

Eine evolutionsökologische Analyse des Aggregations-Koexistenz-Modells für *Drosophila*



Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von
Marko Rohlf
März 2003

Eine evolutionsökologische Analyse des Aggregations-Koexistenz-Modells für *Drosophila*

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von
Marko Rohlf
März 2003

Inhalt

Kapitel I Allgemeine Einleitung und Zusammenfassung

| | |
|---|----|
| Ökologische Phänomene und evolutionäre Erklärungsansätze | 7 |
| Ein Fallbeispiel: Das Aggregationsmodell der Koexistenz von Arten | 8 |
| Allee-Effekte vs. negative Dichteabhängigkeit in einem Netzwerk multitrophischer Interaktionen | 10 |
| <i>Drosophila</i> -Gemeinschaften als ökologische Modellsysteme | 13 |
| Zielsetzung und Zusammenfassung der Studie | 14 |

Kapitel II Aggregation und Koexistenz in fruchtbesiedelnden Taufliegengemeinschaften

| | |
|---|----|
| Einleitung | 19 |
| Material und Methoden | 20 |
| Fruchtsammlungen | 20 |
| Analyse der Fliegengemeinschaften | 23 |
| Statistische Analyse | 25 |
| Ergebnisse | 26 |
| Überblick | 26 |
| Intraspezifische Aggregation | 27 |
| Interspezifische Assoziation | 29 |
| Der relative Effekt der Aggregation heterospezifischer Konkurrenten auf die Koexistenz | 29 |
| Diskussion | 32 |
| Aggregation, Koexistenz und Artenvielfalt in den untersuchten Taufliegengemeinschaften | 32 |
| Schlussfolgerungen | 33 |

Kapitel III Ursachen und Konsequenzen der Eiaggregation bei *Drosophila subobscura*

| | |
|--|----|
| Einleitung | 37 |
| Faktoren, die die Eiablageentscheidungen von <i>D. subobscura</i> beeinflussen | 37 |
| Konsequenzen der Aggregation für den Entwicklungserfolg der Larven | 38 |
| Vergleich maternaler und filialer Fitnesskonsequenzen | 39 |

| | |
|--|----|
| Material und Methoden | 41 |
| Faktoren, die die Eiablageentscheidungen von <i>D. subobscura</i> beeinflussen | 41 |
| <i>Eigelegegrößen auf verschiedenen Brutsubstraten</i> | 41 |
| <i>Eiablageverhalten auf bereits belegten Brutsubstraten</i> | 42 |
| Konsequenzen der Aggregation für den Entwicklungserfolg der Larven | 43 |
| <i>Substratabhängige Fitnesskonsequenzen –</i> | |
| <i>Manipulation der Larvaldichte</i> | 43 |
| <i>Substratabhängige Fitnesskonsequenzen –</i> | |
| <i>Eidichten aus dem Populationskäfig</i> | 45 |
| <i>Substratabhängige Fitnesskonsequenzen –</i> | |
| <i>der Einfluss von adulten Fliegen</i> | 45 |
| Herkunft und Eigenschaften der Fruchtsubstrate | 47 |
| Statistische Analyse | 48 |
| | |
| Ergebnisse | 49 |
| Faktoren, die die Eiablageentscheidungen von <i>D. subobscura</i> beeinflussen | 49 |
| <i>Eigelegegrößen auf verschiedenen Brutsubstraten</i> | 49 |
| <i>Der Einfluss des Eivorrates auf die Gelegegröße</i> | 50 |
| <i>Fruchtbesuche und Eiablagen</i> | 50 |
| <i>Substratabhängige Besuchsdauer eierlegender Weibchen</i> | 51 |
| <i>Einfluss ausgewählter Substratparameter auf die Eigelegegröße</i> | 51 |
| <i>Eiablageverhalten auf bereits belegten Brutsubstraten</i> | 53 |
| Konsequenzen der Aggregation für den Entwicklungserfolg der Larven | 54 |
| <i>Substratabhängige Fitnesskonsequenzen –</i> | |
| <i>Manipulation der Larvaldichte</i> | 54 |
| <i>Substratabhängige Fitnesskonsequenzen –</i> | |
| <i>Eidichten aus dem Populationskäfig</i> | 60 |
| <i>Substratabhängige Fitnesskonsequenzen –</i> | |
| <i>der Einfluss von adulten Fliegen</i> | 61 |
| <i>Schimmelentwicklung auf den Fruchtsubstraten</i> | 63 |
| Maternale und filiale Fitnesskonsequenzen | |
| im Vergleich zu den Eigelegegrößen | 64 |
| | |
| Diskussion | 68 |
| Ursachen nichtlinearer Zusammenhänge zwischen Larvaldichte | |
| und filialer Fitness bei <i>D. subobscura</i> | 68 |
| Eigelegegröße, Substrateigenschaften | |
| und maternale Fitness bei <i>D. subobscura</i> | 71 |
| Schlussfolgerungen | 75 |

| | | |
|------------------------------|---|-----|
| Kapitel IV | Der Einfluss von Larvalparasitoiden auf das Mortalitätsrisiko von <i>Drosophila subobscura</i> | |
| Einleitung | | 79 |
| | Eiaggregation als Feindvermeidungsstrategie bei <i>Drosophila</i> ? | 79 |
| Material und Methoden | | 82 |
| | Muster in der dichteabhängigen Mortalität durch Parasitoiden im Freiland | 82 |
| | <i>Asobara tabida</i> : Wirtssuchverhalten und dichteabhängige Parasitierung | 83 |
| | Dichteabhängige Parasitierung durch <i>A. tabida</i> und <i>L. heterotoma</i> und die räumliche Verteilung der Wirtslarven im Brutsubstrat | 84 |
| | Statistische Analyse | 87 |
| Ergebnisse | | 88 |
| | Muster in der dichteabhängigen Mortalität durch Parasitoiden im Freiland | 88 |
| | <i>Asobara tabida</i> : Wirtssuchverhalten und dichteabhängige Parasitierung | 90 |
| | Dichteabhängige Parasitierung durch <i>A. tabida</i> und <i>L. heterotoma</i> und die räumliche Verteilung der Wirtslarven im Brutsubstrat | 91 |
| | <i>Aufenthaltszeiten der Wespen auf Früchten mit unterschiedlichen Wirtsdichten</i> | 91 |
| | <i>Dichteabhängige Parasitierung auf unterschiedlichen Fruchtsubstraten</i> | 93 |
| | <i>Abwaschung der Wirtslarven</i> | 95 |
| | <i>Grad der Parasitierung in Abhängigkeit des Aufenthaltsortes der Wirtslarven</i> | 96 |
| Diskussion | | 97 |
| | Freilandbeobachtungen: | |
| | Muster in der dichteabhängigen Mortalität durch Parasitoiden | 97 |
| | Laborbeobachtungen I: | |
| | Konsequenzen für Wirte und Wespen | 98 |
| | Laborbeobachtungen II: | |
| | Negativ dichteabhängige Parasitierung durch räumliche Refugien | 99 |
| | Was sind die Ursachen für die substratabhängigen | |
| | Unterschiede im Grad der Parasitierung bei niedrigen Wirtsdichten? | 100 |
| | Schlussfolgerungen | 101 |
| Kapitel V | Eiablagestrategien als Steuergrößen für die Struktur von Insektengemeinschaften – Abschlussdiskussion und Ausblick | |
| | Umweltvariabilität als Habitateigenschaft | 105 |
| | Adaptive Eiablagestrategien in einer variablen Umwelt | 107 |

| | |
|---|-----|
| Evolutionäre Erklärungsansätze für die Koexistenz von Arten durch intraspezifische Aggregation – welche Bedeutung haben Allee-Effekte? | 110 |
| Ausblick | 111 |
| Zitierte Literatur | 115 |
| English summary | |
| Danksagung | |

Kapitel I

Allgemeine Einleitung und Zusammenfassung



Allgemeine Einleitung und Zusammenfassung

...life-history traits participate in key ecological interactions – one reason why separating evolution from ecology would be artificial. (Stearns & Hoekstra 2000)

Die Vielfalt an Lebensformen ist über die Grenzen einer wissenschaftlichen Perspektive hinaus einer der Identifikationspfeiler der Lehre von der belebten Natur. Als eines der auffälligsten Naturphänomene hat der Artenreichtum an ein- und mehrzelligen Organismen auf der Erde Biologen dazu veranlasst Gesetzmäßigkeiten und Determinanten herauszuarbeiten, welche auf die räumliche und zeitliche Variabilität in der Artendiversität einen Einfluss ausüben. Dieses Bestreben hat in den letzten Dekaden zu einer Vielzahl von Konzepten und Theorien zur Erklärung des Reichtums von Artengemeinschaften geführt (Cody & Diamond 1975; MacArthur & Wilson 1967; Ricklefs & Schluter 1993; Begon *et al.* 1996; Cornell & Karlson 1997; Rosenzweig 1999; Tokeshi 1999).

Diese vielfältigen Erklärungsansätze betrachten die Muster und Dynamik in der Diversität von Lebensgemeinschaften aus den unterschiedlichsten Blickwinkeln. Ein Aspekt, der bisher jedoch nur wenig Beachtung gefunden hat, ist eine evolutionäre Sichtweise der Zusammensetzung und Entwicklung von Artengemeinschaften. Obwohl kein Zweifel besteht, dass die historischen Effekte evolutionärer Prozesse innerhalb biologischer Systeme elementar auf die Entwicklungsmöglichkeiten ökologischer Gemeinschaften einwirken sollten, sind diese Gesichtspunkte in den bisherigen Forschungsansätzen unterrepräsentiert und damit unzureichend verstanden (Thompson *et al.* 2001).

Ökologische Phänomene und evolutionäre Erklärungsansätze

Die Integration evolutionärer Denkansätze in die ökologische Forschung ermöglicht eine kohärente Betrachtungsweise ökologischer Prozesse, da der evolutionären Forschungsrichtung die theoretische Annahme der Existenz natürlicher Selektion zugrunde liegt (Darwin 1859).

Natürliche Selektion ist im Zusammenspiel zwischen Individuen und ihrer Umwelt wirksam, wobei solche Phänotypen von Organismen favorisiert werden, die sich in Interaktion mit ihrer biotischen und abiotischen Umwelt optimal verhalten. Dieses geschieht dadurch, dass Organismen Lebenszyklusstrategien (*life-history strategies*) verfolgen, die einen möglichst hohen individuellen Reproduktionserfolg erzielen (Stearns 1992). Jene Strategien haben eine, auf das individuelle Wohl ausgerichtete, Ausbeutung entsprechender Umweltressourcen zur Folge. Die Art und Weise, **wie** ein Organismus seine Umwelt nutzt und dadurch verändert, hat einen fundamentalen Einfluss darauf, in welchem Maß Populationen wachsen, wie Populationen unterschiedlicher Arten miteinander inter-

agieren und wie sich Artengemeinschaften zusammensetzen. Die Eigenschaften der Lebenszyklusstrategien der beteiligten Organismen sind deshalb integraler Bestandteil wichtiger ökologischer Prozesse (Stearns & Hoekstra 2000; Thompson *et al.* 2001). Forschungsansätze, die zum Ziel haben, die Evolution dieser Eigenschaften zu erklären, können also Auskunft darüber geben, **warum** Arten in ihrer Häufigkeit zunehmen, aussterben, sich gegenseitig verdrängen oder miteinander koexistieren.

Da Organismen unausweichlich in einer räumlich strukturierten Umwelt leben, hat es sich für das Verständnis ökologischer Prozesse als sehr wichtig erwiesen, dieser Tatsache in sowohl praktischer als auch theoretischer Hinsicht eine große Bedeutung beizumessen (Tilman & Kareiva 1997). Bereits in den 30er Jahren des letzten Jahrhunderts studierte der russische Mikrobiologe Georgyi F. Gause die Räuber-Beute-Beziehungen verschiedener Protozoen und fand heraus, dass deren stabile Koexistenz durch räumlich unterteilte Habitate gewährleistet wurde, wohingegen in homogenen Lebensräumen erst die Beute, dann der Räuber ausstarb (Gause 1935). Die räumliche Struktur von Lebensräumen und die damit diskrete Verteilung von Ressourcen ist mittlerweile integraler Bestandteil ökologischer Forschung (Beispielstudien aus den letzten zwei Jahren: Codeco & Grover 2001; Etienne *et al.* 2002; Interlandi & Kilham 2001; Krijger & Sevenster 2001; Munday *et al.* 2001; Sunahara & Mogi 2002). Eine räumliche Aufteilung von Ressourcen hat aber auch die Konsequenz, dass z.B. wichtige Nahrungsquellen an bestimmten Orten nur im begrenzten Maß verfügbar sind und dies hat wiederum wesentliche Auswirkungen auf das Wachstum von Populationen und die Koexistenz von Arten (Tilman & Kareiva 1997). Da oftmals mehrere Individuen einen Ressourcen-Patch ausnutzen können, erhält auch Dichteabhängigkeit einen hohen Stellenwert als Steuergröße für den Ablauf ökologischer Prozesse. Weil derartige Lebensbedingungen das Überleben und den Reproduktionserfolg eines Organismus determinieren, werden räumliche Effekte wieder Gegenstand eines evolutionsökologischen Forschungsansatzes (Hoffmeister *et al.* 2002; Mueller 1997).

Ein Fallbeispiel: Das Aggregationsmodell der Koexistenz von Arten

Ein bekanntes ökologisches Phänomen, das den Effekt von Raum und Lebenszyklusstrategie in sich vereint, wird durch das „Aggregationsmodell der Koexistenz von Arten“ (kurz: Aggregations-Koexistenz-Modell) beschrieben. Das Phänomen, welches von diesem Modell erklärt wird, ist die Koexistenz mehrerer Arten an einem Ort, ohne dass eine auffällige Ressourcenspezialisierung zwischen den Arten zu beobachten ist (Atkinson & Shorrocks 1984; Hanski 1981; Hartley & Shorrocks 2002; Ives 1988; Sevenster & van Alphen 1996; Shorrocks 1991; Shorrocks *et al.* 1984; Shorrocks & Sevenster 1995). Dieses Modell ist zunächst mit besonderem Bezug zu Insektengemeinschaften entwickelt worden, deren Larven an ephemeren Ressourcen (z.B. verfaulendes Pflanzengewebe, Pilze, Dung, Aas) fressen (z.B. Shorrocks *et al.* 1979; Ives 1991; Jaenike & James 1991; Kouki & Hanski 1995; Mitsui & Kimura 2000; Shorrocks & Rosewell 1987; Shorrocks & Sevenster 1995; Wertheim *et al.* 2000; Woodcock *et al.* 2002, Kapitel II). Das Grundkonzept findet aber mittlerweile auch Anwendung als Erklärungsmodell für Koexistenzphänomene bei anderen

Arthropoden (Slone & Croft 2000), Bodennematoden (Ettema *et al.* 2000), parasitischen Plathelminthen (Simkova *et al.* 2000) und auch Pflanzengemeinschaften (Stoll & Prati 2001).

Der erste Grundpfeiler des Modells ist die Tatsache, dass die besagten ephemeren Ressourcen als viele kleine Flecken (Patches) auftreten, wodurch eine starke räumliche Heterogenität erzeugt wird (Abb. 1.1). Die zweite Voraussetzung ist die innerartlich aggregierte Verteilung der um die Ressourcen konkurrierende Organismen über die Patches (Abb. 1.1). Im Fall der Insektengemeinschaften mit wenig mobilen Larvalstadien ist eine solche räumliche Verteilung das Ergebnis individueller Eiablageentscheidungen der Insektenweibchen (Messina 1998) und damit Bestandteil einer evolvierten Lebenszyklusstrategie (Godfray 1987).

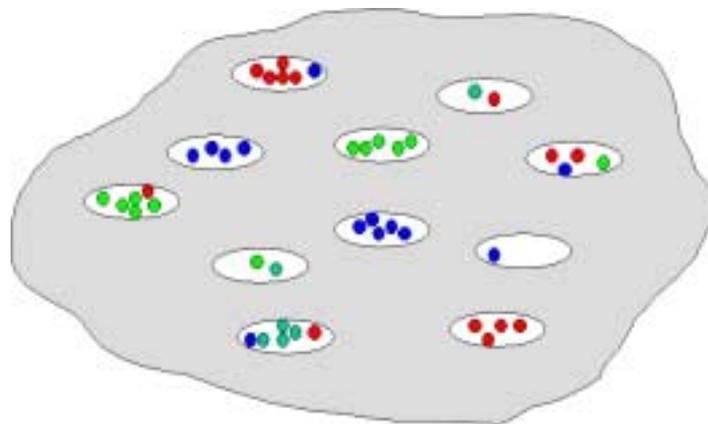


Abbildung 1.1 Schematische Darstellung der möglichen räumlichen Verteilung von konkurrierenden Organismen, wie sie die Grundvoraussetzung im Aggregations-Koexistenz-Modell ist. Die weißen Kreise repräsentieren Ressourcenflecken im Raum, die von Individuen unterschiedlicher Arten (farbige Kreise) ausgebeutet werden. Die innerartliche Aggregation der Individuen über die Ressourcen-Patches reduziert die interspezifische Konkurrenz und erlaubt damit die Koexistenz mehrerer Arten, ohne dass eine artspezifische Ressourcenausnutzung erforderlich ist.

Eine intraspezifische Klumpung der Eier auf einzelnen Ressourcen-Patches hat die Konsequenz, dass es zu einer unvollständigen Durchmischung der konkurrierenden Larvenpopulationen kommt. Denn im Gegensatz zu einer gleichmäßigen Verteilung, bei der jeder Patch die gleiche Anzahl Konkurrenten enthält, findet durch die Aggregation eine Konzentration der Larvenpopulation auf nur wenigen Ressourcen-Patches statt, wodurch Patches unbesetzt bleiben. Wenn unterschiedliche Arten im Mittel ihre Eier nicht auf den selben Patches aggregieren (Abb. 1.1), dann profitieren schwächere Konkurrenten von den Ressourcen, die nur wenige oder gar keine andersartigen Konkurrenten beherbergen. Es ist also im wesentlichen die intraspezifische Eiaggregation der dominanten Arten, welche die partiellen Refugien für die Persistenz konkurrenzschwacher Arten in diesen Lebensgemeinschaften bereitet (Woodcock *et al.* 2002).

Aus der Perspektive der einzelnen Insektenlarve bedeutet die intraspezifische Aggregation, dass im Mittel eine Reduktion der interspezifischen Konkurrenz erreicht wird, jedoch eine relativ gesteigerte intraspezifischen Konkurrenz auf den nahrungslimitierten Ressourcen-Patches die Folge ist (Hartley & Shorrocks 2002; Shorrocks *et al.* 1979; Shorrocks *et al.* 1984). Genau an diesem Punkt steht das ökologische Konzept des Aggregations-Koexistenz-Modells in einem Widerspruch zu dem, was man aus einer evolutionären Perspektive vom Eiablageverhalten der Insekten erwarten würde. Der Widerspruch liegt darin begründet, dass die Insektenweibchen durch eine zufällige oder gar regelmäßige Verteilung ihrer Eier über ein Ressourcenangebot die innerartliche Konkurrenz zwischen den juvenilen Nachkommen verringern könnten und damit einen höheren Reproduktionserfolg erzielen würden (Rohlf & Hoffmeister 2000). In Gegenwart andersartiger Konkurrenten an einem Ort sollten daher die konkurrenzüberlegeneren Arten ihre Eier nicht aggregiert verteilen, da die Kosten durch die Nahrungskonkurrenz mit den schwächeren Arten geringer wären als die durch die intraspezifische Konkurrenz. Es stellt sich also die Frage, warum dominante Arten in diesen Systemen im Laufe eines evolutiven Prozesses die Tendenz zu einer starken innerartlichen Aggregation entwickelt haben und die negativen Effekte von Konkurrenz unter ihren Nachkommen in Kauf nehmen, anstatt in weniger dicht besiedelten Patches erfolgreich gegen die schwächeren Arten zu konkurrieren.

Eine Eiaggregation durch die Insektenweibchen würde sich vor diesem Hintergrund erklären lassen, wenn die Tiere gerade durch die Klumpung ihrer Eier und trotz der intensiveren Konkurrenz zwischen ihren Nachkommen auf einzelnen Ressourcen einen höheren Fitnessgewinn erzielen würden (Tokeshi 1999, Kapitel III). Es kann somit die Hypothese aufgestellt werden, dass eine Zunahme in der Larvaldichte nicht ausschließlich mit negativen Effekten für die Fitness eines Individuums verbunden ist, sondern konkurrenzungebundene Einflussfaktoren den Entwicklungserfolg der Insektenlarven mitbestimmen.

Allee-Effekte vs. negative Dichteabhängigkeit in einem Netzwerk multitrophischer Interaktionen

Ein Phänomen, welches die negativen dichteabhängigen Effekte der Konkurrenz in den Insektengemeinschaften überlagern könnte, ist die Existenz sogenannter Allee-Effekte. Diese Bezeichnung geht auf die Arbeiten des U.S.-amerikanischen Ökologen Wader C. Allee zurück (Zusammenfassung in Allee *et al.* 1967), der beobachtete, dass die Individuen vieler Arten von der Anwesenheit von Artgenossen profitieren, indem sie z.B. bessere Überlebenschancen oder einen höheren Reproduktionserfolg hatten. Nach einer kürzlich erfolgten Revision werden Allee-Effekte definiert als „eine positive Beziehung zwischen einer Fitnesskomponente des Individuums und der Anzahl oder Dichte von Artgenossen“ (Stephens *et al.* 1999). Dies bedeutet also, dass eine messbare Fitnesskomponente eines Organismus, wie die Überlebenswahrscheinlichkeit oder der Fortpflanzungserfolg, höher ist in größeren Populationen (Stephens *et al.* 1999).

Ob jedoch alle Fitnesskomponenten zusammen einen Gesamtanstieg oder eine Abnahme der mittleren individuellen Fitness mit wachsender Population verursachen, hängt von der relativen Einflussnahme negativer Dichteabhängigkeit ab (Abb. 1.2). Aus diesen Gründen differenzieren Stephens *et al.* (1999) zwischen *Teil-Allee-Effekten* (Allee-Effekte, die bei einer bestimmten Fitnesskomponente auftreten) und *demographischen Allee-Effekten* (Allee-Effekte, die auf der Ebene der Gesamtfitness in Erscheinung treten).

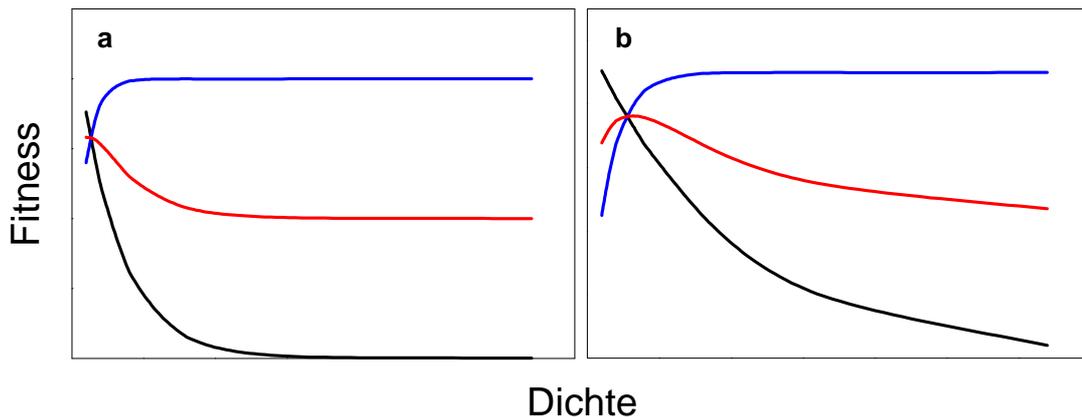


Abbildung 1.2 Teil-Allee-Effekte und demographische Allee-Effekte (nach Stephens *et al.* 1999, verändert). Ein Mechanismus, wie das gemeinsame Übertragen von Mikroorganismen der eierlegenden Insektenweibchen (näheres siehe Text) auf die Entwicklungssubstrate der Larven, kann einen Teil-Allee-Effekt hervorrufen (blaue Linien). Ob dieser Effekt in einen demographischen Allee-Effekt mündet (rote Linien), hängt einerseits von der Intensität des Teil-Allee-Effektes, andererseits von der Stärke negativ dichteabhängiger Faktoren ab, wie Konkurrenz und dem Grad der Nahrungslimitierung (schwarze Linien). Überwiegen die negativen Auswirkungen positiver Dichteabhängigkeit einen relativ schwachen Teil-Allee-Effekt, ergibt sich kein demographischer Allee-Effekt (a). Ist der Effekt von z.B. Konkurrenz schwächer bzw. der Teil-Allee-Effekt relativ stark, ist ein demographischer Allee-Effekt die Folge (b).

So können z.B. Teil-Allee-Effekte, die in Relation zu anderen dichteabhängigen Fitnesskomponenten in demographische Allee-Effekte für Insektenlarven münden, das Potenzial haben als Selektionsfaktoren auf das Eiablageverhalten der Insektenweibchen einzuwirken. Folglich würde sich die Eiaggregation bis zu einem bestimmten Grad in diesen Insektengemeinschaften auszahlen, da die Weibchen durch ein solches Verhalten einen höheren Fitnessgewinn erzielen.

Allee-Effekte für Insektenlarven auf ephemeren Ressourcen sind vor allem aufgrund trophischer Interaktionen in den Lebensgemeinschaften zu erwarten (Courtney *et al.* 1990; Freese & Zwölfer 1996; Ghent 1960; Godfray 1986; Hoffmeister & Rohlf 2001; Utida 1967; Wertheim *et al.* 2002). Beispielsweise wurde kürzlich die Existenz von Teil-Allee-Effekten für eine trophische Interaktion in einem *Drosophila*-System demonstriert. Hier war durch eine zunehmende Anzahl *Drosophila melanogaster*-Weibchen, die die Entwicklungssubstrate der Fliegenlarven belaufen konnten, eine Steigerung der Überlebenswahrscheinlichkeit der Larven bis zur Imago zu beobachten (Wertheim *et al.* 2002). Vermutet wird, dass ein gemeinschaftliches Auftragen von Mikroorganismen (Hefen) durch die Imagines ein für die Larven nachteiliges Schimmelwachstum auf den Brutsubstraten unterdrückt und somit der Entwicklungserfolg der juvenilen Nachkommen verbessert wird (Wertheim *et al.* 2002).

Allerdings ergibt sich aus diesem Teil-Allee-Effekt durch die adulten Tiere kein demographischer Allee-Effekt für die Fliegenlarven, was dafür spricht, dass sich z.B. Nahrungslimitierung dichteabhängig auf den Ressourcen-Patches stärker auf die Larvalentwicklung auswirkt als der Einfluss der Weibchen (vgl. Abb. 1.2). Es bleibt also die Frage ungelöst, ob solche trophischen bottom-up vermittelten Interaktionen Allee-Effekte für die Larven bewirken können und dadurch eine generelle Erklärung für die gregäre Ausbeutung ephemeren Ressourcen durch Insekten bieten.

Möglicherweise blieben demographische Allee-Effekte für die Insektenlarven bisher weitgehend unentdeckt (vgl. Hoffmeister & Rohlf 2001; Wertheim *et al.* 2002), weil die relative Einflussnahme der entgegengesetzt wirkenden dichteabhängigen Prozesse von Teil-Allee-Effekten und z.B. Konkurrenz durch bestimmte Charakteristika der Brutressourcen, wie Nährstoffverfügbarkeit, Wassergehalt, Konsistenz usw., gesteuert werden. Weil die Insektengemeinschaften, auf die das Aggregations-Koexistenz-Modell anwendbar ist, sich durch einen ausgeprägten Opportunismus in der Wahl der Brutressourcen auszeichnen, scheint es erforderlich, die Effekte einer Bandbreite potenzieller Brutsubstrate auf die Larvalentwicklung zu untersuchen, um die tatsächliche Bedeutung von Allee-Effekten für das aggregierte Eiablageverhalten der Adultgeneration zu bewerten (Kapitel III).

Neben bedeutsamen bottom-up-Effekten durch die Brutressourcen können auch natürliche Feinde den dichteabhängigen Entwicklungserfolg der Larven bestimmen (Godfray 1986; Hoffmeister & Rohlf 2001; Price *et al.* 1980; Romstöck-Völkl 1990; Wertheim 2001; Williams *et al.* 2001). Insekten können als Antwort auf solche top-down-Effekte die räumliche Verteilung ihrer Nachkommen so gestalten, dass natürliche Feinde, wie z.B. parasitoide Wespen, nicht in der Lage sind diese effektiv auszubeuten (Hoffmeister 1999; Thompson & Pellmyr 1991). So könnte das Parasitierungsrisiko für Insektenlarven auf ephemeren Ressourcen geringer, je mehr Wirtslarven in einem Substrat-Patch fressen. Derartige Parasitierungsmuster würden einen demographischen Allee-Effekt für die Wirtslarven bewirken. Als Mechanismen für negative Dichteabhängigkeit in der Parasitierung kämen Limitierungen im Eivorrat der Parasitoiden (Walde & Murdoch 1988), Verdünnungseffekte (Hassell 2000) oder dichteabhängige räumliche Refugien (Kapitel IV, Hoffmeister & Rohlf 2001) in Frage.

Bisher wurden allerdings keine Hinweise für eine negativ dichteabhängige Parasitierung von Insektenlarven auf ephemeren Ressourcen gefunden (Driessen & Hemerik 1991; Hoffmeister & Rohlf 2001; Wertheim 2001). Die Eiaggregation deshalb als Feindvermeidungsstrategie grundsätzlich auszuschließen (Wertheim 2001), kann jedoch voreilig sein, da in den untersuchten Systemen nur eine sehr begrenzte Auswahl an Brutressourcen in den Experimenten zum Einsatz kam. Darüber hinaus fehlen umfassendere Beobachtungen zu dichteabhängigen Parasitierungsmustern unter Freilandbedingungen, obwohl bekannt ist, dass Parasitoiden einen wichtigen Mortalitätsfaktor für Insektenlarven auf ephemeren Ressourcen darstellen (Janssen *et al.* 1988).

Drosophila-Gemeinschaften als ökologische Modellsysteme

Das Herausarbeiten möglicher Wege, die zur Evolution der Eiaggregation in Insektengemeinschaften geführt haben, ist ein komplexes Problem. Für eine experimentelle Herangehensweise an diesen Forschungsgegenstand wird ein Modellsystem benötigt, dessen trophische Wechselbeziehungen gezielt manipuliert werden können.

Das Aggregations-Koexistenz-Modell wurde für eine Vielzahl von Insektengemeinschaften verifiziert, wobei weltweit wiederholt Taufliegengemeinschaften (Drosophiliden) Gegenstand der Analysen waren. Diese Tiere sind aufgrund ihres im Insektenreich weitverbreiteten Lebenszyklusstrategie (Abb. 1.3) repräsentativ für eine große Gruppe von Insekten, die fleckhaft verteilte, ephemere Ressourcen besiedeln (Shorrocks & Sevenster 1995). Darüber hinaus sind sie häufig in der Natur zu finden und es gibt ein umfangreiches Basiswissen über die Strukturen des Nahrungsnetzes und die Ökologie von Taufliegen. Viele Arten können leicht kultiviert werden und sind relativ problemlos in Laborexperimenten einsetzbar.

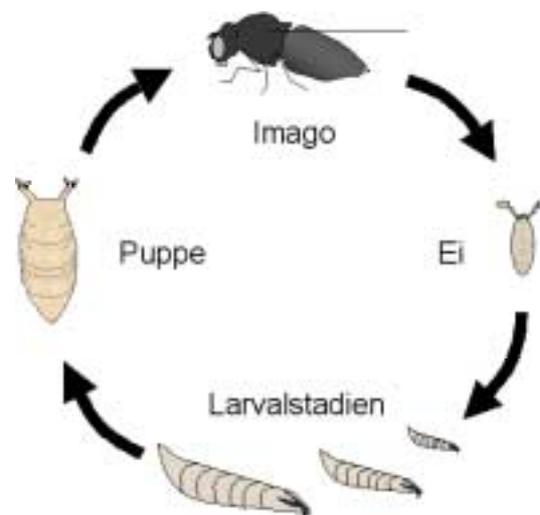


Abbildung 1.3 Schematische Darstellung des Lebenszyklus von *Drosophila*. Die Imago ist das Verbreitungsstadium bei Drosophiliden. Die weiblichen Tiere bilden in polytroph-meroistischen Ovarien länglich-ovale Eier. Die reifen Eier werden beim Durchwandern des Eileiters von dem in paarigen Spermatheken gespeicherten männlichen Samen befruchtet. Die Eier werden auf oder leicht in das Brutsubstrat versenkt gelegt. Die Chorionanhänge der Eier dienen der Sauerstoffversorgung des Embryos unter den oftmals anoxischen Bedingungen der Brutsubstrate. Nach maximal 48 Stunden schlüpft aus den Eiern das erste Larvalstadium. Für cyclorrhaphe Fliegen typisch, werden drei acephale Larvalstadien durchlaufen. Die Kopfderivate sind in den Prothorax der Tiere verlagert und bilden ein Schlundgerüst, dessen Mundhaken nach Außen ragen. Die Mundhaken dienen der Nahrungsaufnahme und der Fortbewegung. Nach dem Erreichen eines kritischen Verpuppungsgewichtes verlassen die Larven oftmals das Substrat und verpuppen sich in der Kutikula der Drittlarve. Die Exuvie des dritten Larvalstadiums beherbergt dann eine freie Puppe; insgesamt bezeichnet man dieses Stadium als Tönchenpuppe. Nach einer artspezifischen Puppenruhe wird durch Hervorpressen der Stimblase (Ptilinum) des adulten Tieres der Deckel des Pupariums abgesprengt und die Imago befreit sich aus der Puppenbehausung. Je nach Art benötigen die *Drosophila*-Weibchen nach dem Schlupf mehrere Tage, bis sie legebereite Eier produziert haben. (Die Darstellung ist nicht maßstabsgetreu)

Die im Zentrum dieser Arbeit stehende Art ist *Drosophila subobscura* Collin. Die Fliege ist ursprünglich in nahezu ganz Europa beheimatet (Krimbas 1993), breitete sich aber seit mehreren Jahrzehnten erfolgreich auf dem amerikanischen Kontinent aus (Pascual *et al.* 1993). Obwohl sich die Larven von *D. subobscura* auch auf Pilzen, in Saftflüssen an Bäumen oder auf verfaulendem Pflanzenmaterial entwickeln, werden schwerpunktmäßig fermentierende Früchte zur Eiablage gewählt (Shorrocks 1982), wobei die Tiere sowohl in naturnahen Lebensräumen als auch in unmittelbarer Nähe zu menschlichen Behausungen zu finden sind (Püttker 2002). Die Larven ernähren sich auf diesen Substraten von Mikroorganismen, wie Hefen und Bakterien (Begon 1982). Top-down gesteuerte Mortalität wird besonders durch mehrere Parasitoidenarten verursacht, deren Nachkommen sich in den Larven und Puppen von *D. subobscura* äußerst erfolgreich entwickeln (Janssen 1989).

Die Eiverteilung durch *D. subobscura*-Weibchen ist unter Laborbedingungen wie auch im Freiland aggregiert (Atkinson & Shorrocks 1984; Hoffmeister & Rohlf 2001). Gegenüber anderen *Drosophila*-Arten ist *D. subobscura* unter temperaten Klimabedingungen konkurrenzüberlegen (Davis *et al.* 1998), womit die räumlichen Eiablageentscheidungen dieser Art wesentlich die Koexistenzbedingungen für konkurrenzschwächere Arten steuern sollten (vgl. Woodcock *et al.* 2002). Deshalb macht es Sinn, gerade diese weitverbreitete und dominante Art bezüglich der Auswirkungen trophischer Interaktionen auf das gregäre Leben der Larven zu untersuchen.

Zielsetzung und Zusammenfassung der Studie

Das Ziel dieser Arbeit ist es, aus einer evolutionsökologischen Perspektive zu verstehen, weshalb Insekten auf nahrungslimitierten Ressourcenflecken aggregierte Eiverteilungen produzieren, obwohl sie damit, wie oben dargestellt, eine gesteigerte Konkurrenz zwischen ihren Nachkommen zulassen. Aufbauend auf der Analyse der räumlichen Verteilungsmuster schlüpfender Drosophiliden aus im Freiland gesammelten Brutsubstraten (Kapitel II) wurden die wichtigsten ökologischen Interaktionen ausgewählt und daraufhin die Kosten und der Nutzen der Eiablageentscheidungen von *D. subobscura* im Detail untersucht (Kapitel III und IV).

Kapitel II — Eine Feldstudie wurde durchgeführt, um erstmalig das Aggregations-Koexistenz-Modell für *Drosophila*-Gemeinschaften auf fermentierenden Früchten einer temperierten Klimazone zu überprüfen. Über einen Zeitraum von drei Jahren konnte für verschiedene Standorte gezeigt werden, dass die innerartliche Aggregation über vergärende Pflaumen die lokale Koexistenz der Fliegenarten erklärt und nicht durch eine artspezifische Ressourcenaufteilung begründet werden kann. Die Ergebnisse dieser Freilanduntersuchung erlauben die Herstellung einer Verbindung zwischen der Eiaggregation als proximatem Mechanismus für die Artenkoexistenz und der Eiaggregation als Teil der adaptiven Lebenszyklusstrategie der Fliegen. Hieraus ergibt sich erneut die Frage, weshalb die Fliegenweibchen ihre Eier aggregiert über die Früchte verteilen, obwohl sie dadurch eine gesteigerte Konkurrenz unter den eigenen Nachkommen zulassen. Eine Analyse der dichteabhängige Parasitierungsmuster der Drosophiliden auf den eingetragenen Früchten wird in Kapitel IV dargestellt.

Kapitel III — Indem einzelnen Weibchen von *D. subobscura* unterschiedliche verfaulende Früchte zur Eiablage angeboten wurden, konnte gezeigt werden, dass die Tiere in ihren Eiablageentscheidungen flexibel auf Unterschiede im Brutsubstrat reagieren. Als direkte Steuergrößen für die mittlere Eigelegegröße bei den Fliegen kommt sowohl die Größe der Fruchtsubstrate als auch deren Saccharosegehalt in Frage. Die Gelegegrößen waren deutlich kleiner als die für die Weibchen produktivste Larvaldichte, weshalb vermutet werden kann, dass die Tiere eine Eiablagestrategie verfolgen, die ihren lebenslangen Reproduktionserfolg durch Eiablagen auf mehr als nur einer einzigen Frucht maximiert. Trotz substratspezifischer Unterschiede war die interindividuelle Variabilität in der Eigelegegröße enorm. Generell scheinen die Tiere, unter den vorherrschenden Versuchsbedingungen, nicht durch die Verfügbarkeit von Brutressourcen limitiert zu sein, sondern auf einigen Fruchtsubstraten sogar durch die Anzahl legebereiter Eier.

Auf der Suche nach einem Zusammenhang zwischen den Eiablageentscheidungen der Fliegenweibchen und dem Entwicklungserfolg der Nachkommen, konnten durch gezielte Manipulation der Larvaldichte auf den Fruchtsubstraten die dichteabhängigen Fitnesskonsequenzen für die Larven dargestellt werden. Von zentraler Bedeutung ist das Ergebnis signifikanter nichtlinearer Zusammenhänge zwischen der Larvaldichte und der Überlebenswahrscheinlichkeit vom Ei bis zur Imago auf bestimmten Brutsubstraten. Dieses Ergebnis weist auf die Existenz von bottom-up vermittelten Allee-Effekten für die Fliegenlarven hin. Die Allee-Effekte fielen sogar noch extremer für die Larven aus, wenn, anstatt des Übertragens der Larven per Hand, mehrerer Fliegenweibchen in einem Populationskäfig unterschiedliche Eidichten auf den Früchten produzierten. Neben den Eiablageentscheidungen konnten weitere maternale Effekte auf den Entwicklungserfolg der Fliegennachkommen festgestellt werden, die an der Entstehung der Allee-Effekte für die Larven beteiligt sein können. Hierbei scheint eine Interaktion der eierlegenden Weibchen mit Hefen wichtig zu sein, welche von den Fliegen auf die Substrate übertragen werden könnten und dadurch die Entwicklungsbedingungen für die Larven auf einer Frucht verbessern. Sollte sich durch das gemeinschaftliche Auftragen von Hefen mehrerer Weibchen ein positiver Effekt für die Larvalentwicklung ergeben, würde sich erklären lassen, weshalb festgestellt wurde, dass einzelne *D. subobscura*-Weibchen bereitwilliger auf solchen Früchten Eier legen, die bereits ein Gelege anderer Weibchen beherbergten. Diese Verhaltensweisen der Tiere können die zugrunde liegenden Mechanismen dafür sein, dass eine Zunahme der Larvaldichte nicht immer mit negativen Effekten verbunden sein muss, sondern Allee-Effekte bedeutsamer für den Entwicklungserfolg der Fliegenlarven sein können, sodass die Fitness der Larven bei mittleren Dichten maximal ist.

Die Analyse des substratabhängigen Entwicklungserfolges der *Drosophila*-Larven spiegelt eine hohe Variabilität in den Fitnesskonsequenzen für die Fliegenweibchen wider, wodurch kein einfaches Optimum in der Eigelegegröße vorhergesagt werden kann. Vor diesem Hintergrund wird die starke Varianz in der Eigelegegröße als Spiegelbild einer gemischten Eiablagestrategie interpretiert, die aufgrund der Unvorhersehbarkeit des Entwicklungserfolges der Larven Elemente von *bet-hedging* („auf Nummer sicher gehen“) und *gambling* („Glücksspiel“) vereint. Falls die Mehrzahl der genutzten Brutsubstrate unter Feilandbedingungen Allee-Effekte für die *Drosophila*-Larven vermitteln sollte (s. auch Kapitel IV), würde es sich für die Fliegenweibchen als optimal erweisen, einen größeren Teil ihrer Eier in große Gelege zu investieren (*gambling*).

Kapitel IV — Die Analyse der dichteabhängigen Parasitierungsmuster von Drosophilidenlarven durch Parasitoiden auf im Freiland gesammelten Fruchtsubstraten (Kapitel II) ergab entweder Dichteunabhängigkeit oder gar negative Dichteabhängigkeit. In keinem Fall wurde eine positive Dichteabhängigkeit in der Parasitierung beobachtet. Durch den Einsatz natürlicher Brutsubstrate in Laborexperimenten konnte die Hypothese der Existenz negativer Dichteabhängigkeit in der Parasitierung von *D. subobscura*-Larven durch zwei häufige parasitoide Wespenarten bestätigt werden. Denn aufgrund des Parasitierungsverhaltens einzelner Wespen wurde auf drei der vier eingesetzten Fruchtarten eine signifikante Abnahme im Anteil parasitierter Larven dokumentiert, je mehr Wirte in einer Frucht fraßen. Es gibt also einen refugiengebundenen Allee-Effekt für die Fliegenlarven.

Durch eine differenzierte Analyse des Anteils parasitierter *Drosophila*-Larven als Funktion der Verteilung der Wirte im Fruchtgewebe wurde die Annahme bestätigt, dass räumliche Refugien auf natürlichen Brutsubstraten den Parasitierungserfolg der Wespen und damit das Mortalitätsrisiko der Fliegenlarven beeinflussen. Da bekannt ist, dass die Parasitoiden die Gesamtsuchzeit auf einem Patch der Verfügbarkeit von Wirten anpassen, sind die Auswirkungen der räumlich-dichteabhängigen Refugien für die Larven sogar in den Verhaltensantworten der Wespen zu finden: Im Gegensatz zu Substraten ohne derartige Refugien, auf denen die Aufenthaltszeit der Wespen linear mit der Wirtsdichte ansteigt, konnte die Aufenthaltszeit der Parasitoiden als Funktion der Wirtsdichte auf Substraten mit Refugium nur durch nichtlineare statistische Modelle beschrieben werden.

Diese Erkenntnisse widersprechen der verbreiteten Meinung, dass *Drosophila*-Parasitoid-Interaktionen immer mit Nachteilen für das Überleben der Larven verbunden sind, je mehr Fliegennachkommen sich in einem Substrat-Patch befinden. Erstmals muss demnach die Eiaggregation bei Drosophiliden als eine Feindvermeidungsstrategie diskutiert werden.

Kapitel V — Dieses Kapitel fasst zum einen die Umweltbedingungen zusammen, unter denen das Eiablageverhalten der Fliegen evolviert ist, und bietet zum anderen eine Diskussion darüber, welche Verhaltensantworten der Insekten sich als optimal erweisen, wenn die Eiablagemöglichkeiten für die Tiere unvorhersehbar sind. Durch einen zwischenartlichen Vergleich der reproduktiven Eigenschaften von *D. subobscura* und *D. melanogaster* wird deutlich, wie unterschiedlich die individuellen Eiablageentscheidungen zwischen Arten sein können, obwohl das Eiablageverhalten der verschiedenen Arten unter sehr ähnlichen Umweltbedingungen evolviert sein muss. Trotz dieser artspezifischen Unterschiede im Eiablageverhalten der Fliegen, ist es möglich die Eiablageentscheidungen in eine artübergreifende Substratwahl- und Eiablagetheorie einzubinden, allerdings sind die Optimalitätskriterien jeweils andere. Bezüglich der starken Eiaggregation durch Drosophiliden liefert die Entdeckung sowohl substrat- als auch refugiengebundener Allee-Effekte eine neue Argumentationsgrundlage für die Evolution aggregierter Eiverteilung über ephemere Ressourcen und damit einen funktionalen Erklärungsansatz für die Artenkoexistenz in den Fliegengemeinschaften.

Mit Hinweisen auf zukünftige Forschungsansätze, wird zum einen die Bedeutung genetischer Variabilität im Eiablageverhalten der Fliegen hervorgehoben, zum anderen die Rolle der intra- und interspezifische Informationsausnutzung für die unabhängige Aggregation mehrerer Arten an einem Ort betont. Letzteres erfordert einen zwischenartlichen Vergleich der Funktion von Aggregationspheromonen für das räumliche Eiablageverhalten der Fliegenweibchen.

Kapitel II

Aggregation und Koexistenz in fruchtbesiedelnden Taufliegengemeinschaften



Aggregation und Koexistenz in fruchtbesiedelnden Taufliegengemeinschaften

Einleitung

Je weniger die Populationen konkurrierender Arten miteinander in Kontakt kommen, desto wahrscheinlicher und stabiler ist deren Koexistenz an einem Ort (Begon *et al.* 1996). Die Mechanismen, die zu einer Separierung der Arten führen, können sehr vielfältig sein (Tokeshi 1999), wobei das Konzept der Nischendifferenzierung (MacArthur & Levins 1967) oder die Effekte von Räubern (Paine 1966) und Störung (Connell 1979) zu den prominentesten Erklärungsansätzen gehören.

In einer Umwelt mit heterogen verteilten Ressourcen (was zu einem gewissen Grad für alle Habitate gilt) können konkurrierende Arten koexistieren, wenn Variation in den Populationsdichten zwischen Habitatflecken das Gleichgewicht von interspezifischen zu intraspezifischen Konkurrenz verschiebt (Kapitel I, Atkinson & Shorrocks 1981; Hanski 1981). Dieses Aggregations-Koexistenz-Modell (Kapitel I) provoziert die Frage nach der Notwendigkeit einer Nischendifferenzierung zwischen den konkurrierenden Arten (Atkinson & Shorrocks 1984; Green 1986 Worthen & McGuire 1988; Chesson 1991a; Shorrocks 1991; Chesson 1991b)[§]. Ersetzt man, in Bezug auf opportunistische Insektengemeinschaften, den Begriff der ökologischen Nische durch die für die Larvalentwicklung notwendigen Ressourcen (z.B. verfallende Früchte, Pilze, Dung oder Aas) (vgl. Pianka 1981), so ist tatsächlich das Fehlen einer artspezifischen Ressourcennutzung durch die eierlegenden Weibchen auffällig (Kapitel I). Allerdings gibt es vereinzelt Beobachtungen, die auch Argumente für eine artspezifische Ressourcenausnutzung als Ursache für die aggregierte Eiverteilungen zulassen (Toda *et al.* 1999; Worthen & McGuire 1988).

Vor dem Hintergrund der begründeten Annahme, dass sowohl innerartliche Aggregation über Ressourcen-Patches als auch Ressourcenaufteilung zwischen Arten ursächlich für die Koexistenz in diesen Insektengemeinschaften sein kann, führte Sevenster (1996) eine Revision des Aggregations-Koexistenz-Modells durch und schlug eine effektive Methode zur mathematischen Analyse der relativen Effekte von Aggregation und Ressourcenaufteilung vor (siehe Material & Methoden). Mittels dieser Methodik wurde für den lokalen Artenreichtum einer Reihe von Insektengemeinschaften die überragende Bedeutung intraspezifischer Aggregation gegenüber einer artspezifischen Ressourcenaufteilung verifiziert (Krijger & Sevenster 2001; Mitsui & Kimura 2000; Sevenster & van Alphen 1996; Toda *et al.* 1999; Wertheim *et al.* 2000; Woodcock *et al.* 2002). Darüber hinaus erklärt das Aggregations-Koexistenz-Modell nicht nur rein qualitativ Koexistenz, sondern kann auch quantitativ

[§] Die Reihenfolge der Zitate kennzeichnet den chronologischen Ablauf des wissenschaftlichen Disputes über die Notwendigkeit ökologischer Nischendifferenzierung für die Erklärungskraft des Aggregations-Koexistenz-Modells

Unterschiede im lokalen Artenreichtum erklären, d.h., je stärker die räumliche Aggregation ausfällt, desto höher ist die Anzahl koexistierender Arten (Krijger & Sevenster 2001).

Weltweit haben Vergesellschaftungen von Taufliegen (Drosophiliden) den Status von Modellgemeinschaften für die experimentelle Überprüfung des Aggregations-Koexistenz-Modells eingenommen, wie z.B. pilzbesiedelnde Drosophiliden in Nordamerika (Jaenike & James 1991), Japan (Toda *et al.* 1999), den Niederlanden (Wertheim *et al.* 2000) und fruchtbesiedelnde *Drosophila*-Gemeinschaften im tropischen Mittelamerika (Krijger & Sevenster 2001; Sevenster & van Alphen 1996).

Die vorliegende Arbeit beinhaltet eine Überprüfung des Aggregations-Koexistenz-Modells für fruchtbesiedelnde Taufliegengemeinschaften im Großraum Kiel, Norddeutschland. Für diese Analyse wurden innerhalb eines Zeitraums von drei Jahren an insgesamt sechs verschiedenen Standorten das Artenspektrum und die räumliche Verteilung schlüpfender Fliegen über vergärende Früchte (verschiedene „Pflaumen“, *Prunus domestica*, Rosacea) erfasst. Ziel war es, die Vorhersagen des Aggregations-Koexistenz-Modells für fruchtbesiedelnde Drosophiliden der temperaten Zone zu testen und damit den direkten Bezug zwischen dem ökologischen Phänomen der Artenkoexistenz und einer evolutionsökologischen Betrachtungsweise der Ursachen und Konsequenzen der Aggregation von Konkurrenten herzustellen. *Drosophila subobscura* wurde bezüglich ihrer räumlichen Verteilung eingehender untersucht, da ihr als dominante (Krimbas 1993, diese Studie) und konkurrenzüberlegene Art (Davis *et al.* 1998) eine wichtige Rolle als regulierender Faktor für die Koexistenzbedingungen konkurrenzschwächerer Arten zukommt (Kapitel I).

Material & Methoden

Fruchtsammlungen

In den Jahren 1999 – 2001 wurden im Großraum Kiel (54°N, 10°E) an insgesamt sechs verschiedenen Standorten die lokalen Gemeinschaften fruchtbesiedelnder Drosophiliden analysiert. Hierzu wurden fruchttragende ‚Pflaumen‘-Bäume (*Prunus domestica*, Rosacea) ausgewählt. Vier der Standorte befanden sich in der unmittelbaren Nähe oder auf dem Campusgelände der Christian-Albrechts-Universität Kiel, wobei die Standorte durchschnittlich etwa 600 Meter (min. 250 Meter, max. 1600 Meter) voneinander entfernt lagen. Die Region ist durch ein Mosaik aus Kleingärten, Grünanlagen, Siedlungen und unbeeinflusster Vegetation gekennzeichnet.

Der Standort KIEL01 befand sich direkt an einer Hauswand in unmittelbarer Nähe eines Parkplatzes und eines gepflasterten Weges auf dem Campusgelände. Die zu Boden gefallenen gelben Mirabellen (*P. domestica* var. *syriaca*) lagen zu etwa 30% auf dem Weg und zu etwa 70 % in einer mit Sträuchern bestandene Grünanlage. Im August 1999 wurde hier eine Zufallsstichprobe von Früchten genommen (Tab. 2.1).



Abbildung 2.1 Im Freiland markierte Pflaumen an Standort KIEL02.

