

**Lebenslaufgeschichte und Paarungssystem
der Skorpionsfliege
Panorpa communis L. (Mecoptera, Insecta)**

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Nicole Aumann

aus

Minden/Westfalen

Bonn 2000

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1. Biologie der Skorpionsfliegen	1
1.2. Das Paarungssystem der Skorpionsfliegen	2
1.3. Zusammenfassung der Fragestellung	5
2. Material und Methoden	6
2.1. Versuchstiere	6
2.2. Bestimmung von Gewicht und Größe der Versuchstiere	7
2.3. Markierung der Versuchstiere	7
2.4. Durchgeführte Experimente	8
2.4.1. Versuche zur Analyse des Paarungssystems	8
2.4.2. Versuche zur Bedeutung von Pheromonen im Paarungssystem	10
2.4.2.1. Versuche zur Pheromonabgabe	10
2.4.2.2. Versuche zur Pheromonwahrnehmung	11
2.4.3. Versuche zur Spermienübertragung	14
2.4.4. Versuche zur adaptiven Bedeutung des Notalorgans	14
2.4.5. Versuche zum tageszeitlichen Aktivitätsmuster	15
2.5. Statistik	16
3. Ergebnisse	17
3.1. Balz- und Kopulationsverhalten von <i>P. communis</i>	17
3.1.1. Paarungsaktivitätsmuster von <i>P. communis</i>	18
3.1.2. Partnerfindung und Balzverhalten	19
3.1.2.1. Einfluß der Balzaktivität mit ausgestülpter Genitaltasche auf den Paarungserfolg der Männchen	21
3.1.2.2. Olfaktorische oder optische Partnerfindung?	22
3.1.2.3. Chemische Analyse des Duftbouquets der Männchen	23
3.1.3. Paarungsaktivität	25
3.1.4. Zeitliches Auftreten der verschiedenen Paarungstaktiken	27
3.1.5. Häufigkeit der verschiedenen Paarungstaktiken	30
3.1.6. Kopulationsdauer bei verschiedenen Kopulationsstrategien	33
3.1.7. Zusammenhang zwischen Anzahl abgegebener Bonbons und Kopulationsdauer	35
3.1.8. Geschlechterverhältnis zum Schlupfzeitpunkt	36
3.1.9. Kopulationshäufigkeit von Männchen und Weibchen	37

3.2. Ernährungszustand und Reproduktion	40
3.2.1. Zugang zu Nahrungsressourcen und Einstellung des Ernährungsstatus	40
3.2.1.1. Ernährungsstatus und der Gewichtszuwachs in der Adultphase	40
3.2.1.2. Nahrungsgewinn	43
3.2.2. Umsetzung des individuellen Nahrungsgewinns in Reproduktion	46
3.2.2.1. Der Nahrungsgewinn der Weibchen - Fekundität und Fitneß	46
3.2.2.2. Der Nahrungsgewinn der Männchen - Balzaktivität und Sekretbonbonproduktion	51
3.2.2.3. Der Reproduktionserfolg von Männchen und Weibchen - Ein Vergleich	55
3.3. Spermienübertragung und adaptive Bedeutung des Notalorgans	58
3.3.1. Kopulationsdauer und Anzahl übertragener Spermien	58
3.3.2. Spermienübertragungsrates bei der ersten und nachfolgenden Kopulationen	60
3.3.3. Zusammenhang zwischen der Kondition der Männchen und ihrer Spermienübertragungsrates sowie Kosten der Kopulation	61
3.3.4. Zusammenhang zwischen der Kondition der Weibchen und der Spermienübertragungsrates der Männchen	63
3.3.5. Die adaptive Bedeutung des Notalorgans im Paarungsverhalten	65
3.4. Evidenz für Partnerwahl durch die Männchen	71
3.4.1. Paarungsaufwand der Männchen und Weibchenqualität	71
3.4.2. Männcheninvestition und Anzahl erhaltener Nachkommen	73
3.4.3. Partnerwahlverhalten der Männchen	74
3.4.4. Erkennen der Fertilität der Weibchen	76
4. Diskussion	78
4.1. Nahrungsverfügbarkeit und Paarungsverhalten von <i>P. communis</i>	79
4.2. Paarungsaktivität und Partnerfindung	86
4.3. Partnerwahl	88
5. Zusammenfassung	93
6. Danksagung	96
7. Literaturverzeichnis	97

1. Einleitung

Die Theorie der Lebenslaufgeschichte besagt, daß sich Individuen zu jedem Zeitpunkt ihres Lebenslaufes so verhalten müssen, daß sie am Ende möglichst viele Nachkommen erhalten (STEARNS 1992). Während seiner Lebenslaufgeschichte wird ein Individuum von seiner Umwelt vor ökologische Probleme gestellt, die von den verschiedenen Individuen einer Population unterschiedlich gut gelöst werden. Diese Variation in der Fähigkeit zur Interaktion mit der Umwelt führt zu einer unterschiedlich effektiven Nutzung von begrenzt verfügbaren Ressourcen, die dann in einen unterschiedlich hohen Reproduktionserfolg resultiert. Diese nichtzufällig differentielle Reproduktion ist jedoch nichts anderes als Selektion. Grundsätzlich sind zwei Wirkkomponenten von Selektion zu unterscheiden: Neben Einflüssen, die das nichtzufällig differentielle Überleben oder den nichtzufällig differentielle Gewinn von Ressourcen bewirken (*natürliche Selektion*), wird mit Beginn der Fortpflanzungsphase durch nichtzufällig differentielle Zygotenbildung die sexuelle Komponente der Selektion wirksam (*sexuelle Selektion*) (SAUER 1996). Da der Paarungserfolg stark von der Qualität der individuellen Lösung der ökologischen Probleme abhängig ist, haben die Organismen während ihrer Evolution die unterschiedlichsten Paarungssysteme entwickelt. Ein Paarungssystem umfaßt all jene Lebenslaufgeschichte-Merkmale, die im Zusammenhang mit dem Reproduktionsaufwand stehen, der notwendig ist, um einerseits Geschlechtspartner zu gewinnen und andererseits das eigene Überleben sowie das Überleben der Nachkommen und deren Fortpflanzung zu sichern.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden ausgewählte Merkmale der Lebenslaufgeschichte und des Paarungssystems der Skorpionsfliege *Panorpa communis* (LINNÉ 1758) und deren Einfluß auf den Reproduktionserfolg einzelner Individuen untersucht.

1.1. Biologie der Skorpionsfliegen

Die Skorpionsfliegen *sensu strictu* (Panorpidae) gehören innerhalb der Insekten zur Gruppe der Schnabelfliegen (Mecoptera). Die Panorpidae sind mit 190 Arten der Gattung *Panorpa* holarktisch und mit 93 bekannten Arten der Gattungen *Leptopanorpa* und *Neopanorpa* in der Orientalis verbreitet (KALTENBACH 1978). In Mitteleuropa ist die Gattung *Panorpa* durch die fünf Arten *P. alpina*, *P. vulgaris*, *P. communis*, *P. germanica* und *P. cognata* vertreten. Die ökologische Sonderung und die Koexistenz dieser oft sympatrisch, syntop und synchron vorkommenden Arten ist bereits ausführlich untersucht worden (SAUER 1970, 1973, 1986, SAUER & HENSLE 1977).

Adulte Skorpionsfliegen sind in der Krautschicht von kühl-feuchten bis trocken-warmen Gebüsch und Wäldern anzutreffen. Sie gehen ganztägig der Nahrungssuche nach und leben als opportunistische Aasfresser überwiegend von toten Arthropoden, wobei sie einen Teil ihrer Nahrung auch aus Spinnennetzen gewinnen (THORNHILL 1975, BOCKWINKEL 1990, BOCKWINKEL & SAUER 1993).

Innerhalb der fünf mitteleuropäischen *Panorpa*-Arten stellen *P. communis* und *P. vulgaris* Schwesterarten dar (SAUER & HENSLE 1975, 1977, WILLMANN 1989, MISOF et al. 1999, MISOF et al. in review), die vermutlich durch Separation einer Stammart in Teilpopulationen entstanden sind. *P. communis* ist die von LINNÉ (1758) beschriebene Nominatform. *P. vulgaris* wurde vielfach mit *P. communis* verwechselt (IMHOFF & LABRAM 1836) und ist erst vor wenigen Jahren als eigene Art ausgewiesen worden; SAUER & HENSLE (1977) konnten zeigen, daß *P. communis* und *P. vulgaris* reproduktiv isoliert sind und jeweils gute biologische Arten (*sensu* MAYR 1967) darstellen. Auch molekulargenetische Untersuchungen haben mittlerweile gezeigt, daß *P. communis* und *P. vulgaris* Schwesterarten sind (MISOF et al. 1999, MISOF et al. in review).

Sekundär leben beide Arten heute sympatrisch, präferieren jedoch unterschiedliche Mikrohabitate. *P. communis* ist spezifisch kleinräumig eingemischt und bevorzugt kühle, feuchte, schattige Standorte in der Krautschicht. Diese mikroklimatische Anpassung führt dazu, daß im Süden Deutschlands die Verfügbarkeit von optimalen Habitaten für *P. communis* im Hochsommer stark begrenzt ist, weshalb *P. communis* dort überwiegend monovoltin ist (SAUER & HENSLE 1977). Im Mittel sind lediglich 10% der Nachkommen der ersten Jahresgeneration bivoltin und bilden eine individuenärmere zweite Jahresgeneration. *P. vulgaris* hingegen präferiert eher trocken-warme Habitate und ist stärker euryök als ihre Schwesterart (SAUER & HENSLE 1977). Sie prägt im Süden Deutschlands immer zwei vollständige Jahresgenerationen aus. Die erste Generation beider Arten lebt im Frühjahr (Mai-Juni) und die zweite im Sommer (August), wobei *P. communis* im Vergleich zu *P. vulgaris* jeweils einige Tage später erscheint (SAUER 1970).

1.2. Das Paarungssystem der Skorpionsfliegen

Nach EMLÉN und ORING (1977) hängt die Realisierung von Paarungssystemen von den ökologischen Randbedingungen ab, unter denen die Arten leben. Aufgrund ihrer jahreszeitlichen und kleinräumigen Einnischung (SAUER 1970, 1973, 1986) bieten sich die fünf mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten zur vergleichenden Untersuchung von Paarungssystemen an. Zu diesem Zweck wurden bereits die Paarungssysteme von *P. vulgaris* (SINDERN 1996; SAUER et

al. 1998) und *P. germanica* (GERHARDS 1999) genauer untersucht und beschrieben. Für *P. vulgaris* konnte ein hochpromiskuitives Paarungssystem mit kryptischer Weibchenwahl (*sensu* THORNHILL 1983) und der Wahl fekunder Weibchen durch die Männchen nachgewiesen werden (SAUER et al. 1998). *P. germanica* hingegen weist ein monandrisch bis schwach polygames Paarungssystem auf, in dem die Männchen ihre Paarungspartner mit Pheromonen anlocken (GERHARDS 1999).

Die Hauptnahrungsquelle für Skorpionsfliegen ist Arthropodenaas (THORNHILL 1978, 1980, 1987, BOCKWINKEL 1990, BOCKWINKEL & SAUER 1993, 1994), welches nur begrenzt verfügbar und räumlich und zeitlich unvorhersagbar verteilt ist. Um dieses Futter kommt es häufig zu aggressiven Konkurrenzauseinandersetzungen, die bei *P. vulgaris* intersexuell fast ausschließlich von den Männchen gewonnen werden (SINDERN 1996, SAUER et al. 1998). Die von THORNHILL (1981) für Skorpionsfliegen postulierte "ressource-defense-polygyny" konnte bei *P. vulgaris* und *P. germanica* (unter den Skorpionsfliegen die bisher am ausführlichsten untersuchten Arten) aber nicht nachgewiesen werden (SINDERN 1996, SAUER et al. 1998, GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999).

Skorpionsfliegen zeigen ein auffälliges und ressourcenabhängiges Paarungsverhalten, bei dem die Männchen den Weibchen Hochzeitsgeschenke in Form von selbstproduzierten Speichelsekretropfen (sog. "Bonbons") oder in Form von Arthropodenaas anbieten, die von den Weibchen während der Kopulation gefressen werden (MERCIER 1915, 1920, STEINER 1930, ISSIKI 1933, THORNHILL 1976, 1979, 1981, BYERS & THORNHILL 1983, BOCKWINKEL & SAUER 1994, SAUER et al. 1998). Durch die Übergabe von Speichelsekretbonbons an die Weibchen können Männchen von *P. vulgaris* die Dauer von Kopulationen verlängern (BOCKWINKEL & SAUER 1994, SAUER et al. 1998). Da bei *P. vulgaris* mit steigender Kopulationsdauer die Zahl übertragener Spermien proportional zunimmt und die Spermien im *Receptaculum seminis* des Weibchens vollständig gemischt werden, können Weibchen von *P. vulgaris* über die Gewährung von Kopulationsdauer die Befruchtungschancen der Spermien eines Männchens beeinflussen (SAUER et al. 1997, 1998, 1999). Für Männchen von *P. vulgaris* ist damit die Lebenszeit-Kopulationsdauer der entscheidende proximate Faktor ihrer Fitneß (SAUER et al. 1997, 1998, 1999).

Da die Fähigkeit der Männchen zur Bonbonproduktion an eine gute Kondition gebunden ist (SAUER et al. 1998), wirkt sich ein guter Ernährungszustand der Männchen sehr deutlich auf ihre Fitneß aus. Nur Männchen, die viel Futter finden oder in aggressiven Auseinandersetzungen erkämpfen, erreichen einen Ernährungsstatus, der sie in die Lage versetzt, viele Sekretbonbons zu produzieren (THORNHILL 1983, THORNHILL & SAUER 1991, 1992, SAUER et

al. 1998, FLECK 1997, KULLMANN 1998). Die Bonbonproduktion signalisiert also die Fähigkeit eines Männchens, seine Umwelt effektiv nutzen zu können. Untersuchungen von SAUER et al. (1998) konnten darüber hinaus zeigen, daß die Fähigkeit zur Bonbonproduktion bei Männchen von *P. vulgaris* mit dem Ernährungsstatus ihrer Nachkommen korreliert. Das Vermögen, Bonbons zu produzieren, kann als Indikator für die Qualität eines Männchens gewertet werden, da alle Voraussagen des Indikator-Modells (ANDERSSON 1982) erfüllt werden (SAUER 1996, SAUER et al. 1998, FLECK 1997, KULLMANN 1998). Indem Weibchen unterschiedlich lange Kopulationen mit Männchen von unterschiedlicher phänotypischer und genetischer Qualität eingehen, stellen sie sicher, daß die Häufigkeit, mit der sie Nachkommen von ihren jeweiligen Paarungspartnern bekommen, entsprechend deren Qualität verteilt ist. Diese Daten machen deutlich, daß die Männchen von *P. vulgaris* in ihrem Reproduktionserfolg stark von der Nahrungsverfügbarkeit abhängig sind. Da SINDERN et al. (1994) bereits zeigen konnten, daß sich auch die Fekundität der Weibchen von *P. vulgaris* mit zunehmendem Ernährungsstatus erhöht, scheint für beide Geschlechter der Zugang zu Nahrungsressourcen ein wesentlicher fitnessbeeinflussender Faktor zu sein.

Die Analyse des Paarungssystems von *P. germanica* (GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999) hat - z.B. mit dem Einsatz von Pheromonen zur Partneranlockung und dem geringen Ausmaß an Polygamie - einige deutliche Unterschiede zum Paarungsverhalten von *P. vulgaris* aufgezeigt. Bei diesem Vergleich muß jedoch berücksichtigt werden, daß beide Arten innerhalb der Gattung *Panorpa* in unterschiedliche Verwandtschaftsgruppen eingeordnet werden (MISOF et al. 1999, MISOF et al. in review). Da *P. vulgaris* und *P. communis* klar als Schwesterarten ausgewiesen wurden (SAUER & HENSLE 1975, 1977, WILLMANN 1989, MISOF et al. 1999, MISOF et al. in review), bietet es sich an zu untersuchen, welche Unterschiede sich im Paarungsverhalten dieser beiden nächstverwandten Arten finden lassen.

Bei *P. vulgaris* ist bereits vielfach belegt, daß die Nahrungsverfügbarkeit einen großen Einfluß auf das Paarungsverhalten beider Geschlechter hat (BOCKWINKEL & SAUER 1991, 1993, 1994, THORNHILL & SAUER 1991, 1992, FLECK 1997, SINDERN 1996, SAUER et al. 1998). Auch bei der Analyse des Paarungsverhaltens von *P. communis* stellte sich nun die Frage nach der Einwirkung der Nahrungsverfügbarkeit auf das System. Deshalb wurde neben der Wahl und dem Gewinn von Paarungspartnern auch der individuelle Nahrungserwerb, die Einstellung der Körperkondition und die Umsetzung des individuellen Ernährungsstatus in Reproduktion in die Untersuchung einbezogen. Hierzu wurden Lebenszeitbeobachtungen individuell markierter Tiere unter seminaturalen Bedingungen bei *zwei unterschiedlichen Nahrungsverfügbarkeiten* durchgeführt.

Weiterhin stellte sich die Frage, ob die Zahl übertragener Spermien ebenso wie bei *P. vulgaris* proportional zur Kopulationsdauer ansteigt, oder ob die Spermien in anderer Weise übertragen werden. In diesem Zusammenhang sollte auch die adaptive Bedeutung des Notalorgans (MICKOLEIT 1971) - einer klammerartigen Struktur auf dem Abdomen der Männchen - untersucht werden. Das Notalorgan liegt bei den mitteleuropäischen Arten in verschiedener Ausprägung vor. Von *P. vulgaris* ist bekannt, daß es den Männchen ermöglicht, die Kopulationsdauer gegen die Interessen des Weibchens zu verlängern (THORNHILL & SAUER 1991). Bei *P. germanica* hat es darüber hinaus auch einen Einfluß auf das Zustandekommen von Kopulationen (GERHARDS 1999).

Neben den grundlegenden Untersuchungen zum Paarungssystem mußte die Frage geklärt werden, auf welche Weise die Partnerfindung erfolgt. Bei vielen Bittaciden und Panorpiden produzieren die Männchen Pheromone, um paarungsbereite Weibchen anzulocken (BORNEMISSZA 1964, THORNHILL 1973, 1979, 1992, THORNHILL & SAUER 1992). Als funktionelle morphologische Struktur zur Pheromonabgabe beschreibt GRELL (1942) für *P. communis* eine Drüse im Genitalbulbus der Männchen. Innerhalb der mitteleuropäischen Arten konnte mittlerweile für *P. germanica*, *P. alpina* und *P. cognata* nachgewiesen werden, daß die Männchen ebenfalls Pheromone zur Partnerfindung einsetzen (DONATH & SAUER in review, SAUER unveröffentlicht). Lediglich die Männchen von *P. vulgaris* setzen nachweislich keine Pheromone frei (SAUER unveröffentlicht). Für *P. communis* galt es daher zu prüfen, ob die Partnerfindung über Pheromone der Männchen erfolgt oder ob sich die Geschlechter überwiegend optisch erkennen.

1.3. Zusammenfassung der Fragestellung

Zur Analyse des Paarungssystems der Skorpionsfliege *P. communis* wurden folgende Merkmale genauer untersucht:

1. Das Balzverhalten und die Bedeutung von Pheromonen im Paarungssystem
2. Das Paarungsverhalten
3. Ausgewählte Lebensgeschichtemerkmale (Nahrungsgewinn, Einstellung der Kondition, Umsetzung der Kondition in Reproduktion)
4. Der Mechanismus der Spermienübertragung und die adaptive Bedeutung des Notalorgans
5. Partnerwahlmechanismen

2. Material und Methoden

2.1. Versuchstiere

Die Skorpionsfliege *P. communis* ist in kühl-feuchten und schattigen Bereichen der Krautschicht von Hecken und Wäldern Mitteleuropas zu finden. Diese mikroklimatische Anpassung führt dazu, daß die Anzahl der nutzbaren Habitats für *P. communis* mit steigenden Temperaturen abnimmt. Die Verfügbarkeit von optimalen Habitats ist für *P. communis* im Hochsommer so stark begrenzt, daß *P. communis* im Süden Deutschlands überwiegend monovoltin ist (SAUER & HENSLE 1977), also nur eine Jahresgeneration im Frühjahr (Mai-Juni) ausbildet. Im Mittel sind lediglich 10-30% der Nachkommen der ersten Jahresgeneration bivoltin und bilden eine individuenärmere zweite Jahresgeneration im Sommer (August) (SAUER & HENSLE 1977). Diese 10-30% der Larven von *P. communis* haben die angeborene Fähigkeit, auf eine spezifische temperaturabhängige Tagesschwelle mit diapausefreier Entwicklung zu reagieren (*sensu* SAUER 1984, SAUER 1996), so daß die kühlen Bedingungen im Frühjahr eine diapausefreie Entwicklung induzieren können (SAUER unveröffentlicht). Die verbleibenden 70-90% der Individuen sind obligatorisch monovoltin.

Die Versuchstiere waren Nachkommen (F1) von Männchen und Weibchen, die in der Gegend um Vörstetten (Freiburg i. Brg.) dem Freiland entnommen und nach dem Zufallsprinzip zur Zucht zusammengesetzt wurden. Im Labor erfolgte die Anzucht der Larven bis zum 3. Larvalstadium (L3) nach SAUER & HENSLE (1977). Nach Erreichen des 3. Larvalstadiums wurden sie im Freigelände des Instituts in senkrecht im Boden vergrabene PVC-Röhren (Ø 30 cm) verbracht, die mit einem angefeuchteten Sand-Torf-Gemisch gefüllt waren und mit Gaze verschlossen wurden. Jede Erdröhre wurde mit den Nachkommen einer Familie bestückt (maximal 50 Larven pro Röhre), so daß die geschlüpften Adulti nach Familien unterschieden werden konnten. Die Larven wurden über vier Wochen hinweg alle acht Tage mit $\frac{1}{3}$ Mehlwurm pro Larve gefüttert. Während dieses Zeitraums entwickelten sie ein 4. Larvalstadium und vergruben sich in der feuchten Erde der Röhre. Dort entwickelten sie sich in Abhängigkeit von den Aufzuchtbedingungen (s. SAUER & HENSLE 1977) entweder weiter zu Imagines und schlüpfen wenige Wochen später (und stellen die 2. Jahresgeneration) oder traten zur Überwinterung in eine Ruhephase (Diapause) ein (THORNHILL & SAUER 1992), um im darauffolgenden Frühjahr zu schlüpfen. Während der Schlupfphase wurden alle Erdröhren täglich kontrolliert und die geschlüpften Tiere eingesammelt.

Um zusätzliche Versuchstiere außerhalb der Freilandsaison zu erhalten, wurde bei einigen Larven künstlich das Diapause-Stadium induziert. Bis zum 4. Larvalstadium wurden diese Larven in Klimakammern unter Kurztagbedingungen (d.h. Lichtphase und Dunkelphase je 12 Stunden, im folgenden abgekürzt als LD 12:12) bei 18 °C gehalten und anschließend in mit Torf gefüllte Joghurtbecher (jeweils 10 Larven pro Becher) überführt, die in einem Klimaschrank mit einer Rate von 1 °C pro Tag von 18 °C auf 4 °C herunter gekühlt wurden. Auf diese Weise wurde ein Diapause-Stadium induziert, in dem die Larven über mehrere Monate hinweg bei 4 °C gelagert werden konnten. Um die Diapause zu beenden, wurde die Temperatur schrittweise (mit einer Rate von 2 °C pro Tag) auf Raumtemperatur erhöht, so daß nach einigen Wochen die adulten Skorpionsfliegen schlüpften.

2.2. Bestimmung von Gewicht und Größe der Versuchstiere

Die Versuchstiere wurden direkt nach dem Einsammeln aus den Freilandröhren zur Bestimmung des Schlupfgewichts gewogen. Während der Versuchswochen wurde jeden Tag vor Versuchsbeginn das Gewicht jedes Individuums bestimmt. Als Wiege-Behälter wurde ein *Drosophila*-Zuchtgefäß von 5 cm Durchmesser und 10 cm Höhe verwendet. Die Messung wurde mit Hilfe einer Analysenwaage (Sartorius BP 110 S) mit einer Genauigkeit von 0,1 mg ausgeführt. So wurde für jedes Individuum die Gewichtsentwicklung während des Versuchs festgehalten.

Als geeignetes Maß für die Körpergröße von Skorpionsfliegen gilt die Flügellänge in Millimetern (THORNHILL & SAUER 1992). Nach Beendigung des Versuchs wurden jedem Individuum die beiden Flügelpaare abpräpariert und diese mit Bucheinschlagfolie auf Papier aufgeklebt. Die Flügellänge wurde mit Hilfe eines Binokulars (Leica/ Typ Wild 3MC) bei 6,4-facher Vergrößerung durch Auflegen eines Objektmikrometers auf den Flügel bestimmt.

2.3. Markierung der Versuchstiere

Einige Stunden nach dem Schlupf wurden die Versuchstiere individuell markiert, indem auf vorher definierten Stellen der Flügel punktförmige Farbmarkierungen mit wasserfester Farbe (Deka-Lack auf Wasserbasis) gesetzt wurden. Um die Markierung durchzuführen, wurden die Tiere für wenige Sekunden mit Kohlendioxid betäubt.

2.4. Durchgeführte Experimente

2.4.1. Versuche zur Analyse des Paarungssystems

Während dreier natürlicher Jahresgenerationen (1. und 2. Generation 1998, 1. Generation 1999) wurden Lebenszeitbeobachtungen von Populationen individuell markierter Tiere unter seminatürlichen Bedingungen in Beobachtungskäfigen durchgeführt. Hierbei wurden in jeder Generation jeweils zwei Beobachtungskäfige aus durchsichtigem Plexiglas mit den Maßen 150 x 70 x 70 cm eingesetzt. Aufgrund der verstärkten Paarungsaktivität von *P. communis* in den Abendstunden wurden die Käfige im Labor aufgestellt und die Beobachtungen bei einem gegenüber den Außenbedingungen veränderten Tagesrhythmus (13:00 Uhr Licht aus, 19:00 Uhr Licht an) unter Langtagbedingungen (LD 18:6) durchgeführt. Während der Dunkelphase fanden die Beobachtungen bei schwachem Rotlicht statt. Im Versuchsraum betrug die Temperatur während der Hellphase maximal 20 °C und wurde in der Dunkelphase auf 16 °C gesenkt.

In jedem Käfig befanden sich 4-5 Brennesselzweige, die einzeln in mit Wasser gefüllte *Drosophila*-Röhren gestellt wurden. Zur Deckung des Flüssigkeitsbedarfs der Tiere und zur Erhöhung der Luftfeuchtigkeit wurde feuchter Zellstoff auf dem Boden der Käfige ausgelegt. Da Skorpionsfliegen Aasfresser sind (THORNHILL 1978, 1980, 1987, BOCKWINKEL & SAUER 1993, 1994) standen den Versuchstieren als Futter einzelne Segmente des Mehlwurms *Tenebrio molitor* (letztes Larvalstadium) in festgelegter Menge zur Verfügung, die auf Insektenadeln gesteckt und auf den Brennesseln befestigt wurden. Die Futterstücke wurden täglich vor Versuchsbeginn erneuert und waren vorher 24 h an der Luft getrocknet worden. Der fressbare Inhalt der einzelnen Futterstücke betrug im Durchschnitt 3,9 mg ± 0,8 mg.

In jeder der drei Generationen wurden zwei Versuchspopulationen beobachtet, die aus jeweils 24 Individuen bestanden und bei unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit gehalten wurden. In einen Käfig lebten die Tiere bei einer relativ hohen Nahrungsdichte von $\frac{1}{2}$ Futterstück pro Individuum und Tag und in dem anderen bei einer relativ geringen Nahrungsdichte von $\frac{1}{3}$ Futterstück pro Individuum und Tag. Die Zahl der verfügbaren Futterstücke wurde im Laufe der Versuchswochen relativ zur Menge der verstorbenen Tiere verringert. Alle eingesetzten Individuen waren maximal zwei Tage alt und wurden bis zum Versuchsbeginn nicht gefüttert. Außerhalb der täglichen Beobachtungsphase stand den Individuen kein weiteres Futter zur Verfügung.

Die Beobachtungsphase begann täglich fünf bis sechs Stunden vor Verlöschen des Lichts (Licht aus um 13 Uhr) und endete nach Verlöschen des Lichts mit dem natürlichen Ende der letzten Kopulation (in dem meisten Fällen drei bis vier Stunden nach Verlöschen des Lichts).

In der 1. Generation 1998 wurden beide Versuchskäfige mit jeweils 12 Männchen und 12 Weibchen besetzt. Nachdem Analysen der Schlupfdaten ergeben hatten, daß über mehrere Jahre hinweg in allen untersuchten Generationen immer mehr Weibchen als Männchen schlüpften, wurde in den darauf folgenden Versuchen das Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen verschoben. In der 2. Generation 1998 und in der 1. Generation 1999 wurden die Versuchskäfige mit jeweils 8 Männchen und 16 Weibchen besetzt. Das entspricht einem Geschlechterverhältnis von 1:2 und spiegelt das ungleiche Geschlechterverhältnis im Freiland wieder.

Nach dem Wiegen und dem Einsetzen der Tiere in die Versuchskäfige wurden täglich folgende Parameter protokolliert:

1. Futtererwerb:

Beim Auffinden und Besetzen eines Futterstücks wurde der Zeitpunkt und die Nummer (entsprechend der Farbsignatur) des Individuums notiert. Weiterhin wurden alle aggressiven Auseinandersetzungen um Futter erfaßt. Als aggressive Auseinandersetzungen wurden ausgetragene Kämpfe und das Verdrängen anderer Individuen durch Drohgebärden zusammengefaßt (BOCKWINKEL 1990). Es wurden jeweils die Teilnehmer einer aggressiven Auseinandersetzung erfaßt, Zeitpunkt und Ort protokolliert und der Sieger festgehalten. Als Sieger galt, wer nach einer Auseinandersetzung am Futterbrocken verblieben war.

2. Balz und Paarung:

Für alle Männchen wurde die individuelle Balzdauer mit ausgestülpter Genitaltasche notiert. Es wurden alle Kopulationen und Kopulationsversuche erfaßt. Hierbei wurde neben den jeweils beteiligten Individuen der Beginn und das Ende der Kopulation protokolliert und gegebenenfalls die Anzahl der während der Kopulation abgegebenen Sekretbonbons und deren Abgabefrequenz erfaßt. Darüber hinaus wurden Störungen durch andere Individuen und der Ort der Kopulation festgehalten.

Alle Versuchstiere wurden täglich nach Beendigung der letzten Kopulation aus den Käfigen gefangen und einzeln in mit feuchtem Zellstoff ausgelegte und mit Schaumstoffstopfen verschließbare Plastikröhrchen (*Drosophila*-Röhren, Ø 5 cm, Höhe 10 cm) gesetzt, wo sie außerhalb der Versuchszeit verblieben. Nach Beginn der ersten Kopulationen (nach ca. einer Versuchswoche) wurden die Weibchen außerhalb der Versuchszeit, statt in diese Röhren, in 10 x 10 x 6 cm große, verschließbare Plastikdosen gesetzt, die ebenfalls mit feuchtem Zellstoff ausgelegt waren. In den Dosen befand sich jeweils eine mit feuchtem Torf gefüllte Petrischale ohne Deckel (Ø 5,5 cm), in welche die Weibchen ihre Eier ablegen konnten. Diese Schalen wurden täglich auf Gelege geprüft. Vorhandene Gelege wurden gesammelt und die Eier gezählt. Die Eier und Larven wurden dann nach SAUER & HENSLE (1977) bis zum L4-Stadium bei 18 °C unter Langtagbedingungen (LD 18:6) gepflegt und anschließend bei -80 °C eingefroren.

Die Beobachtungen der Populationen erstreckten sich jeweils über mehrere Wochen. Der Versuch wurde abgebrochen, wenn die Zahl der täglichen Interaktionen stark zurückging und die Mortalität immer mehr zunahm. Dies war durchschnittlich nach ca. 30 Tagen der Fall. Die bis dahin überlebenden Versuchstiere wurden ebenso wie die während des Versuchsverlaufs gestorbenen Tiere bei -80 °C eingefroren.

2.4.2. Versuche zur Bedeutung von Pheromonen im Paarungssystem

2.4.2.1. Versuche zur Pheromonabgabe

Zur Analyse des Duftbouquets der Männchen von *P. communis* wurden zwei verschiedene Methoden eingesetzt. Zum einen (1) die als "Closed-loop-stripping" (CLSA) bekannte Methode der Duftanreicherung an Aktivkohlefiltern (BOLAND et al. 1984, DONATH & BOLAND 1995) und zum anderen (2) die Adsorption von Duftkomponenten an polymere Fasern unterschiedlicher Polarität (*Solid phase micro extraction*, SPME) (PAWLISZYN 1997). Anschließend wurden die angereicherten Komponenten jeweils mittels GC/MS (Gaschromatographische Trennung mit massenspektrometrischer Detektion) untersucht und bestimmt. Diese Analysen wurden freundlicherweise durch den Diplom-Chemiker Dr. Andreas Wagener durchgeführt.

(1) "Closed-loop-stripping (CLSA)": Jeweils 6 Männchen von *P. communis* wurden in ein Glasgefäß gesetzt und dieses mit einem Stopfen verschlossen. Durch diesen Stopfen mündeten zwei dünne Metallröhrchen in das Glasgefäß, von denen durch ein Röhrchen mit Hilfe eines Kompressors gereinigte Luft in das Glasgefäß geleitet wurde. Durch das andere Röhrchen trat die Luft über einen Schlauch wieder aus. Dieser Luftstrom wurde dann durch ein Aktivkohlefilter geleitet. Es wurde regelmäßig kontrolliert, daß die Männchen während des Versuchs die Genitaltasche ausgestülpt hatten. Nach einer 2 bis 3 stündigen Anreicherungsphase wurden die an das Aktivkohlefilter adsorbierten Verbindungen mit 25-30 µl Dichlormethan eluiert und 2-3 µl des Eluats ohne weitere Aufarbeitung mittels GC/MS untersucht (Gaschromatograph Fison GC 8000, Massendetektor MD 8000). Die Daten des Massenspektrometers wurden mit Hilfe computergesteuerter Spektrenvergleichsbibliotheken analysiert.

(2) "Solid phase micro extraction (SPME)": Ein Männchen von *P. communis* wurde in eine runde Teflondose (Ø 5 cm, Höhe 3,5 cm) gesetzt und diese durch einen Glasdeckel fest verschlossen. Zur Abdichtung wurde die Dose mit Parafilm® umwickelt. An der Dose befanden sich seitlich zwei kleine Löcher, die ebenfalls durch Parafilm® abgedichtet wurden. Wenn das Männchen begann, mit ausgestülpter Genitaltasche zu balzen, wurde durch eines dieser Löcher eine feine Spritze eingestochen (Supleco Inc.), die eine ca. 1 cm lange Faser enthielt, welche mit Polydimethylsiloxan beschichtet war und in der Dose ausgefahren wurde. Von dem Männchen abgegebene flüchtige Verbindungen konnten so an die Faser binden. Nach einer Stunde wurde die Kanüle der Spritze aus der Dose entfernt. Sie wurde in die Ventilöffnung des Gaschromatographen (GC) eingeführt und die Faser erneut ausgefahren. Am Ventil des Chromatographen wurden die gebundenen Substanzen bei 250 °C von der Faser gelöst und diffundierten in den GC. Die Daten des angeschlossenen Massenspektrometers wurden wie oben beschrieben analysiert.

Um Artefakte durch die Laborzucht auszuschließen, wurden zur Analyse des Duftbouquets neben Tieren aus der Laborzucht auch im Freiland gefangene Tiere untersucht. Insgesamt wurde das Duftbouquet von 55 Männchen analysiert.

2.4.2.2. Versuche zur Pheromonwahrnehmung

Das in Abbildung 1 dargestellte Y-Rohr diente als Versuchsanordnung zur Klärung der Frage, ob die Partnerfindung bei *P. communis* aufgrund optischer oder olfaktorischer Signale erfolgt.

Es handelte sich um ein transparentes Plexiglassrohr (Y-Tube), an dessen oberen Schenkeln jeweils ein luftdurchlässiger Sichtschutz eingebaut war.

In den "Fuß" des Y-Rohres wurde ein Weibchen gesetzt und das Rohr mit einem durchbohrten Deckel verschlossen. Das Weibchen hatte die Möglichkeit, in dem Y-Rohr umherzulaufen. Am Ende des einen Schenkels des Y-Rohres befand sich ein balzendes Männchen mit ausgestülpter Genitaltasche und am Ende des anderen Schenkels befand sich ein nicht-balzendes Männchen. Beide Männchen waren hinter einem Sichtschutz verborgen, so daß die Weibchen sie nicht optisch - sehr wohl aber olfaktorisch - erkennen konnten. Durch die Schenkel des Y-Rohres wurde ein Luftstrom geleitet, der an den Männchen vorbei auf das Weibchen zuströmte (Stromstärke 100 ml/min).

Durch diesen Aufbau wurde den Weibchen die Möglichkeit gegeben, sich zwischen den zwei Schenkeln des Y-Rohres zugunsten eines der beiden am Ende befindlichen Männchen zu entscheiden. Dieser Versuchsaufbau wurde schon erfolgreich für Präferenz-Versuche bei Weibchen von *P. germanica* eingesetzt (GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999, RATHMANN & SAUER 1999). Als Entscheidung zugunsten eines Männchens wurde gewertet, wenn sich das Weibchen vor die Gaze mit dem dahinter verborgenen Männchen setzte und dort balzte oder ausschließlich in einem Schenkel verweilte. Jedes Weibchen hatte maximal 45 min Zeit, um sich zugunsten eines der beiden Männchen zu entscheiden. Danach wurde der Durchgang als "nicht entschieden" gewertet.

Falls bei *P. communis* eine olfaktorische Partneranlockung existiert, wäre bei dieser Anordnung zu erwarten, daß sich die Weibchen bevorzugt für den Schenkel des Y-Rohres entscheiden, in dem das balzende Männchen mit ausgestülpter Genitaltasche sitzt. Ist die Erkennung der Weibchen dagegen optisch, so dürfte es keine Präferenz der Weibchen für das in dieser Form balzende Männchen geben. Insgesamt wurden 71 Weibchen auf ihre Präferenz getestet.

Für den Versuchsaufbau galten weiterhin folgende Bedingungen:

Um Pseudoreplikationen zu vermeiden, wurde jedes Weibchen nur einmal eingesetzt. Alle eingesetzten Weibchen hatten das gleiche Alter (12-13 Tage) und waren virgin.

