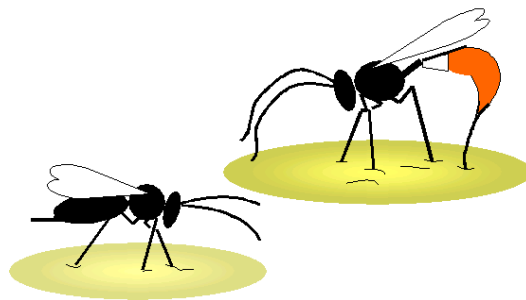


Aus dem Zoologischen Institut

- Tierökologie -

Die Bedeutung von Habitatparametern für das Suchverhalten parasitischer Wespen



Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

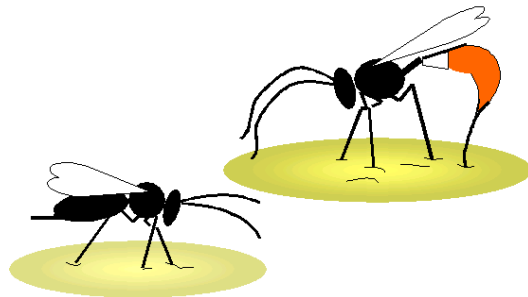
Andra Thiel

März 2004

Referent:	Prof. Dr.Th. Bauer
Korreferent:	Prof. Dr. H.-J. Braune
Tag der mündlichen Prüfung:	26.April 2004
Zum Druck genehmigt:	Kiel, 26.04.04

Der Dekan

Die Bedeutung von Habitatparametern für das Suchverhalten parasitischer Wespen



When we contemplate every complex structure and instinct as the summing up of many contrivances each useful to the possessor, nearly in the same way as when we look at any great invention ... how far more interesting will the study of natural history become!

- Charles Darwin, 1859

Inhalt

1 Einleitung	1
1.1 Die Theorie des optimalen Suchverhaltens	4
1.2 Informationsnutzung als Lösung	8
1.3 Ziele der vorliegenden Arbeit	10
2 Untersuchte Tiergruppe und generelle Methoden	13
2.1 Charakterisierung der untersuchten Parasitoiden-Arten	15
2.1.1 Biologie der Brackwespe <i>Asobara tabida</i>	17
2.1.2 Biologie der Schlupfwespe <i>Venturia canescens</i>	21
2.2 Ursprung, Hälterung und Zucht der Versuchstiere	25
2.2.1 <i>Asobara tabida</i>	25
2.2.2 <i>Venturia canescens</i>	27
2.3 Datenaufnahme und statistische Auswertung	29
2.3.1 Anmerkungen zur Durchführung der Versuche	29
2.3.2 Statistische Auswertung der Daten	31
3 Einfluss der Patchverfügbarkeit auf das Suchverhalten von <i>Asobara tabida</i>	35
3.1 Das Suchverhalten bei unterschiedlicher Patchverfügbarkeit: Eine Analyse auf der Basis des Grenzertragstheorems	38
3.1.1 Material und Methoden	38
3.1.2 Ergebnisse	42
3.1.3 Diskussion	47
3.2 Das Suchverhalten bei unterschiedlicher Patchverfügbarkeit: Die Form der Reaktionskurve	54
3.2.1 Material und Methoden	54
3.2.2 Ergebnisse	56
3.2.3 Diskussion	58

4 Einfluss von Habitatparametern und Lebenszyklus auf das Suchverhalten von <i>Venturia canescens</i>	63
4.1 Die Abhängigkeit des Suchverhaltens von der Begegnungsrate mit Patches bei zehn <i>Venturia canescens</i>-Linien im Vergleich	67
4.1.1 Material und Methoden	67
4.1.2 Ergebnisse	71
4.1.3 Diskussion	81
4.2 Der Einfluss von Vorerfahrung, Lebenszyklus und Ökologie auf das Suchverhalten von <i>Venturia canescens</i>	86
4.2.1 Material und Methoden	86
4.2.2 Ergebnisse	91
4.2.3 Diskussion	98
5 Der Einfluss der Patchqualität auf das Suchverhalten von Parasitoiden	107
5.1 Einfluss der Patchqualität und des Eivorrats auf das Suchverhalten von <i>Asobara tabida</i>	110
5.1.1 Material und Methoden	110
5.1.2 Ergebnisse	112
5.1.3 Diskussion	115
5.2 Wirtsdichte, Wirtsart und Parasitierungsstatus des Wirtes als Faktoren der Patchqualität für <i>Asobara tabida</i>	117
5.2.1 Material und Methoden	117
5.2.2 Ergebnisse	120
5.2.3 Diskussion	124
5.3 Einfluss der Patchqualität und des Eivorrats auf das Suchverhalten von <i>Venturia canescens</i>	127
5.3.1 Material und Methoden	127
5.3.2 Ergebnisse	129
5.3.3 Diskussion	133
6 Schlussbetrachtung	137
6.1 Die Ursachen von Verhaltensänderungen und Datenvarianz	141
6.1.1 Genetische Unterschiede	141
6.1.2 Exogene Effekte	142
6.1.3 Endogene Effekte	142
6.1.4 Verschiedene Lebenszyklus-Strategien	143
6.1.5 Unterschiedliche Erfahrungen	144

6.2 Mechanismen, mit denen Parasitoiden auf Erfahrungen reagieren könnten	147
6.2.1 Das Schubladen-Modell	147
6.2.2 Das Zunahme-Abnahme-Modell (<i>increment-decay model</i>)	148
6.3 Ein Ausblick	153
7 Zusammenfassung	155
8 Summary	161
9 Referenzen	167
9.1 Literaturverzeichnis	169
9.2 Danksagung	177
9.3 Lebenslauf	179

1

Einleitung

Pilze finden ist denkbar einfach: Du musst nur im richtigen Moment an die richtige Stelle schauen! - E.-W. Thiel, pers. Mitt.

1. Einleitung

Auf einer Lichtung im Wald ist ein Mann auf der Suche nach Pilzen. Da er bereits einige gefunden hat, geht er zunächst einmal davon aus, dass auch noch weitere vorhanden sind. Doch die Champignons sind hinter den Grasbüscheln nur schwer zu entdecken und so hat der Sammler schon seit geraumer Zeit keinen weiteren Pilz finden können. Er fragt sich, ob es nicht vielleicht noch eine weitere Lichtung mit Pilzen in der Nähe gibt, auf der er eventuell erfolgreicher wäre. Der Pilzsammler ist bereits etwas unter Zeitdruck, bald wird es anfangen zu dämmern. Und leider reichen die bisher gefundenen Pilze noch nicht für ein vollständiges Abendessen aus. Er geht ein Stück in den Wald hinein, doch da er in jener Richtung keine weitere Lichtung entdecken kann, kommt er wieder zurück und sucht erst einmal auf der alten Lichtung weiter. Tatsächlich findet er auch noch ein paar Pilze, was ihn vorübergehend motiviert pfeifen lässt. Allerdings lässt den Sammler auch der Gedanke an eine ergiebiger Lichtung, die sich womöglich in der Nähe befindet, nicht los. Er geht wiederum in den Wald hinein. Nach wenigen Metern dreht er sich noch einmal zögernd zurück zu der bereits abgesuchten Waldwiese, um dann aber entschlossen tiefer zwischen die Bäume vorzudringen...