KIEL02 befand sich im Botanischen Garten der Universität Kiel. Die Pflaumen (*P. domestica*) fielen hier auf kurzgemähten, beschatteten Rasen. An diesem Standort wurde die Expositionsdauer der Früchte kontrolliert, indem zu Beginn des Fruchtfalls alle bereits zu Boden gefallenen Früchte entfernt wurden. Die anschließend neu vorgefundenen Früchte wurden mit einem Stück Paketband und einer kleinen nummerierte Flagge gekennzeichnet (Abb. 2.1). Die so markierten Früchte wurden nach exakt zehn Tagen Exposition ins Labor gebracht und ausgezüchtet (s.u.). Diese Prozedur wurde durchgeführt, um festzustellen, ob die Verteilungsmuster schlüpfender Fliegen durch die Sammelmethode (zufällig, ohne Kenntnis von der Expositionsdauer der Früchte vs. bekannte Expositionsdauer) grundsätzlich beeinflusst wurde. Die gleiche Sammelmethode wurde auch für Standort KIEL03 Ende August 2000 angewendet. Hier wurden Zwetschgen (größer als die Pflaumen von KIEL02; siehe Tab. 2.1) markiert, die in einer

schattigen, unbeeinflussten Gebüschvegetation zu Boden fielen. Auch diese Früchte wurden für zehn Tage auf dem Boden belassen.

Im August 2001 wurde der Standort KIEL04 beprobt. Die Zwetschgen fielen hier auf einen mit Ruderalpflanzen bestehenden Vegetationsstreifen, in direkter Nähe zu einem Kleingartengelände und einem durch eine Straße getrennten Brachgelände. Die Standorte KIEL01 bis KIEL03 konnten in den Jahren 1999 bzw. 2000 nicht besammelt werden, da der Fruchtansatz nur sehr spärlich war oder ganz ausfiel.

Zwei weitere Sammelorte befanden sich in Großkönigsförde (GKF), das etwa 14 Kilometer nordwestlich von der vorhergehenden Region KIEL entfernt liegt. Hierbei handelt es sich um eine relativ kleine, bäuerlich geprägte Ansiedlung (ca. 350 Einwohner), die vollständig von intensivlandwirtschaftlicher Nutzfläche umgeben ist. Naturnahe Vegetation in Form eines kleinen Waldes ist erst in etwa zwei Kilometer Entfernung von den Sammelorten zu finden. Die Standorte selbst waren nur etwa 20 Meter voneinander entfernt. Die Früchte der beiden Bäume fielen auf ein nordost-exponiertes, schattiges Rasenstück. Bei den Früchten handelt es sich um Mirabellen (*P. domestica* var. *syriaca*), wobei der eine Baum gelbe Früchte (GKFg), der andere blauviolette Früchte (GKFb) trug. Außerdem unterschieden sich die Früchte in ihrer Größe und der Häufigkeit als Brutsubstrat für die Fliegen (Tab. 2.1). Beide Standorte wurden jeweils durch die Entnahme von Zufallsstichproben von Früchten im August 2000 und 2001 beprobt (Tab. 2.1).

An jedem Standort wurde durch die zufällige Auswahl mehrerer Flächen von 1m² die Frucht-dichte ermittelt. Über die ungefähre Bestimmung der Gesamtfläche, auf der sich Früchte befanden, wurde dann die Gesamtzahl der am Boden liegender Früchte abgeschätzt (Tab. 2.1).

Zur Charakterisierung der Früchte wurde mittels einer Stichprobe der Durchmesser der Brut-substrate gemessen. Hierüber wurde das Volumen berechnet, wobei eine Kugelform angenommen wurde: $V = \frac{4}{3} \pi r^3$; r ist der Radius. Diese einfache Volumenberechnung konnte auch für nicht exakt kugelförmige Früchte, wie den Zwetschgen, aufrechterhalten werden, solange der Durchmesser nicht als die Länge, sondern die maximale Breite (im rechten Winkel zur Fruchtlänge, zwischen Stielansatz und Fruchtspitze) gemessen wurde. Verdrängungsexperimente in einem mit Wasser befüllten Mess-zylinder bestätigten weitgehend die Annahme einer Kugelform für die Volumenberechnung der Früchte.

Tabelle 2.1 Standortparameter: N ist die Anzahl gesammelter Früchte. Siehe Text zur Abschätzung der Frucht-dichte und des Fruchtangebotes insgesamt. Fruchtgröße x Früchte insgesamt, also das Gesamtvolumen der zu Boden gefallenen Früchte kann als Abschätzungskriterium für allein auf die Ressourcenmenge bezogenen Habitatgröße interpretiert werden. Für die Bestimmung der mittleren Fruchtgröße wurden für jeden Standort jeweils 12 Früchte vermessen.

| Jahr | Standort | Frucht | N | Mittlere Frucht-dichte [pro m ²] ±SE (N) | Früchte insgesamt | Mittlere Fruchtgröße [cm ³] ±SE | Fruchtgröße x Früchte insgesamt [cm ³] |
|------|----------|-------------------|-----|--|-------------------|---|--|
| 1999 | KIEL01 | Mirabellen (gelb) | 62 | 19.6 ±2.38 (5) | ~490 | 8.78 ±0.37 | ~4302 |
| 2000 | KIEL02 | Pflaumen | 89 | 16.17 ±1.91 (6) | ~647 | 16.17 ±0.91 | ~10461 |
| 2000 | KIEL03 | Zwetschge | 101 | 12.83 ±1.36 (6) | ~642 | 29.47 ±1.12 | ~18919 |
| 2000 | GKFG | Mirabellen (gelb) | 200 | 31.83 ±1.57 (6) | ~636 | 5.70 ±0.47 | ~3625 |
| 2000 | GKFB | Mirabellen (blau) | 157 | 12.71 ± 2.60 (7) | ~254 | 7.85 ±0.35 | ~1993 |
| 2001 | KIEL04 | Zwetschgen | 71 | 5 ± 2.0 (5) | ~78 | 33.68 ±1.17 | ~2627 |
| 2001 | GKFG | Mirabellen (gelb) | 186 | 25.33 ±2.67 (7) | ~507 | 6.52 ±0.44 | ~3305 |
| 2001 | GKFB | Mirabellen (blau) | 59 | 10 ±1.20 (6) | ~200 | 6.95 ±0.38 | ~1390 |

Bei allen Fruchtauflesungen mittels Zufallsstichproben wurde darauf geachtet, dass die Früchte Verletzungsstellen aufwiesen, da nur hier die Fliegen erfolgreich Eier ablegen können. Dieser Eingriff in die Zufallssammlung ist wichtig, da sonst Früchte in die Analyse der räumlichen Verteilung der schlüpfenden Fliegen mit einfließen, die für die Insekten keine Eiablageorte darstellten (vgl. Shorrocks & Bingley 1990). Dies würde eine sammlungsbedingte Zunahme im Grad der Aggregation der Fliegen zur Folge haben, die nicht durch das Eiablageverhalten der Tiere produziert wurde. Die mittlere Frucht-dichte, die abgeschätzte Anzahl Früchte insgesamt und das Produkt aus Fruchtgröße und Fruchtanzahl (Tab. 2.1) wurde für die Menge ungeeigneter Früchte korrigiert. Der Anteil nicht belegbarer Früchte lag zum Zeitpunkt der Sammlungen an allen Standorten bei etwa einem Prozent.

Die gesammelten Früchte wurden unverzüglich einzeln in Kunststoffröhrchen (10 cm hoch, 5 cm Durchmesser) überführt, die eine etwa 2 cm dicke Schicht aus Agar enthielten. Der Agarboden vermied ein vorzeitiges Austrocknen der Substrate. Die Fruchtsubstrate wurden bei 18 ±1°C und einer Fotoperiode von 16 Stunden inkubiert. Die Röhrchen wurden drei Monate lang alle zwei Tage nach geschlüpften Imagines überprüft, die gegebenenfalls sofort aus den Röhrchen entfernt und tiefgefroren

aufbewahrt wurden. Die geschlüpften Drosophiliden wurden mit dem Bestimmungsschlüssel von Bächli & Burla (1985) bis zur Art determiniert. Lediglich die sehr schwer aufzutrennenden Schwesterarten *Drosophila melanogaster* / *D. simulans* wurden zu einem Artenkomplex zusammengefasst und in den Analysen als eine Art betrachtet.

Analyse der Fliegengemeinschaften

Die Analyse der Fliegengemeinschaften wurde für jeden Standort nach der Methode von Sevenster (1996) durchgeführt, deren Vorgehensweise im Folgenden beschreiben wird.

Der erste kritische Parameter ist der Grad des innerartlich aggregierten Schlupfes der Drosophiliden über die Früchte. Als Maß für die intraspezifische Klumpung hat sich der Aggregationsindex J bewährt (Ives 1988; Sevenster 1996). J ist hierbei die proportionale Zunahme in der beobachteten Dichte artgleicher Konkurrenten relativ gegenüber einer zufälligen Verteilung:

$$J = \frac{\frac{\sum n_i(n_i - 1)}{N} - m}{m},$$

wobei n_i die Anzahl Individuen in Patch (Frucht) i , N die Gesamtzahl der Individuen aus allen Patches und m die mittlere Anzahl Individuen pro Patch ist. Wenn $J = 0$ ist, sind die Individuen zufällig verteilt, während beispielsweise ein Wert für $J = 0.5$ einen 50%igen Anstieg in der Dichte gleichartiger Individuen anzeigt.

Der Grad der interspezifischen Assoziation ist der zweite wichtige Faktor für diese Analyse. Der Grad der interspezifischen Assoziation wird über die Berechnung von C erfasst (Ives 1988; Sevenster 1996) und beschreibt den proportionalen Anstieg heterospezifischer Konkurrenten relativ zu einer Zufallsverteilung:

$$C_{xy} = \frac{\frac{\sum n_{xi}n_{yi}}{N_x} - m_y}{m_y},$$

wobei x und y die zwei betreffenden Arten (Artenpaar) widerspiegeln. Wenn die beiden Arten zufällig über Patches miteinander assoziiert sind, ist $C = 0$. Wenn $C > 0$ ist, sind sie positiv miteinander assoziiert, wenn $C < 0$ ist, sind sie negativ miteinander assoziiert. Letzteres kann man als eine art-spezifische Ressourcenaufteilung interpretieren (Wertheim *et al.* 2000).

Da die Individuen der Arten in einer Gemeinschaft gewöhnlich nicht in Paaren miteinander konkurrieren, sondern eher einer Vielzahl unterschiedlicher Konkurrenten gleichzeitig ausgesetzt sind, hat sich der sogenannte *superspecies*-Ansatz bewährt. Hierbei wird die Persistenz einer Art in der Gemeinschaft abgeschätzt, indem die Individuen aller anderen Arten als eine konkurrierende *superspecies* betrachtet werden (Sevenster 1996; Shorrocks & Rosewell 1986; Shorrocks & Rosewell 1987; Wertheim *et al.* 2000). Dieser Ansatz nimmt an, dass alle Konkurrenten durch einen mittleren Konkurrenzkoeffizienten gewichtet werden können, wobei spezifische Unterschiede in den Lebenszyklusstrategien der verschiedenen Arten ignoriert werden (Sevenster 1996).

J und C wurde aus der Verteilung der geschlüpften adulten Taufliegen berechnet, wodurch eine Abschätzung der Verteilung der Fliegenlarven bzw. Eier über die Früchte erreicht werden soll. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass durch dieses Verfahren auf eine Verteilung von Individuen geschlossen wird, die vor der, durch möglicherweise konkurrenzgeprägten Entwicklung der Larven, vorhanden war. J und C verändern sich jedoch nicht, wenn Individuen zufällig von der Verteilung der Fliegen verloren gehen, z.B. durch dichteunabhängige Mortalität (Sevenster 1996). Allerdings ist es möglich, dass durch Konkurrenz und Prädation nicht zufällige, sondern dichteabhängige Mortalität unter den Fliegenlarven auftritt. Generell wird für *Drosophila*-Gemeinschaften angenommen, dass dichteabhängige Konkurrenz nicht zu Mortalität führt, sondern sich durch z.B. eine Reduktion in der Körpergröße niederschlägt (Sevenster & van Alphen 1996; Wertheim *et al.* 2000). Diese Voraussetzung scheint jedoch nicht allgemeingültig zu sein, da Larvalmortalität durchaus ein Faktor ist, der direkt regulierend auf das Populationswachstum von Drosophiliden einwirken kann (Kapitel III, Hoffmeister & Rohlf 2001; Jones *et al.* 1996). Wie in Kapitel IV dargestellt ist, kann auch Mortalität durch natürliche Feinde dichteabhängig wirken, was die Verteilung der geschlüpften Imagines beeinflusst (siehe auch Driessen & Hemerik 1991; Hoffmeister & Rohlf 2001). Es ist jedoch anzumerken, dass dichteabhängige Mortalität zu einer Verteilung geschlüpfter Fliegen führt, die weniger stark aggregiert ist als die der ursprünglichen Eiverteilung. Demzufolge ist die über den Fliegenschlupf ermittelte Verteilung der konkurrierenden Larvalstadien eine eher zurückhaltende Einschätzung der eigentlichen Stärke der intraspezifischen Aggregation (Wertheim *et al.* 2000).

J und C können kombiniert werden, um die Bedingungen für die Persistenz einer Art in den Gemeinschaften zu erhalten. Sevenster (1996) leitete eine notwendige und hinreichende Bedingung für die Persistenz einer Fokusart x in der Anwesenheit der Art y (oder die Anwesenheit aller anderen Arten) her:

$$T_{xy} = \frac{C_{xy} + I}{J_y + I},$$

wobei T_{xy} als der ‚relative Effekt der Aggregation der Art y auf Art x ‘, oder als ‚der relative Effekt der Aggregation andersartiger Konkurrenten‘ definiert ist (Sevenster 1996).

Wenn $T_{xy} < 1$ ist, ist die Bedingung für die Persistenz der Art x in einer Gemeinschaft erfüllt. Diese Bedingung kann durch einen niedrigen Grad der Assoziation C (Ressourcenaufteilung) und/oder durch hohe Werte für J erreicht werden. Um den relativen Effekt von Ressourcenaufteilung zwischen den Arten und der intraspezifischen Assoziation für die Koexistenz abzuschätzen, kann die interspezifische Assoziation C gegen die intraspezifische Aggregation J grafisch aufgetragen werden (Shorrocks & Sevenster 1995; Wertheim *et al.* 2000). Aus Gründen der Skalierung wird $\log(C + 1)$ gegen $\log(J + 1)$ aufgetragen (Abb. 2.3), wobei Datenpunkten unterhalb der Diagonalen $C = J$ Persistenz, Punkte darüber eine Extinktion der Art x vorhersagen. Die Lage der Punkte relativ zu den Linien $J + 1 = 1$ und $C + 1 = 1$ zeigt an, ob Ressourcenaufteilung oder innerartliche Aggregation für die Vorhersagen verantwortlich ist (Wertheim *et al.* 2000).

Als Index für die Artenvielfalt in den Fliegengemeinschaften an einem Standort wurde der Shannon-Weaver-Index (H_s) berechnet, der sowohl die Anzahl Arten als auch die Verteilung der Anzahl Individuen auf die jeweiligen Arten, also die Dominanzverhältnisse, berücksichtigt (Townsend *et al.* 2000):

$$H_s = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i ,$$

mit s der Gesamtzahl an Arten und p_i der relativen Häufigkeit der i -ten Art.

Statistische Analyse

Mögliche Effekte der Standortparameter auf die Zusammensetzung der Artengemeinschaften sowie deren Einfluss auf spezifische Eigenschaften der Fliegengemeinschaften wurden mittels generalisierter linearer Modelle (GLM) analysiert. Hierfür kam die Genmod-Prozedur des Statistikpakets SAS (Version 8.2) zum Einsatz. Für alle Analysen wurde eine flexible Gammaverteilung und die *power(-1)* link function spezifiziert.

Optional wurde die *dscale*-Funktion verwendet, falls die *scaled deviance* als Abschätzungskriterium für die Anpassung eines Modells an die erhobenen Daten von 1 abwich, um für *overdispersion* zu korrigieren. Diese Prozedur vermeidet die versehentliche Ablehnung einer wahren Nullhypothese (Typ I – Fehler) (Stokkebo & Hardy 2000). Um den Erklärungswert einer Variablen in einem GLM zu beschreiben, werden die Ergebnisse der Typ III-Statistik dargestellt (F -Statistik). Der F -Wert zeigt an, ob das Entfernen einer Erklärungsvariablen einen signifikanten Anstieg in der Varianz des Gesamtmodells verursacht, was eine Verschlechterung des Erklärungswertes des Modells zur Folge hätte.

Ergebnisse

Überblick

Insgesamt schlüpften aus den eingetragenen Früchten 5937 Fliegen, die der Familie der Drosophilidae zugeordnet werden konnten. Lediglich 16 Diptera gehörten nicht zu den Drosophiliden (Tab. 2.2). Die Drosophiliden ließen sich auf elf Arten aufteilen, wobei es enorme Unterschiede im anteiligen Auftreten der Arten in den lokalen Vergesellschaftungen gab (Tab. 2.2).

So war *D. subobscura* eudominant in allen Gemeinschaften vertreten (Tab. 2.2). In schwankenden Anteilen konnte noch relativ durchgehend *D. immigrans*, *D. melanogaster* / *simulans* und die Schwesterart von *D. subobscura*, *D. obscura* ermittelt werden. Auch die einzige nicht zur Gattung *Drosophila* zählende Drosophilide *Scaptomyza pallida* wurde regelmäßig, wenn auch selten, gefunden (Tab. 2.2). Die übrigen Arten waren nur als Rezedente oder Subrezedente vorhanden (Tab. 2.2) und umfassten z.T. solche Arten, die als Besiedler von Pilzen bekannt sind.

Die Anzahl geschlüpfter Fliegen schwankte erheblich zwischen den Standorten (Tab. 2.3), sie war jedoch mit keinem der Standortparameter (Tab. 2.1) korreliert (GLM für alle Parameter ist $p > 0.1$). Die Artenvielfalt der Fliegengemeinschaften (Artenanzahl und Shannon-Weaver-Index, Tab. 2.3) zeigte ebenfalls keine Beziehung zu den erhobenen Standortfaktoren (Tab. 2.1) (GLM für alle Parameter ist $p > 0.1$).

Parasitoiden waren in jeder der betrachteten Fliegengemeinschaften vorhanden, wobei Individuen der Gattung *Asobara* (Hym., Braconidae) durchweg zu höheren Anteilen aus den Fliegenpuppen schlüpften als die der Gattung *Leptopilina* (Hym. Figitidae) (Tab. 2.2). Die dichteabhängigen Parasitierungsmuster der Fliegen durch die Parasitoide werden in Kapitel IV ausführlich dargestellt.

Tabelle 2.2 Verteilung der Anzahl geschlüpfter Individuen auf die Fliegenarten. Die Zahlen in Klammern geben den prozentualen Anteil in den Gemeinschaften wieder, die sonstigen Diptera wurden hierbei nicht berücksichtigt.

| Art (AKRONYM) | Standort | | | | | | | |
|----------------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| | KIEL01 | KIEL02 | KIEL03 | KIEL04 | GKFb2000 | GKFg2000 | GKFb2001 | GKFg2001 |
| <i>D. subobscura</i> (SUB) | 262 (81.6) | 354 (53.2) | 624 (63.4) | 175 (52.2) | 727 (89.6) | 894 (83.0) | 386 (67.8) | 787 (67.0) |
| <i>D. obscura</i> (OBS) | - | 134 (20.2) | 72 (7.3) | 15 (4.5) | 29 (3.6) | 22 (2.0) | 93 (16.4) | 98 (8.4) |
| <i>D. mel./sim.</i> (MEL/SIM) | 22 (6.9) | 79 (11.9) | 5 (0.5) | 49 (14.6) | - | 7 (0.7) | 1 (0.2) | 136 (11.6) |
| <i>D. immigrans</i> (IMM) | 36 (11.2) | 89 (13.4) | 284 (28.8) | 52 (15.5) | 50 (6.2) | 153 (14.2) | 64 (11.3) | 70 (6.0) |
| <i>S. pallida</i> (PAL) | 1 (0.3) | 7 (1.1) | - | 32 (9.6) | 5 (0.6) | 1 (0.1) | 25 (4.4) | 78 (6.6) |
| <i>D. phalerata</i> | - | 1 (0.2) | - | - | - | - | - | - |
| <i>D. testacea</i> | - | 1 (0.2) | - | - | - | - | - | - |
| <i>D. kuntzei</i> | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>D. fenestrarum</i> | - | - | - | - | - | - | - | 5 (0.4) |
| <i>D. limbata</i> | - | - | - | 2 (0.6) | - | - | - | - |
| <i>D. transversa</i> | - | - | - | 10 (2.3) | - | - | - | - |
| Sonst. Diptera | 2 | 1 | 2 | 9 | - | - | 2 | - |
| <i>Asobara</i> spec. | 29 (8.0) | 105 (12.8) | 59 (5.5) | 81 (17.0) | 46 (5.4) | 33 (3.0) | 85 (12.2) | 110 (8.5) |
| <i>Leptopilina</i> spec. | - | 55 (6.7) | 31 (2.9) | 73 (15.3) | - | - | 45 (6.4) | 14 (1.1) |

Tabelle 2.3 Standortabhängige Daten zum Schlupf der Drosophiliden und Diversitätsparameter der Fliegengemeinschaften.

| Jahr | Standort | Fliegen pro Frucht ±SE | Fliegen insgesamt | Artenzahl | Shannon-Weaver Index |
|------|----------|---------------------------|----------------------|-----------|-------------------------|
| 1999 | KIEL01 | 5.85 ±0.56 | 321 | 4 | 0.612 |
| 2000 | KIEL02 | 7.44 ±0.67 | 665 | 7 | 1.248 |
| 2000 | KIEL03 | 9.75 ±0.85 | 985 | 4 | 0.866 |
| 2000 | GKFb | 5.16 ±0.57 | 811 | 4 | 0.420 |
| 2000 | GKFg | 5.38 ±0.48 | 1077 | 5 | 0.551 |
| 2001 | KIEL04 | 4.55 ±0.59 | 335 | 7 | 1.408 |
| 2001 | GKFb | 9.64 ±1.36 | 569 | 5 | 0.954 |
| 2001 | GKFg | 6.29 ±0.55 | 1174 | 6 | 1.097 |

Intraspezifische Aggregation

Für die Beschreibung der intraspezifischen Aggregation durch den Aggregationsindex J wurden nur solche Arten berücksichtigt, die mit mehr als zehn Individuen in einer Gemeinschaft vertreten waren. Für alle hierzu zählenden Arten konnte an jedem ihrer Standorte ein positiver Wert für J ermittelt werden (Tab. 2.4). Das bedeutet, dass eine Steigerung der intraspezifischen Interaktionen relativ zu einer Zufallsverteilung für alle häufigen Arten zu verzeichnen war.

Tabelle 2.4 Der artspezifische Aggregationsindex J . Der Schwankungsbereich um die Mittelwerte ist als Standardfehler (SE) angegeben.

| Art | Standort | | | | | | | |
|----------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| | KIEL01 | KIEL02 | KIEL03 | KIEL04 | GKFb2000 | GKFg2000 | GKFb2001 | GKFg2001 |
| <i>SUB</i> | 0.46 | 0.80 | 0.90 | 0.97 | 1.73 | 1.37 | 1.24 | 1.42 |
| <i>OBS</i> | - | 2.32 | 5.23 | 2.16 | 3.48 | 18.00 | 7.32 | 3.72 |
| <i>MEL/SIM</i> | 4.24 | 7.50 | - | 13.67 | - | - | - | 19.84 |
| <i>IMM</i> | 1.68 | 3.20 | 1.66 | 3.46 | 7.79 | 9.34 | 2.54 | 9.17 |
| <i>PAL</i> | - | - | - | 1.50 | - | - | 2.40 | 6.64 |
| Mittelwert | 2.13 ±0.91 | 3.46 ±1.24 | 2.60 ±1.09 | 4.35 ±2.12 | 4.33 ±1.47 | 9.57 ±3.92 | 3.38 ±1.17 | 8.16 ±2.86 |

Neben den Fruchtmerkmalen wurde zusätzlich die Erklärungsvariable ‚Region‘ eingeführt, die unabhängig vom Beprobungsjahr zwischen allen Standorten aus der Region Kiel (KIEL) und denen aus der Region Großkönigsförde (GKF) unterscheidet. Durch diese Aufteilung der Daten können Unterschiede in den Eigenschaften der Fliegegemeinschaften offengelegt werden, die darauf beruhen, dass stärker separierte lokale Vergesellschaftungen durch regional unterschiedliche Faktoren kontrolliert werden (vgl. Cornell 1993; Cornell & Karlson 1997; Hugueny & Cornell 2000). Bestehen solche Effekte, ist es gerechtfertigt die ‚Region‘ als kategoriale Erklärungsvariable zu definieren, um regional wechselnde Prozesse als maskierende Einflussfaktoren auszuschließen. Fasst man demzufolge je ‚Region‘ die Werte für J für alle Arten zusammen, ergibt sich ein statistischer Trend zu im

Mittel höheren J -Werten für GKF (6.40 ± 1.46 SE) gegenüber KIEL (3.32 ± 0.86 SE) (GLM $F_{1,28} = 3.80$, $p = 0.0613$).

Bezüglich der Standorteigenschaften und des regionalen Einflusses soll die räumliche Verteilung schlüpfender *D. subobscura* näher betrachtet werden. In einem GLM, das die Variable ‚Region‘ und den Aggregationsindex J für *D. subobscura* enthält, wird deutlich, dass regionale Unterschiede im Grad der intraspezifischen Aggregation dieser Art existieren (GLM $F_{1,4} = 27.14$, $p = 0.0065$). So zeigte die Verteilung schlüpfender *D. subobscura* mit $J = 1.44 \pm 0.09$ SE aus der Region GKF eine annähernd doppelt so starke Aggregation wie in der Region KIEL, $J = 0.78 \pm 0.10$ SE (siehe auch Tab. 2.4). Der Unterschied im Grad der Aggregation konnte in diesem Zusammenhang nicht durch die mittlere Anzahl schlüpfender *D. subobscura* erklärt werden (GLM $F_{1,4} = 0.58$, $p = 0.4902$).

Analysiert man die Fruchtgröße in einem gesonderten Modell in Interaktion mit der ‚Region‘, erhält man einen signifikanten Effekt der Fruchtgröße auf J (GLM $F_{1,5} = 27.60$, $p = 0.0033$) und einen deutlichen Einfluss der ‚Region‘ auf diese Beziehung (GLM Fruchtgröße \times Region: $F_{1,5} = 41.51$, $p < 0.0013$). Diese regionalen Unterschiede zwischen den J -Werten für den Schlupf von *D. subobscura* als Funktion der Fruchtgröße werden vor allem dadurch erklärt, dass für die Region KIEL eine positive Beziehung zwischen J und dem Fruchtvolumen gefunden wurde (GLM $F_{1,2} = 24.07$, $p = 0.0391$), die für die Daten aus der Region GKF nicht besteht (GLM $F_{1,2} = 1.29$, $p = 0.3739$) (Abb. 2.2), wobei letzteres auf zu geringe Größenunterschiede zwischen den Früchten zurückgeführt werden könnte (vgl. Abb. 2.2).

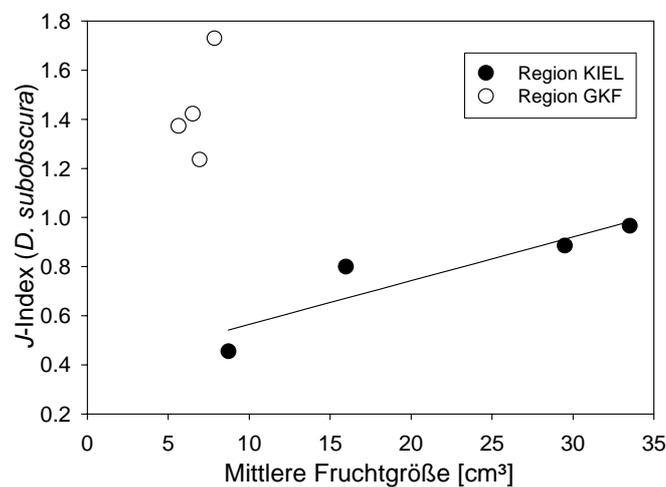


Abbildung 2.2 Aggregationsindex J für *D. subobscura* als Funktion der mittleren Fruchtgröße (Tab. 2.1), differenziert nach der Kategorie ‚Region‘. Jeder Datenpunkt repräsentiert einen Standort. Die signifikante Beziehung zwischen J und Fruchtgröße für die ‚Region‘ KIEL wird durch folgendes GLM beschrieben: $y = 0.0178x + 0.3865$. (siehe Text für Statistik)

Interspezifische Assoziation

Für acht von 44 Artenpaare konnten Werte für C_{xy} berechnet werden, die eine geringere interspezifische Assoziation anzeigen als es relativ gegenüber einer Zufallsverteilung zu erwarten wäre, d.h. $C_{xy} < 0$ (Tab. 2.5). Für die übrigen Artenpaare wurden positive Werte für C_{xy} berechnet, wobei acht Werte größer als 1 waren (Tab. 2.5). Beim *superspecies* Ansatz (siehe Tab. 2.5) ergaben drei von 30 möglichen Kombinationen negative Werte für C_{xand} . Im Mittel waren, für beide Analyseansätze gleichermaßen, die Werte für C_{xy} bzw. C_{xand} deutlich größer als null, was zeigt, dass die interspezifische Assoziation stärker ausfiel als es relativ zu einer zufälligen Assoziation zu erwarten wäre (Tab. 2.5). Analysiert man die C_{xand} -Werte aus dem *superspecies* Ansatz hinsichtlich der regionalen Einflussnahme, waren die interspezifische Assoziationen in der ‚Region‘ KIEL (0.31 ± 0.05 SE) weniger stark als in der ‚Region‘ GKF (0.68 ± 0.18 SE) (GLM $F_{1,25} = 20.47$, $p = 0.0001$).

Tabelle 2.5 Nach Standorten aufgeschlüsselte Werte für C im paarweisen Ansatz C_{xy} und im *superspecies* Ansatz C_{xand} (*and* = alle anderen heterospezifischen Konkurrenten). Der Schwankungsbereich um die Mittelwerte ist als SE angegeben.

| Artenpaar | Standort | | | | | | | |
|-------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | KIEL01 | KIEL02 | KIEL03 | KIEL04 | GKFB2000 | GKFG2000 | GKFB2001 | GKFG2001 |
| SUB-OBS | - | 0.28 | 0.33 | 0.30 | 1.65 | 0.66 | 0.42 | 1.29 |
| SUB-IMM | 0.09 | -0.02 | 0.19 | 0.39 | 1.77 | 0.70 | 0.25 | 0.91 |
| SUB-MEL/SIM | 0.82 | 0.39 | - | 0.71 | - | - | - | 0.02 |
| SUB-PAL | - | - | - | 0.17 | - | - | 0.89 | 0.12 |
| OBS-IMM | - | -0.12 | 0.65 | -0.55 | 0.42 | 1.14 | 0.73 | 1.33 |
| OBS-MEL/SIM | - | -0.05 | - | 1.61 | - | - | - | 0.34 |
| OBS-PAL | - | - | - | 0.48 | - | - | 0.02 | -0.56 |
| IMM-MEL/SIM | -0.02 | 0.33 | - | 0.28 | - | - | - | 0.49 |
| IMM-PAL | - | - | - | -0.70 | - | - | 0.51 | 1.35 |
| MEL/SIM-PAL | - | - | - | 1.31 | - | - | - | -0.88 |
| Mittelwert | 0.30 ± 0.37 | 0.14 ± 0.20 | 0.39 ± 0.19 | 0.40 ± 0.68 | 1.28 ± 0.61 | 0.83 ± 0.22 | 0.47 ± 0.29 | 0.44 ± 0.75 |
| SUB-AND | 0.32 | 0.20 | 0.23 | 0.44 | 1.59 | 0.67 | 0.43 | 0.53 |
| OBS-AND | - | 0.16 | 0.47 | 0.38 | 1.55 | 0.75 | 0.44 | 1.04 |
| IMM-AND | 0.08 | -0.01 | 0.25 | 0.19 | 1.70 | 0.73 | 0.37 | 0.93 |
| MEL-AND | 0.69 | 0.27 | - | 0.75 | - | - | - | -0.60 |
| PAL-AND | - | - | - | 0.22 | - | - | 0.70 | -0.69 |
| Mittelwert | 0.36 ± 0.25 | 0.16 ± 0.10 | 0.32 ± 0.11 | 0.40 ± 0.20 | 1.61 ± 0.06 | 0.72 ± 0.04 | 0.49 ± 0.13 | 0.24 ± 0.74 |

Der relative Effekt der Aggregation heterospezifischer Konkurrenten auf die Koexistenz

Der Parameter T_{xy} ist nach Sevenster (1996) die definierende Komponente des Aggregations-Koexistenz-Modells und spiegelt den relativen Einfluss von intraspezifischer Aggregation und Ressourcenaufteilung auf das Phänomen der Koexistenz wider.

Für zwei von 87 Artenpaare wurden Werte für $T_{xy} > 1$ ermittelt, die damit nicht das Kriterium für eine dauerhafte Persistenz in den Gemeinschaften erfüllten (Tab. 2.6). Im *superspecies* Ansatz waren vier von 30 T_{xand} -Werten größer als eins (Tab. 2.6). Im paarweisen Ansatz bleiben in der grafischen Darstellung die Taxa im wesentlichen unterhalb der diagonalen Linie, welche die Grenze zwischen der Persistenz in den Gemeinschaften und der Extinktion anzeigt (Abb. 2.3). Dieser Effekt wird durch die Verschiebung der Werte für J_y nach rechts (zunehmende intraspezifische Aggregation) hervorgerufen und nicht durch niedrige C_{xy} -Werte (Ressourcenaufteilung) verursacht (Abb. 2.3). Ein ähnliches Muster bleibt erhalten, wenn alle konkurrierenden Arten als eine Superspezies aufgefasst werden (Abb. 2.4). Daraus lässt sich folgern, dass die Koexistenz der Fliegenarten auf der hier betrachteten räumlichen Ebene durch innerartliche Aggregation gesteuert wird und nicht durch eine Spezialisierung der Arten auf Früchte mit unterschiedlichen Substrateigenschaften (Ressourcenaufteilung). Die Werte für T unterschieden sich im Mittel nicht zwischen KIEL und GKF (GLM $F_{1,28} = 0.28, p = 0.6008$).

Tabelle 2.6 Nach Standorten aufgeschlüsselte Werte für T im paarweisen Ansatz (T_{xy}) und im *superspecies* Ansatz (T_{xand}) (*and* = alle anderen heterospezifischen Konkurrenten). Der Schwankungsbereich um die Mittelwerte ist als SE angegeben. Die mit * markierten Werte kennzeichnen Bedingungen, bei denen keine Persistenz der Fokusart x in den Gemeinschaften vorhergesagt wird.

| Standort | | | | | | | | |
|-------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| Artenpaar | KIEL01 | KIEL02 | KIEL03 | KIEL04 | GKFB2000 | GKFG2000 | GKFB2001 | GKFG2001 |
| SUB-OBS | - | 0.38 | 0.21 | 0.41 | 0.59 | 0.09 | 0.17 | 0.48 |
| SUB-IMM | 0.42 | 0.23 | 0.45 | 0.31 | 0.31 | 0.17 | 0.35 | 0.19 |
| SUB-MEL/SIM | 0.36 | 0.16 | - | 0.12 | - | - | - | 0.05 |
| SUB-PAL | - | - | - | 0.47 | - | - | 0.89 | 0.15 |
| OBS-SUB | - | - | 0.65 | 0.73 | 0.94 | 0.71 | 0.64 | 0.63 |
| OBS-IMM | - | 0.21 | 0.62 | 0.10 | 0.16 | 0.21 | 0.49 | 0.23 |
| OBS-MEL/SIM | - | 0.11 | - | 0.18 | - | - | - | 0.06 |
| OBS-PAL | - | - | - | 0.59 | - | - | 0.30 | 0.06 |
| IMM-SUB | 0.76 | 0.54 | 0.63 | 0.71 | 1.01* | 0.72 | 0.56 | 0.79 |
| IMM-OBS | - | 0.27 | 0.26 | 0.14 | 0.31 | 0.11 | 0.21 | 0.49 |
| IMM-MEL/SIM | 0.19 | 0.16 | - | 0.09 | - | - | - | 0.07 |
| IMM-PAL | - | - | - | 0.52 | - | - | 0.45 | 0.31 |
| MEL/SIM-SUB | 1.26* | 0.78 | - | 0.87 | - | - | - | 0.42 |
| MEL/SIM-OBS | - | 0.29 | - | 0.83 | - | - | - | 0.28 |
| MEL/SIM-IMM | 0.37 | 0.32 | - | 0.29 | - | - | - | 0.15 |
| MEL/SIM-PAL | - | - | - | 0.93 | - | - | - | 0.02 |
| PAL-SUB | - | - | - | 0.59 | - | - | 0.85 | 0.46 |
| PAL-OBS | - | - | - | 0.47 | - | - | 0.12 | 0.09 |
| PAL-IMM | - | - | - | 0.07 | - | - | 0.43 | 0.23 |
| PAL-MEL/SIM | - | - | - | 0.16 | - | - | - | 0.01 |
| Mittelwert | 0.56 ±0.15 | 0.31 ±0.06 | 0.47 ±0.07 | 0.43 ±0.06 | 0.55 ±0.13 | 0.36 ±0.11 | 0.46 ±0.07 | 0.26 ±0.05 |
| SUB-AND | 0.61 | 0.55 | 0.49 | 0.44 | 0.55 | 0.20 | 0.40 | 0.34 |
| OBS-AND | - | 0.69 | 0.88 | 0.68 | 1.06* | 0.74 | 0.72 | 0.90 |
| IMM-AND | 0.71 | 0.27 | 0.67 | 0.54 | 1.00* | 0.74 | 0.63 | 0.85 |
| MEL-AND | 1.22* | 0.82 | - | 1.06* | - | - | - | 0.18 |
| PAL-AND | - | - | - | 0.57 | - | - | 0.83 | 0.13 |
| Mittelwert | 0.85 ±0.15 | 0.58 ±0.10 | 0.69 ±0.09 | 0.66 ±0.10 | 0.87 ±0.13 | 0.56 ±0.15 | 0.65 ±0.08 | 0.48 ±0.15 |

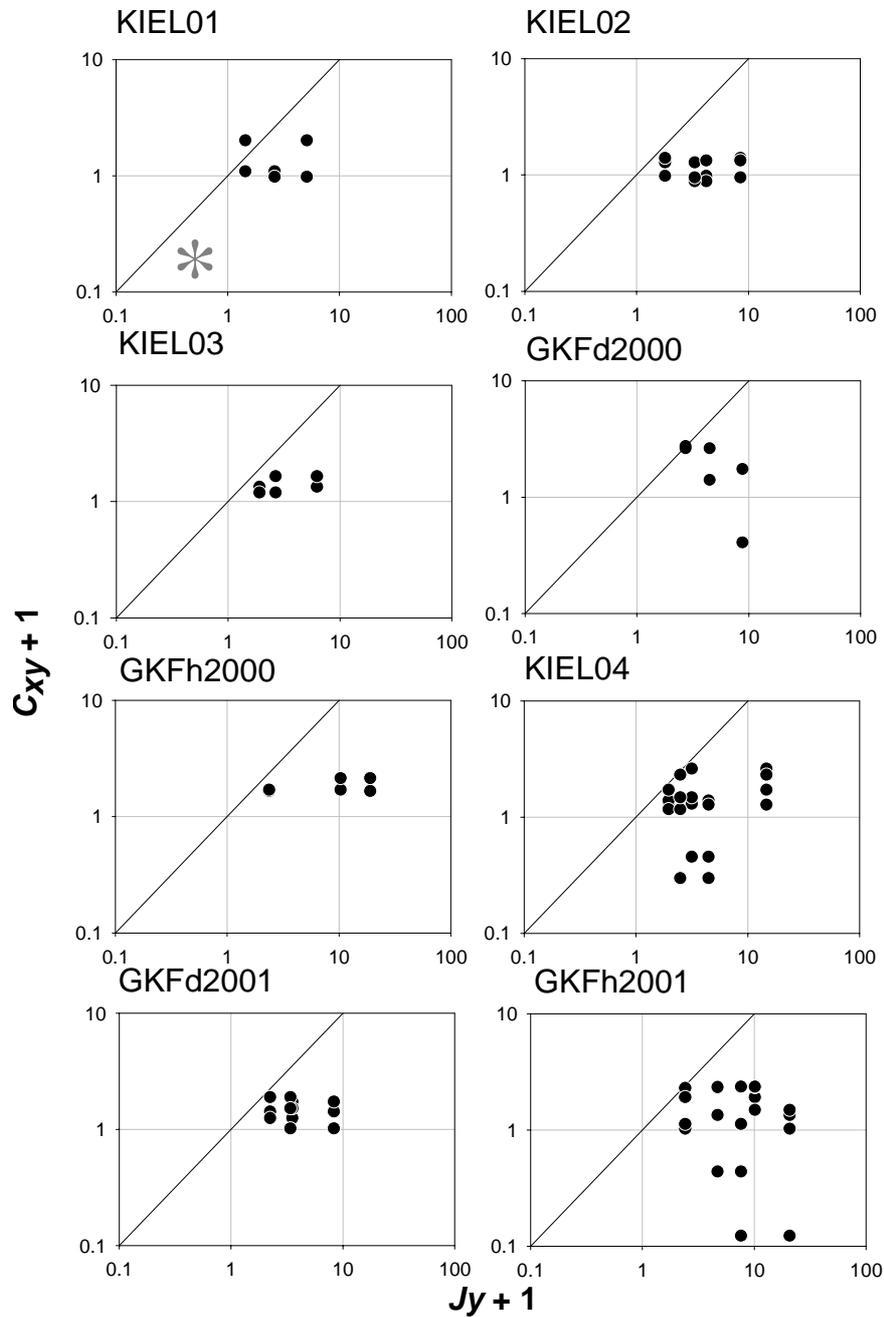


Abbildung 2.3 Koexistenzanalyse im paarweisen Ansatz je Standort. Es wurde die Assoziation C (als $C + 1$) der Fokusart x mit dem heterospezifischen Konkurrenten y gegen J (als $J + 1$) der heterospezifischen Konkurrenten aufgetragen. Punkte unterhalb der diagonalen Linie $C = J$ zeigen Persistenz an. Abweichungen von den Referenzlinien von $C = 0$ (log-Skala = 1) und $J = 0$ (log-Skala = 1) zeigen an, ob Ressourcenaufteilung oder räumliche Aggregation die Persistenz ermöglicht (siehe Text). Der graue Stern in der Grafik für KIEL01 zeigt beispielhaft, wo die Punktewolken zu erwarten wären, wenn Ressourcenaufteilung als Steuergröße für die Persistenz gegenüber innerartlicher Aggregation dominieren würde ($C < 0$ und $J < 0$).

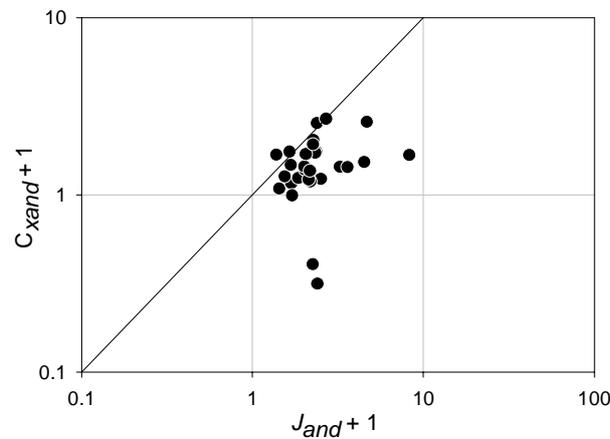


Abbildung 2.4 Koexistenzanalyse im *superspecies* Ansatz. (Erklärungen siehe Text und Abb. 2.3)

Diskussion

Aggregation, Koexistenz und Artenvielfalt in den untersuchten Taufliegengemeinschaften

Das Ziel dieses Arbeitsabschnittes war es herauszufinden, welcher Mechanismus die Koexistenz der an einem Standort vorhandenen Taufliegenarten kontrolliert: Ressourcenaufteilung oder intraspezifische Aggregation? Die mittlerweile vielfach durchgeführte Analysemethode nach Sevenster (1996) hat bestätigt, dass intraspezifische Aggregation gegenüber einer artspezifischen Ressourcenaufteilung auf den verfaulenden ‚Pflaumen‘ der dominierende Mechanismus ist, durch den die Fliegen in den hier untersuchten lokalen Lebensgemeinschaften koexistieren. Die für die Persistenz der Arten notwendigen Voraussetzungen konnten in allen untersuchten lokalen Gemeinschaften vorgefunden werden (Tab. 2.6, Abb. 2.2, 2.3).

Obwohl diese Analyse zeigt, dass der Mechanismus für die Artenkoexistenz in den fruchtbesiedelnden Taufliegengemeinschaften immer der gleiche war, gab es deutliche Unterschiede im Artenreichtum der untersuchten Gemeinschaften zwischen den Standorten (Tab. 2.3). Interessanterweise konnte keine Abhängigkeit der Artenvielfalt von den ermittelten Standortfaktoren, wie Fruchtgröße oder Fruchtangebot, festgestellt werden. Obwohl ein ähnliches Resultat bei anderen opportunistischen Insektengemeinschaften gefunden wurde (Woodcock *et al.* 2002), sei darauf hingewiesen, dass die hier zusammengefassten Datensätze möglicherweise nicht ausreichen, um Arten-Areal-Beziehungen adäquat zu beschreiben. Denkbar ist allerdings auch, dass andere Einflussfaktoren eine wichtigere Rolle für die Artendiversität in den Fliegengemeinschaften spielen. So könnten z.B. mikroklimatische Unterschiede zwischen den Standorten wichtig für die Zusammensetzung der Arten-

gemeinschaften gewesen sein, was auf eine artspezifische Habitatwahl der Fliegenweibchen zurückzuführen wäre (Powell 1997). Allerdings sollten diese klimatischen Unterschiede für alle sechs Standorte nicht wesentlich sein, da, wenn auch oberflächlich betrachtet, keine extreme Variation zwischen den ausgewählten Standorten zu erwarten ist, wie es z.B. beim Vergleich zwischen Offenland und Waldhabitaten der Fall wäre. In einem ähnlichen Zusammenhang sind auch landschaftsökologische Aspekte als Steuergrößen für die Artenvielfalt nicht zu unterschätzen, da z.B. bestimmte Parameter eines Stadt-Land-Gefälles signifikant mit der Artendiversität in Taufliegengemeinschaften korreliert waren (Püttker 2002). Derartige Landschaftsparameter können ursächlich für regionale Unterschiede im Artenpool der Drosophiliden sein, welche limitierend auf die Zusammensetzung und Vielfalt der lokalen Fliegengemeinschaften einwirken (vgl. Cornell 1993; Cornell & Karlson 1997). So könnte ein regional verarmter Artenpool für ebenso artenarme lokale Taufliegengemeinschaften verantwortlich sein. Demnach wären die beobachteten Gemeinschaften nicht mit Arten gesättigt (vgl. Shorrocks & Rosewell 1987; Shorrocks & Sevenster 1995) und regionale Einflussfaktoren würden mögliche Arten-Areal-Beziehungen überlagern.

Schlussfolgerungen

Die Ergebnisse einer Vielzahl von Studien (siehe Einleitung) stellen die innerartliche Aggregation über ephemere Ressourcen-Patches mittlerweile als gesetzmäßige Determinante für die Koexistenzbedingungen in vielen Insektengemeinschaften dar. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit heben die Bedeutung der räumlichen Verteilung konkurrierender Drosophiliden-Larven für die Artenkoexistenz auf vergärenden Früchten hervor. Hierbei ist es wichtig zu verstehen, dass diese Verteilungen unmittelbar durch die individuellen Eiablageentscheidungen der Fliegenweibchen entstehen (Hartley & Shorrocks 2002; Heard & Remer 1997; Hoffmeister & Rohlf 2001; Messina 1998). Denn schwenkt man nun von den ökologischen Auswirkungen dieser Verhaltensantworten der Fliegen zu den Fitnesskonsequenzen für die Tiere, ergibt sich für die Insektenlarven eine gesteigerte Konkurrenz mit Artgenossen gegenüber einer zufälligen Verteilung der Larven über die nahrungslimitierten Fruchtsubstrate. Somit wirft diese Verteilung von Konkurrenten erneut die Frage auf, weshalb die Fliegenweibchen aggregierte Eiverteilungen produzierten, oder aus einer funktionalen Perspektive: Warum ist diese Form der räumlichen Eiverteilung für die Fliegenweibchen günstig?

Diese Frage kann ein evolutionsökologischer Ansatz beantworten, der einerseits die mechanistischen Grundlagen individueller Eiablageentscheidungen untersucht und andererseits die Vor- und Nachteile einer intraspezifischen Eiaggregation für die konkurrierenden Larven und damit für die Fliegenweibchen selbst analysiert. Ein solcher Ansatz wird in den folgenden zwei Kapiteln mit der Art *Drosophila subobscura* verfolgt. *D. subobscura* hat sich als die dominante Art in allen hier beprobten *Drosophila*-Gemeinschaften erwiesen (Tab. 2.2) und die Imagines schlüpfen deutlich aggregiert aus den eingetragenen Früchten (Tab. 2.4). Durch die Analyse des individuellen Eiablageverhaltens der Weibchen und der Fitnesskonsequenzen für die Larven, wird es möglich sein, die Faktorkombinationen herauszuarbeiten, welche im Zuge natürlicher Selektion eine Eiaggregation begünstigt

haben und dadurch eine Kontrolle über die räumlich Verteilung von Konkurrenten ausüben, eine Kontrolle, die entscheidend für die Koexistenz von Arten ist.

Kapitel III

Ursachen und Konsequenzen der Eiaggregation bei *Drosophila subobscura*



Ursachen und Konsequenzen der Eiaggregation bei *Drosophila subobscura*

Einleitung

Intraspezifische Aggregation über fragmentierte Ressourcen ist ein effektiver Mechanismus, durch den unmittelbar die Koexistenz mehrerer *Drosophila*-Arten an einem Ort erklärt werden kann (Kapitel I & II). Es ist jedoch weitgehend unbekannt, welche Einflussfaktoren zur Aufrechterhaltung der Eiaggregation über Patches als Teil der Lebenszyklusstrategie der weiblichen Fliegen beitragen und damit direkt die Bedingungen für die lokale Artenvielfalt in den Insektengemeinschaften determinieren.

Zur Entschlüsselung dieser Faktoren, die aggregierte Eiverteilungen begünstigen, sind zwei Perspektiven der Betrachtung des Problems nötig. Erstens ist es wichtig darzustellen, welche Eigelegrößen die Fliegenweibchen auf den Brutsubstraten produzieren und welches die auslösenden Mechanismen für die Eiablageentscheidungen der Fliegenweibchen sind. Zweitens ist dann eine Abschätzung der Fitnesskonsequenzen dieser Eiablageentscheidungen erforderlich, die sich aus der Analyse des dichteabhängigen Entwicklungserfolges der Larven ergeben. Mit einem solchen Ansatz wird es möglich sein, die funktionalen Aspekte der Eiaggregation durch die Insektenweibchen zu beleuchten und die daraus entstehenden Möglichkeiten der Fitnessmaximierung (s.u.) zu diskutieren.

Faktoren, die die Eiablageentscheidungen von *D. subobscura* beeinflussen

Die Faktoren, die das Eiablageverhalten von Insekten beeinflussen, können zum einen endogener Natur sein und z.B. das Alter, den Vorrat an legebereiten Eiern und die Eiablageerfahrungen betreffen (z.B. Hoffmeister *et al.* 1999; Keasar *et al.* 2001; Mangel 1989; Roitberg *et al.* 1999; Rosenheim & Rosen 1991). Zum anderen sind exogene Faktoren, wie bestimmte Merkmale von Brutressourcen, für die Eiablageentscheidungen von Bedeutung, da sie den Tieren direkte Informationen über den Wert eines Eiablagesubstrates für die Entwicklung ihrer Nachkommen bieten können (z.B. Dicke 2000; Roitberg *et al.* 1999; Schmidt & Smith 1987; Thompson & Pellmyr 1991).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich vorrangig mit der Untersuchung des Einflusses exogener Faktoren auf das Eiablageverhalten von *D. subobscura*. Weil sich die saprophagen Larven der Fliegen in den unterschiedlichsten verrottenden Pflanzengewebe entwickeln können, stellt die Vielfalt an potentiellen Eiablageressourcen ein spezielles Problem hinsichtlich der Wahl des Substrates und der Produktion günstiger Eigelegrößen für die adulten Weibchen dar. Hinzu kommt, dass bereits andere Weibchen einen Ressourcen-Patch mit Eiern belegt haben können, was die

Konkurrenzsituation auf den nahrungslimitierten Substraten für die eigenen Nachkommen maßgeblich verändert. Allein auf die Eiablageentscheidungen auf einen einzigen Patch bezogen, gibt es also mehrere Faktoren, die das Eiablageverhalten der *Drosophila*-Weibchen steuern könnten. Darüber hinaus legen die Insekten gewöhnlich nicht nur auf einen Substrat-Patch ihre Eier, sondern nutzen eine ganze Reihe von Ressourcen in ihrem Lebensraum, wodurch die Eiablageentscheidungen auf *einem* Patch beeinflusst werden können. Hierbei spielt die Dichte an Brutressourcen in einem Habitat eine entscheidende Rolle (s.u.).