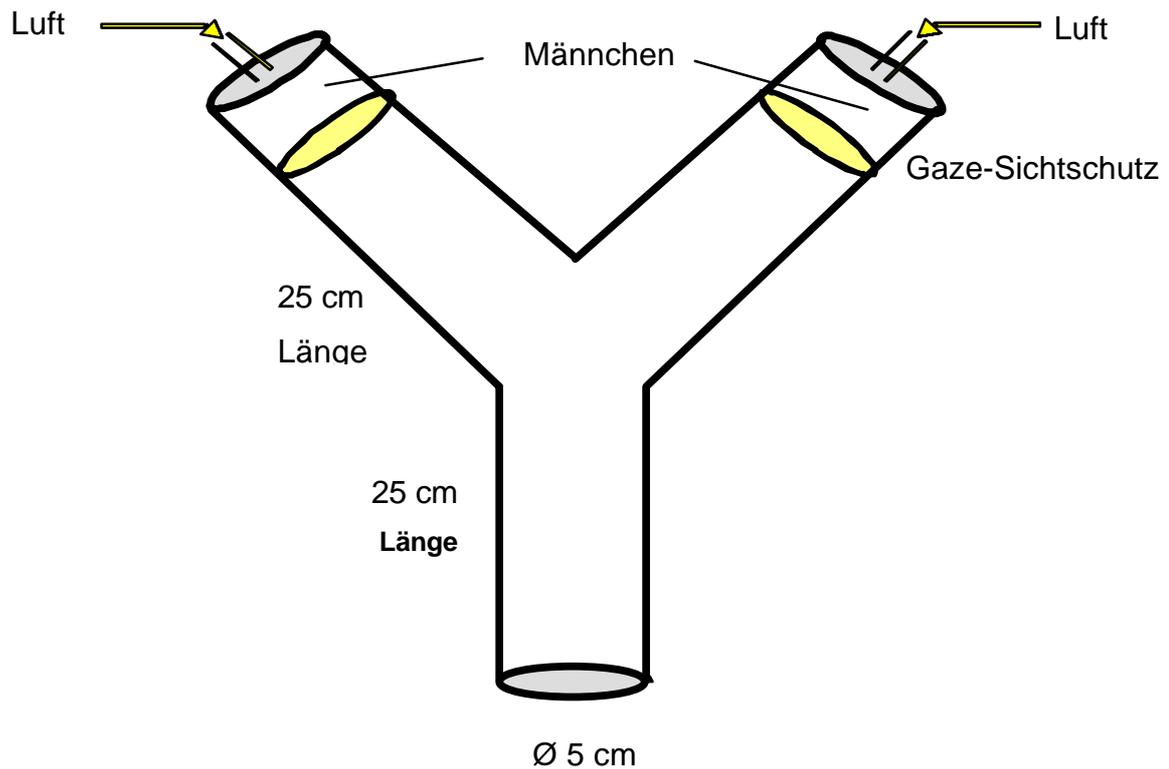


Abbildung 1: Schematische Darstellung des Y-Olfaktometers. Die Männchen wurden in den beiden äußeren Schenkeln des Y-Rohres hinter einer blickdichten Gaze verborgen. Das Weibchen wurde am "Fuß" des Y-Rohres eingesetzt.

Um zu gewährleisten, daß balzaktive und nicht-balzende Männchen zur Verfügung standen, wurden zwei Männchengruppen für ca. 14 Tage unter zwei verschiedenen Tagesrhythmen (bei jeweils LD 18:6) gehalten.

Eine Männchengruppe (Gruppe 1) wurde in ihrem Tagesrhythmus so "eingestellt", daß für sie um 13 Uhr die Nacht begann (19 Uhr Licht an – 13 Uhr Licht aus). Für die andere Männchengruppe (Gruppe 2) begann der Tag erst um 8 Uhr morgens (8 Uhr Licht an – 2 Uhr Licht aus). Da der Wahlversuch in den Vormittagsstunden durchgeführt wurde, waren dies für Gruppe 1 die Abend- und für Gruppe 2 die Morgenstunden.

Da bisherige Versuche gezeigt hatten, daß die Balzaktivität mit ausgestülpter Genitaltasche in den Abendstunden zunimmt, gewährleistete dies, daß Gruppe 1 sehr balzaktiv war und Gruppe 2 nicht. Dennoch wurde während des Versuchs die Balzaktivität beider im Y-Olfaktometer befindlichen Männchen ständig kontrolliert. Dieser Versuch wurde im Februar 1999 mit Individuen aus der Diapause-Zucht (Nachkommen der 1. Generation 1998) durchgeführt.

2.4.3. Versuche zur Spermienübertragung

Um den Mechanismus der Spermienübertragung bei *P. communis* zu untersuchen, wurden jeweils ein Männchen und ein Weibchen in 10 x 10 x 6 cm großen, verschlossenen Plastikdosen zur Verpaarung zusammengesetzt. Insgesamt wurden 28 Männchen in dem Versuch eingesetzt, die zu Versuchsbeginn 12 -14 Tage alt waren, und von denen einige an 7 aufeinanderfolgenden Tagen je einmal kopulieren konnten. Jede Kopulation erfolgte mit einem anderen virginen Weibchen. Außerhalb der Versuchszeit wurden die Männchen in mit feuchtem Zellstoff ausgelegten *Drosophila*-Röhren (Ø 5 cm, Höhe 10 cm) aufbewahrt und einmal pro Woche mit $\frac{1}{3}$ Mehlwurm gefüttert.

Vor Versuchsbeginn wurde jedes Männchen gewogen und dann mit einem ebenfalls vorher gewogenen Weibchen in die oben genannte Plastikdose zur Verpaarung gesetzt und die Dauer der Kopulation protokolliert. Nach Beendigung der Kopulation wurde das Weibchen durch Dekapitierung getötet und sein *Receptaculum seminis* aus dem Abdomen präpariert. Die im *Receptaculum seminis* befindlichen Spermien wurden mit DAPI-(4'-6-Diamidino-2-Phenylindol)Lösung angefärbt. Die DAPI-Konzentration betrug 4 mM in Weise-Puffer (6,4 mM Na₂HPO₄; 3,6 mM KH₂PO₄, pH 7,2). DAPI ist ein Fluoreszenzfarbstoff, der DNA spezifisch anfärbt (LIN et al. 1977; JAMES & JOPE 1978). Auf diese Weise ließen sich bei fluoreszenzmikroskopischer Betrachtung (395-440 nm mit UV-Filter) die im *Receptaculum seminis* vorhandenen Spermien nachweisen und zählen, da die DNA ihrer Zellkerne durch DAPI gefärbt wurde. Von allen beobachteten Kopulationen wurde auf diese Weise die Zahl der übertragenen Spermien erfaßt. Durchgeführt wurden diese Experimente im Sommer 1998 mit Individuen der 2. Jahresgeneration der Freilandzucht.

2.4.4. Versuche zur adaptiven Bedeutung des Notalorgans

Das Notalorgan (MIKOLEIT 1971) ist eine klammerartige Struktur, die sich dorsal zwischen dem dritten und vierten Abdominalsegment der Männchen von *P. communis* befindet. Diese Klammer wird aus einer Auslappung am hinteren Rand des dritten Abdominalsegments sowie einer Erhebung auf dem vorderen Teil des vierten Abdominalsegments gebildet. In dieser Klammer wird der Flügel des Weibchens während der Kopulation eingeklemmt (THORNHILL & SAUER 1991).

Um die adaptive Bedeutung des Notalorgans für die Männchen von *P. communis* zu untersuchen, wurden insgesamt 56 Männchen unmittelbar nach dem Schlupf für 12-14 Tage in 5 kleinen Käfigen (60 x 30 x 30 cm) unter geringer Nahrungsverfügbarkeit ($\frac{1}{3}$ Futterstück pro Individuum und Tag) gehalten. In jedem Käfig befand sich angefeuchteter Zellstoff und eine Brennessel, auf der die Futterstücke (jeweils ein Segment des Mehlwurms *Tenebrio molitor*, letztes Larvalstadium) mit Insektennadeln befestigt wurden. Die Futterköder wurden täglich erneuert.

Im Alter von 12-14 Tagen wurde das Notalorgan von 28 der 56 Männchen mit Zahnarztkitt (Protemp II, Bis-Acryl-Composite, Fa. Espe) verklebt und auf diese Weise außer Funktion gesetzt. Das Notalorgan der anderen 26 Männchen wurde scheinmanipuliert, indem ein Tropfen Zahnarztkitt auf dem Segment anterior dem des Notalorgans aufgebracht wurde, ohne das Notalorgan selbst zu verkleben. Dann wurden die einzelnen Männchen jeweils mit einem virginen Weibchen in eine 10 x 10 x 6 cm große Plastikdose zur Verpaarung zusammengesetzt. Vor Versuchsbeginn wurden beide Tiere gewogen. Jedes Männchen ging nur eine Kopulation ein. Protokolliert wurden alle Kopulationsversuche, die Dauer der Kopulation sowie die Zahl der während der Kopulation übergebenen Sekretbonbons und deren Abgabefrequenz.

Dieses Experiment wurde im Sommer 1999 mit Individuen der 2. Jahrgeneration der Freilandzucht durchgeführt. Ein zweiter Versuch mit identischem Aufbau (aber nur 54 Männchen, von denen 27 verklebt und 27 scheinbehandelt wurden) wurde im Januar 2000 mit Individuen aus der Diapause-Zucht (Nachkommen der 1. Jahrgeneration 1999) durchgeführt.

2.4.5. Versuche zum tageszeitlichen Aktivitätsmuster

Um den Zeitpunkt der stärksten Balz- und Paarungsaktivität von *P. communis* über den Tagesverlauf zu bestimmen, wurde eine Population von 16 Weibchen und 8 Männchen von *P. communis* über 7 Tage nahezu 24 Stunden beobachtet. Nachdem erkennbar war, daß in der Dunkelphase keine neuen Kopulationen eingeleitet wurden, erfolgte die Beobachtung der Population während der gesamten Lichtphase (6 - 22 Uhr) und jeweils ein bis zwei Stunden vor Beginn der Lichtphase und nach Verlöschen des Lichts. Dieser Versuch wurde im Dezember 1998 mit Individuen aus der Diapause-Zucht (Nachkommen der 1. Generation 1998) durchgeführt. Der Beobachtungskäfig wurde im Labor aufgestellt. Während der Dunkelphase fanden die Beobachtungen bei schwachem Rotlicht statt. Im Versuchsraum betrug die Temperatur

während der Hellphase maximal 20 °C und wurde in der Dunkelphase auf 16 °C gesenkt. Für diesen Versuch wurden die Tiere individuell markiert und blieben während der gesamten Versuchswoche 24 Stunden im Versuchskäfig. Die Tiere wurden bei relativ hoher Nahrungsvfügbarkeit ($\frac{1}{2}$ Futterstücke pro Individuum) gehalten (s. 2.4.1.). Protokolliert wurden die Dauer, mit der die Männchen mit ausgestülpter Genitaltasche balzten, sowie alle Kopulationen und Kopulationsversuche. Bei den Kopulationen wurde neben den jeweils beteiligten Individuen die Dauer der Kopulation protokolliert, sowie die Anzahl der während der Kopulation übergebenen Sekretbonbons und deren Abgabefrequenz erfaßt. Darüber hinaus wurden die Störungen durch andere Individuen und der Ort der Kopulation im Käfig festgehalten.

2.5. Statistik

Da viele der erhobenen Daten nicht normal verteilt waren, wurden überwiegend nicht-parametrische Tests verwendet. Mittelwertunterschiede zwischen zwei Gruppen wurden durch den U-Test nach Mann-Whitney für unabhängige Stichproben oder den Wilcoxon-Test für abhängige Stichproben geprüft. Mittelwertunterschiede zwischen mehr als zwei Gruppen wurden mit dem Kruskal-Wallis-Test bestimmt. Unterschiede zwischen den Streuungen zweier Größen wurden mit dem Siegel-Tukey-Test geprüft (SACHS 1978). Ebenfalls wurde der Vorzeichen-Test (SACHS 1978) benutzt. Korrelationen wurden mit der Spearman-Rangkorrelation errechnet. Um zu prüfen, in welcher Weise eine bestimmte Zielgröße von zwei Einflußgrößen abhängt, wurde der Grad des Zusammenhangs durch multiple lineare Regressionen geprüft. Um die Ergebnisse mehrerer Versuchsgenerationen bezüglich einer Fragestellung zusammenzufassen, wurden kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeiten berechnet (SOKAL & ROHLF 1981). Zum Vergleich von Häufigkeitsverteilungen wurden der G-Test und der χ^2 -Test eingesetzt. Als signifikant wurden Testergebnisse bezeichnet, deren Irrtumswahrscheinlichkeit bei zweiseitiger Fragestellung kleiner oder gleich 5% war. Zur Analyse der Daten wurden die Programme "Microsoft Excel 97" und "SPSS 9.0. für Windows 7.5" eingesetzt.

3. Ergebnisse

Das Paarungssystem von *P. communis* wurde von 1998 bis 1999 anhand dreier Jahresgenerationen unter seminaturalen Bedingungen *bei unterschiedlichen Nahrungsverfügbarkeiten* untersucht. Hierzu wurden jeweils Populationen individuell markierter Tiere über mehrere Wochen in Beobachtungskäfigen täglich durchschnittlich acht Stunden beobachtet und alle stattfindenden Interaktionen protokolliert. Mit Hilfe dieser Verhaltensbeobachtungen sollte das grundlegende Muster des Paarungssystems erfaßt werden. Neben der Analyse des Paarungsverhaltens lag ein weiterer Schwerpunkt auf der Untersuchung verschiedener Merkmale der Lebensgeschichte - vom Nahrungserwerb, über das Einstellen des konditionellen Status bis zum Umsetzen des Ernährungszustandes in Reproduktion. Eine besondere Bedeutung kam der Frage nach den Partnerwahlmechanismen beider Geschlechter zu.

In weiteren Experimenten sollte darüber hinaus die Art der Partnerfindung im Paarungssystem von *P. communis* untersucht werden. Von anderen *Panorpa*-Arten ist bekannt, daß die Männchen Pheromone aussenden, um paarungsbereite Weibchen anzulocken (THORNHILL 1973, 1979, THORNHILL & SAUER 1992, GERHARDS et al. 1999, RATHMANN & SAUER 1999, DONATH & SAUER in review). Aus diesem Grund sollte mit Hilfe von Verhaltensexperimenten und chemischen Analysen geprüft werden, ob Pheromone auch bei der Balz der Männchen von *P. communis* eine Rolle spielen.

Als ein weiterer wesentlicher Aspekt für das Verständnis des Paarungssystems wurde der Modus der Spermienübertragung sowie die adaptive Bedeutung des Notalorgans im Paarungsverhalten von *P. communis* untersucht.

3.1. Balz- und Kopulationsverhalten von *P. communis*

Bisherige Untersuchungen weisen darauf hin, daß innerhalb der Panorpidae die meisten untersuchten Arten ausschließlich in der Dämmerung oder Dunkelheit paarungsaktiv sind (BYERS & THORNHILL 1983). Auch die mitteleuropäischen Arten *P. cognata* und *P. germanica* balzen und kopulieren nur in der Dämmerung bzw. nachts (GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999, ENGQVIST & SAUER unveröffentlicht). Lediglich von *P. vulgaris* ist bekannt, daß bei dieser Art Kopulationen während des ganzen Tages stattfinden (SAUER unveröffentlicht). Um das Paarungssystem von *P. communis* zu untersuchen, sollte deshalb in einem ersten Schritt geklärt werden, zu welcher Tageszeit die Männchen und Weibchen paarungsaktiv sind.

3.1.1. Paarungsaktivitätsmuster von *P. communis*

Um den Zeitpunkt der stärksten Balz- und Paarungsaktivität von *P. communis* zu ermitteln, wurde eine Population von 16 Weibchen und 8 Männchen über 7 Tage hinweg täglich nahezu 24 Stunden beobachtet. Wie Abbildung 2 zeigt, waren die Männchen und Weibchen von *P. communis* während des gesamten Tages paarungsaktiv. In der Dunkelheit wurden keine Paarungen mehr begonnen.

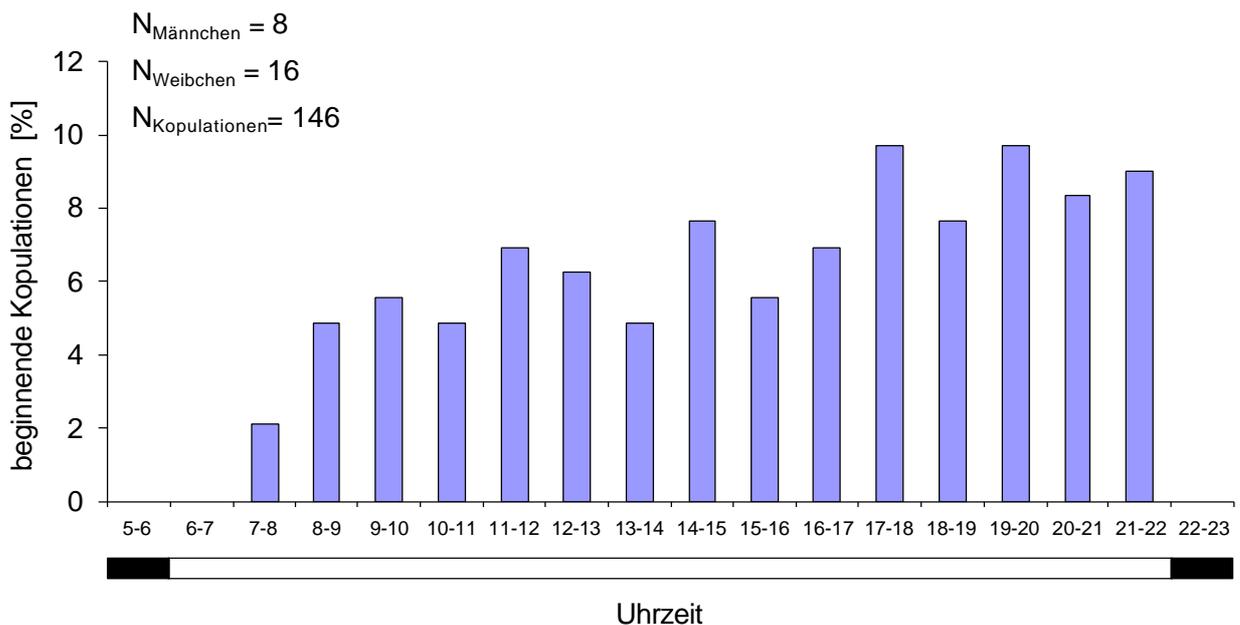


Abbildung 2: Darstellung der Paarungsaktivität über den Tagesverlauf. Die Säulen geben den prozentualen Anteil begonnener Kopulationen in jeder Stunde des Tages an. Der weiße Balken unterhalb der X-Achse markiert die Lichtphase der Beobachtungszeit, der schwarze Balken stellt einen Teil der Dunkelphase dar. Aufgrund fehlender Paarungsaktivität in den Nachtstunden wurde auf eine graphische Darstellung der kompletten 24 Stunden verzichtet.

Die ersten Kopulationen begannen bereits kurz nach Anbruch des Tages. Auch über die gesamten Vormittags- und frühen Nachmittagsstunden wurden viele Kopulationen eingeleitet. In den Spätnachmittags- und Abendstunden nahm die Kopulationsaktivität in der Population aber so deutlich zu, daß in diesem Zeitraum (17-22 Uhr) fast 45% aller Kopulationen des Tages begonnen wurden. Viele Kopulationen, die in den Abendstunden begannen, erstreckten sich in die Dunkelphase hinein. Neu beginnende Kopulationen wurden bei *P. communis* während der Dunkelphase nie beobachtet.

Bevor die eigentliche Kopulation zustande kommt, müssen die Geschlechtspartner jedoch erst zueinanderfinden. Es soll daher im folgenden genauer analysiert werden, auf welche Weise bei *P. communis* die Partnerfindung erfolgt.

3.1.2. Partnerfindung und Balzverhalten

Bisherige Untersuchungen an Skorpionsfliegen zeigen, daß die Partnerfindung bei den meisten Arten über die Abgabe von Sexuallockstoffen durch die Männchen erfolgt, die auf diese Weise paarungsbereite Weibchen anlocken (BORNEMIZSA 1964, 1966, THORNHILL 1973, 1979, 1992, THORNHILL & SAUER 1992, GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999, RATHMANN & SAUER 1999, DONATH & SAUER in review). Auch bei den mitteleuropäischen Arten *P. germanica* und *P. cognata* konnten leichtflüchtige Substanzen zur Fernanlockung identifiziert werden (GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999, RATHMANN & SAUER 1999, DONATH & SAUER in review, ENGQVIST & SAUER unveröffentlicht). Innerhalb der mitteleuropäischen Arten ist es nur von *P. vulgaris* bekannt, daß die Männchen keine Pheromone bei der Partneranlockung einsetzen, sondern die Partnerfindung durch optische Signale erfolgt (SAUER unveröffentlicht). Es stellt sich also die Frage, ob die Männchen von *P. communis* bei ihrer Balz Pheromone aussenden.

Männchen von *Panorpa*-Arten, die durch Pheromone Weibchen anlocken, zeigen ein typisches Verhalten. Die Männchen spreizen das Genitalsegment ab, recken es in die Höhe und stülpen eine dort befindliche Genitaltasche aus, die von drüsenreichem Epithel ausgekleidet ist (GRELL 1942), welches die Pheromone sezerniert (THORNHILL 1973, 1979, 1992, GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999, RATHMANN & SAUER 1999, SAUER & DONATH in review). Gleichzeitig mit dem Ausstülpen der Genitaltasche breiten die Männchen die Flügel aus und schlagen damit periodisch auf und nieder, um die Duftstoffe im Luftstrom zu verteilen (THORNHILL 1973, 1979, 1992, GERHARDS et al. 1999, GERHARDS 1999, RATHMANN & SAUER 1999).

Auch die Männchen von *P. communis* zeigen dieses typische Flügelfächeln und stülpen die beschriebene Tasche im Genitalsegment aus. Sie zeigen dieses Bewegungsmuster, wenn sie allein an einer exponierten Stelle (zum Beispiel auf einem Brennesselblatt) sitzen. Weibchen nähern sich den so "rufenden" Männchen und setzen sich in ihre Nähe. Daraufhin stülpt das Männchen die Genitaltasche ein und beginnt ein charakteristisches Balzverhalten, bei dem es heftig und schnell mit den Flügeln schlägt und mit dem Abdomen wippt. Diese strukturierte Form der Balz, die von SAUER & HENSLE (1977) bereits eingehend beschrieben

wurde, ging jeder beobachteten Kopulation voraus. Sie trat auch in allen Fällen auf, in denen ein Männchen ein Weibchen ohne Ausstülpfen der Genitaltasche und ohne Flügelfächeln anlocken konnte.

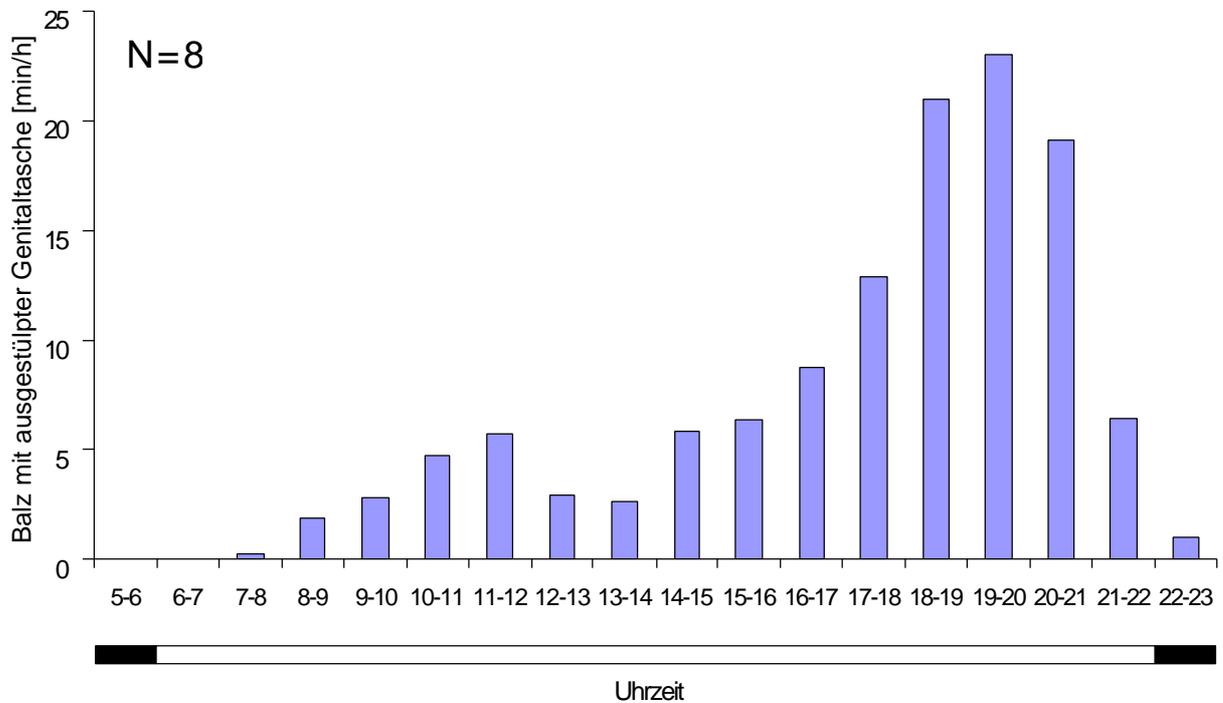


Abbildung 3: Darstellung der Balzaktivität mit ausgestülpter Genitaltasche über den Tagesverlauf. Die Säulen geben an, wie viele Minuten pro Stunde die (N = 8) Männchen mit ausgestülpter Genitaltasche gebalzt haben. Der weiße Balken unterhalb der X-Achse markiert die Lichtphase der Beobachtungszeit, der schwarze Balken stellt einen Teil der Dunkelphase dar. Aufgrund fehlender Balzaktivität in den Nachtstunden wurde auf eine graphische Darstellung der kompletten 24 Stunden verzichtet.

Die Balzaktivität mit ausgestülpter Genitaltasche ist stark abhängig von der Tageszeit (s. Abbildung 3). Während Männchen in den Vor- und Nachmittagsstunden selten auf diese Weise balzten, nahm die Häufigkeit in den Spätnachmittags- und Abendstunden sprunghaft zu. Balz mit ausgestülpter Genitaltasche trat am stärksten zwischen 17 und 21 Uhr auf. In diesem Zeitraum begannen, wie oben ausgeführt, auch die meisten Kopulationen.

Die Häufigkeit, mit der Männchen mit ausgestülpter Genitaltasche und charakteristischem Flügelschlag balzten, läßt vermuten, daß diesem Verhalten bei der Partnerfindung von *P. communis* ein hoher Stellenwert zukommt. Deshalb wird nun geprüft, ob Männchen, die dieses Verhalten häufiger zeigten, mehr Kopulationen eingehen konnten, als Männchen, die seltener auf diese Weise balzten.

3.1.2.1. Einfluß der Balzaktivität mit ausgestülpter Genitaltasche auf den Paarungserfolg der Männchen

Die in Tabelle 1 dargestellten Befunde zeigen, daß die besondere Form der Balz mit ausgestülpter Genitaltasche und rhythmischem Flügelfächeln von den Weibchen offenbar deutlich registriert wurde. Die Dauer, die ein Männchen im Laufe seines Lebens in der oben beschriebenen Weise balzte, korreliert in vier von sechs beobachteten Populationen signifikant positiv mit der Anzahl der Kopulationen, die es gewinnen konnte. Diese Zusammenhänge wurden sowohl bei hoher als auch bei geringer Nahrungsverfügbarkeit festgestellt.

Tabelle 1: Spearman-Rangkorrelation zwischen der Ausstülpdauer der Genitaltasche eines Männchens (Balzaktivität) und seiner Anzahl an Kopulationen.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,607$	$p = 0,036$
2. Gen. 1998	N = 8	$r_s = 0,467$	$p = 0,467$
1. Gen. 1999	N = 8	$r_s = 0,97$	$p = 0,001$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 23,29$			$p < 0,001$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,614$	$p = 0,034$
2. Gen. 1998	N = 8	$r_s = 0,407$	$p = 0,317$
1. Gen. 1999	N = 8	$r_s = 0,878$	$p = 0,004$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 20,1$			$p < 0,01$

Männchen, die mit ausgestülpter Genitaltasche und rhythmischem Flügelfächeln balzen, haben also offensichtlich eine höhere Attraktivität als Männchen, die seltener mit ausgestülpter Genitaltasche balzen.

Diese Befunde lassen zwei Hypothesen zu:

1. Die Männchen von *P. communis* setzen Pheromone bei der Partnerfindung ein. Männchen, die mit ausgestülpter Genitaltasche balzen, senden Pheromone aus und werden deshalb von den Weibchen häufiger gefunden. Die Abgabe von Pheromonen wurde bereits für *P. germanica* und *P. cognata* nachgewiesen (GERHARDS et al. 1999, DONATH & SAUER in review, ENGQVIST & SAUER unveröffentlicht).

2. Weibchen nehmen das mit dem Ausstülpen der Genitaltasche verbundene rhythmische Flügelfächeln der Männchen als optisches Signal wahr und bewegen sich aufgrund dieses Reizes verstärkt auf diese Männchen zu.

Zur Überprüfung dieser Frage wurde in einem Verhaltensexperiment der Einfluß der olfaktorischen und der optischen Wahrnehmung überprüft.

3.1.2.2. Olfaktorische oder optische Partnerfindung?

Während der Verhaltensbeobachtungen konnte bei verschiedenen Männchen regelmäßig ein Ausstülpen der Genitaltasche und ein damit verbundenes rhythmisches Flügelfächeln beobachtet werden. Dieses Verhalten ist positiv mit dem Paarungserfolg der Männchen korreliert (s. 3.1.2.1.). Um in einem Verhaltensexperiment zu klären, ob die Präferenz der Weibchen für diese Männchen durch die Aussendung von Pheromonen durch die Männchen zu erklären ist, oder ob die Weibchen diese Form der Balz optisch wahrnehmen, wurde insgesamt 71 Weibchen in einer Versuchsanordnung die Möglichkeit gegeben, sich zwischen den zwei Schenkeln eines Y-Rohres zugunsten eines der beiden am Ende befindlichen unterschiedlich balzaktiven Männchen zu entscheiden (zum Versuchsdesign s. 2.4.2.2.), die sie beide nicht optisch erkennen konnten. Falls bei *P. communis* eine Pheromonabgabe durch die Männchen stattfindet, wäre zu erwarten, daß sich die Weibchen trotz fehlenden Sichtkontakts bevorzugt auf das Männchen mit ausgestülpter Genitaltasche zubewegen würden. Erfolgt die Erkennung der Männchen allerdings optisch, so dürfte es keine Präferenz für das in der oben beschriebenen Form balzende Männchen geben.

Wie in Abbildung 4 dargestellt, entschieden sich 41 von 71 Weibchen (58 %) weder für das eine noch das andere der beiden Männchen. Lediglich 30 Weibchen haben sich auf eines der beiden Männchen zubewegt. Die Wahl dieser Weibchen verteilte sich jedoch gleichmäßig auf beide Männchen. Männchen, die mit ausgestülpter Genitaltasche balzten, wurden von den Weibchen nicht häufiger aufgesucht. Diese Befunde unterstützen die Annahme, daß die Präferenz der Weibchen für Männchen, die mit ausgestülpter Genitaltasche und rhythmischem Flügelfächeln balzen, auf optischen und nicht auf olfaktorischen Signalen beruht.

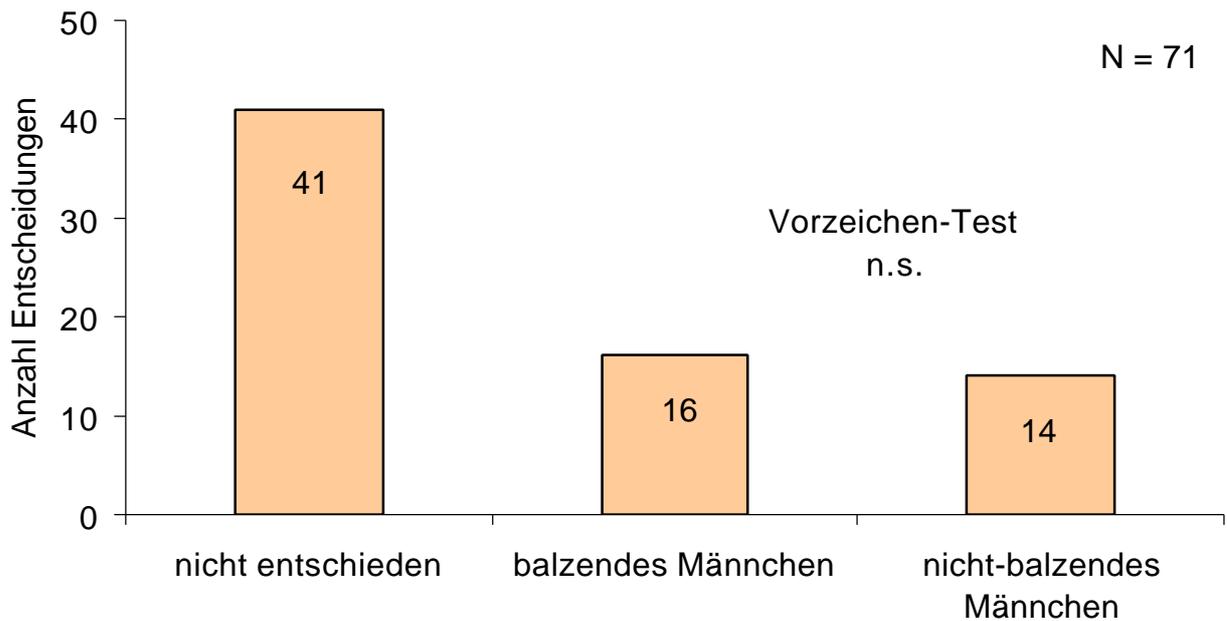


Abbildung 4: Entscheidungsverhalten der *P. communis*-Weibchen im Wahlversuch.

3.1.2.3. Chemische Analyse des Duftbouquets der Männchen

Zur Überprüfung der Hypothese, nach der Männchen, die mit ausgestülpter Genitaltasche balzen, Pheromone aussenden, wurden chemische Analysen des Duftbouquets der Männchen durchgeführt. Insgesamt wurden über 50 Männchen von *P. communis* mit verschiedenen Methoden auf ihre Fähigkeit zur Pheromonproduktion untersucht (zur Durchführung s. 2.4.2.1). Es wurden nur geschlechtsreife Männchen verwendet, die während der Duftabnahme mit ausgestülpter Genitaltasche balzten. Weiterhin wurden zum Vergleich der Duftprofile auch einige Weibchen untersucht. Abbildung 5 zeigt beispielhaft ein GC/MS-Profil des Duftbouquets eines balzenden *P. communis*-Männchens, das mit Hilfe einer SPME-Faser aufgefangen wurde. Die "closed-loop-stripping"-Methode (s. 2.4.2.1.) erbrachte das gleiche Ergebnis. Bei den in der Abbildung 5 zu erkennenden späten Peaks des GC/MS-Profiles handelt es sich um die Kohlenwasserstoffverbindungen (9Z)- und (7Z)-Tricosen (Peak 2 und 3) und Pentacosen (Peak 4). Diese Verbindungen sind schwerflüchtige cuticuläre Substanzen, die sich sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen von *P. communis* finden lassen. Über diese Stoffe hinaus ließen sich bei den *P. communis*-Männchen keine weiteren Duftkomponenten messen. Aufgrund der vorliegenden Pheromonanalysen bei *P. germanica* (GERHARDS et al. 1999, RATHMANN & SAUER 1999, DONATH & SAUER in review) liegt es nahe, daß leichtflüchtige

Komponenten im Duftbouquet, welche bei *P. germanica* der Fernanlockung von Weibchen dienen, im frühen Bereich des GC/MS-Profiles (Retentionszeit: ca. 14 bis 15 min) zu finden sein müssten. Wie Abbildung 5 beispielhaft für alle GC/MS-Untersuchungen zum Duftbouquet bei *P. communis* zeigt, geben die Männchen neben den schwerflüchtigen Cuticularsubstanzen aber keine nachweisbaren leichtflüchtigen Duftstoffe ab.

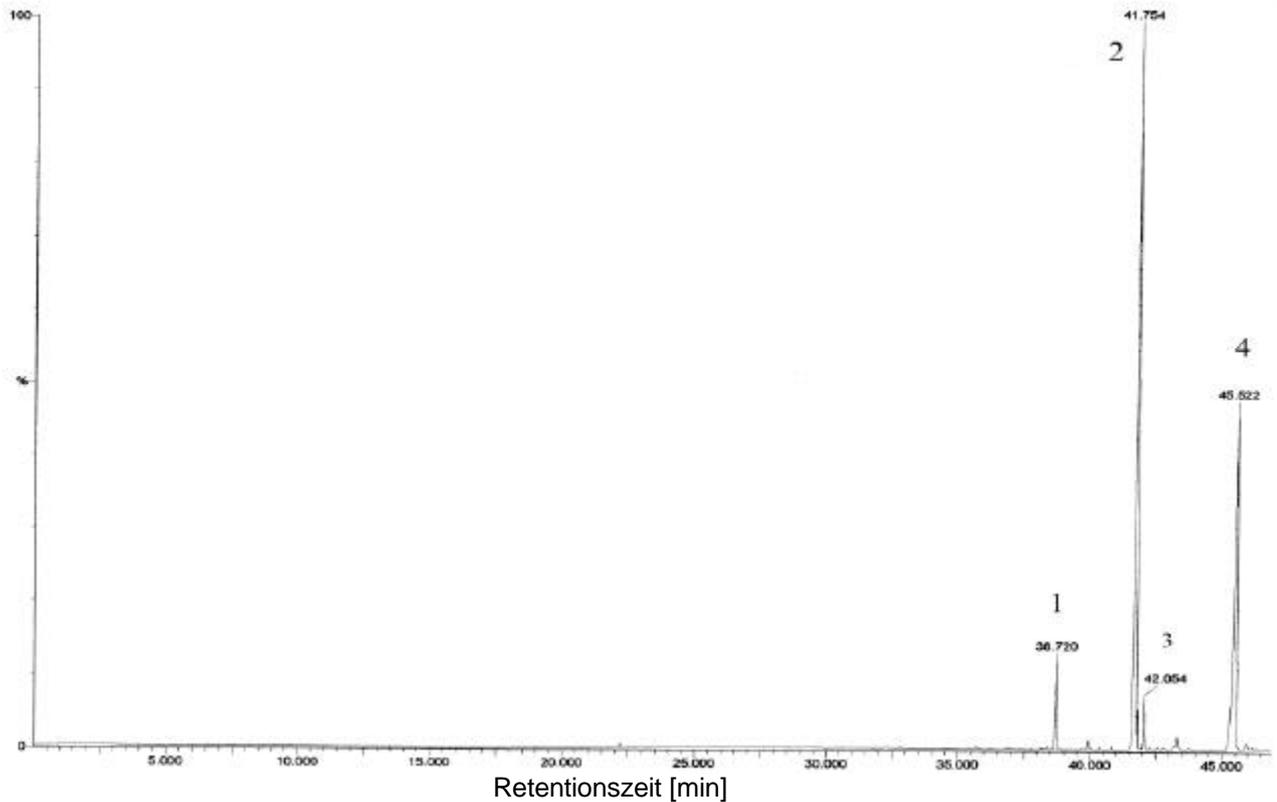


Abbildung 5: Darstellung eines GC/MS-Profiles des Duftspektrums eines balzenden *P. communis*-Männchens (mit ausgestülpter Genitaltasche) ermittelt durch Duftabnahme über eine SPME-Faser. Bei den nummerierten Peaks handelt es sich um 1 = SPME-Faser, 2 = (9Z)-Tricosen, 3 = (7Z)-Tricosen und 4 = Pentacosen. Die Retentionszeit [min] gibt die Verweildauer der einzelnen Komponenten auf der GC-Säule an.