Dieses hypothetische Beispiel eines Pilzsammlers entspricht einer Situation, die wohl fast jede(r) so oder ähnlich bereits erlebt hat. Ich habe sie dargestellt, weil es erstaunliche Parallelen zwischen diesem Pilzsammler und einem nach Raupen stochernden Specht oder auch einer nach Wirten suchenden Schlupfwespe gibt. Sie alle wollen etwas finden, und zwar möglichst viel davon in möglichst kurzer Zeit. Um dies zu schaffen, müssen sie einen optimalen Mittelweg finden zwischen dem Suchen nach dem Ort, an dem die begehrte Ressource vorkommen könnte (dem sogenannten Patch) und der Suche an einem solchen Ort, da die Ressourcen nicht offen zu erkennen sind. Wird nicht gründlich genug an einem Ort gesucht, sondern die Suche vorschnell aufgegeben, verschwenden die Suchenden Zeit mit ständigem Ortswechsel. Wird, im anderen Extrem, ein einmal gefundener Patch zu gründlich abgesucht, verpassen die Suchenden die Chance, anderswo erfolgreicher sein zu können.

1.1. Die Theorie des optimalen Suchverhaltens

Die Theorie des optimalen Suchverhaltens (TOS) ist ein wichtiger Teilbereich der Verhaltensökologie. Sie versucht Vorhersagen darüber zu machen, welche Suchstrategie unter bestimmten Umweltbedingungen die Fitness eines Tieres maximieren würde und daher zu erwarten ist. Dabei wird nicht davon ausgegangen, dass Tiere tatsächlich Kosten-Nutzen Rechnungen aufstellen und sich dann bewusst für eine bestimmte Strategie entscheiden. Die Voraussagen der TOS stützen sich vielmehr auf die folgenden Annahmen (Begon et al. 1998): 1) Ein Tier, das in der Lage ist, sich und seinen Nachwuchs effektiv mit Nahrung zu versorgen, wird wahrscheinlich mehr Nachkommen haben als ein weniger effizientes Tier. Daher finden sich genetische Kombinationen, die ihrem Träger einen effizienten Nahrungserwerb ermöglichen, im Genpool zukünftiger Generationen verstärkt wieder, während nachteilige Genkombinationen mit der Zeit verschwinden (Stearns & Hoekstra 2000). 2) Ein Tier sollte aufgrund der natürlichen Selektion ein optimales Suchverhalten ausgebildet haben, soweit dies die Beschränkungen, denen es aufgrund seiner Umwelt oder seiner Stammesgeschichte unterliegt, zulassen. 3) In Experimenten, die die Biologie des Tieres berücksichtigen, können die Vorhersagen theoretischer Modellvorstellungen getestet werden. Solche Experimente sind bereits häufig durchgeführt worden, selbst Menschen waren hierbei Gegenstand der Untersuchung, und in den meisten Fällen konnten die Vorhersagen der Modelle zumindest qualitativ bestätigt werden (Stephens & Krebs 1986). Durch die TOS konnten inzwischen auch lang bekannte Phänomene im Tierreich erklärt werden, die zuvor als Fehlleistungen der Tiere gedeutet worden waren, z.B. die Beobachtung, dass Notonectiden ein Beutetier oft nur unvollständig aussaugen bevor sie sich einem neuen zuwenden (Cook & Cockrell 1978), dass Parasitoiden häufig bereits parasitierte Wirte mit einem weiteren Ei belegen (van Alphen & Visser 1990) oder dass Bienen des öfteren mit nur teilweise gefülltem Kropf zum Stock zurückfliegen (Schmid-Hempel et al. 1985). Ginge man davon aus, dass die genannten Tiere den Gewinn pro Beutetier, Wirt oder Suchflug maximieren sollten (*short-term rate maximization*, Stephens & Krebs 1986), wären die beschriebenen Verhaltensmuster in der Tat nachteilig. Da die Anzahl der von einem Tier produzierten Nachkommen (bzw. seine Fitness) hingegen in den allermeisten Fällen von dem Sucherfolg bestimmt wird, den das

Tier in seinem gesamten Leben erreicht, sollte man aber davon ausgehen, dass die Tiere ihren Sucherfolg auch über diese große Zeitspanne hinweg optimieren (*long-term rate maximization*, Stephens & Krebs 1986). Unter diesem neuen Gesichtspunkt stellten sich dann die oben beschriebenen Verhaltensmuster als äußerst ökonomische Entscheidungen dar (Stephens & Krebs 1986).

Eines der bekanntesten Modelle der TOS ist wahrscheinlich das Grenzertragstheorem (GET) von Charnov (1976). Es sagt aus, dass ein Patch in dem Moment verlassen werden sollte, in dem die Ertragsrate im Patch (also die Anzahl der pro Zeiteinheit gefressenen Beutestücke oder parasitierten Wirte) auf die im Habitatsdurchschnitt maximal zu erreichende Rate abfällt. Denn sobald der Gewinn unter das Habitatmittel sinkt, ist der zu erzielende Ertrag auf über 50 % aller anderen Patches im Habitat größer als auf dem derzeitigen und der Suchende sollte daher auf einen neuen Patch wechseln. Das GET lässt sich am einfachsten grafisch erläutern (Abb. 1.1.1 und 1.1.2): Auf der Abszisse befindet sich eine Zeitachse, wobei links von der Ordinate die Zeit aufgetragen ist, die der Suchende für das Wechseln zwischen Patches benötigt (die sog. Reisezeit) und rechts von der Ordinate die Aufenthaltsdauer in einem Patch. Auf der Ordinate wird der kumulative Gewinn aufgetragen. Da anfangs die Ressource noch reichlich im Patch

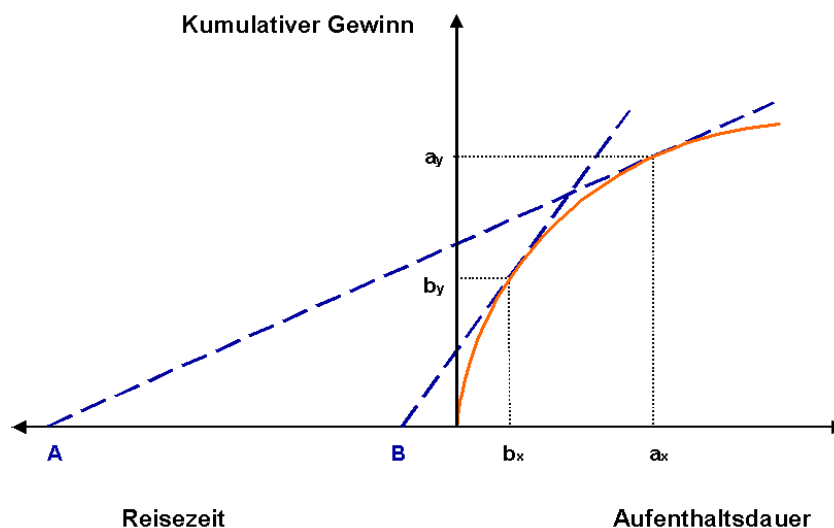


Abb. 1.1.1: Der Effekt unterschiedlich langer Reisezeiten auf die optimale Aufenthaltszeit auf einem Patch. Die orange Kurve gibt die Gewinnkurve des Patches an, die gestrichelten, blauen Linien geben die entweder von einer langen (A) oder von einer kurzen (B) Reisezeit ausgehenden Tangenten an, deren Schnittpunkt mit der Gewinnkurve die optimale Aufenthaltszeit auf einem Patch (a_x bzw. b_x) angibt. Für weitere Erläuterungen des Modells s. Text.

vorhanden ist, ist die Steigung der Gewinnkurve zunächst relativ steil. Je länger aber der Suchende bereits Ressourcen aus dem Patch extrahiert hat, desto länger braucht er, um noch weitere Ressourceneinheiten zu finden und desto flacher wird die Steigung der Gewinnkurve. Legt man eine Tangente so an die Gewinnkurve an, dass sie die x-Achse bei der durchschnittlichen Reisezeit zwischen Patches schneidet, ergibt der Schnittpunkt der Tangenten mit der Gewinnkurve die optimale Aufenthaltsdauer auf dem Patch an.