Es ist bereits bekannt, dass Drosophiliden im Eiablageverhalten flexibel auf Unterschiede im Brutsubstrat reagieren können. So wurden signifikante Differenzen im Grad der Eiaggregation durch einzelne Fliegenweibchen über Ebereschfrüchten und über künstlichen Ressourcen-Patches festgestellt (Hoffmeister & Rohlf 2001). Als Auslösemechanismus für Eiablagen ist die Anwesenheit von Hefen auf den Substraten entscheidend (Prophetou-Athanasidou *et al.* 1993), da sie die eigentliche Nahrung der Larven darstellen (Begon 1982). Aber auch die Oberflächenstruktur der Substrate ist ausschlaggebend für die Entscheidung der Taufliegen Eier zu legen (Atkinson 1983). Allerdings beruhen diese Erkenntnisse im wesentlichen auf Experimenten mit künstlich hergestellten Substrat-Patches, die die strukturelle Vielfalt natürlicher Brutsubstrate ausschließen. Um individuelle Eiablageentscheidungen der Fliegen im Kontext der Eiaggregation und den damit verbundenen Fitnesskonsequenzen realitätsnah zu bewerten, ist der Einsatz von natürlichen Brutsubstraten notwendig, da das Eiablageverhalten der Tiere als Antwort auf diese Bedingungen evolviert ist. Gleichermaßen ist eine Analyse der Reaktion in der Eigelegegröße auf bereits belegten Substraten wichtig, da die Anwesenheit anderer Larven den Entwicklungserfolg der eigenen Nachkommen beeinflusst. Die Darstellung jener Faktoren, welche die individuellen Eiablageentscheidungen, d.h. die Eigelegegrößen von *D. subobscura* determinieren, ist Ziel einer ersten Serie von Verhaltensexperimenten.

Konsequenzen der Aggregation für den Entwicklungserfolg der Larven

Die Untersuchung des Entwicklungserfolges vom Ei bis zur Imago ist aus zwei Gründen bedeutsam. Erstens können aus dem Entwicklungserfolg der Tiere substrat- und dichteabhängige Fitnesskonsequenzen für die einzelnen Larven (filiale Fitness) quantifiziert werden. Zweitens lassen sich aus den Fitnesskonsequenzen für die einzelnen Larven die Fitnesskomponenten für die Fliegenweibchen (maternale Fitness, s.u.) berechnen, die bestimmte Eidichten produziert haben.

Die Fitness eines Organismus ist nur schwer direkt messbar, weshalb man auf bestimmte Parameter zurückgreift, die stellvertretend für Fitness relativ leicht erfassbar sind (Roitberg *et al.* 2001). Für Insektensysteme hat sich die Überlebenswahrscheinlichkeit, die Entwicklungsgeschwindigkeit (vom Ei zur Imago) und die Körpergröße in Verbindung mit der Fekundität (der Weibchen) als Maß für Fitness bewährt. Denn neben der Wahrscheinlichkeit, überhaupt bis zur Imago zu überleben, ist für die Larven eine möglichst schnelle Juvenilentwicklung wichtig (was z.B. die Expositionsdauer gegenüber natürlichen Feinden minimiert) aber gleichzeitig auch das Erreichen eines möglichst hohen Verpuppungsgewichtes von Bedeutung (Nylin & Gotthard 1998). Letzteres ist gewöhnlich positiv mit der Körpergröße der Imagines korreliert und hat für *Drosophila*-Weibchen umfangreichere Fort-

pflanzungsorgane (Anzahl Ovariolen) zur Folge (Rohlf's 1999), was wiederum ein gesteigertes Potenzial zur Eiproduktion ermöglicht (Boulétreau-Merle *et al.* 1982).

Ein interessanter Faktor, der neben generellen Qualitätsunterschieden der Brutsubstrate eine entscheidende Rolle für den dichteabhängigen Entwicklungserfolg spielen könnte, ist das Übertragen von Mikroorganismen (Hefen) durch adulte Fliegen auf die Fraßsubstrate der Larven. Wertheim *et al.* (2002) diskutieren ein solches Verhalten der Fliegen als mögliche Ursache für einen Teil-Allee-Effekt, der durch die Anwesenheit von *D. melanogaster*-Imagines auf den Brutsubstraten erkennbar wird (siehe auch Kapitel I). Eine zweite Serie von Experimenten soll deshalb klären, mit welchen Fitnesskonsequenzen die Aggregation von *D. subobscura*-Larven unter verschiedenen Umweltszenarien assoziiert ist.

Vergleich maternaler und filialer Fitnesskonsequenzen

Der durch Eiablagen erzielte Fitnessgewinn für die Weibchen hängt direkt mit dem Entwicklungserfolg der Nachkommen auf den Ressourcen-Patches zusammen. Es ist jedoch ein häufiges Phänomen, dass Insekten Eiablageentscheidungen treffen, die nicht die Fitness jedes einzelnen Nachkommen maximieren (Thompson 1988). Diese fehlende Übereinstimmung beruht vor allem auf dem fundamentalen Kompromiss zwischen der Eigelegegröße auf einem Patch und dem zukünftigen Reproduktionserfolg der Tiere auf weiteren Patches (z.B. Godfray *et al.* 1991). Gibt es für Insektenweibchen nur sehr selten die Gelegenheit Eier zu legen, laufen sie Gefahr zu sterben, ohne je Nachkommen hinterlassen zu haben. Trifft ein Tier unter diesen Bedingungen der extremen Ressourcenlimitierung auf ein Eiablagesubstrat, sollte es den Fitnessgewinn pro Gelege maximieren, d.h. das Produkt aus der Anzahl (weiblicher) Nachkommen und deren Fekundität, was der zu erwartenden Anzahl an Enkeln entspricht. Diese Gelegegröße nennt man Lack-Gelegegröße (Box 3.1). Ist die Wahrscheinlichkeit jedoch groß, mehrere Ressourcenflecken mit Eiern belegen zu können, wird die vorhergesagte Eigelegegröße durch die Balance zwischen dem unmittelbaren Fitnessgewinn, der durch das Vergrößern des momentanen Geleges erreicht wird und dem möglichen Fitnessverlust durch das Erschöpfen des Eivorrates, bestimmt (Parker & Courtney 1984). Demnach sollten bei wachsendem Ressourcenüberfluss nicht mehr die zu erwartende Anzahl produzierbarer Enkel aus einem Substrat-Patch maximiert werden, sondern zunehmend der Fitnessgewinn einzelner Nachkommen, um den lebenslangen Reproduktionserfolg zu maximieren.

Vor diesem Hintergrund ist interessant, dass *Drosophila*-Weibchen eine intensive Aggregation von Eiern über Ressource-Patches vornehmen, auch wenn Eiablagesubstrate im ausreichenden Maß vorhanden sind (Hoffmeister & Rohlf's 2001). Möglicherweise können die Tiere ihr Eiablageverhalten nicht flexibel an Veränderungen im Ressourcengebot anpassen oder die Kosten, die durch einen starken Prädationsdruck während der Suche nach Substraten entstehen, sehr hoch sind (Godfray *et al.* 1991; vgl. Völkl & Kraus 1996). Als alternative Erklärung für die Eiaggregation kommt die Existenz von Allee-Effekten für die Larven (Kapitel I) in Frage, sodass die Fliegenweibchen gerade wegen der Klumpung von Eiern auf einzelnen Patches einen höheren lebenslangen Fitnessgewinn erzielen (Box 3.1), obwohl sie damit in einem reichhaltigen Habitat schnell unter Eilimitierung leiden können.

Box 3.1 Eiablageentscheidungen und Fitnesskonsequenzen – Selektion zwischen Fitnessmaximierung pro Ei und pro Gelege

Die Evolution von Eigelegegrößen ist eines der ältesten Themen der Verhaltensökologie und beinhaltet typischerweise einen Optimalitätsansatz. Das Grundprinzip hinter diesem Ansatz ist die darwinistische Annahme, dass Organismen durch natürliche Selektion in ihrem Phänotypus so gestaltet wurden, sich u.a. optimal zu verhalten. Ein derartiges Verhalten versucht die Maximierung von Fitness, d.h. im Vergleich zu anderen Individuen in einer Population möglichst viele Kopien des eigenen Genoms in den zukünftigen Generationen zu hinterlassen (Dawkins 1994).

Die möglichen Effekte natürlicher Selektion auf Verhaltensantworten von Tieren lassen sich besonders gut im Kontext reproduktiver Entscheidungen studieren, da z.B. das Eiablageverhalten unmittelbar mit dem Fortpflanzungserfolg, also mit dem individuellen Beitrag eigener Nachkommen zur nächsten Generation, verknüpft ist. Sind die Möglichkeiten zur Eiablage im Laufe des Lebens eines Insektenweibchens zeitlich variabel, ist eine entsprechende Flexibilität im Eiablageverhalten der Tiere zu erwarten, die optimal ist (Godfray 1987; Godfray & Ives 1988; Godfray *et al.* 1991; Parker & Courtney 1984; Wilson & Lessells 1994).

Die erwartete Flexibilität im Eiablageverhalten bewegt sich entlang eines Kontinuums von Eigelegegrößen, dessen extreme Enden einerseits die Fitness pro Ei maximieren, andererseits die Fitness pro Gelege maximieren (Abb. Box 3.1). Die letztere, sogenannte Lack-Gelegegröße (Lack 1947), maximiert die Anzahl überlebender Nachkommen auf einem Patch; Sie sollte aber nur gelegt werden, wenn z.B. Eiablagemöglichkeiten sehr selten sind oder das Mortalitätsrisiko bei der Suche nach weiteren Substraten sehr hoch ist (Godfray *et al.* 1991). Bei wachsendem Angebot an Ressourcen-Patches in einem Habitat reduzieren sich die Reisezeiten zwischen Patches, wodurch die Insekten ihre Eier über mehrerer Patches verteilen können, was die Konkurrenz zwischen ihren Larven reduziert und einen höheren Fitnessgewinn erzielt. Gegenüber der Lack-Gelegegröße impliziert eine adaptive Verkleinerung der Eigelegegröße bei wachsendem Ressourcenangebot eine zunehmende Maximierung der Fitness pro Ei, es verbessern sich also die Entwicklungsbedingungen für die Larven.

Der Fitnessgewinn für ein Weibchen durch eine bestimmte Eigelegegröße hängt stark von dem dichteabhängigen Verlauf der sogenannten Gewinnkurve ab (Abb. Box 3.1). Existieren z.B. Allee-Effekte, die eine reduzierte Fitness der Larven bei sehr niedrigen Dichten zur Folge haben (Kapitel I), ist trotz großem Ressourcenangebot in einem Habitat das Legen von hohen Eidichten adaptiv (Godfray *et al.* 1991; Wilson & Lessells 1994), weil die Weibchen in diesem Fall durch kleinere Eigelege ihre Fitness über mehrerer Eigelege nicht maximieren würden (Abb. Box 3.1).

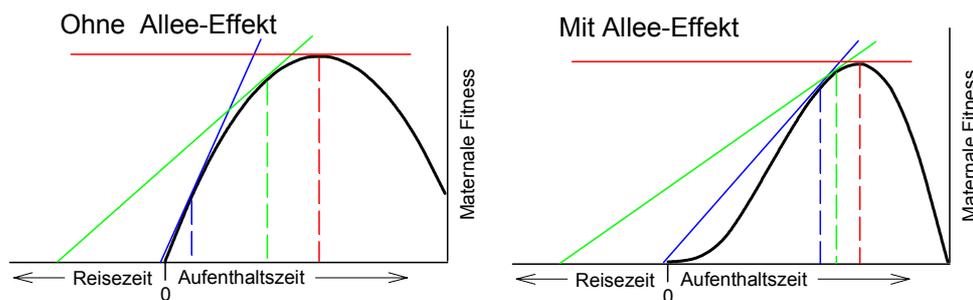


Abbildung Box 3.1 Theoretische Ableitung von Eigelegegrößen als Funktion der Reisezeit zwischen Ressourcen-Patches (kurze Reisezeit: blau, lang: grün, unendlich: rot). Die Modelldarstellung basiert auf dem Grenzertragstheorem von Charnov (1976), wonach längere Reisezeiten verlängerte Patch-Aufenthaltszeiten zur Folge haben, welche positiv mit der Eigelegegröße korrelieren. Bei theoretisch unendlich langer Reisezeit, oder nur einem Patch-Besuch im Leben eines Insektes, sollte die Lack-Gelegegröße (rot) gelegt werden. Kürzere Reisezeiten führen zu kürzeren Patch-Aufenthaltszeiten, also kleineren Eigelegen (grün, blau). Allee-Effekte für Larven verändern die Gestalt der Gewinnkurve (schwarz) für die Fliegenweibchen derart (siehe auch Wilson & Lessells, 1994), dass große Eigelege, auch unter den Bedingungen eines reichhaltigen Ressourcenangebotes in einem Habitat, als adaptiv zu interpretieren ist.

Material und Methoden

Faktoren, die die Eiablageentscheidungen von *D. subobscura* beeinflussen

Eigelegegrößen auf verschiedenen Brutsubstraten

Als individuelle Eigelegegröße bei *D. subobscura* (Abb. 3.1) wurde die Anzahl Eier definiert, die ein Weibchen während eines Fruchtbesuches legte. Um die Eigelegegrößen als Funktion des Fruchtsubstrates zu ermitteln und in Relation zu den dichteabhängigen Fitnesskonsequenzen bewerten zu können, wurden den Weibchen entweder Früchte von Schlehen (*Prunus spinosa*), Zieräpfeln (*Malus mirabilis*), Pflaumen (*Prunus domestica*), Mirabellen (*Prunus domestica* ssp. *syriaca*) oder Zwetschgen (*Prunus domestica*, größer als die vorherigen Pflaumen) (Herkunft der Früchte siehe unten) angeboten. Zur Ermittlung des Effektes sehr kleiner Fruchtsubstrate, wurden parallel Ebereschenfrüchte (*Sorbus aucuparia*) (Tab. 3.1) in diesen Versuchen verwendet, deren Einfluss auf die Eigelegegröße von *D. subobscura* bereits früher schon einmal untersucht wurde (Rohlf's 1999). Im noch gefrorenen Zustand wurde den Früchten mit einem Korkbohrer entsprechender Größe eine kreisrunde Verletzungsstelle zugefügt, die etwa 5% der Fruchtoberfläche entsprach. Das freie Stückchen Fruchthaut wurde mit einer Pinzette entfernt und die Früchte wurden nach Sorten getrennt für etwa 24 Stunden bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ in verschlossenen Gefäßen aufbewahrt. Diese Verletzungsstelle diente den Fliegen als Eiablageort.



Abbildung 3.1 Weibliche Imago von *D. subobscura*.

Die für die Experimente verwendeten Fliegen stammten aus einer lokalen Population aus Kiel und wurden auf synthetischem Medium, bestehend aus Wasser, Maismehl, Zucker, Agar, Bierhefe und Nipagin bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und 16 Stunden Fotophase gezüchtet. Bevor die Fliegenweibchen in den Eiablageexperimenten eingesetzt wurden, hatten die Tiere im Alter von sieben bis neun Tagen in einer Gruppe von zehn bis zwölf Weibchen und einer ebensolchen Anzahl Männchen die Möglichkeit auf jenem Substrat Eier zu legen, welches ihnen auch im Experiment angeboten wurde. Hierzu wurde den Fliegen für etwa acht Stunden eine sehr große Menge an Fruchtsubstrat angeboten, die nach diesem Zeitraum wieder entfernt wurde. Die Dauer des Substratangebotes erstreckte sich über die Zeit der Haupteiablageaktivität von *D. subobscura*, etwa vier Stunden vor dem Beginn der Dunkelphase bis etwa vier Stunden nach Beginn der Dunkelphase (Schippman 2000). Diese Vorerfahrung der Tiere fand in belüfteten Kunststoffdosen (Höhe 10 cm, Durchmesser 12 cm) statt, in denen den Fliegen Wasser und eine Futterquelle aus Zucker und Hefehydrolysat *ad libitum* angeboten wurden. Die Hälterung der Tiere fand bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer

Fotophase von 16 Stunden statt. Mit einem Alter von zehn Tagen wurden die Fliegen dann in den Experimenten eingesetzt.

Die Beobachtungsexperimente fanden in durchsichtigen Kunststoffröhrchen (Höhe 10 cm, Durchmesser 5 cm) statt, die mit einem Schaumstoffstopfen verschlossen wurden. Die Röhrchen lagen auf einer Holzgitterkonstruktion auf der Seite und wurden so am Wegrollen gehindert. Dieser Aufbau ermöglichte das parallele Beobachten von maximal 30 Fliegenweibchen. Jedes Röhrchen wurde mit jeweils zwei Früchten der gleichen Sorte in einem Abstand von etwa drei bis fünf Zentimetern bestückt. Auf der ersten Frucht, auf der die Fliegen Eiablageaktivität zeigten, wurde die Eigelegegröße ermittelt. Die zweite Frucht sollte die Situation eines ausreichenden Substratangebotes suggerieren, ähnlich den Umweltbedingungen, denen sie während der Vorerfahrung ausgesetzt waren.

Die Experimente starteten vier Stunden vor Beginn der Dunkelphase, die auch in dem Beobachtungsraum eingehalten wurde. Mit Beginn der Dunkelphase wurden die Beobachtungen bei Rotlicht fortgeführt. Auf allen Fruchtsubstraten wurden Parallelbeobachtungen durchgeführt. Mit einem Exhaustor wurden die entsprechenden Weibchen einzeln in die Röhrchen überführt, was den Zeitpunkt des Beobachtungsbeginns markierte. Durch ein scan-sampling des Aufenthaltsortes jeden Weibchens im etwa 15-Sekundentakt wurde fast kontinuierlich verfolgt, wann ein Weibchen eine Frucht betrat und wann sie sie wieder verließ. Waren die Fliegen länger als eine Minute nicht mehr auf der ersten Frucht, oder hatten innerhalb dieses Zeitraumes die Alternativfrucht betreten, wurde das Weibchen aus dem Röhrchen entfernt. Für jedes Fliegenweibchen wurde so die Aufenthaltszeit und die Eigelegegröße als Funktion des Fruchttyps ermittelt werden.

Alle Versuchweibchen wurden nach den Experimenten mit CO₂ anästhetisiert und getötet, um die verbleibende Anzahl reifer Eier zu ermitteln. Hierzu wurden in einer Ringerlösung die Ovarien der Tiere freipräpariert und für etwa 30 Minuten in einer konzentrierten Karmin-Essigsäure-Lösung aufbewahrt (vgl. Minkenberg *et al.* 1992). Ausgereifte Oocyten blieben von dem Farbstoff ungefärbt und konnten unter Benutzung eines Binokulars gezählt werden.

Eiablageverhalten auf bereits belegten Brutsubstraten

Mit diesem Ansatz sollte getestet werden, ob auf einer Frucht ein bereits vorhandenes Eigelege die Größe der nachfolgenden Gelege beeinflusst. Das Alter der Fliegen und deren Vorerfahrung in diesen Experimenten entsprach genau dem in der oben dargestellten Versuchsserie. Auch der Aufbau für die Beobachtung des Fliegenverhalten entsprach dem oben Dargestellten. Zur Ermittlung der Größe von Zweitgelegen kamen Schlehen, Zieräpfel und Mirabellen zum Einsatz.

Zunächst sollten einzelne *D. subobscura*-Weibchen (Erstweibchen) Eigelege nach der oben beschriebenen Methode produzieren. Aufgrund der speziellen Anforderungen dieser Beobachtungen wurden sowohl dem Erstweibchen als auch dem Zweitweibchen nur eine Frucht bzw. die belegte Frucht angeboten. Sobald die Tiere diese Frucht betraten, wurde ihnen eine zweite (unbelegte) Frucht zusätzlich angeboten. Diese Prozedur sollte sicherstellen, dass ein Zweitweibchen direkt die bereits belegte Frucht belief und gegebenenfalls ein Eigelege produzierte. Die Gelegegröße der Erstweibchen wurde ermittelt und die belegten Früchte wurden dann unverzüglich einem anderen Weibchen

(Zweitweibchen) angeboten. Nachdem das zweite Weibchen die Frucht verlassen hatte, wurde die Gesamtzahl der Eier gezählt und somit die Größe des Zweitgeleges dokumentiert.

Eigelege von Erstweibchen wurden nur innerhalb der ersten drei Stunden nach Versuchsbeginn für die Zweitweibchen akzeptiert (s.o.). Parallel zu den Zweitweibchen wurden stets erneut Röhrrchen mit Erstweibchen als Kontrollen angesetzt, um einen möglicherweise zeitlichen Effekt auf das Eiablageverhalten zu erfassen, da die Zweitweibchen ja grundsätzlich später in dem Versuch zum Einsatz kamen als die Erstweibchen.

Konsequenzen der Aggregation für den Entwicklungserfolg der Larven

Substratabhängige Fitnesskonsequenzen – Manipulation der Larvaldichte

Um die dichteabhängigen Fitnesskonsequenzen für *D. subobscura* unter kontrollierten Bedingungen zu erfassen, wurden auf fünf verschiedenen Fruchsubstraten per Hand jeweils Larvaldichten von 1, 2, 4, 8, 16 und 32 Individuen produziert.

Die für die Experimente erforderlichen Larven wurden gewonnen, indem eine mit einem Agarboden versehene Petrischale (Durchmesser 4.5 cm), auf der eine Suspension aus frischer Bäckerhefe mit etwas Leitungswasser aufgebracht war, für etwa 16 Stunden in einen Populationskäfig (etwa 50 Liter) mit ca. 100 bis 150 Fliegen exponiert wurde. Anschließend wurde die Hefe samt der gelegten Eier mit Wasser aus einer Spritzflasche auf ein Stück Müllergaze (Maschenweite 100 µm) abgewaschen und die Eier so lange gründlich gespült, bis keine Hefereste mehr erkennbar waren. Die Gaze wurde mit den Eiern in einer Petrischale (Durchmesser 10 cm) platziert, deren Boden mit Agar und einem Zusatz von Nipagin ausgegossen war. Das Nipagin sollte zum einen verhindern, dass sich ein für die Eier schädlicher Schimmelpilz entwickelt, zum anderen sollte es ein Wachstum von Mikroorganismen unterdrücken, welche den frisch geschlüpften Larven als Nahrung hätte dienen können. Die Petrischale wurde luftdurchlässig verschlossen und bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer Lichtperiode von 16 Stunden aufbewahrt. Die Mehrzahl der Larven schlüpfte 48 Stunden nach Beginn der Eiablage. Larven, die bereits nach 24 Stunden zu finden waren, wurden entfernt, sodass nur Tiere in den Experimenten eingesetzt wurden, die in den zweiten 24 Stunden schlüpften und damit annähernd gleich alt waren.

Den fünf verschiedene Fruchsubstraten Schlehen (*Prunus spinosa*), Zieräpfel (*Malus mirabilis*), Pflaumen (*Prunus domestica*), Mirabellen (*Prunus domestica* ssp. *syriaca*) und Zwetschgen (*Prunus domestica*, größer als die vorherigen Pflaumen) (Herkunft der Früchte siehe unten), die in diesem Experiment zum Einsatz kamen, wurde, wie bereits oben dargestellt, eine kreisrunde Verletzungsstelle beigebracht, die etwa 5% der Fruchtoberfläche umfasste. Nachdem die so behandelten Früchte für ca. 24 Stunden bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ aufgetaut waren, wurden die Substrate mit den oben erwähnten Larvaldichten versehen, indem die Tiere einzeln mit einem feinen Pinsel von der Müllergaze auf die Verletzungsstelle der Substrate übertragen wurden. Diese Früchte wurden dann in durchsichtige Kunststoffröhrrchen (10 cm hoch, 5 cm Durchmesser), die eine etwa 2 cm hohe Agarschicht enthielten, platziert. Der Agar hat die Funktion die natürliche Bodenfeuchte zu simulieren, was die

Früchte vor einem vorzeitigen Austrocknen bewahrt. Zusätzlich wurden die Gefäße mit einem Streifen Filterpapier versehen, auf dem sich die Fliegenlarven verpuppen konnten. Die Röhren wurden mit einem Schaumstoffstopfen verschlossen und bei einer Temperatur von $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer Fotophase von 16 Stunden in einem Klimaschrank untergebracht. Für alle fünf Fruchtarten wurde jede Larvaldichte in gleicher Anzahl parallel angesetzt. Insgesamt wurde jede Larvaldichte für jedes Substrat zwanzig mal repliziert. Nach Inkubationsbeginn wurden die Röhren täglich nach geschlüpften Fliegen abgesucht, die gegebenenfalls entfernt und bei -18°C aufbewahrt wurden.

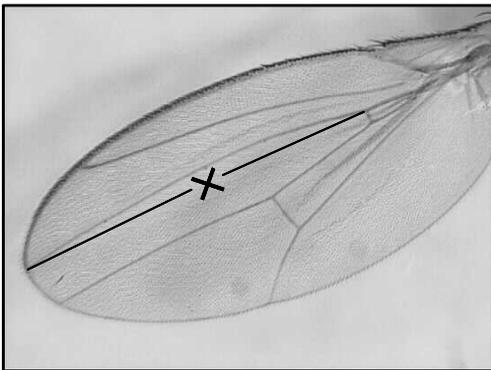


Abbildung 3.2 Flügel von *D. subobscura*. Dargestellt sind die zwei Markierungspunkte, die zur Messung der Flügellänge benutzt wurden.

Für jede Frucht wurde die Anzahl geschlüpfter Imagines, die Entwicklungsdauer bis zum Schlupf (auf den Tag genau) sowie die Körpergröße der Tiere ermittelt. Als Maß für die Körpergröße der Tiere wurde die Flügellänge gemessen (Partridge *et al.* 1987). Hierzu wurde die Strecke zwischen dem Schnittpunkt der Querader r-m mit der Radialader R_{4+5} und dem Schnittpunkt von R_{4+5} mit dem distalen Flügelende (Abb. 3.2) erfasst. Die Flügellänge gilt als zuverlässiges Maß für die Körpergröße, da es eine starke genetische Korrelation zwischen Flügellänge und Thoraxlänge, einem anderen Körpergrößenmaß, bei *Drosophila* gibt (Robertson & Reeve 1952). Die Flügellänge ist gegenüber der Thoraxlänge ein genaueres Maß und

wird bevorzugt, wenn die Fliegen tot vorliegen. Für die Messung der Flügellänge wurde den Fliegen, nach Geschlecht getrennt, die Flügel entfernt, diese auf einem Objektträger in einen Tropfen Faure'sches Gemisch überführt und mit einem Deckgläschen abgedeckt. Mit einem Binokular wurde bei 40-facher Vergrößerung über eine Videoanlage jeder Flügel aufgenommen und die Bilder als einzelne Dateien in einem Computer gespeichert. Mittels des Programms SigmaScan[®] Pro 5 wurden die Bilddateien aufgerufen und die oben dargestellte Strecke auf den Flügeln über das Markieren der Endpunkte mit der Computermaus gemessen. Die Strecke wurde auf Millimeter skaliert. Auf diese Weise wurde die Länge einer der beiden Flügel für jede geschlüpften Fliege erfasst. Für die statistische Analyse wurden die Flügellängen der Tiere, die aus einer Frucht schlüpften, nach Geschlechtern getrennt, zu einem Mittelwert zusammengefasst.

Die Körpergröße adulter Weibchen ist von besonderer Bedeutung, da diese positiv mit der Fekundität der Tiere korreliert ist (vgl. Hardy *et al.* 1992; Jones *et al.* 1996), d.h. der potenziellen maximalen Anzahl an Kopien eigener Gene in der Enkelgeneration. Dieses Maß hat sich für die Fitnessabschätzung von Eiablageentscheidungen bei Insekten bewährt (Roitberg *et al.* 2001; Vet *et al.* 1994). Um eine Beziehung zwischen Körpergröße und Fekundität der *D. subobscura*-Weibchen herzustellen, wurde die Lebenszeitfruchtbarkeit einzelner Tiere ermittelt, die eine möglichst große Schwankungsbreite in der Körpergröße zeigten. Diese Variabilität wurde erzielt, indem frischgeschlüpfte Fliegen aus unterschiedlich stark belegten Zuchtröhren (s.o.), in denen also unterschiedlich starke Konkurrenz zwischen den Larven herrschte, entnommen wurden. Einzelne Weibchen wurden mit je einem Männchen in Kunststoffröhren (Höhe 10 cm, Durchmesser 5 cm)

gehalten, die mit einem Schaumstoffstopfen verschlossen waren. Den Weibchen wurde über einen Zeitraum von 20 Tagen kontinuierlich jeweils ein Töpfchen (Höhe 1.5 cm, Durchmesser 2.5 cm) mit 2 cm³ Standardzuchtmedium (s.o.) zur Eiablage angeboten. Die Töpfchen wurden täglich ausgewechselt und die Anzahl gelegter Eier ermittelt. Die gesamte Prozedur fand bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer Fotophase von 16 Stunden statt. Die Summe der Eier, die die Tiere bis zu einem Alter von 20 Tagen legten, wurde als Maß für die Lebenszeitfruchtbarkeit der Weibchen interpretiert. Dieser relativ lange Zeithorizont berücksichtigt die Beobachtung, dass die maximale Anzahl an legebereiten Eiern erst mit einem Alter von etwa neun Tagen erreicht wird (Lenke 2000). Nach Beendigung der Experimente wurde die Flügellänge der einzelnen Weibchen mit der bereits oben beschriebenen Methode gemessen.

Substratabhängige Fitnesskonsequenzen – Eidichten aus dem Populationskäfig

Um mögliche maternale Effekte auf den dichteabhängigen Entwicklungserfolg der Larven zu berücksichtigen, die zusätzlich zu der produzierten Eimenge wirksam sein könnten, wurde die Überlebenswahrscheinlichkeit der Larven auf Substraten mit „natürlicherweise“ entstandenen Eidichten untersucht. Hierzu wurden drei verschiedene Substrattypen, Schlehen, Mirabellen und Pflaumen (Verletzungsstelle der Früchte wie oben) in unterschiedlichen Populationskäfigen (ca. 50 Liter) mit jeweils 100 bis 150 *D. subobscura* für eine bis maximal 18 Stunden zur Eiablage exponiert. Die variierende Expositionsdauer waren notwendig, um ohne direkte Manipulation eine große Bandbreite an Eidichten zu erhalten. Die Fliegen in den Populationskäfigen waren acht bis 15 Tage alt und hatten eine ausreichende Versorgung mit Wasser und einem Gemisch aus Zucker und Bierhefe als Nahrungsquelle. Die Eiablagen erfolgten bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer Fotoperiode von 16 Stunden. Die Eier auf den Früchten wurden gezählt und die belegten Substrate dann in mit einem Agarboden (ca. 2 cm hoch) versehenen Kunststoffröhrchen übertragen. Die Inkubation der Früchte fand bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer Fotoperiode von 16 Stunden statt. Geschlüpfte Fliegen wurden täglich gezählt und aus den Gefäßen entfernt.

Substratabhängige Fitnesskonsequenzen – der Einfluss von adulten Fliegen

In den folgenden Versuchsansätzen sollte überprüft werden, in welchem Maß die Präsenz adulter Fliegen auf den Früchten einen Einfluss auf den Entwicklungserfolg der Larven ausüben und inwieweit dieser Einfluss durch mögliche Interaktionen der Fliegen mit Hefen in Verbindung steht. Hierzu wurden drei von den bereits oben erwähnten Fruchsubstraten, nämlich Schlehen, Zieräpfeln und Mirabellen, mit jeweils 16 Erstlarven von *D. subobscura* per Hand besetzt (Larvengewinnung und Präparation der Verletzungsstelle auf den Substraten wie oben geschildert). Bevor jedoch die Larven auf die Früchte mit einem Pinsel einzeln übertragen wurden, wurden die Früchte 16 Stunden lang in parallelen Ansätzen auf fünf unterschiedliche Weisen behandelt:

- a) Einzelne Früchte wurde in ein mit einem Agarboden versehenes Kunststoffröhrchen (Höhe 10 cm, Durchmesser 5 cm) überführt, welches mit einem Schaumstoffstopfen verschlossen wurde. Dann wurden zwei acht bis zwölf Tage alte, virgine *D. subobscura*-Weibchen in das Röhrchen entlassen, die bis zu diesem Alter mit etwa zehn bis 15 anderen Weibchen in einem Gefäß gehalten worden waren, in dem die Tiere nur Zugang zu Feuchtigkeit (Agarboden + Nipagin) und Saccharose (handelüblicher, weißer Zucker; kristallin in zwei Schälchen von je 1 cm Durchmesser) als Nahrungsquelle gehabt hatten. Der Zucker war hierbei alle zwei Tage gegen ein neu befülltes Schälchen ausgetauscht worden.
- b) In ein Röhrchen mit jeweils einer Frucht wurden ebenfalls je zwei virgine Weibchen entlassen, welche jedoch vorher kontinuierlich Zugang zu lebender Bäckerhefe hatten, die einer Gruppe von Weibchen in einem Schälchen mit 1 cm Durchmesser angeboten worden war. Die Hefe war vorher in etwas Wasser angerührt, und etwa 300 µl dieser Suspension in die Schälchen gegeben worden. Die Hefe wurde jeden Tag gegen ein neu befülltes Töpfchen ausgetauscht. Die Fliegen konnten darüber hinaus, wie bei der Behandlung a), auch Saccharose als Nahrungsquelle nutzen.
- c) In ein Röhrchen mit jeweils einer Frucht wurden wiederum zwei diesmal jedoch verpaarte *Drosophila*-Weibchen gesetzt. Drei Tage vor dem Einsatz in der Fruchtbehandlung hatten die Tiere Eiablageerfahrung auf dem gleichen Substrat gemacht, welches auch die Versuchsfrucht war. Wie unter b) hatten die Fliegenweibchen freien Zugang zu lebender Hefe und Saccharose. Es ist zu beachten, dass im Gegensatz zu den Weibchen aus a) und b) nur die hier verwendeten Weibchen in der Lage waren Eier auf die Früchte zu legen.
- d) In ein Röhrchen mit jeweils einer Versuchsfrucht wurden zwei Männchen im Alter von acht bis zwölf Tagen entlassen, die wie die Weibchen in b) Zugang zu Hefe und Zucker hatten.
- e) Einzelne Früchte wurden ohne Fliegen in den Röhrchen aufbewahrt.

Die Behandlungen der Früchte fanden bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer Fotophase von 16 Stunden statt. Bis zum Einsatz in den Behandlungen wurden alle verwendeten Fliegen unter den gleichen Bedingungen gehalten. Bevor die 16 Larven mit einem Pinsel, der nach jeder vollständig bestückten Frucht in 70%igen Alkohol gereinigt wurde, auf die Früchte übertragen wurden, mussten die nur in der Behandlung c) gelegten Eier gezählt und dann von den Früchten mit einer feinen Pinzette entfernt werden. Die Pinzette wurde zwischen dem Entfernen der Eier auf unterschiedlichen Früchten über einer Bunsenbrennerflamme sterilisiert. Durch das Entfernen der Eier in Behandlung c) wurde die Oberfläche des Fruchsubstrates mechanisch verändert. Eine ähnliche Veränderung wurde auch den Versuchsfrüchten aus den Behandlungen a), b), d) und e) zugefügt, die nicht belegt worden waren, indem mit einer sterilen Pinzette etwa zehnmal leicht in die Verletzungsstelle des Substrates eingestochen wurde.

Die mit den Larven bestückten Früchte wurden einzeln in neue Röhrchen mit Agarboden überführt und bei $18 \pm 1^\circ\text{C}$ und einer Fotophase von 16 Stunden inkubiert. Täglich wurden die Röhrchen nach geschlüpften Fliegen abgesucht. Geschlüpfte Fliegen wurden aus den Röhrchen

entfernt und der Tag des Schlupfes notiert. Die Tiere wurden anschließend tiefgefroren aufbewahrt, um zu einem späteren Zeitpunkt eine Messung der Flügellänge als Maß für die Körpergröße vorzunehmen (die detaillierte Methode hierzu siehe weiter oben).

An Tag 5, 10 und 15 nach dem Übertragen der Larven auf die Früchte wurde der Flächenanteil der Verletzungsstelle abgeschätzt, der von Schimmelpilzen bewachsen war. Als Kontrolle zu diesen Beobachtungen wurde auch das Schimmelwachstum auf den Verletzungsstellen von solchen Früchten dokumentiert, die weder einer Behandlung mit Fliegen ausgesetzt waren noch mit Larven besetzt wurden. Schimmelpilze können mögliche Gegenspieler der Fliegenlarven sein und deren Entwicklungserfolg negativ beeinflussen (Courtney *et al.* 1990; Hodge *et al.* 1999; Wertheim *et al.* 2002). Ziel war es darzustellen, wie die Behandlungen der Versuchsfrüchte das Schimmelwachstum beeinflussen.

Herkunft und Eigenschaften der Fruchsubstrate



Abbildung 3.3 Fruchtsubstrate in den Experimenten: a: Ebereschenfrucht, b: Schlehe, c: Mirabelle, d: Zierapfel, e: Pflaume, f: Zwetschge. Der schwarze Balken entspricht einer Länge von etwa 2 cm.

Die Schlehen, Zieräpfel, Pflaumen, Mirabellen und Ebereschenfrüchte (Abb. 3.3) wurden im reifen Zustand direkt vom Baum/Busch gepflückt und bei -18°C tiefgefroren. Die Zwetschgen (Abb. 3.3) wurden auf einem Wochenmarkt erstanden und ebenfalls tiefgefroren. Die Größe der Früchte wurde über den Durchmesser ermittelt, wobei eine annähernde Kugelform für die Berechnung der Volumina und der Oberflächen angenommen wurde (siehe auch Kapitel II, Material und Methoden). Entsprechend der Fruchtoberfläche wurde die substratspezifische Fläche der Eiablagestelle für die Fliegen bestimmt (Tab. 3.1).

Tabelle 3.1 Ausgewählte physikalische Eigenschaften der Fruchtsubstrate. Die Bestimmung des Wassergehaltes der Früchte wurde je Substrat fünfmal repliziert.

| Frucht | Durchmesser [cm] \pm SE | Volumen [cm ³] \pm SE | Oberfläche [cm ²] \pm SE | N | Verletzungsstelle [cm ²] | Wassergehalt [%] \pm SE |
|-------------------|------------------------------|--|---|----|---|------------------------------|
| Ebereschenfrüchte | 0.91 \pm 0.02 | 0.41 \pm 0.02 | 2.65 \pm 0.10 | 55 | 0.13 | 38.26 \pm 0.010 |
| Schlehen | 1.56 \pm 0.02 | 2.04 \pm 0.08 | 7.73 \pm 0.21 | 33 | 0.39 | 45.92 \pm 0.009 |
| Zieräpfel | 2.04 \pm 0.02 | 4.51 \pm 0.13 | 13.15 \pm 0.26 | 35 | 0.79 | 72.43 \pm 0.004 |
| Mirabellen | 2.59 \pm 0.02 | 9.19 \pm 0.21 | 21.12 \pm 0.32 | 24 | 1.13 | 80.19 \pm 0.004 |
| Pflaumen | 3.21 \pm 0.04 | 17.69 \pm 0.69 | 32.62 \pm 0.85 | 38 | 1.77 | 81.78 \pm 0.002 |
| Zwetschgen | 3.81 \pm 0.03 | 29.15 \pm 0.58 | 45.71 \pm 0.60 | 48 | 2.55 | 64.03 \pm 0.013 |

Als eine weitere Substrateigenschaft wurde der Wassergehalt der Früchte ermittelt, indem die Substrate bis zur Gewichtskonstanz in einem Trockenschrank bei 60°C getrocknet wurden (Tab. 3.1).

Zur weiteren Charakterisierung der Früchte wurde der Gehalt an Saccharose, Glucose und Fructose pro Gramm Frischgewicht mittels einer Methode zur enzymatischen Analyse bestimmt (Bergmeyer & Bernt 1974). Es wurde ein Testansatz der Fa. Boehringer[®] Mannheim verwendet, der den Glucosegehalt vor und nach enzymatischer Hydrolyse fotometrisch bestimmt und Fructose im Anschluss an die Glucosebestimmung gemessen wird.

Für die Zuckerbestimmung der Substrate wurde im Eisbad Fruchtgewebe (ca. 100 bis 150 mg) direkt unter der Fruchthaut im Bereich der Ansatzstelle des Fruchtstiels mit einem Skalpell entnommen. Das Gewicht des Substrates wurde genau bestimmt und zweifach destilliertes Wasser im Verhältnis 1 : 11 (Substrat : Wasser) hinzugegeben. Das Fruchtgewebe wurde dreimal für zehn Sekunden in einem Gewebehomogenisierer (Turrax) zerkleinert und die Gewebesuspension im Anschluss bei 4°C, 10000 g für zehn Minuten zentrifugiert. Der klare Überstand wurde für die enzymatischen Reaktionen und die fotometrischen Messungen verwendet. Die Menge an Saccharose, Glucose und Fructose wurde als $\mu\text{mol pro g}$ Frischgewicht erfasst, der Gesamtzuckergehalt als mg pro g Frischgewicht berechnet (Tab. 3.2).

Tabelle 3.2 Ausgewählte Parameter zum Kohlenhydratgehalt der Fruchtsubstrate. *Der Wert wurde auf null gesetzt, weil die Analyse aufgrund der Schwankungsbreite im Mittel einen Wert von etwas unter Null ergab.

| Frucht | Saccharose [$\mu\text{mol pro g}$] $\pm\text{SE}$ | Glucose [$\mu\text{mol pro g}$] $\pm\text{SE}$ | Fructose [$\mu\text{mol pro g}$] $\pm\text{SE}$ | Gesamtzucker [mg pro g] |
|-------------------|---|--|---|----------------------------|
| Ebereschenfrüchte | 0.00* | 202.00 \pm 2.43 | 243.95 \pm 2.03 | 80.30 |
| Schlehen | 8.49 \pm 2.72 | 322.08 \pm 10.31 | 178.68 \pm 13.32 | 93.07 |
| Zieräpfel | 86.13 \pm 8.21 | 138.10 \pm 16.59 | 258.28 \pm 22.99 | 100.84 |
| Mirabellen | 25.55 \pm 3.36 | 34.32 \pm 2.33 | 18.40 \pm 0.56 | 18.23 |
| Pflaumen | 9.52 \pm 0.60 | 112.94 \pm 9.14 | 52.83 \pm 4.21 | 33.11 |
| Zwetschgen | 120.06 \pm 7.01 | 192.76 \pm 14.52 | 93.52 \pm 4.98 | 92.62 |

Statistische Analyse

Die Daten wurden durch die Anwendung generalisierter linearer Modelle (GLM) analysiert. Hierzu wurde die Genmod-Prozedur des Statistikprogramms SAS (Version 8.2) verwendet. Für die Überlebenswahrscheinlichkeit vom Ei bzw. von der Larve bis zur Imago, sowie für den Substratanteil, der mit Schimmelpilzen bewachsen war, wurde eine binomiale Verteilung und die *logit-link* Funktion spezifiziert. Zur Analyse der Entwicklungszeit zur Imago, der Aufenthaltszeit der Fliegen auf den Früchten und der Flügellänge der geschlüpften weiblichen und männlichen Fliegen wurde eine Normalverteilung mit der *identity-link* Funktion verwendet. Die Ei- bzw. Larvaldichte als Erklärungsvariable wurde $\ln(\text{Dichte} + 1)$ -transformiert, um einen übermäßig starken statistischen Einfluss hoher Dichten zu vermeiden (Wertheim *et al.* 2002). Für die Dichte wurden die Terme zweiter und dritter Ordnung in die Modelle inkorporiert, um nichtlineare Beziehungen zwischen der Dichte und den Fitnesskomponenten zu erfassen (Crawley 1993; Wertheim *et al.* 2002). Für die Eigelegegrößen und die Lebenszeitfruchtbarkeit der Fliegen wurde eine Poisson-Verteilung und die *log-link* Funktion spezifiziert.

Wenn bei den statistischen Modellen die *scaled deviance* als Abschätzungskriterium für die Anpassung eines Modells an die erhobenen Daten von 1 abwich, wurde die *dscale*-Option aktiviert, um für *overdispersion* zu korrigieren. Diese Prozedur vermeidet die versehentliche Ablehnung einer wahren Nullhypothese (Typ I – Fehler) (Stokkebo & Hardy 2000). Es werden die Ergebnisse minimal adäquater Modelle (MAM) dargestellt. Diese Modelle wurden durch die rückwärtige Eliminierung von solchen möglichen Erklärungsvariablen aus den vollständigen Modellen erhalten, die keinen signifikanten Anstieg in der *deviance* zeigten (*F*-Statistik).

Ergebnisse

Faktoren, die die Eiablageentscheidungen von *D. subobscura* beeinflussen

Eigelegegrößen auf verschiedenen Brutsubstraten

Tabelle 3.3 Die mittlere Eigelegegröße von *D. subobscura* auf unterschiedlichen Fruchtsubstraten. Die signifikanten Unterschiede zwischen den substratabhängigen Eigelegegrößen wurden durch den paarweisen Vergleich mittels GLM erhalten, welche den Fruchttyp als einzige Erklärungsvariable enthielten (Ebereschenfrüchte vs. Schlehen: $p = 0.3049$; Ebereschenfrüchte vs. Pflaumen: $p < 0.0001$; Ebereschenfrüchte vs. Zieräpfel: $p < 0.0001$; Ebereschenfrüchte vs. Mirabellen: $p < 0.0001$; Ebereschenfrüchte vs. Zwetschgen: $p < 0.0001$; Schlehen vs. Pflaumen: $p < 0.0001$; Schlehen vs. Zieräpfel: $p = 0.0003$; Schlehen vs. Mirabellen: $p < 0.0001$; Schlehen vs. Zwetschgen: $p < 0.0001$; Pflaumen vs. Zieräpfel: $p = 0.4701$; Pflaumen vs. Mirabellen: $p = 0.0094$; Pflaumen vs. Zwetschgen: $p < 0.0001$; Zieräpfel vs. Mirabellen: $p = 0.1141$; Zieräpfel vs. Zwetschgen: $p = 0.0002$; Mirabellen vs. Zwetschgen: $p = 0.0222$). *CV* ist der Variationskoeffizient und spiegelt den relativen Anteil an Variation in den substratabhängigen Eigelegegrößen wider. Der *CV* ist relativ zum Mittelwert zu sehen und ist dimensionslos. *n* ist die Anzahl Replikate, die in die Berechnung der mittleren Eigelegegröße einfließen. Der Eivorrat aller in den Experimenten eingesetzten *D. subobscura*-Weibchen war zwischen den Behandlungen mit den unterschiedlichen Fruchtsubstraten nicht verschieden (GLM $F_{5,174} = 0.46$, $p = 0.8056$).

| Frucht | Eigelegegröße \pm SE | Signifikante Unterschiede [†] | CV | <i>n</i> | Eivorrat \pm SE |
|-------------------|------------------------|--|------|----------|-------------------|
| Ebereschenfrüchte | 4.05 \pm 0.35 | a | 0.57 | 43 | 27.45 \pm 1.48 |
| Schlehen | 3.00 \pm 0.60 | a | 0.67 | 11 | 25.78 \pm 1.33 |
| Zieräpfel | 11.70 \pm 1.54 | b | 0.59 | 20 | 26.72 \pm 1.00 |
| Mirabellen | 15.29 \pm 2.60 | b,c | 0.83 | 24 | 27.46 \pm 1.08 |
| Pflaumen | 10.33 \pm 1.21 | b | 0.67 | 33 | 26.68 \pm 1.06 |
| Zwetschgen | 20.46 \pm 1.37 | c | 0.46 | 48 | 28.51 \pm 1.03 |

[†] Buchstaben geben signifikante Unterschiede nach einer Bonferroni-Korrektur an; Neues Signifikanzniveau: $\alpha = 0.003$
Gleiche Buchstaben bedeuten keine signifikanten Unterschiede

Die von einzelnen *D. subobscura*-Weibchen produzierten Eigelegegrößen (Tab. 3.3) waren unterschiedlich zwischen den angebotenen Fruchtsubstraten (GLM $F_{5,173} = 31.22$, $p < 0.0001$). Im paarweisen Vergleich ergaben sich jedoch nichtsignifikante Unterschiede zwischen bestimmten Fruchtsubstraten (Tab. 3.3). Die interindividuelle Variation in den substratspezifischen Eigelegegrößen ist auffällig und rangiert von 46 % auf Zwetschgen bis sogar 83% relativ zum Mittelwert auf Mirabellen (Tab. 3.3, siehe auch die Häufigkeitsverteilung der Gelegegrößen in Abb. 3.16).

Der Einfluss des Eivorrates auf die Gelegegröße

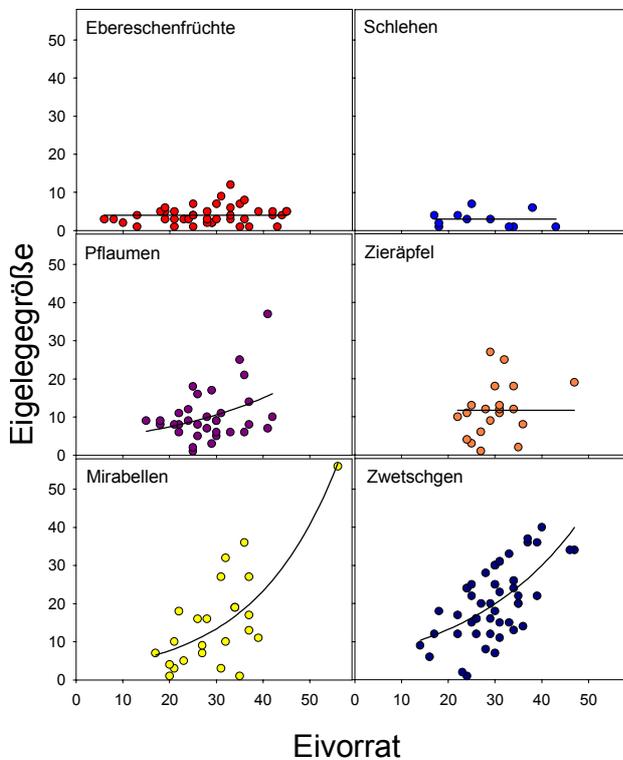


Abbildung 3.4 Einfluss des Eivorrates (EV) der Weibchen von *D. subobscura* auf die individuelle Gelegegröße, als Funktion des Brutsubstrates. Die durchgezogenen Linien repräsentieren die GLM als Anpassung an die Daten. Die Regressionsgleichungen sehen wie folgt aus: Ebereschenfrüchte: $y = \exp(1.3979)$; Schlehen: $y = \exp(1.0986)$; Pflaumen: $y = \exp(0.035x + 1.3075)$; EV: $F_{1,31} = 5.53$, $p = 0.0252$; Zieräpfel: $y = \exp(2.4596)$; Mirabellen: $y = \exp(0.0556x + 0.9261)$; EV: $F_{1,22} = 19.31$, $p = 0.0002$; Zwetschgen: $y = \exp(0.0409x + 1.7644)$; EV: $F_{1,46} = 24.01$, $p < 0.0001$

Betrachtete man den Einfluss des Eivorrates der einzelnen Weibchen auf die substratabhängige Eigelegegröße, ist auf den Pflaumen, Mirabellen und Zwetschgen eine deutlich positive Reaktion in der Gelegegröße auf den Eivorrat zu finden (Abb. 3.4).

Interessanterweise konnte keine Abhängigkeit in dieser Beziehung für die Tiere nachgewiesen werden, die auf den Ebereschenfrüchten, Schlehen oder Zieräpfeln Eier legten (Abb. 3.4). Es gibt also eine substratspezifische Reaktion in der Eigelegegröße als Funktion des Eivorrates (GLM Eivorrat \times Fruchtsubstrat: $F_{6,172} = 46.17$, $p < 0.0001$). In einem GLM, das als Erklärungsvariablen Frucht (Pflaumen, Mirabellen, Zwetschgen), Eivorrat und die statistische Interaktion zwischen Eivorrat und Fruchtsubstrat als Erklärungsvariablen für die Eigelegegröße enthält, ist die statistische Interaktion (Eivorrat \times Fruchtsubstrat) nicht signifikant. Demnach gibt es auf diesen drei Substraten keine Unterschiede in der Reaktionsnorm, mit der die Fliegen ihre Eigelegegröße an den Eivorrat anpassen.

Fruchtbesuche und Eiablagen

Die Häufigkeit mit der die Fliegenweibchen die Früchte überhaupt betraten war unterschiedlich zwischen den Substraten (GLM Frucht: $F_{4,330} = 7.16$, $p < 0.0001$, Abb. 3.5). Ebenso gab es signifikante Unterschiede zwischen dem Anteil fruchtbesuchender Weibchen, die überhaupt Eier legten (GLM $F_{4,255} = 15.59$, $p < 0.0001$, Abb. 3.5).