Für *P. communis* konnten keine Pheromone nachgewiesen werden. Die chemischen Analysen bestätigen damit die Ergebnisse der Verhaltensversuche. Obwohl die Männchen von *P. communis* mit ausgestülpter Genitaltasche balzen, emittieren sie bei diesem Verhalten keine Duftstoffe. Sie werden aber aufgrund des auffälligen Flügelschlagens optisch von den Weibchen besser wahrgenommen und haben deshalb einen höheren Paarungserfolg.

3.1.3. Paarungsaktivität

Wie bereits in Abschnitt 3.1.1. gezeigt werden konnte, sind Individuen von *P. communis* während des ganzen Tages paarungsaktiv. Um zu prüfen, wie sich die Paarungsaktivität vertikal über die Lebenszeit entwickelt, wurde für jede beobachtete Population die Verteilung der Paarungsaktivität über den gesamten Versuchszeitraum ermittelt. Hierzu wurde die Anzahl auftretender Kopulationen an jedem Versuchstag über die Zahl der Männchen und Weibchen in der Population normiert und in einem Diagramm aufgetragen (s. Abbildung 6).

Betrachtet man in Tabelle 2 zunächst den Zeitpunkt der ersten auftretenden Kopulation als Zeichen für den Beginn der Geschlechtsreife, so fällt auf, daß Individuen von *P. communis* diese erst nach einer knappen Lebenswoche erreichen. Wie die Tabelle 2 zeigt, begannen in der 1. Generation 1998 die Kopulationen bei geringer Nahrungsverfügbarkeit fünf Tage später als bei hoher Nahrungsverfügbarkeit. In allen anderen Generationen wurden die Individuen unter beiden Nahrungsbedingungen nahezu gleichzeitig geschlechtsreif.

Tabelle 2: Beginn der Geschlechtsreife bei den drei beobachteten Generationen und verschiedenen Nahrungsbedingungen.

	Hohe Nahrungsverfügbarkeit	Geringe Nahrungsverfügbarkeit
1. Generation 1998	9. Versuchstag	14. Versuchstag
2. Generation 1998	6. Versuchstag	5. Versuchstag
1. Generation 1999	7. Versuchstag	6. Versuchstag

Nach Beginn der Fortpflanzungsphase zeigte sich in allen Generationen und unter beiden Nahrungsbedingungen eine ähnliche Entwicklung der Paarungsaktivität in der Population. In den Abbildungen 6a und 6b wird diese Entwicklung nur für die 1. Generation 1998 exemplarisch dargestellt. Mit dem Erreichen der Geschlechtsreife stieg die Paarungsaktivität in den Populationen schnell an, hielt sich für einige Tage auf einem maximalen Wert, und nahm dann langsam und kontinuierlich immer mehr ab. Vergleicht man die beiden Populationen, die unter unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit gelebt haben, so zeigt sich übereinstimmend, daß die Phase der höchsten Paarungsaktivität unter beiden Versuchsbedingungen zwischen dem 17. und 22. Lebenstag der Individuen lag. Danach nahm die Paarungsaktivität in beiden Populationen ab. Unter der Bedingung hoher Nahrungsverfügbarkeit begannen die Kopulationen einige Tage früher als unter geringer Nahrungsdichte, die Phase der stärksten Aktivität blieb davon aber offensichtlich unbeeinflusst.

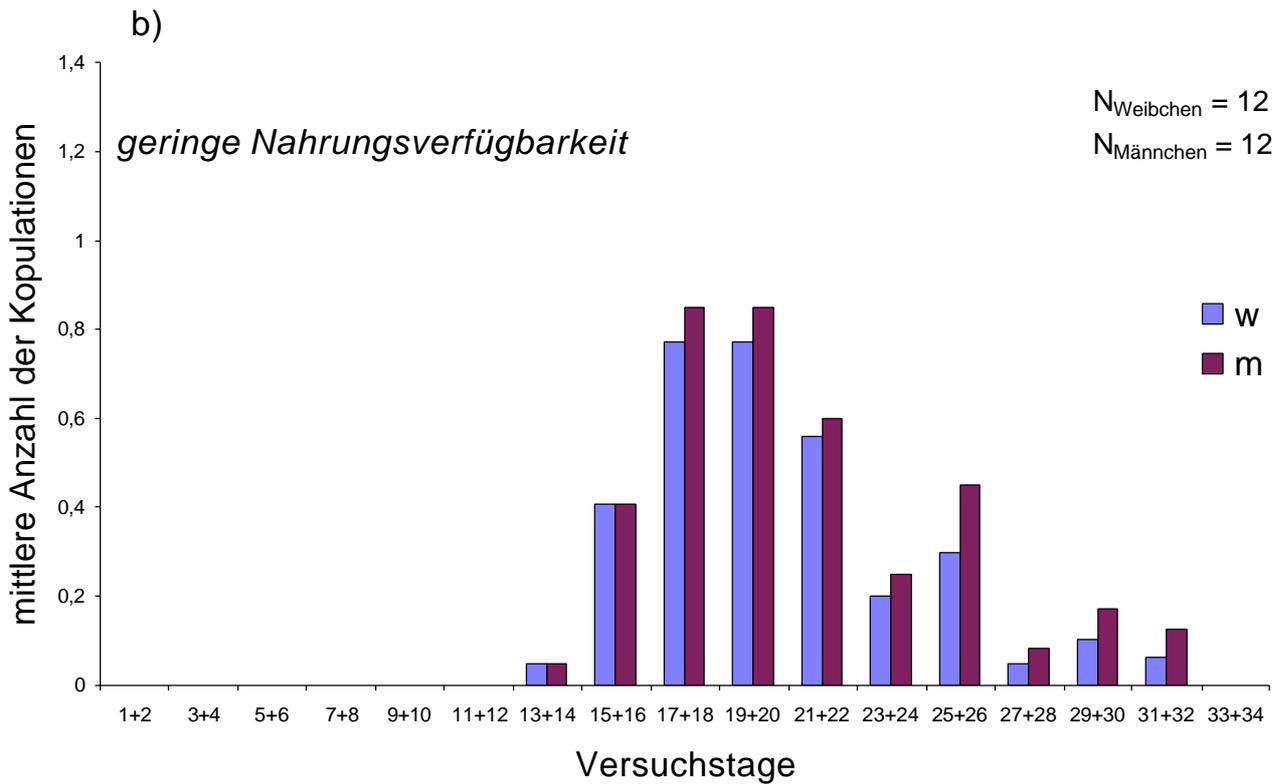
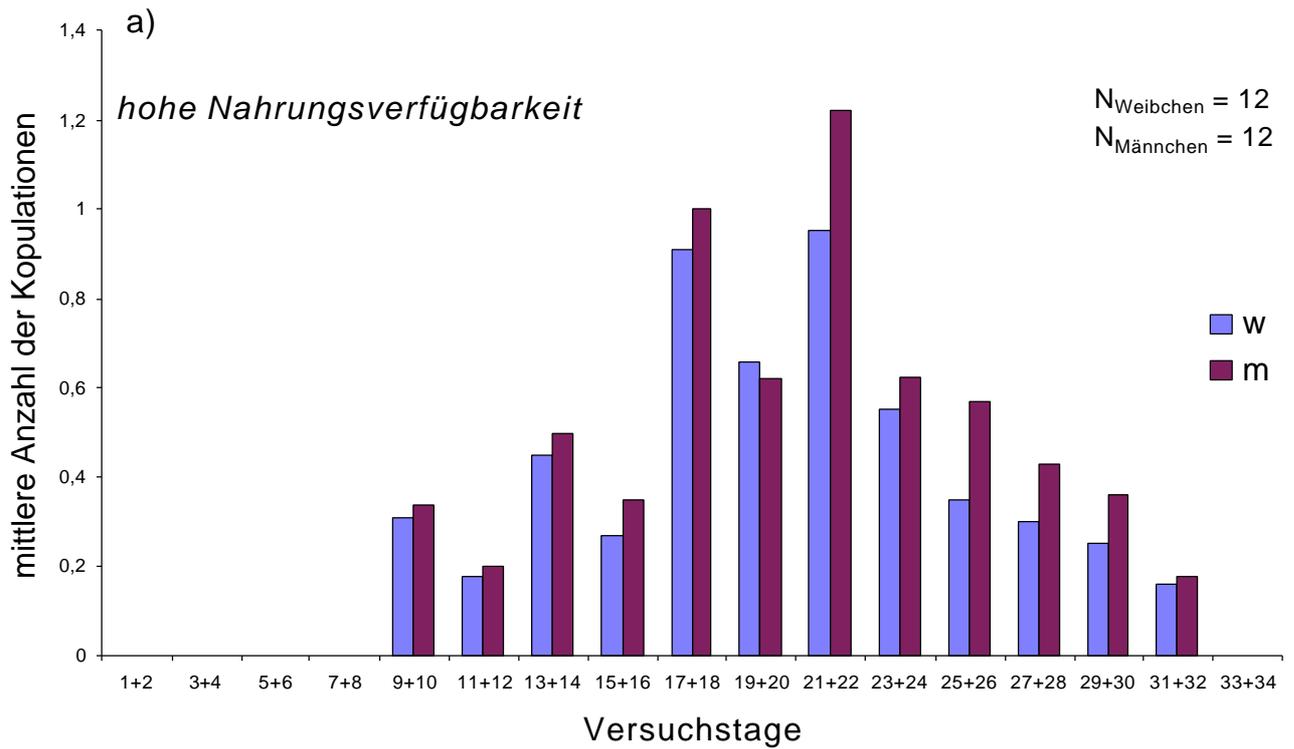


Abbildung 6: Darstellung der Paarungsaktivität beider Geschlechter über den gesamten Versuchsverlauf in der 1. Generation 1998 (w=Weibchen, m=Männchen). Für jeden Versuchstag wurde die Anzahl auftretender Kopulationen über die Zahl der vorhandenen Männchen und Weibchen in der Population normiert. In der graphischen Darstellung wurden jeweils zwei Versuchstage zusammengefaßt.

Skorpionsfliegen bieten sich zur Untersuchung von Paarungssystemen unter anderem deswegen an, weil sie ein auffälliges Kopulationsverhalten zeigen, bei dem die Männchen den Weibchen während der Kopulation Hochzeitsgeschenke übergeben (STEINER 1930, THORNHILL 1976, 1981, BYERS & THORNHILL 1983, SAUER et al. 1998). Auch die Männchen von *P. communis* prägen drei verschiedene Paarungstaktiken phänotypisch aus. Entweder übergibt das Männchen dem Weibchen ein Hochzeitsgeschenk in Form einer unterschiedlichen Anzahl von Sekretbonbons, welche es aus seiner dazu spezialisierten Labialdrüse preßt, oder es überläßt ihm im Austausch für eine Kopulation ein Arthropodenaas. In beiden Fällen frißt das Weibchen während der Kopulation an diesem Hochzeitsgeschenk. Manchmal gelingt einem Männchen auch eine Kopulation ohne Übergabe eines Hochzeitsgeschenkes.

Nachdem die Entwicklung der Paarungsaktivität über die Lebenszeit untersucht wurde, soll im folgenden der Frage nachgegangen werden, im welchem Umfang die drei verschiedenen Paarungstaktiken über den gesamten Versuchsverlauf auftraten.

3.1.4. Zeitliches Auftreten der verschiedenen Paarungstaktiken

Die Männchen von *P. communis* zeigen drei Paarungstaktiken:

1. Kopulationen mit Bonbonübergabe,
2. Kopulationen mit Futterübergabe und
3. Kopulationen ohne Hochzeitsgeschenk.

Es stellt sich die Frage, mit welcher Häufigkeit die drei verschiedenen Paarungstaktiken über den gesamten Versuchsverlauf auftraten, und ob das zeitliche Auftreten der verschiedenen Paarungstaktiken unter verschiedenen Nahrungsbedingungen variierte.

Zunächst wurde geprüft, zu welchem Zeitpunkt im Lebenslauf die verschiedenen Paarungstaktiken zum ersten Mal auftraten. Wie Tabelle 3 zeigt, kann grundsätzlich festgehalten werden, daß in allen Generationen und unter beiden Versuchsbedingungen die ersten Kopulationen immer an einem Futterstück stattfanden und Männchen im Austausch gegen einen Futterbrocken eine Kopulation eingehen konnten.

Tabelle 3: Zeitpunkt des ersten Auftretens der drei verschiedenen Paarungstaktiken in allen drei betrachteten Generationen und unter beiden Nahrungsbedingungen (NV = Nahrungsverfügbarkeit).

	1. Kopulation mit Bonbonübergabe		1. Kopulation mit Köderüberlassung		1. Kopulation ohne Geschenk	
	Hohe NV	Geringe NV	Hohe NV	Geringe NV	Hohe NV	Geringe NV
1. Gen. 1998	12. Tag	16. Tag	9. Tag	14. Tag	11. Tag	15. Tag
2. Gen. 1998	9. Tag	9. Tag	6. Tag	5. Tag	7. Tag	10. Tag
1. Gen. 1999	8. Tag	12. Tag	7. Tag	6. Tag	8. Tag	10. Tag

Auch Kopulationen ohne Hochzeitsgeschenk traten in den meisten Fällen noch vor den ersten Kopulationen mit Bonbonübergabe auf. Erst einige Tage nach Beginn der Geschlechtsreife (s. Tabelle 2) etablierte sich die Übergabe von Sekretbonbons als Kopulationstaktik. Exemplarisch ist die zeitliche Entwicklung des Auftretens der verschiedenen Paarungsstrategien in Abbildung 7 für die 1. Generation 1998 dargestellt.

Hierbei zeigt sich, daß Kopulationen mit Bonbonübergabe bei hoher Nahrungsverfügbarkeit numerisch deutlich gegenüber den anderen Paarungstaktiken überwogen und nach der zweiten Lebenswoche die dominierende Paarungsstrategie der Männchen darstellten. Kopulationen, die im Austausch gegen einen Futterbrocken zustande kamen, traten nur in der ersten Woche nach Beginn der Geschlechtsreife häufig auf und spielten dann im weiteren Lebenslauf eine immer geringer werdende Rolle. Unter der Bedingung relativ geringer Nahrungsverfügbarkeit kamen den Kopulationen, bei denen die Männchen den Weibchen Futterstücke überließen, in bezug auf die Auftrittshäufigkeit eine wesentlich größere Bedeutung zu. Diese Strategie dominierte sowohl zu Beginn der Geschlechtsreife als auch in den letzten Lebenswochen. Kopulationen mit Bonbonübergabe stellten nur an wenigen Tagen die häufigste Paarungstaktik dar.

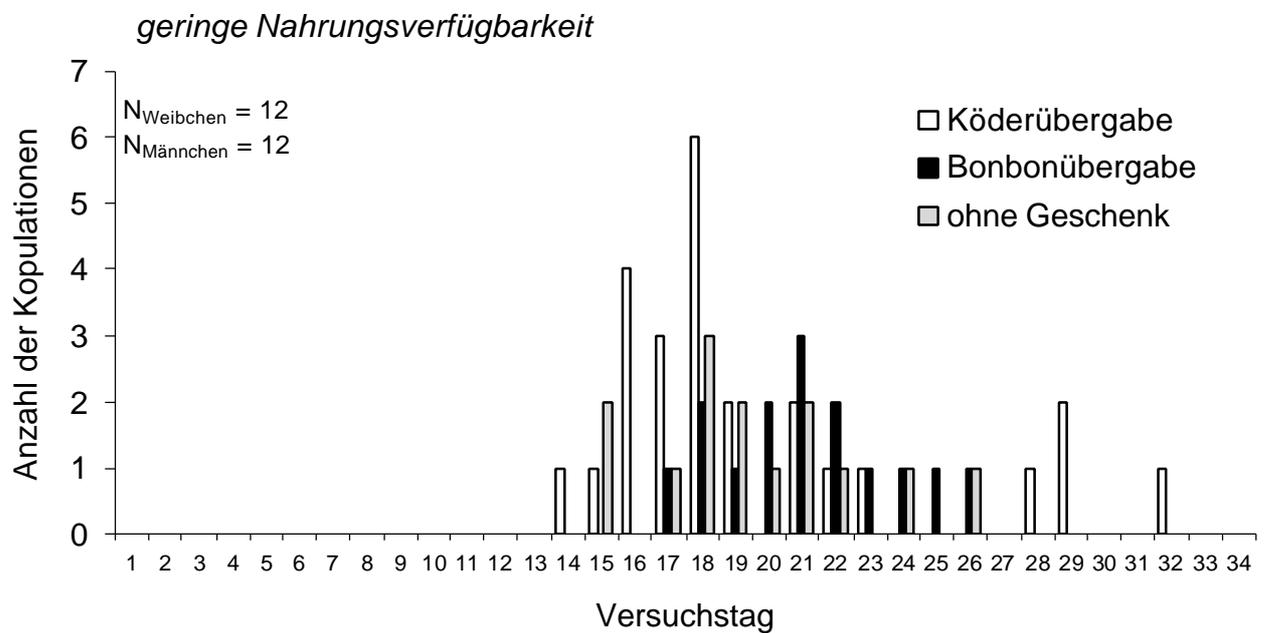
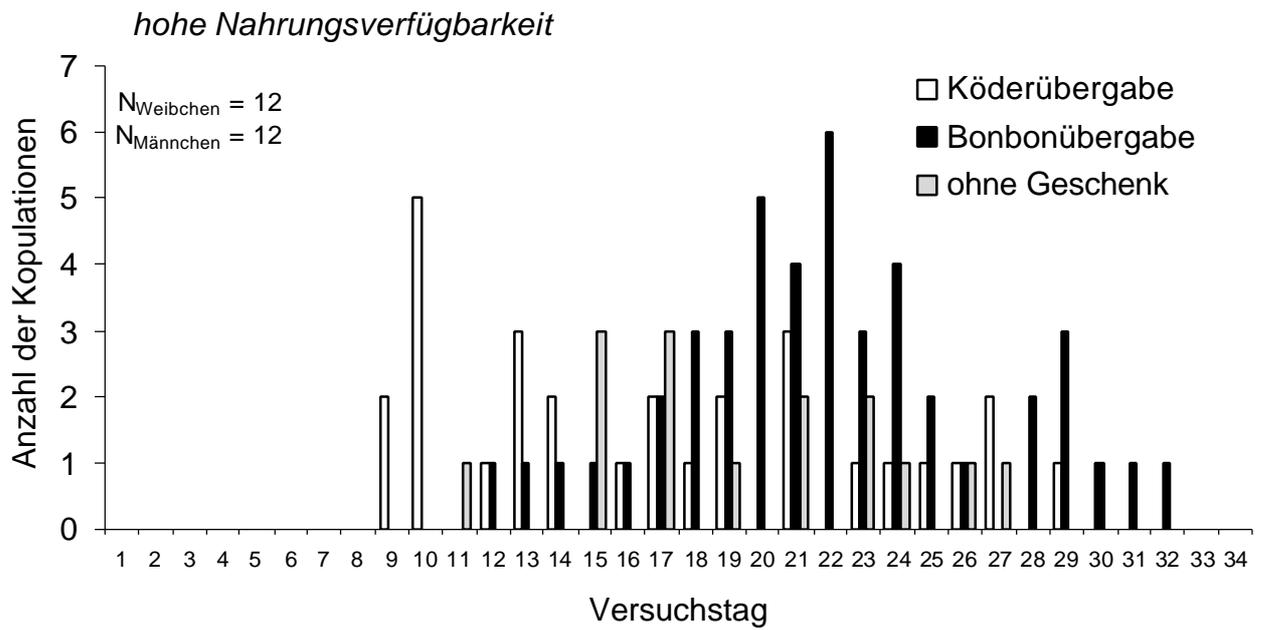


Abbildung 7: Zeitliche Verteilung des Auftretens der drei unterschiedlichen Paarungsstrategien während des gesamten Versuchsverlaufs in der 1. Generation 1998. Gesonderte Darstellung für hohe und geringe Nahrungsverfügbarkeit.

3.1.5. Häufigkeit der verschiedenen Paarungstaktiken

Nachdem im vorherigen Abschnitt die zeitliche Verteilung der verschiedenen Paarungstaktiken untersucht wurde, soll nun betrachtet werden, wie häufig diese insgesamt angewendet wurden. In Tabelle 4 sind die absoluten Häufigkeiten aufgelistet, mit der die einzelnen Paarungstaktiken in den sechs untersuchten Populationen auftraten.

Tabelle 4: Vergleich der prozentualen und absoluten Häufigkeit, mit der die drei Paarungstaktiken bei unterschiedlicher Nahrungsdichte jeweils auftraten (NV=Nahrungsverfügbarkeit). Die angegebene Stichprobengröße bezieht sich jeweils auf eine Population.

N _{Männchen} =12 N _{Weibchen} =12	1. Gen. 1998		G-test p = 0,021 df = 2 G = 7,749
	Hohe NV	Geringe NV	
Kopulation mit Bonbonübergabe	46 (51,1%)	15 (27,8%)	
Kopulation mit Futterübergabe	29 (32,2%)	25 (46,3%)	
Kopulation ohne Hochzeitsgeschenk	15 (16,7%)	14 (25,9%)	
N _{Männchen} =8 N _{Weibchen} =16	2. Gen. 1998		G-test p = 0,056 df = 2 G = 5,757
	Hohe NV	Geringe NV	
Kopulation mit Bonbonübergabe	33 (30,0%)	32 (27,4%)	
Kopulation mit Futterübergabe	32 (29,1%)	49 (41,8%)	
Kopulation ohne Hochzeitsgeschenk	45 (40,9%)	36 (30,8%)	
N _{Männchen} =8 N _{Weibchen} =16	1. Gen. 1999		G-test p < 0,001 df = 2 G = 19,434
	Hohe NV	Geringe NV	
Kopulation mit Bonbonübergabe	69 (54,3%)	47 (34,8%)	
Kopulation mit Futterübergabe	28 (22,1%)	21 (15,6%)	
Kopulation ohne Hochzeitsgeschenk	30 (23,6%)	67 (49,6%)	

Es zeigt sich, daß in allen drei Populationen unter hoher Nahrungsverfügbarkeit die Kopulation mit Bonbonübergabe die häufigste ressourcenabhängige Paarungstaktik war. Unter geringer Nahrungsverfügbarkeit dominierte unter den ressourcenabhängigen Taktiken in zwei von drei untersuchten Populationen die Kopulation mit Köderübergabe. Betrachtet man

die Verteilung aller drei möglichen Paarungstaktiken, so zeigt sich, daß sich die Häufigkeit der Paarungstaktiken zwischen den beiden Nahrungsverfügbarkeiten in zwei Generationen signifikant unterscheidet und in einer Generation die Signifikanzgrenze nur knapp verfehlt wird. Die Nahrungsverfügbarkeit hatte also in allen untersuchten Populationen einen Einfluß auf die Häufigkeit, mit der die drei Paarungstaktiken auftraten.

Faßt man diese Häufigkeiten für alle drei Populationen, die unter einer Versuchsbedingung gelebt haben, zusammen, und vergleicht dann die Verteilung der drei Paarungstaktiken zwischen den Populationen, die bei hoher bzw. geringer Nahrungsverfügbarkeit gelebt haben, so zeigt sich (s. Abbildung 8), daß die Verteilung der Paarungsstrategien signifikant verschieden ist ($G = 15,18$, $p < 0,001$, $df = 2$). Bei hoher Nahrungsverfügbarkeit wurden in fast der Hälfte aller Kopulationen Sekretbonbons übergeben ($148 = 45,3\%$). Nur etwa ein Drittel der Kopulationen fanden an Futterstücken statt ($89 = 27,2\%$). Bei geringer Nahrungsverfügbarkeit fanden ebenso viele Kopulationen an Futterbrocken ($95 = 31,0\%$) wie mit der Übergabe von Sekretbonbons ($94 = 30,7\%$) statt. Es fällt auf, daß unter beiden Nahrungsdichten sehr viele Kopulationen ohne Übergabe eines Hochzeitsgeschenks stattfanden.

Diese Variation im Kopulationsverhalten der Männchen wirft die Frage auf, welche Konsequenzen dies für ihren Fortpflanzungserfolg mit sich bringt. Da bei *P. vulgaris* bereits ein Zusammenhang zwischen den verschiedenen Paarungstaktiken eines Männchens und der jeweils erzielten Kopulationsdauer beschrieben wurde (SAUER et al. 1998), soll im folgenden zunächst geprüft werden, welchen Einfluß die verschiedenen Paarungsstrategien der Männchen von *P. communis* auf die erzielte Kopulationsdauer hatten.

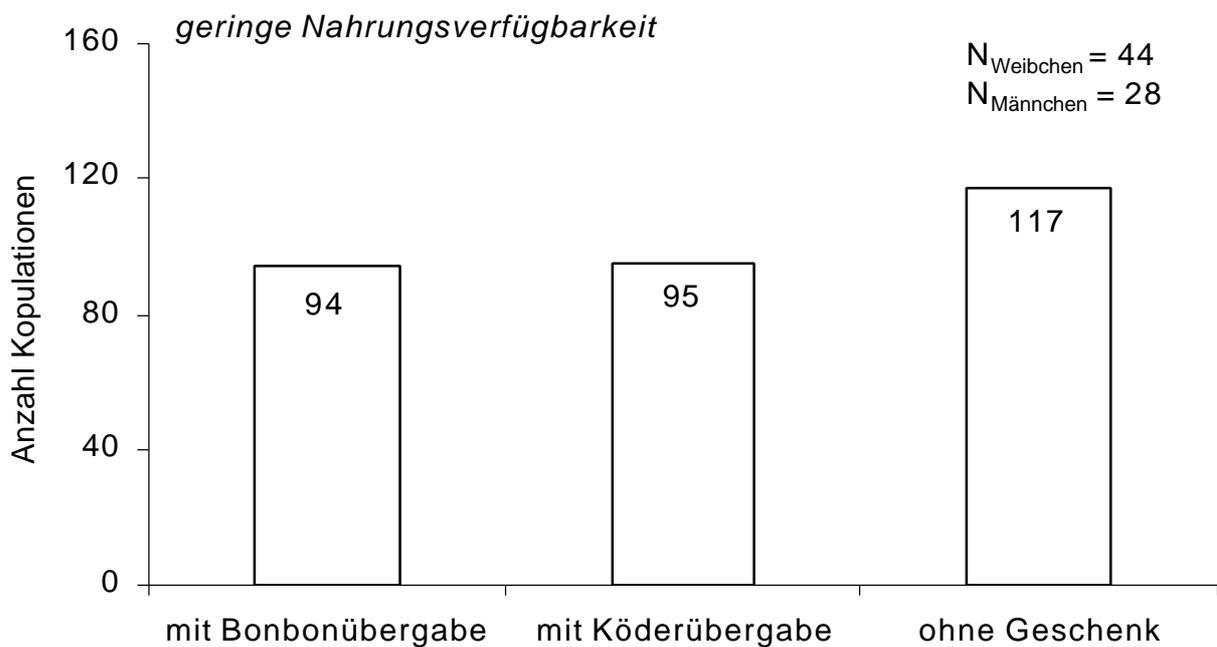
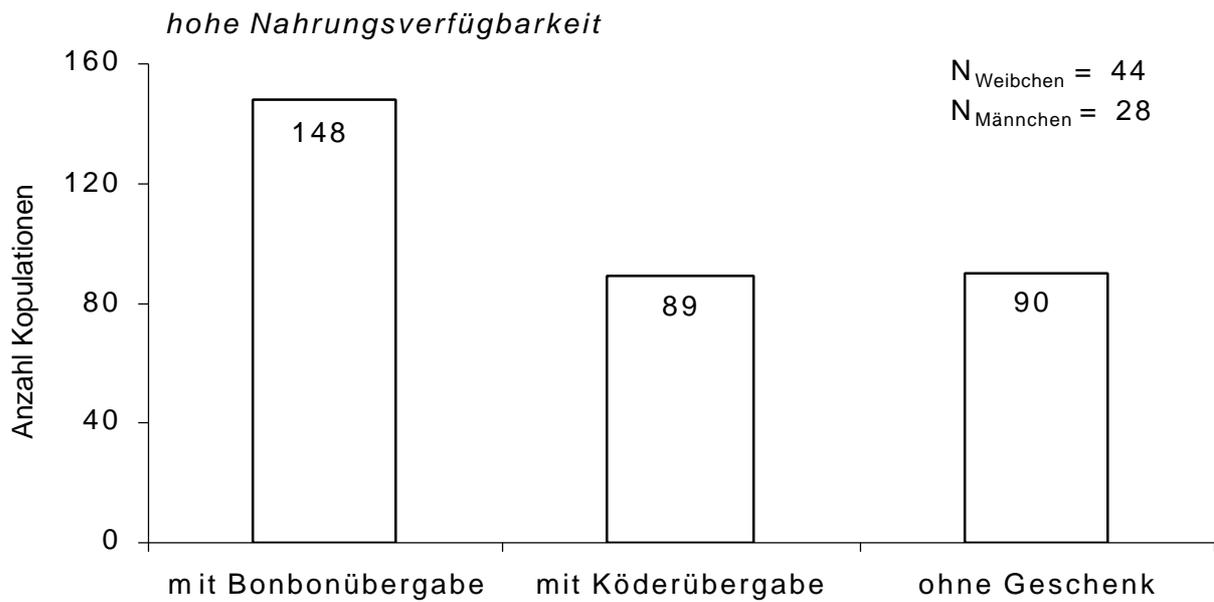


Abbildung 8: Häufigkeit der Paarungstaktiken bei unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit. Bei dieser Darstellung wurden die absoluten Häufigkeiten der drei verschiedenen Paarungstaktiken aller drei untersuchten Generationen zusammengefaßt. Vergleicht man die Verteilung der Häufigkeiten, zeigt sich, daß sie signifikant verschieden sind ($G=15,18$; $p < 0,001$, $df=2$).

3.1.6. Kopulationsdauer bei verschiedenen Kopulationsstrategien

Die Anwendung der drei verschiedenen Paarungstaktiken führt zu unterschiedlich langen Kopulationen. In Abbildung 9 ist (zusammengefaßt für alle drei untersuchten Populationen einer Versuchsanordnung) die Kopulationsdauer dargestellt, die Männchen mit den unterschiedlichen Paarungstaktiken erzielt haben.

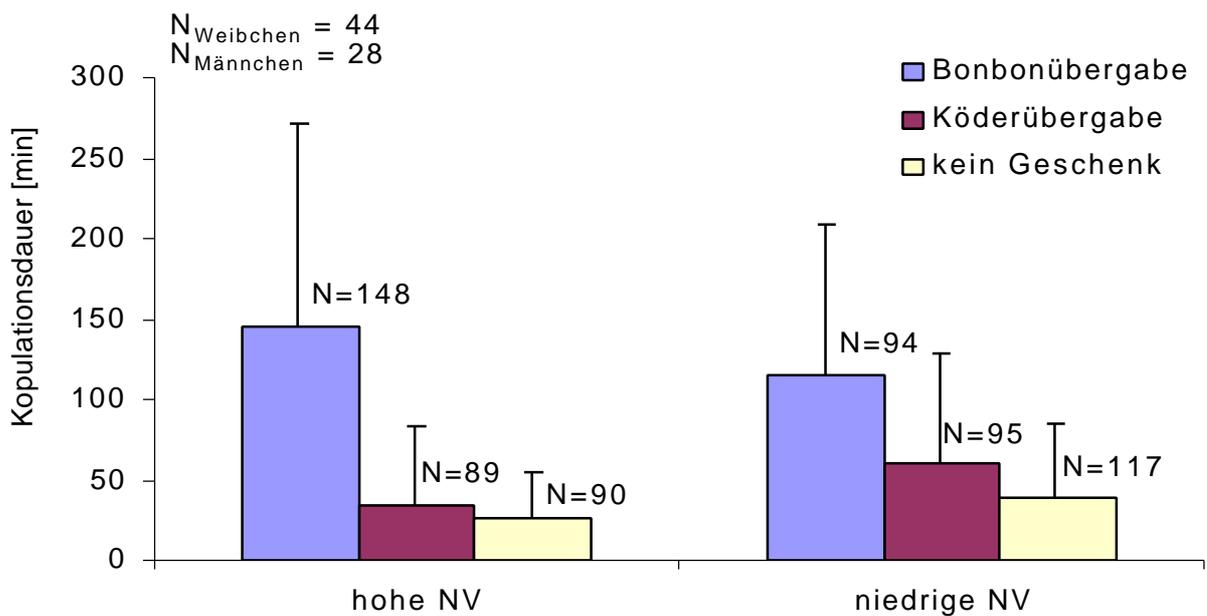


Abbildung 9: Darstellung der Kopulationsdauer bei unterschiedlichen Paarungstaktiken bei hoher und geringer Nahrungsverfügbarkeit (NV = Nahrungsverfügbarkeit, N = Anzahl Kopulationen). Zusammenfassung der Daten aller drei beobachteten Generationen.

Es zeigt sich deutlich, daß die längsten Kopulationszeiten immer mit der Übergabe von Sekretbonbons erzielt wurden. Wenngleich Kopulationen ohne Übergabe eines Hochzeitsgeschenks unter beiden Versuchsbedingungen relativ oft auftraten (s. 3.1.5.), waren sie jedoch im Durchschnitt nur von kurzer Dauer. Auch die Überlassung eines Futterbrockens führte zu deutlich kürzeren Kopulationen als die Übergabe von Sekretbonbons. Die Abbildung 9 zeigt weiterhin, daß die unterschiedlich lange Kopulationsdauer, die durch die einzelnen Paarungstaktiken erreicht wurde, sowohl bei geringer als auch bei hoher Nahrungsverfügbarkeit in gleicher Abstufung auftritt.

Die Untersuchungen in Abschnitt 3.1.5. haben gezeigt, daß bei geringer Nahrungsverfügbarkeit Kopulationen mit Futterübergabe häufiger auftreten als Kopulationen mit Bonbonübergabe und damit unter diesen Bedingungen offenbar eine größere Bedeutung haben als bei

hoher Nahrungsverfügbarkeit. Vergleicht man die Kopulationsdauer, die von den Individuen, welche bei unterschiedlicher Nahrungsdichte gelebt haben, mit den drei unterschiedlichen Paarungstaktiken erzielt wurde, so zeigt sich das in Abbildung 10 dargestellte Bild:

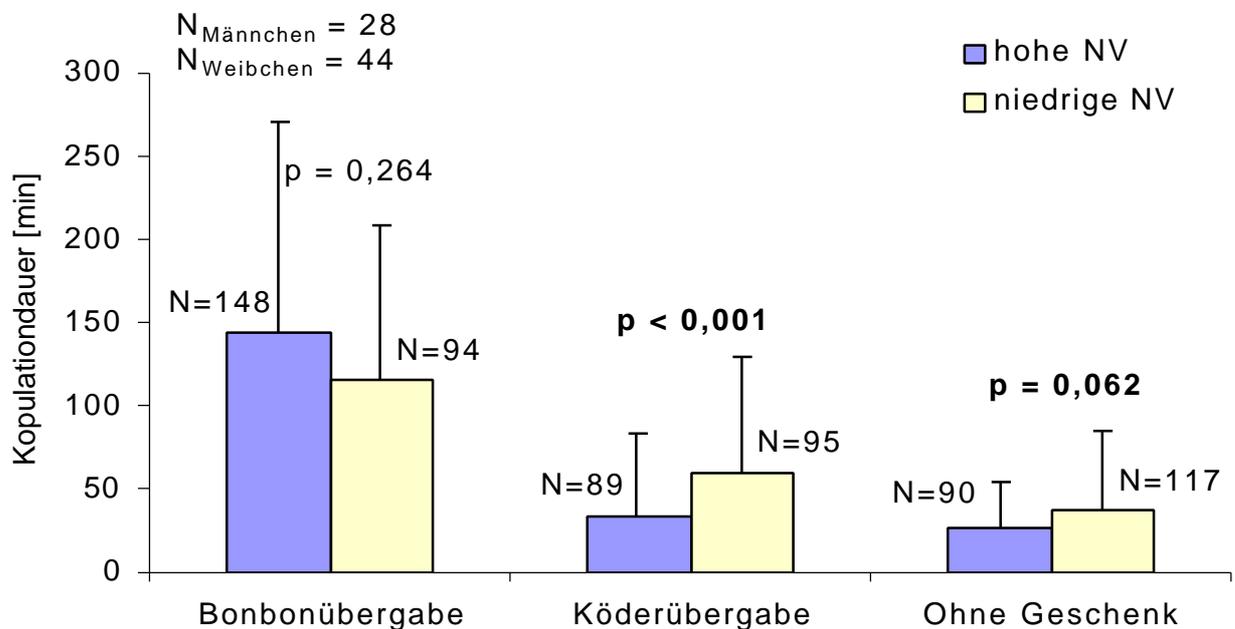


Abbildung 10: Vergleich der mittleren Kopulationsdauer (U-Test) unter der Bedingung hoher bzw. niedriger Nahrungsverfügbarkeit bei der gleichen Paarungstaktik. (NV = Nahrungsverfügbarkeit, N = Anzahl Kopulationen). Die Darstellung umfasst alle drei beobachteten Generationen.