Diese graphische Methode gilt allerdings nur für den Fall, dass alle Patches des Habitats von gleicher Qualität sind. Auf das Suchverhalten eines Parasitoiden bezogen entspricht die Steigung der Tangenten der maximalen durchschnittlichen Parasitierungsrate im Habitat, und längere oder kürzere Aufenthaltszeiten ergäben jeweils geringere Steigungen der Geraden. Lange Reisezeiten zwischen den Patches senken den Wert eines Habitats und führen daher zu längeren Aufenthaltszeiten auf den einzelnen Patches (Abb.1.1.1). Neben der Reisezeit zwischen den Patches beeinflusst natürlich auch die Qualität der Patches die Höhe des Grenzertrages eines Habitats. Je mehr Ressourcen die Patches eines Habitats im Mittel enthalten, desto größer ist auch der Grenzertrag (Abb.1.1.2).

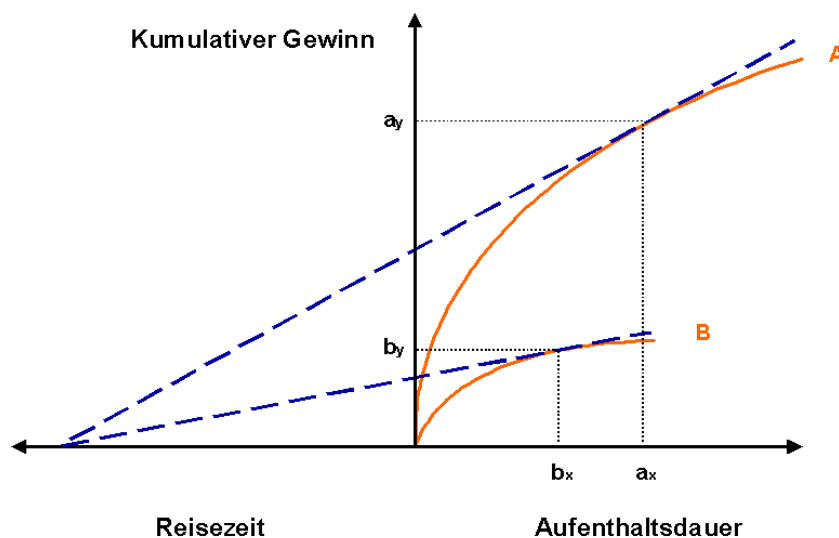


Abb. 1.1.2: Der Effekt unterschiedlicher mittlerer Patchqualitäten auf die optimale Aufenthaltszeit auf einem Patch. Die Kurve A gibt die Gewinnkurve eines reichhaltigen Patches an, die Kurve B die eines wenig ergiebigen Patches. Die gestrichelten, blauen Linien stellen von der mittleren Reisezeit ausgehende Tangenten dar, deren jeweiliger Schnittpunkt mit einer Gewinnkurve die entsprechende optimale Aufenthaltszeit auf einem Patch (a_x bzw. b_x) angibt. Für weitere Erläuterungen siehe Text.

Variieren in einem Habitat die Patchqualitäten und/oder die Reisezeiten, sind für die graphische Lösung entsprechend die Mittelwerte für das Habitat einzutragen.

Maximiert der Suchende nun $N/T_R + T_A$ (wobei N = mittlere Anzahl von Parasitierungen pro Patch, T_R = mittlere Reisezeit zwischen den Patches und T_A = mittlere Aufenthaltszeit auf den Patches), so entspricht dies der Maximierung des Gewinns über die gesamte Aufenthaltszeit im Habitat (*long-term rate maximization*) und damit einem maximalen Sucherfolg über die gesamte Lebensdauer eines Parasitoiden (Iwasa et al. 1981).

Insgesamt lassen sich aus dem GET drei experimentell überprüfbare Vorhersagen ableiten (Stephens & Krebs 1986): 1) Längere Reisezeiten sollten zu längeren Patchaufenthaltszeiten führen. 2) Alle Patches eines Habitats sollten bis auf das gleiche Ertragsniveau (den Grenzertrag) ausgebeutet werden. 3) Innerhalb eines Habitats sollten die Aufenthaltszeiten auf besseren Patches länger sein als auf schlechteren Patches, wobei Patches, deren Ertrag unter dem Grenzertrag liegt, sofort wieder verlassen werden sollten. In den über 25 Jahren, die seit der Einführung des GET vergangen sind, haben sich sehr viele WissenschaftlerInnen in theoretischen und praktischen Arbeiten damit auseinandergesetzt. In den letzten vier Jahren (Jan. 1999 – Dez. 2003) beschäftigten sich 36 Arbeiten explizit mit dem GET, die zugrunde liegende Publikation (Charnov 1976) wurde 1190 mal zitiert! (*ISI Web of Science*). Es hat sich also offensichtlich, trotz zahlreicher Einwände und Erweiterungsvorschläge (Stephens & Krebs 1986), als theoretisches Konzept mit seinen Vorhersagen bewährt.

Eine der unrealistischen Grundannahmen des Modells ist die, dass ein Suchender allwissend ist in Bezug auf die durchschnittliche Reisezeit im Habitat, die mittlere Habitatqualität und die aktuelle Qualität des Patches, in dem er sich gerade aufhält. Daher kann das GET auch nur aufzeigen, was ein Suchender theoretisch tun sollte, um sich optimal zu verhalten. Es liefert keine praktische Regel dafür, wie der Suchende dieses Optimum tatsächlich erreichen kann (Stephens & Krebs 1986).

1.2. Informationsnutzung als Lösung

Der anfangs dargestellte Pilzsammler hat vermutlich keine mathematischen Gleichungen gelöst, um seine Entscheidung bezüglich des Verlassens der Lichtung, auf der er sich gerade befand, zu treffen. Wahrscheinlich würde er angeben, „aus dem Bauch heraus“ gehandelt zu haben. Und auch dies wäre eine weitere Gemeinsamkeit mit Specht und Schlupfwespe, denen ich ebenfalls nicht das bewusste Anwenden bestimmter Strategien unterstellen möchte.

Es gibt zwei Möglichkeiten, wie ein nur mangelhaft informierter, ein nicht-allwissender, Suchender der optimalen Lösung nahe kommen kann. Die erste Möglichkeit wäre, dass er über eine angeborene Regel verfügt, wann ein Patch zu verlassen ist. Diese Möglichkeit wird sich vor allem dann bewähren, wenn sich Habitats kaum verändern. Der Suchende wäre dann optimal an die gegebenen Bedingungen angepasst und könnte sich von Anfang an bestmöglich verhalten. Allerdings könnte er auf Veränderungen in seinem Lebensraum nicht unmittelbar reagieren; eine veränderte, bessere Suchstrategie

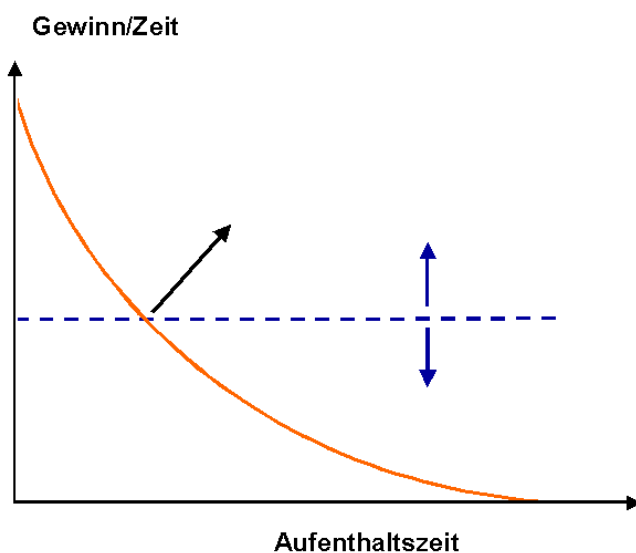


Abb.1.2.1: Die Gewinnkurve eines Patches ist hier als Gewinnrate gegen die Aufenthaltszeit aufgetragen. Der geschätzte Grenzertrag des Habitats, der sich theoretisch mit jeder neu gemachten Erfahrung verändern kann (durch blaue Pfeile angedeutet), ist als gestrichelte Linie dargestellt. Ein Patch sollte genau dann verlassen werden (schwarzer Pfeil), wenn der Ertrag des Patches auf den geschätzten Grenzertrag des Habitats abfällt.

würde nur über mehrere Generationen hinweg herausselektiert werden können.