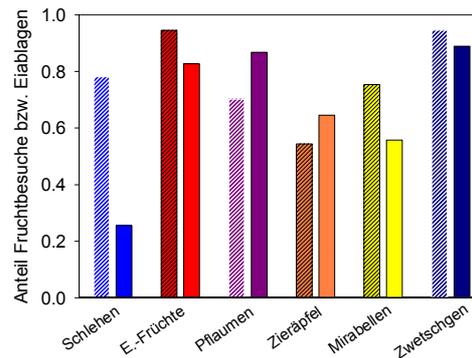


Abbildung 3.5 Anteil der *D. subobscura*-Weibchen, die Früchte besuchten (schraffierte Balken) und der Anteil fruchtbesuchender Weibchen, die überhaupt Eier legten (unschraffierte Balken), als Funktion des Fruchtsubstrates. Die Brutsubstrate wurden von links nach rechts aufsteigend mit der beobachteten Eigelegegröße geordnet (vgl. Tab. 3.3) (siehe Text für die statistische Auswertung)

Substratabhängige Besuchsdauer eierlegender Weibchen

Die Zeit, welche eierlegende *D. subobscura*-Weibchen auf den Früchten verbrachten, unterschied sich signifikant zwischen den Substraten (GLM $F_{4,169} = 11.26$, $p < 0.0001$, Tab. 3.4). Setzt man substratspezifisch die individuelle Aufenthaltszeit der Tiere mit den entsprechenden Eigelegen in Beziehung, lässt sich allerdings nur eine sehr schwache Korrelation zwischen diesen beiden Parametern darstellen (Tab. 3.4).

Tabelle 3.4 Mittlere Besuchsdauer eierlegender *D. subobscura*-Weibchen und die substratabhängige Korrelation der Gelegegröße mit den jeweiligen Aufenthaltszeiten auf den Fruchtsubstraten. Die Früchte sind absteigend mit zunehmender substratspezifischer Gelegegröße (vgl. Tab. 3.3) angeordnet.

| Frucht | Mittlere Besuchsdauer [Min.] \pm SE | Korrelation mit Gelegegröße (Spearman Rank Korrelation) | |
|-------------------|---------------------------------------|---|-------------|
| Schlehen | 47.64 \pm 8.54 | $r_s = 0.131$ | $p = 0.350$ |
| Ebereschenfrüchte | 16.04 \pm 1.96 | $r_s = 0.301$ | $p = 0.050$ |
| Pflaumen | 38.42 \pm 4.10 | $r_s = 0.309$ | $p = 0.040$ |
| Zieräpfel | 59.15 \pm 9.46 | $r_s = 0.065$ | $p = 0.393$ |
| Mirabellen | 86.42 \pm 9.25 | $r_s = 0.378$ | $p = 0.034$ |
| Zwetschgen | 74.69 \pm 6.61 | $r_s = 0.180$ | $p = 0.111$ |

Einfluss ausgewählter Substratparameter auf die Eigelegegröße

Die Fruchtgröße, gemessen als mittleres Volumen (Tab. 3.1), hatte für sich allein einen signifikanten Effekt auf die mittlere Eigelegegröße (nach n Eiablagen gewichtetes GLM $F_{1,4} = 13.042$, $p = 0.023$, Abb. 3.6). Für den mittleren Wassergehalt der Früchte (Tab. 3.1) konnte kein Zusammenhang zur mittleren Gelegegröße gefunden werden (nach n Eiablagen gewichtetes GLM $F_{1,4} = 3.648$, $p = 0.129$).

Der mittlere Gehalt an Glucose, Fructose und Saccharose (Tab. 3.1) hat jeweils in einem GLM einen signifikanten Effekt auf die Güte des Gesamtmodells, allerdings war die Parameterabschätzung für die Erklärungsvariablen nur für die Saccharose signifikant (Tab. 3.5). Es ist also nicht mit Sicherheit festzustellen, ob Glucose und Fructose einen Effekt auf die Gelegegröße haben.

Tabelle 3.5 Effekte der drei gemessenen löslichen Kohlenhydrate (Glucose, Fructose, Saccharose) auf die mittlere Eigelegegröße von *D. subobscura*. Dargestellt ist der gemeinsame Einfluss der Zucker (mittlerer Gehalt) in einem für die Anzahl Eiablagen gewichteten GLM.

| Zucker | F-Statistik | p-Wert (Modell) | Parameterschätzung | p-Wert (Parameter) |
|------------|--------------------|-----------------|----------------------|--------------------|
| Glucose | $F_{1,2} = 42.922$ | 0.023 | -0.00223 ± 0.001 | 0.120 |
| Fructose | $F_{1,2} = 19.816$ | 0.047 | -0.00216 ± 0.001 | 0.103 |
| Saccharose | $F_{1,2} = 81.182$ | 0.012 | 0.00906 ± 0.001 | 0.012 |

Untersucht man den alleinigen Effekt von Glucose bzw. Fructose, ist kein Zusammenhang mit der Gelegegröße darstellbar (Glucose: nach n Eiablagen gewichtetes GLM $F_{1,4} = 1.667$, $p = 0.266$; Fructose: nach n Eiablagen gewichtetes GLM $F_{1,4} = 2.727$, $p = 0.174$). Wohl besteht aber eine signifikante Beziehung zwischen der mittleren Eigelegegröße und dem mittleren Saccharosegehalt (nach n Eiablagen gewichtetes GLM $F_{1,4} = 8.223$, $p = 0.046$, Abb. 3.6). Für den Gesamtzuckergehalt war keine Beziehung zur mittleren Gelegegröße zu finden (nach n Eiablagen gewichtetes GLM $F_{1,4} = 0.006$, $p = 0.943$). Untersucht man den gemeinsamen Effekt von den beiden Parametern mittlere Fruchtgröße und mittlerer Saccharosegehalt in einem GLM, wird die Fruchtgröße nicht signifikant ($p = 0.197$) und der Saccharosegehalt bleibt als signifikante ($p = 0.042$) Erklärungsvariable erhalten.

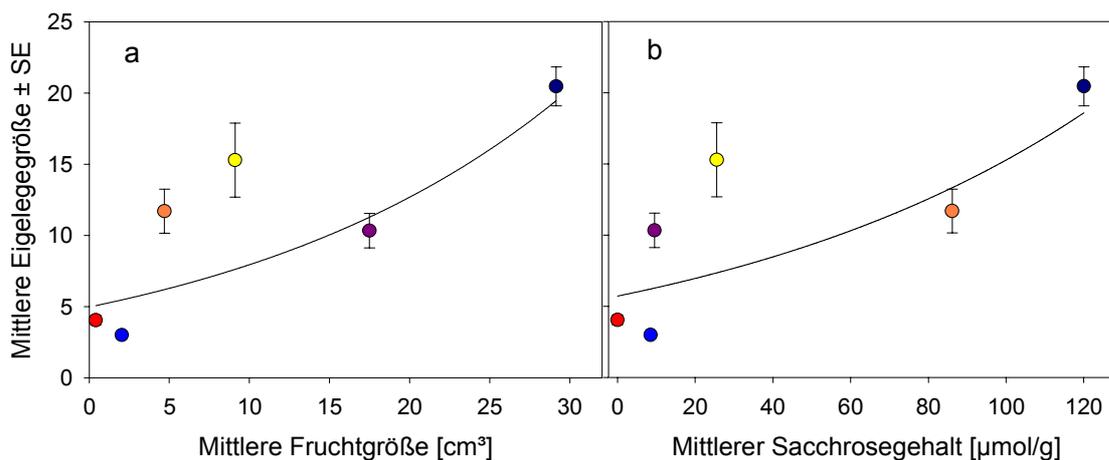


Abbildung 3.6 Der alleinige Einfluss der mittleren Fruchtgröße (a) und des mittleren Saccharosegehaltes (b) der Fruchttypen auf die mittlere Eigelegegröße von *D. subobscura*-Weibchen. Ebereschenfrüchte (●), Schlehen (●), Zieräpfel (●), Mirabellen (●), Pflaumen (●), Zwetschgen (●). Die durchgezogenen Linien repräsentieren die GLM als Anpassung an die experimentell erhobenen Daten. Für die Analyse wurde die Gelegegröße \ln -transformiert. Die Regressionsgleichungen sehen folgendermaßen aus: (a) $y = \exp(1.745 + 0.0468x)$; (b) $y = \exp(1.745 + 0.00981x)$. (Statistik siehe Text)

Tabelle 3.6 Ergebnisse der Analyse des Effektes von unbelegten und bereits belegten Früchten auf den Anteil *D. subobscura*-Weibchen, die Früchte besuchten und den Anteil fruchtbesuchender Weibchen, die Eier legten.

| Frucht | Verhaltensantwort | F-Statistik | p-Wert |
|------------|-------------------|--------------------|--------|
| Schlehen | Fruchtbesuche | $F_{1,69} = 3.30$ | 0.0738 |
| | Eiablagen | $F_{1,54} = 8.86$ | 0.0044 |
| Zieräpfel | Fruchtbesuche | $F_{1,66} = 16.91$ | 0.0001 |
| | Eiablagen | $F_{1,45} = 3.00$ | 0.0902 |
| Mirabellen | Fruchtbesuche | $F_{1,71} = 0.43$ | 0.5149 |
| | Eiablagen | $F_{1,54} = 5.08$ | 0.0283 |

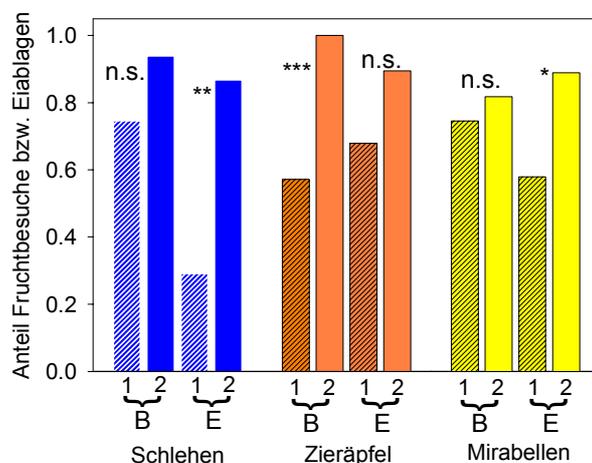


Abbildung 3.7 Effekte unbelegter (1, Balken schraffiert) und belegter (2) Früchte auf den Anteil *D. subobscura*-Weibchen, die Früchte besuchten (B), und den Anteil fruchtbesuchender Fliegen, die überhaupt Eier legten (E). n.s. – nicht signifikant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. (Statistik siehe Tab. 3.6)

Eiablageverhalten auf bereits belegten Brutsubstraten

Gegenüber unbelegten Früchten war der Anteil fruchtbesuchender Fliegen auf bereits belegten Zieräpfeln signifikant gesteigert (Tab. 3.6, Abb. 3.7). Auf den Schlehen wurde in dieser Reaktion der Fliegen nur ein Trend gefunden, während auf den Mirabellen hier kein signifikanter Zusammenhang bestand (Tab. 3.6). Der Anteil fruchtbesuchender Weibchen, die überhaupt Eier gelegt hatten, war auf bereits belegten Schlehen und Mirabellen signifikant gesteigert, wobei die Ergebnisse in dieser Reaktion auf Zieräpfeln nur einen ebensolchen Trend erkennen lassen (Tab. 3.6, Abb. 3.7).

Im Mittel unterschieden sich die Zweitgelege in ihrem Umfang nicht von den Erstgelegen (GLM Schlehen: 4.23 ± 0.63 SE vs. 4.31 ± 0.99 SE Eier, $F_{1,27} = 0.34$, $p = 0.5662$; Zieräpfel: 9.47 ± 1.20 SE vs. 10.53 ± 1.70 SE Eier, $F_{1,27} = 0.25$, $p = 0.6217$; Mirabellen: 13.18 ± 2.16 SE vs. 12.36 ± 2.31 SE Eier, $F_{1,27} = 0.07$, $p = 0.7995$).

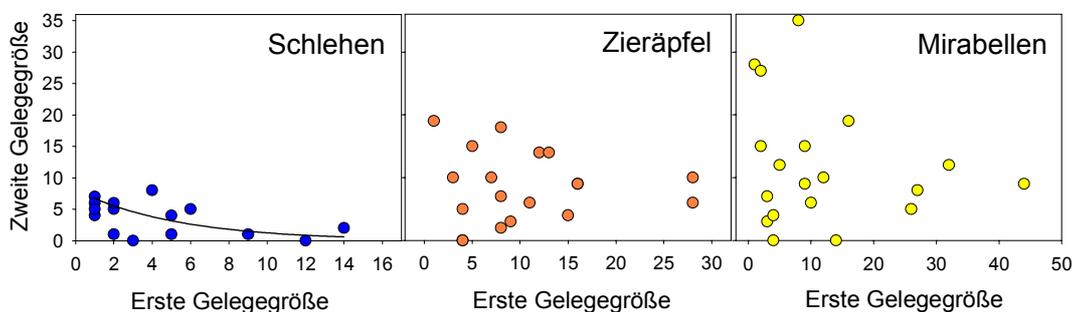


Abbildung 3.8 Einfluss der Gelegegröße der Erstweibchen auf die Gelegegröße von Zweitweibchen von *D. subobscura*. Die durchgezogene Linie repräsentiert das GLM als Anpassung an die experimentell erhobenen Daten für die Gelegegrößen auf Schlehen (GLM Erstgelege: $F_{1,13} = 5.78$, $p = 0.0318$). Regressionsgleichung: $y = \exp(2.0866 - 0.1873x)$.

Wurde die Eigelegegröße der Zweitweibchen direkt als Antwort auf die Anzahl Eier des ersten Geleges analysiert, so nimmt das Zweitgelege auf den Schlehen an Umfang signifikant ab, je größer das Erstgelege war (Abb. 3.8). Eine derartige Abhängigkeit der Zweitgelege von den Erstgelegen wurde auf den Zieräpfeln und Mirabellen nicht gefunden (GLM Zieräpfel: $F_{1,17} = 0.02$, $p = 0.8884$; Mirabellen: $F_{1,13} = 0.87$, $p = 0.3799$).

Die zu den Zweitweibchen parallel angesetzten Erstweibchen unterschieden sich von den früh angesetzten Erstweibchen nicht im Eiablageverhalten (Anteil fruchtbesuchender Fliegen: für alle Früchte $p > 0.6$; Anteil fruchtbesuchender Weibchen, die Eier legten: für alle Früchte $p > 0.6$; Gelegegröße: für alle Früchte $p > 0.8$). Insofern ist ein tageszeitlicher Einfluss als Erklärung für die Unterschiede im Eiablageverhalten der Erst- und Zweitweibchen nicht zu vermuten.

Konsequenzen der Aggregation für den Entwicklungserfolg der Larven

Substratabhängige Fitnesskonsequenzen – Manipulation der Larvaldichte

Überleben bis zur Imago

Das Überleben der auf die Fruchtsubstrate übertragenen *D. subobscura*-Larven bis zur Imago wurde von der Larvaldichte und dem Fruchttyp beeinflusst (Tab. 3.7). Der signifikante Einfluss des quadratischen Terms der Larvaldichte (Larvaldichte²) und die signifikante statistische Interaktion von Larvaldichte² x Fruchttyp zeigen nichtlineare Beziehungen zwischen dem Überleben und der Dichte an, deren Verlauf unterschiedlich auf den verschiedenen Früchten ist (Tab. 3.7).

Tabelle 3.7 Faktoren, die das Überleben bis zur Imago bei *D. subobscura* beeinflussen. Der Faktor Larvaldichte kennzeichnet die Anzahl eingesetzter Larven. MAM: minimal adäquates Modell.

| Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert |
|---------------------------------------|---------------------|----------|
| Larvaldichte | $F_{1,583} = 16.46$ | < 0.0001 |
| Fruchttyp | $F_{4,583} = 5.31$ | 0.0002 |
| Larvaldichte ² | $F_{1,583} = 19.68$ | < 0.0001 |
| Larvaldichte ² x Fruchttyp | $F_{4,583} = 2.53$ | 0.0394 |

Deutlich nichtlinear hängt das Überleben der Larven mit der Dichte auf Schlehen, Zieräpfeln und Mirabellen zusammen (Abb. 3.9). Auf diesen drei Substraten wurde zunächst eine Abnahme im Überleben bei den Dichten eins bis acht auf Schlehen bzw. Zieräpfeln und den Dichten eins bis vier auf den Mirabellen beobachtet. Ein weiterer Anstieg der Larvaldichte war dann wieder mit einer höheren Überlebenswahrscheinlichkeit bei 16 Larven assoziiert. Ein Absinken im Überleben war aber

wieder bei 32 Larven die Folge (Abb. 3.9). Dieser nichtlineare Verlauf im dichteabhängigen Überleben auf diesen drei Bruts substraten wird durch die signifikanten Effekte der quadratischen und kubischen Terme von Larvaldichte in den entsprechenden statistischen Modellen belegt (Tab. 3.8). Der partielle signifikante Anstieg des Anteils schlüpfender Imagines mit zunehmender Dichte kennzeichnet eindeutig die Existenz eines Allee-Effektes für die Larven (vgl. Kapitel I). Im Gegensatz dazu wurde auf den Pflaumen und Zwetschgen innerhalb der untersuchten Larvaldichten keine Abhängigkeit im Überleben bis zur Imago von der Larvaldichte festgestellt.

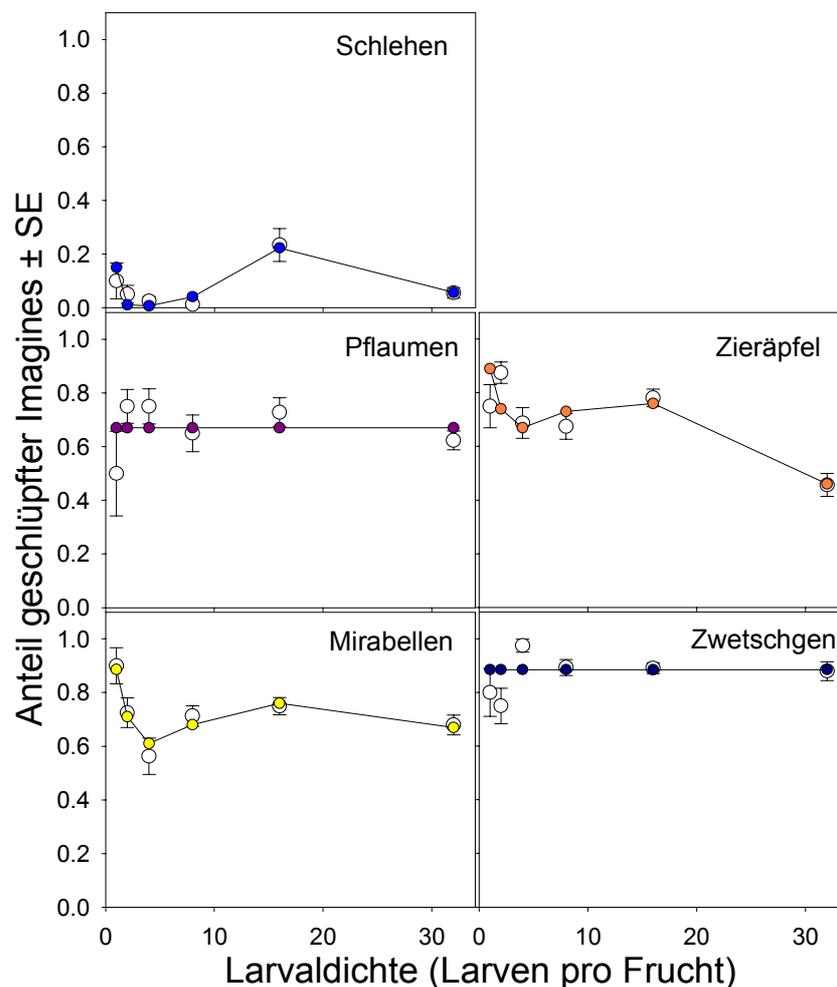


Abbildung 3.9 Anteil geschlüpfter Imagines von *D. subobscura* als Funktion der Larvaldichte auf unterschiedlichen Fruchsubstraten. Abgebildet sind die Ergebnisse aus den Experimenten zur Manipulation der Larvaldichte (Kreise). Die farbigen Punkte zeigen die Ergebnisse aus den GLM. Die Regressionsgleichungen der statistischen Modelle sind in Tab. 3.8 dargestellt.

Tabelle 3.8 Einfluss der Larvaldichte auf das substratabhängige Überleben bis zur Imago bei *D. subobscura*. Durch das Einfügen der Terme zweiter und dritter Ordnung für die Anzahl eingesetzter Larven in die GLM wurden nichtlineare Beziehungen erfasst. Die resultierenden Graphen sind in Abb. 3.9 dargestellt. Auf Pflaumen und Zwetschgen wurde kein Effekt der Larvaldichte gefunden. Der in der Regressionsgleichung angegebener Einzelwert ist der y-Achsenabschnitt ($p_{\text{Pflaumen}} < 0.0001$, $p_{\text{Zwetschgen}} < 0.0001$). Die Regressionsgleichungen wurden für die Konstruktion der maternalen Fitnesskurven (Abb. 3.16) verwendet. MAM: minimal adäquates Modell.

| Frucht | Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert | Regressionsgleichungen |
|------------|------------------------------|---------------------|----------|--|
| Schlehen | Larvaldichte | $F_{1,114} = 14.82$ | 0.0002 | $y = 1 / [1 + \{1 / (\exp(-2.12x^3 + 13.96x^2 - 26.81x + 10.86))\}]$ |
| | Larvaldichte ² | $F_{1,114} = 19.46$ | < 0.0001 | |
| | Larvaldichte ³ | $F_{1,114} = 22.96$ | < 0.0001 | |
| Zieräpfel | Larvaldichte | $F_{1,116} = 4.29$ | 0.0405 | $y = 1/[1+\{1/(\exp(-0.75x^3 + 4.74x^2 - 9.31x + 6.56))\}]$ |
| | Larvaldichte ² | $F_{1,116} = 5.31$ | 0.0229 | |
| | Larvaldichte ³ | $F_{1,116} = 6.64$ | 0.0112 | |
| Mirabellen | Larvaldichte | $F_{1,116} = 6.79$ | 0.0104 | $y = 1 / 1 + \{1 / (\exp(-0.61x^3 + 4.23x^2 - 8.92x + 6.40))\}]$ |
| | Larvaldichte ² | $F_{1,116} = 7.25$ | 0.0082 | |
| | Larvaldichte ³ | $F_{1,116} = 7.49$ | 0.0072 | |
| Pflaumen | - | - | - | $y = 1 / [1 + \{1 / (\exp(0.69))\}]$ |
| Zwetschgen | - | - | - | $y = 1 / [1 + \{1 / (\exp(2.04))\}]$ |

Entwicklungsdauer bis zur Imago

Die dichteabhängige Entwicklungsdauer der per Hand auf die Früchte übertragenen *D. subobscura*-Larven bis zur Imago wurde im wesentlichen durch den Substrattyp bestimmt (Tab .3.9). Die signifikanten statistischen Interaktionen der Terme der ersten, zweiten und dritten Ordnung für die Larvaldichte mit dem Fruchttyp verdeutlichen die Substratabhängigkeit nichtlinearer Beziehungen zwischen Dichte und Entwicklungsdauer (Tab. 3.9, Abb. 3.10).

Tabelle 3.9 Faktoren, welche die Entwicklungszeit zur Imago bei *D. subobscura* beeinflussen. Der Faktor Larvaldichte kennzeichnet die Anzahl eingesetzter Larven. MAM: minimal adäquates Modell.

| Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert |
|---------------------------------------|--------------------|--------|
| Fruchttyp | $F_{4,463} = 3.28$ | 0.0115 |
| Larvaldichte x Fruchttyp | $F_{5,463} = 2.36$ | 0.0390 |
| Larvaldichte ² x Fruchttyp | $F_{5,463} = 3.07$ | 0.0098 |
| Larvaldichte ³ x Fruchttyp | $F_{5,463} = 3.20$ | 0.0075 |

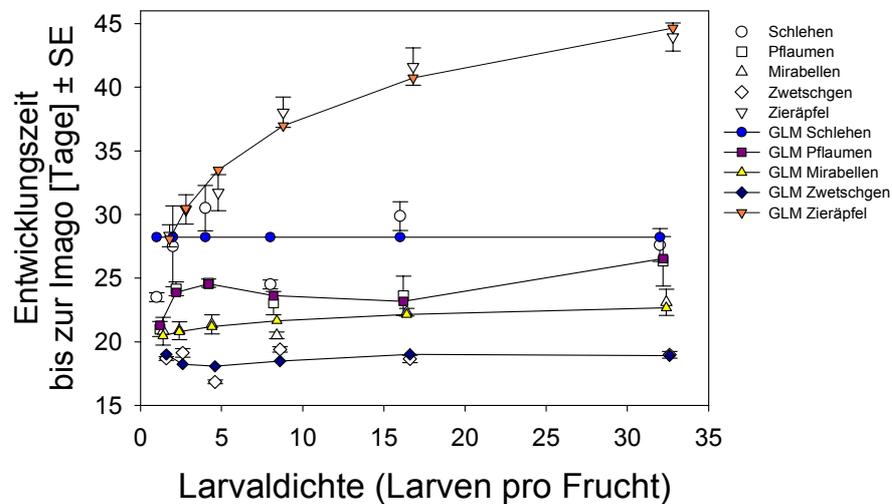


Abbildung 3.10 Die Entwicklungsdauer in Tagen der per Hand eingesetzten *D. subobscura*-Larven als Funktion der Dichte, auf verschiedenen Fruchtsubstraten. Die weißen Symbole kennzeichnen die experimentell erhobenen Daten. Die korrespondierenden, farblich unterlegten Symbole repräsentieren die Ergebnisse der GLM als Anpassung an die experimentell erhobenen Daten. Die Symbole sind aufgrund der besseren Übersicht etwas versetzt dargestellt. Die Regressionsgleichungen sehen wie folgt aus:

Schlehen: $y = 28.22$; Pflaumen: $y = 1.95x^3 - 12.18x^2 + 23.45x + 10.26$; Larvaldichte³: $F_{1,104} = 9.93$, $p = 0.0021$; Larvaldichte²: $F_{1,104} = 9.30$, $p = 0.0029$; Larvaldichte: $F_{1,104} = 8.96$, $p = 0.0034$; Zieräpfeln: $y = 5.91x + 23.98$; Larvaldichte: $F_{1,112} = 115.63$, $p < 0.000$; Mirabellen: $y = 0.78x + 19.94$; Larvaldichte: $F_{1,114} = 11.54$, $p = 0.0007$; Zwetschgen: $y = -0.47x^3 + 3.26x^2 - 6.55x + 22.13$; Larvaldichte³: $F_{1,111} = 5.46$, $p = 0.0212$; Larvaldichte²: $F_{1,111} = 6.42$, $p = 0.0127$; Larvaldichte: $F_{1,111} = 7.06$, $p = 0.0090$. Merke, dass der quadratische und kubische Term von Larvaldichte keinen Effekt auf die Entwicklungsdauer auf Schlehen, Zieräpfeln und Mirabellen hatten. Auf den Schlehen war die Entwicklungsdauer unabhängig von der Larvaldichte.

Körpergröße und weibliche Fekundität

Die Flügellänge als stellvertretendes Maß für die Körpergröße der geschlüpften Imagines wurde hauptsächlich durch die Dichte der Larven und das Brutsubstrat bestimmt, wobei es signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern gab (Tab. 3.10). Auf allen fünf Fruchtsubstraten waren nämlich die Männchen, unabhängig von den eingesetzten Dichten, um etwa 8 % kleiner als die Weibchen (Abb. 3.11). Die Zwetschgen brachten die größten und die Schlehen die kleinsten Fliegen hervor. In einem GLM, das Larvaldichte, Fruchttyp und Geschlecht als Erklärungsvariablen enthielt (Tab. 3.10), war im Vergleich zu Schlehen die Flügellänge auf Zwetschgen um den Faktor 0.38 ($p < 0.0001$), auf Pflaumen um den Faktor 0.35 ($p < 0.0001$), auf Mirabellen um den Faktor 0.34 ($p < 0.0001$) und auf den Zieräpfeln um den Faktor 0.29 ($p < 0.0001$) gesteigert.

Die Flügellänge der Imagines war auf Schlehen und Zwetschgen nicht von der Dichte der Larven abhängig (Tab. 3.11, Abb. 3.11). Negativ von der Dichte beeinflusst war die Flügellänge aber auf Pflaumen, Zieräpfeln und Mirabellen (Tab. 3.11, Abb. 3.11). Die Flügellänge der Männchen und

der Weibchen war jeweils gleichermaßen von der Dichte abhängig bzw. unabhängig (Tab. 3.10, Abb. 3.11).

Tabelle 3.10 Faktoren, welche die Flügellänge der geschlüpften Imagines bei *D. subobscura* beeinflussen. Der Faktor Larven kennzeichnet die Anzahl eingesetzter Larven. MAM: minimal adäquates Modell.

| Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert |
|------------------------------|----------------------|----------|
| Larvaldichte | $F_{1,667} = 53.04$ | < 0.0001 |
| Fruchttyp | $F_{4,667} = 145.44$ | < 0.0001 |
| Geschlecht | $F_{1,667} = 288.18$ | < 0.0001 |

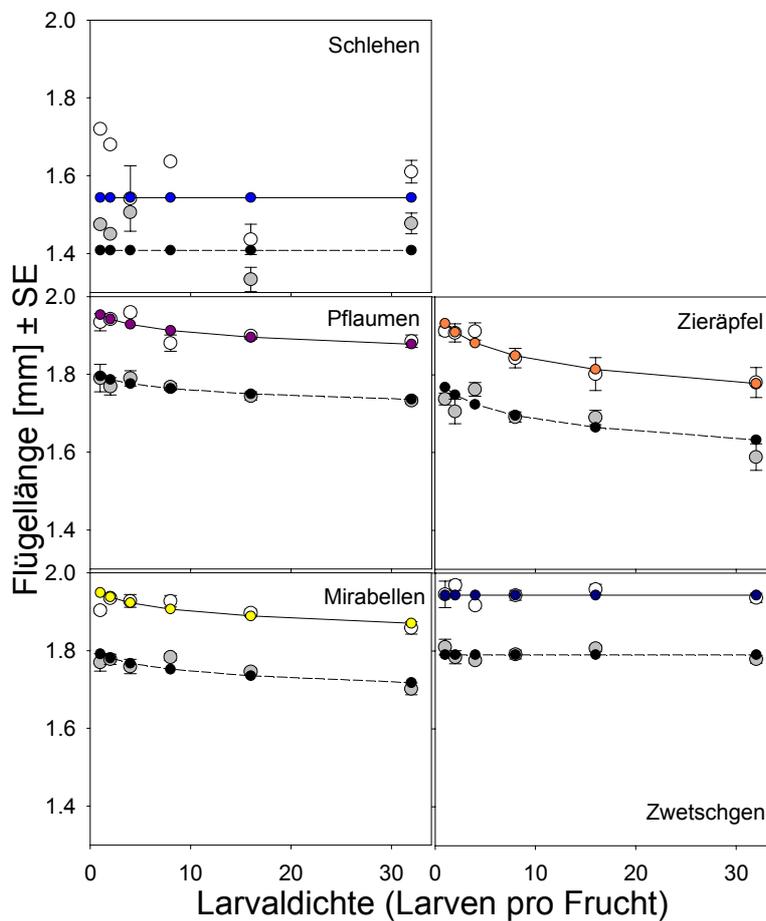


Abbildung 3.11 Die nach Geschlecht getrennte Flügellänge geschlüpfter *D. subobscura* als Funktion der Larvaldichte. Die unausgefüllten Kreise entsprechen den Flügellängen der Weibchen, die grau gefüllten Kreise, denen der Männchen. Die farbigen Kreise und die schwarzen Kreise stellen die der Ergebnisse der GLM dar, entsprechend für die Weibchen bzw. die Männchen. (Siehe Tab. 3.10, 3.11 für Statistik)

Tabelle 3.11 Einfluss der Larvaldichte auf die Flügellänge der geschlüpften Weibchen von *D. subobscura*. Die resultierenden Graphen sind in Abb. 3.11 dargestellt. Für Schlehen und Zwetschgen konnte kein Effekt der Larvaldichte gefunden werden. Der in der Regressionsgleichung angegebener Einzelwert ist der y-Achsenabschnitt (für beide Früchte ist $p < 0.0001$). Die Regressionsgleichungen wurden, in Kombination mit den Ergebnissen zur Lebenszeitfruchtbarkeit der Weibchen (Abb. 3.12), für die Konstruktion der filialen und maternalen Fitnesskurven (Abb. 3.16) verwendet. MAM: minimal adäquates Modell.

| Frucht | Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert | Regressionsgleichungen |
|------------|------------------------------|--------------------|---------|------------------------|
| Schlehen | - | - | - | $y = 1.54$ |
| Pflaumen | Larvaldichte | $F_{1,78} = 12.15$ | 0.0008 | $y = -0.03x + 1.97$ |
| Zieräpfel | Larvaldichte | $F_{1,82} = 17.58$ | <0.0001 | $y = -0.06x + 1.97$ |
| Mirabellen | Larvaldichte | $F_{1,66} = 14.53$ | 0.0003 | $y = -0.03x + 1.97$ |
| Zwetschgen | - | - | - | $y = 1.94$ |

Die Gesamtzahl an Eiern, die eine Fliege über einen Zeitraum von 20 Tagen legte, war in einer positiven Beziehung zur Flügellänge als Maß für die Körpergröße der *D. subobscura*-Weibchen abhängig (Abb. 3.12). Größere Fliegenweibchen haben demnach das Potenzial mehr Eier zu produzieren.

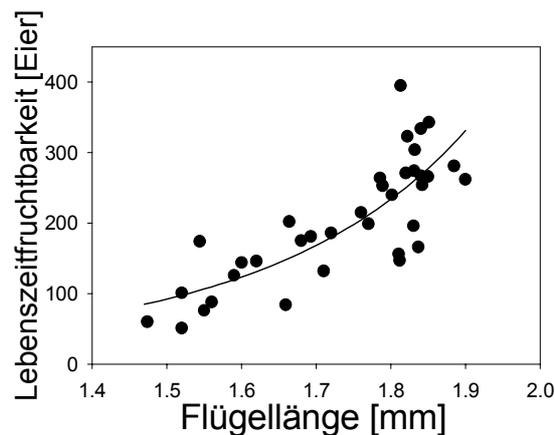


Abbildung 3.12 Lebenszeitfruchtbarkeit von *D. subobscura*-Weibchen mit unterschiedlichen Flügellängen. Die Fruchtbarkeit wurde als die Gesamtanzahl Eier, die bis zu einem Alter von 20 Tagen gelegt wurden, gemessen. Die durchgezogene Linie repräsentiert das GLM als Anpassung an die experimentellen Daten. Die Regressionsgleichung sieht folgendermaßen aus: $y = \exp(0.94x^2 + 2.41)$; Flügellänge²: $F_{1,34} = 65.48$, $p < 0.0001$. Die Regressionsgleichung wurde zur Konstruktion der Fitnesskurven (Abb. 3.16) verwendet.

Substratabhängige Fitnesskonsequenzen – Eidichten aus dem Populationskäfig

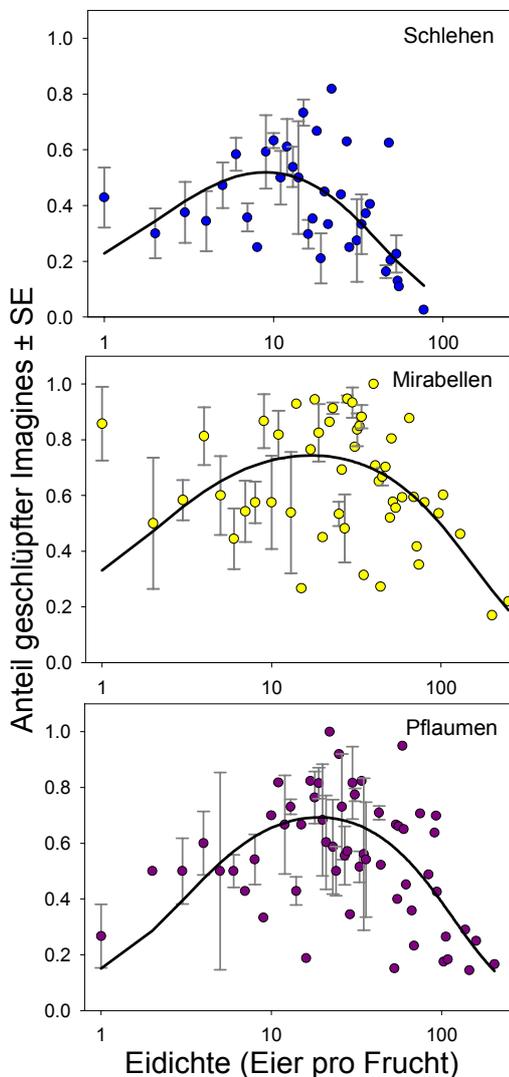


Abbildung 3.13 Der Anteil geschlüpfter Imagines von *D. subobscura* als Funktion der ursprünglichen Eidichte (ED) auf verschiedenen Fruchsubstraten. Die durchgezogenen Linien repräsentieren die GLM als Anpassung an die experimentell erhobenen Daten. Die Regressionsgleichungen sehen wie folgt aus: **Schlehen:** $y = 1 / [1 + \{1 / (\exp(-0.5054x^2 + 2.3198x - 2.5845))\}]$; ED: $F_{1,119} = 14.63, p = 0.0002, ED^2: F_{1,119} = 21.59, p < 0.0001$; **Mirabellen:** $y = 1 / [1 + \{1 / (\exp(-0.3649x^2 + 2.1115x - 1.9909))\}]$; ED: $F_{1,103} = 13.52, p = 0.0004, ED^2: F_{1,103} = 23.70, p < 0.0001$; **Pflaumen:** $y = 1 / [1 + \{1 / (\exp(-0.4805x^2 + 2.8781x - 3.4967))\}]$; ED: $F_{1,104} = 19.77, p < 0.0001, ED^2: F_{1,104} = 30.83, p < 0.0001$.

Der Anteil geschlüpfter Imagines auf den von *D. subobscura*-Weibchen belegten Schlehen, Mirabellen und Pflaumen wurde sowohl vom Fruchttyp als auch von der anfänglichen Eidichte beeinflusst (GLM Fruchttyp: $F_{2,330} = 50.68, p < 0.0001$; Eidichte: $F_{2,330} = 34.67, p < 0.0001$; Eidichte²: $F_{2,330} = 66.58, p < 0.0001$). Hierbei ist gegenüber Schlehen die Überlebenswahrscheinlichkeit auf Mirabellen um den Faktor 1.14 ($p < 0.0001$) und auf Pflaumen um den Faktor 1.5 ($p < 0.0001$) gesteigert.

Der signifikante Effekt der Terme erster und zweiter Ordnung für die Eidichte in den statistischen Modellen verdeutlicht, dass das Überleben bis zur Imago nichtlinear von der Eidichte abhängig war. Die Ergebnisse der Modelle zeigen einen deutlich kuppelförmigen Verlauf an, mit einem Maximum im Überleben bei mittleren Eidichten. Indem man die erste Ableitung der Polynome zweiter Ordnung (Abb. 3.13) auf Null setzt, erhält man die Eidichte, bei der das Überleben zur Imago nach dem Modell maximal war. So stieg die Überlebenswahrscheinlichkeit auf Schlehen bis zur Eidichte 8.9, auf Mirabellen bis zur Eidichte 17.0 und auf Pflaumen bis zur Eidichte 19.0 kontinuierlich an. Über diese Eidichte hinaus war dann wieder ein Abfall im Überleben mit weiter steigender Dichte zu beobachten (Abb. 3.13).

Obwohl es, wahrscheinlich durch die Qualität und Kapazität der Früchte bedingt, Unterschiede im Überleben vom Ei zur Imago gibt, ist der kuppelförmige Verlauf zwischen Eidichte und Überlebenswahrscheinlichkeit auffällig konstant (Abb. 3.13) und legt damit die Existenz von Allee-Effekten für die Larven offen.

Substratabhängige Fitnesskonsequenzen – der Einfluss von adulten Fliegen

Im Vergleich zur jeweiligen Kontrolle (keine spezielle Vorbehandlung) war auf allen drei Fruchtsubstraten (Schlehen, Zieräpfel und Mirabellen) der Anteil schlüpfender Imagines von den ursprünglich 16 übertragenen Larven signifikant gesteigert, wenn die Früchte vorher von Weibchen mit Eiern belegt worden waren (s. Methodenteil) (Tab. 3.12, Abb. 3.14). Weder der Besuch von virginen Weibchen, egal ob sie Zugang zu Hefe hatten oder nicht, noch der von Männchen hatte im Vergleich zur Kontrolle einen signifikanten Effekt auf den Überlebenserfolg der Larven (Tab. 3.12, Abb. 3.14).

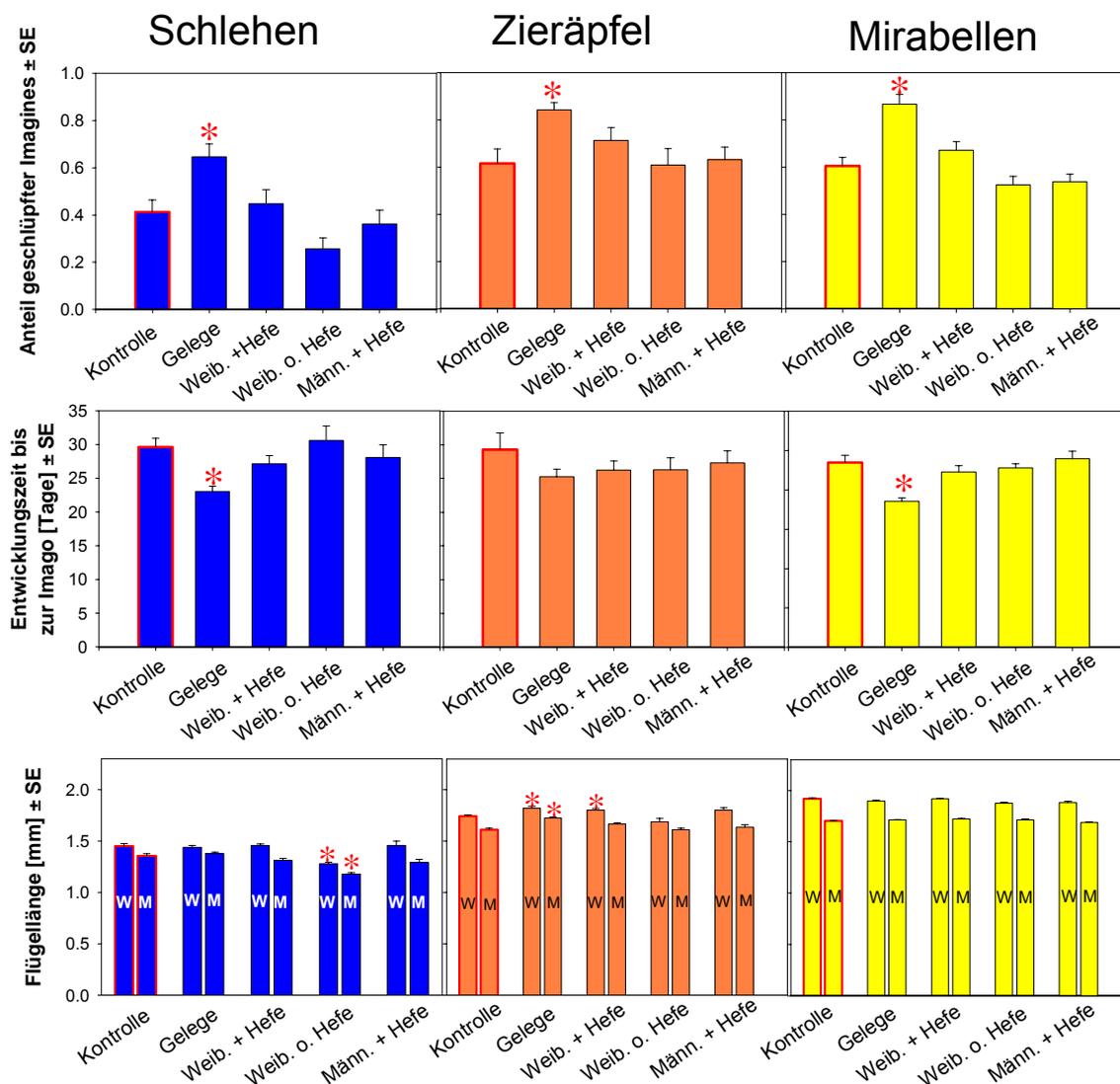


Abbildung 3.14 Der Einfluss verschiedener Fruchtsubstrate mit unterschiedlichen Vorbehandlungen auf Entwicklungsparameter der Larven von *D. subobscura*. Die obere Reihe stellt die mittlere Überlebenswahrscheinlichkeit der 16 auf die Früchte übertragenen Larven bis zur Imago dar. Die mittlere Reihe repräsentiert die durchschnittlichen Entwicklungszeit bis zur Imago und die unterer Reihe die mittlere Flügelänge der geschlüpften Imagines (W = Weibchen, M = Männchen). Die roten Sternchen markieren solche Vorbehandlungen der Fruchtsubstrate, die im Vergleich zur Kontrolle signifikant die Parameter des Entwicklungserfolges der Larven beeinflussten (siehe Tab. 3.12). Die Balken zu den Ergebnissen aus den Kontrollexperimenten sind durch eine rote Umrandung hervorgehoben. Die durch die Vorbehandlung „Gelege“ beeinflussten Entwicklungsparameter waren in keinem Fall von der Größe der vorher produzierte Eigelege abhängig (für jeden Parameter $p > 0.2$).

Tabelle 3.12 Statistische Analyse der Einflussnahme der spezifischen Vorbehandlung von Fruchtsubstraten auf den Anteil schlüpfender Imagines, der Entwicklungszeit bis zur Imago und der Flügelgröße der geschlüpften Fliegen (siehe auch Abb. 3.14). Dargestellt sind die Ergebnisse (F -Statistik und p -Wert) generalisierter linearer Modelle, wobei der jeweilige Einfluss einer Vorbehandlung mit dem Kontrollansatz (keine Vorbehandlung mit Fliegen) verglichen wurde. Aufgrund des mehrfachen Testens einzelner Behandlungen wurde nach Bonferroni korrigiert, wodurch ein neuer α -Level von 0.0125 für das Ablehnen der Null-Hypothese festgelegt wurde. Die danach signifikanten Ergebnisse sind durch fettmarkierte p -Werte hervorgehoben.

| Frucht | Behandlung | Anteil schlüpfender Imagines | | Entwicklungszeit | Flügelgröße | | |
|-------------------|------------|------------------------------|--------------------------------|--------------------|-----------------------------------|--------------------|-----------------------------------|
| | | Weibchen | Männchen | | Weibchen | Männchen | |
| Schlehen | Gelege | $F_{1,36} = 7.04$ | $p = 0.0116$ | $F_{1,36} = 13.62$ | $p = 0.0007$ | $F_{1,34} = 0.64$ | $p = 0.4309$ |
| | ♀ + Hefe | $F_{1,43} = 0.16$ | $p = 0.6942$ | $F_{1,39} = 1.95$ | $p = 0.1701$ | $F_{1,38} = 2.93$ | $p = 0.0950$ |
| | ♀ o. Hefe | $F_{1,43} = 3.89$ | $p = 0.0550$ | $F_{1,36} = 0.17$ | $p = 0.6810$ | $F_{1,34} = 47.11$ | $p < 0.0001$ |
| | ♂ + Hefe | $F_{1,33} = 0.26$ | $p = 0.6128$ | $F_{1,30} = 0.37$ | $p = 0.5449$ | $F_{1,30} = 3.55$ | $p = 0.0693$ |
| Zieräpfel | Gelege | $F_{1,37} = 12.29$ | $p = 0.0013$ | $F_{1,37} = 3.06$ | $p = 0.0895$ | $F_{1,33} = 26.64$ | $p < 0.0001$ |
| | ♀ + Hefe | $F_{1,33} = 1.60$ | $p = 0.2148$ | $F_{1,38} = 1.38$ | $p = 0.2490$ | $F_{1,33} = 5.76$ | $p = 0.0222$ |
| | ♀ o. Hefe | $F_{1,33} = 0.01$ | $p = 0.9337$ | $F_{1,33} = 1.39$ | $p = 0.2468$ | $F_{1,31} = 0.01$ | $p = 0.9438$ |
| | ♂ + Hefe | $F_{1,28} = 0.04$ | $p = 0.8510$ | $F_{1,28} = 0.29$ | $p = 0.5939$ | $F_{1,27} = 0.57$ | $p = 0.4566$ |
| Mirabellen | Gelege | $F_{1,33} = 18.86$ | $p = 0.0001$ | $F_{1,33} = 24.90$ | $p < 0.0001$ | $F_{1,32} = 0.35$ | $p = 0.5562$ |
| | ♀ + Hefe | $F_{1,33} = 2.74$ | $p = 0.1071$ | $F_{1,33} = 1.09$ | $p = 0.3034$ | $F_{1,32} = 2.91$ | $p = 0.0976$ |
| | ♀ o. Hefe | $F_{1,33} = 0.76$ | $p = 0.3909$ | $F_{1,33} = 0.45$ | $p = 0.5056$ | $F_{1,32} = 0.11$ | $p = 0.7460$ |
| | ♂ + Hefe | $F_{1,28} = 0.35$ | $p = 0.5596$ | $F_{1,28} = 0.15$ | $p = 0.7013$ | $F_{1,28} = 5.37$ | $p = 0.0283$ |

Ebenso wurde auf Schlehen und den Mirabellen eine deutliche Verkürzung der Entwicklungszeit bis zur Imago beobachtet, wenn die Früchte vorher mit Eiern belegt worden waren (Tab. 3.12, Abb. 3.14). Auf den Zieräpfeln konnte dagegen keine Beeinflussung der Entwicklungsdauer durch eine der Vorbehandlungen beobachtet werden (Tab. 3.12, Abb. 3.14). Eine signifikante Reduktion der Flügellänge bei beiden Geschlechtern war bei den Fliegen zu beobachten, die aus Schlehen gezogenen wurden, welche vorher von zwei virginen Weibchen, die keinen Kontakt zu lebender Hefe hatten, belaufen werden konnten (Tab. 3.12, Abb. 3.14). Im Gegensatz zu den geschlüpften Fliegen aus Mirabellen, bei denen keine der Fruchtbehandlungen eine Veränderung in der Flügellänge der Nachkommen verursachte, war bei den aus Zieräpfeln mit vorherigen Eigelegen gezogenen Fliegen bei beiden Geschlechtern und auf den Zieräpfeln mit Weibchen, welche Zugang zu lebender Hefe hatten, eine Zunahme in der Flügellänge gegenüber der Kontrolle zu beobachten (Tab. 3.12, Abb. 3.14).

Schimmelentwicklung auf den Fruchsubstraten

Auf den Schlehen war weder ein Effekt durch die Vorbehandlung der Früchte, noch durch den zeitlichen Verlauf des Schimmelbefalls der Früchte festzustellen (Tab. 3.13, Abb. 3.15). Auf den Zieräpfeln hingegen war die Schimmelbedeckung unterschiedlich zwischen den Vorbehandlungen, und es gab eine signifikante statistische Interaktion zwischen dem beobachteten Zeithorizont des Schimmelwachstums und der Behandlung (Tab. 3.13, Abb. 3.15), was auf einen zwischen den Vorbehandlungen unterschiedlichen zeitlichen Ablauf der Schimmelentwicklung hindeutet. An Tag 10 und Tag 15 der Dokumentation des Schimmelwachstums war auf den Zieräpfeln ein signifikanter Unterschied zwischen den Behandlungen zu beobachten (GLM Tag 10: $F_{5,79} = 5.90$, $p = 0.0001$; Tag 15: $F_{5,79} = 8.54$, $p < 0.0001$). Die Schimmelentwicklung auf den Mirabellen konnte sowohl durch die Vorbehandlung als auch dem Tag der Beobachtung erklärt werden (Tab. 3.13, Abb. 3.15). An Tag 5 und Tag 10 war die Schimmelentwicklung auf den Mirabellen signifikant von der Vorbehandlung der Früchte abhängig, hingegen war an Tag 15 nur ein statistischer Trend zu finden (GLM Tag 5: $F_{5,79} = 3.30$, $p = 0.0093$; Tag 10: $F_{5,79} = 3.83$, $p = 0.0037$; Tag 15: $F_{5,79} = 2.27$, $p = 0.0551$).