Die Kopulationsdauer, die unter hoher und geringer Nahrungsverfügbarkeit durch die Übergabe von Sekretbonbons jeweils erzielt wurde, unterscheidet sich statistisch nicht signifikant. Bei Kopulationen mit Bonbonübergabe erzielten Männchen, die unter relativ geringer Nahrungsdichte gelebt haben, ebenso lange Kopulationen wie Männchen, die bei hoher Nahrungsverfügbarkeit gelebt haben. Deutlich verschieden ist jedoch die Dauer der Kopulationen, die unter beiden Versuchsbedingungen durch die Überlassung von Futterstücken erzielt wurde. Unter geringer Nahrungsverfügbarkeit dauerten die Kopulationen an Futterstücken signifikant länger als unter hoher Nahrungsverfügbarkeit. Männchen, die im Austausch gegen einen Futterbrocken eine Kopulation eingehen konnten, erzielten bei geringer Nahrungsverfügbarkeit deutlich längere Kopulationen als bei hoher Nahrungsverfügbarkeit. Auch Kopulationen ohne jegliche Übergabe eines Hochzeitsgeschenks dauerten unter geringer Nahrungsverfügbarkeit länger als unter hoher Nahrungsverfügbarkeit. Allerdings ist der Unterschied nur tendenziell und statistisch nicht signifikant.

Diese Befunde weisen die Bonbonübergabe unabhängig von der Nahrungsdichte als diejenige Paarungstaktik aus, mit der die längste Kopulationsdauer erzielt wird. Im folgenden soll die Strategie der Bonbonübergabe genauer untersucht werden. Hierzu wird der Zusammenhang zwischen der Kopulationsdauer und der Zahl der abgegebenen Sekretbonbons betrachtet.

3.1.7. Zusammenhang zwischen Anzahl abgegebener Bonbons und Kopulationsdauer

In Tabelle 5 zeigt sich, daß die Kopulationsdauer der Männchen, welche die Bonbontaktik angewendet haben, von der Zahl der übergebenen Bonbons abhängig ist. Mit einer zunehmenden Zahl von Sekretbonbons wird eine steigende Kopulationsdauer erzielt. Zwischen der Zahl der übergebenen Sekretbonbons und der erzielten Kopulationsdauer besteht in allen Populationen ein hochsignifikant positiver Zusammenhang.

Tabelle 5: Spearman-Rangkorrelation zwischen der Anzahl abgegebener Bonbons im Lebenslauf und der Lebenszeit-Kopulationsdauer.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1.Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,832$	p = 0,001
2.Gen. 1998	N = 8	$r_s = 0,905$	p = 0,002
1.Gen. 1999	N = 8	$r_s = 0,976$	p = 0,001
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 40,1$			p < 0,001
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1.Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,715$	p = 0,009
2.Gen. 1998	N = 8	$r_s = 0,833$	p = 0,01
1.Gen. 1999	N = 8	$r_s = 0,786$	p = 0,021
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 26,36$			p < 0,001

Während der Kopulationen mit der Sekretbonbontaktik übergaben die Männchen, die unter relativ hoher Nahrungsverfügbarkeit lebten, in durchschnittlichen Intervallen von **21,6 min** ($\pm 13,6$ min, N = 126) ein neues Bonbon an das Weibchen. Männchen, die unter der Bedingung relativ geringer Nahrungsverfügbarkeit lebten, gaben im Durchschnitt alle **19,1 min** ($\pm 14,2$ min, N = 81) ein neues Sekretbonbon ab. Unter beiden Versuchsbedingungen ist

demnach die mittlere Frequenz der Bonbonabgabe sehr ähnlich. Statistisch unterscheiden sich die Populationen in diesem Parameter nicht (U-test, $p = 0,124$).

Betrachtet man die mittlere Zahl der Bonbons, die pro Kopulation übergeben wurden, so zeigt sich, daß die Männchen, die unter hoher Nahrungsverfügbarkeit gelebt haben, pro Kopulation im Durchschnitt **3,6** ($\pm 2,3$) **Bonbons** ($N = 148$) übergaben, während es unter geringer Nahrungsverfügbarkeit **3,3** ($\pm 1,8$) **Bonbons** ($N = 94$) pro Kopulation waren. In der mittleren Zahl der Bonbons, die Männchen pro Kopulation mit Bonbonübergabe absetzen, sind keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Versuchsbedingungen festzustellen (U-test, $p = 0,663$).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß sich Männchen, die bei unterschiedlicher Nahrungsdichte gehalten wurden, und die während einer Kopulation die Bonbonübergabe als Paarungstaktik wählten, nicht meßbar in der Abgabefrequenz oder mittleren Anzahl der übergebenen Sekretbonbons unterscheiden.

Daß mit unterschiedlich hohem Paarungsaufwand der Männchen unterschiedlich lange Kopulationszeiten erzielt wurden, wirft die Frage auf, in welcher Weise der Reproduktionserfolg mit der Kopulationsdauer verbunden ist. Auf die Frage nach der Bedeutung der Kopulationsdauer für den geschätzten Fitnesserfolg der Männchen und die Anzahl der pro Kopulation übertragenen Spermien wird in den Kapiteln 3.2. und 3.3. noch ausführlich eingegangen.

Es sollen zunächst weitere Lebenslaufgeschichte-Merkmale, die das Kopulationsverhalten von *P. communis* beeinflussen, dargestellt werden.

3.1.8. Geschlechterverhältnis zum Schlupfzeitpunkt

Im Rahmen der Freilandzucht zeigte sich beim Schlupf der Imagines ein Geschlechterverhältnis, das über 5 Generationen hinweg zugunsten der Weibchen verschoben war.

Männliche Imagines von *P. communis* schlüpften gegenüber weiblichen Imagines im Verhältnis von 1:1,4 bis zu 1:2,4. Ein Geschlechterverhältnis von 1:1 wurde beim Schlupf nicht beobachtet.

Tabelle 6: Geschlechterverhältnis zum Zeitpunkt des Schlupfes.

Generation	Männchen : Weibchen
2. Generation 1997	1 : 2,4
1. Generation 1998	1 : 1,6
2. Generation 1998	1 : 1,4
1. Generation 1999	1 : 1,4
2. Generation 1999	1 : 2,0

Wie Tabelle 6 zeigt, weicht das Geschlechterverhältnis bei *P. communis* zum Zeitpunkt des Schlupfes deutlich vom erwarteten Geschlechterverhältnis ab. Da die Individuen beiderlei Geschlechts gleichzeitig geschlechtsreif werden, beträgt das operationale Geschlechterverhältnis im Mittel etwa 1:1,8. Mit hoher Wahrscheinlichkeit ist deshalb anzunehmen, daß das Geschlechterverhältnis von *P. communis* beim Schlupf im Freiland ebenfalls zugunsten der Weibchen verschoben ist. Um mit den experimentellen Bedingungen den Bedingungen im Freiland möglichst nahezukommen, wurde das Geschlechterverhältnis in allen Experimenten ab der 2. Generation 1998 diesem verschobenen Geschlechterverhältnis angepaßt und die Versuchspopulationen im Geschlechterverhältnis 1:2 (Männchen zu Weibchen) zusammengesetzt.

Nachdem in den obigen Abschnitten bereits verschiedene Parameter des Paarungs- und Kopulationsverhaltens genauer analysiert wurden, soll im folgenden der Frage nachgegangen werden, wie häufig beide Geschlechter überhaupt im Laufe ihres Lebens Kopulationen eingehen.

3.1.9. Kopulationshäufigkeit von Männchen und Weibchen

Von der Skorpionsfliegenart *P. vulgaris* ist bekannt, daß sich beide Geschlechter promiskuitiv verhalten (SAUER et al. 1998). Es soll aus diesem Grund geprüft werden, ob sich die Individuen von *P. communis* ebenfalls promiskuitiv verhalten, oder ob diese Art ein anderes Paarungsverhalten zeigt. In Tabelle 7 ist die mittlere Anzahl der Kopulationen sowie die Varianz in der Paarungshäufigkeit beider Geschlechter dargestellt.

Tabelle 7: Darstellung der mittleren Anzahl der Kopulationen sowie der Varianz in der Paarungshäufigkeit von Männchen und Weibchen (NV=Nahrungsverfügbarkeit, GV=Geschlechterverhältnis, MW = Mittelwert, SD= Standardabweichung).

	Mittlere Anzahl der Kopulationen Weibchen [MW±SD]	Mittlere Anzahl der Kopulationen Männchen [MW±SD]	Varianz-Unterschiede (Siegel-Tukey-Test)
1. Gen 98			
hohe NV	7,5 ± 4,1 Varianz: 16,9 N = 12	7,5 ± 5,9 Varianz: 34,7 N = 12	p = 0,12
-----	-----	-----	-----
geringe NV	4,5 ± 2,8 Varianz: 8,1 N = 12	4,5 ± 4,7 Varianz: 22,1 N = 12	p = 0,254
2. Gen 98 (GV 2:1)			
hohe NV	6,9 ± 4,0 Varianz: 16,2 N = 16	13,8 ± 4,7 Varianz: 22,5 N = 8	p = 0,441
-----	-----	-----	-----
geringe NV	7,3 ± 4,9 Varianz: 24,8 N = 16	14,6 ± 7,5 Varianz: 55,7 N = 8	p = 0,174
1. Gen 99 (GV 2:1)			
hohe NV	9,2 ± 5,8 Varianz: 33,4 N = 16	18,5 ± 13,7 Varianz: 186,9 N = 8	p = 0,011
-----	-----	-----	-----
geringe NV	9,4 ± 5,3 Varianz: 27,6 N = 16	18,89 ± 7,9 Varianz: 61,6 N = 8	p = 0,316

Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $c^2 = 23,4$

p < 0,025

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, verhalten sich beide Geschlechter promiskuitiv. Unter der Bedingung relativ hoher Nahrungsverfügbarkeit haben Weibchen im Mittel 6,9 bis 9,2 mal im Laufe ihres Lebens kopuliert. Unter geringer Nahrungsverfügbarkeit lag die Häufigkeit der Verpaarungen der Weibchen im Mittel zwischen 4,5 und 9,4 Kopulationen. Unter experimentellen Bedingungen kopulierten die Weibchen von *P. communis* im Mittel über alle 6 betrachteten Populationen 7,6 mal im Laufe ihres Lebens (SD: 4,9, N=88).

Männchen hingegen verpaarten sich deutlich häufiger als die Weibchen. Hierbei muß allerdings berücksichtigt werden, daß in der 2. Generation 1998 und der 1. Generation 1999 jeweils 8 Männchen auf 16 Weibchen trafen, so daß das operationale Geschlechterverhältnis

bei 1:2 lag. Aus den bereits in Abschnitt 3.1.8. beschriebenen Gründen, wurde das Geschlechterverhältnis in den beobachteten Populationen ab der 2. Generation 1998 den vermuteten Freilandbedingungen angepaßt. Unter der Bedingung relativ hoher Nahrungsverfügbarkeit kopulierten Männchen im Mittel 7,5 bis 18,5 mal im Laufe ihres Lebens. Unter geringer Nahrungsverfügbarkeit lag die Häufigkeit der Verpaarungen der Männchen im Mittel zwischen 4,5 und 18,9 Kopulationen. Die hier gezeigten Mittelwerte spiegeln sicherlich nicht die Paarungshäufigkeit unter natürlichen Bedingungen wider, da die Begegnungswahrscheinlichkeit während der Experimente vermutlich sehr viel höher war als im Freiland. Dennoch kann festgehalten werden, daß sich beide Geschlechter promiskuitiv verhalten.

Bei der Analyse der Paarungshäufigkeit ist die Untersuchung auf Unterschiede in der Varianz der Paarungshäufigkeit beider Geschlechter von großer Bedeutung, da sie Informationen darüber erbringt, mit welchem Erfolg beide Geschlechter Paarungspartner gewinnen. Eine Analyse der Varianz im Paarungserfolg der beiden Geschlechter ergibt, daß sich die Varianz zwischen Männchen und Weibchen in fünf von sechs betrachteten Populationen nicht signifikant unterscheidet. Lediglich in der 1. Generation 1999 war bei hoher Nahrungsverfügbarkeit die Varianz in der Kopulationshäufigkeit der Männchen deutlich höher als die der Weibchen ($p = 0,011$). Allerdings fällt auf, daß trotz fehlender statistischer Untermauerung die Varianz im Paarungserfolg der Männchen in allen sechs betrachteten Populationen immer höher war, als die der Weibchen. Die statistisch einzeln nicht meßbaren Unterschiede führen bei einer Kombination der Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Sokal & Rohlf insgesamt zu einem signifikanten Unterschied in der Varianz des Paarungserfolges von Männchen und Weibchen ($\chi^2 = 23,4$, $p < 0,025$). Danach ist die Varianz in der Kopulationshäufigkeit innerhalb der Männchen signifikant höher als bei den Weibchen.

3.2. Ernährungszustand und Reproduktion

3.2.1. Zugang zu Nahrungsressourcen und Einstellung des Ernährungsstatus

Die Hauptnahrungsquelle der Skorpionsfliegen der Gattung *Panorpa* ist Arthropodenaas (THORNHILL 1978, 1980, 1987, BOCKWINKEL 1990, BOCKWINKEL & SAUER 1993, 1994), welches nur begrenzt verfügbar und räumlich und zeitlich unvorhersagbar verteilt ist. Für *P. vulgaris* ist bereits vielfach belegt, daß die Nahrungsverfügbarkeit einen großen Einfluß auf das Paarungsverhalten beider Geschlechter hat (BOCKWINKEL & SAUER 1991, 1993, 1994, THORNHILL & SAUER 1991, 1992, FLECK 1997, SINDERN 1996, SAUER et al. 1998). Im vorherigen Kapitel wurde bereits deutlich, daß die verfügbare Nahrungsmenge auch für das Paarungsverhalten von *P. communis* eine wichtige Rolle spielt. Die Häufigkeit, mit der Männchen die verschiedenen Kopulationsstrategien ausprägen, ist abhängig von der ihnen zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge. Im folgenden soll der Einfluß der Ernährungssituation auf die Lebenslaufgeschichte, das Paarungsverhalten und den Reproduktionserfolg von *P. communis* genauer untersucht werden. Deshalb wird neben dem Gewinn von Paarungspartnern der Nahrungserwerb, die Einstellung der Körperkondition und die Umsetzung der Kondition in Reproduktion intensiver analysiert. Die Untersuchungen hierzu erfolgten durch Lebenszeitbeobachtungen individuell markierter Tiere unter seminatürlichen Bedingungen bei zwei unterschiedlichen Nahrungsverfügbarkeiten. Zunächst soll untersucht werden, wie sich die unterschiedliche Nahrungsverfügbarkeit auf den Ernährungszustand der Individuen beider Geschlechter ausgewirkt hat.

3.2.1.1. Ernährungsstatus und der Gewichtszuwachs in der Adultphase

Als Maß für den Ernährungsstatus eines Individuums von *P. communis* dient der Konditionsindex. Dieser errechnet sich aus dem Verhältnis von Gewicht zu Körpergröße (mg/mm). Als Maß für die Körpergröße von Skorpionsfliegen wird die Flügellänge herangezogen (THORNHILL & SAUER 1992). Das Gewicht jedes Individuums wurde während der Verhaltensexperimente täglich ermittelt. Faßt man die Konditionsindices aller Lebensstadien zusammen und bildet den Mittelwert, erhält man den Lebenszeit-Konditionsindex für jedes einzelne Individuum (im folgenden kurz Konditionsindex genannt).

In Tabelle 8 werden die mittleren Konditionsindices von Männchen und Weibchen aller drei untersuchten Generationen und beiden Nahrungsdichten dargestellt und verglichen. Darüber hinaus wird in Tabelle 8 der mittlere Konditionsindex beim Schlupf von Männchen und Weibchen dargestellt. Über diese Mittelwerte hinaus, ist es von Bedeutung zu untersuchen, wie sich die Nahrungsverfügbarkeit während der Adultphase auf den Ernährungsstatus der Individuen der beiden Geschlechter ausgewirkt hat. Durch die Differenz aus Konditionsindex und dem Konditionsindex beim Schlupf der Imagines läßt sich der mittlere Gewichtszuwachs von Männchen und Weibchen während der Adultphase ermitteln. Diese Differenz wird ebenfalls in Tabelle 8 dargestellt.

Zuerst sollen die Konditionsdaten auf intersexueller Ebene betrachtet werden. Hierbei läßt sich feststellen, daß sich die Männchen und Weibchen von *P. communis* zum Schlupfzeitpunkt nicht in ihrem Konditionsindex unterschieden. In allen untersuchten Populationen war der Konditionsindex der Imagines beim Schlupf bei Männchen und Weibchen nicht signifikant verschieden. Analysiert man die mittleren Lebenszeit-Konditionsindices der Männchen und Weibchen, so zeigt sich fast das gleiche Bild. Lediglich in der 1. Generation 1998 unterschieden sich die Geschlechter signifikant im Ernährungsstatus; die Weibchen erreichten hier einen höheren Konditionsindex. In der 2. Generation 1998 und in der 1. Generation 1999 gab es keinen meßbaren Unterschied im Konditionsindex von Männchen und Weibchen. Betrachtet man nun die Zunahme im Ernährungsstatus während der Adultphase (Differenz aus Schlupf- und Lebenszeit-Konditionsindex), so zeigt sich, daß bei relativ hoher Nahrungsverfügbarkeit die Weibchen signifikant mehr an Gewicht zunahmten als die Männchen. In zwei von drei Generationen ist die Zunahme im Ernährungsstatus der Weibchen in der Adultphase deutlich verschieden von der der Männchen. Kombiniert man die Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Sokal & Rohlf, so zeigt sich für die Zunahme im Ernährungsstatus in der Adultphase unter der Bedingung relativ hoher Nahrungsverfügbarkeit ein signifikanter Unterschied zwischen Männchen und Weibchen ($\chi^2 = 12,65$, $p < 0,05$). Dieser Unterschied ist bei geringer Nahrungsverfügbarkeit nicht meßbar (Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf, $\chi^2 = 8,7$, $p < 0,3$). Diese Befunde weisen darauf hin, daß Männchen und Weibchen die aufgenommene Energie in unterschiedlicher Weise nutzen, und bei den Weibchen die Energieaufnahme eher als bei den Männchen durch einen zunehmenden Konditionsindex nachzuweisen ist. Diesem Punkt soll in den verschiedenen Abschnitten dieses Kapitels weiter nachgegangen werden.

Tabelle 8: Darstellung des mittleren Konditionsindex, des mittleren Konditionsindex zum Schlupfzeitpunkt der Imagines sowie des mittleren Gewichtszuwachses während der Adultphase als Differenz von Konditionsindex und Schlupfkonditionsindex von Männchen und Weibchen (MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung, NV = Nahrungsverfügbarkeit).

		Männchen MW±SD [mg/mm]	Weibchen MW±SD [mg/mm]	U-test
<u>1. Gen. 1998</u> Hohe NV	Konditionsindex	N=12 3,02 ± 0,37	N=12 3,51 ± 0,53	p=0,027 n.s. p=0,04
	Schlupfkonditionsindex	2,49 ± 0,23	2,59 ± 0,2	
	Differenz	0,53 ± 0,31	0,91 ± 0,49	
Geringe NV	Konditionsindex	N=12 2,98 ± 0,26	N=12 3,32 ± 0,44	p=0,028 n.s. p=0,039
	Schlupfkonditionsindex	2,56 ± 0,16	2,53 ± 0,32	
	Differenz	0,42 ± 0,26	0,79 ± 0,48	
	U-test Konditionsindex	p = 0,671	p = 0,291	
<u>2. Gen. 1998</u> Hohe NV	Konditionsindex	N=8 3,56 ± 0,32	N=16 3,6 ± 0,61	p=0,742 n.s. p=0,882
	Schlupfkonditionsindex	2,7 ± 0,26	2,67 ± 0,22	
	Differenz	0,86 ± 0,28	0,94 ± 0,66	
Geringe NV	Konditionsindex	N=8 3,18 ± 0,27	N=16 3,22 ± 0,57	p=0,881 n.s. p=0,57
	Schlupfkonditionsindex	2,69 ± 0,26	2,62 ± 0,17	
	Differenz	0,48 ± 0,44	0,61 ± 0,59	
	U-test Konditionsindex	p = 0,015	p = 0,043	
<u>1. Gen. 1999</u> Hohe NV	Konditionsindex	N=8 3,54 ± 0,43	N=16 3,85 ± 0,55	p=0,238 n.s. p=0,052
	Schlupfkonditionsindex	2,68 ± 0,43	2,68 ± 0,28	
	Differenz	0,86 ± 0,24	1,12 ± 0,52	
Geringe NV	Konditionsindex	N=8 3,55 ± 0,32	N=16 3,41 ± 0,44	p=0,61 n.s. p=0,569
	Schlupfkonditionsindex	2,79 ± 0,22	2,77 ± 0,3	
	Differenz	0,76 ± 0,22	0,64 ± 0,34	
	U-test Konditionsindex	p = 0,645	p = 0,026	

Nach der Prüfung der Konditionsunterschiede zwischen den Geschlechtern soll nun untersucht werden, welchen Einfluß die unterschiedliche Nahrungsverfügbarkeit auf den Ernährungsstatus der Individuen eines Geschlechts hatte. Hierzu wurden die mittleren Konditionsindices der Männchen bzw. Weibchen bei hoher bzw. geringer Nahrungsverfügbarkeit untereinander verglichen. Wie die in Tabelle 8 dargestellten Befunde zeigen, verursachten die beiden Versuchsbedingungen bei Betrachtung aller drei untersuchten Populationen keine statistisch signifikanten Unterschiede im mittleren Konditionsindex der Männchen (Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf, $\chi^2 = 11,56$, $p < 0,1$).

Während die Nahrungsverfügbarkeit bei den Männchen offenbar kaum einen Einfluß auf den Konditionsindex hatte, wirkte sie sich innerhalb der beiden Weibchengruppen sehr deutlich auf deren Kondition aus. In zwei von drei Generationen ist der Konditionsindex der Weibchen, die unter hoher Nahrungsverfügbarkeit gelebt haben, signifikant höher als bei Weibchen, die unter geringer Nahrungsverfügbarkeit gehalten wurden. Kombiniert man in diesem Fall die Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Sokal & Rohlf, so zeigt sich für den Konditionsindex der Weibchen insgesamt ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Versuchsbedingungen ($\chi^2 = 16,06$; $p < 0,025$).

Der Vergleich des Gewichtszuwachses in der Adultphase bei beiden Geschlechtern zeigt, daß sich eine unterschiedliche Nahrungsdichte offenbar stärker im Konditionsindex der Weibchen als in dem der Männchen niederschlägt. Dennoch erbringt der Vergleich der mittleren Konditionsindices von Männchen und Weibchen keine eindeutigen Unterschiede zwischen den Geschlechtern. Möglicherweise nivelliert der Vergleich der Lebenszeit-Mittelwerte die tatsächlichen Einflüsse des Nahrungserwerbs auf die Kondition. Die Daten liefern Hinweise darauf, daß beide Geschlechter unterschiedlich mit der ihnen verfügbaren und von ihnen aufgenommenen Energie umgehen. Eine effektive Ressourcennutzung führt offenbar nicht zwangsläufig zu einer höheren Kondition, sondern zeigt sich möglicherweise erst bei der Betrachtung verschiedener energieverbrauchender Verhaltensmuster. Dies soll im Verlauf des Kapitels noch eingehend untersucht werden. Zunächst wird jedoch der Nahrungsgewinn bei Männchen und Weibchen betrachtet.

3.2.1.2. Nahrungsgewinn

Es gibt für Skorpionsfliegen während der Verhaltensexperimente und auch im Freiland verschiedene Möglichkeiten des Nahrungserwerbs. Sie können einerseits ungenutzte Futterstücke suchen, andererseits aber auch versuchen, bereits durch andere Individuen okkupierte Futterstücke zu erobern, indem sie deren Besitzer vertreiben.

Zunächst soll die Fähigkeit beider Geschlechter untersucht werden, Futterstücke aufzufinden (= Köder-Erstbesetzung). Die Anzahl gefundener Futterstücke wurde für jedes Individuum über den gesamten Versuchsverlauf hinweg aufgezeichnet. An jedem Beobachtungstag wurden entsprechend der festgelegten Nahrungsmenge pro Individuum (s. 2.4.1.) neue Futterstücke in die Versuchskäfige eingebracht. Die Tabelle 9 zeigt die mittlere Anzahl der Köder-Erstbesetzungen bei Männchen und Weibchen von *P. communis* für alle drei untersuchten Generationen und für beide Nahrungsverfügbarkeiten. Hierbei zeigt sich, daß sich

Männchen und Weibchen in der mittleren Anzahl der Köder-Erstbesetzungen nicht unterscheiden. Beide Geschlechter haben also eine vergleichbar gute Fähigkeit, Futter zu finden.

Tabelle 9: Vergleich der mittleren Anzahl der Köder-Erstbesetzungen der Männchen und Weibchen (MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung, NV = Nahrungsverfügbarkeit).

Generationen	Männchen MW±SD	Weibchen MW±SD	U-test
1. Generation 1998 hohe NV geringe NV	6,4 ± 2,9 (N=12) 4,0 ± 3,3 (N=12)	7,8 ± 7,4 (N=12) 5,8 ± 3,7 (N=12)	p= 0,932 p= 0,16
2. Generation 1998 hohe NV geringe NV	6,6 ± 1,9 (N=8) 5,1 ± 2,8 (N=8)	7,1 ± 4,6 (N=16) 5,0 ± 4,0 (N=16)	p= 0,928 p= 0,834
1. Generation 1999 hohe NV geringe NV	8,0 ± 5,3 (N=8) 6,8 ± 2,7 (N=8)	10,1 ± 5,6 (N=16) 5,9 ± 4,8 (N=16)	p= 0,32 p= 0,383

Neben der Option, ungenutzte Futterstücke zu finden, besteht für die Männchen und Weibchen die Möglichkeit, bereits von anderen Individuen besetzte Futterstücke zu erobern, indem sie den Besitzer angreifen und versuchen, ihn vom Futterköder zu vertreiben. Hierbei nähert sich der Angreifer, droht mit heftigem Flügelschlagen und versucht, durch Drängeln und Schlagen, den Besitzer zu vertreiben. Der Besitzer des Futterstücks versucht in den meisten Fällen, dieses gegen den Angreifer zu verteidigen, so daß häufig ein längerer Kampf entsteht. Die Kampfstärke eines Individuums wird anhand der Anzahl gewonnener aggressiver Interaktionen über die gesamte Lebenszeit bestimmt. Tabelle 10 stellt die mittlere Häufigkeit dar, mit der beide Geschlechter um Futter gekämpft haben.

Tabelle 10: Vergleich der mittleren Anzahl der Kämpfe der Männchen und Weibchen (MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung, NV = Nahrungsverfügbarkeit).

Generationen	Männchen MW±SD	Weibchen MW±SD	U-test
1. Generation 1998 hohe NV geringe NV	3,3 ± 3,1 (N=12) 5,8 ± 4,1 (N=12)	3,5 ± 1,6 (N=12) 4,8 ± 5,3 (N=12)	p= 0,63 p= 0,41
2. Generation 1998 hohe NV geringe NV	5,1 ± 1,6 (N=8) 4,3 ± 2,7 (N=8)	4,1 ± 3,4 (N=16) 3,3 ± 2,8 (N=16)	p= 0,291 p= 0,383
1. Generation 1999 hohe NV geringe NV	8,9 ± 3,1 (N=8) 8,1 ± 3,2 (N=8)	8,2 ± 5,1 (N=16) 6,2 ± 4,1 (N=16)	p= 0,528 p= 0,172

Wie Tabelle 10 zeigt, kämpften die Männchen und Weibchen vergleichbar häufig um Futter. Bei den aggressiven Auseinandersetzungen um Futter können intra- und intersexuelle Auseinandersetzungen unterschieden werden. In Tabelle 11 wurde die Häufigkeit verglichen, mit der Männchen bzw. Weibchen die intersexuellen Auseinandersetzungen um Futter gewinnen konnten. Es zeigt sich, daß über alle drei beobachteten Generationen und beide Nahrungsverfügbarkeiten hinweg, die Männchen fast alle Auseinandersetzungen gegen Weibchen gewinnen konnten. Männchen von *P. communis* sind den Weibchen bezüglich der Kampfstärke deutlich überlegen. Es gelingt Weibchen fast nie, ein Futterstück gegen ein angreifendes Männchen zu verteidigen oder das Futterstück eines Männchens zu erbeuten.

Tabelle 11: Vergleich der Häufigkeiten, mit der Männchen bzw. Weibchen intersexuelle Auseinandersetzungen um Futter gewinnen konnten. Da ab der 2. Generation 1998 das Geschlechterverhältnis 2:1 zugunsten der Weibchen verschoben wurde, wurde ab der 2. Generation 1998 zur Prüfung der Häufigkeitsverteilung ein χ^2 -Test verwendet, bei dem die erwartete Häufigkeit mit der tatsächlichen Häufigkeit verglichen wurde (NV=Nahrungsverfügbarkeit).

Generationen	Gewonnene intersex. Kämpfe Männchen	Gewonnene intersex. Kämpfe Weibchen	Vorzeichen-Test bzw. χ^2 -Test ab 2. Gen. 1998
1. Generation 1998			
hohe NV	16	2	< 0,001
geringe NV	21	2	< 0,001
2. Generation 1998			
hohe NV	23	6	= 0,005
geringe NV	14	0	< 0,001
1. Generation 1999			
hohe NV	33	4	< 0,001
geringe NV	32	0	< 0,001

Die bisherigen Analysen zeigen, daß Männchen und Weibchen von *P. communis* vergleichbar gut Futter finden und daß beide Geschlechter mit gleicher Häufigkeit um Futter kämpfen. Hierbei sind die Männchen den Weibchen an Kampfstärke deutlich überlegen.

Obwohl beide Geschlechter Nahrung in gleichem Umfang nutzen können, nehmen Weibchen in zwei von drei untersuchten Generationen während der Adultphase mehr an Gewicht zu als die Männchen. Offenbar nutzen Männchen und Weibchen die aufgenommene Energie auf unterschiedliche Weise. Die Weibchen investieren die aufgenommene Energie in die Eiproduktion. Auf diese Weise speichern sie diese und erhöhen so im Laufe ihres Lebens ihre Kondition. Durch das Ablegen der Eier verlieren sie in Phasensprüngen einen Teil ihres

Gewichts und speichern die anschließend aufgenommene Energie erneut in Form von Eiproduktion. Männchen investieren die aufgenommene Energie in Paarungsleistungen. Durch die Balzaktivität und die Übergabe von kostenintensiven Hochzeitsgeschenken haben die Männchen einen höheren laufenden Energieverbrauch und können daher ihren Konditionsindex durch die Aufnahme von viel Nahrung nicht wesentlich steigern. Die Nahrungsaufnahme schlägt sich bei ihnen vielmehr direkt in der Erhöhung der Paarungsleistungen nieder und nimmt nicht den "Umweg" über die Gewichtszunahme. Deshalb soll nun der Einfluß des Nahrungsgewinns auf die fitnessentscheidenden Parameter der Lebenslaufgeschichte von Männchen und Weibchen direkt geprüft werden.

3.2.2. Umsetzung des individuellen Nahrungsgewinns in Reproduktion

Zur Klärung der oben angesprochenen Fragen sollen zunächst die Weibchen genauer betrachtet werden. Bei den meisten Arten sind sie in ihrem Reproduktionserfolg stark durch den Zugang zu Nahrungsressourcen limitiert. Aus diesem Grund soll untersucht werden, welchen Einfluß der Nahrungsgewinn auf ihre Fekundität und Fitneß hat.

3.2.2.1. Der Nahrungsgewinn der Weibchen - Fekundität und Fitneß

Der Zugang zu Nahrung erfolgt bei den Weibchen durch das Auffinden ungenutzter Futterstücke und durch Kämpfe um bereits okkupierte Futterstücke. Nach Beginn der Geschlechtsreife gehen Weibchen auch Kopulationen ein, um Zugang zu einem durch ein Männchen besetzten Futterköder zu erhalten. Da der Konditionsindex der Individuen den Energiegewinn durch Nahrung möglicherweise nicht hinreichend aufzulösen vermag, soll nun der Einfluß des Nahrungserwerbs (Futterfinden und Kämpfe um Futter) auf die Fekundität der Weibchen direkt geprüft werden.

Tabelle 12 zeigt, daß bei Betrachtung aller drei untersuchten Populationen einer Versuchsanordnung (unter Zugrundelegung der kombinierten Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf) unter hoher und unter geringer Nahrungsverfügbarkeit ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Futterfindevermögen eines Weibchens und der Zahl der von ihm produzierten Eier besteht. Ebenso läßt sich bei Betrachtung aller drei untersuchten Populationen einer Versuchsanordnung (unter Zugrundelegung der kombinierten Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf) ein Zusammenhang zwischen der Zahl produzierter Eier und der Anzahl

gewonnener Kämpfe um Futter unter beiden Nahrungsbedingungen nachweisen (s. Tabelle 13).

Tabelle 12: Spearman-Rangkorrelation zwischen dem Futterfindevermögen der Weibchen und der Gesamtzahl produzierter Eier.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,742$	$p = 0,006$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,503$	$p = 0,047$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,647$	$p = 0,007$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 26,3$			$p < 0,001$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,551$	$p = 0,063$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,546$	$p = 0,029$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,167$	$p = 0,536$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 15,2$			$p < 0,025$

Tabelle 13: Spearman-Rangkorrelation zwischen der Anzahl gewonnener Kämpfe der Weibchen und der Gesamtzahl produzierter Eier.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = -0,384$	$p = 0,218$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,298$	$p = 0,262$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,6$	$p = 0,014$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 14,26$			$p < 0,05$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,601$	$p = 0,039$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,417$	$p = 0,108$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,235$	$p = 0,381$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 13,9$			$p < 0,05$

Um den Einfluß des Nahrungserwerbs auf die Eiproduktion der Weibchen zusammenfassend zu betrachten, wurde der Einfluß des Futterfindevermögens und der Kampfstärke auf die Fekundität der Weibchen in einer multiplen Regression überprüft (s. Tabelle 14). Da der Berechnung keine normalverteilten Werte zugrunde liegen, lassen die ermittelten Ergebnisse keine abschließenden Aussagen zu, sondern können nur bereits ermittelte Daten stützen. Bei Betrachtung aller drei untersuchten Populationen, die jeweils unter einer Versuchsbedingung gelebt haben, und unter Zugrundelegung der kombinierten Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf, hebt die multiple Regression das Futterfindevermögen als den entscheidenden Faktor für den Energiegewinn der Weibchen hervor. Den durch Kämpfe gewonnenen Futterstücken kommt offenbar keine Bedeutung zu.

Tabelle 14: Einfluß der verschiedenen Parameter des Nahrungserwerbs auf die Fekundität der Weibchen (multiple Regression).

Hohe Nahrungsverfügbarkeit		
Generation	Gewonnene Kämpfe	Köder-Erstbesetzung
1. Gen 1998 F _{2,9} = 16,73 p = 0,001	$\beta = -0,236$ t = 1,498 p = 0,168	$\beta = 0,802$ t = 5,08 p = 0,001
2. Gen 1998 F _{2,13} = 7,5 p = 0,007	$\beta = 0,132$ t = 0,684 p = 0,506	$\beta = 0,692$ t = 3,58 p = 0,003
1. Gen 1999 F _{2,13} = 1,77 p = 0,339	$\beta = 0,071$ t = 0,246 p = 0,81	$\beta = 0,353$ t = 1,225 p = 0,242
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf)	$\chi^2 = 5,35$ p < 0,5	$\chi^2 = 28,3$ p < 0,001
Geringe Nahrungsverfügbarkeit		
Generation	Gewonnene Kämpfe	Köder-Erstbesetzung
1. Gen 1998 F _{2,9} = 1,88 p = 0,208	$\beta = 0,174$ t = 0,582 p = 0,575	$\beta = 0,455$ t = 1,52 p = 0,163
2. Gen 1998 F _{2,13} = 4,77 p = 0,028	$\beta = -0,013$ t = -0,045 p = 0,965	$\beta = 0,659$ t = 2,27 p = 0,041
1. Gen 1999 F _{2,13} = 1,18 p = 0,339	$\beta = -0,022$ t = -0,089 p = 0,931	$\beta = 0,826$ t = 3,37 p = 0,005
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf)	$\chi^2 = 1,32$ p < 0,975	$\chi^2 = 20,61$ p < 0,001

Tabelle 15 zeigt die mittlere Zahl von Eiern, die Weibchen unter unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit produziert haben. In allen drei untersuchten Generationen produzierten Weibchen unter hoher Nahrungsdichte mehr Eier als unter geringer Nahrungsdichte. Wäh-

rend die mittlere Zahl produzierter Eier unter hoher Nahrungsdichte in der 2. Generation 1998 nur geringfügig höher war als unter geringer Nahrungsdichte, war sie in den beiden übrigen Populationen, die unter hoher Nahrungsdichte lebten, doppelt bis fast viermal so hoch wie unter geringer Nahrungsdichte. Nur bei der vierfach höheren mittleren Eizahl kann ein Unterschied der Mittelwerte signifikant nachgewiesen werden. Da in allen sechs betrachteten Populationen die Streuung der Werte weitaus größer ist als der jeweilige Mittelwert, können die Unterschiede bei der geringen Stichprobe in den anderen Generationen nicht statistisch signifikant erfaßt werden. Die große Streuung der Werte weist darauf hin, daß innerhalb der Weibchen einer Population große Unterschiede in der Fekundität existierten.

Tabelle 15: Vergleich der mittleren Eizahl, die von Weibchen unter hoher bzw. geringer Nahrungsverfügbarkeit produziert wurde (NV = Nahrungsverfügbarkeit). Die angegebene Stichprobengröße bezieht sich jeweils auf eine Population.

	1. Generation 1998 N = 12	2. Generation 1998 N = 16	1. Generation 1999 N = 16
Hohe NV	42,67 ± 69,65	25,63 ± 37,83	44,06 ± 56,31
Geringe NV	20,25 ± 21,43	23,56 ± 34,03	11,56 ± 20,79
U-test	p= 0,67	p= 0,956	p= 0,036

Nach dem Vergleich der Fekundität der beiden unterschiedlich ernährten Weibchengruppen soll nun geprüft werden, ob aus den Eiern unterschiedlich gut ernährter Weibchen mit unterschiedlichem Erfolg Larven schlüpften. Wie Tabelle 16 zeigt, unterscheiden sich die beiden Weibchengruppen nicht bezüglich der Schlupfrate der von ihnen produzierten Eier. In keiner Generation kann diesbezüglich ein signifikanter Unterschied zwischen den Gelegen der beiden unterschiedlich genährten Weibchengruppen festgestellt werden. Wenn Weibchen unter Nahrungsknappheit ein Gelege produzieren, kann man aus diesem im gleichen Verhältnis geschlüpfte Larven erwarten, wie aus Gelegen relativ besser genährter Weibchen. Der Einfluß der Nahrungsdichte führte allerdings dazu, daß Weibchen mit geringerem Konditionsindex insgesamt weniger Eier produzierten.