Eine flexiblere Möglichkeit wäre die Nutzung von zur Verfügung stehenden Informationen zur aktuellen Situation. Der Suchende könnte beispielsweise einen Patch dann verlassen, wenn er ihn bis zu dem Punkt ausgebeutet hat, den er aufgrund vorheriger Erfahrungen für den Grenzertrag des Habitats hält (Abb. 1.2.1). Mc Namara & Houston (1985 und 1987) haben gezeigt, dass ein

Suchender, der zu Beginn nicht mehr als eine wache Idee von der tatsächlichen Qualität seines Habitats hat, sich sehr schnell durch das Einbeziehen von Informationen dem tatsächlichen Wert annähern und dementsprechend sein Verhalten optimieren kann. Allerdings ist das Nutzen von Informationen (= Lernen) auch mit Kosten verbunden, sowohl mit physiologischen (Bau und Unterhalt eines adäquaten Nervensystems) als auch mit Zeitkosten (Erwerb von Informationen), und beide Kostentypen können sich wiederum negativ auf die Fitness eines Suchenden auswirken (Shettleworth 1998, Dukas 1998, Nolfi & Floreano 1999). Daher hat Stephens (1989) formuliert, dass das Erlernen der aktuellen Habitatqualität nur dann stattfinden sollte, wenn das Gelernte auch tatsächlich das Potential hat, das Verhalten eines Suchenden ändern zu können. Das bedeutet, dass die aufgenommenen Informationen eine gewisse Aussagekraft bezüglich des zukünftigen Sucherfolges haben müssen. Dieses ist am ehesten der Fall, wenn sich die Qualität des Habitats nicht innerhalb einer Generation verändert, wohl aber zwischen Generationen variiert (Stephens 1989). Als mindeste Voraussetzung gab Dukas (1998) an, dass ein Suchender die Informationen über Veränderungen schneller aufnehmen und verarbeiten können muss, als die Veränderungen im Habitat stattfinden.

Interessanterweise sind empirische Belege für den oben angenommenen Zusammenhang zwischen der Habitatvariabilität und dem Lernverhalten kaum vorhanden. Ausnahmen bilden hier Untersuchungen von Odling-Smee & Braithwaite (2003) über das räumliche Lernen bei Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*) und die Analyse von Mettke-Hoffmann et al. (2002) über den Zusammenhang von Erkundungsverhalten und natürlicher Habitatvariabilität bei verschiedenen Papageien. Für Parasitoiden konnte gezeigt werden, dass die Fähigkeit zum assoziatives Lernen von mit Wirtsbegegnungen zusammenhängenden Duftstoffen umso stärker ausgeprägt ist, desto größer das potentielle Wirtsspektrum des Parasitoiden ist (Steidle & Loon 2003). Zudem ist es kürzlich für *Drosophila melanogaster* gelungen, im Labor Linien mit besonders ausgeprägtem Lernvermögen zu züchten, indem man die Eiablagebedingungen der Fliegenweibchen stets innerhalb einer Generation stabil hielt aber zwischen den Generationen wechselte (Mery & Kawecki 2002).

1.3 Ziele der vorliegenden Arbeit

Es ist eine heute weitestgehend akzeptierte Erkenntnis, dass Lernprozesse bei bezüglich des Suchverhaltens zu treffenden Entscheidungen eine große Rolle spielen; die meisten Untersuchungen hierzu wurden an Vögeln durchgeführt (Shettleworth 1998). Allerdings gibt es noch eine weitere Tiergruppe, die für erstaunliche kognitive Leistungen bekannt ist, erstaunlich besonders wegen ihrer relativ geringen Hirngröße: die Insekten (Papaj & Lewis 1993). Parasitische Wespen etwa sind besonders gut für Untersuchungen zur TOS geeignet (Godfray & Shimada 1999), weil bei ihnen der Sucherfolg direkt mit ihrer Fitness gekoppelt ist (s. Kapitel 2 dieser Arbeit).

Um sich den oben angeführten theoretischen Vorhersagen entsprechend verhalten zu können, müssen die suchenden Tiere Informationen von zwei verschiedenen räumlichen und zeitlichen Ebenen miteinander verbinden: der Ebene des aktuell abgesuchten Patches und der vom übrigen Habitat. Auf welche Weise und unter welchen Bedingungen parasitische Wespen Informationen nutzen, um die Qualität eines einzelnen Patches einschätzen zu können, ist auch schon relativ ausführlich untersucht worden; ob und wie sie dagegen Informationen auf der Ebene des Habitats sammeln, nur unzureichend (van Alphen & Jervis 1996, van Alphen et al. 2003). Vor allem fehlten bislang direkt beobachtbare Versuche unter kontrollierten Laborbedingungen, um theoretische *a priori* Modelle, wie das GET, mit dem Verhalten real existierender Parasitoiden in Einklang bringen zu können (Godfray 1994, van Alphen & Jervis 1996). Ich habe daher in meiner Arbeit den Einfluss von vorangegangenen Erfahrungen auf das Suchverhalten von Parasitoiden untersucht. Dabei ist es mir zumeist gelungen, in den durchgeführten Experimenten nur einen einzigen Parameter variieren zu lassen. Allerdings fielen diese Versuche im Vergleich zu den natürlichen Bedingungen, unter denen eine Wespe im Freiland suchen muss, entsprechend einfacher aus; ermöglichten dafür aber eine weitgehende Deutung der erhaltenen Daten. Damit konnte ich eine gute Basis für zukünftige, den natürlichen Bedingungen noch stärker entsprechende, Untersuchungen zu diesem Thema schaffen.

Insbesondere habe ich mich mit vier Fragestellungen im Detail beschäftigt:

- 1) Beeinflusst die Länge des Zeitintervalls zwischen Patchbesuchen tatsächlich die Aufenthaltszeit eines Parasitoiden auf einem Patch und damit den Grad der Patchausbeutung? Welche Möglichkeiten haben Parasitoiden, um auf die Patchabundanz in ihrem Habitat reagieren zu können? (Kapitel 3)
- 2) Inwiefern beeinflussen die Ökologie und der Lebenszyklus (*life history*) eines Parasitoiden, ob und wie Informationen zur Optimierung des Suchverhaltens herangezogen werden (können)? (Kapitel 4)
- 3) Verändern sich Aufenthaltszeit und Grad der Patchausbeutung in Abhängigkeit von der Qualität der Patches, die ein Parasitoid zuvor besucht hat? Welche Parameter der Patchqualität werden von Parasitoiden erinnert? (Kapitel 5)
- 4) Welche Faktoren bewirken, dass Parasitoiden sowohl individuell als auch art-spezifisch auf identische Informationen unterschiedlich reagieren (können)? (Kapitel 3, 4 und 5)

Mit diesen Untersuchungen bin ich zum Teil in bislang unbetretenes Terrain vorgedrungen, da Studien dieser Art zuvor hauptsächlich an Wirbeltieren durchgeführt worden sind. Viele Fragestellungen ähneln zwar eher jenen, die zumeist in der Psychologie, bei Studien zum Lernverhalten, zum Einsatz kommen, ihre grundsätzliche Eignung für Fragestellungen aus Bereichen der Ethologie oder der Ökologie ist aber gegeben (Shettleworth 1984). Inwiefern es sich bei den beobachteten Phänomenen tatsächlich um Lernverhalten handelt, werde ich in der Schlussbetrachtung diskutieren.