Tabelle 3.13 Analyse der prozentualen Schimmelentwicklung auf Schlehen, Zieräpfeln und Mirabellen als Funktion der Vorbehandlung der Fruchsubstrate und des zeitlichen Verlaufes des Schimmelwachstums. MAM: minimal adäquates Modell.

| Frucht | Erklärungsvariablen im MAM | F-Statistik | p-Wert |
|------------|--------------------------------------|--|--------------------|
| Schlehen | - | - | - |
| Zieräpfel | Vorbehandlung Vorbehandlung x Tag | $F_{5,243} = 3.43$ $F_{6,243} = 4.86$ | 0.0052 0.0001 |
| Mirabellen | Vorbehandlung Tag | $F_{5,248} = 7.98$ $F_{1,248} = 5.56$ | < 0.0001 0.0191 |

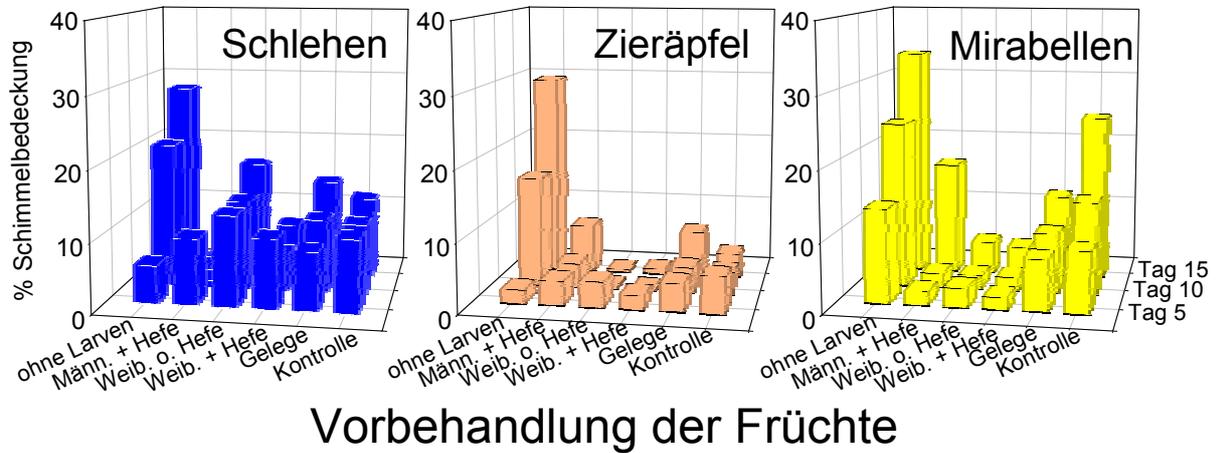


Abbildung 3.15 Prozent Schimmelbedeckung auf Schlehen, Zieräpfeln und Mirabellen an Tag 5, 10 und 15 nach dem Übertragen der 16 *D. subobscura*-Larven, als Funktion der Vorbehandlung der Substrate. Beachte, dass die oben dargestellte „Kontrolle“ der Behandlung mit Larven aus Abb. 3.14 entspricht und „ohne Larven“ hier eine neu eingeführte Kontrolle für die Dokumentation der Schimmelentwicklung ist. (Siehe Text für Statistik)

Da Schimmelwachstum auf den Brutsubstraten den Entwicklungserfolg der *Drosophila*-Larven potenziell (negativ) beeinflussen kann, wurde der zusätzliche Effekt der Schimmelbildung auf die Entwicklungsparameter der Fliegenlarven analysiert, bei denen bereits durch die Vorbehandlung der Früchte signifikante Unterschiede gegenüber der Kontrolle vorhanden waren (Tab. 3.12). Diese Analyse zeigte, dass auf allen drei Fruchtsubstraten kein zusätzlicher Effekt der Schimmelentwicklung auf das Überleben der Larven bis zur Imago und der Körpergröße der geschlüpften Fliegen zu beobachten war. Auf den Zieräpfeln stand auch die Entwicklungszeit der Larven bis zur Imago in keiner Beziehung zum Schimmelwachstum. Allerdings gab es auf den Schlehen und den Mirabellen eine positive Abhängigkeit der Entwicklungszeit bis zur Imago von der Schimmelentwicklung an Tag 5 (GLM Schlehen: Vorbehandlung: $F_{1,35} = 18.54$, $p = 0.0001$, Schimmel an Tag 5: $F_{1,35} = 9.46$, $p = 0.0041$; Mirabellen: Vorbehandlung: $F_{1,32} = 28.48$, $p < 0.0001$, Schimmel an Tag 5: $F_{1,32} = 10.23$, $p = 0.0031$).

Maternale und filiale Fitnesskonsequenzen im Vergleich zu den Eigelegegrößen

Die Ergebnisse zum Entwicklungserfolg der Larven bis zur Imago von *D. subobscura*, welche durch das Übertragen von Larven gewonnen wurden, dienten der Berechnung der substrat- und dichteabhängigen Fitnesskonsequenzen. Für den Vergleich der Fitnesskonsequenzen mit den individuellen Eiablageentscheidungen der Fliegenweibchen ist an diesem Punkt anzumerken, dass ein möglicher maternaler Effekt durch die eierlegenden Weibchen bei der Produktion einzelner Eigelege auf den Entwicklungserfolg der Larven hier unberücksichtigt bleibt. Aus den Regressionsgleichungen für das

dichteabhängige Überleben der Larven bis zur Imago (Tab. 3.8), der Körpergröße der geschlüpften Weibchen (Tab. 3.11), sowie der Beziehung zwischen Körpergröße und potenzieller Lebenszeitfruchtbarkeit der Weibchen (Abb. 3.12), wurden für jedes Fruchsubstrat drei Fitnesskurven berechnet:

$$W_b = d \cdot s \cdot f \quad [1]$$

W_b spiegelt die Bruttofitness für die Weibchen wider, wobei d die eingesetzte Larvaldichte, s die Überlebenswahrscheinlichkeit bis zur Imago und f die potentielle Fekundität (Anzahl „Enkelkinder“) der geschlüpften Weibchen ist. Für diese und die folgenden Berechnungen wird ein Geschlechterverhältnis der geschlüpften Nachkommen von 0.5 angenommen.

W_b beachtet nicht die Kosten in Form gestorbener Larven. Diesen Kosten wird jedoch bei der Quantifizierung der Nettofitness (W_n) für die Fliegenweibchen Rechnung getragen, indem die nicht geschlüpften Individuen (Kosten) von den geschlüpften Tieren (Nutzen) subtrahiert werden:

$$W_n = W_b - d \cdot (1 - s) \cdot f \quad [2],$$

wobei $d \cdot (1 - s) \cdot f$ die Kosten bei einer bestimmten Larvaldichte in Form nicht produzierter „Enkelkinder“ quantifiziert. Indem W_b durch die Larvaldichte d dividiert wird, erhält man den Fitnessgewinn pro Larve (W_l):

$$W_l = \frac{W_b}{d} \quad [3].$$

Abbildung 3.16 zeigt die zwei möglichen Darstellungen für die maternale Fitness (rote Kurven), welche sich aus den Gleichungen [1] und [2] ergeben. Da bei der Berechnung der Bruttofitness für die Fliegenweibchen nicht die Kosten durch gestorbene Larven berücksichtigt werden, liegen diese Kurven ausschließlich im positiven Bereich. Sowohl für die Entwicklung der Larven auf Schlehen als auch auf den Zieräpfel konnte ein Maximum in der Bruttofitness im experimentell untersuchten Dichtebereich (max. 32 Larven) ermittelt werden. Extrapoliert man über die Larvaldichte von 32 hinaus, wird auch auf den Mirabellen ein Peak in der Bruttofitness für die Weibchen bei knapp 40 Larven sichtbar (Abb. 3.16). Diese Maxima in der Bruttofitness entsprächen der Lack-Gelegegröße (Box 3.1). Anhand der erhobenen Daten konnte auf Pflaumen und Zwetschgen auch durch Extrapolieren bis zu einer Larvaldichte von 60 kein Maximum für die Bruttofitness gefunden werden. Scheinbar steigt auf diesen zwei Substraten der Fitnessgewinn unendlich an. Natürlich wird das nicht möglich sein, da auch auf Pflaumen und Zwetschgen die Nährstoffverfügbarkeit begrenzt ist. Es wird jedoch deutlich, dass diese beiden Früchte eine weitaus größere Kapazität für die Entwicklung für *D. subobscura*-Larven bieten als die übrigen Brutssubstrate.

3.16). Auf den anderen Fruchsubstraten (Zieräpfeln und Mirabellen) ist wiederum die mittlere Eigelegegröße kleiner als die berechnete „kostenbereinigte“ Lack-Gelegegröße. Bis auf alle auf den Schlehen produzierte Gelege und ein einziges sehr großes Gelege auf den Mirabellen, liegen alle Eigelegegrößen im Bereich positiver Nettofitness für die Weibchen (Abb. 3.16).

Die in Abbildung 3.16 blau dargestellten Kurven spiegeln die dichteabhängigen Fitnesskonsequenzen für die einzelnen *Drosophila*-Larven wider. Auf Schlehen, Zieräpfeln und Mirabellen sind die Fitnesskurven für die Larven durch jeweils zwei Maxima gekennzeichnet, je einem bei der Larvaldichte eins und je einem bei jeweils verschiedenen mittleren Dichten (Abb. 3.16). Die positive Beziehung zwischen der Dichte und der Larvalfitness auf diesen Substraten belegt die Existenz eines Allee-Effektes für die Larven. Der Allee-Effekt auf den Schlehen ist sogar so stark, dass die Larvalfitness bei mittlerer Dichte jene für die Dichte eins übersteigt (Abb. 3.16). Auf Zieräpfeln und Mirabellen ist die Fitness der Larven bei einer Dichte von eins maximal. Die Allee-Effekte und damit die Nichtlinearität im Kurvenverlauf der Fitnesskonsequenzen für die Fliegenlarven werden eindeutig durch die substratabhängigen Überlebenswahrscheinlichkeiten bis zur Imago determiniert (vgl. Abb. 3.9). Der negative Einfluss der Larvaldichte auf die Körpergröße der weiblichen Nachkommen und der damit verbundenen Fekunditätsabnahme verändert also nicht qualitativ die in Abb. 3.9 dargestellten Allee-Effekte für die Larven. Diese Konsequenzen in der Larvalfitness wirken sich folglich auf den maternalen Fitnessgewinn aus, indem im Bereich der Allee-Effekte ein überproportionaler Fitnessgewinn für die eierlegenden Weibchen zu beobachten ist, je mehr Larven auf einer Frucht fressen (dies ist auf Schlehen, Zieräpfel und Mirabellen der Fall; Abb. 3.16; vgl. auch Box 3.1).

Weil auf den Pflaumen kein Einfluss der Dichte auf das Überleben der *Drosophila*-Larven zu beobachten war (Abb. 3.9), hat hier nur die dichteabhängige Abnahme der Körpergröße (Abb. 3.11) einen Effekt auf die Fitness der Larven (Abb. 3.16). Darüber hinaus war selbst die Körpergröße der aus den Zwetschgen geschlüpften Weibchen nicht von der Larvaldichte abhängig (Abb. 3.11), womit die Gesamtfitness der Larven unabhängig von der übertragenen Anzahl Larven war (Abb. 3.16). Durch den hier dargestellten Vergleich wird wiederum deutlich, dass hauptsächlich die Überlebenswahrscheinlichkeit bis zur Imago die qualitative Beziehung zwischen den verschiedenen Fitnesskomponenten und der Larvaldichte bestimmt.

Die mittleren Eigelegegrößen auf Zieräpfeln und Mirabellen fallen auffällig mit den durch die Allee-Effekte erzeugten Maxima in der Larvalfitness zusammen (Abb. 3.16), allerdings muss bei dieser Übereinstimmung die erhebliche Variabilität in der Größe der von den einzelnen Weibchen produzierten Gelege (siehe auch Tab. 3.3) berücksichtigt werden. Auf Schlehen liegen die Gelegegrößen näher beim Fitnessmaximum niedriger Dichte als beim Maximum mittlerer Dichte (Abb. 3.16). Die Pflaumen wurden im Mittel mit Eimengen belegt, die nicht die Fitness pro Larve maximieren, wobei die negative Dichteabhängigkeit in der Larvalfitness nur sehr schwach ausfällt und nahezu dichteunabhängig verläuft, wie es auf den Zwetschgen der Fall ist (Abb. 3.16).

Diskussion

Ursachen nichtlinearer Zusammenhänge zwischen Larvaldichte und filialer Fitness bei *D. subobscura*

Wenn die Dichte von Insektenlarven auf nahrungslimitierten Ressourcen zunimmt, ist eine Verringerung der pro Kopf-Versorgung der Larven mit den für die Entwicklung essentiellen Nährstoffen meist eine logische Folge – es kommt zu Konkurrenz zwischen den Larven. In diesem Zusammenhang ist vielfach gezeigt worden, dass intensivere Konkurrenz stets zu wachsenden Einbußen in der individuellen Fitness führt (z.B. Agnew *et al.* 2002; Allen & Hunt 2001; Bakker 1961; Dukas *et al.* 2001; Hoffmeister & Rohlf 2001; Jones *et al.* 1996; Le Masurier 1991; Vet *et al.* 1994; Wertheim *et al.* 2002; Zaviezo & Mills 2000).

Die hier vorgestellten Ergebnisse für *D. subobscura* zeigten jedoch deutlich, dass eine Zunahme in der Dichte konkurrierender Larven auf nahrungslimitierten Brutsubstraten nicht zwangsläufig mit negativen Auswirkungen auf die individuelle Fitness assoziiert sein muss. Durch den Nachweis von Allee-Effekten für die Fliegenlarven auf einigen der eingesetzten Brutsubstrate konnte nämlich nachgewiesen werden, dass der Entwicklungserfolg der Larven auch positiv mit der Dichte in Beziehung stehen kann (Abb. 3.9 und 3.13). Diese Befunde verdeutlichen demnach, dass dichteabhängige Konkurrenz nicht als einziger Faktor den Entwicklungserfolg der *Drosophila*-Larven steuert, sondern Allee-Effekte ein konkurrenzunabhängiges, signifikant gesteigertes Mortalitätsrisiko bei niedrigeren Larvaldichten verursachen können. Die Folgen des Zusammenwirkens von Konkurrenz und Allee-Effekten sind nichtlineare Abhängigkeiten zwischen der Individuendichte und der Fitness für die Nachkommen der Fliegenweibchen (Abb. 3.16). Liegen die aggregierten Eiablagen der Fliegenweibchen in der Nähe der maximalen Überlebenswahrscheinlichkeit der Larven auf einem Brutsubstrat, kann die Eiaggregation als förderlicher Effekt auf die Larvalentwicklung gewertet werden, wohingegen das Überleben bis zur Imago bei sehr hohen oder niedrigen Eidichten weniger wahrscheinlich ist (wie z.B. in Abb. 3.13.; Siehe aber auch Abb. 3.9, die zeigt, dass auch eine Fitnessmaximierung durch sehr kleine Eidichten erreicht werden kann, trotz der Existenz von Allee-Effekten. Allerdings sind in der Analyse maternale Effekte ausgeschlossen worden.).

Welche Mechanismen liegen solchen Allee-Effekten zugrunde? Diese Frage zu beantworten, stellt ein sehr komplexes Problem dar, denn es erfordert die Betrachtung mindestens einer weiteren Ebene von Organismen, die von Hefepilzen. Hefen sind nämlich die eigentliche Nahrungsressource der *Drosophila*-Larven und unentbehrlich für den Entwicklungserfolg der Tiere (Begon 1982; Kearney 1982; Starmer & Aberdeen 1990). Begrenzt durch die Verfügbarkeit von Nährstoffen in den Brutsubstraten bestimmt im wesentlichen das Wachstum der Hefen die pro Kopf-Versorgung der Fliegenlarven mit Nahrung. Konkurrenz um diese Nahrungsquelle entsteht dann, wenn die Wachstumsrate der Mikroorganismen auf den Substraten geringer ausfällt als die Rate, mit der die Larven die Hefen auffressen. Wenn also die Wachstumsrate der Hefe den Entwicklungserfolg der Fliegenlarven steuert, sollte ein gesteigertes Hefenwachstum die Ursache dafür sein, dass die Fitness der Larven auf einigen Brutsubstraten mit wachsender Dichte zunimmt. Der Auslöser für ein derartiges verstärktes Hefenwachstum als Folge zunehmender Larvaldichte ist wahrscheinlich eine Veränderung des

Brutsubstrates durch die Fraßaktivität der Larven. Vorstellbar ist, dass durch die Fraßaktivität in einer größeren Gruppe von Larven es den Tieren gemeinsam gelingt in das Fruchsubstrat einzudringen, wodurch sie eine stärkere Durchmischung des zerfallenden Fruchtgewebes mit den Hefen herbeiführen. Die somit erreichte Oberflächenvergrößerung des Fruchtfleisches kann den Hefen einen verbesserten Zugang zu Nährstoffen ermöglichen und hierüber eine gesteigerte Vermehrungsrate der Mikroorganismen gefördert werden. Gestützt wird diese Hypothese durch eine schnellere Entwicklung von Hefen auf solchen Substraten, die von *Drosophila*-Larven besiedelt waren (Fogleman & Foster 1989).

Ein weiterer interessanter Befund dieser Arbeit ist ein zusätzlicher maternaler Effekt, der neben den Eiablageentscheidungen der Fliegenweibchen auf den Entwicklungserfolg der Larven einwirkt. Weil deutliche Unterschiede zwischen der Überlebenswahrscheinlichkeit von per Hand übertragenen Larven auf die Substrate (Abb. 3.9) und den auf „natürliche“ Art produzierten Dichten durch das Eiablageverhalten der Weibchen in einer Population von Fliegen (Abb. 3.13) auftraten, wurde der Einfluss der Anwesenheit adulter Tiere auf den Brutsubstraten untersucht. Hierbei ergab sich ein positiver Effekt auf das Überleben der Larven, wenn die Brutsubstrate vorher von verpaarten Weibchen besucht worden waren, die Eier auf die Früchte legten (Abb. 3.14). Gleichzeitig wurde die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven bis zur Imago auf Schlehen und Mirabellen deutlich reduziert, während auf den Zieräpfeln ein positiver Einfluss auf die Körpergröße der Tiere zu finden war (Abb. 3.14). Aufgrund des experimentellen Designs ist zu vermuten, dass diese Effekte durch das Übertragen von Hefen zustande kamen, welche die Fliegen vorher aufnehmen konnten (siehe Material und Methoden). Von Drosophiliden ist seit langem bekannt, dass sie im Zuge einer mutualistischen Beziehung als Vektoren für Hefen fungieren (Fogleman & Foster 1989; Gilbert 1980; Morais *et al.* 1995), womit diese Interaktion einen weiteren Mechanismus darstellen könnte, der den dichte-abhängigen Entwicklungserfolg der Nachkommen bei mittleren Larvaldichten gegenüber einzeln fressenden Larven erhöht (vgl. Abb. 3.13). Interessanterweise wird die Übertragung von Hefen offenbar nicht durch virgine Weibchen vorgenommen, die Zugang zu Hefen hatten, sondern ausschließlich durch eierlegende Weibchen. Vor dem Hintergrund, dass die Fliegenweibchen durch das Übertragen von Hefen den Entwicklungserfolg ihrer Nachkommen verbessern können, scheint dieses Ergebnis sinnvoll, wobei die Tiere möglicherweise aktiv durch Rückfluss der Hefen aus dem Kropf die Fraßsubstrate der Larven mit den Mikroorganismen beimpfen (vgl. Starmer *et al.* 1988).

Der Wert eines Brutsubstrates für die Entwicklung der Fliegenlarven muss jedoch durch die Anwesenheit adulter Tiere nicht unbedingt verbessert werden. So führte der Fruchtbesuch von virginen Weibchen auf Schlehen, die ohne eine vorherige Versorgung mit Hefen gehalten wurden, zu einer signifikanten Reduzierung der Körpergröße geschlüpfter Imagines (Abb. 3.14). Ein statistischer Trend deutet hier auch auf einen negativen Effekt auf die Überlebenswahrscheinlichkeit hin (Tab. 3.12). Vielleicht hatten die Weibchen die für ihren Eireifungsprozess notwendigen Mikroorganismen (Sang 1978) so stark von den Früchten weggefressen, dass sie selbst als Futterkonkurrenten der Larven auftraten. Solche gegenläufigen Auswirkungen durch die Anwesenheit adulter Tiere auf den Brutsubstraten stellen weitere Komponente dar, die die Fitnesskonsequenzen für die Larven beeinflussen.

Das Schimmelwachstum auf den Brutsubstraten, das sich möglicherweise negativ auf die Entwicklung der Larven auswirkt (Courtney *et al.* 1990; Hodge *et al.* 1999; Wertheim *et al.* 2002), wurde nur auf den Zieräpfeln und den Mirabellen signifikant durch die verschiedenen Vorbehandlungen mit den adulten Tieren verändert (Tab. 3.13, Abb. 3.15). Hierbei ist auffällig, dass die Fraßaktivität der Larven an sich, im Vergleich zu larvenfreien Früchten, bereits einen stark hemmenden Einfluss auf die Verschimmelung der Früchte ausübte, sodass den vorherigen Besuchen von adulten Tiere kaum eine Bedeutung für das Ausmaß des Schimmelwachstums zukommen kann.

Ein Einfluss der Schimmelentwicklung konnte nur für die Entwicklungsdauer der Larven an Tag 5 auf Schlehen und Mirabellen gefunden werden, wohingegen für alle anderen Fitnessparameter keine Abhängigkeit von Schimmelentwicklung nachgewiesen werden konnte. Folglich ist der Effekt des Schimmelwachstums auf den Früchten eher als neutral für den Entwicklungserfolg der Fliegenlarven zu bewerten und wird kaum aufgrund eines möglichen Übertragens von Hefen durch die adulten Tiere beeinflusst. Wenn die Fliegenweibchen also tatsächlich Hefen zu den Entwicklungssubstraten transferieren, bewirkt dieses wohl nur eine Verbesserung der Nahrungssituation für die Larven und nicht eine kompetitive Verdrängung der für die Larvalentwicklung schädlichen Schimmelpilze (siehe aber Wertheim *et al.* 2002). Der nur marginale Einfluss des Schimmelwachstums auf die Larvalentwicklung könnte durch eine geringere Empfindlichkeit von *D. subobscura* gegenüber der Anwesenheit dieser Destruenten sein als es bei *D. melanogaster* der Fall ist (vgl. Wertheim *et al.* 2002).

Die Bedeutung der Entwicklungsgeschwindigkeit vom Ei bzw. von der Larve bis zur Imago ist als Fitnesskomponente bisher nicht diskutiert worden. Dies liegt vor allem daran, dass der Wert der Entwicklungsdauer als Fitnessparameter für ein Individuum entscheidend von der Dynamik einer Population abhängig ist (Roff 1992). Eine schnellere Entwicklung der Larven bis zu den reproduktionsfähigen Imagines ist von Vorteil, wenn dadurch der Konkurrenz um begrenzte Ressourcen in den Folgegenerationen entgangen werden kann. Dies ist dann möglich, wenn eine Population stark anwächst. Bei niedriger Wachstumsrate einer Population könnte sich dagegen eine Verlängerung der Entwicklungszeit als vorteilhaft erweisen, falls die Tiere dadurch ein höheres Verpuppungsgewicht erreichen, womit eine gesteigerte Fekundität der Imagines verbunden wäre. Wenn geeignete Eiablagesubstrate nur innerhalb eines sehr engen Zeitfensters für die Weibchen verfügbar sind, wirkt sich die Entwicklungsgeschwindigkeit der Nachkommen direkt auf die Fitness aus, z.B. dann, wenn die Entwicklung bis zur Imago so lange dauert, dass beim Schlupf der Tiere keine Brutressourcen mehr im ausreichenden Maß vorhanden sind (Roitberg *et al.* 1992). Darüber hinaus kann eine Verlängerung der Larval- und/oder Puppenphase mit einer höheren Wahrscheinlichkeit Opfer natürlicher Feinde zu werden einhergehen. Aufgrund der z.T. sehr kurzlebigen Fraßsubstrate der *Drosophila*-Larven und einer erheblichen, wenn auch jahreszeitlichbedingten, Gefährdung der Larven durch parasitoide Wespen (Janssen *et al.* 1988), könnte man für die Taufliegen einen Vorteil durch sehr schnelle Entwicklungszeiten der Larven postulieren. Es wäre jedoch sinnvoll in weiteren Untersuchungen die Kosten, die durch verlängerte oder verkürzte Entwicklungszeiten unter verschiedenen Umweltszenarien für die Tiere entstehen, zu analysieren.

Anhand der vorliegenden Daten für *D. subobscura* ist festzuhalten, dass die Entwicklungsdauer bis zur Imago erstens deutlich zwischen den Substraten an sich differiert und zweitens auch die

Larvaldichte einen Einfluss ausübte (Abb. 3.10). Hierbei sind auf Pflaumen und Zwetschgen Allee-Effekte vorhanden, die zu einer geringfügigen aber signifikanten Verkürzung der Entwicklungsdauer mit steigender Dichte führen (Abb. 3.10); Diese Interpretation ist korrekt, wenn durch die Verkürzung der Larvalentwicklung ein Fitnessvorteil entsteht. Allein auf den Zieräpfeln war die Entwicklungsgeschwindigkeit besonders stark positiv von der eingesetzten Larvaldichte abhängig (Abb. 3.10). Wiederum scheint auch ein maternaler Effekt, vermittelt durch das Übertragen von Hefen auf die Brutsubstrate, zumindest auf einigen Substraten die Entwicklungszeit der Larven zu verkürzen (Abb. 3.14).

Eigelegegröße, Substrateigenschaften und maternale Fitness bei *D. subobscura*

Die Wahl eines Eiablagesubstrates und die Anzahl Eier, die von Insektenweibchen gelegt werden, unterliegen dem Einfluss mehrerer Faktoren, die sowohl exogener als auch endogener Natur sein können (z.B. Dicke 2000; Roitberg *et al.* 1999; Schmidt & Smith 1987; Thompson & Pellmyr 1991). Die vorliegende Arbeit hatte im wesentlichen zum Ziel, die äußerlich auf die Eiablageentscheidungen von *D. subobscura* einwirkenden Einflussfaktoren herauszuarbeiten. Dementsprechend wurde ein experimentelles Design gewählt, das eine genaue Kontrolle des Alters der Fliegenweibchen und der Vorerfahrung der Tiere vorsah. Eine solche Kontrolle ist wichtig, da das Verhalten von Insekten durch deren physiologischen Status und die Erfahrungen, die sie in ihrem Leben gemacht haben, beeinflusst werden (z.B. Roitberg *et al.* 1999).

Mit der Eigenschaft, auf den angebotenen Fruchtsubstraten unterschiedlich große Gelege zu produzieren (Tab. 3.3), zeigen die *D. subobscura*-Weibchen, dass sie flexibel auf Unterschiede im Eiablagesubstrat reagieren können. Als Auslösemechanismen, die die Eigelegegröße der Tiere bestimmen könnten, kommen der Saccharosegehalt der Früchte aber auch deren Größe, gemessen als Volumen, in Frage (Abb. 3.6). Beide Parameter könnten als quantitatives Maß einer Ressource dienen und als geeignetes Abschätzungskriterium für die Anwendung einer optimalen Strategie der Ressourcenausnutzung herangezogen werden. Die Menge an Saccharose ist eine entscheidende Komponente, die das Wachstum der Hefen und dadurch die pro Kopf-Versorgung der Larven determiniert (s.o.), das Volumen der Frucht könnte als eine Annäherung an die Kapazität, Larven in ihrer Entwicklung zu unterstützen, gewertet werden. Das Volumen einer Brutressource scheint für Insekten generell eine wichtige Rolle bei Entscheidungen über die Eigelegegröße zu spielen (Charnov & Skinner 1984; Finn & Giller 2000; McDonald & McInnis 1985; Schmidt & Smith 1987; Schmidt & Smith 1988). Für *D. subobscura* konnte auch ein positiver Effekt der Substratgröße auf die gelegte Eimenge gezeigt werden, wenn Gruppen von Weibchen unterschiedlich große Zieräpfel, mit gleichem Zuckergehalt, über eine Eiablageperiode hinweg angeboten wurden (Pekruhl 2002). Diese durch individuelle Verhaltensantworten der Fliegenweibchen erzeugten Eidichten können demnach die in Kapitel II dargestellte Abhängigkeit der Stärke der Eiaggregation von der Größe der Brutressourcen (Abb. 2.2) auf Populationsebene erklären.

Trotz der offensichtlichen Bedeutung der ermittelten Ressourceneigenschaften als Steuergröße für die Eigelegegröße bei *D. subobscura*, war die interindividuelle Variabilität in dieser Eigenschaft

der Tiere enorm (Tab. 3.3, Abb. 3.16). Ein Teil der Variation in der Eigelegegröße kann dem endogen hervorgerufenen Effekt des Eivorrates zugeordnet werden (Abb. 3.4). So kann mit den angepassten Regressionsmodellen auf Pflaumen 12.9 %, auf Mirabellen 50.2 % und auf den Zwetschgen 38.4 % der Variation in der Eigelegegröße durch den Eivorrat der Fliegen erklärt werden (Abb. 3.4). Es ist besonders interessant, dass in den gleichen Experimenten auf Ebereschenfrüchten, Schlehen und Zieräpfeln keine derartige Beziehung zwischen Eivorrat und Gelegegröße gefunden wurde (Abb. 3.4), was aufzeigt, dass Fliegen mit einem größeren Eivorrat nicht generell größere Eigelege produzieren, wie es Optimalitätsmodelle vorhersagen (z.B. Charnov & Skinner 1984; Godfray 1987; Parker & Courtney 1984; Wilson & Lessells 1994).

Vor dem Hintergrund optimaler Verhaltensantworten zeigt die Unabhängigkeit der Gelegegröße vom Eivorrat an, dass die Eiablageentscheidungen der Weibchen unter den vorherrschenden Versuchsbedingungen nicht durch die Verfügbarkeit von Ressourcen limitiert wurden. Sollte diese Interpretation korrekt sein, signalisiert die Abhängigkeit der Gelegegröße von dem Eivorrat auf den drei Pflaumen-Sorten den Effekt einer Eilimitierung, der dadurch zustande kommt, dass die gewünschte Eigelegegröße umfangreicher ist als die verfügbare Menge legebereiter Eier. Unter den Bedingungen von Eilimitierung, sollte die optimale Antwort der Fliegenweibchen allerdings eine Maximierung der Fitness pro Ei sein, was bedeutet, dass die Tiere ein Ei pro Frucht legen sollten, wenn die Fitness pro Nachkomme mit zunehmender Dichte kontinuierlich abnimmt (vgl. Box 3.1). Nur bei der Existenz von Allee-Effekten, durch die eine gesteigerte pro Kopf-Fitness bei höheren Dichten die Folge ist, ist die optimale Gelegegröße umfangreicher als eins und erklärt die Produktion auffällig großer Eimengen (Wilson & Lessells 1994). Somit verdichtet sich die Vermutung, dass die beobachtete Eiaggregation durch die *D. subobscura*-Weibchen eine Reaktion auf die Existenz von Allee-Effekten darstellt, welche ja auch tatsächlich für die Larvalentwicklung auf einigen Brutsubstraten nachgewiesen wurden. Auf Zwetschgen und mit Einschränkungen auch auf den Pflaumen sind Allee-Effekte als Ursache für die großen Eigelege nicht zu verstehen, da über einen sehr weiten Dichtebereich mit keinen oder sehr geringen Fitnessseinbußen pro Ei/Larve zu rechnen ist (unter der Annahme, dass die in Abb. 3.16 darstellten Gewinnkurven für die Eiablageentscheidungen der Weibchen relevant sind). Es ist aber zu beachten, dass maternale Effekte die dichteabhängige Mortalität der Nachkommen beeinflussen und hierdurch Allee-Effekte auch auf den Pflaumen entstehen können (Abb. 3.13).

Obwohl also eine Selektion für bestimmte Eigelegegrößen bei *D. subobscura* durch die Existenz oder das Fehlen von Allee-Effekten für die Larven begründet werden kann und die Tiere offensichtlich flexibel auf verschiedene Brutsubstrate reagieren können, sind zwei Dinge bemerkenswert. Erstens ist die gewaltige Variation in der Eigelegegröße auf den jeweiligen Brutsubstrattypen nur partiell verständlich geworden (s.o.). Zweitens ist das Eiablageverhalten der Fliegen auch durch ein unzureichendes Diskriminierungsverhalten in der Eigelegegröße zwischen solchen Substraten (z.B. Pflaumen, Zieräpfel und Mirabellen) gekennzeichnet, die sich in ihrem Wert als Brutressource deutlich unterscheiden (Abb. 3.16).

Wenn man annimmt, dass *D. subobscura* in ihrer evolutionären Geschichte wahrscheinlich schon immer einer starken Variation im Angebot an Brutressourcen ausgesetzt war, weshalb ist dann kein perfektes Diskriminierungsverhalten bei den Insekten evolviert? Zunächst erfordert ein solches

Verhalten die Verfügbarkeit sensorisch erfassbarer Information über die Qualität einer Ressource und dann die Fähigkeit der Tiere, diese Information auch für die Eiablageentscheidungen nutzbar zu machen. Die Kosten, die mit einem perfekten Diskriminierungsverhalten assoziiert wären, können aber relativ zu dem Nutzen, der durch optimale Gelegegröße erzielt werden würde, zu hoch sein (dies besagt die *neural constraints hypothesis*, Bernays 2000), sodass sowohl ein Überschätzen als auch Unterschätzen der Qualität bzw. Quantität von Ressourcen-Patches zu beobachten wäre (vgl. Roitberg *et al.* 1999). Unter diesen Gesichtspunkten werden die Ebereschenfrüchte deutlich überschätzt, da sie sehr bereitwillig mit Eiern belegt wurden (Abb. 3.5), auf denen aber besonders größere Eidichten mit hohen Fitnessseinbußen verbunden sind (Hoffmeister & Rohlf 2001). Ähnliches trifft auch auf das Eiablageverhalten und die Larvalentwicklung auf Schlehen zu, allerdings ist die Neigung auf diesen Früchten Eier zu legen viel geringer (Abb. 3.5). Obwohl Eilimitierung ein Grund für die unvollständige Ausnutzung anderer Früchte ist (s.o.), legen die Weibchen nicht ihren gesamten Eivorat auf diese Substrate (Tab. 3.3), was auf eine Unterschätzung der Substratqualität bzw. -quantität hindeuten könnte. Die Nachteile eines solchen indiskriminativen oder „konfusen“ Verhaltens sind gering, wenn u.a. die Zeit für Eiablagen nur sehr kurz ist (Larsson & Ekblom 1995). Eine Limitierung durch die Zeit scheint, wie oben diskutiert, für *D. subobscura* jedoch nicht vorherrschend zu sein, d.h. die Fliegenweibchen könnten theoretisch mehr Zeit in die Abschätzung der Ressourcenqualität investieren und daraufhin optimale Gelegegrößen produzieren. Obwohl die Eigelegegrößen Abhängigkeiten von einigen der in dieser Arbeit erfassten Substrateigenschaften zeigten, können noch weitere Faktoren für die Entscheidungsfindung der Fliegenweibchen verantwortlich sein, so z.B. Stoffwechselprodukte der Mikroorganismen (z.B. Ethanol), die den Tieren Informationen über den Zersetzungszustand und die Verfügbarkeit von Nahrung vermitteln könnte. Detailliertere Untersuchungen zum relativen Einfluss verschiedenster, exakt manipulierbarer Informationen wären hier notwendig, um herauszufinden, welche Auslösemechanismen zu einer möglichen Überschätzung oder Unterschätzung eines Substrat-Patches führen.

Genauso wie ein unzureichender Selektionsdruck die Evolution eines perfekten Diskriminierungsverhaltens bei *D. subobscura* nicht gefördert haben kann, ist es möglich, dass Substrate unterschiedlicher Qualität für die Larvalentwicklung gar keine sensorisch verwertbare Information bieten, die von den Weibchen detektiert werden könnte. Dies besagt die *resource constraints hypothesis* (Craig *et al.* 1999). Sie könnte für *D. subobscura* zutreffen, wenn der Entwicklungserfolg der Larven von Faktoren determiniert wird, zu denen die Fliegen zum einen keinen Zugang haben (Harris *et al.* 2001), weil sich diese Faktoren z.B. im Inneren der Früchte verbergen, und die Fliegenweibchen natürlich nur Kontakt zu der Oberfläche der Substrate haben. Zum anderen könnten den Tieren aber auch die Sinnesorgane fehlen, die ihnen spezifisch und empfindlich genug die Anwesenheit von Faktoren signalisieren, welche für die Larvalentwicklung entscheidend sind. Diese Argumente für die *resource constraints hypothesis* sind rein spekulativer Natur, da sinnesphysiologische Studien bezüglich der Substratwahl und der Eiablageentscheidungen für *Drosophila* fehlen.

Die vorliegende Arbeit zeigt allerdings, dass auch ohne ein die Substratwahl betreffendes umfangreiches sinnesphysiologisches Wissen Einflussfaktoren auf den Entwicklungserfolg der Larven einwirken, die für die adulten Tiere schwer kontrollierbar sind. So unterscheiden sich zum einen die

Früchte generell in ihrer Güte als Entwicklungssubstrat für die Larven. Zum anderen wirkt sich der Einfluss der Konkurrentendichte substratabhängig auf den Entwicklungserfolg der Larven aus, sodass der dichteabhängige Fitnessgewinn (vgl. Box 3.1) für die Weibchen qualitativ zwischen den Brutsubstraten variiert. Denn aufgrund der Allee-Effekte für die Larven kann es zu hochgradig nicht-linearen Beziehungen zwischen der Dichte und der Larvalfitness kommen (Abb. 3.16). Der negative Einfluss der Larvaldichte auf das Individuum unterliegt der Verfügbarkeit von Mikroorganismen auf den Substraten, welche wahrscheinlich obendrein durch maternale Effekte gesteuert wird (Abb. 3.13 und 3.14). Hinzu kommt der Umstand, dass andere Weibchen einen Substrat-Patch bereits mit Eiern belegt haben können, oder zu einem vorhandenen Gelege noch weitere Eier hinzufügen. Es stellte sich nämlich heraus, dass *D. subobscura*-Weibchen bereitwilliger waren, auf schon belegten Früchten Eier zu legen (Abb. 3.7). Aufgrund dieses komplexen Wirkungsgefüges unterschiedlichster Parameter, ist es unmöglich den Entwicklungserfolg einzelner Larven zu prognostizieren. Dabei ist hier die potenzielle Einflussnahme einer unter Freilandbedingungen viel diverseren Hefen- und (toxischen) Schimmelflora auf den Früchten sowie die von natürlichen Feinden (Kapitel IV) unberücksichtigt. Diese Tatsachen sprechen durchaus für die *resource constraints hypothesis*, welche aber für *D. subobscura* um die Unvorhersehbarkeit der zukünftigen Entwicklung der Qualität eines Ressourcen-Patches ergänzt werden muss.

Die hier gefundenen komplexen Wechselwirkungen zeigen deutlich, dass kein einfaches Optimum für die Eigelegegröße bei *D. subobscura* existiert. Deshalb kann die beobachtete Variabilität in der Eigelegegröße von *D. subobscura* Ausdruck eines Eiablageverhaltens sein, das Elemente des „auf Nummer sicher gehen“ (*bet-hedging*) und des „Glückspiels“ (*gambling*) (Freese & Zwölfer 1996; Roitberg *et al.* 1999; Root & Kareiva 1984; Seger & Brockman 1987; Shea *et al.* 2000; Strong 1988) in sich vereinigt. *Bet-hedging*, also nur kleine Gelege zu produzieren und den Rest des Eivorrates zurückhalten, würde sich für die Tiere lohnen, wenn die Konkurrenz zwischen den Larven in einem Ressourcen-Patch sehr hoch ist und Allee-Effekte eine nur untergeordnete Rolle spielen (vgl. Hoffmeister & Rohlf 2001; Wertheim *et al.* 2002), oder aber ein Patch bereits so stark belegt wurde, dass die Larven schon wieder unter Konkurrenz leiden (vgl. Abb. 3.13). Die Produktion kleiner Gelege ist aber auch dann von Vorteil, wenn durch die Eigelege nachfolgender Artgenossinnen die Konkurrenz um die begrenzte Ressource zunimmt (Ives 1989). Kosten, aufgrund einer Streuung der Eier über Patches, entstehen durch Allee-Effekte auf einzelnen Patches, falls andere Weibchen durch ihre Gelege die Eidichte nicht erhöhen. Darüber hinaus ist der Nachteil durch kleine Gelege um so höher, je stärker die Tiere durch die Eiablagegelegenheiten begrenzt werden (vgl. Roitberg *et al.* 1999). *Gambling* würde sich auszahlen, wenn hohe Larvaldichten aus große Eigelegen die negativen Auswirkungen der Allee-Effekte (u.U. im Zusammenspiel mit bereits vorhandenen Larven anderer Weibchen) überwinden (Abb. 3.13). Mit hohen Kosten sind große Eigelege verbunden, falls das Brutsubstrat eine sehr scharfe Konkurrenz verursacht, was auch durch bereits existierende hohe Ei-/Larvaldichten die Folge sein kann. Zumindest letzteres scheinen die *D. subobscura*-Weibchen zu vermeiden, da eine signifikante Reduktion des Zweitgeleges auf Schlehen mit großem Erstgelege erfolgte (Abb. 3.8). Interessanterweise kommt hier eine dichteabhängige Reaktion der Fliegen zum tragen, die nicht im Rahmen einer *bet-hedging* Strategie zu interpretieren ist (vgl. Hopper 1999).

Eine gemischte Eiablagestrategie aus *bet-hedging* und *gambling* kann somit geeignet sein, um den vielen Unsicherheiten entgegenzutreten, die sich aus der Komplexität der trophischen Interaktionen in einem solchen System ergeben (Freese & Zwölfer 1996). Allein auf der Basis aufeinanderfolgender Eiablageentscheidungen einzelner Fliegenweibchen hat eine solche Strategie eine sehr heterogene Verteilung von Eiern über Patches zur Folge (Kapitel V, Rohlf's 1999). Sollten *D. subobscura*-Weibchen gewöhnlich Brutsubstraten begegnen, auf denen Allee-Effekte den Einfluss von Konkurrenz überlagern, legen die Ergebnisse dieser Arbeit den adaptiven Wert einer Eiaggregation offen und würden *gambling* gegenüber *bet-hedging* favorisieren. Dadurch können Allee-Effekte einen selektiven Mechanismus darstellen, der zu einer überaus starken räumlichen Aggregation konkurrierender *Drosophila*-Larven führt.

Schlussfolgerungen

Die Diskussion der Ergebnisse dieses Kapitels kann in drei Punkten folgendermaßen zusammengefasst werden:

1. Die Eiablageentscheidungen einzelner *D. subobscura*-Weibchen unterschieden sich zwischen verschiedenen Brutsubstraten, wobei der Saccharose-Gehalt und die Fruchtgröße als proximate Steuergrößen hierfür eine Rolle spielen. Trotz dieser Flexibilität im Eiablageverhalten war ein mangelndes Diskriminierungsvermögen zwischen solchen Fruchtsubstraten zu beobachten, die in sehr unterschiedlichem Maß eine Larvalentwicklung ermöglichen. Es finden sich sowohl Argumente für die *neural constraints hypothesis* als auch für die *resource constraints hypothesis*, die ein Unterschätzen bzw. Überschätzen von Ressourcen-Patches durch die Fliegenweibchen erklären könnten. Bei den aggregierten Eiablageentscheidungen der Insekten scheint eine Limitierung durch die Verfügbarkeit von Ressourcen keine wichtige Rolle zu spielen, womit eine positive Abhängigkeit der Gelegegröße vom Eivorrat der Tiere auf einigen Früchten einen Effekt von Eilimitierung beschreibt, was vermuten lässt, dass die angestrebte Gelegegröße größer ist. Auf bereits belegten Früchten wurden bereitwilliger Eier gelegt, wobei nur auf den Schlehen eine dichteabhängige Reduktion in der zweiten Eigelegegröße zu beobachten war. In jedem Fall waren die Eiablageentscheidungen durch eine außergewöhnliche interindividuelle Variabilität geprägt.
2. Der Entwicklungserfolg der *D. subobscura*-Larven bis zur Imago wurde sowohl durch das Fruchtsubstrat als auch durch die Larvaldichte beeinflusst. Für das Überleben bis zur Imago konnte auf mehreren Substraten ein Allee-Effekt nachgewiesen werden, der auch auf der Ebene einer Annäherung an die Gesamtfitness der Tiere erhalten bleibt, wodurch das Potenzial für einen demographischen Allee-Effekt sehr hoch ist. Ein demographischer Allee-Effekt könnte einen Selektionsvorteil für große Eigelege und eine Eiaggregation durch mehrere Weibchen bieten. In diesem Zusammenhang wird der dichteabhängige Erfolg der Larven durch die Anwesenheit adulter Weibchen auf den Brutsubstraten positiv, z.T. aber auch

negativ beeinflusst. Eine Interaktion zwischen Hefen und Fliegenweibchen ist wahrscheinlich die Ursache für diese maternalen Effekte. Die Komplexität der Wechselwirkungen zwischen Substrat, Larvaldichte und adulten Fliegen verursacht eine ungeahnte Dynamik im Entwicklungserfolg der Larven, was sich auch auf den zu erwartenden Fitnessgewinn durch eine bestimmte Eigelegegröße für die Fliegenweibchen niederschlägt.

3. Der schwer prognostizierbare Ausgang dichteabhängiger Interaktionen zwischen den Larven allein auf einem Typ von Brutsubstrat zeigt, dass es kein einfaches Optimum für die Gelegegröße gibt. Aufgrund der Unvorhersehbarkeit des Schicksals der Larven aus einem Gelege kann eine gemischte Strategie aus *bet-hedging* und *gambling* ein evolutionär stabiles Eiablageverhalten für die *D. subobscura*-Weibchen sein, welche durch die erhebliche interindividuelle Variabilität in der Eigelegegröße widerspiegelt werden würde. Sollten die Kosten durch die Investition von Eiern in große Gelege (*gambling*), aufgrund der Existenz von Allee-Effekten, geringer sein als die durch ein weites Verteilen der Eier über mehrere Ressourcen-Patches (*bet-hedging*), ist, wegen der Begünstigung von *gambling*, eine sehr starke räumliche Aggregation über Patches zu erwarten. Sind die *Drosophila*-Larven im wesentlichen den Auswirkungen von Allee-Effekten ausgesetzt, ist die Eiaggregation durch die Fliegenweibchen ein Ausdruck adaptiven Verhaltens, wodurch dem positiven Effekt von Dichte die Bedeutung einer ultimativen Steuergröße für die Koexistenz in *Drosophila*-Gemeinschaften zukommt.

Kapitel IV

Der Einfluss von Larvalparasitoiden auf das Mortalitätsrisiko von *Drosophila subobscura*



Der Einfluss von Larvalparasitoiden auf das Mortalitätsrisiko von *Drosophila subobscura*

Einleitung

Der Entwicklungserfolg und das Überleben von Insekten werden nicht allein durch die Verfügbarkeit und die Qualität von Nahrungsressourcen bestimmt, sondern kann auch wesentlich durch deren natürliche Feinde beeinflusst werden. In diesem Zusammenhang ist mehrfach gezeigt worden, dass bei Insekten Strategien der Feindvermeidung evolviert sind, die es ihnen erlauben ihren natürlichen Gegenspielern räumlich oder zeitlich zu entgehen (z.B. Abrahamson & Weis 1997; Eber 2001; Freese & Zwölfer 1996; Kunert & Weisser 2003; Lawton & McNeill 1979; Lill 2001; Walker & Jones 2001; Williams *et al.* 2001).

In vielen herbivoren und detritivoren Insektengemeinschaften treten Parasitoiden als spezifische natürliche Feinde in Erscheinung, da sie durch die parasitäre Lebensweise ihrer Larven sehr eng an die Verfügbarkeit eines nur kleinen Kreises von Wirten (Eier, Larven oder Adultstadien anderer Insekten) gebunden sind (Godfray 1994). Aufgrund dieser sehr engen trophischen Beziehungen werden bestimmte Verteilungsmuster der Wirte über Ressourcen als eine adaptive Antwort auf den Einfluss von Parasitoiden diskutiert, da die Art der räumlichen Verteilung (regelmäßig, zufällig oder geklumpt) das Mortalitätsrisiko der Wirtsinsekten durch Parasitoiden reduzieren kann (Freese & Zwölfer 1996; Hoffmeister 1999; Thompson 1986; Williams *et al.* 2001). Ist die Entwicklung von Wirtslarven ortsgebunden, spiegeln deren Verteilungsmuster über Ressourcen-Patches in einem Habitat die Eiablageentscheidungen der Insektenweibchen wider (Messina 1998). In diesem Fall kann das Eiablageverhalten der Adultgeneration der Wirtsinsekten Gegenstand natürlicher Selektion durch Parasitoiden werden, wobei solche räumlichen Verteilungsmuster begünstigt werden, die partielle Refugien für die Insektenlarven gegenüber den Parasitoiden entstehen lassen (z.B. Freese & Zwölfer 1996; Godfray 1986; Hoffmeister & Roitberg in Vorb.; Zwölfer & Arnold-Rinehart 1994).

Eiaggregation als Feindvermeidungsstrategie bei *Drosophila*?

Die aggregierten Verteilungen der Larven von Drosophiliden über ephemere Ressourcen haben aus zwei Gründen bisher nur wenig Beachtung als eine mögliche Strategie der Feindvermeidung gegenüber spezialisierten Larvalparasitoiden gefunden. Zum einen ist für mehrere *Drosophila*-Arten eine effektive zelluläre Immunabwehr bekannt, die als Feindabwehrstrategie Parasitoideneier im Körper der Wirtslarven abtöten und so das Überleben der Insektenlarven gewährleisten kann (Godfray 1994).

Für das gemeinschaftliche Fressen der *Drosophila*-Larven in einzelnen Patches wurde zum anderen herausgefunden, dass verschiedene parasitoide Wespen den zeitlichen Suchaufwand an die Wirtsdichte in einem Patch anpassen. Hierbei reagieren die Parasitoiden mit verlängerten Aufenthaltszeiten, je mehr Fliegenlarven in einem Wirts-Patch fressen (Rohlf's 1999; van Alphen & Galis 1983; van Alphen *et al.* 2003; van Lenteren & Bakker 1978; Wertheim 2001). Für die *Drosophila*-Larven bedeutet diese Reaktion der Wespen ein gesteigertes Risiko mit einem Parasitoidenei belegt zu werden, wenn die Larven in großen Gruppen auf einem Ressourcen-Patch fressen (Galis & van Alphen 1981; Hoffmeister & Rohlf's 2001; van Alphen & Galis 1983; van Alphen & Vet 1986; van Lenteren 1976; van Lenteren & Bakker 1978; Wertheim 2001). Aus diesen Gründen wurde erst kürzlich gefolgert, dass die Eiaggregation durch Drosophiliden-Weibchen nicht im Sinne einer Feindvermeidungsstrategie zu verstehen ist, da aufgrund der funktionellen Reaktion der Parasitoiden kein Verdünnungseffekt für die Larven zu erzielen ist und die Flexibilität in der Zeitallokation der Wespen auf Patches mit unterschiedlichen Wirtsdichten nur positive Dichteabhängigkeit in der Parasitierung zur Folge hat (Wertheim 2001). Somit wäre die Eiaggregation vor dem Hintergrund des Mortalitätsrisikos der Nachkommen durch Parasitoiden ausschließlich mit Kosten für die Fliegenweibchen verbunden.

Diese generelle Schlussfolgerung kann jedoch voreilig sein, wenn man bedenkt, dass das Eiablageverhalten der parasitoiden Wespen meistens unter sehr artifiziellen Laborbedingungen beobachtet wurde. Diese Kritik bezieht sich vor allem auf den Einsatz von dünn ausgestrichenen Hefesuspensionen als Ressourcen-Patches für die Fliegenlarven (Galis & van Alphen 1981; van Alphen & Galis 1983; van Lenteren 1976; van Lenteren & Bakker 1976; van Lenteren & Bakker 1978; Wertheim 2001, siehe aber Hoffmeister & Rohlf's 2001). Diese Versuchsansätze ignorieren die Tatsache, dass die Eiablagen der Fliegen (Kapitel III) und damit auch das Wirtsfindungs- und Parasitierungsverhalten der Wespen unter natürlichen Bedingungen auf Ressourcen stattfindet, die eine dreidimensionale, räumliche Struktur aufweisen (z.B. verfaulende Pflanzengewebe, Pilze etc.). Die Dreidimensionalität natürlicher Brutressourcen könnte wesentlich den Ausgang der Wirt-Parasitoid-Interaktionen bestimmen, sollten die Fliegenlarven in der Lage sein in Regionen eines Brutsubstrates zu fressen, in denen sie vor dem Angriff eines Parasitoiden geschützt sind. Diese Möglichkeit besteht grundsätzlich für die Larven, da der Eiablageerfolg von Parasitoiden, die versteckt fressende Wirte parasitieren, durch die Länge ihrer Legebohrer limitiert wird (Zwölfer & Arnold-Rinehart 1994a; Zwölfer & Arnold-Rinehart 1994b). Allerdings muss es den Wirten gelingen, solche räumlichen Refugien zu erreichen. Hierbei kann das gemeinschaftliche Fressen in Larvenaggregationen erforderlich sein, d.h., dass die Existenz der Refugien von der Individuendichte abhängt.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Frage zu beantworten, ob räumlich-dichteabhängige Refugien für die Larven von Drosophiliden gegenüber ihren Parasitoiden existieren. Da Freilanduntersuchungen, die wichtige Informationen über den dichteabhängigen Ausgang von *Drosophila*-Parasitoid-Interaktionen auf natürlichen Brutsubstraten der Fliegen geben könnten, kaum vorhanden sind (siehe z.B. aber Driessen & Hemerik 1991 und Wertheim 2001), hatte ein erster Arbeitsschritt zum Ziel, den dichteabhängigen Einfluss dieser natürlichen Feinde auf das Mortalitätsrisiko der Fliegenlarven unter Freilandbedingungen abzuschätzen. Hierfür wurden Sammlungen vergärender

Früchte durchgeführt, aus denen im Labor die Drosophiliden und deren Parasitoiden ausgezüchtet wurden (vgl. Kapitel II).

