dorsaldorns, und die einiger anderer pronotaler und nicht pronotaler Merkmale, mit einer Erklärung durch eine jeweils hohe Heritabilität vereinbar ist. Andere Erklärungen, Umweltvarianz und Inzucht, können indes nicht ausgeschlossen werden. Auch tatsächlich bestehende, hohe Heritabilität wäre im Übrigen sowohl mit adaptiven als auch mit nicht adaptiven Theorien vereinbar.