Untersuchte Tiergruppe und generelle Methoden

Models are metaphorical (albeit sometimes accurate) descriptions of nature and there can never be a “correct” model. It is the job of the ecological detective to determine the support that the data offer for each competing model or hypothesis.

– Ray Hilborn & Marc Mangel, 1997

I’m a detective, really, who assembles clues into a coherent picture.

– Jon Schnute, 1987

2 Untersuchte Tiergruppe und generelle Methoden

2.1 Charakterisierung der untersuchten Parasitoidenarten

Parasitoiden, die auf der Suche nach Wirtsorganismen für ihren Nachwuchs sind, eignen sich für verhaltensökologische Untersuchungen besonders gut (Godfray & Shimada 1999), weil bei ihnen eine sehr direkte Beziehung zwischen einer Verhaltensweise und deren Auswirkungen auf die Fitness des Parasitoiden besteht. Im Vergleich dazu sind Verhaltensweisen, die ein Räuber bei der Beutesuche zeigt, zwar direkt mit seinem Fangerfolg verknüpft, die Verbindung zur Fitness des Räubers kann allerdings nur über die theoretisch durch den Beuteerwerb zu produzierenden Nachkommen abgeschätzt werden. Ein Parasitoid legt ein oder mehrere Eier in oder an einen Wirtsorganismus, zumeist eine Insektenlarve. Die geschlüpfte Parasitoidenlarve ernährt sich vom Gewebe dieses Wirts und tötet ihn, gegen Ende ihrer eigenen Entwicklung, ab (Abb. 2.1.1).

Wie lange ein Parasitoidenweibchen an einem bestimmten Ort, dem Patch, nach Wirten sucht, beeinflusst stark, wie viele Wirte es in seinem kurzen Leben finden und parasitieren kann (Godfray 1994). Damit ergeben sich aus den entsprechenden Entscheidungen des Weibchen direkte Fitnesskonsequenzen und das gesamte Suchverhalten sollte einem entsprechend hohen Selektionsdruck unterliegen.

Ein weiterer Aspekt, der Parasitoiden sehr geeignet für die hier vorliegenden Untersuchungen macht, ist die Tatsache, dass Lernverhalten bei den parasitischen Hymenopteren vielfach nachgewiesen wurde (Godfray & Waage 1988, van Alphen et al. 2003). So beeinflusst die Zahl der potentiellen Konkurrentinnen, mit denen Weibchen vor einem Versuch zusammen gehalten werden, wie intensiv später besuchte Patches ausgebeutet werden (Hoffmeister et al. 2000, Visser et al. 1992). Zudem kann der Grad der Patchausbeutung abhängig sein von der Wirtsart im Patch und den zuvor gefundenen Wirtsarten (van Alphen & van Harsel 1982, Vos et al. 1998), von der Zahl der Wirte in zuvor besuchten Patches (Hubbard & Cook 1978, Rosenheim & Rosen 1991) und von der Qualität des besuchten Patches selbst (Driessen & Bernstein 1999, Haccou et al. 1991, Hemerik et al. 1993, Vet et al. 1995, Wajnberg et al. 2000). Allerdings wurden die Parasitoiden in den allermeisten Untersuchungen unter dauerhafter Beobachtung nur mit einem einzigen Patch konfrontiert oder sie wurden in

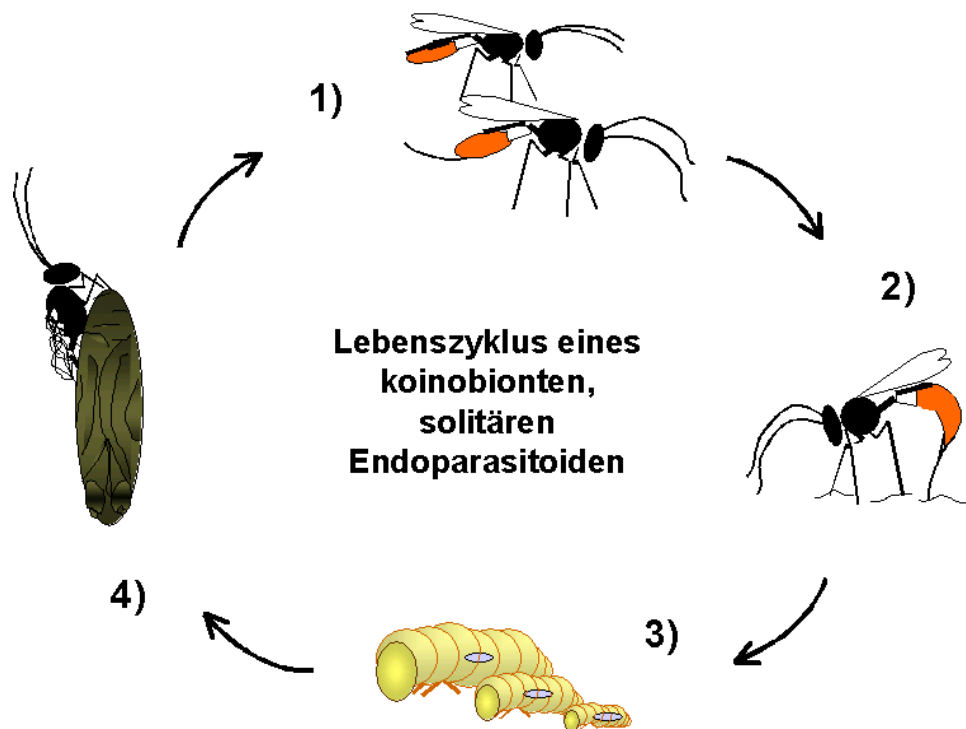


Abb.2.1.1: Schematische Darstellung eines bei Parasitoiden häufigen Lebenszyklus. 1) Die Adulten verpaaren sich. 2) Das Weibchen macht sich auf die Suche nach zumeist in einem Substrat versteckt liegenden Wirten, um diese mit einem (Solitärparasitoid) oder mehreren Eiern (Gregärparasitoid) zu belegen. Dabei legt ein Ektoparasitoid das Ei außen an den Wirt und ein Endoparasitoid in ihn hinein. 3) Die Parasitoidenlarve schlüpft aus dem Ei und im dargestellten Fall wächst sie zunächst nicht weiter und schädigt den Wirt auch nicht sonderlich (koinobiontischer Lebenszyklus). Der Wirt entwickelt sich äußerlich normal weiter bis zur Verpuppung. 4) Nun erst fährt die Parasitoidenlarve in ihrer Entwicklung fort und frisst den Wirt dabei auf. Oft verpuppt sie sich noch innerhalb der Wirtspuppe, aus der dann die adulte Wespe schlüpft.

größeren Arenen mit mehreren Patches freigelassen, in denen sie aber nicht kontinuierlich beobachtet werden konnten. Daher sind detaillierte Verhaltensbeobachtungen über mehrere Patchbesuche hinweg, die ja erst komplexere Untersuchungen zum Lernverhalten ermöglichen würden, nach wie vor ausgesprochen rar (van Alphen & Jervis 1996, van Alphen et al. 2003).

Bei den von mir untersuchten Parasitoiden, die ich im folgenden kurz vorstellen werde, handelt es sich um Arten, die sich relativ leicht unter Laborbedingungen halten und züchten lassen. Sie sind in ökologischer und ethologischer Hinsicht gut untersucht und viele Faktoren, die ihr Verhalten beeinflussen, sind bereits bekannt. Dadurch bieten diese Arten die idealen Voraussetzungen dafür, auch komplexeren verhaltensökologischen Phänomenen, wie etwa dem Lernverhalten, auf den Grund zu gehen.