Tabelle 16: Vergleich der mittleren Schlupfrate aus den Gelegen, die von Weibchen unter hoher und geringer Nahrungsverfügbarkeit produziert wurden (NV = Nahrungsverfügbarkeit). Die angegebene Stichprobengröße bezieht sich jeweils auf eine Population.

	1. Generation 1998 N = 12	2. Generation 1998 N = 16	1. Generation 1999 N = 16
Hohe NV	0,42 ± 0,39	0,26 ± 0,32	0,46 ± 0,42
Geringe NV	0,39 ± 0,39	0,29 ± 0,37	0,23 ± 0,34
U-test	p= 0,887	p= 0,926	p= 0,196

Wie der Vergleich der mittleren Konditionsindices der Weibchen gezeigt hat (Tabelle 8), haben Weibchen, die unter hoher Nahrungsdichte gelebt haben, einen höheren Konditionsindex und produzieren mehr Eier als solche, die unter geringer Nahrungsdichte gelebt haben. Da der Nahrungserwerb und die Kondition der Weibchen einen starken Einfluß auf die Fekundität ausüben, soll abschließend geprüft werden, inwieweit der Reproduktionserfolg eines Weibchens mit steigender Kondition zunimmt. Als Reproduktionserfolg eines Weibchens wird hierbei die Anzahl geschlüpfter Larven (L1) gewertet.

Tabelle 17: Spearman-Rangkorrelation zwischen dem Konditionsindex der Weibchen und ihrer Fitneß.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,879$	p = 0,001
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,839$	p = 0,001
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,7$	p = 0,003
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 39,25$			p < 0,001
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,696$	p = 0,012
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,817$	p = 0,001
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,628$	p = 0,009
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 32,08$			p < 0,001

Wie in Tabelle 17 zu sehen ist, besteht für die Weibchen sowohl unter hoher als auch unter geringer Nahrungsverfügbarkeit ein sehr enger positiver Zusammenhang zwischen ihrem Konditionsindex und ihrer Fitneß. Je besser der Ernährungsstatus eines Weibchens war, desto mehr Nachkommen (L1) hat es im Laufe seines Lebens produziert.

3.2.2.2. Der Nahrungsgewinn der Männchen – Balzaktivität und Sekretbonbonproduktion

In Abschnitt 3.2.1. konnte gezeigt werden, daß die unterschiedliche Nahrungsverfügbarkeit, unter der die beiden Männchengruppen gelebt haben, nicht zwangsläufig zu signifikanten Unterschieden im mittleren Konditionsindex der Männchen geführt hat. Offenbar nutzen die Männchen die aufgenommene Energie auf eine Weise, die sich nicht in der Erhöhung ihres Konditionsindex widerspiegelt. Während die Weibchen die Energie in die Produktion von Eiern investieren, so daß ihre Kondition bis zur Eiablage immer mehr steigt, haben die Männchen durch die Balz und die Abgabe von Hochzeitsgeschenken einen viel höheren laufenden Energieverbrauch. Der Konditionsindex spiegelt bei ihnen möglicherweise nur den Ernährungsstatus wider, der zur Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen nötig ist. Darüber hinaus wird keine Energie gespeichert, sondern in Paarungsleistungen investiert. Deshalb gibt der Konditionsindex nicht wieder, wieviel Energie die Männchen durch die Nahrung aufgenommen haben. Um zu prüfen, wie sich die erfolgreiche Nahrungsnutzung in einem zunehmenden Reproduktionsaufwand der Männchen niederschlägt, ist es deshalb nötig, den Einfluß des Nahrungserwerbs auf die ressourcenverbrauchenden Paarungsstrategien der Männchen, also vor allen auf die Bonbonproduktion, zu untersuchen.

Wie in Kapitel 3.1. dargelegt, steigt mit einer wachsenden Zahl produzierter Sekretbonbons die Dauer einer Kopulation. Weibchen fressen während der Kopulation an den Sekretbonbons und beenden die Kopulation, wenn weitere Hochzeitsgeschenke ausbleiben. Da nur gut ernährte Männchen ihre Speicheldrüse mit Drüsensekret füllen und dieses als Bonbon an die Weibchen übergeben können (FLECK 1997), sollten Männchen, die viel Nahrung erwerben, in der Lage sein, mehr Sekretbonbons zu produzieren, als solche Männchen, die seltener Zugang zu Nahrung erhalten. Dazu soll die Bedeutung des Energiegewinns durch Futterfinden und Kämpfe um Futter für die Fähigkeit der Männchen zur Bonbonproduktion geprüft werden.

Tabelle 18 zeigt den Zusammenhang zwischen dem Futterfindevermögen der Männchen und ihrer Fähigkeit zur Bonbonproduktion. Betrachtet man alle drei untersuchten Populationen einer Versuchsanordnung und legt die kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf zugrunde, so zeigt sich, daß unter hoher und unter geringer Nahrungsverfügbarkeit die Fähigkeit Futter zu finden, maßgeblich darüber entscheidet, wie viele Sekretbonbons ein Männchen im Laufe seines Lebens produzieren kann. Wie Tabelle 19 zeigt, hat unter

geringer Nahrungsdichte - bei Betrachtung aller drei untersuchten Populationen und unter Zugrundelegung der kombinierten Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf - auch die Kampfstärke einen positiven Einfluß auf die Bonbonproduktion der Männchen. Unter geringer Nahrungsdichte sind die Nahrungsressourcen offenbar so knapp, daß durch erkämpftes Futter ein deutlicher zusätzlicher Energiegewinn erzielt wird. Bei hoher Nahrungsdichte haben Kämpfe um Futter keinen Einfluß auf die Erhöhung der Bonbonproduktion.

Tabelle 18: Spearman-Rangkorrelation zwischen dem Futterfindevermögen der Männchen und der Lebenszeit-Bonbonzahl.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,349$	$p = 0,266$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,766$	$p = 0,027$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,659$	$p = 0,076$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 15,02$			$p < 0,025$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,292$	$p = 0,357$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,711$	$p = 0,016$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,563$	$p = 0,146$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 14,18$			$p < 0,05$

Tabelle 19: Spearman-Rangkorrelation zwischen der Anzahl gewonnener Kämpfe der Männchen und der Lebenszeit-Bonbonzahl.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,605$	$p = 0,037$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = -0,359$	$p = 0,382$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,216$	$p = 0,608$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 9,5$			$p < 0,2$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Männchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,53$	$p = 0,027$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,683$	$p = 0,062$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = -0,169$	$p = 0,69$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 13,53$			$p < 0,05$

Um den Einfluß des Nahrungserwerbs auf die Fähigkeit der Männchen zur Bonbonproduktion zusammenfassend zu betrachten, wurde der Einfluß der beiden Parameter Futterfindevermögen und Kampfstärke auf die Bonbonproduktion in einer multiplen Regression überprüft (s. Tabelle 20). Da der Berechnung keine normalverteilten Werte zugrunde liegen, lassen die ermittelten Ergebnisse keine abschließenden Aussagen zu, sondern können nur bereits ermittelte Daten stützen. Bei Betrachtung aller drei untersuchten Populationen einer Versuchsanordnung, und unter Zugrundelegung der kombinierten Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf, hebt die multiple Regression – wie schon bei den Weibchen - das Futterfindevermögen unter beiden Nahrungsverfügbarkeiten als den entscheidenden Faktor für den Energiegewinn der Männchen hervor. Unter geringer Nahrungsdichte haben durch Kampf gewonnene Futterstücke aber tendenziell einen steigernden Einfluß auf die Fähigkeit der Männchen zur Sekretbonbonproduktion.

Tabelle 20: Einfluß der verschiedenen Parameter des Nahrungserwerbs auf die Lebenszeit-Bonbonzahl der Männchen (multiple Regression).

Hohe Nahrungsverfügbarkeit		
Generation	Köder-Erstbesetzung	Gewonnene Kämpfe
1. Gen 1998 $F_{1,10} = 22,22$ $p = 0,001$	$\beta = 0,83$ $t = 4,71$ $p = 0,001$	$\beta = - 0,162$ $t = - 0,684$ $p = 0,511$
2. Gen 1998 $F_{1,6} = 6,13$ $p = 0,048$	$\beta = 0,176$ $t = 0,498$ $p = 0,64$	$\beta = 0,711$ $t = 2,48$ $p = 0,048$
1. Gen 1999 $F_{1,6} = 6,6$ $p = 0,042$	$\beta = 0,724$ $t = 2,57$ $p = 0,042$	$\beta = - 0,133$ $t = - 0,434$ $p = 0,683$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf)	$\chi^2 = 21,01$ $p < 0,001$	$\chi^2 = 8,18$ $p < 0,3$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit		
Generation	Köder-Erstbesetzung	Gewonnene Kämpfe
1. Gen 1998 $F_{1,10} = 38,9$ $p = 0,001$	$\beta = 0,83$ $t = 4,71$ $p = 0,001$	$\beta = 0,288$ $t = 1,96$ $p = 0,082$
2. Gen 1998 $F_{1,6} = 16,43$ $p = 0,007$	$\beta = - 0,856$ $t = 4,05$ $p = 0,007$	$\beta = - 0,25$ $t = - 1,217$ $p = 0,278$
1. Gen 1999 $F_{1,6} = 14,39$ $p = 0,009$	$\beta = 0,84$ $t = 3,79$ $p = 0,009$	$\beta = 0,367$ $t = 1,576$ $p = 0,176$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf)	$\chi^2 = 33,16$ $p < 0,001$	$\chi^2 = 11,04$ $p < 0,1$

Die Bedeutung des Nahrungserwerbs für die Fähigkeit zur Sekretionproduktion zeigt, daß Männchen die gesamte ihnen zur Verfügung stehende Energie, die nicht zur Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen notwendig ist, zur Maximierung ihres Reproduktionserfolges einsetzen. Anders als die Weibchen speichern sie die durch Nahrung aufgenommene Energie nicht in energiereichen Gameten (und erhöhen so ihren Ernährungsstatus), sondern investieren die Energie direkt in Paarungsleistungen, so daß der Energiegewinn durch Nahrung nicht durch eine hohe Kondition dokumentiert wird.

Abschließend soll nun geprüft werden, ob auch die Balz der Männchen Kosten verursacht. Männchen von *P. communis* balzen mit ausgestülpter Genitaltasche und rhythmischem Flügelschlagen. In Kapitel 3.1. konnte bereits gezeigt werden, daß die Balzdauer eines Männchens mit ausgestülpter Genitaltasche signifikant positiv mit der Anzahl der Kopulationen korreliert, die es im Laufe seines Lebens eingehen kann. Je balzaktiver ein Männchen ist, um so häufiger gelingt es ihm, Weibchen anzulocken. Daher ist zu prüfen, ob diese Form der Balzaktivität in Zusammenhang mit dem Ernährungsstatus der Männchen steht und dieser somit einen Einfluß auf seinen Paarungserfolg hat. Wie Tabelle 21 zeigt, gibt es bei Betrachtung aller drei untersuchten Populationen (unter Zugrundelegung der kombinierten Irrtumswahrscheinlichkeit nach Sokal & Rohlf) sowohl unter hoher als auch unter geringer Nahrungsverfügbarkeit einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen der Kondition eines Männchens und seiner Lebenszeit-Balzdauer mit ausgestülpter Genitaltasche. Dieser Zusammenhang ist bei geringer Nahrungsverfügbarkeit stärker als unter hoher Nahrungsdichte.

Tabelle 21: Spearman-Rangkorrelation zwischen dem Konditionsindex der Männchen und der Lebenszeit-Balzdauer mit ausgestülpter Genitaltasche.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,384$	$p = 0,217$
2. Gen. 1998	N = 8	$r_s = 0,168$	$p = 0,691$
1. Gen. 1999	N = 8	$r_s = 0,881$	$p = 0,004$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 14,84$			$p < 0,025$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,83$	$p = 0,001$
2. Gen. 1998	N = 8	$r_s = 0,762$	$p = 0,028$
1. Gen. 1999	N = 8	$r_s = 0,527$	$p = 0,18$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 24,39$			$p < 0,001$

Dieser Zusammenhang läßt vermuten, daß die Kosten, die bei der Balz mit ausgestülpter Genitaltasche und rhythmischem Flügelfächeln für die Männchen entstehen, nicht trivial sind. Vor allem unter geringer Nahrungsverfügbarkeit hing die Balzaktivität offenbar wesentlich von dem Ernährungsstatus der Männchen ab. Obwohl Männchen ihren Ernährungsstatus durch die Nahrungsaufnahme nicht wesentlich erhöhen konnten, sondern die Energie zum überwiegenden Teil in die Produktion von Sekretbonbons investierten, kann ein hoher Konditionsindex dennoch Einfluß auf die Fähigkeit der Männchen nehmen, ausdauernd zu balzen. Die Einstellung einer guten Kondition durch einen hohen Nahrungserwerb ist für die Männchen also notwendig, um viel Energie für diese Form der Balz bereitzustellen und möglichst viele Paarungspartner gewinnen zu können.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß hoher Nahrungsgewinn bei den Männchen nicht zwangsläufig zu einem hohen Konditionsindex führt, sondern vor allem zu der Produktion von vielen Sekretbonbons. Männchen, die viel Nahrung erwerben können, besitzen die Fähigkeit, viele Sekretbonbons zu produzieren und können auf diese Weise lange Kopulationen erzielen. Im folgenden Abschnitt und in Kapitel 3.3. soll die Bedeutung der Kopulationsdauer für die Fitneß der Männchen und Weibchen untersucht werden.

3.2.2.3. Der Reproduktionserfolg von Männchen und Weibchen – Ein Vergleich

Da die Stärke der sexuellen Selektion von der Varianz im Reproduktionserfolg beider Geschlechter abhängt, soll im folgenden der Reproduktionserfolg von Männchen und Weibchen genauer analysiert und verglichen werden. Dazu wird die maximale Fitneß und die Streuung in der Fitneß von Männchen und Weibchen untersucht.

Während mit der Zahl der Eier bzw. der daraus geschlüpften Larven die Fitneß der Weibchen direkt ermittelt werden kann, wird die Fitneß der Männchen indirekt bestimmt. Da bekannt ist, mit welchem Weibchen ein Männchen jeweils wie lange kopuliert hat und wie viele Eier dieses Weibchen gelegt hat, läßt sich die Fitneß jedes Männchens schätzen. Der Schätzung liegen folgende Annahmen zugrunde:

1. Der Spermientransfer erfolgt während der Kopulation mit konstanter Rate.
2. Alle Männchen besitzen die gleiche Spermientransferrate.

3. Übertragene Spermien haben unabhängig vom Kopulationszeitpunkt die gleiche Befruchtungschance.
4. Der durch die Befruchtung von Eiern verbrauchte Spermienvorrat aus dem *Receptaculum* wird nicht berücksichtigt.

Die Annahme 1. wird in Kapitel 3.3. der vorliegenden Arbeit belegt, während die Punkte 2. und 4. vereinfachende Annahmen sind. Punkt 3. geht davon aus, daß alle übertragenen Spermien im *Receptaculum seminis* des Weibchens komplett gemischt werden. Dieser Befund ist für *P. vulgaris* sehr gut belegt (SAUER et al. 1998, 1999). Da es sich bei *P. vulgaris* und *P. communis* um Schwesterarten handelt, wird dieser Spermienkonkurrenzmechanismus auch für *P. communis* angenommen. Dies ist jedoch nur eine Hypothese und muß durch molekulare Analysen abschließend geklärt werden. Legt man die oben genannten Voraussetzungen der Schätzung der Fitneß zugrunde, entspricht die Vaterschaft eines Männchens an den Nachkommen eines Weibchens aus einem Gelege seinem Anteil an der Gesamtkopulationsdauer dieses Weibchens bis zum Zeitpunkt der Eiablage.

Aufgrund dieser Annahmen wurde die Fitneß für die Männchen beider Versuchspopulationen aller drei betrachteten Generationen geschätzt. Der Reproduktionserfolg der Weibchen wird durch die Anzahl der während der Lebenszeit erzeugten Nachkommen, die das L1-Stadium erreicht haben, angegeben. Die folgenden Tabellen 22a und 22b zeigen einen Vergleich der maximalen Fitneß und der Streuungen der Fitneßwerte für beide Geschlechter.

Hierbei zeigt sich in Tabelle 22a, daß die Standardabweichung des Fortpflanzungserfolges in drei von sechs betrachteten Populationen innerhalb der Männchen größer ist als innerhalb der Weibchen und in den anderen drei Populationen *vice versa*. Ein Vergleich der Streuung mit Hilfe eines Siegel-Tukey-Tests erbrachte keinen signifikanten Unterschied im Ausmaß der Streuung der Werte. Lediglich in der 1. Generation 1999 findet man eine signifikant höhere Streuung in der Fitneß der Männchen als in der der Weibchen.

Wie aus Tabelle 22b hervorgeht, war in vier von sechs untersuchten Populationen die maximale Fitneß der Männchen höher als die der Weibchen, während es sich in zwei Populationen genau umgekehrt verhielt. In diesen beiden letztgenannten Populationen war die maximale Fitneß der Weibchen sogar signifikant höher als die der Männchen.

Tabelle 22a: Vergleich der Streuung im Fortpflanzungserfolg von Männchen und Weibchen (NV=Nahrungsverfügbarkeit).

	1.Generation 1998		2.Generation 1998		1.Generation 1999	
	hoch	gering	hoch	gering	hoch	gering
NV						
Männchen	41,5 N=12	17,5 N=12	19,6 N=8	36,4 N=8	87,6 N=8	13,2 N=8
Weibchen	64,7 N=12	18,6 N=12	16,9 N=8	26,1 N=8	45,23 N=8	16,7 N=8
Siegel-Tukey-Test	p = 0,145	p = 0,515	p = 0,824	p = 0,085	p = 0,012	p = 0,12

Tabelle 22b: Vergleich der maximalen Fitneß von Männchen und Weibchen (NV=Nahrungsverfügbarkeit).

	1.Generation 1998		2.Generation 1998		1.Generation 1999	
	hoch	gering	hoch	gering	hoch	gering
NV						
Männchen	135 N=12	60 N=12	69 N=8	113 N=8	208 N=8	36 N=8
Weibchen	230 N=12	49 N=12	51 N=8	86 N=8	155 N=8	60 N=8
Verhältnis	0,6	1,2	1,4	1,3	1,8	0,6
Vorzeichen-Test	p < 0,001	p = 0,338	p = 0,121	p = 0,065	p = 0,006	p = 0,019

Betrachtet man die Varianzunterschiede und die maximal erreichte Fitneß der Männchen und Weibchen in allen Generationen, so ist zusammenfassend festzustellen, daß kein Geschlecht generell eine höhere Fitneß als das andere hat. Diese Daten sind ein Hinweis darauf, daß die Fitneß innerhalb beider Geschlechter sehr unterschiedlich sein kann. Dies läßt vermuten, daß die sexuelle Selektion auf beide Geschlechter wirkt und sowohl Männchen als auch Weibchen bezüglich ihrer Paarungspartner wählerisch sein sollten. Dieser Frage wird in Kapitel 3.4. noch einmal genauer nachgegangen.

3.3. Spermienübertragung und adaptive Bedeutung des Notalorgans

Zum Verständnis des Paarungssystems von *P. communis* ist es notwendig, den Modus der Spermienübertragung zu kennen. Bei ihrer hochpromiskuitiven Schwesterart *P. vulgaris* werden die Spermien bei der Kopulation kontinuierlich übertragen (SAUER et al. 1997), so daß die Anzahl übertragener Spermien mit steigender Kopulationsdauer linear zunimmt. Bei *P. vulgaris* werden die während verschiedener Kopulationen übertragenen Spermien im *Receptaculum seminis* des Weibchens vollständig gemischt (SAUER et al. 1998, 1999). Dies bedeutet für ein Männchen von *P. vulgaris*, daß sein Anteil an den Nachkommen eines Weibchens ausschließlich dadurch bestimmt wird, wie lange es mit diesem Weibchen im Vergleich zu den anderen Paarungspartnern dieses Weibchens kopuliert hat.

Es ist zu prüfen, ob bei *P. communis* ebenfalls ein linearer Zusammenhang zwischen der Kopulationsdauer und der Anzahl übertragener Spermien vorliegt, oder ob bei dieser Art die Spermien in anderer Weise übertragen werden.

Um den Modus der Spermienübertragung bei *P. communis* zu untersuchen, wurden jeweils ein Männchen und ein Weibchen zur Verpaarung zusammengesetzt und die Kopulationsdauer protokolliert. Dabei wurden insgesamt 28 Männchen im Alter von 12-14 Tagen eingesetzt, die täglich einmal und zum Teil dann an 7 aufeinanderfolgenden Tagen kopulieren konnten. Jede Kopulation erfolgte mit einem anderen virginalen Weibchen. Die Männchen wurden nach ihrer ersten Kopulation nicht mehr gefüttert. Nach Beendigung einer Kopulation wurde das *Receptaculum seminis* des jeweiligen Weibchens aus dem Abdomen herauspräpariert, die sich im *Receptaculum* befindenden Spermien angefärbt und ausgezählt. Auf diese Weise war es möglich, für jede Kopulation den Zusammenhang zwischen der Kopulationsdauer und der Zahl übertragener Spermien zu überprüfen.

3.3.1. Kopulationsdauer und Anzahl übertragener Spermien

Um die Hypothese, nach der bei *P. communis* mit steigender Kopulationsdauer zunehmend mehr Spermien übertragen werden, zu prüfen, wurde mit einer Spearman-Rangkorrelation der Zusammenhang von Kopulationsdauer und der Anzahl übertragener Spermien errechnet.

Wie Abbildung 11 zeigt, gab es während der ersten Kopulation eines Männchens einen hochsignifikant positiven Zusammenhang zwischen der Kopulationsdauer und der Zahl übertragener Spermien.

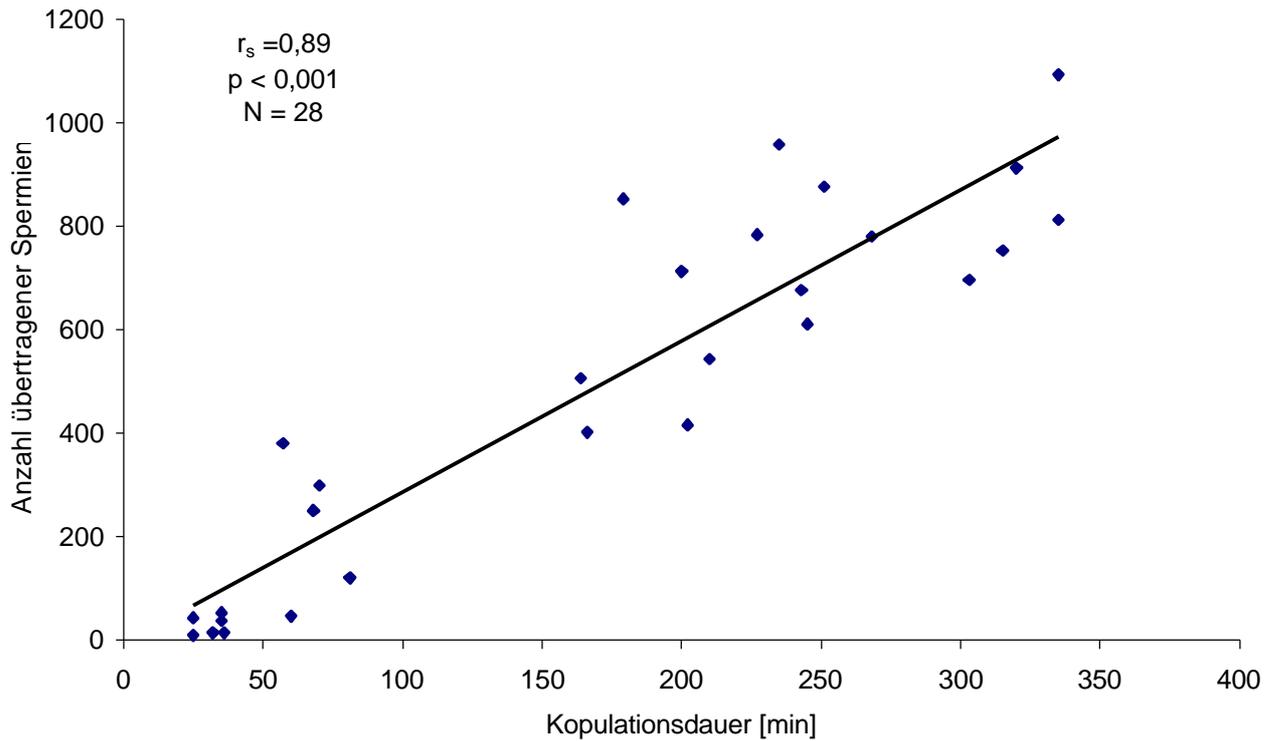


Abbildung 11: Zusammenhang zwischen der Kopulationsdauer und der Anzahl übertragener Spermien während der ersten Kopulation.

Je länger die Kopulation währte, desto mehr Spermien wurden in den Genitaltrakt des Weibchens übertragen. Dieser Befund wird noch einmal in Tabelle 23 dargestellt. Wie dieser Tabelle ebenfalls zu entnehmen ist, stellt sich der positive Zusammenhang zwischen Kopulationsdauer und Spermienzahl offenbar bei jeder Kopulation ein. Es gibt einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen der Kopulationsdauer und der Anzahl der übertragenen Spermien von der ersten bis zur siebten Kopulation eines Männchens.

Tabelle 23: Spearman-Rangkorrelation zwischen der Kopulationsdauer und der Anzahl übertragener Spermien (Kop. = Kopulation).

	1. Kop. N=28	2. Kop. N=26	3. Kop. N=21	4. Kop. N=9	5. Kop. N=6	6. Kop. N=5	7. Kop. N=4
Spearman Rang- korrelation	$r_s=0,890$ $p<0,001$	$r_s=0,878$ $p<0,001$	$r_s=0,932$ $p<0,001$	$r_s=0,967$ $p<0,001$	$r_s=0,986$ $p<0,001$	$r_s=1,0$ $p<0,001$	$r_s=1,0$ $p<0,001$

Unter Zugrundelegung der Kopulationsdauer und der Anzahl übertragener Spermien in diesem Zeitraum ist es möglich, für jedes Männchen die Spermienübertragung pro Minute zu ermitteln. Neben der Kopulationsdauer ist die Spermienübertragungsrate die zweite Einflußgröße auf die Gesamtzahl der während einer Kopulation übertragenen Spermien. Es ist zu prüfen, ob die Spermienübertragungsrate bei jeder Kopulation konstant bleibt, oder ob sie in aufeinanderfolgenden Kopulationen variiert.

3.3.2. Spermienübertragungsrate bei der ersten und nachfolgenden Kopulationen

Die mittlere Spermienübertragungsrate der untersuchten Männchen wurde von der ersten bis zur siebten Kopulation mit Hilfe eines Kruskal-Wallis-Tests verglichen. Diese Prüfung erbrachte, daß sich die mittlere Spermienübertragungsrate eines Männchens zwischen den einzelnen aufeinanderfolgenden Kopulationen nicht unterschied (Kruskal-Wallis-Test, $p > 0,1$, Daten s. Tabelle 24).

Tabelle 24: Darstellung der mittleren Spermienübertragungsrate [min^{-1}] für aufeinanderfolgende Kopulationen (SD = Standardabweichung, Kop. = Kopulation).

Spermien [min^{-1}]	1. Kop. N=28	2. Kop. N=26	3. Kop. N=21	4. Kop. N=9	5. Kop. N=6	6. Kop. N=5	7. Kop. N=4
Mittelwert	2,63	2,57	2,58	2,7	2,63	2,59	2,6
\pm SD	$\pm 1,42$	$\pm 1,3$	$\pm 1,24$	$\pm 0,69$	$\pm 0,32$	$\pm 0,55$	$\pm 0,046$

In Abbildung 12 ist die Spermienübertragungsrate der verschiedenen Männchen in graphischer Form dargestellt. Mittelt man die Anzahl der übertragenen Spermien pro Minute über alle untersuchten Kopulationen ($N = 99$), so ergibt sich für Männchen von *P. communis* ein mittlerer Wert von 2,61 Spermien ($\pm 1,16$), die pro Minute übertragen werden. Zur Übertragung der Spermien setzen die Männchen von *P. communis* eine Art "Pumpe" ein (GRELL 1942), die die Spermien in das *Vas deferens* und den *Ductus ejaculatorius* hineintreibt.

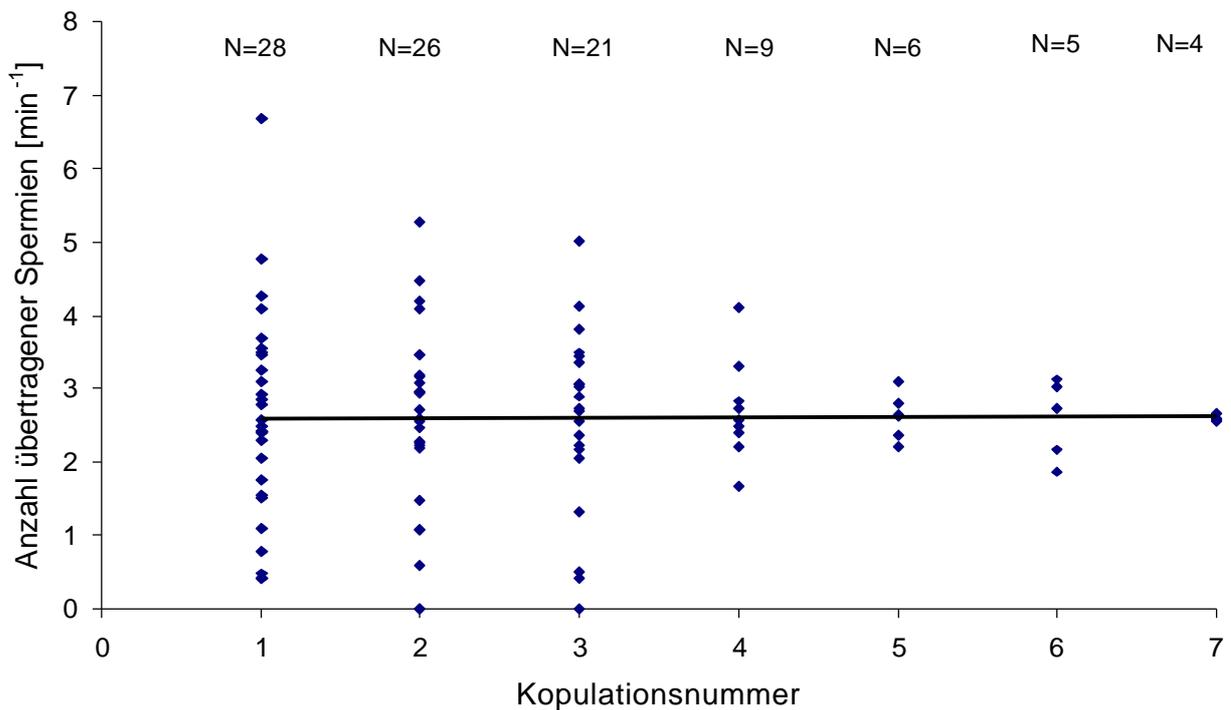


Abbildung 12: Darstellung der Spermienübertragungsrate der Männchen [min^{-1}] von der ersten bis zur siebten Kopulation (Daten s. Tabelle 24).

Nach diesen Ergebnissen ist es den Männchen von *P. communis* von der ersten Kopulation an möglich, ihre Spermien mit voller Kapazität an die Weibchen zu übergeben. Auch bei aufeinanderfolgenden Kopulationen eines Männchens wurde die Übertragungsrate der ersten Kopulation weitgehend beibehalten. Der Vorrat an verfügbaren Spermien gerät also nicht ins Minimum. Wie aus Abbildung 12 deutlich wird, existiert hinsichtlich der Übertragungsrate eine hohe Varianz zwischen den Männchen. Im folgenden soll der Frage nachgegangen werden, ob diese Varianz zufällig oder an bestimmte Voraussetzungen geknüpft ist. Hierzu soll der Zusammenhang zwischen der Spermienübertragungsrate der Männchen und ihrem konditionellen Status überprüft werden.

3.3.3. Zusammenhang zwischen der Kondition der Männchen und ihrer Spermienübertragungsrate sowie Kosten der Kopulation

Es ist denkbar, daß die Spermienübertragungsrate der Männchen von ihrem Ernährungszustand beeinflusst wird. Relativ höher konditionierte Männchen würden dann mehr Spermien

pro Zeiteinheit übertragen, als relativ schlechter konditionierte. Es wurde daher überprüft, ob ein Zusammenhang zwischen dem Konditionsindex der Männchen und ihrer Spermienübertragungsrate vorliegt. Wie Tabelle 25 zeigt, findet sich ein solcher Zusammenhang nicht. Lediglich bei der ersten Kopulation eines Männchens zeigte sich ein tendenzieller Zusammenhang zwischen der Kondition eines Männchens und seiner Spermienübertragungsrate.

Tabelle 25: Spearman Rangkorrelation zwischen dem Konditionsindex der Männchen und der Spermienübertragungsrate [min^{-1}] (Kop. = Kopulation).

	1. Kop. N=28	2. Kop. N=26	3. Kop. N=21	4. Kop. N=9	5. Kop. N=6	6. Kop. N=5	7. Kop. N=4
Spearman							
Rang-	$r_s=0,356$	$r_s=0,229$	$r_s=0,123$	$r_s=0,433$	$r_s=0,029$	$r_s=0,2$	$r_s=0,4$
korrelation	$p=0,063$	$p=0,261$	$p=0,594$	$p=0,244$	$p=0,957$	$p=0,747$	$p=0,6$

Da die Männchen an aufeinanderfolgenden Tagen mehrfach kopulierten, ohne weiteres Futter zu erhalten, ist zu vermuten, daß der Konditionsindex von Kopulation zu Kopulation immer mehr abnahm. Tatsächlich zeigt Tabelle 26, daß sich der Konditionsindex eines Männchens von der 1. zur 2. Kopulation, sowie von der 2. zur 3. Kopulation jeweils hochsignifikant unterscheidet. Von der 3. zur 4. Kopulation zeigt sich dieser Zusammenhang nur noch tendenziell.

Tabelle 26: Vergleich des Konditionsindex und der Spermienübertragungsrate [min^{-1}] der Männchen bei ihrer 1. und 2. Kopulation (26 Männchen), bei ihrer 2. und 3. Kopulation (21 Männchen) und bei ihrer 3. und 4. Kopulation (9 Männchen) (MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung).

	1. Kopulation N = 26	2. Kopulation N = 26	Wilcoxon-Test
Konditionsindex MW± SD	3,94 ± 0,44	3,73 ± 0,42	$p < 0,001$
Spermienübertragungsrate [min^{-1}] (MW± SD)	2,73 ± 1,4	2,57 ± 1,3	$p = 0,839$
	2. Kopulation N = 21	3. Kopulation N = 21	Wilcoxon-Test
Konditionsindex MW± SD	3,7 ± 0,43	3,53 ± 0,42	$p < 0,001$
Spermienübertragungsrate [min^{-1}] (MW± SD)	2,66 ± 1,3	2,58 ± 1,23	$p = 0,741$
	3. Kopulation N = 9	4. Kopulation N = 9	Wilcoxon-Test
Konditionsindex MW± SD	3,54 ± 0,28	3,42 ± 0,21	$p = 0,066$
Spermienübertragungsrate [min^{-1}] (MW± SD)	2,47 ± 1,59	2,7 ± 0,69	$p = 0,859$

Wie aus der Tabelle 26 jedoch deutlich abzulesen ist, änderte sich die Spermienübertragungsrate eines Männchens trotz des abfallenden Konditionsindex in aufeinanderfolgenden Kopulationen nicht. Trotz des Gewichtsverlusts konnten Männchen ihre Spermien mit gleicher Rate übertragen. Die Frage, ob andere Faktoren einen Einfluß auf die Spermienübertragungsrate nehmen und die beobachtete Varianz bedingen, und ob die Weibchen möglicherweise selbst bestimmen, wie viele Spermien pro Zeiteinheit bei der Kopulation übertragen werden, soll im folgenden geprüft werden.

3.3.4. Zusammenhang zwischen der Kondition der Weibchen und der Spermienübertragungsrate der Männchen

Bei vielen Spezies liegt eine starke Evidenz dafür vor, daß die Weibchen einen Einfluß auf den Spermienübertrag der Männchen nehmen können (EBERHARD 1996). In Abschnitt 3.3.1. konnte bereits gezeigt werden, daß Weibchen die Menge übertragener Spermien durch die gewährte Kopulationsdauer beeinflussen, da die Zahl übertragener Spermien mit steigender Kopulationsdauer zunimmt. Es ist ebenfalls vorstellbar, daß die Weibchen auch die Rate beeinflussen können, mit der Spermien übertragen werden. Aus diesem Grund wurde der Zusammenhang zwischen dem Konditionsindex der Weibchen und der Spermienübertragungsrate der Männchen während individueller Kopulationen untersucht. Die Ergebnisse sind in Tabelle 27 dargestellt.

Tabelle 27: Spearman Rangkorrelation zwischen dem Konditionsindex der Weibchen und der Spermienübertragungsrate [min^{-1}] der Männchen (Kop. = Kopulation).

	1. Kop. N=28	2. Kop. N=26	3. Kop. N=21	4. Kop. N=9	5. Kop. N=6	6. Kop. N=5	7. Kop. N=4
Spearman Rang- korrelation	$r_s = -0,400$ $p = 0,035$	$r_s = -0,369$ $p = 0,064$	$r_s = -0,426$ $p = 0,054$	$r_s = -0,485$ $p = 0,185$	$r_s = -0,143$ $p = 0,787$	$r_s = 0,2$ $p = 0,873$	$r_s = 0,4$ $p = 0,6$

Es zeigt sich, daß eine negative Beziehung zwischen der Spermienübertragungsrate der Männchen und der Kondition der Weibchen existiert. Je besser konditioniert ein Weibchen war, desto weniger Spermien konnte ein Männchen pro Zeiteinheit übertragen. Dieser negative Zusammenhang zeigt sich in 3 von 7 Fällen (1.-3. Kopulation) signifikant bzw. mit deutlicher Tendenz. Erst bei geringerer Stichprobengröße ($N = 9$ oder weniger) ist er nicht mehr

statistisch gesichert nachweisbar. Konditionell stärkere Weibchen haben also die Möglichkeit, direkten Einfluß auf die Spermienübertragungsrate zu nehmen.