In einer Serie von Laborexperimenten wurde dann der Einfluss des individuellen Wirtssuch- und Parasitierungsverhaltens der Backwespe *Asobara tabida* (Hym., Braconidae) und der Feigenwespe *Leptopilina heterotoma* (Hym., Figitidae) auf das Mortalitätsrisiko der Larven von *Drosophila subobscura* analysiert, die in unterschiedlichen Dichten auf verschiedenen natürlichen Brutsubstraten (verfaulenden Früchten) fraßen. *A. tabida* und *L. heterotoma* sind die zwei häufigsten in Nordwesteuropa vorkommenden *Drosophila*-Parasitoiden, wobei es sich bei beiden Arten um solitäre Endoparasitoiden handelt, welche gewöhnlich die frühen Larvalstadien mehrerer *Drosophila*-Arten für die Eiablage akzeptieren (Janssen 1989; Püttker 2002; van Alphen & Janssen 1982; Vet & Bakker 1985). Die Larven von *D. subobscura* sind sehr häufig die Wirte für beiden Parasitoidenarten, wobei die Fliegenlarven nicht in der Lage sind die Parasitoideneier über eine zelluläre Immunabwehr

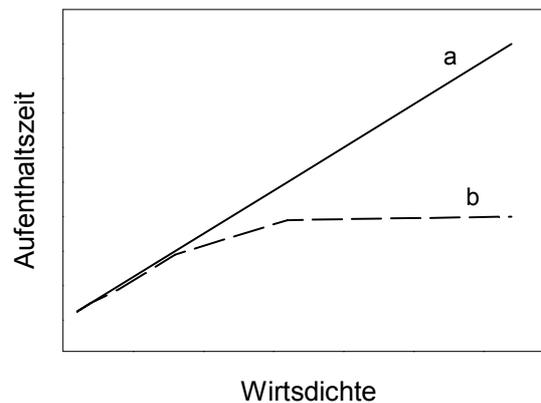


Abbildung 4.1 Die Aufenthaltszeit von *Drosophila*-Parasitoiden bei wachsender Wirtsdichte in einem Patch. Die Linie **a** spiegelt grundsätzlich die Reaktion der Wespen auf künstlichen Substrat-Patches wieder, die nicht die Möglichkeiten für ein dichteabhängiges räumliches Refugium bieten (Referenzen siehe im Text). Die Linie **b** entspricht einer möglichen Beziehung zwischen Aufenthaltszeit und Gesamtwirtsdichte, wenn mit zunehmender Wirtsdichte ein größerer Anteil Larven in einem räumlichen Refugium fressen kann, der unerreichbar für den Legebohrer der Parasitoiden ist. (näheres siehe Text)

einzukapseln und abzutöten (vgl. Janssen 1989). Neben der Analyse des Parasitierungsrisikos der Fliegenlarven wurde die Gesamtsuchzeit der Parasitoiden nach Wirten erfasst, da diese im direkten Zusammenhang mit dem Parasitierungserfolg der Wespen steht (s.o.). Auf Wirts-Patches, die kein Refugium für die Fliegenlarven bieten, nimmt die Gesamtsuchzeit der Parasitoiden nach Wirten gewöhnlich linear mit der Wirtsdichte zu (Abb. 1.4; van Alphen & Galis 1983; van Lenteren & Bakker 1978; Wertheim 2001) Da argumentiert wird, dass die flexible Zeitallokation der Parasitoiden auf Wirts-Patches eine adaptive Reaktion auf die Verfügbarkeit von Wirten widerspiegelt (s.o.), sollten auf Substraten mit dichteabhängigen Refugien für die Fliegenlarven nichtlineare Beziehungen zwischen der Aufenthaltszeit und der Wirtsdichte die Folge sein, weil die Wespen nicht alle Larven

auf einem Fruchtsubstrat erreichen würden (Abb. 4.1, vgl. van Lenteren & Bakker 1978). Durch detaillierte Beobachtungen des Wirtssuchverhaltens von *A. tabida* wurden die auslösenden Faktoren herausgearbeitet, welche die Aufenthaltszeit der Parasitoiden in Abhängigkeit der Wirtsdichte auf natürlichen Brutsubstraten der Drosophiliden steuern. Darüber hinaus wurden auf mehreren Substrattypen die Aufenthaltsorte der Wirtslarven bestimmt, um einen direkten Bezug zwischen dem dichteabhängigen Parasitierungsgrad durch die Wespen und der räumlichen Verteilung der Larven auf einem natürlichen Brutsubstrat herzustellen.

Material & Methoden

Muster in der dichteabhängigen Mortalität durch Parasitoiden im Freiland

Um den dichteabhängigen Effekt parasitoider Wespen als Mortalitätsfaktor für Drosophiliden unter Freilandbedingungen abzuschätzen, wurde der Anteil geschlüpfter Parasitoiden, aus verschiedenen Pflaumen-Sorten (Kapitel II), als Funktion der Anzahl der Wirte (N_g) (Anzahl schlüpfender Fliegen (N_f) plus Parasitoiden (N_p)) dargestellt und analysiert. Die in Kapitel II vorgenommene Aufteilung der Standorte (KIEL01 bis KIEL04 und GKFB2000, GKFG2000, GKFB2001 und GKFG2001), an denen die Sammlung der Früchte stattfand, wurde auch für die hier durchgeführte Analyse beibehalten. Die Methode zur Abschätzung des dichteabhängigen Mortalitätsrisikos durch Parasitoiden nimmt an, dass keine differentielle Mortalität zwischen parasitierten und unparasitierten Larven auftritt und die Fliegenlarven sich nicht gegen die Wespeneier oder -larven verteidigen können (z.B. durch zelluläre Abwehrreaktion, d.h. Einkapselung der Parasitoideneier oder -larven). Solange Abweichungen von diesen (nicht immer ganz realistischen) Annahmen nicht stark von der Dichte der Larven abhängig sind, sollten jedoch nur quantitative Unterschiede in dieser Beziehung die Folge sein (Wertheim 2001). An der Qualität des dichteabhängigen Verlaufes (positiv, negativ oder nicht dichteabhängig) sollte sich daher nichts ändern.

Für die Untersuchung der Freilanddaten wurde der Anteil geschlüpfter Parasitoiden (*Asobara spec.* und *Leptopilina spec.*) (N_p / N_g) als Funktion der Wirtsdichte (N_g) ermittelt und auf zweierlei Weisen analysiert: (1) Es wurden alle Früchte, die Wirte und/oder Parasitoiden hervorbrachten, betrachtet. (2) Es wurden solche Früchte aus der Analyse ausgeschlossen, die keine Parasitoiden hervorbrachten. Früchte, aus denen weder Fliegen noch Wespen schlüpften, flossen grundsätzlich nicht in die Analysen mit ein.

Im ersten Verfahren wurden Früchte in der Analyse zugelassen, von denen also nicht bekannt ist, ob sie von Wespen nach Wirten abgesucht worden waren oder nicht. Unter der extremen Annahme, dass alle Früchte von Wespen besucht wurden, ist dies die adäquate Methode der Datenanalyse. Wurden jedoch nur die Früchte von Wespen abgesucht, die auch Parasitoiden durch die Auszucht im Labor hervorbrachten, müssen die parasitoidfreien Früchte aus der Auswertung ausgeschlossen werden. Auch letzteres ist eher als unwahrscheinlich anzusehen. Realistisch betrachtet

werden sicherlich beide Annahmen für die dichteabhängigen Muster in der Parasitierung eine Bedeutung haben. Deshalb wurde die Analyse der Daten mit dem jeweils kompletten und mit dem um die wespenfreien Früchte reduzierten Datensatz durchgeführt.

Asobara tabida: Wirtssuchverhalten und dichteabhängige Parasitierung

Für diesen ersten Versuchsansatz mit *Asobara tabida* (Abb. 4.2) wurden zu Boden gefallene Mirabellen (*Prunus domestica* var. *syriaca*, vom Standort KIEL01, siehe auch Kapitel II) als Brutssubstrate verwendet, die bei -18°C tiefgefroren aufbewahrt wurden. Die als Wirte eingesetzten *D. subobscura* stammten aus einer lokalen Population aus Kiel und wurden auf künstlichem Medium, bestehend aus Wasser, Maismehl, Zucker, Agar, Bierhefe und Nipagin bei $18 \pm 1^{\circ}\text{C}$ und 16 Stunden Fotophase gezüchtet. Sechs unterschiedliche Larvaldichten (1, 2, 4, 8, 16 und 32) wurden durch Exposition der Früchte in einem Populationskäfig (ca. 50 Liter), der 100 bis 150 Fliegen beherbergte, auf folgende Weise erhalten. Zunächst wurde den noch gefrorenen Mirabellen am Stielansatz mit einem Korkbohrer eine kreisrunde Verletzungsstelle (10 mm Durchmesser) zugefügt. Nach dem Entfernen der Fruchthaut an dieser Stelle und einer Auftauphase der Früchte von ca. 20 Stunden bei etwa 20°C , diente diese Stelle als Eiablageort für die Fliegen. War die Expositionsdauer der Früchte im Fliegenkäfig von maximal acht Stunden vergangen, wurde die Anzahl Eier auf den Mirabellen gezählt. Für die Wirtsdichten eins bis acht wurden nur solche Früchte verwendet, die die entsprechende Eizahl aufwiesen. Für die Wirtsdichte 16 wurden maximal zwei Eier entfernt bzw. hinzugefügt und für die Wirtsdichte 32 wurden maximal 4 Eier entfernt bzw. hinzugefügt, falls die Anzahl gelegter Eier nicht der angestrebten Eidichte entsprach. Diese aus Gründen der Zeitersparnis durchgeführten Manipulationen der Eidichten können zur Folge haben, dass mögliche quantitative Korrelationen zwischen Wirtsdichte und Aggregationspheromon gestört werden. Aggregationspheromone werden von den Fliegenweibchen bei der Eiablage abgegeben und können von den Parasitoiden zur Wirtsfindung genutzt werden (Wertheim 2001; Wiskerke *et al.* 1993). Die Anwesenheit von Pheromonen auf Früchten dient den Wespen jedoch lediglich dazu, zwischen von mit Larven befallenen und unbefallenen Substraten zu unterscheiden. Das Suchverhalten der Wespen auf einem Patch bleibt von dem Aggregationspheromon unbeeinflusst (Wertheim 2001), sodass die Manipulation der Eizahl auf diesen Früchten als ein unbedeutender Eingriff anzusehen ist.

Bei einer Umgebungstemperatur von $20 \pm 1^{\circ}\text{C}$ wurde 24 Stunden nach der Eiablage der Schlupf der Fliegenlarven kontrolliert, nach weiteren zwei Tagen wurden die Früchte im Experiment eingesetzt. *Drosophila*-Larven in diesem Alter werden von den Parasitoiden zur Eiablage bevorzugt (van Alphen & Drijver 1982). Für die Beobachtungen des Suchverhaltens von *A. tabida* wurden vier Tage alte verpaarte Weibchen eingesetzt. Die Tiere stammten aus einer Zucht von der Universität Leiden (Niederlande) und wurden in Kiel seit 1998 auf Larven von *D. subobscura* auf künstlichem Zuchtmedium (s.o.) vermehrt. Jedes Weibchen hatte bis etwa 30 Minuten vor dem Einsatz im Experiment die Gelegenheit gehabt, für maximal 60 Minuten Eiablageerfahrung auf Mirabellen zu sammeln, die zehn bis 15 *D. subobscura*-Larven enthielten.

Einzelnen *Asobara*-Weibchen wurde dann jeweils eine Frucht angeboten, die eine bestimmte Anzahl Larven beherbergte. Von dem Moment an, an dem der Parasitoid die Frucht betreten hatte, wurde das Verhalten kontinuierlich dokumentiert, bis das Tier die Frucht für mehr als 60 Sekunden verlassen hatte. Mit der Verhaltensaufzeichnungssoftware The Observer[®] 2.0 wurden folgende Verhaltenskomponenten aufgenommen: (1) die Anwesenheit der Wespe auf der Frucht, (2) die Abwesenheit der Wespe von der Frucht, (3) das Einstechen des Legebohrers in das Fruchtsubstrat. Das letztere Verhalten kann folgende Ereignisse umfassen: (a) Suchbohrungen mit dem Legebohrer auf dem Substrat, um damit eine Larve zu lokalisieren (van Alphen & Drijver 1982), (b) Eiablagen in Larven und (c) Ablehnung von ungeeigneten Wirten, die bereits ein Parasitoidenei enthielten. Es war allerdings nicht möglich, Ereignis (a) von Ereignis (c) zu unterscheiden, da die Larven oftmals im Fruchtfleisch verborgen waren. Eiablagen (b) waren aufgrund der zitternden Bewegungen des Ovipositors und des ruhigen Stillstehens für länger als zehn Sekunden deutlich erkennbar (van Alphen & Drijver 1982). Für die Analyse der Daten konnte somit zwischen Eiablagen und Probebohrungen auf dem Substrat differenziert werden.

Weil *A. tabida* nachweislich Vibrationen, die durch die Fraßbewegung der Larven entstehen, zur Lokalisierung ihrer Wirte ausnutzt (Sokolowski & Turlings 1987; van Alphen & Drijver 1982) und die Wespen ihren Legebohrer nur in das Substrat einstecken, wenn die Vibrationen ihnen anzeigen, dass sich unter ihnen eine Wirtslarve befindet, wurden Probebohrungen als Wirtsdetektionen bewertet. Mehrfaches Einstechen des Legebohrers an der gleichen Stelle wurde stets als nur **eine** Wirtsdetektion interpretiert. Die Tatsache, dass Ablehnungen von Wirten nicht registriert werden konnten, sollte keinen Einfluss auf die Dauer der Gesamtsuchzeit der Wespen gehabt haben, da gezeigt wurde, dass Wirtsablehnungen keine Bedeutung für die Entscheidungsfindung der Tiere haben, einen Patch zu verlassen (van Alphen & Galis 1983). Insgesamt wurden 60 verschiedene Individuen von *A. tabida* beobachtet, wobei jede Wespe nur einmal benutzt wurde. Nach der Beendigung der Verhaltensbeobachtung wurden alle Fliegenlarven seziiert und nach Parasitoideneiern durchsucht, um die Anzahl beobachteter Eiablagen zu verifizieren. Damit wurden für *A. tabida* Informationen über die gesamte Suchzeit auf der Frucht, die Anzahl Eiablagen und die Anzahl Wirtsdetektionen als Funktion der Larvaldichte von *D. subobscura* erhalten.

Dichteabhängige Parasitierung durch *A. tabida* und *L. heterotoma* und die räumliche Verteilung der Wirtslarven im Brutsubstrat

In diesem zweiten Versuchsansatz sollte geklärt werden, wie sich der Einfluss unterschiedlicher Brutressourcen auf die Parasitierung der Larven von *D. subobscura* auswirkt. Um allgemeingültigere Aussagen über diesen Einfluss parasitoider Wespen treffen zu können, wurde neben *A. tabida* die Feigenwespe *L. heterotoma* (Abb. 4.2) eingesetzt. Sie unterscheidet sich im Suchverhalten nach *Drosophila*-Larven von *A. tabida* dadurch, dass sie ihre Wirte nicht durch Vibrationen wahrnimmt, sondern die Larven aufspürt, indem sie beim Laufen über das Substrat ihren Legebohrer rhythmisch in die Brutressource einsticht (van Alphen & Vet 1986; van Lenteren 1972). Die Wespen stammten aus

einer Laborpopulation der Universität Wageningen (Niederlande) und wurden seit 1999 in Kiel auf *D. subobscura* gezüchtet.

Zur Quantifizierung des Einflusses räumlicher Komponenten der Brutsubstrate auf den Parasitierungserfolg der Parasitoiden wurden drei unterschiedliche Früchte verwendet. Dies waren Schlehen (*Prunus spinosa*, Oberfläche: $7.89 \pm 0.32 \text{ cm}^2$), Zieräpfel (*Malus mirabilis* Oberfläche: $13.87 \pm 0.27 \text{ cm}^2$) und Zwetschgen (*Prunus domestica* Oberfläche: $50.35 \pm 1.18 \text{ cm}^2$). Die Schlehen und Zieräpfel wurden im reifen Zustand direkt vom Busch/Baum gepflückt und bei -18°C tiefgefroren. Die Zwetschgen wurden auf einem Wochenmarkt erstanden, gewaschen und ebenfalls tiefgefroren.



Abbildung 4.2 *Leptopilina heterotoma* (links) und *Asobara tabida* (rechts) bei der Eiablage in Larven von *Drosophila* spp. auf einem Brei aus Hefe. (Standaufnahmen aus Videosequenzen von T.S. Hoffmeister und U. Wyss). Die schwarzen Balken entsprechen jeweils etwa 1 mm.

Die Gewinnung der Wirtsdichten 1, 2, 4, 8, 16 und 32 und die Vorbehandlung der Wespen verlief nach dem gleichen Schema wie im vorhergehenden Versuch. Allerdings wurde die Verletzungsstelle der Früchte an die Fruchtgröße angepasst, wobei von jeder Frucht die Haut über ein Areal von annähernd 5% der Fruchtoberfläche entfernt wurde (s.o.). Der Verletzungsgrad der Früchte entsprach im Mittel etwa dem, der auf natürlich zu Boden gefallenem Pflaumen zu beobachten war (M. Rohlf, eigene Beobachtungen).

In den Beobachtungsexperimenten wurde für jede Wespe nur der Zeitpunkt des Betretens und Wiederverlassens einer Frucht notiert. Dies ermöglichte ein gleichzeitiges Beobachten von zwölf bis 18 einzelnen Wespen, wobei zu gleichen Anteilen Individuen von *A. tabida* und *L. heterotoma* zum Einsatz kamen. An einem Versuchstag wurden sowohl hohe als auch niedrige Larvaldichten auf allen drei Fruchtarten in den Experimenten eingesetzt. Die Anzahl Parallelbeobachtungen führte zu keinen wesentlichen Ungenauigkeiten in den registrierten Aufenthaltszeiten der Tiere, die auf eine Minute genau auf- bzw. abgerundet wurden.

Als Beobachtungsarenen dienten durchsichtige Kunststoffröhrchen (10 cm hoch, 4.5 cm Durchmesser), deren Boden mit einer etwa 1 cm dicken Agarschicht bedeckt war. Nach dem Einsetzen der Wespen wurden die Gefäße mit Schaumstoff verschlossen. Die Bestimmung des Parasitierungserfolges wurde durch Sezieren der *Drosophila*-Larven ermittelt (Details hierzu weiter unten). Alle Versuchsansätze wurden zwischen 9.00 und 10.00 Uhr eines Tages gestartet. Insgesamt wurden an 32 Versuchstagen 378 Wespen beobachtet. Mit jeweils 10 Replikaten pro Wespenart und Frucht wurde zusätzlich die Aufenthaltszeit auf Früchten bestimmten, die keine Wirte enthielten.

Um die mögliche Existenz räumlicher Refugien für die Fliegenlarven unmittelbar darzustellen, wurde neben dem Parasitierungsgrad die räumliche Verteilung der Wirtslarven in den Früchten analysiert. Hierzu wurden die Früchte aus den obigen Experimenten, nachdem die Wespen die Substrate verlassen hatten, 15 Sekunden lang in einem Gefäß mit Leitungswasser (ca. 200 cm²) geschwenkt. Damit wurde die Larvenfraktion erfasst, die den Parasitoiden direkt zugänglich war. Die so abgespülten Fliegenlarven wurden aus dem Wasser gesammelt. Anschließend wurden die noch fehlenden Larven durch Aufschwimmen aus dem Fruchtfleisch gewonnen. Hiermit wurde nun jene Larvenfraktion erfasst, die sich während des Versuches potenziell außerhalb der Reichweite des Legebohrers der Parasitoiden aufgehalten hatte. Für die Wirtslarven beider Aufenthaltsorte, die oberflächlich abgewaschen und die aus dem Fruchtgewebe stammenden Larven, wurde jeweils die Anzahl parasitierter und unparasitierter Individuen ermittelt.

Die *Drosophila*-Larven aus den von *A. tabida* abgesuchten Früchten wurden wenige Stunden nach Beendigung der Beobachtungsversuche seziiert und nach Wespeneiern abgesehen. Die Larven aus den von *L. heterotoma* abgesehenen Früchten wurden auf synthetisches Medium in belüftete Eppendorfgefäße (2 ml) überführt und am folgenden Tag seziiert. Dies war notwendig, da die Eier von *L. heterotoma* über mehrere Stunden nach der Ablage anschwellen und erst dann von Strukturen des Körpergewebes ihrer Wirte deutlich unterscheidbar sind (van Lenteren 1976).

Über diese differenzierte Methode der Ermittlung des Anteils parasitierter *Drosophila*-Larven auf einer Frucht war es möglich zwei Fragen zu klären: Erstens, ob mit zunehmender Larvaldichte die Verteilung der Larven auf die Aufenthaltsorte ‚Fruchtoberfläche‘ und ‚Fruchttinneres‘ verändert und zweitens in welcher Form der Parasitierungserfolg der Wespen von einer möglichen Änderung in der Verteilung der Wirte beeinflusst wird. Die Existenz eines solchen Effektes lässt sich überprüfen, indem für jede Frucht der Anteil parasitierter Larven für die beiden Aufenthaltsorte ermittelt wird:

$$P_o = N_{po} / N_{lo} \quad [1]$$

$$P_i = N_{pi} / N_{li} \quad [2],$$

wobei P_o der Anteil parasitierter Fliegenlarven ist, der von der Fruchtoberfläche abgewaschen werden konnte, mit N_{po} als die Anzahl parasitierter und N_{lo} die Gesamtzahl abgewaschener Larven. P_i ist der Anteil parasitierter Larven, der durch Sezieren des Fruchtfleisches bestimmt wurde, mit N_{pi} als die Anzahl parasitierter und N_{li} die Gesamtzahl im Fruchttinneren vorgefundenen Larven. Die aus Gleichung [1] und [2] ermittelten Daten wurden zu einem Datenpunkt je Frucht folgendermaßen zusammengefasst:

$$\Delta P = P_o - P_i \quad [3].$$

ΔP ist ein Maß für die Verteilung des Grades der Parasitierung über die beiden Aufenthaltsorte der *Drosophila*-Larven. ΔP kann Werte zwischen 1 und -1 annehmen, wobei bei Werten über Null der Anteil parasitierter Fliegenlarven an der Fruchtoberfläche höher ist als im Fruchttinneren und umgekehrt, wenn ΔP negative Werte annimmt. Bei einem Wert von null ist der Grad der Parasitierung der Larven über die Aufenthaltsorte der Tiere gleichmäßig verteilt. Trägt man ΔP als Funktion der Gesamtanzahl an Larven in einer Frucht ($N_{io} + N_{ii}$) auf, lässt sich herausfinden, wie der Parasitierungsgrad durch mögliche Veränderungen des Aufenthaltsortes der Wirtslarven beeinflusst wird.

Statistische Analyse

Für die Analyse der Gesamtsuchzeit von *A. tabida* als Funktion der Wirtsdichte aus der ersten Versuchsreihe wurden Cox-Regressionen durchgeführt (mit Systat 9.0). Mit dieser Methode lässt sich herausfinden, ob und welchen Einfluss Wirtsdichte, Wirtsbegegnungen und Eiablagen auf die Aufenthaltszeit der Parasitoiden haben (z.B. Haccou *et al.* 1990; van Alphen *et al.* 2003; Wajnberg *et al.* 2000).

Die dichte- und substratabhängige Aufenthaltszeit der Wespen wurde mit generalisierten linearen Modellen (GLM) analysiert. Der Anteil geschlüpfter Parasitoiden als Funktion der Gesamtwirtsdichte aus den im Freiland gesammelten Früchten (Kapitel II), der Anteil parasitierter *D. subobscura*-Larven aus den Laborexperimenten sowie die Ergebnisse der Abwaschung der Larven von den Früchten wurden ebenfalls mit dieser statistischen Methode ausgewertet. Hierzu wurde die Genmod-Prozedur des Statistikprogramms SAS (Version 8.2) verwendet. Für die Analyse proportionaler Daten wurde eine Binomialverteilung und die *logit link* Funktion spezifiziert. Für die Suchzeitanalyse der Wespen kam eine Gammaverteilung und die *power(-1) link* Funktion, für die Analyse von ΔP eine Normalverteilung und die *identity link* Funktion zum Einsatz.

Um einen übermäßig starken statistischen Einfluss hoher Larvaldichte zu vermeiden, wurde für die Analysen der Laborexperimente die Wirtsdichte (WD) $\ln(\text{WD} + 1)$ -transformiert, sodass x in den Regressionsgleichungen $\ln(\text{WD} + 1)$ repräsentiert. Das gleiche Verfahren wurde für die ermittelte Gesamtwirtsdichte N_g aus den Freilandbeobachtungen durchgeführt (siehe Abb. 4.3). Falls die *scaled deviance* als Abschätzungskriterium für die Anpassung eines Modells an die erhobenen Daten von 1 abwich, wurde die *dscale*-Funktion verwendet, um für *overdispersion* zu korrigieren. Diese Prozedur vermeidet die versehentliche Ablehnung einer wahren Nullhypothese (Typ I – Fehler) (Stokkebo & Hardy 2000).

Es wurde die Methode der schrittweise rückwärtigen Eliminierung nicht signifikanter Erklärungsvariablen eines Modells durchgeführt, welches alle Einflussfaktoren(-kombinationen) beinhaltet (*full model*). So wird ein Modell erhalten, das nur solche Variablen beinhaltet, die einen signifikanten statistischen Erklärungswert hatten (*minimum adequate model*, MAM) (Crawley 1993). Zur Überprüfung des Erklärungswertes dieser Variablen in einem GLM werden die Ergebnisse der Typ

III-Statistik dargestellt (*F*-Statistik). Der *F*-Wert zeigt an, ob das Entfernen einer Erklärungsvariablen einen signifikanten Anstieg in der Varianz des Gesamtmodells verursacht, was eine Verschlechterung des Erklärungswertes des Modells zur Folge hätte.

Die Ergebnisse der mehrfach replizierten Versuche werden im Folgenden als arithmetische Mittelwerte und den entsprechenden Standardfehlern (SE) in den Abbildungen dargestellt.

Ergebnisse

Muster in der dichteabhängigen Mortalität durch Parasitoiden im Freiland

Bezieht man in die Analyse der dichteabhängigen Mortalität durch Parasitoiden alle im Feld gesammelten Früchte mit ein, aus denen Fliegen und/oder Wespen schlüpften, ergab sich für sechs der acht Fruchtsammlungen, dass die Parasitierungsrate nicht von der Wirtsdichte abhing (Tab. 4.1). Hierbei bestand allerdings für den Standort KIEL02 ein Trend zur negativen Dichteabhängigkeit (Tab. 4.1). Bei reduziertem Datensatz (nur Früchte, aus denen Fliegen **und** Wespen oder nur Wespen schlüpften) blieb nur noch ein Standort übrig, für den keine Dichteabhängigkeit in der Parasitierung gefunden wurde (Tab. 4.1). An allen anderen Standorten wurde eine deutlich negative Dichteabhängigkeit in der Parasitierung registriert (Tab. 4.1, Abb. 4.3). Es ist hervorzuheben, dass in keinem der beiden Analyseansätze eine positive Beziehung zwischen der Wirtsdichte und dem Anteil schlüpfender Parasitoiden zu beobachten war.

Tabelle 4.1 Analyse der Dichteabhängigkeit geschlüpfter Parasitoiden als Funktion der Wirtsdichte. Dargestellt sind die Effekte der Wirtsdichte (*N_g*) auf den Anteil geschlüpfter Parasitoiden in GLM. Der Term ‚negativ‘ besagt, dass der Anteil Parasitoiden mit wachsender Wirtsdichte abnimmt.

| Standort | Vollständiger Datensatz | | | Reduzierter Datensatz | | |
|----------|-------------------------|----------------|----------------|-----------------------|----------------|----------------|
| | <i>F</i> -Statistik | <i>p</i> -Wert | Dichteeffekt | <i>F</i> -Statistik | <i>p</i> -Wert | Dichteeffekt |
| KIEL01 | $F_{1,57} = 1.57$ | 0.2153 | kein | $F_{1,20} = 26.93$ | < 0.0001 | negativ |
| KIEL02 | $F_{1,88} = 3.32$ | 0.0718 | kein | $F_{1,45} = 6.63$ | 0.0134 | negativ |
| KIEL03 | $F_{1,83} = 5.27$ | 0.0242 | negativ | $F_{1,40} = 21.16$ | < 0.0001 | negativ |
| KIEL04 | $F_{1,59} = 0.54$ | 0.4653 | kein | $F_{1,42} = 2.27$ | 0.1394 | kein |
| GKFd2000 | $F_{1,124} = 1.97$ | 0.1629 | kein | $F_{1,27} = 6.01$ | 0.0143 | negativ |
| GKFh2000 | $F_{1,161} = 0.84$ | 0.3608 | kein | $F_{1,16} = 18.82$ | 0.0005 | negativ |
| GKFd2001 | $F_{1,46} = 1.23$ | 0.2732 | kein | $F_{1,28} = 8.48$ | 0.0070 | negativ |
| GKFh2001 | $F_{1,151} = 5.07$ | 0.0258 | negativ | $F_{1,58} = 38.08$ | < 0.0001 | negativ |

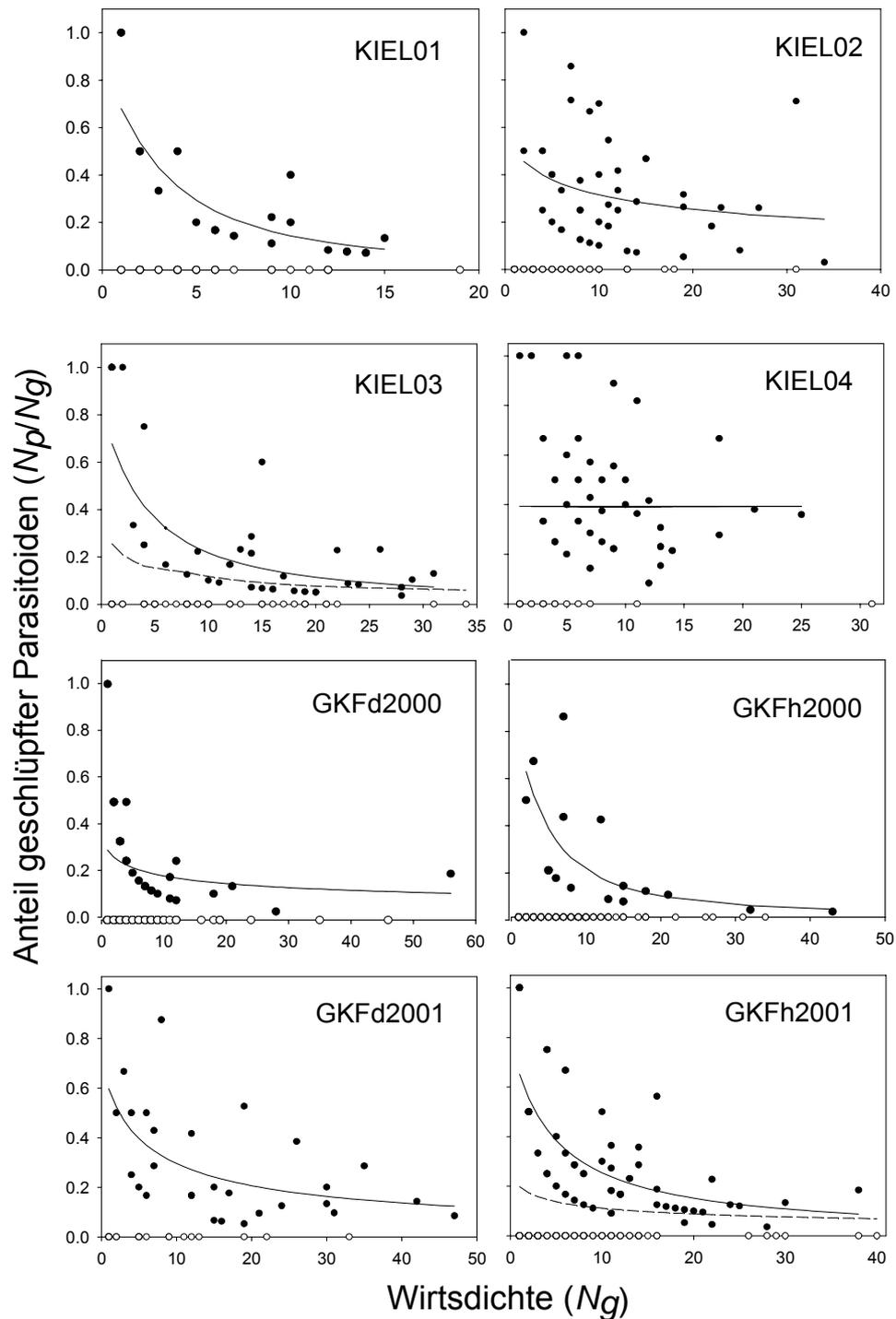


Abbildung 4.3 Der Anteil geschlüpfter Parasitoiden als Funktion der Wirtsdichte je Standort. Die schwarzen Punkte repräsentieren solche Früchte, aus denen Parasitoiden und Fliegen schlüpfen. Die weißen Punkte repräsentieren die Früchte, aus denen ausschließlich Fliegen schlüpfen. Die durchgezogenen Linien stellen die Ergebnisse aus den GLM-Analysen dar, die mit dem reduzierten Datensatz (schwarze Punkte) durchgeführt wurden. Die gestrichelten Linien zeigen die Ergebnisse der GLM-Analysen mit dem gesamten Datensatz (siehe Text). Letztere sind nur dargestellt, wenn es einen signifikanten Effekt der Wirtsdichte gab (vgl. Tab. 4.1). Für die Analyse wurde $Ng \ln(Ng+1)$ -transformiert. Die Regressionsgleichungen sehen wie folgt aus: KIEL01: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-1.4932 \cdot \ln(Ng+1) + 1.7946))\}]$; KIEL02: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-0.4607 \cdot \ln(Ng+1) + 0.3268))\}]$; KIEL03: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-1.1908 \cdot \ln(Ng+1) + 1.5724))\}]$; KIEL04: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-0.4311))\}]$; GKFd2000: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-0.3549 \cdot \ln(Ng+1) - 0.6164))\}]$; GKFh2000: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-1.4409 \cdot \ln(Ng+1) + 2.0885))\}]$; GKFd2001: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-0.7401 \cdot \ln(Ng+1) + 0.9083))\}]$; GKFh2001: $y = 1/[1+\{1/(\exp(-0.9955 \cdot \ln(Ng+1) + 1.3130))\}]$.

Asobara tabida: Wirtssuchverhalten und dichteabhängige Parasitierung

Wie in Abbildung 4.4 dargestellt, verbringen *A. tabida*-Weibchen signifikant mehr Zeit mit der Suche nach Wirten auf Mirabellen, die hohe Larvaldichten beherbergten als auf solchen mit weniger Wirten (log-rank Test $\chi^2 = 39.78$, $df = 5$, $p < 0.0001$). Eiablagen in Wirte und die Detektionen von Wirten hatten, für sich alleine betrachtet, einen signifikanten Einfluss auf die Gesamtsuchzeit (Cox-Regression Eiablagen: $\beta = -0.133 \pm 0.052$ SE, $p = 0.011$; Detektionen: $\beta = -0.056 \pm 0.013$ SE, $p < 0.0001$). Die negativen Werte des Regressionskoeffizienten β zeigen an, dass sowohl Eiablagen als auch Detektionen einen verlängernden Effekt auf die Gesamtsuchzeit der Wespen hatten.

Weil die Wespen jedoch Informationen über die Verfügbarkeit von Wirten auf einer Frucht aus Eiablagen und Detektionen gewinnen können, wurde der relative Einfluss beider Variablen als Steuergröße für die Suchzeitallokation in einem Cox-Regressionsmodell bewertet. Eine schrittweise Eliminierung der beiden Variablen zeigte, dass die Anzahl Wirtsdetektionen wieder als ein signifikanter Einflussfaktor auf die Suchzeit von *A. tabida* interpretiert werden kann ($p < 0.0001$). Interessanterweise wird der Faktor Eiablagen in diesem Zusammenhang nicht signifikant ($p = 0.563$) und entfällt somit als Erklärungsvariable. Es bleibt also nur die Häufigkeit von Wirtsdetektionen als beste Erklärungsvariable für die Dauer der Suchzeit nach Wirten im Regressionsmodell (Cox-Regression $\beta = -0.060 \pm 0.010$ SE, $p < 0.0001$) enthalten.

Trotz des verlängernden Effektes von Wirtsdetektionen auf die Gesamtsuchzeit der Wespen verläuft die Dauer der Suchzeit nicht proportional zur Wirtsdichte (Abb. 4.4). Jenseits einer maximalen Suchzeit bei 16 Wirten in einer Frucht nimmt die Gesamtsuchzeit auf einer Frucht sogar wieder ab (Abb. 4.4). Diese Nichtlinearität wird durch den signifikanten Effekt des quadratischen Terms der Wirtsdichte (WD^2) im generalisierten linearen Modell (GLM) verifiziert (Abb. 4.4). Wie durch das Cox-Regressionsmodell gezeigt, wird der Zusammenhang zwischen dem zeitlichen Such-

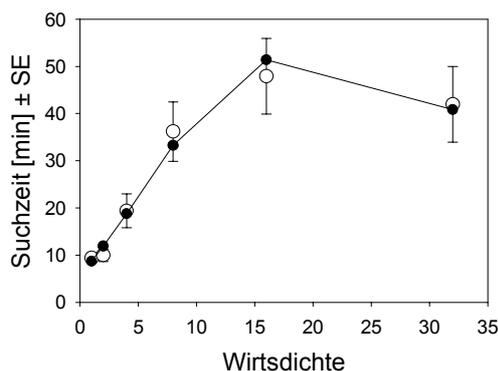


Abbildung 4.4 Die Suchzeit von *A. tabida* auf Mirabellen als Funktion der Wirtsdichte (WD) (Larven pro Frucht). Die schwarzen Symbole repräsentieren das GLM als Anpassung an die experimentell erhobenen Daten. Die Regressionsgleichung ist: $y = 1/(0.019x^2 - 0.111x + 0.1832)$; WD: $F_{1,57} = 26.82$, $p < 0.0001$; WD^2 : $F_{1,57} = 18.27$, $p < 0.0001$.

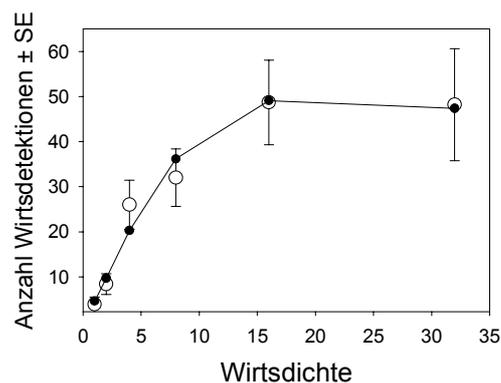


Abbildung 4.5 Die Anzahl Wirtsdetektionen durch *A. tabida* auf Mirabellen als Funktion der Wirtsdichte (WD) (Larven pro Frucht). Die schwarzen Symbole repräsentieren das GLM als Anpassung an die experimentell erhobenen Daten (Poissonverteilung und *log-link* Funktion). Die Regressionsgleichung ist: $y = \exp(-0.4127x^2 + 2.558x - 0.040)$; WD: $F_{1,57} = 14.13$, $p < 0.0002$; WD^2 : $F_{1,57} = 7.92$, $p < 0.0049$.

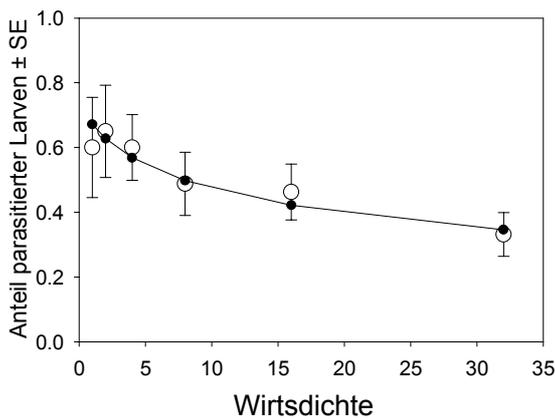


Abbildung 4.6 Der Anteil der auf Mirabellen durch *A. tabida* parasitierten *Drosophila*-Larven als Funktion der Wirtsdichte (WD). Die schwarzen Symbole repräsentieren das GLM als Anpassung an die experimentellen Daten. Die Regressionsgleichung ist: $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.4822x + 1.0498))\}]$; WD: $F_{1,58} = 4.65, p = 0.0311$.

aufwand und der Wirtsdichte am besten durch die Anzahl Wirtsdetektionen erklärt. Auffällig ist die Übereinstimmung der Gestalt der aus den statistischen Modellen erhaltenen Kurvenverläufe für die Suchzeit und die Wirtsdetektionen als Funktion der Wirtsdichte (Abb. 4.4 und 4.5). Das zeitliche Suchverhalten der Wespen hatte eine Parasitierungsrate zur Folge, die signifikant mit der Wirtsdichte abnahm (Abb. 4.6), d.h. die Parasitierungsrate von im Mittel über 60% bei sehr niedrigen Dichten auf weniger als 40% bei einer Dichte von 32 Larven pro Frucht sank (Abb. 4.6).

Dichteabhängige Parasitierung durch *A. tabida* und *L. heterotoma* und die räumliche Verteilung der Wirtslarven im Brutsubstrat

Aufenthaltszeiten der Wespen auf Früchten mit unterschiedlichen Wirtsdichten

Beobachtet man das Suchverhalten von *A. tabida* und *L. heterotoma* auf unterschiedlichen Früchten wie Schlehen, Zieräpfeln und Zwetschgen, so fällt auf, dass die Aufenthaltszeit der parasitoiden Wespen signifikant von dem jeweiligen Fruchsubstrat und der Anzahl *D. subobscura*-Larven auf den Substraten beeinflusst wurde (Tab. 4.2, Abb. 4.7). Allerdings reagierten die beiden Wespenarten generell unterschiedlich (signifikanter Term ‚Wespe‘ in Tab. 4.2) und auch ihre Verhaltensreaktion bei

Tabelle 4.2 Faktoren, von denen die Aufenthaltszeit parasitoider Wespen auf von *D. subobscura*-Larven befallenen Früchten beeinflusst wird. MAM: minimal adäquates Modell

| Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert |
|------------------------------|----------------------|----------|
| Wespe | $F_{1,362} = 7.37$ | 0.0070 |
| Frucht | $F_{2,362} = 52.98$ | < 0.0001 |
| WD | $F_{1,362} = 206.88$ | < 0.0001 |
| WD ² | $F_{1,362} = 131.88$ | < 0.0001 |
| Wespe x WD | $F_{1,362} = 4.60$ | 0.0325 |
| Frucht x WD | $F_{2,362} = 25.70$ | < 0.0001 |
| Wespe x Frucht | $F_{2,362} = 5.19$ | 0.0060 |
| Wespe x Frucht x WD | $F_{2,362} = 4.33$ | 0.0138 |
| Frucht x WD ² | $F_{2,362} = 15.92$ | < 0.0001 |

WD = Wirtsdichte; Frucht: Schlehen, Zieräpfel, Zwetschgen als kategoriale Variablen
 Wespe = *A. tabida*, *L. heterotoma* als kategoriale Variablen

verschiedenen Wirtsdichten unterschied sich, sodass sich bezüglich der Aufenthaltszeit eine signifikante Interaktion zwischen den Termen ‚Wespe‘ und ‚Wirtsdichte‘ ergab (Tab. 4.2). Darüber hinaus wurde die Aufenthaltszeit der zwei Wespenarten vom Fruchsubstrat beeinflusst (signifikante statistische Interaktion zwischen ‚Wespe‘, ‚Frucht‘ und ‚Wirtsdichte‘, Tab. 4.2). Der signifikante

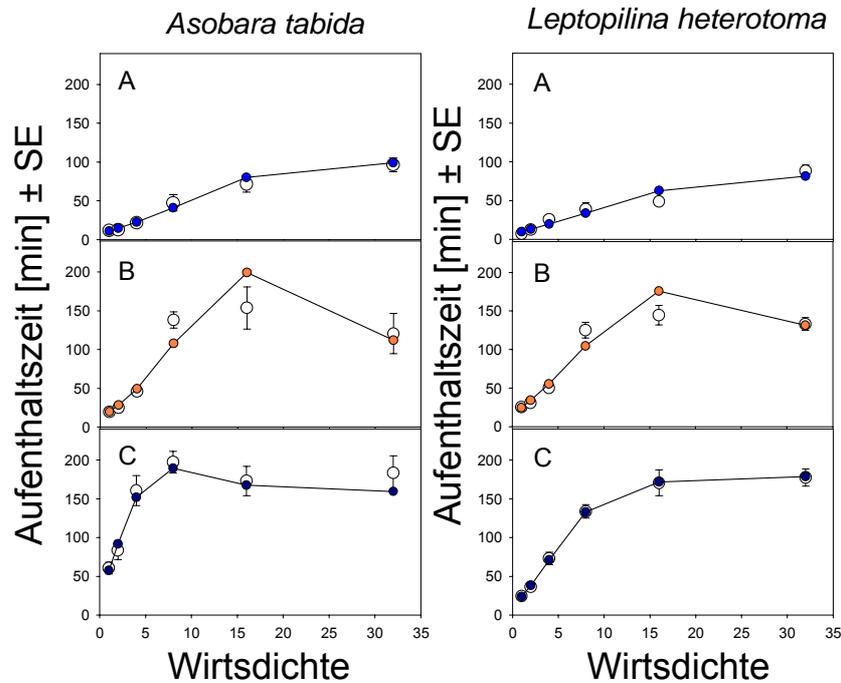


Abbildung 4.7 Die Aufenthaltszeit von *A. tabida* und *L. heterotoma* auf Fruchten mit unterschiedlichen Wirtsdichten (WD) (Larven pro Frucht) von *D. subobscura* (A: Schlehen, B: Zieräpfel, C: Zwetschgen). Die farbigen Symbole repräsentieren die GLM als Anpassung an die experimentell erhobenen Daten. Die Regressionsgleichungen lauten: **A. tabida:** Schlehen (A): $y = 1/(0.0118x^2 - 0.0783x + 0.1396)$; WD: $F_{1,57} = 39.41$, $p < 0.0001$; WD²: $F_{1,57} = 23.41$, $p = 0.0001$. Zieräpfel (B): $y = 1/(0.0097x^2 - 0.0555x + 0.0844)$; WD: $F_{1,57} = 51.86$, $p < 0.0001$; WD²: $F_{1,57} = 39.14$, $p < 0.0001$. Zwetschgen (C): $y = 1/(-0.0017x^3 + 0.0140x^2 - 0.0369x + 0.0368)$; WD: $F_{1,66} = 10.91$, $p < 0.0015$; WD²: $F_{1,66} = 6.53$, $p = 0.0129$; WD³: $F_{1,66} = 4.38$, $p = 0.0402$. **L. heterotoma:** Schlehen (A): $y = 1/(0.012x^2 - 0.083x + 0.1535)$; WD: $F_{1,57} = 26.69$, $p < 0.0001$; WD²: $F_{1,57} = 14.95$, $p = 0.0003$. Zieräpfel (B): $y = 1/(0.0069x^2 - 0.0408x + 0.0659)$; WD: $F_{1,57} = 105.91$, $p < 0.0001$; WD²: $F_{1,57} = 74.08$, $p < 0.0001$. Zwetschgen (C): $y = 1/(-0.0027x^3 + 0.0248x^2 - 0.0759x + 0.0832)$; WD: $F_{1,64} = 27.30$, $p < 0.0001$; WD²: $F_{1,64} = 13.86$, $p = 0.0004$; WD³: $F_{1,64} = 8.13$, $p = 0.0059$.

Effekt des quadratischen Terms der Wirtsdichte (WD²) zeigt eine deutliche Nichtlinearität in der Beziehung zwischen Aufenthaltsdauer und der Wirtsdichte an (Tab. 4.2, Abb. 4.7). Interessanterweise konnte für das Verhalten der Wespen auf den Zwetschgen sogar ein signifikanter Einfluss des kubischen Terms der Wirtsdichte (WD³) auf die gemessene Aufenthaltszeit gefunden werden (Abb. 4.7). Mit den daraus resultierenden Polynomen dritter Ordnung wird vor allem der zunächst steile Anstieg der Aufenthaltszeit und das darauffolgende, relativ abrupte Einsetzen eines Plateaus adäquat beschrieben (Abb. 4.7). Die Modelle zeigen einen solchen Zusammenhang für beide Parasitoidenarten. Die Aufenthaltszeit der Wespen als Funktion der Wirtsdichte wird auf Schlehen am besten durch Polynome zweiter Ordnung beschrieben, wobei die Aufenthaltszeit beider Wespenarten stetig mit der

Tabelle 4.3 Effekte auf die Aufenthaltszeit der Parasitoide auf Früchten, die keine Wirte enthielten. MAM: minimal adäquates Modell

| Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert |
|------------------------------|--------------------|----------|
| Wespe | $F_{1,54} = 5.04$ | 0.0289 |
| Frucht | $F_{2,54} = 33.02$ | < 0.0001 |

Frucht: Schlehen, Zieräpfel, Zwetschgen als kategoriale Variablen
Wespe = *A. tabida*, *L. heterotoma* als kategoriale Variablen

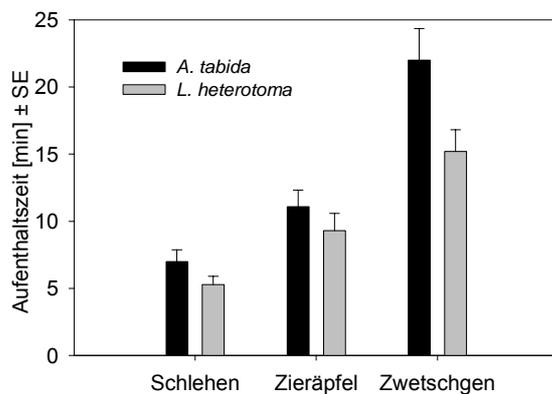


Abbildung 4.8 Aufenthaltszeiten von *A. tabida* und *L. heterotoma* auf Früchten, die keine Wirte enthielten. (Statistik siehe Tab. 4.3)

Wirtsdichte zunimmt (Abb. 4.7). Auch der dichteabhängige Verlauf der Aufenthaltszeit auf Zieräpfeln wird am besten durch ein statistische Modell beschrieben, welches den einfachen (WD) und den quadratischen Term der Wirtsdichte (WD²) beinhaltet, allerdings war hier bei sehr hohen Wirtsdichten (von 16 auf 32 Larven) eine signifikante Abnahme in der Aufenthaltsdauer zu beobachten (Abb. 4.7). Trotz einiger wespenspezifischen Unterschiede sind sich die grundlegenden Muster in den substrat- und dichteabhängigen Aufenthaltszeiten von *A. tabida* und *L. heterotoma* sehr ähnlich.

Die Aufenthaltszeiten der Wespen auf Früchten, die keine Wirte enthielten, war abhängig vom Substrattyp, wobei Schlehen am kürzesten und Zwetschgen am längsten belaufen wurden (Tab. 4.3, Abb. 4.8). *A. tabida* suchte auf wirtsfreien Früchten länger als *L. heterotoma*.

Dichteabhängige Parasitierung auf unterschiedlichen Fruchtsubstraten

Der Anteil parasitierter *D. subobscura*-Larven wurde vor allem durch das Fruchtsubstrat, auf dem die Larven fraßen, wie auch durch die Larvaldichte an sich signifikant beeinflusst (Tab. 4.4, Abb. 4.9). Durch die Eiablageaktivität von *A. tabida* war, im Vergleich zu Schlehen, auf den Zwetschgen der Parasitierungsgrad der Fliegenlarven um den Faktor 3.93 ($p < 0.0001$), auf den Zieräpfeln um den Faktor 1.72 ($p = 0.0310$) gesteigert. Für die Eiablageaktivität von *L. heterotoma* ergab sich ein Parasitierungsgrad der Larven, der, im Vergleich zu Schlehen, auf den Zwetschgen um den Faktor 2.87 ($p < 0.0001$), auf den Zieräpfeln um den Faktor 1.79 ($p = 0.0056$) höher war. Die signifikante statistische Interaktion zwischen den Erklärungsvariablen ‚Wespe‘, ‚Frucht‘ und ‚Wirtsdichte‘ (Tab. 4.4) zeigt an, dass der Grad der Parasitierung mit wachsender Wirtsdichte zwischen den Parasitoidenarten unterschiedlich war und durch das Fruchtsubstrat beeinflusst wurde.

Betrachtet man sich nun im Detail den Einfluss der Wirtsdichte auf den Grad der Parasitierung fällt auf, dass auf Schlehen die Wahrscheinlichkeit Opfer eines Parasitoiden zu werden mit der Wirtsdichte ansteigt (Abb. 4.9). Dieses Ergebnis ist unabhängig davon, ob Individuen von *A. tabida*

oder *L. heterotoma* die Früchte nach Wirten absuchten. Die Zunahme im Grad der Parasitierung mit wachsender Wirtsdichte unterschied sich jedoch signifikant zwischen den beiden Wespenarten (GLM Wespe x WD: $F_{2,116} = 10.15, p < 0.0001$).