2.1.1 Biologie der Brackwespe *Asobara tabida*

Asobara tabida Nees (Hymenoptera: Braconidae; Alysiinae) wird bei Carton et al.

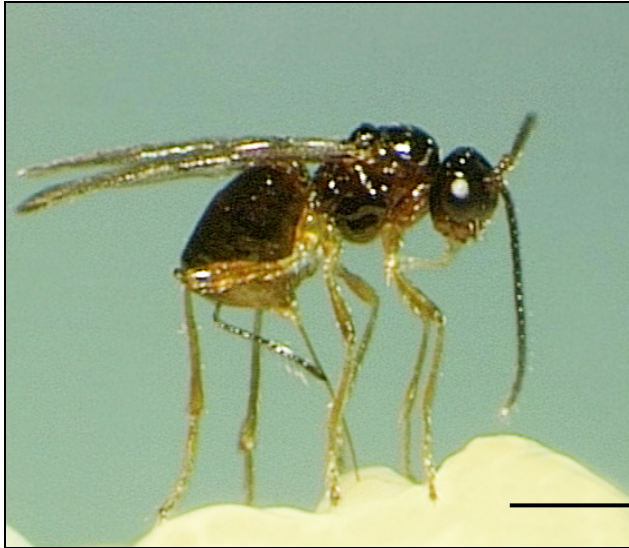


Abb. 2.1.2: Ein Weibchen der Brackwespe *Asobara tabida* bei der Eiablage in eine in der Hefe liegende Wirtslarve. Der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von 0,5 mm. © Wyss & Hoffmeister

(1986) als ein solitärer, koinobionter Endoparasitoid (siehe Legende zu Abb. 2.1.1) verschiedener *Drosophila*-Arten (Diptera: Drosophilidae) beschrieben. Diese Wespe (Abb. 2.1.2 und 2.1.3) wird vom Hefe- und Alkoholgeruch fermentierender Früchte oder anderer Substrate angezogen, in denen sich *Drosophila*-Larven entwickeln können (Vet et al. 1984). Neben der von mir in den Versuchen hauptsächlich verwendeten Wirtsart *Drosophila subobscura* (Collin)

können die Parasitoiden auch weiteren Arten begegnen, z.B. *D. melanogaster* Meigen oder *D. immigrans* Sturtevant (van Alphen & Janssen 1982, Püttker, 2002). Die beiden zuletzt genannten Arten wurden in den im Kapitelabschnitt 5.2 dargestellten Versuchen als Wirte verwendet; dadurch konnten den Parasitoiden Patches von unterschiedlicher Qualität angeboten werden, die trotzdem identische Wirtsdichten enthielten. Für *A. tabida* ist *D. subobscura*, in der die Larven einen Entwicklungserfolg von über 78 % erreichen können (van Alphen &

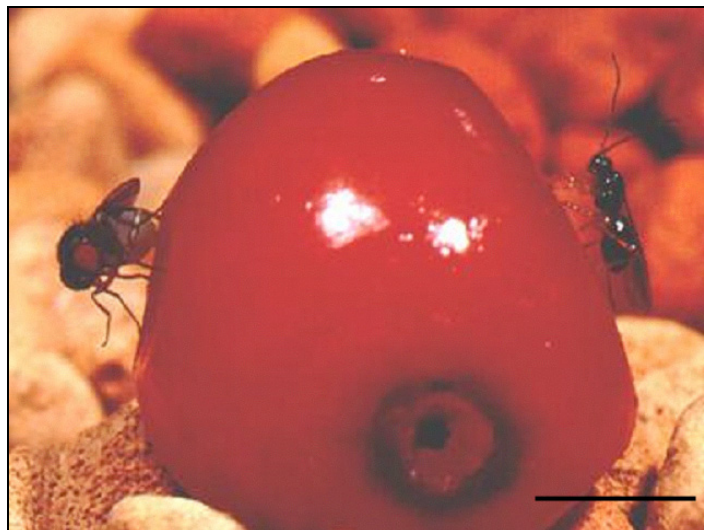


Abb. 2.1.3: Ein Weibchen der Brackwespe *Asobara tabida* (rechts) und ein Weibchen der Wirtsart *Drosophila subobscura* (links) auf einer Ebereschefrucht (*Sorbus aucuparia*). Der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von 2 mm. © Hoffmeister & Rohlf

Janssen, 1982), zweifellos die am besten geeignete Wirtsart. Diese Fliege ist nicht dazu in der Lage, die Eier von Parasitoiden in einer Immunreaktion einzukapseln und abzutöten und *D. subobscura* wird in Wahltests auch gegenüber anderen Arten von *A. tabida* zur Eiablage bevorzugt (van Alphen & Janssen, 1982). *D. immigrans* hingegen ist ein sehr schlechter Wirt; aufgrund der ausgeprägten Immunreaktion haben die Parasitoiden nur einen Entwicklungserfolg von etwa 2 % (van Alphen & Janssen, 1982). Zudem haben die Larven von *D. immigrans* eine verhältnismäßig dicke Kutikula, so dass schon erfolgreiche Anstiche dieses Wirtes sehr schwierig sind; in Wahltest wird *D. immigrans* kaum angenommen (van Alphen & Janssen, 1982). Etwas schwieriger ist es, die Qualität von *D. melanogaster* zuzuordnen, da die Immunreaktion bei dieser Art sehr variabel ausgeprägt ist und stark von dem Parasitierungsdruck abhängt, der im entsprechenden Habitat ausgeübt wird (Kraaijeveld & Godfray, 1999). Bei der von mir verwendeten *D. melanogaster* Linie handelt es sich um einen schwedischen Stamm, der nach eigenen Vorversuchen über eine nur gering ausgeprägte Immunreaktion verfügt.

Die Entwicklungsdauer vom Ei zur Imago beträgt bei *A. tabida ex D. subobscura* bei 18 °C ungefähr vier Wochen, wobei die Männchen ein bis drei Tage vor den Weibchen schlüpfen. Die adulten Tiere können unter Laborbedingungen vier bis acht Wochen alt werden; unter natürlichen Bedingungen dürfte die Lebensdauer dieser kleinen Wespen wahrscheinlich kürzer ausfallen (Ellers et al. 1998).

Unmittelbar nach dem Schlupf verfügen die Weibchen schon über einen Vorrat von über 50 legereifen Eiern, zusätzlich reifen aber auch zeitlebens weitere Eier nach (Ellers 1997). Die Wirtssuche erfolgt bei *A. tabida* in deutlich erkennbaren Verhaltenssequenzen (Galis & van Alphen 1981, van Alphen & Drijver 1982; Abb. 2.1.4): Auf einem Wirtspatch, der aus einer Frucht bestehen kann (Abb.2.1.2) oder im Labor auch aus Bäckerhefe (Abb.2.1.3), läuft ein Weibchen langsamer als sonst. Zudem wechseln längere Phasen des Stillstehens mit kurzen Phasen des Laufens ab. Während des Stehens kann das Weibchen die Wirtslarven über deren Bewegungen und die damit verbundenen Vibrationen lokalisieren; ein Mechanismus, der von Prince (1976) als Vibrotaxis bezeichnet wurde. Es besteht daher eine positive Korrelation zwischen der Aktivität der Larven und der Wahrscheinlichkeit, dass sie von einem suchenden Weibchen gefunden werden (van Alphen & Drijver 1982). Hat ein Weibchen einen potentiellen Wirt lokalisiert, richtet es sich so aus, dass es genau über der Larve steht.