Dividiert man den Konditionsindex des Männchens durch den Konditionsindex des Weibchens, erhält man einen Verhältniswert, der ausdrückt, wie gut ein Weibchen bei der Kopulation relativ zum Männchen genährt ist. Je größer dieser Wert ist, desto höher konditioniert ist das Weibchen relativ zum Männchen. Dieses Verhältnis macht deutlich, welche Kondition die Individuen haben, die bei der Paarung aufeinandertreffen. Korreliert man diesen Verhältniswert mit der Spermienübertragungsrate der Männchen während der Kopulationen, so zeigt sich (Abbildung 13) ein enger Zusammenhang zwischen dem konditionellen Verhältnis von Weibchen zu Männchen und der Spermienübertragungsrate.

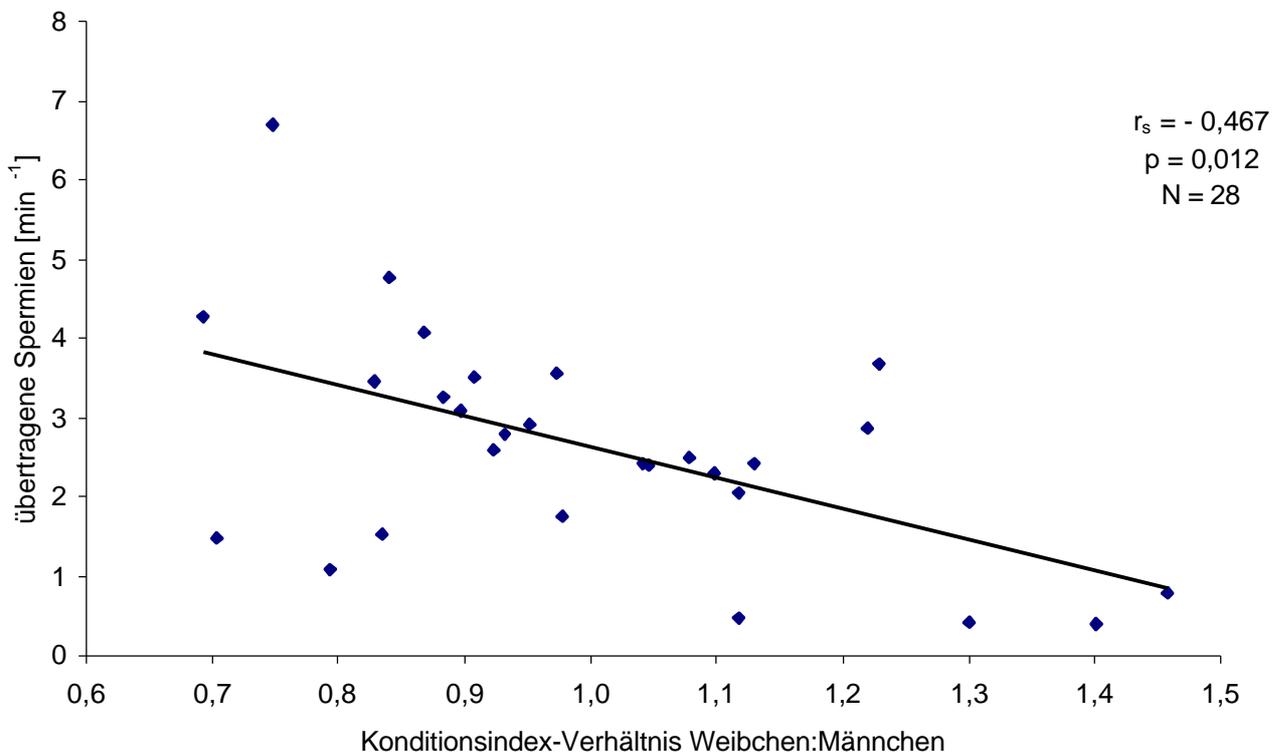


Abbildung 13: Zusammenhang zwischen dem Verhältnis der Konditionsindices von Weibchen und Männchen und der Spermienübertragungsrate.

Je besser ein Weibchen während einer Kopulation im Verhältnis zum Männchen genährt war, desto weniger Spermien konnte dieses Männchen pro Zeiteinheit übertragen.

3.3.5. Die adaptive Bedeutung des Notalorgans im Paarungsverhalten

Das Notalorgan ist eine klammerartige Struktur, die sich dorsal zwischen dem dritten und vierten Abdominalsegment des Männchens befindet (MIKOLEIT 1971, BYERS & THORNHILL 1983, THORNHILL & SAUER 1991). Diese Klammer wird aus einer Auslappung am hinteren Rand des dritten Abdominalsegments sowie einer Erhebung auf dem vorderen Teil des vierten Abdominalsegments gebildet (MIKOLEIT 1971). Sie dient dazu, einen Flügel des Weibchens während der Kopulation einzuklemmen und die Kopulationsstellung zu stabilisieren (THORNHILL & SAUER 1991). Das Notalorgan liegt bei den verschiedenen mitteleuropäischen Arten in unterschiedlicher Ausprägung vor. In Bezug auf seine Größe ähnelt das Notalorgan von *P. communis*-Männchen sehr stark dem der Männchen ihrer Schwesterart *P. vulgaris* (BOCKWINKEL 1990). Männchen von *P. vulgaris* haben die Möglichkeit, mit Hilfe ihres Notalorgans Kopulationen gegen die Interessen des Weibchens zu verlängern (THORNHILL & SAUER 1991, SINDERN 1996).

Wie bereits gezeigt werden konnte, nimmt bei *P. communis* die Anzahl übertragener Spermien aufgrund des kontinuierlichen Spermientransfers mit steigender Kopulationsdauer zu (s. 3.3.1.). Um die Spermienübertragung zu steigern, müssen Männchen lange Kopulationszeiten erzielen. Unter der Annahme von "sperm-mixing" konnte ebenfalls gezeigt werden, daß die Kopulationsdauer eines Männchens entscheidend für seine geschätzte Fitneß ist (s. 3.2.2.3.). Um ihren Spermienübertrag zu erhöhen und möglichst viele Eier befruchten zu können, sollten die Männchen möglichst lange Kopulationen erzielen. Es ist daher zu prüfen, ob das Notalorgan bei *P. communis* ebenso wie bei *P. vulgaris* der Verlängerung von Kopulationen im einseitigen Interesse der Männchen dient. Weiterhin gilt es zu prüfen, ob das Notalorgan auch notwendig ist, um allgemein das Zustandekommen von Kopulationen zu gewährleisten, wie dies für *P. germanica* beschrieben wurde (GERHARDS 1999).

Um den Einfluß des Notalorgans bei Männchen von *P. communis* zu untersuchen, wurde in einem Experiment das Notalorgan einer Gruppe von Männchen außer Funktion gesetzt, indem es mit Zahnarztkitt verklebt wurde. Das Notalorgan einer Vergleichsgruppe wurde scheinmanipuliert (s. 2.4.4.). Jedes Männchen wurde im Alter von 12-14 Tagen mit einem virginen Weibchen zur Verpaarung zusammengesetzt. Protokolliert wurde der Versuch, die Kopulation einzuleiten, die Kopulationsdauer und die Anzahl der während der Kopulation abgegebenen Sekretbonbons sowie deren Abgabefrequenz.

Wie Abbildung 14 zeigt, hat die Funktionalität des Notalorgans trotz seiner geringen Größe eine nachweisbare Bedeutung für das Zustandekommen von Kopulationen. In dieser

Abbildung sind die Häufigkeiten dargestellt, mit der Männchen mit funktionalem bzw. nicht-funktionalem Notalorgan Kopulationen erfolgreich einleiten konnten bzw. bei diesem Versuch erfolglos blieben. Wollten Männchen mit funktionalem Notalorgan Kopulationen einleiten, waren sie in 18 von 22 Fällen (81,8%) erfolgreich und nur in 4 Fällen (18,2%) ohne Erfolg. Männchen, bei denen das Notalorgan außer Funktion gesetzt war, waren nur in 13 von 23 Fällen (56,5%) erfolgreich und blieben in 10 Fällen (43,5%) erfolglos. Die Funktionalität des Notalorgans beeinflusste also sehr deutlich die Anzahl erfolgreich eingeleiteter Kopulationen ($G\text{-test} = 3,444$, $p = 0,063$, $df = 1$).

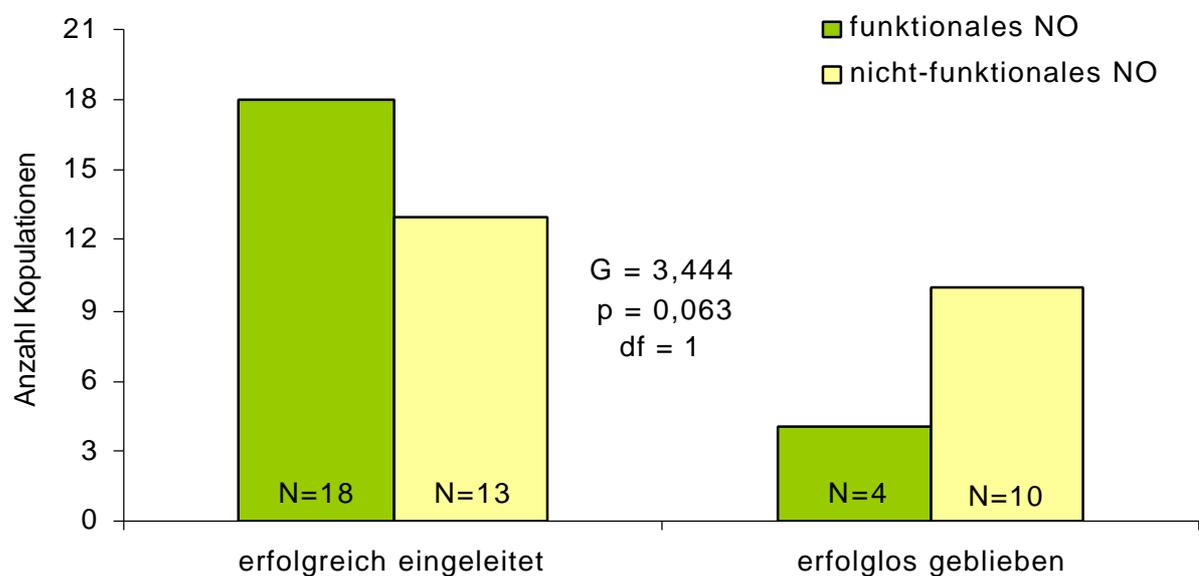


Abbildung 14: Vergleich der Anzahl der Kopulationen, die Männchen mit funktionalem bzw. nicht-funktionalem Notalorgan erfolgreich eingeleitet haben, mit der Anzahl der erfolglosen Versuche (N = Anzahl an Kopulationspaaren, NO = Notalorgan).

Wie in Abbildung 14 zu sehen ist, haben 18 Männchen mit funktionalem Notalorgan und 13 Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan erfolgreich Kopulationen eingeleitet. Diese Darstellung enthält jedoch keine Information darüber, wie viele Versuche jeweils nötig waren, bis die Kopulation stabil zustande kam. Deshalb wurde für jede erfolgreich eingeleitete Kopulation geprüft, wie viele Kopulationsversuche durchschnittlich vorausgingen. Als Kopulationsversuche wurden die Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen gewertet, bei denen die Genitalsegmente bereits für kurze Zeit (maximal 1 min) verbunden waren, dann aber keine Kopulation zustande kam.

Hierbei zeigt sich (s. Abbildung 15), daß sich die Funktionalität des Notalorgans sehr deutlich auf die Anzahl der Kopulationsversuche auswirkt, die ein Männchen unternehmen muß, bis es ihm schließlich gelingt, die Kopulationsstellung zu stabilisieren. Während bei Männchen mit funktionalem Notalorgan die Kopulation meist unmittelbar zustande kam, brauchten Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan zwei bis drei "Anläufe" bis die Kopulationsstellung stabilisiert war (s. Abbildung 15).

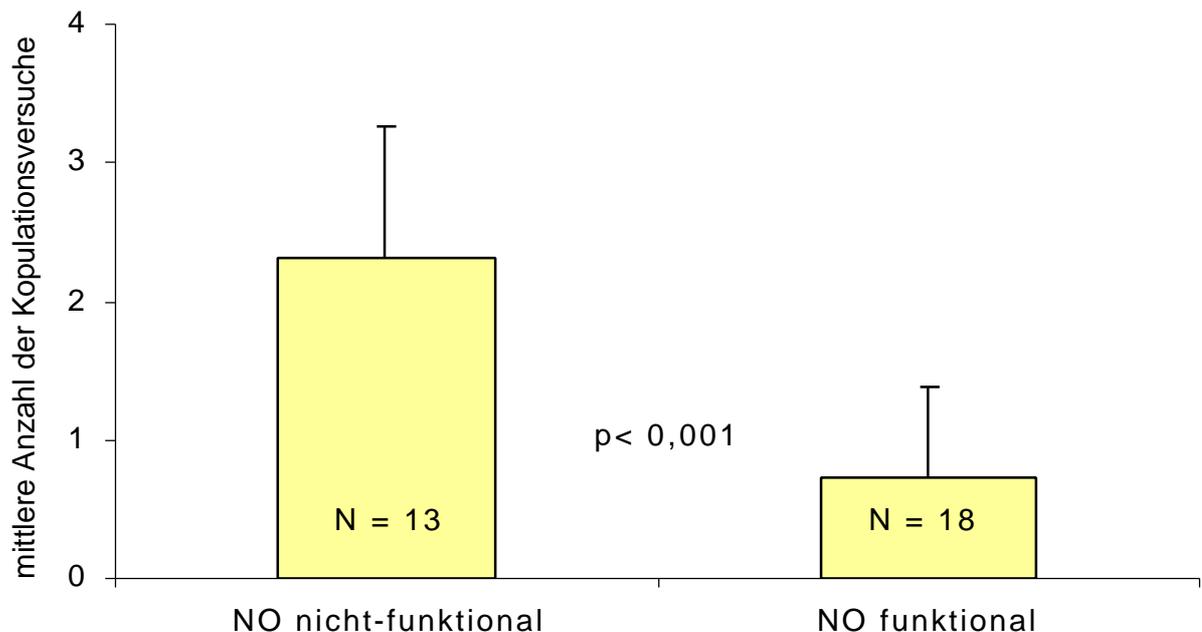


Abbildung 15: Vergleich der mittleren Anzahl von Kopulationsversuchen (U-Test), die Männchen mit funktionalem bzw. nicht-funktionalem Notalorgan eingehen mußten, bevor die Kopulation stabil zustande kam (N = Anzahl der Kopulationspaare, NO = Notalorgan).

Es zeigt sich also, daß das Notalorgan die Einleitung von Kopulationen erleichtert. Wenn sich ein paarungsbereites Weibchen einem Männchen mit funktionalem Notalorgan nähert, kann dieses Männchen oft schon beim ersten Versuch eine Kopulation eingehen.

In einem weiteren Experiment mit identischem Aufbau wurde weiterhin die Bedeutung des Notalorgans für die Verlängerung von Kopulationen gegen die Interessen der Weibchen untersucht. Wie Abbildung 16 zeigt, waren Männchen mit funktionalem Notalorgan in der Lage, signifikant längere Kopulationen zu erreichen, als Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan (U-test, $p = 0,017$). Die Funktionalität des Notalorgans beeinflusste also die Kopulationsdauer erheblich.

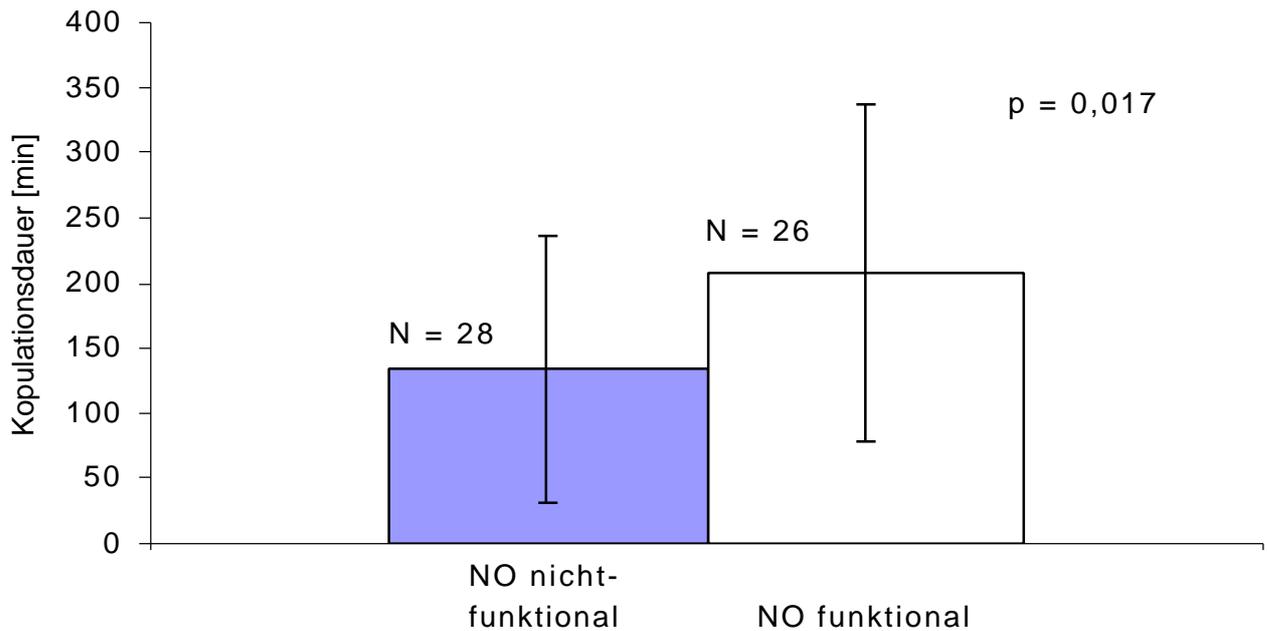


Abbildung 16: Vergleich der mittleren Kopulationsdauer (U-Test) von Männchen mit funktionalem bzw. nicht-funktionalem Notalorgan (NO = Notalorgan).

An welchem Punkt während einer Kopulation das Notalorgan seinen Einfluß auf die Kopulationsdauer genommen hat, soll im folgenden geprüft werden.

Wenn ein Weibchen während einer Kopulation kein weiteres Hochzeitsgeschenk bekommt, versucht es, die Kopulation zu beenden, indem es beginnt, unruhig umherzulaufen, und sich bemüht, die vereinigten Genitalien zu lösen und sich aus dem Notalorgan des Männchens zu befreien. Um die Kopulation fortzusetzen, gibt das Männchen nun in vielen Fällen ein weiteres Sekretbonbon ab, woraufhin das Weibchen die Kopulation fortsetzt.

Möglicherweise können Männchen mit funktionalem Notalorgan den zeitlichen Abstand zwischen den einzelnen übergebenen Bonbons hinauszuzögern, da sie ein unruhig werdendes Weibchen mit Hilfe des Notalorgans etwas länger festhalten können, bevor sie das geforderte Bonbon absetzen. So können sie mit der gleichen Anzahl übergebener Bonbons eine längere Kopulationsdauer erreichen als Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan. Um diese Hypothese zu überprüfen, wurde untersucht, ob sich der zeitliche Abstand, mit dem die beiden Männchengruppen die Sekretbonbons absetzten, unterschied. Wie die Abbildung 17 zeigt, trifft dies zu. Männchen mit funktionalem Notalorgan haben die einzelnen Bonbons in größerem zeitlichen Abstand abgegeben, als Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan.

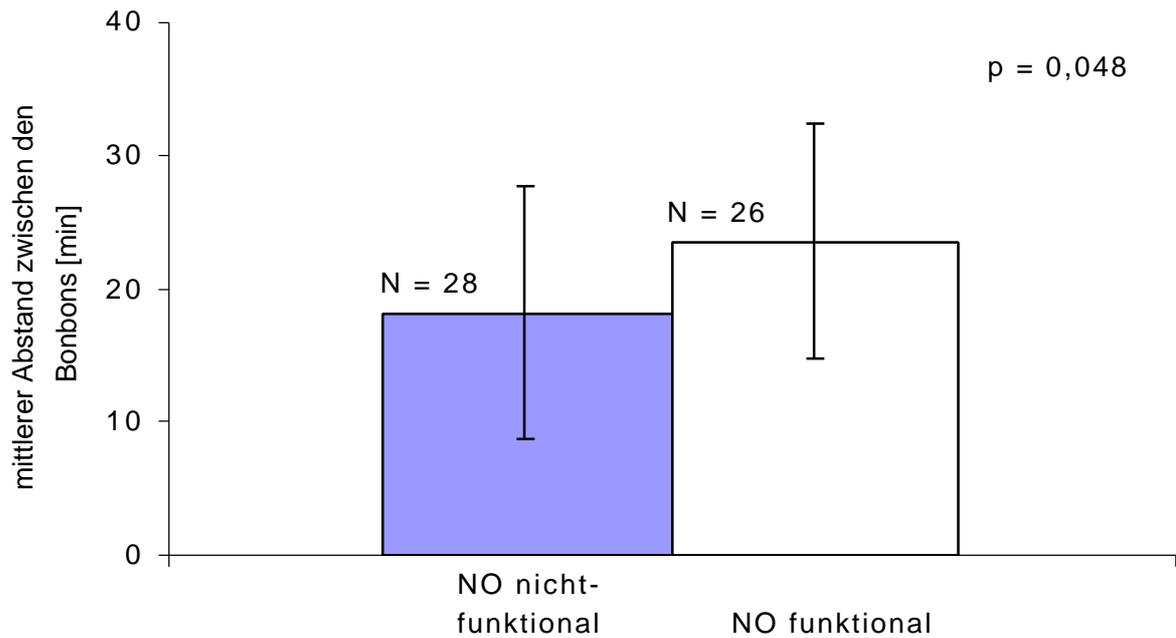


Abbildung 17: Vergleich des mittleren zeitlichen Abstands zwischen einzelnen Bonbonübergaben (U-Test) von Männchen mit funktionalem bzw. nicht-funktionalem Notalorgan (NO = Notalorgan).

Männchen, deren Notalorgan außer Funktion gesetzt wurde, setzten im Durchschnitt alle 18,2 Minuten ein Sekretbonbon ab, wohingegen Männchen mit funktionalem Notalorgan fast sechs Minuten länger mit der Abgabe eines Bonbons warten konnten (s. Abbildung 17). Mit funktionalem Notalorgan übergaben Männchen im Schnitt alle 23,6 Minuten ein Sekretbonbon.

Ein weiterer Faktor, der die längere Kopulationsdauer der Männchen mit funktionalem Notalorgan erklären könnte, ist möglicherweise, daß diese Männchen die Kopulation nach der Abgabe des letzten Bonbons mit Hilfe des Notalorgans ohne weitere Kosten in Form von Hochzeitsgeschenken verlängern können, indem sie das Weibchen gegen seinen Willen weiter in der Kopulationsstellung festhalten, bis es ihm gelingt, die Kopulation abubrechen. Diese Möglichkeit ist für Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan nicht gegeben. Hierzu wurde geprüft, ob sich die beiden Männchengruppen hinsichtlich des Zeitraums von der Abgabe des letzten Bonbons bis zum Abbruch der Kopulation (= letztes Δt) unterschieden.

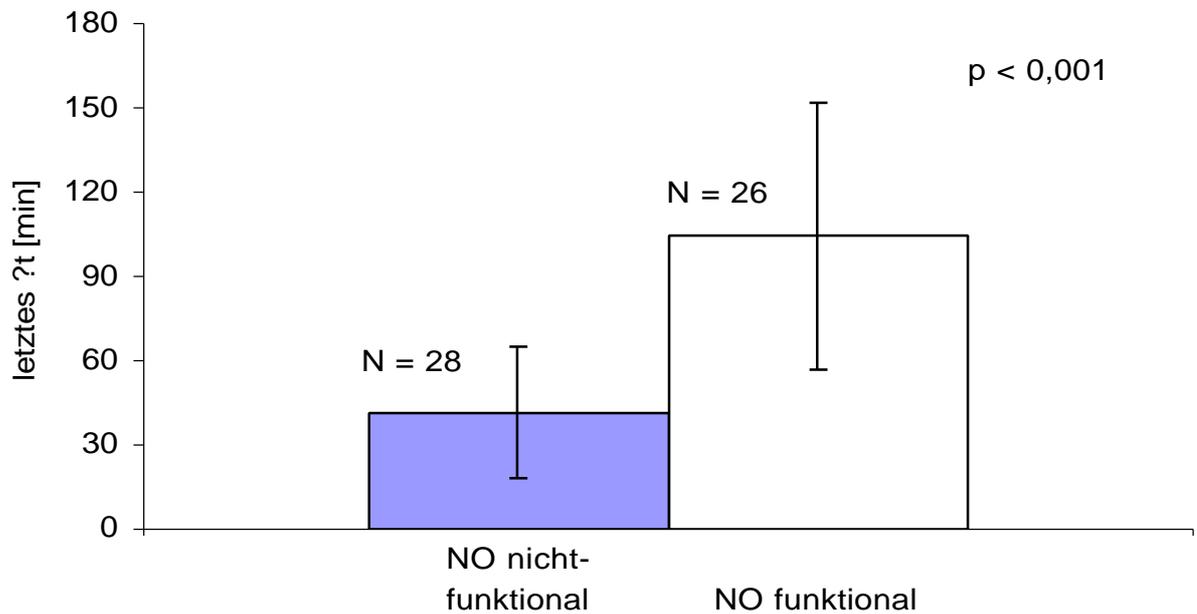


Abbildung 18: Vergleich (U-Test) des mittleren letzten Δt (Zeitraum von der Abgabe des letzten Bonbons bis zum Ende der Kopulation) von Männchen mit funktionalem bzw. nicht-funktionalem Notalorgan (NO = Notalorgan).

Wie in Abbildung 18 zu sehen ist, weisen Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan ein deutlich kürzeres letztes Δt auf als Männchen mit funktionalem Notalorgan. Der Zeitraum von der Abgabe des letzten Bonbons bis zur Beendigung der Kopulation konnte von den Männchen mit nicht-funktionalem Notalorgan nicht so lang ausgedehnt werden. Bei funktionalem Notalorgan hingegen kopulierten die Männchen deutlich länger, ohne weitere Investitionen in Form eines Hochzeitsgeschenks leisten zu müssen.

Diese Befunde zeigen, daß dem Notalorgan eine große Bedeutung sowohl beim Zustandekommen als auch beim Verlängern von Kopulationen zukommt. Das Notalorgan dient der Stabilisierung der Kopulationsstellung. Außerdem können die Männchen den endgültigen Abbruch der Kopulation gegen die Interessen des Weibchens hinauszögern.

3.4. Evidenz für Partnerwahl durch die Männchen

Die Paarungsleistung eines Männchens von *P. communis* besteht vor allem in der Produktion von Sekretbonbons, die es während der Kopulation in regelmäßigen Intervallen an das Weibchen übergibt, um so die Kopulation zu verlängern. Je mehr Nahrung ein Männchen gewinnen kann, desto mehr Bonbons kann es im Laufe seines Lebens produzieren (s. 3.2), wodurch sich seine Lebenszeit-Kopulationsdauer immer weiter erhöht. Unter der Annahme von "sperm-mixing" sind lange Kopulationen der entscheidende Faktor für den (hier geschätzten) Reproduktionserfolg eines Männchens. Weibchen wählen die Väter ihrer Nachkommen, indem sie Männchen mit hohem Paarungsaufwand eine längere Kopulationsdauer gewähren. Der hohe Aufwand, der Männchen entsteht, wenn sie viele Nachkommen erhalten wollen, läßt vermuten, daß ihr Reproduktionserfolg möglicherweise stärker durch den Zugang zu Nahrung als durch den Zugang zu Geschlechtspartnern begrenzt ist. Darüber hinaus haben die bisherigen Ergebnisse gezeigt, daß es eine hohe Varianz in der Qualität (Fekundität) der Weibchen gibt (s. 3.2.). Somit könnte es auch für die Männchen von Vorteil sein, Paarungspartner von besonders hoher Qualität zu wählen. Dies läßt vermuten, daß sexuelle Selektion auf beide Geschlechter wirkt und Partnerwahl sowohl von den Weibchen als auch von den Männchen ausgeübt wird. Im folgenden soll der Frage nachgegangen werden, ob bzw. wie sich die Partnerwahl durch die Männchen von *P. communis* messen läßt.

Wenn die Männchen zwischen qualitativ unterschiedlichen Weibchen - d.h. zwischen Weibchen unterschiedlicher Fekundität - diskriminieren, sollten sie, infolge der im vorherigen Abschnitt dargestellten Befunde, ihre Bonbons bevorzugt in lange Kopulationen mit Weibchen von hoher Kondition investieren, da diese die meisten Eier produzieren.

Den folgenden Analysen liegen die Lebenszeit-Beobachtungen individuell markierter Tiere unter seminatürlichen Bedingungen zugrunde.

3.4.1. Paarungsaufwand der Männchen und Weibchenqualität

Wie die Tabelle 28 zeigt, kann unter geringer Nahrungsverfügbarkeit ein positiver Zusammenhang zwischen dem Konditionsindex eines Weibchens und der Zahl der an es übergebenen Bonbons in zwei von drei untersuchten Populationen als gesichert angenommen werden. Kombiniert man die Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Sokal & Rohlf, so zeigt sich zusammengefaßt für alle drei Populationen, die unter geringer Nahrungsverfügbarkeit gelebt

haben, daß zwischen der Investition der Männchen und dem Konditionsindex der Weibchen ein signifikanter Zusammenhang besteht. Bei hoher Nahrungsverfügbarkeit zeigt sich dieser Zusammenhang nur in einer der drei untersuchten Generationen signifikant (1. Generation 1998). Nach der Kombination der Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Sokal & Rohlf ist dieser Zusammenhang bei allen drei untersuchten Populationen, die unter hoher Nahrungsdichte gelebt haben, nur noch als Tendenz zu erkennen.

Tabelle 28: Spearman-Rangkorrelation zwischen dem Konditionsindex der Weibchen und der Anzahl in sie investierter Bonbons über die Lebenszeit.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,634$	$p = 0,027$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,17$	$p = 0,53$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,363$	$p = 0,167$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 12,07$			$p < 0,1$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,166$	$p = 0,606$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,494$	$p = 0,052$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,813$	$p = 0,001$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 20,73$			$p < 0,01$

Männchen machen also bei geringer Nahrungsverfügbarkeit ihre Investition in die Kopulationsdauer in der Tat vom Ernährungsstatus der Weibchen abhängig und investieren in konditionell schwächere Weibchen weniger als in solche mit höherer Kondition. Unter hoher Nahrungsdichte tritt dieser Effekt nur tendenziell hervor, wobei allerdings berücksichtigt werden muß, daß die Männchen aufgrund der relativ höheren Nahrungsverfügbarkeit insgesamt viel mehr Bonbons produzieren konnten und möglicherweise nicht so kritisch sein mußten wie Männchen, denen nur wenig Futter zur Verfügung stand, und die deshalb nur wenige Bonbons produzieren konnten.

Im folgenden soll geprüft werden, ob es für die Investition eines Männchens in eine lange Kopulation mit einem Weibchen von hoher Kondition eine direkte Auszahlung in Form von Nachkommen gibt.

3.4.2. Männcheninvestition und Anzahl erhaltener Nachkommen

Durch Investitionen in die Kopulationsdauer mit höher konditionierten Weibchen sollten die Männchen mehr Nachkommen für ein übergebenes Bonbon erhalten, als durch Kopulationen mit Weibchen von geringerem Konditionsindex. Um dies zu prüfen, wurde die Zahl der Nachkommen eines Weibchens durch die Zahl der erhaltenden Sekretbonbons dividiert und dieser Wert in einen Zusammenhang mit dem Konditionsindex des jeweiligen Weibchens gestellt. Die Tabelle 29 zeigt den Zusammenhang zwischen dem Konditionsindex eines Weibchens und der Anzahl der Nachkommen pro erhaltenem Bonbon. In fast jeder untersuchten Population und unter beiden Versuchsbedingungen gibt es einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen dem Konditionsindex eines Weibchens und der Anzahl der Nachkommen pro Bonbon. Lediglich in der 1. Generation 1998 zeigt sich dieser Zusammenhang unter der Bedingung relativ geringer Nahrungsverfügbarkeit nur tendenziell.

Tabelle 29: Spearman-Rangkorrelation zwischen dem Konditionsindex der Weibchen und der Anzahl der Nachkommen pro Bonbon.

Hohe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,893$	$p < 0,001$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,846$	$p < 0,001$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,761$	$p = 0,001$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 41,45$			$p < 0,001$
Geringe Nahrungsverfügbarkeit			
Generation	Anzahl Weibchen	Korrelationskoeffizient	Irrtumswahrscheinlichkeit
1. Gen. 1998	N = 12	$r_s = 0,47$	$p = 0,123$
2. Gen. 1998	N = 16	$r_s = 0,602$	$p = 0,014$
1. Gen. 1999	N = 16	$r_s = 0,628$	$p = 0,009$
Kombinierte Irrtumswahrscheinlichkeit (Sokal & Rohlf): $\chi^2 = 22,15$			$p < 0,01$

Verläßt man an dieser Stelle die Betrachtung über die gesamte Lebenszeit und untersucht einzelne Kopulationsereignisse genauer, eröffnet sich ein anderer Zugang zu der Frage, ob Männchen die Fekundität von Weibchen abschätzen können und ob sie bei qualitativ unterschiedlichen Weibchen unterschiedlich viel in die Kopulationsdauer investieren.

3.4.3. Partnerwahlverhalten der Männchen

SAUER (1996) konnte für *P. vulgaris* experimentell zeigen, daß sich die Männchen wählerisch verhalten und ihr Kopulationsverhalten vom Ernährungsstatus der Weibchen abhängig machen. Um die Hypothese der wählerischen Männchen auch für *P. communis* zu überprüfen, wurden wie bei SAUER (1996) einzelne Situationen der Lebenslaufgeschichte untersucht, in denen Männchen auf qualitativ unterschiedliche Weibchen trafen.

In allen Populationen wurden die Kopulationsereignisse betrachtet, bei denen ein Männchen innerhalb weniger Stunden mit zwei verschiedenen Weibchen je eine Kopulation eingegangen ist und zwar mit dem ersten Weibchen ohne Übergabe von Bonbons und mit dem zweiten Weibchen mit Übergabe von Bonbons. Bei dieser Reihenfolge der beiden Paarungstaktiken kann ausgeschlossen werden, daß die Männchen während der ersten Kopula keine Bonbons produzieren konnten. Vielmehr kann angenommen werden, daß sie keine Bonbons produzieren "wollten". Vergleicht man jeweils die Konditionsindices dieser beiden Weibchen (s. Abbildung 19), dann läßt sich ein signifikanter Unterschied nachweisen: Die Konditionsindices der Weibchen, denen die Männchen Bonbons übergeben haben, sind signifikant höher als die der Weibchen, mit denen sie ohne Bonbonübergabe kopuliert haben (Wilcoxon-Test, $p = 0,002$).

Auch wenn man solche Kopulationsereignisse betrachtet, bei denen die Reihenfolge der Paarungstaktiken umgekehrt war (s. Abbildung 20), sind die Konditionsindices der Weibchen, welche Bonbons erhalten haben, tendenziell höher als die der Weibchen, welche keine Bonbons erhalten haben (Wilcoxon-Test, $p = 0,065$).

Diese Befunde unterstreichen nachdrücklich, daß Männchen in der Lage sind, zwischen qualitativ unterschiedlichen Weibchen zu diskriminieren, und daß sie in Abhängigkeit von der Fekundität eines Weibchens entscheiden, ob sie durch die Übergabe von Bonbons in eine längere Kopula investieren.

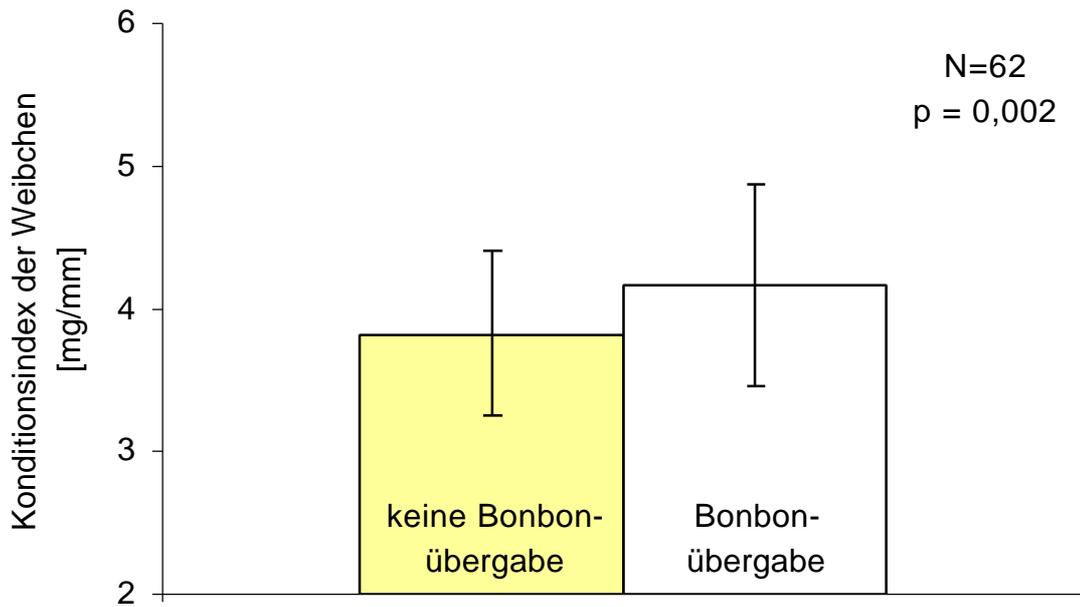


Abbildung 19: Vergleich der mittleren Konditionsindizes von Weibchen, die während einer Kopulation von einem Männchen Bonbons erhalten haben bzw. keine Bonbons erhalten haben. Reihenfolge der Paarungstaktiken: 1. Kopulation ohne Bonbonübergabe, 2. Kopulation mit Bonbonübergabe (N = 62 Kopulationsereignisse, bei denen jeweils N = 1 Männchen zweimal kopuliert hat).