Tabelle 4.4 Faktoren, von denen der Anteil parasitierter *D. subobscura*-Larven beeinflusst wird. MAM: minimal adäquates Modell

| Signifikante Faktoren im MAM | F-Statistik | p-Wert |
|------------------------------|---------------------|----------|
| Frucht | $F_{2,367} = 28.55$ | < 0.0001 |
| WD | $F_{1,367} = 25.52$ | < 0.0001 |
| WD ² | $F_{1,367} = 27.00$ | < 0.0001 |
| Frucht x WD | $F_{2,367} = 27.12$ | 0.0001 |
| Wespe x Frucht x WD | $F_{3,367} = 4.65$ | 0.0033 |

WD = Wirtsdichte; Frucht: Schlehen, Zieräpfel, Zwetschgen als kategoriale Variablen
Wespe = *A. tabida*, *L. heterotoma* als kategoriale Variablen

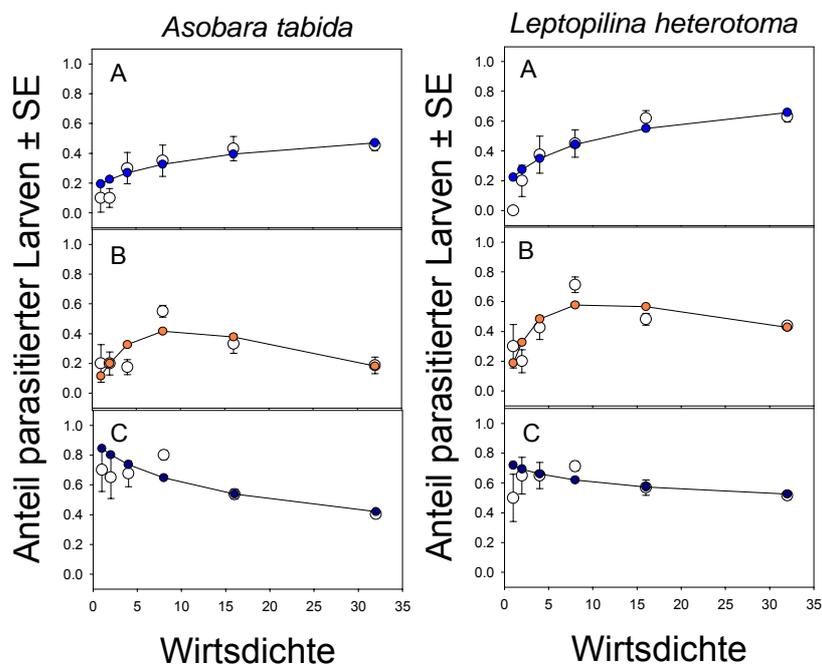


Abbildung 4.9 Der Anteil von *A. tabida* und *L. heterotoma* parasitierter *D. subobscura*-Larven als Funktion der Wirtsdichte (WD) (Larven pro Frucht) (A: Schlehen, B: Zieräpfel, C: Zwetschgen). Die farbigen Symbole repräsentieren die GLM als Anpassung an die experimentell ermittelten Daten. Die Regressionsgleichungen lauten: **A. tabida**: Schlehen (A): $y = 1/[1+\{1/(exp(0.4659x - 1.7476))\}]$; WD: $F_{1,58} = 5.66, p = 0.0127$. Zieräpfel (B): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.8054x^2 + 3.6711x - 4.4805))\}]$; WD: $F_{1,57} = 7.54, p = 0.0081$; WD²: $F_{1,57} = 9.32, p = 0.0034$. Zwetschgen (C): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.7158x - 2.1788))\}]$; WD: $F_{1,58} = 25.57, p < 0.0001$. **L. heterotoma**: Schlehen (A): $y = 1/[1+\{1/(exp(0.6789x - 1.718))\}]$; WD: $F_{1,58} = 15.68, p = 0.0002$. Zieräpfel (B): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.5872x^2 + 2.88x - 3.1839))\}]$; WD: $F_{1,57} = 12.27, p = 0.0009$; WD²: $F_{1,57} = 13.07, p = 0.0006$. Zwetschgen (C): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.2993x - 1.1472))\}]$; WD: $F_{1,58} = 4.73, p < 0.0337$.

Positiv dichteabhängig verlief die Parasitierung bei niedrigen Wirtsdichten auch auf den Zieräpfeln, allerdings nahm der Anteil parasitierter Larven bei hohen Dichten wieder ab (Abb. 4.9). Obwohl der dichteabhängige Verlauf in der Parasitierung unterschiedlich zwischen den beiden

Wespenarten war (GLM Wespe \times WD: $F_{2,117} = 14.65$, $p < 0.0001$), beschreiben Regressionsgleichungen für einen kuppelförmigen Kurvenverlauf die Beziehung zwischen Parasitierung und Wirtsdichte als Ergebnis der Eiablageaktivität beider Wespenarten am besten (Abb. 4.9).

Auf Zwetschgen war der Anteil parasitierter Larven bei niedrigen Dichten am höchsten und nahm dann kontinuierlich mit wachsender Wirtsdichte ab (Abb. 4.9). Auch diese negative Dichteabhängigkeit in der Parasitierung war grundsätzlich durch beide Parasitoidenarten verursacht worden, es gab jedoch wiederum signifikante Unterschiede in der Abnahme des Parasitierungsgrades mit wachsender Wirtsdichte zwischen der Behandlung mit *A. tabida* und *L. heterotoma* (GLM Wespe \times WD: $F_{2,135} = 9.75$, $p = 0.0001$).

Abwaschung der Wirtslarven

Der Anteil abgewaschener *D. subobscura*-Larven (Abb. 4.10) von den Früchten war abhängig von dem Fruchttyp und der Wirtsdichte (WD) (GLM WD: $F_{2,373} = 27.98$, $p < 0.0001$; Frucht \times WD: $F_{2,373} = 168.93$, $p < 0.0001$). Während der Anteil Larven an der Fruchtoberfläche von Schlehen unabhängig von der Individuendichte war (Abb. 4.10), sank dieser Anteil bei den Zieräpfeln und Zwetschgen signifikant mit der Wirtsdichte (Abb. 4.10). Diese Effekte wurden nicht von der Wespenart beeinflusst, die auf den Früchten nach Wirten suchte.

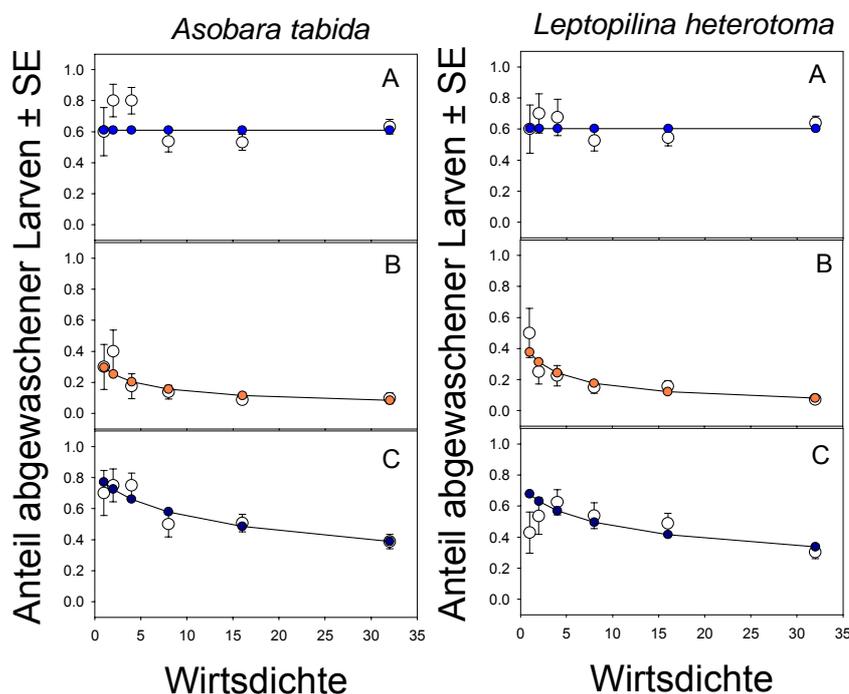


Abbildung 4.10 Der Anteil *D. subobscura*-Larven, der von den Früchten ab gespült werden konnten als Funktion der Wirtsdichte (WD) (Larven pro Frucht) (A: Schlehen, B: Zieräpfel, C: Zwetschgen). Die farbigen Symbole repräsentieren die GLM als Anpassung an die experimentell ermittelten Daten. Die Regressionsgleichungen lauten: **A. tabida**: Schlehen (A): $y = 1/[1+\{1/(exp(0.4453))\}]$; $p = 0.0003$. Zieräpfel (B): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.5461x - 4845))\}]$; WD: $F_{1,58} = 6.03$, $p = 0.0171$. Zwetschgen (C): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.5929x + 1.6208))\}]$; WD: $F_{1,58} = 12.56$, $p = 0.0008$. **L. heterotoma**: Schlehen (A): $y = 1/[1+\{1/(exp(0.4187))\}]$; Zieräpfel (B): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.6899x - 0.0252))\}]$; WD: $F_{1,58} = 16.48$, $p = 0.0001$. Zwetschgen (C): $y = 1/[1+\{1/(exp(-0.5060x + 1.0935))\}]$; WD: $F_{1,66} = 9.79$, $p = 0.0026$.

Grad der Parasitierung in Abhängigkeit des Aufenthaltsortes der Wirtslarven

Betrachtet man den Grad der Parasitierung in Abhängigkeit des Aufenthaltsortes (Fruchtoberfläche vs. Fruchtgewebe) der *Drosophila*-Larven, werden die Werte für ΔP signifikant vom Fruchttyp und der Wirtsdichte beeinflusst (Tab. 4.5, Abb. 4.11). Sowohl durch die Eiablageaktivität von *A. tabida* als auch durch die von *L. heterotoma* konnte auf den Schlehen keine Veränderung in ΔP über die Wirtsdichte gefunden werden (Abb. 4.11). *A. tabida*-Weibchen parasitierten auf Schlehen proportional mehr Larven an der Fruchtoberfläche (Abb. 4.11, positive Werte für ΔP). Der durch *L. heterotoma* verursachte Grad in der Parasitierung der Larven war auf Schlehen an beiden Aufenthaltsorten der Wirte gleich, da der Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der y -Achse, als Resultat für die Beziehung zwischen ΔP und der Wirtsdichte, nicht signifikant von Null verschieden ist (Abb. 4.11).

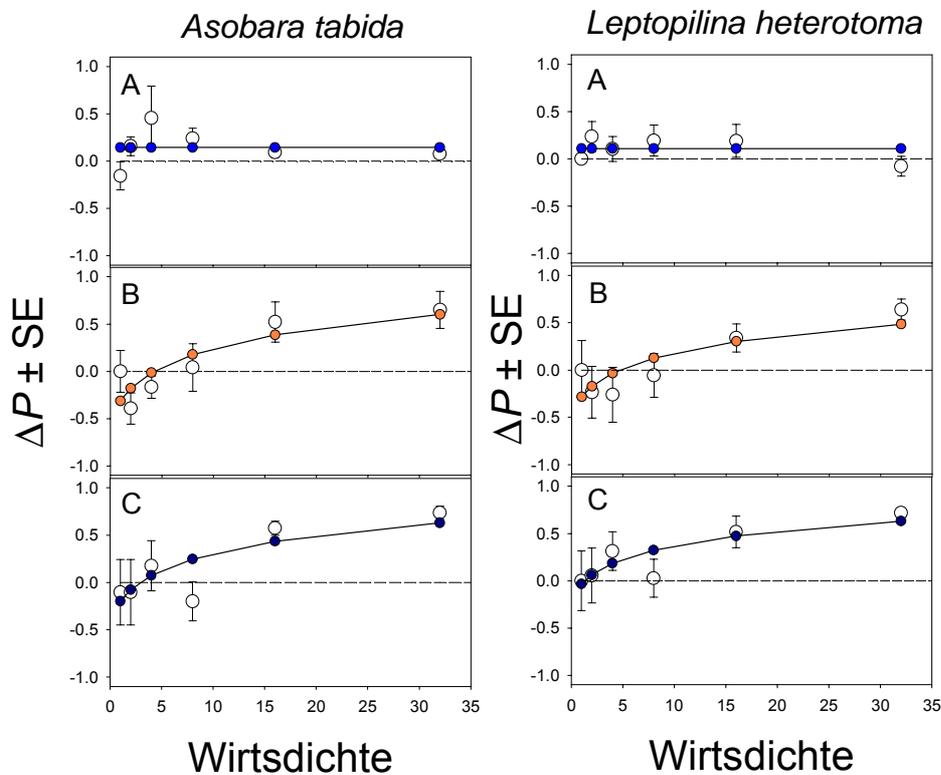


Abbildung 4.11 Die Differenz (ΔP) zwischen dem Anteil parasitierter *D. subobscura* Larven, die von der Fruchtoberfläche ab gespült (P_o) wurden und dem Anteil parasitierter Larven aus dem Fruchtgewebe (P_i), als Funktion der Wirtsdichte (WD) (Larven pro Frucht). (A: Schlehen, B: Zieräpfel, C: Zwetschgen). Wenn der Anteil parasitierter Larven auf der Fruchtoberfläche und dem Inneren gleich ist, wäre $\Delta P = 0$ (gestrichelte Linie). Die farbigen Symbole repräsentieren die GLM als Anpassung an die experimentell ermittelten Daten. Die Regressionsgleichungen lauten: **A. tabida**: Schlehen (A): $y = 0.1435$. Zieräpfel (B): $y = 0.3257x - 0.5402$; WD: $F_{1,58} = 12.54$, $p = 0.0008$. Zwetschgen (C): $y = 0.2952x - 0.4024$; WD: $F_{1,58} = 5.56$, $p = 0.0201$. **L. heterotoma**: Schlehen (A): $y = 0.1074$. Zieräpfel (B): $y = 0.2740x - 0.4743$; WD: $F_{1,58} = 6.58$, $p = 0.0129$. Zwetschgen (C): $y = 0.2371x - 0.1984$; WD: $F_{1,66} = 4.96$, $p = 0.0294$.

Tabelle 4.5 Faktoren, die ΔP beeinflussen. MAM: minimal adäquates Modell

| Signifikante Faktoren im MAM | F - Statistik | p-Wert |
|------------------------------|---------------------|----------|
| WD | $F_{1,371} = 23.18$ | < 0.0001 |
| Frucht | $F_{2,371} = 4.55$ | 0.0112 |
| Frucht x WD | $F_{2,371} = 5.85$ | < 0.0032 |

WD = Wirtsdichte; Frucht: Schlehen, Zieräpfel, Zwetschgen als kategoriale Variablen
 Wespe = *A. tabida*, *L. heterotoma* als kategoriale Variablen

Für das Ergebnis der Eiablageaktivität beider Parasitoidenarten auf den Zieräpfeln und den Zwetschgen konnten ΔP -Werte berechnet werden, die signifikant positiv mit der Wirtsdichte assoziiert sind (Abb. 4.11). Bei niedrigen Wirtsdichten pendeln die Werte für ΔP um 0, was auf eine Gleichverteilung des Parasitierungsrisikos zwischen den abgespülten und den aus dem Fruchtfleisch präparierten Larven schließen lässt. Die positiven Werte für ΔP bei hohen Wirtsdichten (Abb. 4.11) zeigen eine Erhöhung des Parasitierungsrisikos solcher Fliegenlarven an, die an der Fruchtoberfläche exponiert waren.

Diskussion

Freilandbeobachtungen: Muster in der dichteabhängigen Mortalität durch Parasitoiden

Die Analyse des Anteils geschlüpfter Parasitoiden aus im Freiland gesammelten Früchten war entweder dichteunabhängig oder negativ dichteabhängig (je nach analysiertem Datensatz, Abb. 4.3, Tab. 4.1). Besonders die Existenz negativer Dichteabhängigkeit ist interessant, denn bislang wurden aus Freiland- und Laborbeobachtungen für mehrere *Drosophila*-Systeme nur positive Beziehungen zwischen dem Grad der Parasitierung und der Wirtsdichte nachgewiesen (Freiland: Driessen & Hemerik 1991; Wertheim 2001; Labor: Hoffmeister & Rohlf's 2001; van Alphen & Galis 1983; van Lenteren & Bakker 1976; van Lenteren & Bakker 1978). Obwohl solche Freilandbeobachtungen kaum zuverlässigen Aussagen über die zugrunde liegenden Ursachen für die Parasitierungsmuster gestatten, liefern die hier gefundenen Ergebnisse Hinweise darauf, dass hohe Larvaldichten von Drosophiliden möglicherweise nicht immer mit einem gesteigerten Mortalitätsrisiko durch Parasitoiden assoziiert sein müssen.

Auf der Suche nach den generellen Mechanismen für negative Dichteabhängigkeit in Wirt-Parasitoid-Interaktionen scheint vor allem Eilimitierung bei den Wespenweibchen eine große Bedeutung zu haben (Walde & Murdoch 1988). Eine im Verhältnis zur Wirtsdichte geringe Anzahl legebereiter Eier erlaubt den Tieren nur eine teilweise Ausbeutung von Patches hoher Wirtsdichte. Verdünnungseffekte, aufgrund langer Handhabungszeiten oder einer hohen Wiederbegegnungsrate bereits parasitierter Wirte (Hassell 2000), können eine weitere Ursache sein, weshalb das Parasitierungsrisiko mit steigender Wirtsdichte sinkt.

Für *Drosophila*-Parasitoid-Interaktionen wurde jedoch ausführlich gezeigt, dass weder Eilimierung (Ellers *et al.* 1998) noch Verdünnungseffekte (Wertheim 2001) in diesen Systemen eine wichtige Rolle spielen, was dazu führt, dass einzelne Weibchen von *A. tabida* und *L. heterotoma* fast alle *Drosophila*-Larven in Patches sehr hoher Wirtsdichte mit Eiern belegen können, wenn diese in dünnausgestrichenen Hefesuspensionen fressen (z.B. über 95% von 128 Larven durch *L. heterotoma* (van Lenteren & Bakker 1978) und über 95% von 64 Larven durch *A. tabida* (van Alphen & Galis 1983)). Aus diesen Gründen sind die Mechanismen, welche die in dieser Arbeit beobachtete negative Dichteabhängigkeit zwischen dem Grad der Parasitierung und der Wirtsdichte verursachen, besonders interessant. Wahrscheinlich spielt hierbei die bisher wenig beachtete dreidimensionale Struktur natürlicher Brutressourcen eine entscheidende Rolle, da sie den Larven räumliche Refugien bieten könnte, in denen die Tiere gegenüber dem Angriff des Legebohrers einer parasitoiden Wespe geschützt sind (siehe Einleitung). In welchem Maß dies der Fall ist wird in den folgenden Diskussionspunkten dargelegt.

Laborbeobachtungen I: Konsequenzen für Wirte und Wespen

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass das Risiko für eine *D. subobscura*-Larve, Opfer einer parasitoiden Wespe zu werden, von zwei Faktoren abhängt, nämlich der Art des Brutsubstrates (Schlehen, Zieräpfel oder Zwetschgen) und der Anzahl Larven, die in einer Frucht fressen. Für die qualitative Beziehung zwischen dem Mortalitätsrisiko der Larven durch Parasitoiden und deren Dichte ist es von eher untergeordneter Bedeutung, ob Individuen von *A. tabida* oder *L. heterotoma* die Früchte nach Wirten absuchten. Aus der Perspektive der Wespen ist also deren dichteabhängiger Parasitierungserfolg abhängig von dem jeweiligen Fruchtsubstrat, in dem die Wirte fressen. Hierbei wird deutlich, dass drei verschiedene Formen des dichteabhängigen Parasitierungsgrades möglich sind, nämlich positive Dichteabhängigkeit (auf Schlehen), negative Dichteabhängigkeit (auf Zwetschgen und Mirabellen) sowie klare nichtlineare Zusammenhänge zwischen der Wirtsdichte und dem Parasitierungsgrad (auf Zieräpfeln).

Im Gegensatz zu einer Vielzahl anderer Arbeiten, die ausschließlich positive Dichteabhängigkeit in *Drosophila*-Parasitoid-Interaktionen beobachteten (siehe Einleitung), zeigen die hier dargestellten Ergebnisse, dass dichteabhängige Prozesse in solchen Systemen weitaus vielfältiger sein können, wenn diese Interaktionen auf den natürlichen Brutsubstraten der Fliegen stattfinden. Von besonderer Bedeutung ist das Ergebnis, welches einen direkten Zusammenhang zwischen dem individuellen Parasitierungsverhalten der Parasitoiden und der negativen Dichteabhängigkeit auf Mirabellen, Zwetschgen und z.T. auf den Zieräpfeln aufzeigt. Nach diesen Ergebnissen muss nämlich das Mortalitätsrisiko für die *Drosophila*-Larven durch Parasitoiden nicht zwangsläufig mit zunehmender Individuendichte anwachsen, was wiederum aus der Perspektive der Wespen bedeutet, dass es Wirts-Patches mit hohen Larvaldichten gibt, die nicht effizient von den Tieren ausgebeutet werden können.

Laborbeobachtungen II: Negativ dichteabhängige Parasitierung aufgrund räumlicher Refugien

Die Existenz räumlicher Refugien ist eine wahrscheinliche Erklärung für die negative Dichteabhängigkeit zwischen dem Parasitierungsgrad und der Wirtsdichte auf natürlichen Brutressourcen der Drosophiliden. Erste indirekte Hinweise auf die Existenz derartiger Refugien ergeben sich aus dem Verhalten der parasitoiden Wespen. So waren Aufenthaltszeiten der Wespen auf den Früchten zu beobachten, die nicht proportional zur Wirtsdichte verliefen (Abb. 4.4 und 4.7, siehe auch Abb. 4.1). Diese Verhaltensreaktion war zu erwarten, falls die Anzahl erreichbarer *Drosophila*-Larven nicht der Gesamtanzahl an Wirten in einer Frucht entspricht (Abb. 4.1), was der Fall ist, wenn die Wirtslarven z.B. in Regionen der Früchte fressen würden, die für die Wespen nicht erreichbar sind.

Die Gesamtsuchzeit der Wespen nach Wirten ist abhängig davon, wie häufig die Parasitoiden ihre Wirte auf den Mirabellen detektieren (Abb. 4.4 und 4.5). Hierbei stellen die Wirtsdetektionen (gekennzeichnet durch das Einstechen des Legebohrers in das Fruchtsubstrat) eine direkte Antwort auf die von den Fraßbewegungen der Larven erzeugten Substratvibrationen dar (vgl. Sokolowski & Turlings 1987; van Alphen & Drijver 1982). Spiegeln die dokumentierten Suchzeiten von *A. tabida* eine adaptive Reaktion auf die Verfügbarkeit von Wirten wider, kann spekuliert werden, dass keine Proportionalität zwischen der Anzahl Larven auf einer Mirabelle und solchen Substratvibrationen besteht, die von dem sensorischen System der Wespen erfasst werden können. Diese Disproportionalität kann entstehen, wenn die Wirte in größeren Distanzen zu den Wespen fressen. Weil die Entfernung zu den Schwingungsquellen das Auflösungsvermögen von Substratvibrationen durch Insekten beeinflusst (vgl. Cokl & Virant-Doberlet 2003), lösen verminderte Vibrationen wahrscheinlich kein Detektionsverhalten (Einstechen des Legebohrers in das Fruchtsubstrat) bei den Wespen mehr aus. Die Entfernung eines Parasitoiden zu seinem Wirt ist also entscheidend dafür, mit welcher Wahrscheinlichkeit eine *Drosophila*-Larve entdeckt wird (eine detailliertere Beschreibung des Suchverhaltens von *A. tabida* findet sich bei van Alphen & Drijver 1982). Solange die *Drosophila*-Larven an der Oberfläche eines Brutsubstrates fressen, können die Parasitoiden durch Belaufen der Substrate die Entfernung zu Wirten reduzieren und diese damit lokalisieren (van Alphen & Drijver 1982; van Alphen & Galis 1983). Logischerweise können die Wespen keine Kompensation für solche Distanzen zu Wirten durchführen, die weiter im Fruchtsubstrat verborgen fressen. Darüber hinaus wird die Möglichkeit des direkten Kontaktes mit den Wirtslarven im Substrat durch die Länge des Legebohrers der Parasitoiden begrenzt (vgl. Zwölfer & Arnold-Rinehart 1994a; Zwölfer & Arnold-Rinehart 1994b). Somit kommen nur solche Larven für einen Parasitoidenangriff in Frage, die von den Wespen wahrgenommen werden können bzw. mit dem Legebohrer auch erreichbar sind, also solche, die auf oder nahe der Fruchtoberfläche fressen (siehe auch Carton & David 1985). Dementsprechend deuten die Verhaltensantworten von *A. tabida* auf Mirabellen mit unterschiedlichen Wirtsdichten auf die Existenz eines räumlich-dichteabhängigen Refugiums hin, das die *Drosophila*-Larven sowohl vor der Parasitierung als auch vor der Detektion durch die Parasitoiden schützen kann.

Dass ein räumlich-dichteabhängiges Refugium gegenüber *A. tabida* und auch *L. heterotoma* tatsächlich vorhanden sein kann, wurde durch die Quantifizierung der Unterschiede zwischen dem Anteil parasitierter Larven, der von der Oberfläche abgewaschen wurde und dem, der aus dem Frucht-

fleisch stammte, gezeigt. Die Resultate machen deutlich, dass ein größerer Anteil der Fliegenlarven mit wachsender Dichte im Fruchtfleisch der Substrate zu finden war (Abb. 4.10). Für genau diesen Anteil Fliegenlarven wurde eine Abnahme im Grad der Parasitierung beobachtet, je mehr Larven insgesamt auf einer Frucht waren (Abb. 4.11). Dies spricht für eine geringere Gefahr für die im Substratinneren befindlichen Larven mit einem Ei der parasitoiden Wespen belegt zu werden.

Was sind die Ursachen für die substratabhängigen Unterschiede im Grad der Parasitierung bei niedrigen Wirtsdichten?

Es ist auffällig, dass sowohl Individuen von *A. tabida* als auch von *L. heterotoma* bei sehr niedrigen Wirtsdichten auf Zwetschgen einen viel höheren Parasitierungserfolg haben als auf Schlehen und den Zieräpfeln (Abb. 4.9). Ursächlich für diese Unterschiede könnten Substratparameter sein, die im Zusammenspiel mit dem Wirtssuchverhalten der Wespen verschieden stark das Parasitierungsrisiko

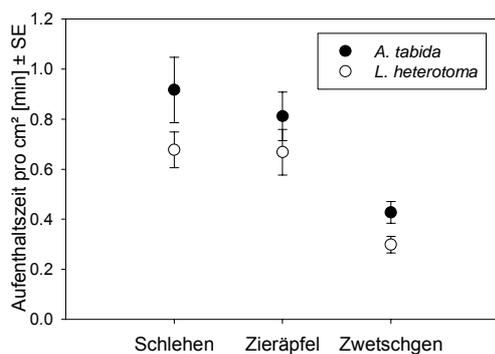


Abbildung 4.13 Die Aufenthaltzeit pro cm² Fruchtoberfläche von *A. tabida* und *L. heterotoma*, auf wirtsfreien Schlehen, Zieräpfeln und Zwetschgen. Die Aufenthaltzeit beider Wespenarten wird in gleicher Form signifikant vom Fruchtsubstrat beeinflusst. Generell sucht *L. heterotoma* aber kürzer als *A. tabida*. (GLM Gamma-Verteilung, *power(-1) link*-Funktion; Frucht: $F_{2,54} = 33.02$, $p < 0.0001$; Wespe: $F_{1,54} = 5.04$, $p = 0.0289$.)

der Fliegenlarven bei niedrigen Dichten beeinflussen. Erste Hinweise auf ein substratspezifisches Suchverhalten liefern die Ergebnisse zur Aufenthaltszeit einzelner Wespen auf Früchten, die keine Wirte enthielten (Abb. 4.8). Hierbei war die Aufenthaltszeit der Tiere auf Schlehen am kürzesten und auf Zwetschgen am längsten (Abb. 3.8). Diese Verlängerung der Aufenthaltszeit könnte einen höheren Wirtsfindungserfolg bedeuten, falls die Wespen auf den Zwetschgen überproportional länger auf dem gesamten Substrat oder der Verletzungsstelle einer Frucht nach Wirten suchen würden als es auf Schlehen oder den Zieräpfeln der Fall war. Analysiert man vor diesem Hintergrund die Aufenthaltszeit pro Flächeneinheit (cm²) der Fruchtoberfläche, kann eine solche Reaktion der Wespen allerdings nicht nachgewiesen werden (Abb. 4.13). Eine signifikante Abnahme in der Aufenthaltszeit pro cm² Fruchtoberfläche zeigt

sogar, dass die Verhaltensantworten der Insekten nicht einmal für eine Zunahme in der Fruchtoberfläche (Schlehen < Zieräpfel < Zwetschgen) kompensieren, nämlich dann wenn die Aufenthaltszeit pro cm² unabhängig vom Fruchtsubstrat gewesen wäre. Eine ähnlich drastische Abnahme in der Aufenthaltszeit auf Zwetschgen gegenüber Schlehen und Zieräpfeln wurde auch gefunden, wenn die Aufenthaltszeit pro Flächeneinheit (cm²) der Verletzungsstelle analysiert wurde (GLM Frucht: $F_{2,56} = 10.63$, $p = 0.0226$). Folglich können die Unterschiede im Eiablageerfolg beider Parasitoidenarten bei niedrigen Wirtsdichten nicht durch eine Reaktion in der Anpassung der Aufenthaltszeit an sehr einfache Substratparameter erklärt werden, was darauf hindeutet, dass weitere

bisher unbekannte Faktoren den Wirtsfindungserfolg der Wespen auf natürlichen Substraten beeinflussen.

Schlussfolgerungen

Der Einsatz von natürlichen Brutsubstraten der Taufliegen hat eine Reihe bisher unbekannter Aspekte des Einflusses von Parasitoiden auf den Entwicklungserfolg von *Drosophila*-Larven aufgezeigt. Entgegen der langläufigen Annahme, dass *Drosophila*-Parasitoid-Interaktionen ausschließlich durch positive Dichteabhängigkeit gekennzeichnet sind, zeigen die Ergebnisse dieser Arbeit, wie vielfältig die Konsequenzen für beide Teilnehmer in diesen Wechselbeziehungen sein können, wenn man die Variabilität natürlicher Brutsubstrate berücksichtigt.

Weil die auf individuellem Verhalten basierende Suche nach Parasitoiden eine Verbindung zu Prozessen auf der Ebene von Populationen zulässt (Vet 2001; Wertheim 2001), ist der Ausgang der hier beobachteten Wechselwirkungen zu einem gewissen Maß wahrscheinlich ursächlich für die bis dato unbekanntenen negativ dichteabhängigen Parasitierungsmuster unter Freilandbedingungen (Abb. 4.3). Die Existenz solcher Refugien kann auch der Grund dafür sein, weshalb, im Vergleich zu einem sehr hohen Mortalitätsrisiko der Fliegen durch Parasitoiden im Frühjahr und Sommer, relativ geringe Parasitierungsraten im Spätsommer und Herbst registriert wurden, nämlich dann, wenn den Fliegen große Mengen an Fruchtsubstraten zur Verfügung standen (Janssen *et al.* 1988). Die sehr hohen Parasitierungsraten im Frühjahr und Sommer sind im wesentlichen auf Wirt-Parasitoid-Interaktionen auf Saftflüssen an Bäumen zurückzuführen (Janssen *et al.* 1988), die eventuell solche Brutsubstrate der Fliegen darstellen, die den Larven kein Entkommen in räumliche Refugien ermöglichen.

Die negative Dichteabhängigkeit in der Parasitierung ist von besonderer Bedeutung, da sie zusammen mit der Bestätigung der Refugialhypothese ein Novum für das Verständnis von Wirt-Parasitoid-Beziehungen in diesen Systemen darstellt. Dadurch dass die Eiablageentscheidungen der Fliegenweibchen unmittelbar die Verteilung der Larven über die Substrat-Patches in einem Habitat bestimmen (Kapitel III, Hoffmeister & Rohlf 2001), kann eine Aggregation der Eier einen gesteigerten Fitnessgewinn für die Weibchen ermöglichen, wenn durch ein dichteabhängiges Refugium das pro Kopf-Mortalitätsrisiko der Larven gesenkt wird. Aufgrund des Nachweises solcher refugiengebundenen Allee-Effekte kann das Argument nicht aufrechterhalten werden, dass das Eiablageverhalten von *Drosophila* unabhängig von der nächst höheren trophischen Ebene evolviert ist (Wertheim 2001), sondern die Eiaggregation muss nach den hier vorliegenden Erkenntnissen durchaus im Sinne einer Feindvermeidungsstrategie für die Larven diskutiert werden. Damit kommt den Parasitoiden eine bisher unbekannte Rolle als Steuergröße für die räumliche Verteilung ihrer Wirte zu, die auf der Ebene der *Drosophila*-Gemeinschaften die lokale Artenvielfalt bestimmen kann (Kapitel I & II).

Kapitel V

Eiablagestrategien als Steuergrößen für die Struktur von Insektengemeinschaften – Abschlussdiskussion und Ausblick



Eiablagestrategien als Steuergrößen für die Struktur von Insektengemeinschaften – Abschlussdiskussion und Ausblick

Die Untersuchungen zahlreicher Insektengemeinschaften auf ephemeren Ressourcen unterschiedlichster Lebensräume weltweit (Shorrocks *et al.* 1979; Ives 1991; Jaenike & James 1991; Kouki & Hanski 1995; Krijger & Sevenster 2001; Mitsui & Kimura 2000; Sevenster & van Alphen 1996; Shorrocks & Rosewell 1987; Shorrocks & Sevenster 1995; Toda *et al.* 1999; Wertheim *et al.* 2000; Woodcock *et al.* 2002; Kapitel II) sowie die aussagekräftigen Analysemethoden (Sevenster 1996) lassen keinen Zweifel daran, dass innerartliche Aggregation über kurzlebige Ressourcen-Patches einen fundamentalen Beitrag zur Aufrechterhaltung lokaler Artenvielfalt leistet. So scheinbar einfach jedoch der ökologische Mechanismus für die Artenkoexistenz in den Insektengemeinschaften ist (Kapitel I), so vielschichtig und weniger offenkundig sind die Faktoren, die eine intraspezifische Aggregation durch die Insektenweibchen begünstigen.

Durch die Betrachtung der innerartlichen Aggregation aus einer evolutionsökologischen Perspektive gelang es in der vorliegenden Arbeit, für Taufliegen als ökologisches Modellsystem, wesentliche Grundzüge reproduktiver Entscheidungen und die damit verbundenen Fitnesskonsequenzen darzustellen. Die Fitnesskonsequenzen für *Drosophiliden* unter naturnäheren Bedingungen zu untersuchen als es bisher der Fall war, legte bislang unbekannte Ausgänge trophischer Interaktionen für die Insekten offen und lieferte damit wichtige Einblicke in die Wirkungsweise natürlicher Selektion in diesen ökologischen Gemeinschaften. Die neu gewonnenen Erkenntnisse tragen wesentlich zur Lösung eines bestehenden Konfliktes bei, der zwischen dem ökologischen Modell der Koexistenz durch Aggregation und der gesteigerten Konkurrenz durch innerartlichen Eiaggregation auf nahrungsbegrenzten Ressourcenflecken existiert (Kapitel I).

Umweltvariabilität als Habitateigenschaft

Der Wert einer bestimmten Reproduktionsstrategie für einen Organismus, wie das aggregierte Eiablageverhalten von *Drosophila*, wird gewöhnlich von der Umwelt beeinflusst, in der ein Individuum lebt. Obwohl seit langem kein Zweifel daran besteht, dass die reproduktiven Entscheidungen bei Taufliegen unter den Bedingungen erheblicher Umweltvariabilität entstanden sein müssen, spielte diese Tatsache bei den bisherigen Analysen der Konsequenzen aggregierter Eiverteilungen keine große Rolle. Im Rahmen einer Untersuchung zur Bedeutung der mikrobiellen Flora für die Eiablagepräferenz und den Entwicklungserfolg von *Drosophila*-Larven bemerkte bereits

Kearney (1982), dass der Einsatz natürlicher Brutsubstrate für die Qualität zukünftiger ökologischer und Verhaltensstudien an *Drosophila* essentiell ist. Seit dieser Feststellung hatte es fast zwanzig Jahre gedauert, bis die Eiaggregation und die Larvalentwicklung bei generalistischen *Drosophila*-Arten überhaupt in Relation zu natürlichen oder naturnahen Brutsubstraten der Weibchen experimentell untersucht und mit ausreichend statistischer Präzision analysiert wurde (Hoffmeister & Rohlf 2001; Wertheim *et al.* 2002a). Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, die dichteabhängigen Konsequenzen für die Larvalentwicklung einerseits und das Eiablageverhalten von *D. subobscura*-Weibchen andererseits auf unterschiedlichen Brutsubstraten der Fliegen zu analysieren. Hierbei stellte sich heraus, dass der Ausgang dichteabhängiger Interaktionen außerordentlich komplex sein kann.

Eine erste Ebene der Komplexität entsteht dadurch, dass verschiedene Brutsubstrate grundsätzlich unterschiedliche dichteabhängige Fitnesskonsequenzen für die Larven haben. So können *D. subobscura*-Larven unter scharfer Wettkampfkonzurrenz leiden, je mehr Larven auf einzelnen Ebereschfrüchten fressen (Hoffmeister & Rohlf 2001). Auf den in dieser Untersuchung eingesetzten Schlehen, Zieräpfeln, Mirabellen und Pflaumen können auch Allee-Effekte wirksam sein, wodurch es in einem begrenzten Bereich mittlerer Dichten zu einem gesteigerten Fitnessgewinn pro Larve kommt (Abb. 3.13 und 3.16). Zwetschgen hingegen scheinen ein Fraßmedium zu sein, auf dem es zumindest in einem sehr weiten Dichtebereich nicht zu dichteabhängigen Effekten allein durch die Brutressource kommt (Abb. 3.16). Wenn man allerdings zweitens den Mortalitätseffekt durch parasitoiden Wespen berücksichtigt, kann Dichteabhängigkeit auch auf solchen Substraten für die Larven wieder eine Rolle spielen. So profitieren die Larven in großen Gruppen auf Mirabellen, Zieräpfeln und Zwetschgen von räumlich-dichteabhängigen Refugien (refugiengebundene Allee-Effekte; Abb. 4.6, 4.9 und 4.11), wohingegen das Parasitierungsrisiko auf Schlehen mit wachsender Larvaldichte zunimmt (Abb. 4.9). Auch auf Ebereschfrüchten wurde eine positive Dichteabhängigkeit in der Parasitierung von *D. subobscura*-Larven gefunden (Hoffmeister & Rohlf 2001). Maternale Effekte, d.h. die Eiablageentscheidungen der Weibchen und der wahrscheinlich damit verbundene Einfluss des Übertragens von Hefen durch die Imagines (Abb. 3.14), fügen eine dritte Komplexitätsebene hinzu, die die dichteabhängigen Konsequenzen für die Larven sowohl qualitativ (vgl. Abb. 3.9 mit Abb. 3.13) als auch quantitativ verändern können (Abb. 3.14).

Interpretiert man diese Form der Fitnesskonsequenzen für die Larven als einen Mechanismus, der das Eiablageverhalten der Fliegenweibchen selektiv beeinflusst (Messina 1998), so wird deutlich, dass es aufgrund der vielgestaltigen trophischen Wechselbeziehungen allein auf einem Substrattyp nicht nur **eine** Larvaldichte gibt, die optimal ist und den Entwicklungserfolg der Larven maximiert. Je nach der Stärke des Einflusses von Konkurrenz und von Allee-Effekten auf die Larvalentwicklung ist ein sehr variables Optimum entlang eines Dichtegradients zu erwarten (Abb. 5.1), das nach unten durch mögliche Allee-Effekte, nach oben durch die Kapazität des nahrungslimitierten Ressourcen-Patches begrenzt wird. Obwohl unbekannt ist, wie häufig die Fliegenweibchen im Freiland Brutressourcen begegnen, auf denen Allee-Effekte für ihre Nachkommen existieren, stellen die in dieser Arbeit gefundenen bottom-up und top-down vermittelten Allee-Effekte eine adaptive Erklärung für die Eiaggregation unter variablen Entwicklungsbedingungen für die *Drosophila*-Larven dar.

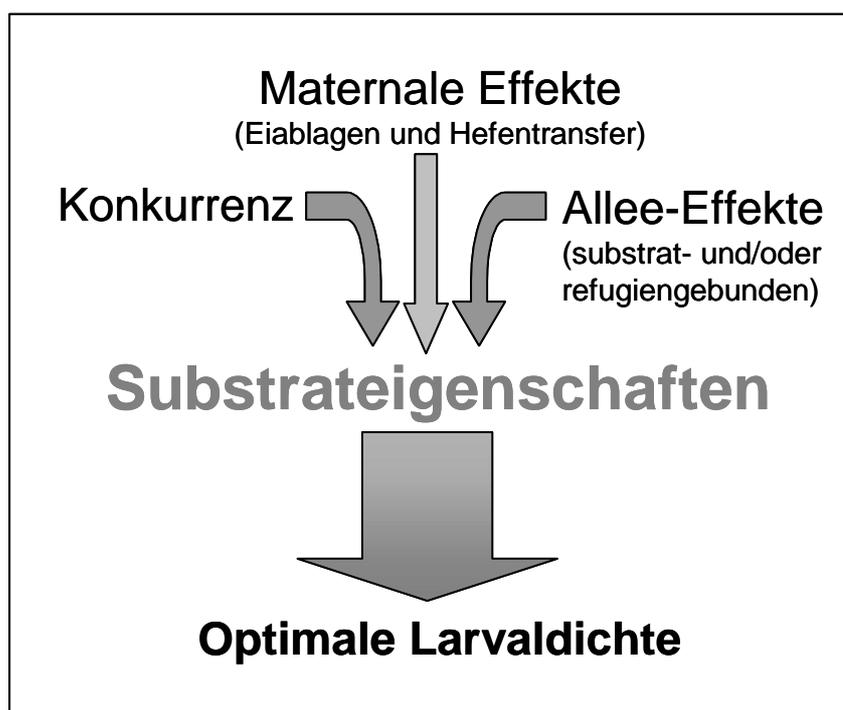


Abbildung 5.1 Schematische Darstellung des Einflusses von Konkurrenz, von substrat- und refugiengebundener Allee-Effekten sowie von maternalen Effekten auf die optimale Larvaldichte, die den Entwicklungserfolg der Nachkommen maximiert. Neben der Anzahl gelegter Eier, als ein maternale Effekt, können übertragene Hefen durch die Fliegenweibchen die Entwicklung der Larven beeinflussen. Im Zusammenspiel mit den dichteabhängigen Auswirkungen von Allee-Effekten und Konkurrenz ergeben sich sehr komplexe Wechselwirkungen, die zeigen, dass kein einfaches Optimum für die Eigelegegrößen der *Drosophila*-Weibchen existiert. Darüber hinaus hängt die Stärke des jeweiligen Einflusses von Konkurrenz und Allee-Effekten auf den Entwicklungserfolg der Larven fundamental von der Art des Brutsubstrates ab.

Adaptive Eiablagestrategien in einer variablen Umwelt

Ähnlich divers wie sich die dichteabhängigen Konsequenzen für den Entwicklungserfolg der *D. subobscura*-Larven erwiesen, stellten sich auch die individuellen Eiablageentscheidungen der Fliegenweibchen dar (Kapitel III). Aufgrund des ungewissen Erfolges der Larven, die aus einem Gelege bestimmter Größe stammen, kann es sich für ein Fliegenweibchen auszahlen, ihr Eiablageverhalten derart variabel auszurichten, indem es auf einigen Ressourcen-Patches nur wenige Eier legt (*bet-hedging*) auf anderen aber große Eigelege produziert (*gambling*) (Kapitel III). Eine reine *bet-hedging*-Strategie würde sich für ein Insektenweibchen nur als günstig erweisen, wenn die Kosten durch *gambling* hoch sind, nämlich dann, wenn die Tiere nicht durch die Zeit limitiert werden, ihre legebereiten Eier über die Brutsubstrate zu verteilen (Courtney 1986; Freese & Zwölfer 1996; Roitberg *et al.* 1999; siehe auch Box 3.1). Die Reaktion der Fliegen auf die vorgegebenen Versuchsbedingungen zeigt an, dass eine mögliche Limitierung in der Verfügbarkeit von Brutressourcen tatsächlich keine bedeutsame Rolle zu spielen scheint (Kapitel III). Trotzdem findet

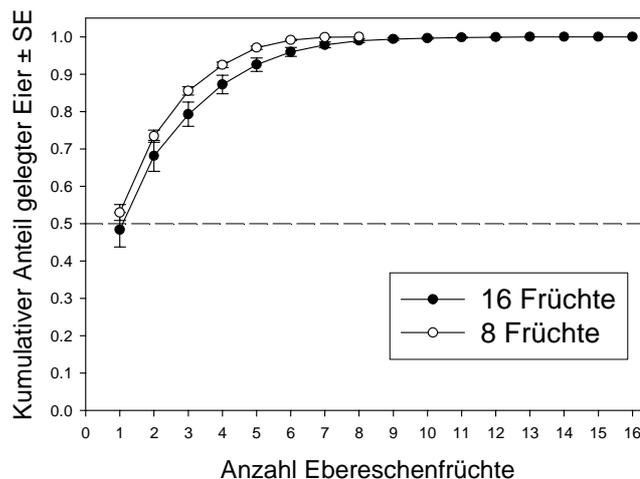


Abbildung 5.2 Der kumulative Anteil der von *D. subobscura* insgesamt gelegten Eier als Funktion der verfügbaren Anzahl Ebereschenfrüchte (Daten aus Rohlf's 1999). Dargestellt sind die Ergebnisse aus zwei Ansätzen mit jeweils 8 Früchten ($n = 122$) bzw. 16 Früchte ($n = 29$) pro Weibchen und Eiablageperiode. Die Anzahl Eier, die auf einer Frucht waren, wurden mit absteigender Anzahl aufsummiert und pro Frucht durch die Gesamtanzahl gelegter Eier dividiert. Die gestrichelte Linie markiert die Schwelle, wenn 50% der insgesamt gelegten Eier erreicht ist. Aus dieser Darstellung wird deutlich, dass die Tiere im Mittel die Hälfte der Gesamtanzahl Eier auf eine einzige Frucht gelegt haben, unabhängig davon, ob sie 8 oder 16 Früchte zur Verfügung hatten. Die Anzahl gelegter Eier insgesamt war für beide Behandlungen gleich: 19.95 ± 1.06 SE auf 8 und 20.00 ± 2.78 SE auf 16 Ebereschenfrüchten (Rohlf's 1999).

man unter den Bedingungen des Substratüberflusses Verteilungsmuster von Eiern, die deutliche Hinweise auf die Anwendung von *gambling* liefern. So zeigen die Eiverteilungsmuster einzelner *D. subobscura*-Weibchen über Ebereschenfrüchte an, dass die Tiere im Mittel etwa 50% der insgesamt gelegten Eier auf einer einzigen Frucht konzentrierten (Abb. 5.2, Daten aus Rohlf's 1999). Hierbei scheint die erzeugte Variabilität in der Verfügbarkeit von Früchten (8 bzw. 16 Früchte) innerhalb einer Eiablageperiode keine bedeutende Rolle zu spielen (Abb. 5.2). Obwohl also die Kosten für *bet-hedging* gegenüber *gambling* unter diesen Versuchsbedingungen geringer sein sollten (vgl. auch Rohlf's & Hoffmeister 2000), zeigen die Tiere eine starke Tendenz zu *gambling*. In der vorliegenden Arbeit war die Neigung der Tiere große Gelege auf bestimmten Fruchtarten zu produzieren zum Teil sogar so stark, dass die Weibchen Anzeichen einer Eilimitierung zeigten (Kapitel III, Abb. 3.4).

Derartige Verhaltensantworten sollten durch natürliche Selektion nur begünstigt werden, wenn die Kosten durch eine reine *bet-hedging* Strategie höher sind als die zusätzliche Anwendung von *gambling*. Solche Kosten können durch Allee-Effekte entstehen, da sie eine gesteigerte Mortalität unter den Fliegenlarven hervorrufen, die alleine fressen oder sich nur mit wenigen Artgenossen einen Ressourcen-Patch teilen (Kapitel III und IV). Denn obgleich *bet-hedging* für eine Strategie gehalten wird, die die Varianz in der individuellen Fitness reduzieren sollte (Courtney 1986; Gillespie 1977), könnte eine regelmäßige Verteilung der Eier über die Früchte aufgrund häufiger Allee-Effekte sogar diese Varianz erhöhen. Der Nutzen aus der Anwendung solcher Strategien wird folglich durch die Verteilung der Qualität von Ressourcen im Habitat bestimmt (Roitberg *et al.* 1999), einer Ressourcenqualität, die, im Falle der Substrate für die Larvalentwicklung der Drosophiliden, stark von der Larval-

dichte abhängt. Modellstudien, ähnlich der von Roitberg *et al.* (1999), könnten Klarheit darüber schaffen, mit welchen (unterschiedlichen) Kosten die Anwendung einer gemischten Strategie von *bet-hedging* und *gambling* unter verschiedenen Umweltbedingungen verbunden ist.

Die aufgrund von *gambling* entstehenden Kosten durch eine vorübergehende Eilimitierung für die Weibchen (Kapitel III) könnten einerseits durch eine Steigerung der Eiproduktion (Rohlf's *et al.* 2002) ausgeglichen werden, andererseits würde es sich für eilimitierte Weibchen lohnen, bereits belegte Früchte aufzusuchen und zu belegen, um den Kosten durch Allee-Effekte auf unbelegten Früchten zu entgehen. Ein wechselseitig positiver Effekt durch das gemeinsame Auftragen von Hefen auf die Fruchtsubstrate könnte einen weiteren Beitrag zur Fitnesssteigerung einzelner Weibchen leisten und würde die bereitwilligeren Eiablagen auf belegten Früchten (Abb. 3.7) erklären. Wertheim *et al.* (2002a) und Wertheim *et al.* (2002b) vermuten, dass aus solchen Gründen ein Erkennungssystem für Pheromone bei *Drosophila*-Weibchen entstanden ist, die von den Insekten bei der Eiablage mit abgegeben werden und eine anziehende Wirkung auf andere Weibchen ausüben (z.B. Bartelt *et al.* 1985; Hedlund *et al.* 1996).

So vorteilhaft die Produktion großer Gelege oder die Bevorzugung von Früchten, die bereits Eier enthalten, auf einigen Substraten sein kann, um so kostenintensiver sind diese Verhaltensantworten auf Ressourcen, auf denen die Larven unter scharfer Konkurrenz leiden (Hoffmeister & Rohlf's 2001). Obwohl die Weibchen in der Lage sind ihre Eiablageentscheidungen an die Substrate anzupassen, verändern sie ihr Verhalten nicht zu Gunsten einer reinen *bet-hedging*-Strategie (Abb. 5.2). Dies könnte daran liegen, dass die Produktion sehr großer Eigelege bei *D. subobscura* nicht extrem benachteiligt ist, was der Fall wäre, wenn z.B. das ganze Gelege durch Konkurrenz verloren gehen würde (Godfray & Ives 1988). Dass dieser Fall nicht für *D. subobscura*-Weibchen eintritt, liegt an der starken Wettkampfkonzurrenz (Begon *et al.* 1996) zwischen den Fliegelarven, wodurch zwar eine Verringerung der Überlebenswahrscheinlichkeit bis zur Imago mit steigender Dichte zu beobachten ist, jedoch die Anzahl geschlüpfter Nachkommen über einen sehr weiten Dichtebereich konstant bleibt (Hoffmeister & Rohlf's 2001; Jones *et al.* 1996).

Sind diese für *D. subobscura* gefundenen Ergebnisse und Interpretationen des Eiablageverhaltens übertragbar auf andere Mitglieder der Fliegengemeinschaften? Hierauf eine zufriedenstellende Antwort zu geben, erfordert eine umfangreiche Kenntnis über die Eiablageentscheidungen der Weibchen einerseits und den dichteabhängigen Entwicklungserfolg der Nachkommen andererseits (siehe Kapitel III). Informationen über die Larvalentwicklung liegen u.a. für *Drosophila melanogaster* vor (z.B. Bakker 1961), eine Drosophilide, die häufig in Vergesellschaftung mit *D. subobscura* auf vergärenden Fruchtsubstraten zu finden ist (Kapitel II). Trotz der Nutzung gleicher Lebensräume, zeigen *D. melanogaster*-Larven nicht wie die Larven von *D. subobscura* eine Wettkampfkonzurrenz, sondern eine ausgeprägte Gedrängekonzurrenz (Bakker 1961). Diese Form der kompetitiven Auseinandersetzung hat zur Folge, dass über einen weiten Dichtebereich keine nennenswerte Mortalität zwischen den Larven zu beobachten ist. Wird jedoch eine kritische Dichte überschritten, kann die Überlebenswahrscheinlichkeit unmittelbar auf Null abfallen. Demzufolge kann die Anwendung von *gambling* für *D. melanogaster* auf solchen Substraten mit sehr hohen Kosten verbunden sein, weil dadurch die Gefahr besteht alle Nachkommen aus einem Gelege zu verlieren (Godfray & Ives 1988), auch wenn Allee-Effekte für die Larven vorhanden wären.