Nun versucht es, diese mit dem Legebohrer zu treffen (Lokalisationsphase). Gelingt dies nicht sogleich, bleibt das Weibchen wieder einen Moment regungslos stehen, orientiert sich gegebenenfalls neu und startet einen weiteren Versuch mit dem Ovipositor. Hat es eine Larve getroffen, folgt eine kurze Prüfphase, in der es die Qualität des gefundenen Wirtes einschätzt. Wird er abgelehnt, zieht das Weibchen den Legebohrer wieder heraus und läuft ein paar Schritte weiter. Wird der Wirt angenommen, senkt das Weibchen den Ovipositor etwas tiefer in die Larve hinein und verharrt in dieser Pose für mindestens zehn Sekunden. Während dieser Zeit wird das Ei in den Wirt hinein geschoben. Anschließend zeigt das Weibchen wieder das aus Laufen und Stillstehen bestehende Suchverhalten, welches nur gelegentlich durch Putzen des Legebohrers oder anderer Körperteile unterbrochen wird.

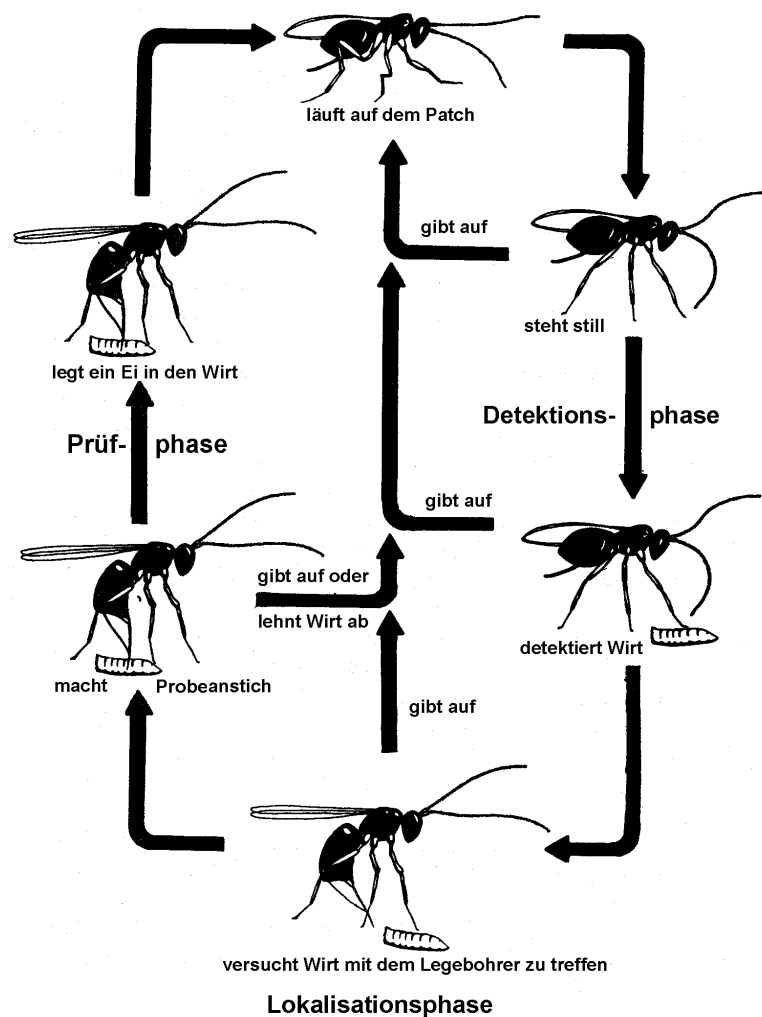


Abb.2.1.4: Schematische Darstellung des Suchverhaltens (Ethogramm) von *Asobara tabida*. Nach van Alphen & Drijver (1982), verändert.

Wenn ein Weibchen bei seiner Suche den Rand eines Patches (etwa einer Frucht oder eines Hefefleckens) erreicht, dreht es sich herum und bewegt sich in anderer Richtung auf dem Patch weiter. Manchmal verlässt es den Patch allerdings auch, um nach kurzer Exkursion in die nähere Umgebung wieder zurück zu kehren und die Suche fortzusetzen. Die Exkursionen werden

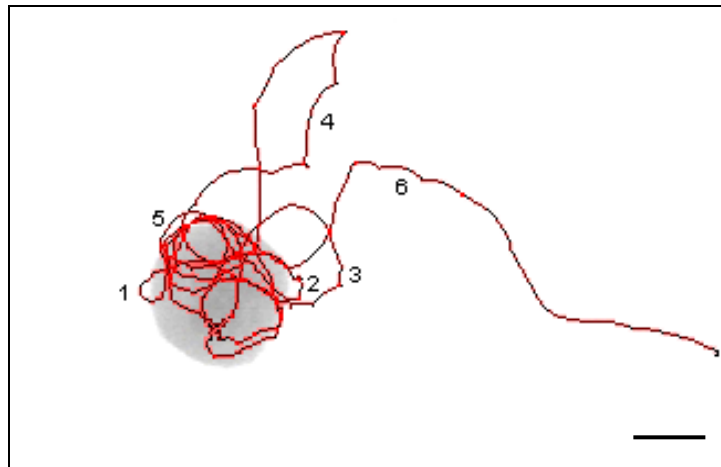


Abb. 2.1.5: Die sich in typischer Weise immer weiter ausdehnenden Exkursionspfade eines *Asobara tabida* Weibchens während eines Patchbesuches. Die Abbildung wurde anhand einer Videoaufnahme erstellt (Programm *Ethovision*, Noldus). Das Weibchen suchte einen Hefepatch ab, der keine Wirtslarven enthielt. Die Zahlen geben die Reihenfolge der Exkursionen an, der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von 1 cm. © Piening

mit der Zeit immer ausgedehnter (Abb. 2.1.5), wobei dieses Verhalten wahrscheinlich dem Entdecken weiterer Patches in unmittelbarer Nähe dient. Die Wahrnehmung eines Patches und seiner Grenzen erfolgt bei *A. tabida* wahrscheinlich ausschließlich auf chemischem Wege (Galis & van Alphen 1981, Vet et al. 1984). Als Arrestantien gelten dabei von den Larven (unfreiwillig) abgegebene Stoffe, sog. Kairomone, die den Weibchen durch ihre Konzentration auch eine erste Einschätzung der Patchqualität ermöglichen (Galis & van Alphen 1981). Eine weitere Abschätzung der Patchqualität erfolgt über die Begegnungen mit den Wirtslarven (van Alphen & Galis 1983), wobei erfolgreiche Parasitierungen einen verlängernden Effekt auf die Aufenthaltszeit eines Weibchens haben (ein sog. *incremental search mechanism*, Driessen & Bernstein 1999). Je nach Zeitpunkt des Schlupfes können die *A. tabida* Weibchen im Norden Europas recht unterschiedliche Habitatkonditionen vorfinden (Janssen et al. 1988): Im Frühsommer kommen ihre Wirte hauptsächlich in den Saftflüssen von Bäumen vor. Diese Saftflüsse sind allerdings nur spärlich in einem Habitat vorhanden und die Weibchen müssen unter Umständen sehr lange suchen, bis sie überhaupt einen Patch finden. Im Spätsommer und im Herbst hingegen finden sich die Wirte in den nun sehr häufig

vorhandenen verfaulenden Früchten, die zudem gehäuft unter den fruchttragenden Bäumen und Sträuchern vorkommen.

2.1.2 Biologie der Schlupfwespe *Venturia canescens*

Bei der zweiten von mir untersuchten Parasitoidenart (Abb. 2.1.6) handelt es sich um die Schlupfwespe *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae), die ebenfalls über einen koinobionten, solitären, endoparasitischen Lebenszyklus (siehe Legende zu Abb. 2.1.1) verfügt. Das Besondere an dieser Schlupfwespe ist, dass es von ihr zwei verschiedene Typen gibt, die sich in ihrer Ökologie und in ihrer Fortpflanzungsbiologie bzw. ihrem Lebenszyklus (*life history*) unterscheiden (Schneider et al. 2002).