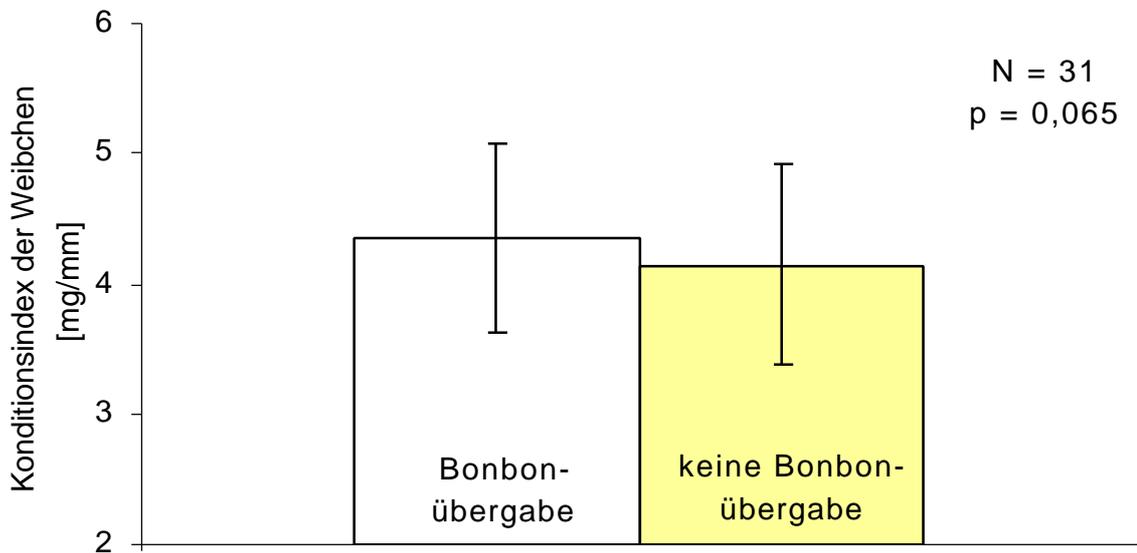


Abbildung 20: Vergleich der mittleren Konditionsindizes von Weibchen, die während einer Kopulation von einem Männchen Bonbons erhalten haben bzw. keine Bonbons erhalten haben. Reihenfolge der Paarungstaktiken: 1. Kopulation mit Bonbonübergabe, 2. Kopulation ohne Bonbonübergabe (N = 31 Kopulationsereignisse, bei denen jeweils N = 1 Männchen zweimal kopuliert hat).

3.4.4. Erkennen der Fertilität der Weibchen

Da in allen untersuchten Populationen immer Weibchen auftraten, die zwar kopulierten, jedoch im Laufe ihres Lebens keine Eier ablegten (im folgenden als sterile Weibchen bezeichnet), wurde geprüft, ob die Männchen mit fertilen Weibchen (Weibchen, die Gelege produziert haben) häufiger kopulierten als mit sterilen, und ob die Männchen mit den fertilen Weibchen mehr Kopulationsversuche unternahmen als mit den sterilen. Als Kopulationsversuche wurden hier wiederum die Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen gewertet, bei denen die Genitalsegmente bereits für kurze Zeit (maximal 1 min) verbunden waren, aber dann keine Kopulation zustande kam.

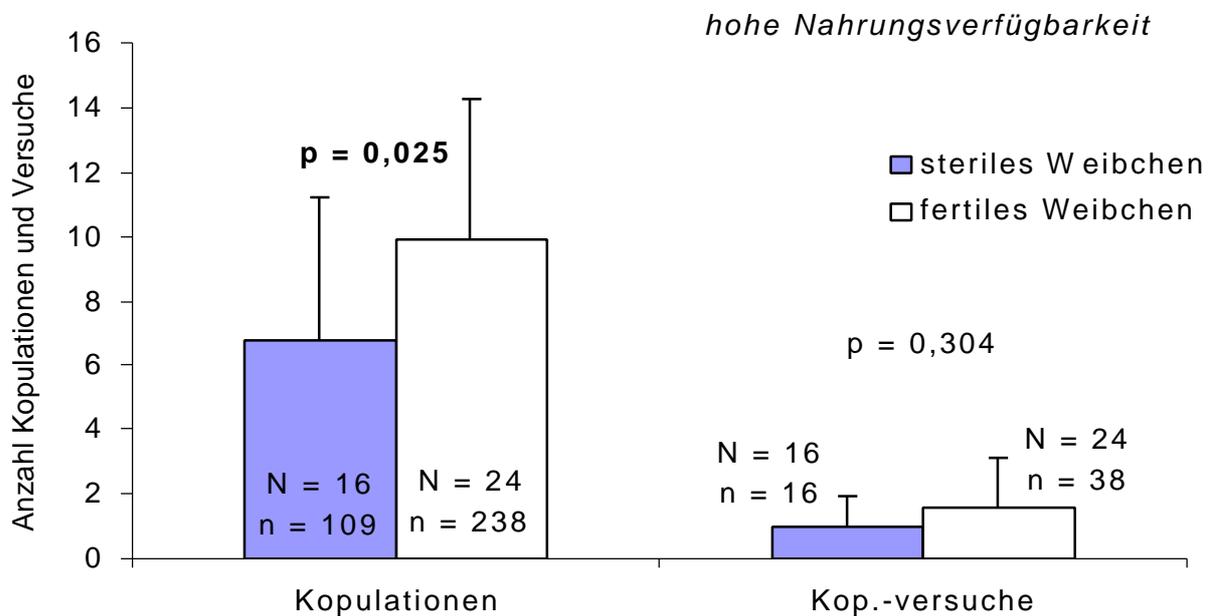


Abbildung 21: Durchschnittliche Anzahl der Kopulationen und Kopulationsversuchen, welche N = 28 Männchen mit N = 24 fertilen und N = 16 sterilen Weibchen eingegangen sind. (n = Anzahl der Kopulationsereignisse) (U-Test).

Betrachtet über alle drei untersuchten Populationen unter hoher Nahrungsverfügbarkeit (s. Abbildung 21), gingen Männchen mit fertilen Weibchen signifikant mehr Kopulationen ein als mit sterilen Weibchen (U-test, $p = 0,025$). Mehr Kopulationsversuche traten mit fertilen Weibchen allerdings nicht auf (U-test, $p = 0,304$).

Bei der Betrachtung aller drei untersuchten Populationen unter geringer Nahrungsverfügbarkeit (s. Abbildung 22) findet man nur einen schwachen Unterschied in der Häufigkeit von Kopulationen mit fertilen und sterilen Weibchen (U-test, $p = 0,165$). Allerdings überwiegt bei geringer Nahrungsverfügbarkeit die Zahl der sterilen Weibchen ($N = 22$) gegenüber der Zahl der fertilen Weibchen ($N = 20$). Unter geringer Nahrungsdichte zeigt sich allerdings die Tendenz, daß Männchen mehr Kopulationsversuche mit fertilen als mit sterilen Weibchen unternahmen (U-test, $p = 0,077$).

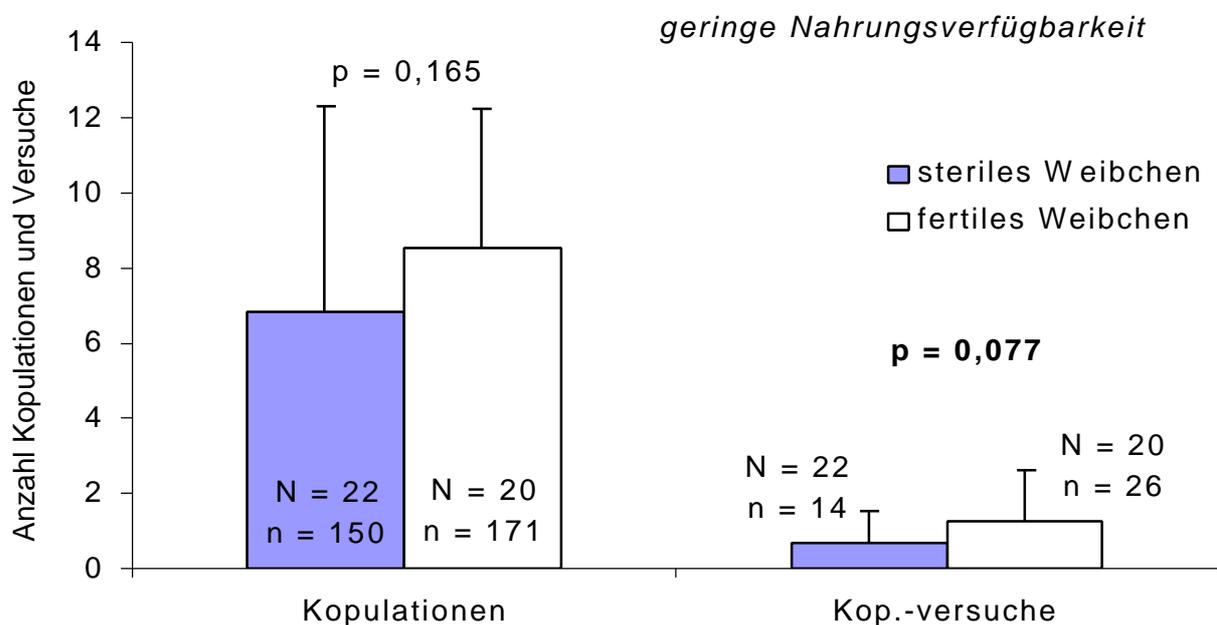


Abbildung 22: Durchschnittliche Anzahl der Kopulationen und Kopulationsversuchen, welche $N = 28$ Männchen mit $N = 20$ fertilen und $N = 22$ sterilen Weibchen eingegangen sind ($n =$ Anzahl der Kopulationsereignisse) (U-Test).

Diese Befunde sprechen dafür, daß Männchen in einem gewissen Maß schon vor der Kopulation die Qualität von Weibchen abschätzen können. Wäre dies nicht der Fall, sollten die Männchen gleich häufig mit fertilen und sterilen Weibchen Kopulationsversuche eingehen.

4. Diskussion

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden ausgewählte Merkmale der Lebenslaufgeschichte und des Paarungssystems der Skorpionsfliege *Panorpa communis* (LINNÉ 1758) und deren Einfluß auf den Reproduktionserfolg einzelner Individuen untersucht. Die Analyse eines Paarungssystems erfordert die Erfassung all jener Lebenslaufgeschichte-Merkmale, die im Zusammenhang mit dem Reproduktionsaufwand stehen, der nötig ist, um Geschlechtspartner zu gewinnen und das eigene Überleben sowie das Überleben der Nachkommen und deren Fortpflanzung zu sichern (THORNHILL 1981). Hierbei beeinflusst die Verteilung von Nahrungsressourcen und Paarungspartnern in Raum und Zeit die Art und Weise, in der sich ein Individuum verhalten muß, um seinen Fortpflanzungserfolg zu maximieren (EMLEN & ORING 1977). In Abhängigkeit von den jeweils vorherrschenden ökologischen Randbedingungen haben die Organismen während ihrer Evolution die unterschiedlichsten Paarungssysteme entwickelt.

Eine Ursache der Evolution von Paarungssystemen liegt im sexuellen Konflikt zwischen den Geschlechtern. Da die Produktion einzelner Spermien energetisch deutlich günstiger ist als die Produktion von Eizellen, investiert ein Männchen in eine Zygote weitaus weniger als ein Weibchen und kann mit der gleichen Menge an Energie eine viel höhere Zahl von Gameten erzeugen. Um die Befruchtung all seiner Eier sicherzustellen, benötigt ein Weibchen in der Regel lediglich die Spermien einer einzigen Kopulation. Im Interesse der Maximierung seiner Fitneß sollte sich ein Weibchen mit qualitativ möglichst hochwertigen Männchen verpaaren, um auf diese Weise ebenso hochwertige Nachkommen zu erhalten. Da die Männchen eine hohe Zahl von Keimzellen erzeugen, ist ihr Reproduktionserfolg nicht durch deren Zahl limitiert. Vielmehr wird er durch den Zugang zu besambaren Eiern und somit zu möglichst vielen Weibchen begrenzt (BATEMAN 1948, BIRKHEAD & HUNTER 1990, CLUTTON-BROCK & VINCENT 1991). Daher konkurrieren die Männchen untereinander um den Zugang zu Weibchen (TRIVERS 1972). Daß beide Geschlechter unterschiedliche Fitnessinteressen verfolgen, führt zu einem sexuellen Konflikt, auf dessen Grundlage sich in Abhängigkeit von den ökologischen Randbedingungen verschiedene Paarungssysteme entwickelt haben (EMLEN & ORING 1977, THORNHILL 1987). Während die Verteilung der Weibchen in Raum und Zeit in hohem Maße davon abhängt, wie die Nahrungsressourcen verteilt sind, orientiert sich die Verteilung der Männchen daran, wo sie auf die meisten Weibchen treffen. Der wesentliche ökologische Einfluß auf die Ausformung eines Paarungssystems besteht zumeist darin, wie die Umweltfaktoren die Möglichkeit der Männchen, Zugang zu Weibchen zu bekommen, bedingen. Um den Einfluß der ökologischen Randbedingungen auf die Entstehung von Paarungssystemen zu

untersuchen, ist es also notwendig, die ökischen Dimensionen der ökologische Nischen (*sensu* GÜNTHER 1950) der betreffenden Arten zur Grundlage zu nehmen.

Die Untersuchung der ökologischen Sonderung der mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten *P. alpina*, *P. cognata*, *P. communis*, *P. germanica* und *P. vulgaris* (SAUER 1970, 1973, 1977, 1984, 1986, SAUER & HENSLE 1975, 1977, SAUER & BAUMANN 1991, SAUER et al. 1986) hat in den vergangenen Jahren gezeigt, daß diese Arten, obwohl sie mehr oder weniger sympatrisch, syntop und synchron vorkommen, alle unter anderen ökologischen Bedingungen leben. Damit bieten sich diese Arten - besonders im Hinblick auf die Auswirkungen der unterschiedlichen Nahrungsverfügbarkeit auf die Ausformung der jeweiligen Paarungssysteme - zu vergleichenden Untersuchungen an. Mittlerweile liegen umfangreiche Untersuchungen zu den Paarungssystemen von *P. vulgaris* (SINDERN 1996; SAUER et al. 1998) und *P. germanica* (GERHARDS 1999) vor. Für *P. vulgaris* konnte ein hochpromiskuitives Paarungssystem mit kryptischer Weibchenwahl (*sensu* THORNHILL 1983) und der Wahl fekunder Weibchen durch die Männchen nachgewiesen werden (SINDERN 1996, SAUER et al. 1998). *P. germanica* hingegen weist ein monandrisch bis schwach polygames Paarungssystem auf, in dem die Männchen ihre Paarungspartner mit Pheromonen anlocken (GERHARDS 1999). Mit der vorliegenden Arbeit wird dieser Vergleich nun um die Analyse der Lebenslaufgeschichte und des Paarungssystems der Skorpionsfliege *P. communis* erweitert.

4.1. Nahrungsverfügbarkeit und Paarungsverhalten von *P. communis*

Die Hauptnahrungsquelle der Skorpionsfliegen der Gattung *Panorpa* ist Arthropodenaas (THORNHILL 1978, 1980, 1987, BOCKWINKEL 1990, BOCKWINKEL & SAUER 1993, 1994). Dieses ist nur begrenzt verfügbar und räumlich und zeitlich unvorhersagbar verteilt (BOCKWINKEL & SAUER 1993, 1994). Bei *P. vulgaris* ist bereits vielfach belegt, daß die Nahrungsverfügbarkeit einen großen Einfluß auf das Paarungsverhalten beider Geschlechter hat (BOCKWINKEL & SAUER 1991, 1993, 1994, THORNHILL & SAUER 1991, 1992, FLECK 1997, SINDERN 1996, SAUER et al. 1998). Auch bei der Analyse des Paarungsverhaltens von *P. communis* stellte sich die Frage nach der Bedeutung der Nahrungsverfügbarkeit für das System.

Betrachtet man zunächst den Einfluß der Nahrungsverfügbarkeit auf die Kondition der Weibchen, so zeigt ein Vergleich der Konditionsindices von Weibchen, die unter unterschiedlichen Nahrungsdichten gelebt haben, daß sich deren Ernährungsstatus in zwei von drei

betrachteten Generationen signifikant unterscheidet. Je größer die Nahrungsverfügbarkeit für ein Weibchen ist, desto besser ist sein Ernährungszustand.

Auch der Reproduktionserfolg der Weibchen von *P. communis* hängt in hohem Maße von ihrem Zugang zu Nahrungsressourcen ab. Je besser die Weibchen Nahrung erwerben können, desto höher ist ihre Fekundität und um so mehr Nachkommen können sie produzieren. Obwohl aufgrund der großen Streuung innerhalb der Eiproduktionsraten der Weibchen nur in der 1. Generation 1999 signifikante Unterschiede zwischen den beiden Populationen, die verschiedenen Ernährungssituationen ausgesetzt waren, nachgewiesen werden konnten, liegt in allen drei betrachteten Generationen die Eiproduktion von Weibchen, die unter geringer Nahrungsdichte gelebt haben, unterhalb der produzierten Eimenge von gut ernährten Weibchen. In der Schlupfrate unterscheiden sich die Gelege der Weibchen, die verschiedenen Nahrungsdichten ausgesetzt waren, jedoch nicht. Um die Qualität der Eier und deren Überlebenswahrscheinlichkeit sicherzustellen, bedarf es höchstwahrscheinlich einer bestimmten Energiemenge, die jedem Ei zugeführt werden muß. Weibchen, denen viel Nahrung zur Verfügung steht, haben hierfür ein höheres Energiekontingent zur Verfügung und produzieren aus diesem Grund insgesamt mehr Eier als relativ schlechter ernährte Weibchen. Schwächer konditionierte Weibchen lassen den von ihnen produzierten Eiern allerdings nicht weniger Energie zukommen als relativ besser genährte Weibchen, sondern produzieren insgesamt weniger Eier. Indem schlechter genährte Weibchen also mit deutlich weniger Nachkommen in der nächsten Generation repräsentiert sind, hat die Nahrungsdichte einen unmittelbaren Einfluß auf die Fitneß eines Weibchens.

Betrachtet man den Gewichtszuwachs von Männchen und Weibchen in der Adultphase, so zeigt sich, daß die Weibchen als Adulte deutlich mehr an Gewicht zunehmen als die Männchen, obwohl sie, wenn man den Konditionsindex zum Schlupfzeitpunkt betrachtet, die gleichen Startvoraussetzungen haben. Der mittlere Konditionsindex der beiden Männchengruppen, die bei unterschiedlicher Nahrungsdichte lebten, unterscheidet sich lediglich in einer von drei untersuchten Generationen signifikant. Bei den Weibchen ist der Unterschied in der Kondition also sehr viel deutlicher. Männchen und Weibchen nutzen die aufgenommene Energie jedoch auf unterschiedliche Weise. Weibchen investieren die in der Adultphase aufgenommene Energie in die Eiproduktion. Sie wird in den Eiern gespeichert, was dazu führt, daß die Weibchen im Laufe ihres Lebens bis zur Eiablage immer schwerer werden. Die anschließend aufgenommene Energie führt wiederum zu einer deutlichen Gewichtszunahme. Die Gewichtsentwicklung der Weibchen verläuft also phasenhaft. Die Männchen hingegen setzen die aufgenommene Energie zu einem großen Teil in Paarungsinvestitionen um. Ihr

laufender Energieverbrauch ist höher als der der Weibchen, da sie in der Fortpflanzungsphase regelmäßig Energie für das Suchen von Weibchen, die Balz und die Produktion von Sekretbonbons bereitstellen müssen. Nach Deckung des Grundbedarfs für den Lebenserhalt können Männchen den ihnen verbleibenden Teil der aufgenommenen Energie in die Paarungsaktivität und somit in die Steigerung ihres Reproduktionserfolges investieren. Unter geringerer Nahrungsverfügbarkeit ist dieser Energieanteil geringer als unter hoher Nahrungsverfügbarkeit. Unter beiden Versuchsbedingungen investieren die Männchen so viel wie möglich in die Reproduktion, was dazu führt, daß sich konditionelle Unterschiede nicht messen lassen, zwischen den unterschiedlich ernährten Männchen aber sehr wohl signifikante Unterschiede im Verhalten auftreten.

Wie alle Skorpionsfliegen zeigen auch die Männchen von *P. communis* ein auffälliges Kopulationsverhalten, bei dem sie den Weibchen während der Kopulation Hochzeitsgeschenke übergeben (STEINER 1930, ISSIKI 1933, THORNHILL 1976, 1981, BYERS & THORNHILL 1983, SAUER et al. 1998). Insgesamt kann ein Männchen drei verschiedene Kopulationstaktiken phänotypisch ausprägen, von denen zwei ressourcenabhängig sind. Entweder übergibt das Männchen dem Weibchen ein Hochzeitsgeschenk in Form einer unterschiedlichen Zahl von Sekretbonbons, welche es aus der dazu spezialisierten Labialdrüse preßt, oder es überläßt ihm im Austausch gegen eine Kopulation ein Arthropodenaas. In beiden Fällen frißt das Weibchen während der Kopulation an dem Hochzeitsgeschenk und beendet sie, wenn keine weiteren Hochzeitsgeschenke folgen. Relativ häufig gelingt es einem Männchen auch, eine Kopulation ohne Übergabe eines Hochzeitsgeschenks zu initiieren, allerdings sind diese Kopulationen nur von kurzer Dauer. Obwohl sich die Männchen bei unterschiedlicher Nahrungsdichte insgesamt nicht meßbar in ihrer Kondition unterscheiden, zeigen sich deutliche Unterschiede in der Häufigkeit, mit der in den beiden Männchengruppen die beiden konditionalen Paarungstaktiken phänotypisch ausgeprägt werden. Männchen, die bei hoher Nahrungsdichte leben, nutzen in fast der Hälfte aller Paarungen die Übergabe von Sekretbonbons als Kopulationstaktik, wohingegen Männchen bei geringer Nahrungsdichte in nur knapp einem Drittel der Kopulationen Sekretbonbons übergeben. Voraussetzung für die Anwendung der Kopulationstaktik mit Bonbonübergabe ist ein hinreichender konditioneller Zustand des Männchens, da nur ein Männchen mit gefüllter Speicheldrüse in der Lage ist, Bonbons zu produzieren (FLECK 1997). Obgleich jedes Männchen im Prinzip jede Kopulationstaktik anwenden kann, kommt es bei geringer Nahrungsdichte insgesamt seltener zu Kopulationen mit Bonbonübergabe als bei hoher Nahrungsdichte. In zwei von drei Generationen wenden die Männchen sogar häufiger die Taktik der Futterübergabe als die der Übergabe von Sekretbonbons an. Welche Kopulati-

onstaktik ein Männchen wählt, hängt also stark von seinem Zugang zu Nahrungsressourcen ab. Die Abhängigkeit der Kopulationstaktik vom ausreichenden Zugang zu Nahrung zeigt sich auch deutlich, wenn man betrachtet, wann die verschiedenen Paarungstaktiken in der Lebenslaufgeschichte zum ersten Mal auftreten. In allen untersuchten Populationen finden unabhängig von den dort vorherrschenden Nahrungsbedingungen die ersten Kopulationen immer an einem Futterbrocken statt. Kopulationen mit Bonbonübergabe hingegen treten erst einige Tage später auf. Nach dem Schlupf müssen Männchen zunächst einen gewissen Ernährungsstatus erreichen, damit sie ihre Speicheldrüse mit Sekret füllen können und in der Lage sind, Sekretbonbons zu produzieren. Dieser Zustand wird bei hoher Nahrungsverfügbarkeit früher erreicht als bei geringer Nahrungsdichte.

Basierend auf Untersuchungen zum Paarungsverhalten nordamerikanischer Skorpionsfliegen postulieren THORNHILL (1980, 1981, 1987) und THORNHILL & ALCOCK (1983) für die Arten der Gattung *Panorpa* eine "ressource-defense-polygyny", bei der die Männchen in der Lage sind, den Weibchen die Nahrungsressourcen vorzuenthalten, diese zu monopolisieren und Weibchen nur im Austausch gegen eine Kopulation Zugang zu Nahrung zu ermöglichen. Diese Hypothese wurde auch für die mitteleuropäischen Arten untersucht, konnte jedoch weder für *P. vulgaris* noch für *P. germanica* bestätigt werden (SINDERN 1996, SAUER et al. 1998, GERHARDS 1999). Um das Paarungssystem von *P. communis* zu charakterisieren, sollte ebenfalls der Frage nachgegangen werden, ob es sich beim diesem Paarungssystem um eine Ressourcen-Verteidigungs-Polygynie handeln könnte. Wie im Paarungssystem von *P. vulgaris* (SINDERN 1996, SAUER et al. 1998) verpaaren sich auch bei *P. communis* sowohl Männchen als auch Weibchen mehrfach und mit unterschiedlichen Partnern. Es handelt sich demzufolge um ein polygames System (*sensu* THORNHILL & ALCOCK 1983). Die Evolution einer Ressourcen-Verteidigungs-Polygynie wäre nach EMLEN und ORING (1977) unter den beiden folgenden ökologischen Bedingungen möglich: 1. Die Nahrungsverfügbarkeit beeinflusst die Eiproduktion der Weibchen: Wie die Untersuchungen zeigen, trifft dies auf die Weibchen von *P. communis* zu. Je mehr Nahrung ein Weibchen erwerben kann, desto größer ist die Zahl der Eier, die es im Laufe seines Lebens produziert. Hierbei ist die Bedeutung des Futterfindens hinsichtlich der Energienutzung wichtiger als der Energiegewinn durch erkämpfte Futterstücke. 2. Die Männchen monopolisieren die Nahrung gegenüber den Weibchen: Diese Voraussetzung trifft auf die Männchen von *P. communis* nicht zu. Die Hauptnahrungsquelle für Skorpionsfliegen ist Arthropodenaas (THORNHILL 1978, 1980, 1987, BOCKWINKEL 1990, BOCKWINKEL & SAUER 1993, 1994), dessen Verfügbarkeit für die Weibchen im Freiland

nicht der Kontrolle der Männchen unterliegt. Die Weibchen finden ungenutzte Futterbrocken ebenso gut wie die Männchen. Daher besteht für die Männchen nicht die Möglichkeit, den Weibchen die Nahrungsressourcen vorzuenthalten. Es ist den Weibchen möglich, völlig unabhängig von den Männchen an Nahrung zu gelangen. Wenn beide Geschlechter an einem Futterbrocken aufeinandertreffen, sind die Männchen den Weibchen jedoch an Kampfstärke deutlich überlegen. In diesem Fall wird der Konflikt um die Nahrung häufig dadurch gelöst, daß das Weibchen in eine Kopulation einwilligt, um an den Futterbrocken zu gelangen.

Je begrenzter die verfügbare Nahrung ist, desto größer wird die Bedeutung jedes einzelnen Futterbrockens. Anders als bei hoher Nahrungsdichte, sind bei Nahrungsknappheit in zwei von drei untersuchten Populationen Kopulationen, bei denen Zugang zu Futter gewährt wird, häufiger als solche, bei denen Männchen Sekretbonbons übergeben. Unter hoher Nahrungsdichte spielen Kopulationen, die an einem Futterköder stattfinden, nur eine untergeordnete Rolle. Hier schließt sich die Frage an, welchen ernährungsphysiologischen Nutzen die Sekretbonbons für die Weibchen haben, und ob diese eventuell als eine Ressource angesehen werden können, die die Männchen in der Lage sind, zu monopolisieren. KULLMANN & SAUER (in Vorbereitung) konnten für *P. vulgaris* zeigen, daß die Zahl der Sekretbonbons, die ein Weibchen erhält, nur bei sehr knappen Nahrungsbedingungen einen Einfluß auf die Zahl produzierter Eier oder die Schlupfrate der Gelege hat. Für *P. communis* liegen hierzu keine abschließenden Untersuchungen vor.

Eine vollständige Ressourcen-Verteidigungs-Polygynie nach THORNHILL (1981) kann auch für *P. communis* nicht bestätigt werden. Obwohl Männchen den Weibchen an Kampfstärke überlegen sind, können sie die Nahrung der Weibchen nicht monopolisieren, da die Verfügbarkeit von Arthropodenaas im Freiland räumlich und zeitlich unvorhersagbar ist und die Weibchen ebenso häufig wie die Männchen ungenutzte Futterstücke finden.

Darüber hinaus hat THORNHILL (1981) für den Nachweis der "ressource-defense-polygyny" noch weitere Annahmen formuliert, die für die mitteleuropäischen Arten - und hier im besonderen für *P. communis* - nicht zutreffen. Nach THORNHILL (1981) erzielen die Männchen der nordamerikanischen Skorpionsfliegen durch Kopulationen mit Futterübergabe einen größeren Paarungserfolg als durch die Übergabe von Sekretbonbons. Als Maß für den Erfolg einer Paarungstaktik diente THORNHILL (1981) die Anzahl der damit erzielten Kopulationen. Bezogen auf *P. communis* würde dies bedeuten, daß unter hoher Nahrungsverfügbarkeit die Kopulationstaktik mit Bonbonübergabe am erfolgreichsten ist, wohingegen unter geringer Nahrungsdichte Kopulationen mit Futterübergabe die beste Strategie darstellen. Dabei lassen THORNHILLS Überlegungen zum Stellenwert der verschiedenen Paarungstaktiken bei Skorpi-

onsfliegen allerdings unberücksichtigt, welcher Mechanismus der Spermienkonkurrenz (PARKER 1970) dem Paarungssystem der jeweiligen Art zugrunde liegt. Da sich die Weibchen von *P. communis* - wie auch von *P. vulgaris* (SAUER et al. 1998) – mehrfach verpaaren, geht der Wettbewerb der Männchen um die Weibchen auch nach dem erfolgreichen Eingehen einer Kopulation noch weiter, indem die Spermien der verschiedenen Männchen um die Besamung der Eier dieses Weibchens konkurrieren. Von *P. vulgaris* ist bekannt, daß die Spermien während der Kopulation mit konstanter Rate übertragen und im *Receptaculum seminis* des Weibchens mit den Spermien der anderen Kopulationspartner komplett gemischt werden ("sperm-mixing") (SAUER et al. 1997, 1998). Demzufolge ist die Kopulationsdauer eines Männchens ein wesentlicher Faktor für seinen Reproduktionserfolg, da mit steigender Kopulationsdauer auch sein Anteil an den Spermien im *Receptaculum* zunimmt und damit die Befruchtungswahrscheinlichkeit seiner Spermien steigt (SAUER et al. 1999). Auch Männchen von *P. communis* übertragen mit zunehmender Dauer einer Kopulation eine kontinuierlich steigende Zahl von Spermien in das *Receptaculum seminis* des Weibchens. Bisher liegen für *P. communis* keine genetischen Marker vor, um die Vaterschaft der verschiedenen Nachkommen eines Weibchens zu bestimmen. Somit können auch keine endgültigen Aussagen über den diesem Paarungssystem zugrundeliegenden Spermienkonkurrenzmechanismus gemacht werden. Die sehr enge verwandtschaftliche Beziehung zu *P. vulgaris* (SAUER & HENSLE 1975, 1977, WILLMANN 1989, MISOF et al. 1999, MISOF et al. in review) legt jedoch nahe, daß bei *P. communis* ebenfalls ein komplettes "sperm-mixing" stattfindet. Bis zur abschließenden Untersuchung dieser Frage bleibt dies jedoch nur eine naheliegende Hypothese. Legt man jedoch diese Hypothese zugrunde und berücksichtigt den kontinuierlichen Spermientransfer, ist es möglich, die Fitneß eines Männchens von *P. communis* zu schätzen. Hierbei zeigt sich, daß die Lebenszeit-Kopulationsdauer die Fitneß eines Männchens von *P. communis* am stärksten beeinflußt.

Unter Berücksichtigung dieser Zusammenhänge muß der Erfolg der drei unterschiedlichen Paarungstaktiken der Männchen von *P. communis* anders bewertet werden, als THORNHILL (1981) dies für die nordamerikanischen Skorpionsfliegen tut. Die Ausprägung der drei Paarungstaktiken (Bonbonübergabe, Futterübergabe, kein Hochzeitsgeschenk) resultiert in unterschiedlich langen Kopulationen, wobei die längsten Kopulationen erreicht werden, indem die Männchen während der Kopulation in regelmäßigen Intervallen ein neues Sekretbonbon an die Weibchen übergeben. Mit Futterübergabe erzielen Männchen dagegen deutlich kürzere Kopulationszeiten. Die geringste Kopulationsdauer wird ohne Darbietung eines Hochzeitsgeschenks gewährt. Die erfolgreichste Paarungstaktik für ein Männchen von

P. communis ist demzufolge, möglichst vielen gut ernährten Weibchen möglichst viele Sekretbonbons zu übergeben, um auf diese Weise eine lange Lebenszeit-Kopulationsdauer zu erzielen. Hier macht sich der Einfluß der Nahrungsdichte auf den Reproduktionserfolg der Männchen sehr deutlich bemerkbar, denn unter geringer Nahrungsverfügbarkeit ist die Übergabe von Sekretbonbons eine sehr eingeschränkte Option. Je mehr Nahrung ein Männchen nutzen kann, desto mehr Bonbons kann es im Laufe seines Lebens produzieren. Da allerdings die relativ schlechter ernährten Männchen auf Weibchen treffen, die ebenfalls in der Nahrungsmangelsituation leben, welche ihre Fitneß noch entscheidender als die der Männchen begrenzt, bekommen die Futterstücke für die Weibchen bei Nahrungsknappheit einen sehr hohen Stellenwert. Während gut ernährte Weibchen im Austausch für einen Futterbrocken nur eine relativ kurze Kopulation zulassen, sind Weibchen, die bei stark begrenzt verfügbarer Nahrung leben, bereit, signifikant längere Kopulationen zuzulassen, um Zugang zu der Nahrungsressource zu erhalten. Diese Befunde machen deutlich, in welchem Umfang die Nahrungsverfügbarkeit Einfluß auf das Paarungsverhalten und den Reproduktionserfolg beider Geschlechter nimmt. Eine effektive Nahrungsnutzung steigert die Fitneß der Männchen und Weibchen unmittelbar. Je mehr Energie ein Weibchen durch Nahrung aufnimmt, desto mehr Eier kann es produzieren. Nur Männchen, die viel Energie bereitstellen können, sind in der Lage, einen hohen Paarungsaufwand in Form der Übergabe von Sekretbonbons oder von Arthropodenaas zu leisten. Durch diese erhöhte Paarungsleistung erreichen sie längere Kopulationen, die den entscheidenden proximatsten Faktor für ihre Fitneß darstellen.

Während es im Interesse der Männchen liegt, bei vielen Weibchen mit geringstmöglichem Aufwand möglichst lange Kopulationen zu erzielen, um auf diese Weise viele Nachkommen zu erhalten, liegt es im Interesse der Weibchen nur mit qualitativ hochwertigen Paarungspartnern lange Kopulationen einzugehen, um von diesen hochwertige Nachkommen zu erhalten. Aus diesem Grund sind die Fitnessinteressen von Männchen und Weibchen verschieden und es besteht ein Konflikt um die Dauer der Kopulation. Weibchen "wollen" eine längere Kopulation nur zulassen, wenn sie im Austausch dafür ein Hochzeitsgeschenk erhalten. Die Männchen hingegen streben eine lange Kopulation mit möglichst geringem Paarungsaufwand an. Mit Hilfe des sogenannten Notalorgans (MIKOLEIT 1971, BYERS & THORNHILL 1983, THORNHILL & SAUER 1991) haben die Männchen von *P. communis* unabhängig von der Kopulationstaktik die Möglichkeit, die Kopulationen - mehr oder weniger gewaltsam - gegen die Interessen des Weibchens zu verlängern. An *P. vulgaris* wurde gezeigt, daß das Notalorgan dazu dient, in der V-förmigen Kopulationsstellung einen Flügel des

Weibchens einzuklemmen (THORNHILL & SAUER 1991) und den Abbruch der Kopulation durch das Weibchen hinauszuzögern. An der relativ ursprünglichen Art *P. germanica* (MISOFF et al. 1999, MISOFF et al. in review) konnte gezeigt werden, daß das Notalorgan vermutlich primär evolviert ist, um erfolgreich Kopulationen einzuleiten und die charakteristische V-förmige Kopulationsstellung zu stabilisieren (GERHARDS 1999). Es zeigt sich, daß das Notalorgan auch bei *P. communis* eine unterstützende Funktion beim Zustandekommen von Kopulationen hat. Ursprünglich diente das Notalorgan mit großer Wahrscheinlichkeit der Stabilisierung der Kopulationsstellung, erfuhr dann mit der Evolution der Panorpidae eine Funktionserweiterung und wurde auch zur Verlängerung von Kopulationen genutzt (MIKOLEIT 1971).

Ähnlich wie die Männchen Strategien entwickelt haben, ihre eigenen Fitnessinteressen gegenüber den Weibchen durchzusetzen, haben auch die Weibchen von *P. communis* im Gegenzug Mechanismen entwickelt, die Kopulationsdauer - entgegen den Interessen der Männchen - nicht zum alleinigen Maß für die Zahl übertragener Spermien werden zu lassen. Die Weibchen können Einfluß auf die Spermienübertragungsrates der Männchen nehmen. Je schwerer ein Weibchen im Verhältnis zum Männchen ist, desto weniger Spermien kann das Männchen pro Zeiteinheit übertragen. Ein Männchen hat nicht die Möglichkeit, aufgrund einer guten Kondition Spermien schneller zu übertragen und so möglicherweise einen Befruchtungsvorteil zu erzielen. Somit überträgt ein Männchen während einer Kopulation mit einem gut ernährten Weibchen in einer bestimmten Zeitspanne weniger Spermien als bei einem relativ schlechter genährten Weibchen im gleichen Zeitraum. Um die gleiche Anzahl an Spermien zu übertragen, muß ein Männchen mit einem phänotypisch guten Weibchen länger kopulieren als mit einem konditionell schwächeren. Damit ist es gezwungen, mehr Hochzeitsgeschenke zu übergeben, um die gleiche Befruchtungswahrscheinlichkeit zu erzielen. Die Kopulationsdauer an sich ist somit kein fester Wert für die Zahl übertragener Spermien. Je besser der Ernährungsstatus eines Weibchens ist, desto höher ist der Paarungsaufwand, den ein Männchen leisten muß, um lange Kopulationen zu erzielen und viele Spermien zu übertragen.