Vor dem Hintergrund eines völlig anderen Konkurrenzmechanismus zwischen den Larven von *D. melanogaster* liefern erste Beobachtungen zur Eiverteilungen einzelner Weibchen dieser Art über Ebereschfrüchte auch gänzlich andere Verteilungsmuster. Im Vergleich zu *D. subobscura*-Weibchen, von denen etwa 21% der produzierten Eiverteilungen über acht Ebereschfrüchte nicht von einer zufälligen Verteilung zu unterscheiden waren (Hoffmeister & Rohlf 2001), waren unter den gleichen Versuchsbedingungen ungefähr 77% der Eiverteilungen von *D. melanogaster* nicht von einer zufälligen Verteilung verschieden (χ^2 -Test gegen eine Poisson-Verteilung, $n = 22$, M. Rohlf, unpublizierte Daten). Die Eiablageentscheidungen einzelner Weibchen dieser Art scheinen also nicht unbedingt zu einer aggregierten Verteilung von Larven zu führen, womit die Hypothese aufgestellt werden kann, dass *D. melanogaster* einen größeren Anteil ihrer Eier in *bet-hedging* investiert als in *gambling*, sofern sie nicht zeitlimitiert sind (vgl. Courtney 1986). Auf der Ebene von Populationen hingegen zeichnet sich *D. melanogaster* durch eine besonders intensive Eiaggregation aus (vgl. Kapitel II), was auf eine stark positive (aber flexible) Reaktion der Weibchen auf das Vorhandensein von Aggregationspheromonen auf Ressourcen-Patches zurückzuführen ist (Wertheim *et al.* 2002a) und zu Teil-Allee-Effekten durch die Anwesenheit der Weibchen auf den Brutsubstraten führen kann (Wertheim *et al.* 2002b).

Darüber hinaus unterscheiden sich z.B. *D. subobscura* und *D. melanogaster* im zeitlichen Ablauf des Heranreifens von legebereiten Eiern in den Ovariolen (Dobzhansky 1935; Donald & Lamy 1937; Snook & So 2000). Dies ist wahrscheinlich mit grundsätzlich unterschiedlichen Formen der endogenen Energieverteilung auf physiologische Prozesse verbunden, die einerseits das Überleben der adulten Insekten gewährleisten und andererseits erfolgreiche Reproduktionsstrategien garantieren (Zera & Harshman 2001). Welche Konsequenzen diese artspezifischen Unterschiede in der endogenen Energieallokation auf die Eiablageentscheidungen der Insekten haben und damit auch auf die räumliche Verteilung von Konkurrenten in einem Habitat, ist allerdings unbekannt.

Aus einer evolutionsbiologischen Perspektive ergeben sich aufgrund dieser artspezifischen Unterschiede interessante Fragen hinsichtlich der adaptiven Vielfalt von Lebenszyklusstrategien, obwohl diese für beide Arten unter sehr ähnlichen Umweltbedingungen evolviert sind. Trotz der ungeklärten Ursachen einer derartigen Vielfalt von Lebenszyklusstrategien, können auch die individuellen Eiablageentscheidungen von z.B. *D. melanogaster* in eine artübergreifende Substratwahl- und Eiablagetheorie (z.B. Roitberg *et al.* 1999) eingebunden werden, wobei die Optimalitätskriterien für die *D. melanogaster*-Weibchen andere sind als für *D. subobscura* (s.o.).

Evolutionäre Erklärungsansätze für die Koexistenz von Arten durch intraspezifische Aggregation – welche Bedeutung haben Allee-Effekte?

In Hinblick auf den Einfluss von Eiablageentscheidungen als maternaler Effekt auf den Entwicklungserfolg der Insektenlarven stellt die Eiaggregation an sich ein interessantes evolutionsökologisches Problem dar (Messina 1998). Darüber hinaus ist das Eiablageverhalten der Insektenweibchen von ökologischer Relevanz, da es unmittelbar als strukturgebender Faktor den Artenreichtum in lokalen Insektengemeinschaften kontrolliert (Kapitel I & II).

Bereits Heard & Remer (1997) verfolgten in einer theoretischen Studie einen evolutionären Erklärungsansatz für den Zusammenhang von Eiaggregation bei pilzbesiedelnden Drosophiliden und der Koexistenz mehrerer Fliegenarten. Das Argument für Eiaggregation hier war, dass die Größe von Eigelegen zunimmt, je geringer die Patch-Dichte wird. Eine Limitierung durch die Zeit sollte hier als wesentliche Steuergröße für die Stärke der Eiaggregation in einem Habitat wirksam sein, was letztendlich durch die Ermittlung der Verteilung von Larven aus Feldexperimenten auch bestätigt wurde (Heard 1998).

Mit dem Ziel, eine allgemeingültige Theorie für die funktionalen Aspekte des Eiablageverhalten herbivorer Insekten aufzustellen, konnten Roitberg *et al.* (1999) durch den Einsatz stochastisch-dynamischer Modelle demonstrieren, dass die Produktion großer Eigelege (auch auf Ressourcen schlechter Qualität) mit weniger Kosten für die Tiere verbunden ist, als es das Legen kleinerer Gelege ist. Die Varianz in der Verteilung von Ressourcenqualität und Zeitlimitierung bei den Insektenweibchen sind die wichtigsten Parameter, die zu diesem Ergebnis führten (Roitberg *et al.* 1999).

Anhand dieser zwei Untersuchungen wird deutlich, dass Statusabhängigkeit der Insektenweibchen und der daraus resultierende Kompromiss zwischen momentaner und zukünftiger Reproduktion (siehe auch Kapitel III, Box 3.1) einen Einfluss auf die Verteilung von konkurrierenden Insektenlarven in einem Habitat haben kann. Wie bereits oben dargelegt, scheint Zeitlimitierung bei *D. subobscura* unter den geschaffenen Versuchsbedingungen der vorliegenden Arbeit aber nicht von Bedeutung zu sein. Obwohl in diesem Zusammenhang keine Erkenntnisse über das Eiablageverhalten der Fliegen unter Freilandbedingungen vorliegen, ist zu erwarten, dass zumindest in Zeiten des Ressourcenüberflusses, z.B. während des Fruchtfalls im Spätsommer und Herbst, Zeitlimitierung für die Insekten lokal eine untergeordnete Rolle spielen sollte (siehe auch Kapitel II). Wenn also Zeitlimitierung Eiaggregation nicht rechtfertigen kann, bieten die in dieser Arbeit gefundenen Allee-Effekte für die Larvalentwicklung von *D. subobscura* ein gewichtiges Argument für die intraspezifische Eiaggregation dieser Art. Darüber hinaus kann die Existenz von Allee-Effekten in diesen Systemen die Bedeutung von Zeitlimitierung partiell entkräften, da sie nicht als alleinige Triebfeder für die Eiaggregation betrachtet werden darf. Allerdings kann eine zunehmende Zeitlimitierung den Umfang der Eigelege von Insektenweibchen vergrößern, wodurch der Grad der Eiaggregation in einem Habitat ansteigen würde (Heard & Remer 1997). Für das Verständnis der Evolution aggregierter Eiverteilungen durch *D. subobscura* übernehmen demnach Allee-Effekte eine wichtige Funktion, besonders dann, wenn das Eiablageverhalten der Weibchen nicht durch die Verfügbarkeit von Ressourcen limitiert ist.

Ausblick

Im ersten Kapitel dieser Arbeit wurde die Hypothese aufgestellt, dass Allee-Effekte für die Larven eine adaptive Erklärung für die Eiaggregation durch *D. subobscura*-Weibchen darstellen würden. Die Existenz derartiger Allee-Effekte wurde mittels der experimentellen Ansätze dieser Studie nachgewiesen, womit die eingangs formulierte Hypothese bestätigt wurde. Die Einbeziehung von Umweltvariabilität in Form unterschiedlicher Brutssubstrate für die Larven erwies sich als Schlüssel zur

Lösung des Problems, dass die vielfach vermuteten Allee-Effekte in diesen Systemen bisher unentdeckt blieben.

Im Zusammenspiel mit der möglichen Einflussnahme von Zeitlimitierung (s.o.) bilden sowohl bottom-up als auch top-down vermittelte Allee-Effekte einen funktionalen Rahmen, innerhalb dessen die Eiaggregation durch Drosophiliden betrachtet werden muss. Wie die vorliegende Arbeit aber auch demonstriert, sind Allee-Effekte kein allgegenwärtiges Phänomen, da Eiaggregation auf bestimmten Substraten mit kontinuierlich steigenden Kosten für die Fliegenweibchen verbunden sein kann (siehe auch Burla *et al.* 1987; Hoffmeister & Rohlf 2001; Wertheim *et al.* 2002b). Hierbei ist auch zu berücksichtigen, dass keine Informationen über den dichteabhängigen Entwicklungserfolg der *D. subobscura*-Larven (und den meisten anderen Drosophiliden) auf völlig anderen Brutsubstraten, wie verfaulem Pflanzenmaterial, Pilzen oder Saftflüssen an Bäumen vorliegen. Somit ist es wahrscheinlich, dass Brutressourcen, auf denen Allee-Effekte existieren, in Raum und Zeit unterschiedlich häufig auftreten. Folgerichtig würden auch die Kosten durch Eiaggregation in Raum und Zeit für die Fliegen variieren, was die Vermutung nahe legt, dass natürliche Selektion nicht nur eine einzige Eiablagestrategie favorisiert (vgl. Endler 1986). So wäre z.B. beim regionalen Vorhandensein starker Allee-Effekte auf den Brutressourcen eine Eiablagestrategie, die vermehrt *gambling*-Elemente beinhaltet, gegenüber einem hauptsächlich aus *bet-hedging* bestehenden Eiablageverhalten im Vorteil. Solch eine Begünstigung von bestimmten Eiablagestrategien durch natürliche Selektion kann stattfinden, wenn der Phänotypus im Eiablageverhalten der Tiere durch unterschiedliche Genotypen determiniert wird (Gillespie & Turelli 1989). Dass genetische Vielfalt für Variation im Eiablageverhalten bei Drosophiliden eine Ursache ist, wurde zumindest für *D. melanogaster* (Ruiz-Dubreuil & del Solar 1986) und *D. pseudoobscura* (del Solar 1968) durch Selektionsexperimente gezeigt, in denen für und gegen eine aggregierte Eiverteilung selektiert werden konnte. Vor diesem Hintergrund ist zu vermuten, dass die genetische Struktur einer Population (relative Häufigkeit von Genotypen) und die damit verbundene phänotypische Variation einen Mechanismus darstellen kann, welcher den Grad der innerartlichen Aggregation steuert, der nachweislich den Artenreichtum in *Drosophila*-Gemeinschaften festlegt (Krijger & Sevenster 2001). In zukünftigen Studien wäre also zu überprüfen, welchen Beitrag die genotypische Vielfalt von Fliegenpopulationen zum Ausmaß der Artenkoexistenz in diesen Insektengemeinschaften leistet. Ein solcher Ansatz würde zu einer erheblichen Erweiterung des Verständnisses der Rolle adaptiver Verhaltensweisen im dynamischen Wirkungsgefüge ökologischer Gemeinschaften beitragen (vgl. Stearns 2000; Thompson *et al.* 2001).

Da aus der Perspektive zwischenartlicher Interaktionen angenommen wird, dass die Vorteile des Gruppenlebens für Insektenlarven und die hierfür verantwortlichen Mechanismen nicht artspezifisch sind (vgl. McCall & Cameron 1995), stellt sich die Frage, weshalb Drosophiliden keine interspezifische Aggregation ihrer Eier zeigen? Dies führt zu dem bislang ungelösten Problem, ob Allee-Effekte nur ein intraspezifisches Phänomen sind oder auch zwischen Arten existieren (vgl. Courtney *et al.* 1990). Obwohl dies durchaus denkbar ist, könnten die Kosten durch einen hohen Konkurrenzdruck andersartiger Larven den Nutzen des Gruppenlebens übersteigen. Dies ist z.B. der Fall, wenn sich schnell entwickelnde *Drosophila*-Larven einen Konkurrenzvorteil gegenüber sich langsam entwickelnden Larven haben (Krijger *et al.* 2001).

Weil die intraspezifische Eiaggregation bei *Drosophila* zu einem großen Teil auf die Existenz von Aggregationspheromonen zurückzuführen ist (Wertheim *et al.* 2002a), ergeben sich interessante Fragen bezüglich der artspezifischen Informationsnutzung durch die Insekten. Die Aggregationspheromone bei Drosophiliden sind häufig volatile Ester, Ketone oder ungesättigte Kohlenwasserstoffe (Bartelt *et al.* 1985; Bartelt *et al.* 1988; Bartelt *et al.* 1989; Hedlund *et al.* 1996; Moats *et al.* 1987), die während der Kopulation auf die Weibchen übertragen werden (Bartelt *et al.* 1985) und dann während der Eiablage auf die Brutsubstrate abgesetzt werden. Analog zu den in dieser Arbeit durchgeführten Experimente, müsste eine Analyse der Verhaltensantworten von Weibchen unterschiedlicher Taxa auf die Anwesenheit andersartiger Gelege durchgeführt werden. Darüber hinaus müsste eine Identifizierung der Pheromonsubstanzen stattfinden, die einerseits eine artspezifische Aggregation, andererseits eine mögliche Ablehnung von Substraten mit andersartigen Gelegen zur Folge haben. Ein solcher Ansatz würde die Bedeutung intra- und interspezifischer Informationsnutzung für unabhängige Aggregation mehrerer Arten an einem Ort herauszustellen.

Es ergeben sich also eine Reihe weiterer Problemstellungen, deren Lösung erforderlich ist, um ein vollständiges Verständnis davon zu erlangen, wie die räumliche Verteilung von Eiern über Ressourcen-Patches als Abbild der Eiablagestrategien von Insektenweibchen zu verstehen ist und sich auf die Struktur von Artengemeinschaften auswirkt. Hierfür scheint zum einen eine Analyse der genetischen Grundlagen der Variabilität im Eiablageverhalten notwendig, welche auch die Kompromisslösungen zwischen der endogenen Allokation von Energie in Überleben und Reproduktion der Imagines mit einbezieht, zum anderen ist es erforderlich die Kosten interspezifischer Aggregation zu quantifizieren und diese im Lichte der artspezifischen Ausnutzung von Aggregationspheromonen zu bewerten.

Zitierte Literatur



Zitierte Literatur

- Abrahamson, W. G. & Weis, A. E. 1997 *Evolutionary ecology across three trophic levels: Goldenrods, gallmakers, and natural enemies*. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Agnew, P., Hide, M., Sidobre, C. & Michalakis, Y. 2002 A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. *Ecol. Entomol.* **27**, 396-402.
- Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K. P. 1967 *Principles of animal ecology*. W.B. Saunders Company.
- Allen, G. R. & Hunt, J. 2001 Larval competition, adult fitness, and reproductive strategies in the acoustically orienting ormiine *Homotrixa alleni* (Diptera : Tachinidae). *J. Insect Behav.* **14**, 283-297.
- Atkinson, W. D. 1983 Gregarious oviposition in *Drosophila melanogaster* is explained by surface texture. *Austr. J. Zool.* **31**, 925-929.
- Atkinson, W. D. & Shorrocks, B. 1981 Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* **50**, 461-471.
- Atkinson, W. D. & Shorrocks, B. 1984 Aggregation of larval diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *Am. Nat.* **124**, 336-351.
- Bächli, G. & Burla, H. 1985 *Diptera Drosophilidae*. Insecta Helvetica Fauna - Schweizerische Entomologische Gesellschaft.
- Bakker, K. 1961 An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *D. melanogaster*. *Arch. Neerl. Zool.* **14**, 200-281.
- Bartelt, R. J., Schaner, A. M. & Jackson, L. L. 1985 cis-Vaccenyl acetate as an aggregation pheromone in *Drosophila melanogaster*. *J. Chem. Ecol.* **12**, 1747-1756.
- Bartelt, R. J., Schaner, A. M. & Jackson, L. L. 1988 Aggregation pheromones in *Drosophila borealis* and *Drosophila littoralis*. *J. Chem. Ecol.* **14**, 1319-1327.
- Bartelt, R. J., Schaner, A. M. & Jackson, L. L. 1989 Aggregation pheromone components in *Drosophila mülleri*. A chiral ester and an unsaturated ketone. *J. Chem. Ecol.* **15**, 399-411.
- Begon, M. 1982 Yeast and *Drosophila*. In *The Genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 3b (ed. M. Ashburner, H. L. Carson & J. N. Thompson jr.), pp. 345-384. London: Academic Press Inc.
- Begon, M., Mortimer, M. & Thompson, D. J. 1996a *Population ecology - A unified study of animals and plants*. Oxford: Blackwell Science.
- Begon, M. E., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1996b *Ecology*. Oxford: Blackwell.
- Bergmeyer, H. U. & Bernt, E. 1974 *Methoden der enzymatischen Analyse* (ed. H. U. Bergmeyer). Weinheim: Verlag Chemie.
- Bernays, E. A. 2000 Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annu. Rev. Entomol.* **46**, 702-727.
- Boulétreau-Merle, J., Allemand, R., Cohet, Y. & David, J. R. 1982 Reproductive strategy in *Drosophila melanogaster*: Significance of a genetic divergence between temperate and tropical populations. *Oecologia* **53**, 323-329.
- Burla, H., Künzli, H. & Pfaendler, U. 1987 Laboratory experiments on natural breeding substrates in *Drosophila subobscura*. *Genética Ibérica* **39**, 269-285.
- Carton, Y. & David, J. R. 1985 Relation between the genetic variability of digging behaviour of *Drosophila* larvae and their susceptibility to parasitic wasp. *Behav. Gen.* **15**, 403-408.
- Charnov, E. L. & Skinner, S. W. 1984 Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasps. *Fla. Entomol.* **67**, 5-21.
- Chesson, P. 1991a A need for niches? *Trends Ecol. Evol.* **6**, 26-28.
- Chesson, P. 1991b Reply from Peter Chesson. *Trends Ecol. Evol.* **6**, 263.
- Codeco, C. T. & Grover, J. P. 2001 Competition along a spatial gradient of resource supply: A microbial experimental model. *Am. Nat.* **157**, 300-315.
- Cody, M. L. & Diamond, J. M. 1975 *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press.
- Cokl, A. & Virant-Doberlet, M. 2003 Communication with substrate-born signals in small plant-dwelling insects. *Annu. Rev. Entomol.* **48**, 29-50.

- Connell, J. H. 1979 Tropical rain forests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In *Population Dynamics* (ed. R. M. Anderson, B. D. Turner & L. R. Taylor), pp. 141-163. Oxford: Oxford University Press.
- Cornell, H. V. 1993 Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In *Species diversity in ecological communities* (ed. R. E. Ricklefs & D. Schluter). pp. 243-252. Chicago: Chicago University Press.
- Cornell, H. V. & Karlson, R. H. 1997 Local and regional processes as controls of species richness. In *Spatial ecology - The role of space in population dynamics and interspecific interactions* (ed. D. Tilman & P. Kareiva). pp. 250-268. Princeton: Princeton University Press.
- Courtney, S. P. 1986 Why insects move between host patches: some comments on 'risk-spreading'. *Oikos* **47**, 112-114.
- Courtney, S. P., Kibota, T. T. & Singleton, T. A. 1990 Ecology of mushroom-feeding drosophilidae. *Adv. Ecol. Res.* **20**, 225-274.
- Craig, T. P., Abrahamson, A. G., Itami, J. & Horner, J. D. 1999 Oviposition preference and offspring performance of *Eurosta solidaginis* on genotypes of *Solidago altissima*. *Oikos* **86**, 119-128.
- Crawley, M. J. 1993 *GLIM for Ecologists*. Methods in Ecology. Oxford: Blackwell Science Publications.
- Dawkins R. 1994 *Das egoistische Gen*. Berlin: Spektrum Akademischer Verlag
- Darwin, C. 1859 *On the origin of species by means of natural selection of the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Davis, A. J., Lawton, J. H., Shorrocks, B. & Jenkinson, L. S. 1998 Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *J. Anim. Ecol.* **67**, 600-612.
- del Solar, E. 1968 Selection for and against gregariousness in the choice of oviposition sites by *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **58**, 275-282.
- Dicke, M. 2000 Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology* **28**, 601-617.
- Dobzhansky, T. 1935 Fecundity in *Drosophila pseudoobscura* at different temperatures. *J. Exp. Zool.* **71**, 449-464.
- Donald, H. P. & Lamy, R. 1937 Ovarian rhythm in *Drosophila*. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* **57**, 78-96.
- Driessen, G. & Hemerik, L. 1991 Aggregative response of parasitoids and parasitism in populations of *Drosophila* breeding in fungi. *Oikos* **61**, 96-107.
- Dukas, R., Prokopy, R. J. & Duan, J. J. 2001 Effects of larval competition on survival and growth in Mediterranean fruit flies. *Ecol. Entomol.* **26**, 587-593.
- Eber, S. 2001 Multitrophic interactions: The population dynamics of spatially structured plant-herbivore-parasitoid systems. *Basic Appl. Ecol.* **2**, 27-33.
- Ellers, J., van Alphen, J. J. M. & Sevenster, J. G. 1998 A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *J. Anim. Ecol.* **67**, 318-324.
- Endler, J. A. 1986 *Natural selection in the wild*. Monographs in population biology. Princeton: Princeton University Press.
- Etienne, R., Wertheim, B., Hemerik, L., Schneider, P. & Powell, J. 2002 The interaction between dispersal, the Allee effect and scramble competition affects population dynamics. *Ecol. Modelling* **148**, 153-168.
- Ettema, C. H., Rathbun, S. L. & Coleman, S. C. 2000 On spatiotemporal patchiness and the coexistence of five species of *Chronogaster* (Nematoda: Chronogasteridae) in a riparian wetland. *Oecologia* **125**, 444-452.
- Finn, J. A. & Giller, P. S. 2000 Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography* **23**, 315-327.
- Fogleman, J. C. & Foster, J. L. M. 1989 Microbial colonization of injured cactus tissues (*Stenocereus gummosus*) and its relationship to the ecology of cactophilic *Drosophila mojavensis*. *Appl. Environ. Microbiol.* **55**, 101-105.
- Freese, G. & Zwölfer, H. 1996 The problem of optimal clutch size in a tritrophic system: the oviposition strategy of the thistle gallfly *Urophora cardui* (Diptera, Tephritidae). *Oecologia* **108**, 293-302.
- Galis, F. & van Alphen, J. J. M. 1981 Patch time allocation and search intensity of *Asobara tabida* Nees (Braconidae), a larval parasitoid of *Drosophila*. *Neth. J. Zool.* **31**, 596-611.
- Gause, G. F. 1935 *The struggle for existence*. Baltimore: Williams & Wilkins; online: <http://www.ggause.com/Contgau.htm>.
- Ghent, A. W. 1960 A study of the group-feeding behaviour of larvae of the Jack Pine Sawfly, *Neodiprion pratti banksianae* Roh. *Behaviour* **16**, 110-148.

- Gilbert, D. I. 1980 Dispersal of yeasts and bacteria by *Drosophila* in a temperate forest. *Oecologia* **46**, 135-137.
- Gillespie, J. H. 1977 Natural selection for variance in off-spring numbers: a new evolutionary principle. *Am. Nat.* **111**, 1010-1014.
- Gillespie, J. H. & Turelli, M. 1989 Genotype-environment interactions and the maintenance of polygenic variation. *Genetics* **107**, 321-330.
- Godfray, H. C. J. 1986 Clutch size in a leaf-mining fly (*Pegomya nigritarsis*: Anthomyiidae). *Ecol. Entomol.* **11**, 75-81.
- Godfray, H. C. J. 1987 The evolution of clutch size in invertebrates. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **4**, 117-154.
- Godfray, H. C. J. 1994 *Parasitoids - Behavioral and evolutionary ecology*. Monographs in Behavior and Ecology: Princeton University Press.
- Godfray, H. C. J. & Ives, A. R. 1988 Stochasticity in invertebrate clutch-size models. *Theor. Popul. Biol.* **33**, 79-101.
- Godfray, H. C. J., Partridge, L. & Harvey, P. H. 1991 Clutch size. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**, 409-429.
- Green, R. F. 1986 Does aggregation prevent competitive exclusion? A response to Atkinson and Shorrocks. *Am. Nat.* **128**, 301-304.
- Haccou, P., Alphen, J. J. M. v., Heitmans, W. R. B., Sommeijer, M. J. & van der Blom, J. 1990 Optimal clutch size of parasitoids in stochastically fluctuating environments. *Proceedings of the Second Meeting of Experimental and Applied Entomologists in The Netherlands* **2**, 185-189.
- Hanski, I. 1981 Coexistence of competitors in patchy environments with and without predation. *Oikos* **37**, 306-312.
- Hardy, I. C. W., Griffiths, N. T. & Godfray, H. C. J. 1992 Clutch size in a parasitoid wasp: a manipulation experiment. *J. Anim. Ecol.* **61**, 121-129.
- Harris, M. O., Sandanayaka, M. & Griffin, A. 2001 Oviposition preferences of the Hessian fly and their consequences for the survival and reproductive potential of offspring. *Ecol. Entomol.* **26**, 473-486.
- Hartley, S. & Shorrocks, B. 2002 A general framework for the aggregation model of coexistence. *J. Anim. Ecol.* **71**, 651-662.
- Hassell, M. P. 2000 *The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions*. Oxford Series in Ecology and Evolution. New York: Oxford University Press.
- Heard, S. B. 1998 Resource patch density and larval aggregation in mushroom-breeding flies. *Oikos* **81**, 187-195.
- Heard, S. B. & Remer, L. C. 1997 Clutch-size behavior and coexistence in ephemeral-patch competition models. *Am. Nat.* **150**, 744-770.
- Hedlund, K., Bartelt, R. J., Dicke, M. & Vet, L. E. M. 1996 Aggregation pheromones of *Drosophila immigrans*, *D. phalerata* and *D. subobscura*. *J. Chem. Ecol.* **22**, 1835-1844.
- Hodge, S., Mitchell, P. & Arthur, W. 1999 Factors affecting the occurrence of facilitative effects in interspecific interactions: an experiment using two species of *Drosophila* and *Aspergillus niger*. *Oikos* **87**, 166-174.
- Hoffmeister, T. S. 1999 Wirts-Parasitoid Interaktionen aus evolutionsökologischer Perspektive. Habilitationsschrift. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Hoffmeister, T. S. & Rohlf, M. 2001 Aggregative egg distributions may promote species co-existence - but why do they exist? *Evol. Ecol. Res.* **3**, 37-50.
- Hoffmeister, T. S. & Roitberg, B. D. in Vorb. Do parasitoids affect oviposition strategies of their herbivorous hosts?
- Hoffmeister, T. S., Roitberg, B. D. & Vet, L. E. M. 2002 Linking spatial structure and life-history evolution in multitrophic systems. *Zoology* **105** Suppl. V, 18.
- Hoffmeister, T. S., Thiel, A., Kock, B., Babendreier, D. & Kuhlmann, U. 1999 Pre-patch experience affects the egg distributions pattern in a polyembryonic parasitoid of moth egg batches. *Ethology* **106**, 145-157.
- Hopper, K. R. 1999 Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. *Annu. Rev. Entomol.* **44**, 535-560.
- Hugueny, B. & Cornell, H. V. 2000 Predicting the relationship between local and regional species richness from a patch occupancy model. *J. Anim. Ecol.* **69**, 194-200.
- Interlandi, S. J. & Kilham, S. S. 2001 Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology* **82**, 1270-1282.
- Ives, A. R. 1988 Aggregation and coexistence of competitors. *Ann. Zool. Fenn.* **25**, 75-88.
- Ives, A. R. 1989 The optimal clutch size of insects when many females oviposit per patch. *Am. Nat.* **133**, 671-687.
- Ives, A. R. 1991 Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecol. Mono.* **61**, 75-94.

- Jaenike, J. & James, A. C. 1991 Aggregation and the coexistence of mycophagous *Drosophila*. *J. Anim. Ecol.* **60**, 913-928.
- Janssen, A. 1989 Optimal host selection by *Drosophila* parasitoids in the field. *Funct. Ecol.* **3**, 469-479.
- Janssen, A., Driessen, G., de Haan, M. & Roodbol, N. 1988 The impact of parasitoids on natural populations of temperate woodland *Drosophila*. *Neth. J. Zool.* **38**, 61-73.
- Jones, T. H., Langefors, A., Bonsall, M. B. & Hassell, M. P. 1996 Contest competition in *Drosophila subobscura*. *Res. Pop. Ecol.* **38**, 105-110.
- Kearney, J. N. 1982 Oviposition and feeding on naturally occurring yeasts by *Drosophila* spp., using natural substrates. *Oikos* **39**, 103-112.
- Keasar, T., NeyNifle, M., Mangel, M. & Swezey, S. 2001 Early oviposition experience affects patch residence time in a foraging parasitoid. *Entomol. Exp. Appl.* **98**, 123-132.
- Kouki, J. & Hanski, I. 1995 Population aggregation facilitates coexistence of many competing carrion fly species. *Oikos* **72**, 223-227.
- Krijger, C. L. & Sevenster, J. G. 2001 Higher species diversity explained by stronger spatial aggregation across six neotropical *Drosophila* communities. *Ecol. Lett.* **4**, 106-115.
- Krijger, C. L., Peters, Y. C. & Sevenster, J. G. 2001 Competitive ability of neotropical *Drosophila* predicted from larval developmental times. *Oikos* **92**, 325-332.
- Krimbas, C. B. 1993 *Drosophila subobscura - Biology, genetics and inversion polymorphism*. Hamburg: Verlag Dr. Kovac.
- Kunert, G. & Weisser, W. W. 2003 The interplay between density- and trait-mediated effects in predator-prey interactions: a case study in aphids wing polymorphism. *Oecologia*, DOI: 10.1007/s00442-003-1185-8.
- Lack, D. 1947 The significance of clutch size. *Ibis* **89**, 308-352.
- Larsson, S. & Ekblom, B. 1995 Oviposition mistakes in herbivorous insects: confusion or a step towards a new host plant? *Oikos* **72**, 155-160.
- Lawton, J. H. & McNeill, S. 1979 Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. In *Population dynamics* (ed. R. M. Anderson, B. D. Turner & L. R. Taylor), pp. 223-244: Blackwell.
- Le Masurier, A. D. 1991 Effect of host size on clutch size in *Cotesia glomerata*. *J. Anim. Ecol.* **60**, 107-118.
- Lenke, J. 2000 Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie von Taufliegen. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Lill, J. T. 2001 Selection on herbivore life-history traits by the first and the third trophic levels: the devil and the deep blue sea revisited. *Evolution* **55**, 2236-2247.
- MacArthur, R. H. & Levins, R. 1967 The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* **101**, 377-385.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967 *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Mangel, M. 1989 An evolutionary interpretation of the "motivation to oviposit". *J. Evol. Biol.* **2**, 157-172.
- McDonald, P. T. & McInnis, D. O. 1985 *Ceratitis capitata*: Effects of host fruit size on the number of eggs per clutch. *Entomol. Exp. Appl.* **37**, 207-211.
- Messina, F. J. 1998 Maternal effects on larval competition in insects. In *Maternal effects as adaptations* (ed. T. A. Mousseau & C. W. Fox), pp. 227-243: Oxford University Press.
- Minkenber, O. P. J. M., Tatar, M. & Rosenheim, J. A. 1992 Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos* **65**, 134-142.
- Mitsui, H. & Kimura, M. T. 2000 Coexistence of drosophilid flies: aggregation, patch size diversity and parasitism. *Ecol. Res.* **15**, 93-100.
- Moats, R. A., Bartelt, R. J., Jackson, L. L. & Schaner, A. M. 1987 Ester and ketone components of aggregation pheromone of *Drosophila hydei* (Diptera: Drosophilidae). *J. Chem. Ecol.* **13**, 451-462.
- Morais, P. B., Martins, M. B., Klaczko, L. B., Mendoca-Hagler, L. C. & Hagler, A. N. 1995 Yeast succession in the amazon fruit *Parahancornia amapa* as resource partitioning among *Drosophila* spp. *Appl. Environ. Microbiol.* **61**, 4251-4257.
- Mueller, L. D. 1997 Theoretical and empirical examination of density-dependent selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**, 269-288.
- Munday, P. L., Jones, G. P. & Caley, M. J. 2001 Interspecific competition and coexistence in a guild of coral-dwelling fishes. *Ecology* **82**, 2177-2189.
- Nylin, S. & Gotthard, K. 1998 Plasticity in life-history traits. *Annu. Rev. Entomol.* **43**, 63-68.
- Paine, R. T. 1966 Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* **100**, 65-75.
- Parker, G. A. & Courtney, S. P. 1984 Models of clutch size in insect oviposition. *Theor. Popul. Biol.* **26**, 27-48.

- Partridge, L., Hoffmann, A. A. & Jones, J. S. 1987 Male size and mating success in *D. melanogaster* and *D. pseudoobscura* under field conditions. *Anim. Behav.* **35**, 468-476.
- Pascual, M., Ayala, F. J., Prevosti, A. & Serra, L. 1993 Colonization of North America by *Drosophila subobscura* - Ecological analysis of three communities of drosophilids in California. *Z. Syst. Evolforsch.* **31**, 216-226.
- Pekruhl, N. 2002 Der Einfluss der Ressourcenqualität auf Eiablageentscheidungen bei der Taufliege. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Pianka, E. R. 1981 Competition and niche theory. In *Theoretical ecology - principles and applications* (ed. R. M. May). pp. 167-196. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Powell, J. R. 1997 *Progress and Prospects in Evolutionary Biology - The Drosophila Model*. Oxford: Oxford University Press.
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPheron, B. A., Thompson, J. N. & Weis, A. E. 1980 Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**, 41-65.
- Prophetou-Athanasiadou, D., Hodgson, P. J., Kouloussis, N. & Jones, T. H. 1993 Oviposition behaviour of *Drosophila subobscura* and its parasitoid *Asobara tabida* in the laboratory. *Entomol. Exp. Appl.* **67**, 285-291.
- Püttker, T. 2002 Lokale Artendiversität auf ephemeren Ressourcen. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (ed.) 1993 *Species diversity in ecological communities - Historical and geographical perspectives*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Robertson, F. W. & Reeve, E. 1952 Studies in quantitative inheritance. I. The effects of selection on wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. *J. Genetics.* **50**, 414-448.
- Roff, D. A. 1992 *The evolution of life histories*. London: Chapman & Hall.
- Rohlf, M. 1999 Eiablageverhalten von *Drosophila subobscura* und dessen Fitnesskonsequenzen: eine Analyse auf der Basis individuellen Verhaltens. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Rohlf, M. & Hoffmeister, T. S. 2000 Warum legen *Drosophila*-Individuen ihre Eier aggregiert ab? *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* **12**, 505-508.
- Rohlf, M., Lenke, J. & Hoffmeister, T. S. 2002 Does habitat information influence the egg maturation rate in *Drosophila*? *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* **13**, 77-79.
- Roitberg, B. D., Boivin, G. & Vet, L. E. M. 2001 Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion. *Can. Entomol.* **133**, 429-438.
- Roitberg, B. D., Robertson, I. C. & Tyerman, J. G. A. 1999 Vive la variance: a functional oviposition theory for insect herbivores. *Entomol. Exp. Appl.* **91**, 187-194.
- Roitberg, B. D., Sircom, J., Roitberg, C., van Alphen, J. J. M. & Mangel, M. 1992 Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behav. Ecol.* **3**, 156-165.
- Romstöck-Völkl, M. 1990 Host refuges and spatial patterns of parasitism in an endophytic host-parasitoid system. *Ecol. Entomol.* **15**, 321-331.
- Root, R. B. & Kareiva, P. 1984 The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. *Ecology* **65**, 147-165.
- Rosenheim, J. A. & Rosen, D. 1991 Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: distinguishing the influence of egg load and experience. *J. Anim. Ecol.* **60**, 873-893.
- Rosenzweig, M. L. 1999 *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ruiz-Dubreuil, G. & del Solar, E. 1986 Effect of selection on oviposition site preference in *Drosophila melanogaster*. *Aust. J. Biol. Sc.* **39**, 155-160.
- Sang, J. 1978 The nutritional requirements of *Drosophila*. In *The genetics and biology of Drosophila* vol. 2a (ed. M. Asburner & T. R. F. Wright). pp. 159-192. New York: Academic Press.
- Schippman, R. 2000 Der Einfluß von Substratvariabilität auf das Eiablageverhalten von *Drosophila subobscura*. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Schmidt, J. M. & Smith, J. J. B. 1987 Short time interval time measurement by a parasitoid wasp. *Science*, 903-905.
- Schmidt, J. M. & Smith, J. J. B. 1988 Host volume measurement by *Trichogramma*: mechanism and application to biological control. *Colloques de l'INRA* **43**, 239-248.
- Seeger, J. & Brockman, H. J. 1987 What is bet-hedging? *Oxford Surveys Evol. Biol.* **4**, 182-211.
- Sevenster, J. G. 1996 Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. *J. Anim. Ecol.* **65**, 297-307.

- Sevenster, J. G. & van Alphen, J. J. M. 1996 Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *J. Anim. Ecol.* **65**, 308-324.
- Shea, K., Smyth, M., Sheppard, A., Morton, R. & Chalimbaud, J. 2000 Effect of patch size and plant diversity of Peterson's curse (*Echium plantagineum*) on the oviposition of a specialist weevil *Mogulones larvatus*. *Oecologia* **124**, 615-621.
- Shorrocks, B. 1982 The breeding sites of temperate woodland *Drosophila*. In *The Genetics and Biology of Drosophila* Vol. 3b (ed. M. Asburner, H. L. Carson & J. N. Thompson jr.), pp. 385-428: Academic Press.
- Shorrocks, B. 1991 A need for niches? *Trends Ecol. Evol.* **6**, 262-263.
- Shorrocks, B., Atkinson, W. & Charlesworth, P. 1979 Competition on a divided and ephemeral resource. *J. Anim. Ecol.* **48**, 899-908.
- Shorrocks, B. & Bingley, M. 1990 The problem with zeroes: why don't drosophilids lay eggs? *Oecologia* **85**, 150-152.
- Shorrocks, B. & Rosewell, J. 1986 Guild size in drosophilids: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* **55**, 527-541.
- Shorrocks, B. & Rosewell, J. 1987 Spatial patchiness and community structure: coexistence and guild size of drosophilids on ephemeral resources. In *Organization of Communities: Past and Present* (ed. J. H. R. Gee & P. S. Giller), pp. 29-51. Oxford: Blackwell
- Shorrocks, B., Rosewell, J., Edwards, K. & Atkinson, W. 1984 Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. *Nature* **310**, 310-312.
- Shorrocks, B. & Sevenster, J. G. 1995 Explaining local species diversity. *Proc. Roy. Soc., B* **260**, 305-309.
- Simkova, A., Desdevises, Y., Gelnar, M. & Morand, S. 2000 Co-existence of nine gill ectoparasites (Dactylogyrus: Monogenea) parasitising the roach (*Rutilus rutilus* L.): history and present ecology. *Int. J. Parasitol.* **30**, 1077-1088.
- Slone, D. H. & Croft, B. A. 2000 Changes in intraspecific aggregation and the coexistence of predaceous apples mites. *Oikos* **91**, 153-161.
- Snook, R. R. & So, Y. K. 2000 Association between female remating behavior, oogenesis and oviposition in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila pseudoobscura*. *J. Insect Physiol.* **46**, 1489-1496.
- Sokolowski, M. B. & Turlings, T. C. J. 1987 *Drosophila* parasitoid-host interactions: vibrotaxis and ovipositor searching from the host's perspective. *Can. J. Zool.* **65**, 461-464.
- Starmer, W. T., Peris, F. & Fontdevila, A. 1988 The transmission of yeasts by *Drosophila buzzatii* during courtship and mating. *Anim. Behav.* **36**, 1691-1695.
- Starmer, W. T. & Aberdeen, V. 1990 The nutritional importance of pure and mixed cultures of yeast in the development of *D. mülleri* larvae in *Opuntia* tissues and its relationship to host plant shifts. In *Ecological and evolutionary genetics of Drosophila* (ed. J. S. F. Barker, W. T. Starmer & R. J. MacIntyre), pp. 145-160. New York: Plenum Press.
- Stearns, S. C. 1992 *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Stearns, S. C. 2000 Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* **87**, 476-486.
- Stearns, S. C. & Hoekstra, R. F. 2000 *Evolution - An introduction*. Oxford: Oxford University Press.
- Stephens, P. A., Sutherland, W. J. & Freckleton, R. P. 1999 What is the Allee effect? *Oikos* **87**, 185-190.
- Stokkebo, S. & Hardy, I. C. W. 2000 The importance of being gravid: egg load and contest outcome in a parasitoid wasp. *Anim. Behav.* **59**, 1111-1118.
- Stoll, P. & Prati, D. 2001 Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* **82**, 319-327.
- Strong, D. R. 1988 Parasitoids theory: from aggregation to dispersal. *Trend Eco. Evol.* **3**, 277-280.
- Sunahara, T. & Mogi, M. 2002 Variability of intra- and interspecific competitions of bamboo stump mosquito larvae over small and large spatial scales. *Oikos* **97**, 87-96.
- Thompson, J. N. 1986 Oviposition behaviour and searching efficiency in a natural population of a braconid parasitoid. *J. Anim. Ecol.* **55**, 351-360.
- Thompson, J. N. 1988 Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Appl.* **47**, 3-14.
- Thompson, J. N. & Pellmyr, O. 1991 Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* **36**, 65-89.
- Thompson, J. N., Reichman, O. J., Morin, P. J., Polis, G. A., Power, M. E., Sterner, R. W., Couch, C. A., Gough, L., Holt, R. D., Hooper, D. U., Keesing, F., Lovell, C. R., Milne, B. T., Molles, M. C., Roberts, D. W. & Strauss, S. Y. 2001 Frontiers of ecology. *Bioscience* **51**, 15-24.

- Tilman, D. & Kareiva, P. (ed.) 1997 *Spatial ecology - The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Monographs in population Biology. Princeton: Princeton University Press.
- Toda, M., Kimura, M. & Tuno, N. 1999 Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. *J. Anim. Ecol.* **68**, 794-803.
- Tokeshi, M. 1999 *Species coexistence - Ecological and evolutionary perspectives*. Oxford: Blackwell Science.
- Townsend, C. R., Harper, J. L. & Begon, M. 2000 *Essentials of ecology*. Oxford: Blackwell Science.
- Utida, S. 1967 Collective oviposition and larval aggregation in *Zabrotes subfasciatus* (Boh.) (Coleoptera, Bruchidae). *J. Stored Prod. Res.* **2**, 315-322.
- van Alphen, J. J. M., Bernstein, C. & Driessen, G. 2003 Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 81-87.
- van Alphen, J. J. M. & Drijver, R. A. B. 1982 Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiinae) a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. I. Host stage selection with *Drosophila melanogaster* as host species. *Neth. J. Zool.* **32**, 215-231.
- van Alphen, J. J. M. & Galis, F. 1983 Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. *J. Anim. Ecol.* **52**, 937-952.
- van Alphen, J. J. M. & Janssen, A. R. M. 1982 Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiinae) a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. II. Host species selection. *Neth. J. Zool.* **32**, 194-214.
- van Alphen, J. J. M. & Vet, L. E. M. 1986 An evolutionary approach to host finding and selection. In: *Insect parasitoids*. (edt. J. Waage & D. Greathead), pp. 23-61. London: Academic Press.
- van Lenteren, J. C. 1972 Contact-chemoreceptors on the ovipositor of *Pseudeucoila bochei* Weld (Hym.: Cynipidae). *Neth. J. Zool.* **22**, 347-350.
- van Lenteren, J. C. 1976 The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasite *Pseudeucoila bochei* Weld (Hym.: Cynipidae). *Neth. J. Zool.* **26**, 1-83.
- van Lenteren, J. C. & Bakker, K. 1976 Functional response in invertebrates. *Neth. J. Zool.* **26**, 567-572.
- van Lenteren, J. C. & Bakker, K. 1978 Behavioural aspects of the functional responses of a parasite (*Pseudeucoila bochei* Weld) to its host (*Drosophila melanogaster*). *Netherland Journal of Zoology* **28**, 213-233.
- Vet, L. E. M. 2001 Parasitoid searching efficiency links behaviour to population processes. *Appl. Entomol. Zool.* **36**, 399-408.
- Vet, L. E. M. & Bakker, K. 1985 A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. 2. A quantitative on eight eucoilid species. *Oikos* **44**, 487-498.
- Vet, L. E. M., Datema, A., Janssen, A. & Snellen, H. 1994 Clutch size in a larval-pupal endoparasitoid: consequences of fitness. *J. Anim. Ecol.* **63**, 807-815.
- Völkl, W. & Kraus, W. 1996 Foraging behaviour and resource utilization of the aphid parasitoid *Pauesia unilachni*: adaptation to host distribution and mortality risks. *Entomol. Exp. Appl.* **79**, 101-109.
- Wajnberg, E., Fauvergue, X. & Pons, O. 2000 Patch leaving decisions rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and simulation model. *Behav. Ecol.* **11**, 577-586.
- Walde, S. J. & Murdoch, W. W. 1988 Spatial density dependence in parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* **33**, 441-466.
- Walker, M. & Jones, T. H. 2001 Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. *Oikos* **93**, 177-187.
- Wertheim, B. 2001 *Ecology of Drosophila aggregation pheromone: a multitrophic approach*. Wageningen.
- Wertheim, B., Dicke, M. & Vet, L. E. M. 2002a Behavioural plasticity in support of a benefit for aggregation pheromone use in *Drosophila melanogaster*. *Entomol. Exp. Appl.* **103**, 61-71.
- Wertheim, B., Marchais, J., Vet, L. E. M. & Dicke, M. 2002b Allee effect in larval resource exploitation in *Drosophila*: an interaction between density of adults, larvae and micro-organisms. *Ecol. Entomol.* **27**, 608-617.
- Wertheim, B., Sevenster, J. G., Eijs, I. E. M. & van Alphen, J. J. M. 2000 Species diversity in mycophagous insect communities: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. *J. Anim. Ecol.* **69**, 335-351.
- Williams, I. S., Jones, T. H. & Hartley, S. E. 2001 The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. *Ecol. Entomol.* **26**, 204-211.
- Wilson, K. & Lessells, C. M. 1994 Evolution of clutch size in insects. I. A review of static optimality models. *J. Evol. Biol.* **7**, 339-363.
- Wiskerke, J. S. C., Dicke, M. & Vet, L. E. M. 1993 Larval parasitoid uses aggregation pheromone of adult hosts in foraging behaviour: a solution to the reliability-detectability problem. *Oecologia* **93**, 145-148.

- Woodcock, B. A., Watt, A. D. & Leather, S. R. 2002 Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *J. Anim. Ecol.* **71**, 131-140.
- Worthen, W. B. & McGuire, T. R. 1988 A criticism of the aggregation model of coexistence: non-dependent distribution of dipteran species on ephemeral resources. *Am. Nat.* **131**, 453-458.
- Zaviezo, T. & Mills, N. 2000 Factors influencing the evolution of clutch size in a gregarious insect parasitoid. *J. Anim. Ecol.* **69**, 1047-1057.
- Zera, A. J. & Harshman, L. G. 2001 The physiology of life history trade-offs in animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **32**, 95-126.
- Zwölfer, H. & Arnold-Rinehart, J. 1994 Parasitoids as a driving force in the evolution of the gall size of *Urophora* on Cardueae hosts. In *Plant Galls* (ed. M. A. J. Willimas), pp. 245-257. Oxford: Clarendon Press.
- Zwölfer, H. & Arnold-Rinehart, J. 1994 The evolution of interactions and diversity in plant-insect systems: the *Urophora-Eurytoma* food web in galls on palearctic cardueae. In *Biodiversity and ecosystem function* (ed. E. D. Schulze & H. A. Mooney), pp. 245-233. Berlin: Springer.

English summary

Danksagung



English Summary

Intraspecific aggregations of competing insect larvae across ephemeral resource patches have been shown to be a fundamental control of species coexistence in various insect communities; this is the 'aggregation model of species coexistence'. By aggregating with conspecifics in a few patches, superior competitors create partial refuges allowing inferior species to exist in patches with few or no heterospecific competitors. This ecological mechanism has been widely accepted as the underlying mechanism for the maintenance of local species diversity in insect communities exploiting decaying plant tissues, dung pads, mushrooms or carcasses. In the light of maternal oviposition behaviour, however, the active aggregation of offspring seems to contradict the evolutionary thinking of individual fitness maximization. This means that the ultimate controls that maintain these spatial patterns have not yet been detected in these ecological communities. It has been hypothesized that insects on ephemeral resources have acquired the tendency to aggregate their eggs because offspring perform better when feeding in groups of larvae. This implies the existence of Allee effects, which reduce fitness at low densities, thus resulting in a positive relationship between fitness and density. The aim of the present study was to test whether Allee effects exist for larval development in the vinegar fly *Drosophila subobscura*. *D. subobscura* was a dominant species in local fruit breeding drosophilid communities and the distribution of the fly larvae across decaying fruits was significantly aggregated.

The experimental manipulation of larval densities on various decaying fruits revealed highly non-linear relationships between the survival probability to imago and larval density. Because the larval fitness was positively density dependent on some fruit substrates, this study clearly shows the existence of substrate dependent Allee effects for larval development. Moreover, female flies on the breeding substrates prior to larval development yielded higher survival of the fly larvae; hence adult females enhanced the quality of the larval substrates. Because adult flies are known to inoculate substrates with yeasts, on which the larvae feed, the interaction between females and these microorganisms seems to be the underlying mechanism of this maternal effect on larval development.

Another experimental approach aimed to elucidate how natural enemies affect the density dependent egg-to-adult survival in *D. subobscura*. Again, on some natural breeding substrates the fly larvae gained advantage from group feeding because the per capita risk of parasitism by specialized larval parasitoids decreased with increasing larval density. This benefit was due to a density dependent spatial refuge against two important parasitoid species. Thus, negatively density dependent parasitism of this type can be regarded as a refuge dependent Allee effect for the development of the host larvae. Also, negatively density dependent parasitism was discovered in fruit breeding drosophilid communities under field conditions.

One important result of this study is that the developmental success of the *Drosophila* larvae depends on a number of factors, which appear to be unpredictable to the adult flies. In the light of this unpredictability, there is no simple optimum for the clutch size of *D. subobscura*. The high variation in clutch size in *D. subobscura* observed in this study is therefore interpreted as a mixed oviposition strategy, which combines elements of *bet hedging* (laying small clutches on many substrate patches) as well as *gambling* (laying large clutches on few patches). The *gambling* strategy is likely to be favoured when both substrate as well as refuge dependent Allee effects reduce fitness at low larval densities. Thus, natural selection can facilitate intraspecific egg aggregation in *Drosophila*, even though competition typically increases with increasing larval density. In conclusion, the results of this study provide an evolutionary explanation of the aggregation model of species coexistence.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit konnte nur durch die tatkräftige Unterstützung von einer Reihe hilfsbereiter Menschen erfolgreich beendet werden.

In aller erster Linie möchte ich meinem Doktorvater Dr. Thomas S. Hoffmeister danken, der sich in jeglicher Hinsicht für das Gelingen meines Promotionsvorhabens eingesetzt hat. Seine immerwährende Diskussionsbereitschaft und konstruktive Kritik haben wesentlich zur Strukturierung meiner Pläne beigetragen.

Ein ganz besonderer Dank geht an Frau Ina Berndt, die mich durch unermüdliches „Medium- und Agarkochen“ bei der Aufrechterhaltung der Fliegenzuchten und meinen Experimenten unterstützt hat. Frau Berndt war auch maßgeblich an der zeitaufwendigen Bestimmung des Zuckergehaltes der Früchte beteiligt. In diesem Zusammenhang danke ich auch Frau Ponik und Herrn Dr. Künnemann aus dem Isotopenlabor des Biologiezentrums, die die apparative Ausstattung für die Zuckeranalysen und ihr Knowhow bereitstellten.

Andra Thiel und Mareike Buck haben mich mit Wespen aus den Parasitoidenzuchten versorgt.

Herrn Dr. Nickol danke ich recht herzlich für die Erlaubnis und die Unterstützung der Freilandarbeit im Botanischen Garten.

Den studentischen Hilfskräften Nina Bergmann und Rike Stelkens danke ich für die fleißige Präparation von Hunderten von *Drosophila*-Flügeln.

Bei der Sammlung von frischen wie vergammelten Früchten haben mir Frau Ina Berndt, Thomas S. Hoffmeister, Lars Kürschner, Rike Stelkens und Andra Thiel geholfen.

Meiner Mitdoktorandin Andra Thiel sowie den (ehemaligen) Diplomanden Munjong Kolß, Ulf Tölch und Thomas Püttker danke ich für eine sehr angenehme und erheiternde Arbeitsatmosphäre.

Prof. Dr. Th. Bauer, Prof. Dr. H.J. Braune, Andra Thiel, Munjong Kolß und Ulf Tölch haben für viele hilfreiche Diskussionen zur Verfügung gestanden.

Finanzielle Unterstützung erhielt ich durch ein Graduiertenstipendium des Landes Schleswig-Holstein (2000-2002). Ab April 2002 wurde meine Arbeit durch eine Sachmittelbeihilfe durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützt (Ho 1251/8-1). Der Schleswig-Holsteinischen Universitätsgesellschaft und der European Science Foundation danke ich für die Gewährung von Reisestipendien, die es mir erlaubten, die Ergebnisse meiner Arbeit auf internationalen Kongressen vorzustellen.