4.2. Paarungsaktivität und Partnerfindung

Die Schwesterarten *P. vulgaris* und *P. communis* unterscheiden sich in dem tageszeitlichen Muster ihrer Balz- und Kopulationsaktivität von allen anderen mitteleuropäischen *Panorpa*-

Arten. Während *P. germanica* und *P. cognata* ausschließlich in der Dämmerung und nachts balzen und kopulieren, sind *P. vulgaris* und *P. communis* diesbezüglich überwiegend tagaktiv. 24-Stunden-Beobachtungen einer Population von *P. vulgaris* unter seminaturalen Bedingungen haben gezeigt, daß sich das Auftreten von Kopulationen gleichmäßig über die gesamte Lichtphase verteilt (AUMANN & SAUER 1999, SAUER unveröffentlicht). Eine entsprechende Untersuchung bei *P. communis* zeigt, daß Kopulationen auch hier ausschließlich in der Lichtphase auftreten, aber ungleichmäßig verteilt sind und die Balzaktivität in den späten Nachmittags- und Abendstunden ihr Maximum erreicht. In diesem Zeitraum werden auch die meisten Kopulationen begonnen. Dies ist vor allem im Hinblick darauf interessant, daß bisherige Untersuchungen an Skorpionsfliegen (BYERS & THORNHILL 1983) darauf hinweisen, daß innerhalb der Gattung *Panorpa* die Paarungsaktivität in der Dämmerung sehr stark verbreitet ist und vermutlich ein ursprüngliches Merkmal der Panorpidae darstellt. Auch von deren Schwestergruppe, den Panorpodidae (WILLMANN 1989) ist beschrieben, daß die meisten Arten in der Dämmerung paarungsaktiv sind (THORNHILL 1973). Dieses zeitliche Muster ist im Muster der Paarungsaktivität von *P. communis* noch erkennbar und legt nahe, daß diese Art damit ein ursprüngliches Merkmal ausprägt, wohingegen *P. vulgaris*, deren Paarungsaktivität über den Tagesverlauf gleich bleibt, in diesem Merkmal stärker abgeleitet ist.

Bei den Bittaciden und Panorpiden produzieren die Männchen Pheromone, um paarungsbereite Weibchen anzulocken (BORNEMISSZA 1964, THORNHILL 1973, 1979, 1992, THORNHILL & SAUER 1992). Als morphologische Struktur zur Pheromonabgabe beschreibt GRELL (1942) für *P. communis* eine Drüse im Genitalbulbus der Männchen (zum Zeitpunkt seiner Untersuchung wurde noch nicht zwischen *P. communis* und *P. vulgaris* unterschieden, so daß nicht sicher ist, an welcher Art GRELL diese Untersuchung tatsächlich durchgeführt hat). Innerhalb der mitteleuropäischen Arten konnte mittlerweile für *P. germanica*, *P. cognata* und *P. alpina* nachgewiesen werden, daß die Männchen Pheromone zur Partnerfindung einsetzen (DONATH & SAUER in review, SAUER unveröffentlicht). Da diese drei Arten alle in der Dämmerung bzw. nachts paarungs- und balzaktiv sind, ist zu vermuten, daß olfaktorische Partneranlockung mit der Balz in der Dämmerung in Verbindung steht. Da *P. vulgaris* und *P. communis* auch in bezug auf ihr Reproduktionsverhalten tagaktive Arten sind, kann die Partnerfindung hier optisch erfolgen. Von *P. vulgaris* ist bereits bekannt, daß die Männchen keine Pheromone zur Partneranlockung abgeben (SAUER unveröffentlicht). Auch im Duftbouquets der Männchen von *P. communis* konnten keine leichtflüchtigen Substanzen, die zur Fernanlockung von Weibchen dienen könnten, nachgewiesen werden. Dennoch zeigt

P. communis ein Verhalten, daß innerhalb der Gattung *Panorpa* für Arten beschrieben wird, die Pheromone zur Partnerfindung einsetzen. Obwohl die Männchen von *P. communis* keine Pheromone abgeben, stülpen sie – wahrscheinlich als Rudiment im Balzverlauf - eine offenbar reduzierte "Pheromondrüse" aus und zeigen das charakteristische Flügelfächeln mit dem pheromonemittierende Männchen den Duft im Luftstrom verteilen (THORNHILL 1992). Diese Form der Balzaktivität zeigen die Männchen vor allem in den Spätnachmittags- und Abendstunden. Dies deckt sich zeitlich mit der Balzaktivität der *Panorpa*-Arten, die zur Partneranlockung tatsächlich Pheromone freisetzen (GERHARDS 1999, DONATH & SAUER in review). Offenbar hat hier eine Übernahme einer Verhaltensweise aus der olfaktorischen in die optische Balz im Zusammenhang mit dem Wechsel der Balz- und Paarungsaktivitätszeiten stattgefunden. Die Weibchen von *P. communis* nehmen Männchen, die auf diese optisch auffällige Weise balzen, besonders gut wahr, was dazu führt, daß Männchen, die häufig mit ausgestülpter Genitaltasche und Flügelwinken balzen, besonders viele Kopulationen gewinnen können. Relativ schlechter ernährte Männchen balzen seltener als relativ gut ernährte, was vermuten läßt, daß die Balz mit ausgestülpter Genitaltasche und rhythmischem Flügelschlagen energetische Kosten verursacht. Dies könnte den Weibchen möglicherweise sogar als ein Indikator (ANDERSSON 1994) für die Qualität der Männchen dienen.

Der Vergleich beider Schwesterarten zeigt, daß *P. communis* viele ursprüngliche Merkmale konserviert hat, wohingegen *P. vulgaris* in vielen Merkmalen stärker abgeleitet zu sein scheint.

4.3. Partnerwahl

Bei den meisten Arten übernimmt das Weibchen einen größeren Anteil an elterlichen Leistungen für die Nachkommen (TRIVERS 1972), wohingegen das Männchen vor allem in die Paarungsleistung investiert (ALEXANDER & BORGIA 1979). Aufgrund dieser Asymmetrie in der Investition übt das Weibchen eine stärkere Auswahl ihrer Paarungspartner aus und die Männchen konkurrieren untereinander um den Zugang zu Weibchen (TRIVERS 1972). Generell sollte sexuelle Selektion stärker auf das Geschlecht wirken, welches die größere potentielle Reproduktionsrate besitzt, dafür aber auch stärker im Reproduktionserfolg variiert. Bei den meisten Arten trifft dies auf die Männchen zu, da sie aufgrund der hohen Produktion von Spermien potentiell sehr viele Nachkommen zeugen können, jedoch aufgrund der inter- und intrasexuellen Selektion nicht alle zur Kopulation zugelassen werden (BATEMAN 1948,

BIRKHEAD & HUNTER 1990, CLUTTON-BROCK & VINCENT 1991). Im Paarungssystem von *P. communis* ist die Streuung im Reproduktionserfolg der Weibchen und Männchen nicht verschieden. Auch eine größere potentielle Reproduktionsrate kann keinem Geschlecht eindeutig zugeordnet werden. Dies kann verschiedene Ursachen haben:

1. Anders als bei *P. vulgaris*, bei der das Verhältnis von Männchen zu Weibchen bei 1:1 liegt, ist das operationale Geschlechterverhältnis bei *P. communis* - wie bei *P. germanica* (GERHARDS 1999) - deutlich zugunsten der Weibchen verschoben. In allen bisher daraufhin untersuchten Generationen schlüpften immer mehr Weibchen als Männchen, so daß das Verhältnis von Männchen zu Weibchen bei 1:1,8 lag. Aus diesem Grund besteht zwischen den Geschlechtern eine geringere Begegnungswahrscheinlichkeit und die Konkurrenz der Weibchen um die Männchen wächst. Damit wächst die Chance jedes Männchens auf einen Kopulationserfolg und der Reproduktionserfolg der Männchen variiert nicht mehr so stark.
2. Aufgrund des starken Einflusses der Nahrungsverfügbarkeit auf das Paarungsverhalten beider Geschlechter kann der Zugang zu Nahrung die Fitneß von Männchen und von Weibchen maßgeblich verändern und auch bei den Weibchen zu einer hohen Varianz im Reproduktionserfolg führen.

Auch wenn sich die potentielle Reproduktionsrate zwischen den Geschlechtern nicht unterscheidet, kann Partnerwahl unter bestimmten Voraussetzungen adaptiv sein. Nach OWENS & THOMPSON (1994) kann Partnerwahl auch unter Bedingungen entstehen, unter denen die Varianz in der Qualität eines Geschlechts so groß ist, daß die Individuen des anderen Geschlechts einen Vorteil haben, wenn sie Paarungspartner mit einer besonderen Qualität wählen. Da beide Geschlechter von *P. communis* in ihrem Reproduktionserfolg stark von der Nahrungsverfügbarkeit abhängig sind, kann es für Männchen wie für Weibchen adaptiv sein, Paarungspartner zu finden, die besonders gut im Erwerb von Nahrung sind. In der Fekundität der Weibchen besteht eine so hohe Varianz, daß die Männchen von gut ernährten Weibchen deutlich mehr Nachkommen erhalten als von konditionell schwächeren Weibchen. Für die Weibchen könnte der Vorteil darin liegen, daß die Fähigkeit gut Futter zu finden, - eine im Kontext der natürlichen Selektion günstige Eigenschaft eines Paarungspartners - auf die eigenen Nachkommen übertragen wird. Zur Beschreibung dieser Form der Partnerwahl, bei der die Entscheidung aufgrund der Qualität des Partners gefällt wird, entwickelte ZAHAVI (1975) das Handicap-Modell, welches von ANDERSSON (1994) als Indikator-Modell der sexuellen Selektion weiterentwickelt wurde.

Die Weibchen von *P. communis* verpaaren sich mehrfach und mit unterschiedlichen Partnern. Da dies nicht zwingend notwendig ist, um die Befruchtung ihrer Eier sicherzustellen,

len, muß es einen adaptiven Wert haben. Durch den kontinuierlichen Spermientransfer und unter der Annahme von "sperm-mixing" nutzen Weibchen die Spermien der verschiedenen Paarungspartner entsprechend deren numerischer Repräsentanz im *Receptaculum seminis* zur Besamung ihrer Eier. THORNHILL (1983) bezeichnet diese Form der Weibchenwahl als "cryptic female choice". Da die Zahl der von den Männchen produzierten Bonbons ein Maß für deren phänotypische Qualität ist, vollzieht sich die entscheidende Partnerwahl der Weibchen durch die Gewährung von Kopulationsdauer in Abhängigkeit vom Paarungsaufwand der Männchen. Die Fähigkeit zur Sekretbonbonproduktion ist ein "ehrliches Signal" (ZAHAVI 1975) für die erfolgreiche Umweltauseinandersetzung eines Männchens. Für *P. vulgaris* konnten Untersuchungen zeigen, daß die Fähigkeit, Sekretbonbons zu produzieren, als ein Indikator für die genetische Qualität eines Männchens angesehen werden kann, da die Sekretbonbonproduktion alle Voraussagen des Indikator-Modells (ANDERSSON 1994) erfüllt (SAUER 1996, FLECK 1997, KULLMANN 1998, SAUER et al. 1998). Da die diesbezüglichen Fähigkeiten eines Männchens vom Weibchen jedoch erst während der Kopulation und nicht vor der Kopula überprüft werden können, ist es für das Weibchen von Vorteil, Kopulationen mit verschiedenen Männchen einzugehen, um sicherzustellen, daß es einen Teil ihrer Nachkommen von ökologisch erfolgreichen Männchen erhält. Die Fähigkeit, viele Sekretbonbons zu produzieren, resultiert aus dem Geschick der Männchen, viele ungenutzte Futterstücke finden und nutzen zu können. Falls diese Fähigkeit eine Erblichkeit besitzt, erhalten Weibchen durch lange Kopulationen mit Männchen von hoher phänotypischer Qualität auch Nachkommen, die in der Umweltauseinandersetzung erfolgreicher sind als andere.

Obwohl sich die Weibchen von *P. communis* mit mehreren Männchen verpaaren, verhalten sie sich dennoch deutlich weniger promiskuitiv als die Weibchen ihrer Schwesterart *P. vulgaris* (SAUER et al. 1998). Während unter Freilandbedingungen für ein Weibchen von *P. vulgaris* bis zu 9 Kopulationen mit verschiedenen Paarungspartnern nachgewiesen werden konnten (SAUER et al. 1999), geht ein Weibchen von *P. vulgaris* unter der experimentellen Situation durchschnittlich fast 25 Kopulationen ein (SINDERN 1996, AUMANN & SAUER 1999). Unter experimentellen Bedingungen kopuliert ein Weibchen von *P. communis* hingegen im Mittel nur 7 bis 8 mal im Laufe seines Lebens. Verschiedene Faktoren könnten hierfür verantwortlich sein: Neben der geringeren Begegnungswahrscheinlichkeit beider Geschlechter aufgrund des verschobenen Geschlechterverhältnis bei *P. communis*, können die Weibchen möglicherweise schon vor der Kopulation eine gewisse Qualitätsabschätzung ihres Paarungspartners vornehmen und sind nicht - wie die Weibchen von *P. vulgaris* (SAUER et al. 1998) - nur auf die Informationen während der Kopulation angewiesen. Diese Vermutung wird durch

die Tatsache erhärtet, daß die Balzdauer eines Männchens mit ausgestülpter Genitaltasche mit seinem Ernährungsstatus korreliert, und ein Männchen von *P. communis* mit steigender Lebenszeit-Balzdauer mehr Paarungspartner gewinnt. Wenn diese auffällige Form der Balz mit Kosten verbunden ist, können Männchen, die in der Lage sind, hierfür viel Energie zur Verfügung zu stellen, den Weibchen auf diese Weise bereits Informationen über ihre phänotypische Qualität vermitteln und werden dann aus diesem Grund von ihnen bevorzugt gewählt. Diese Form der Qualitätsabschätzung durch die Weibchen konnte bereits im Paarungssystem von *P. germanica* nachgewiesen werden. Allerdings werden dort die den Männchen entstehenden Kosten der Produktion von leichtflüchtigen Duftkomponenten zugeschrieben (GERHARDS 1999), die im Paarungssystem von *P. communis* nicht vorhanden sind.

Wenn in einem Paarungssystem der Reproduktionsaufwand für Männchen so stark zunimmt, daß sie in der Anzahl ihrer Paarungen durch eine Ressource so begrenzt werden, daß mit jeder Kopulation die Chancen auf weitere Verpaarungen vermindert wird, sollten auch die Männchen zwischen qualitativ unterschiedlichen Geschlechtspartnern diskriminieren und Weibchen von hoher Fekundität bevorzugen (ANDERSSON 1994, FORSBERG 1987). Die Kopulationstaktiken der Männchen von *P. communis* sind ressourcenabhängig und die Häufigkeit, mit der die verschiedenen Taktiken eingesetzt werden, verändert sich mit dem Zugang der Männchen zu Nahrung. Es ist offensichtlich, daß das Paarungsverhalten der Männchen von *P. communis* mit erheblichen Paarungskosten verbunden ist, so daß der Reproduktionserfolg der Männchen möglicherweise stärker durch den Zugang zu Nahrung als durch den Zugang zu Geschlechtspartnern begrenzt wird. Nur Männchen, die in der Lage sind, genug Futter zu finden bzw. zu erbeuten, können während der Kopulation Sekretbonbons übergeben und so eine hohe Fitneß erzielen.

Da Bonbons von einem Männchen nur begrenzt produziert werden können, machen die Männchen die Investition in die Kopulationsdauer (und damit in die Vaterschaftswahrscheinlichkeit) von der Fekundität ihrer Paarungspartner abhängig. Sie diskriminieren zwischen qualitativ unterschiedlichen Paarungspartnern, übergeben in Kopulationen mit fekunderen Weibchen mehr Bonbons und erzielen dann längere Kopulationen. Für ein investiertes Bonbon erhalten sie von einem Weibchen von hoher phänotypischer Qualität mehr Nachkommen, als von einem Weibchen von geringerer phänotypischer Qualität. Obwohl sie in der Lage sind, Bonbons zu produzieren, entscheiden sich die Männchen bei relativ schlechter ernährten Weibchen dafür, die Kopulation zwar einzugehen, sie jedoch nicht durch die Übergabe von Bonbons zu verlängern. Dieser Befund unterstützt nachdrücklich die Hypothese der

wählerischen Männchen. Sie bestimmen in Abhängigkeit von der Zahl zu erwartender Eier, ob sie durch die Übergabe von Bonbons in eine längere Kopula und damit in die Vaterschaft investieren. Auf diese Weise existiert bei der Skorpionsfliege *P. communis* eine Form von kryptischem Wahlverhalten der Männchen, das auch bei *P. vulgaris* schon nachgewiesen werden konnte (SAUER 1996). Wie die Männchen den Ernährungsstatus und die Fekundität der Weibchen abschätzen können, ist unklar. Es ist denkbar, daß schwerflüchtige Substanzen in der Cuticula Aufschluß über die Qualität eines Weibchens geben können.

5. Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Analyse der Lebenslaufgeschichte und des Paarungssystems der Skorpionsfliege *Panorpa communis* (LINNÉ 1758). Er zeigte sich, daß das Paarungsverhalten und der Reproduktionserfolg beider Geschlechter stark von der Nahrungsvfügbarkeit beeinflußt wird. Im einzelnen konnten folgende Befunde ermittelt werden:

1. Obwohl beide Geschlechter Nahrung in gleichem Umfang nutzen können, nehmen die Weibchen in ihrer Lebenslaufgeschichte mehr an Gewicht zu als die Männchen, da beide Geschlechter die durch Nahrung aufgenommene Energie in unterschiedlicher Weise umsetzen. Die Weibchen investieren diese Energie in die Eiproduktion und verlieren im Laufe ihres Lebens phasenweise einen Teil ihres Gewichts durch die Eiablage. Die effektive Nahrungsnutzung eines Weibchens wird durch ein hohes Gewicht und eine hohe Fekundität dokumentiert. Männchen investieren sämtliche aufgenommene Energie, die nicht zur Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen notwendig ist, in Paarungsleistungen in Form von Balzaktivität und kostenintensiven Hochzeitsgeschenken. Eine effektive Nahrungsnutzung wird bei ihnen deshalb nicht durch eine gesteigerte Kondition, sondern durch zunehmende Paarungsleistungen dokumentiert.

2. Eine Ressourcen-Verteidigungs-Polygynie nach THORNHILL (1981) kann für *P. communis* nicht bestätigt werden. Obwohl die Männchen den Weibchen an Kampfstärke überlegen sind, können sie die Nahrung gegenüber den Weibchen nicht monopolisieren, da die Verfügbarkeit von Arthropodenaas im Freiland räumlich und zeitlich unvorhersagbar ist und Weibchen ebenso häufig wie die Männchen ungenutzte Futterstücke finden.

3. Die Paarungsleistungen der Männchen bestehen vor allem in der Übergabe von Hochzeitsgeschenken (in Form von selbstproduzierten Sekretbonbons oder Futterstücken) an die Weibchen, welche im Austausch dafür in die Kopulation einwilligen. Je mehr Nahrung ein Männchen gewinnen kann, um so mehr Bonbons kann es produzieren und desto häufiger setzt es die Übergabe von Sekretbonbons als Paarungstaktik ein.

4. Während der Kopulation werden die Spermien kontinuierlich übertragen und höchstwahrscheinlich im *Receptaculum seminis* (entsprechend dem Spermienkonkurrenzmechanismus bei *P. vulgaris*) vollständig gemischt. Der Erfolg einer Paarungstaktik hängt nicht von der Anzahl damit erzielter Kopulationen, sondern von der damit erzielten Kopulationsdauer ab.

Da Männchen durch die Übergabe von vielen Sekretbonbons die längsten Kopulationen erzielen, ist die Fähigkeit zur Sekretbonbonproduktion entscheidend für den hohen Reproduktionserfolg eines Männchens.

5. Die potentielle Reproduktionsrate von Männchen und Weibchen unterscheidet sich nicht. Der Zugang zu Nahrung hat einen so maßgeblichen Einfluß auf die Fitneß beider Geschlechter, daß es zu einer hohen Varianz im Reproduktionserfolg von Männchen und Weibchen kommt.

6. Beide Geschlechter diskriminieren zwischen qualitativ unterschiedlichen Paarungspartnern. Da die von den Männchen produzierte Zahl an Bonbons ein Maß für deren phänotypische Qualität ist, vollzieht sich die entscheidende Partnerwahl der Weibchen durch die Gewährung von Kopulationsdauer in Abhängigkeit vom Paarungsaufwand der Männchen ("cryptic female choice"). Darüber hinaus können die Weibchen in gewissem Umfang Einfluß auf die Spermienübertragungsrate der Männchen nehmen. Da in der Fekundität zwischen den Weibchen eine hohe Varianz besteht, machen die Männchen die Investition in die Kopulationsdauer von der Fekundität ihrer Paarungspartner abhängig und übergeben in Kopulationen mit fekunderen Weibchen mehr Bonbons. Auf diese Weise existiert bei der Skorpionsfliege *P. communis* eine Form von kryptischem Wahlverhalten der Männchen.

7. Das Notalorgan wird von den Männchen von *P. communis* zur Stabilisierung der Kopulationsstellung (primäre Funktion) und zur Verlängerung von Kopulationen gegen die Interessen des Weibchens (sekundäre Funktion) genutzt.

8. *P. communis* ist verstärkt in den Abendstunden paarungsaktiv. Die Paarungspartner finden sich optisch und die Männchen geben keine Pheromone ab. Dennoch stülpen die Männchen von *P. communis* eine reduzierte "Pheromondrüse" aus und zeigen ein für die Pheromon-Balz typisches Flügelfächeln, was aber vermutlich ein optisches Signal darstellt.

9. Nur Männchen von hohem Ernährungsstatus balzen häufig mit ausgestülpter Genitaltasche und Flügelfächeln. Durch diese Form der Balz wird der Paarungserfolg eines Männchens erhöht. Besonders balzaktive Männchen werden von den Weibchen vermutlich deshalb bevorzugt, weil eine hohe Balzaktivität mit energetischen Kosten verbunden ist und deshalb die phänotypische Qualität eines Männchens anzeigt. Hierdurch sind die Weibchen in der Lage, bereits vor der Kopula eine Qualitätsabschätzung ihres Paarungspartners vorzunehmen.

10. Das operationale Geschlechterverhältnis ist bei *P. communis* deutlich zugunsten der Weibchen verschoben und liegt bei 1:1,8.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die verfügbare Nahrungsmenge die spezifische Gestalt des Paarungssystems von *P. communis* in erheblichem Maße beeinflusst. Kryptische Partnerwahl durch beide Geschlechter und ein hoher Paarungsaufwand der Männchen stellen weitere wesentliche Elemente dar. Der Vergleich der Schwesterarten *P. communis* und *P. vulgaris* erbrachte sehr viele Übereinstimmungen in den wesentlichen Lebenslaufgeschichte-Parametern. Es wurde aber festgestellt, daß *P. communis* im Paarungsverhalten Merkmale ausprägt, die innerhalb der Gattung *Panorpa* weit verbreitet und vermutlich ursprünglich sind, und in denen *P. vulgaris* stärker abgeleitet zu sein scheint.

6. Danksagung

Prof. Dr. Klaus Peter Sauer gilt mein großer Dank für seine Unterstützung und finanzielle Förderung während meiner Arbeit am Institut für Evolutionsbiologie und für die vielen Vorschläge und Ideen meine Arbeit betreffend, die ihr oft neue Impulse gaben. Sehr geschätzt habe ich die zahlreichen Gespräche und Diskussionen über Biologie, aber auch über den Rahmen des Naturwissenschaftlichen hinaus, die viel dazu beitrugen, daß die Jahre im Institut zu einer sehr erfahrungsreichen Zeit für mich wurden.

Prof. Dr. C.M. Naumann möchte ich für die Übernahme des Korreferats danken.

Leif Engqvist bin ich sehr dankbar für seine geduldige Hilfe beim Kampf durch den Statistikdschungel und seine ständige Diskussionsbereitschaft. Darüber hinaus gilt ihm und Andrea Rathmann ein großes Dankeschön für die angenehme Atmosphäre in unserem gemeinsamen Büro.

Michael Weiffen danke ich sehr für die gründliche und aufmerksame Durchsicht meines Manuskripts.

Des weiteren bedanke ich mich bei Dr. Andreas Wagener, der die chemischen Analysen des Duftbouquets von *P. communis* durchführte, Andreas Vermeulen, der mich bei der Durchführung einiger Experimente unterstützt hat und Elisabeth Platten, die mir bei der Zucht der Versuchstiere half.

Weiterhin möchte ich mich ganz herzlich bei allen (auch ehemaligen) Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Instituts für Evolutionsbiologie – besonders bei Ute Gerhards, Harald Kullmann und Jörn Sindern - bedanken, die mir in der gesamten Zeit mit ihrer Diskussionsbereitschaft und Tatkraft hilfreich zur Seite standen.

7. Literaturverzeichnis

- ALEXANDER, R.D. & G. BORGIA (1979) On the origin and basis of the male-female phenomenon. In: Blum, M.S. & N.A. Blum (eds.) Sexual selection and Reproductive Competition in Insects. New York. 417-440
- ANDERSSON, M. (1982) Sexual selection, natural selection and quality advertisement. Biol. J. Linn. Soc. 17: 375-93
- ANDERSSON, M. (1994) Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- AUMANN, N. & K.P. SAUER (1999) The mating system of the scorpionfly *Panorpa communis* (Mecoptera, Insecta) – A comparison with its sibling species *P. vulgaris*. Zoology 102 Suppl. II: 27
- BATEMAN, A.J. (1948) Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity 2: 349-368
- BIRKHEAD, T.R. & F.M. HUNTER (1990) Mechanisms of sperm competition. TREE. 5(2): 48-52
- BOCKWINKEL, G. (1990) Stabilisierung der zeitlichen und räumlichen Nutzungsmuster von *Panorpa communis* und *Panorpa vulgaris* (Mecoptera, Panorpidae). Dissertation Universität Bielefeld
- BOCKWINKEL, G. & K.P. SAUER (1991) Entstehung und Stabilisierung alternativer Paarungstaktiken bei Männchen von *Panorpa vulgaris* (Mecoptera: Panorpidae). Verh. Westd. Entom. Tag. 1990: 171-192
- BOCKWINKEL, G. & K.P. SAUER (1993) *Panorpa*-scorpionflies foraging in spider webs: Kleptoparasitism at low risk. Bull. Br. arachnol. Soc. 9(4): 110-112
- BOCKWINKEL, G. & K.P. SAUER (1994) Resource dependence of male mating tactics in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Mecoptera, Panorpidae). Anim. Behav. 47: 203-209
- BOLAND, P., NEY, P., JAENIKE, L. & L. GASSMANN (1984) A "closed-loop-stripping"-technique as a versatile tool for metabolic studies of volatiles. In: P. Schreier (Hrsg.): Analysis of volatiles. Walther de Gruyter & Co., Berlin, New York, S. 371-380
- BORNEMISSZA, G.F. (1964) Sex attractant of male scorpion flies. Nature. 203: 786
- BORNEMISSZA, G.F. (1966) Specificity of male sex attractants in some Australian scorpionflies. Nature. 209: 732-733
- BYERS, G. & THORNHILL, R. (1983) Biology of the Mecoptera. Ann. Rev. Entomol. 28: 203-228
- CLUTTON-BROCK, T.H. & A.C.J. VINCENT (1991) Sexual selection and potential of reproductive rates of males and females. Nature. 351: 58-60

- DONATH, J. & W. BOLAND (1995) Biosynthesis of cyclic homoterpenes; enzyme selectivity and absolute configurations of the nerolidol precursor. *Phytochem* 39: 785-790
- DONATH, J. & K.P. SAUER (in review) Isolation, Identification and Function of Sex Pheromones in the Scorpionfly *Panorpa germanica* (Mecoptera: Insecta).
- EBERHARD, W.G. (1996) Female control: Sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- EMLEN, S.T. & L.W. ORING (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*. 197: 215-223
- ENGQVIST, L. & K.P. SAUER (submitted) Cryptic male choice in scorpionflies: Influence of female quality on sperm transfer rate in *Panorpa cognata*
- FLECK, S. (1997) Das Hochzeitsgeschenk der Skorpionsfliege *Panorpa vulgaris* (Insecta: Mecoptera): Ein betrugssicherer Indikator für die genetische Qualität. Dissertation. Universität Bonn
- FORSBERG, J. (1987) A model for male mate discrimination in butterflies. *Oikos* 49: 46-54
- GERHARDS, U. (1999) Paarungssystem und Spermienkonkurrenzmechanismus der Skorpionsfliege *Panorpa germanica* (Insecta, Mecoptera). Dissertation. Universität Bonn
- GERHARDS, U., VON ZEDDELMANN, S. & K.P. SAUER (1999) The scorpionfly *Panorpa germanica* (Mecoptera, Insecta): Mating system, sperm transfer and adaptive role of the notal organ. *Zoology* 102 Suppl. II: 27
- GRELL, K.G. (1942) Der Genitalapparat von *Panorpa communis* L. *Zool. Jb.* 67: 513-588
- GÜNTHER, K. (1950) Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen. In: *Moderne Biologie, Festschrift zum 60. Geburtstag von Hans Nachtsheim*. Hrsg. von H. Grüneberg und W. Ulrich. F.W. Peters. Berlin. S. 81ff.
- IMHOFF, L. & J.D. LABRAM (1836) *Insekten der Schweiz* 2. 21-40
- ISSIKI, S. (1933) Morphological studies on the Panorpidae of Japan and adjoining countries and comparison with american and european forms. *Jap. J. Zool.* 4: 315-416
- JAMES, T.W. & C. JOPE (1978) Visualisation by fluorescence of chloroplast DNA in higher plants by means of the DNA-specific probe 4'-diamidino-2-phenylindole. *J. Cell. Biol.* 79: 623-630
- KALTENBACH, A. (1978) *Mecoptera*. *Handb. Zool.* 4: 1-111

- KULLMANN, H. (1998) Extravagante Merkmale als Indikatoren der Lebensqualität. Untersuchungen zur Beeinflussung der ökologischen Qualität der Nachkommen durch die Väter bei der Skorpionsfliege *Panorpa vulgaris* (Mecoptera; Insecta). Dissertation. Universität Bonn
- LIN, M.S., Comings, D.E. & O.S. Alfi (1977) Optical studies of the interaction of 4'-diamidino-2-phenylindole with DNA and metaphase chromosomes. *Chromosoma*. 60: 15-25
- LINNÉ, C. (1758) *Systema naturae* (10. Auflage), 1; Holmiae
- MAYR, E. (1967) *Artbegriff und Evolution*. Paul Parey, Hamburg und Berlin
- MERCIER, L. (1915) Caractère sexuel secondaire chez les Panorpes: le rôle des glandes salivaires des males. *Arch. Zool. Exp.* 55: 1
- MERCIER, L. (1920) Les glandes salivaires des Panorpes: sont-elles sous la dépendance des glandes génitales? *C.R. Hebdom. Soc. Biol. (Paris)* 83: 470-471
- MICKOLEIT, G. (1971) Zur phylogenetischen und funktionellen Bedeutung der sogenannten Notalorgane der Mecoptera (Insecta). *Z. Morphol. Tiere.* 69: 1-8
- MISOF, B., ERPENBECK, D. & K.P. SAUER (1999) A phylogeny of the Genus *Panorpa* (Mecoptera, Insecta) A molecular investigation. *Zoology* 102 Suppl. II:9
- MISOF, B., ERPENBECK, D. & K.P. SAUER (in review) Mitochondrial gene fragments suggest paraphyly of the genus *Panorpa* (Mecoptera, Panorpidae)
- OWENS, I.P.F. & D.B.A. THOMPSON (1994) Sex differences, sex ratios and sex roles. *Proc. R. Soc. Lond. B* 258: 93-99
- PARKER, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567
- PAWLISZYN, J. (1997) *Solid Phase Microextraction – Theory and Practice*. Wiley-VCH, New York
- RATHMANN, A. & K.P. SAUER (1999) Function of sex pheromones in the mating system of the scorpionfly *Panorpa germanica* L. (Mecoptera: Panorpidae). *Zoology* 102 Suppl. II: 33
- SACHS, L. (1978) *Angewandte Statistik*. (5. Auflage) Springer, Berlin
- SAUER, K.P. (1970) Zur Monotopbindung einheimischer Arten der Gattung *Panorpa* nach Untersuchungen im Freiland und im Laboratorium. *Zool. Jb. Syst.* 97: 201-284
- SAUER, K.P. (1973) Untersuchungen zur Habitatselektion bei *Panorpa communis* mit einem Beitrag zur Theorie des Begriffs Monotop und seiner Beziehung zur ökologischen Nische. *Zool. Jb. Syst.* 100: 477-496

- SAUER, K.P. (1977) Die adaptive Bedeutung der genetischen Variabilität der photoperiodischen Reaktion von *Panorpa vulgaris*. Evolutionsökologische Untersuchungen zum Einfluß des Witterungs- und Tageslängenverlaufs auf die Generationenfolge der Skorpionsfliegen (Mecoptera, Panorpidae). Zool. Jb. Syst. 104: 489-538
- SAUER, K.P. (1984) The evolution of reproductive strategies as an adaptation to fluctuating environments. In: W. Engels et al. (eds) Advances in Invertebrate Reproduction 3, Elsevier Science Publishers: 317-336
- SAUER, K.P. (1986) Grundzüge der Evolution. Funkkolleg Psychobiologie. Verhalten bei Mensch und Tier. Studienbrief 1. Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen. Beltz Verlag, Weinheim, Basel: 52-92
- SAUER, K.P. (1996) Sexuelle Selektion und ökologische Differenzierung. J. Zool. Syst. Evol. Research 34:235-249
- SAUER, K.P. & R. BAUMANN (1991) Phenotypic Plasticity of Phenological Traits: Genetic Basis, Evolutionary Change and Adaptive Significance. Zool. Jb. Syst. Jena 118: 346-358 (Festschrift zum 80 Geburtstag von H.J. Müller)
- SAUER, K.P., EPPLER, C., OVER, I., LUBJUHN, T., SCHMIDT, A., GERKEN, T. & J.T. EPPLER (1999) Molecular genetic analysis of remating frequencies and sperm competition in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Imhoff und Labram). Behaviour 136: 1107-1121
- SAUER, K.P., GRÜNER, C. & K.-G. COLLATZ (1986) Critical points in time and their influence on life cycle, life span and aging. In: K.-G. Collatz & R.S. Sohal (eds.) Insect Aging. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 9-22
- SAUER, K.P. & R. HENSLE (1975) *Panorpa communis* L. und *P. vulgaris* Imhoff und Labram, zwei Arten. Experientia 31: 428-429
- SAUER, K.P. & R. HENSLE (1977) Reproduktive Isolation, ökologische Sonderung und morphologische Differenz der Zwillingsarten *Panorpa communis* L. und *P. vulgaris* Imhoff und Labram (Insecta, Mecoptera). Eine vergleichende biologische und evolution-ökologische Studie. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 15: 169-207
- SAUER, K.P., LUBJUHN, T., SINDERN, J., KULLMANN, H., KURTZ, J., EPPLER, C. & J.T. EPPLER (1998) Mating systems and sexual selection in *Panorpa*-scorpionflies. Naturwissenschaften 85: 219-228
- SAUER, K.P., SINDERN, J. & N. KALL (1997) Nutritional status of males and sperm transfer in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Mecoptera: Panorpidae). Entomol. Gener. 21: 184-204

- SINDERN, J. (1996) Einfluß der Nahrungsdichte auf die Lebensgeschichte und Fitneß von Individuen der Skorpionsfliege *Panorpa vulgaris* (Mecoptera, Insecta). Dissertation Universität Bonn
- SINDERN, J., KULLMANN, H., FLECK, S. & K.P. SAUER (1994) Gibt es „male choice“ bei der Skorpionsfliege *Panorpa vulgaris* ? Verh. Dtsch. Zool. Ges. 87,1: 58
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981) Biometry. (3. Auflage) Freeman & Company, New York
- STEARNS, S. (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford University Press
- STEINER, P. (1930) Studien an *Panorpa communis* L. I. Zur Biologie. Z. Morph. Ökol. Tiere 17: 1-67
- THORNHILL, R. (1973) The morphology and histology of new sex pheromone glands in male scorpionflies *Panorpa* and *Brachypanorpa* (Mecoptera: Panorpidae and Panorpididae). Great Lakes Entomol. 6: 47-55
- THORNHILL, R. (1975) Scorpionflies as kleptoparasites of web-building spiders. Nature 258: 709-711
- THORNHILL, R. (1976) Sexual selection and paternal investment in insects. Am.Nat. 110:153-163
- THORNHILL, R. (1978) Some arthropod predators and parasites of adult mecoptera. Environmental entomology 7:714-716
- THORNHILL, R. (1979) Male and female sexual selection and the evolution of mating strategies of insects. In: Blum, M. & Blum, N. (eds.) Sexual selection and Reproductive Competition in Insects. Academic Press, New York: 81-121
- THORNHILL, R. (1980) Competition and coexistence among *Panorpa* scorpionflies (Mecoptera: Panorpidae), Ecol. Mon. 50:179-197
- THORNHILL, R. (1981) *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies: Systems for understanding resource-defence-polygyny and alternative male reproductive efforts. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 355-386
- THORNHILL, R. (1983) Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpo-bittacus nigriceps*. Am. Nat. 222: 765-788
- THORNHILL, R. (1987) The relative importance of intra- and interspecific competition in scorpionfly mating systems. Am. Nat. 130,5: 711-729
- THORNHILL, R. (1992) Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese Scorpionfly (*Panorpa japonica*: Mecoptera). Behav. Ecol. 3: 277-283

- THORNHILL, R. & J. ALCOCK (1983) The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge
- THORNHILL, R. & K.P. SAUER (1991) The Notal Organ of the Scorpionfly *Panorpa vulgaris*: An Adaptation to coerce mating duration. *Behav. Ecol.* 2: 156-164
- THORNHILL, R. & K.P. SAUER (1992) Genetic sire effects on the fighting ability of sons and daughters and mating success of sons in a scorpionfly. *Anim. Behav.* 43: 255-264
- TRIVERS, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campell, B. (Hrsg.) *Sexual selection and the descent of man*. Chicago: 136-179
- WILLMANN, R. (1989) Evolution und Phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola), *Abh. senckenberg. naturforsch. Ges.* 544: 1-153. Frankfurt a. M.
- ZAHAVI, A. (1975) Mate selection - a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214

Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit selbst und ohne jede unerlaubte Hilfe angefertigt, keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt sowie Zitate kenntlich gemacht habe. Diese oder eine ähnliche Arbeit habe ich noch keiner anderen Stelle zur Prüfung vorgelegt.

Bonn, den 2.Mai 2000