Der erste Typ (zukünftig als V-Typ bezeichnet, da er in Habitaten mit sehr variablen Wirtsvorkommen zu finden ist) zeigt einen thelytoken Reproduktionsmodus, d.h. aus den unbefruchteten Eiern der parthenogenetischen Weibchen schlüpfen wiederum parthenogenetische Weibchen; Männchen kommen bei diesem Typ praktisch nicht vor.



Abb. 2.1.6: Weibchen von *Venturia canescens* unmittelbar vor der Parasitierung einer Larve der Mehlmotte *Ephestia kuehniella*. Das Substrat ist von den Larven versponnener Gries. Der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von 0,5 cm. © Hunia

Dabei ist diese Form der Reproduktion bei den Wespen obligatorisch und nicht etwa durch eine Infektion mit *Wolbachia* Bakterien bedingt (Beukeboom & Pijnacker 2000), die in anderen Parasitoidenarten häufig für das Phänomen der Feminisierung von Populationen verantwortlich sind (Godfray 1994). Diese Wespen kommen fast ausschließlich im Inneren von Getreidelagern, Mühlen oder Bäckereien vor. Als Wirte fungieren die Larven verschiedener Zünslerarten (Lepidoptera: Pyralidae), die an den eingelagerten Produkten fressen (Salt 1976), beispielsweise die Mittelmeer-Mehlmotte, *Ephestia kuehniella*, oder die Indische Mehlmotte, *Plodia interpunctella*. In den meisten Fällen finden sich in den Getreide- und Mehllagern allerdings nur wenige Patches mit Wirtslarven an versteckten Stellen (Beling 1932, Skovgard et al. 1999), da der Mensch regulierend eingreift, wenn er die Insekten entdeckt. Trotzdem kam und kommt es immer wieder zu größeren Vermehrungen der Mottenpopulationen (sog. *outbreaks*); die Tiere sind nicht umsonst als Schädlinge gefürchtet. Ist die Populationsdichte der Motten hoch, können große Bereiche des gelagerten Getreides oder Mehles von den Larven befallen und mit deren Seide versponnen sein (Beling 1932, Skovgard et al. 1999).

Ich halte es für wahrscheinlich, dass diese starken Schwankungen in der Wirtsverfügbarkeit die Entwicklung und Persistenz des thelytoken Reproduktionsmodus stark gefördert haben. Denn zum einen kann dadurch ein einzelnes Weibchen, das eine der selten vollständig gelingenden Bekämpfungsaktionen gegen die Motten überlebt hat oder das mit befallenem Getreide in eine neue Umgebung verbracht wurde, zur Gründerin einer ganzen Population werden. Zum anderen haben thelytoke Weibchen gegenüber arrhenotoken Weibchen den Fitnessvorteil, dass sie nicht einen Teil ihres Eivorrats auf die Produktion von Männchen „verschwenden“ müssen (*the twofold cost of sex*, Maynard Smith 1978), sondern zu 100% in sich wiederum reproduzierende Weibchen investieren können. Daher können sie auch einem plötzlichen, starken Anstieg einer Mottenpopulation relativ leicht folgen.

Der zweite Typ von *V. canescens* (zukünftig als S-Typ bezeichnet, da er in Habitaten mit stabil niedrigen Wirtsvorkommen lebt) zeigt den arrhenotoken Reproduktionsmodus der meisten Hymenopteren, bei dem aus befruchteten Eiern diploide Weibchen und aus unbefruchteten haploide Männchen schlüpfen. Der S-Typ wurde bisher noch nicht in den anthropogenen Habitaten des V-Typs gefunden, sondern kommt ausschließlich im Freiland vor. Die Weibchen parasitieren ebenfalls die Larven verschiedener Zünsler,

wie z.B. die von *Ectomyelois ceratoniae* Zeller, die in getrockneten Früchten (Abb. 2.1.7) in Plantagen oder Weingärten zu finden sind (Salt 1976). Insgesamt unter-



Abb. 2.1.7: Larve eines Zünslers (Pfeil) in einer getrockneten Feigenfrucht. Der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von etwa 1 cm. © Hofker

scheiden sich aber die Verteilung und die Häufigkeit der Wirtsvorkommen im Freiland drastisch von der Situation in den Lagergebäuden: Die Wirte sind eher regelmäßig verteilt, d.h., sie kommen nicht in größeren Ansammlungen vor,

sondern in jeder befallenen Frucht befindet sich zumeist nur eine einzige Wirtslarve (Driessen et al. 1995). Allein in größeren Früchten, wie etwa denen des Johannisbrotbaumes (*Ceratonia silica*), wurden bis zu vier Larven gefunden (Driessen & Bernstein 1999). Explosionsartige Vermehrungen der Motten, wie aus den Lagerhäusern bekannt, wurden bei den Feldpopulationen bislang nicht festgestellt. Das Muster des Wirtsvorkommens sollte unter Feldbedingungen also insgesamt stabiler sein als in den anthropogenen Habitaten. Während bisher noch keine Wespen des S-Typs in Bäckereien etc. gefangen wurden, kommt der V-Typ von *V. canescens* sporadisch auch im Freiland vor. Allerdings sind seine Populationen nicht stabil und die entsprechenden Habitate werden wahrscheinlich regelmäßig von Individuen aus den Lagergebäude-Populationen neu besiedelt (Schneider et al. 2002). In Gebieten, in denen beide Typen im Freiland gemeinsam vorkommen, ist der S-Typ stets der häufigere (Schneider et al. 2002).

Die beiden Typen von *V. canescens* unterscheiden sich zudem noch in einigen Lebenszyklus-Parametern, z.B. verfügen V-Typ Weibchen über einen größeren Vorrat an legereifen Eiern unmittelbar nach dem Schlupf als die S-Typ Weibchen (65 ± 4 gegenüber 42 ± 2) und können auch mehr Eier während ihres Lebens nachreifen (Schneider 2003). Rein äußerlich sind die Weibchen der beiden Typen allerdings nicht

voneinander zu unterscheiden. Auch in der Lebensdauer (Schneider 2003) oder im Ethogramm (Lafortune & Driessen, unveröffentlicht) wurden bislang keine Unterschiede gefunden.

Wenn ein Weibchen von *V. canescens* (gleich welchen Typs) einen Patch betritt, tastet es die Oberfläche des Substrats mit den Antennen ab und sticht gleichzeitig mit dem Legebohrer rhythmisch in das Substrat ein. Dieses Verhalten wird durch ein Sekret der Mandibulardrüsen der im Medium fressenden Wirtslarven ausgelöst (Corbet 1971). Hat das Weibchen einen Wirt erfolgreich angestochen, erfolgt die Eiablage innerhalb eines Sekundenbruchteils. Dies wird dadurch möglich, dass das abzulegende Ei bereits an der Spitze des Legebohrers lokalisiert ist (Rogers 1972; Abb. 2.1.8). Nach der Eiablage durchläuft das Weibchen eine 10 – 60 s andauernde Refraktärzeit, während der keine weitere Eiablage möglich ist. Während dieser Zeit putzt es sich oder sucht das Substrat allein mit den Antennenspitzen, ohne Einsatz des Legebohrers, ab. Schließlich kommt es zu einer charakteristischen Knickbewegung des Ovipositors (dem sog. *cocking*), durch die ein neues Ei in die Spitze des Legebohrers transportiert wird (Abb. 2.1.8). Das Weibchen kann nun mit der Wirtssuche fortfahren.

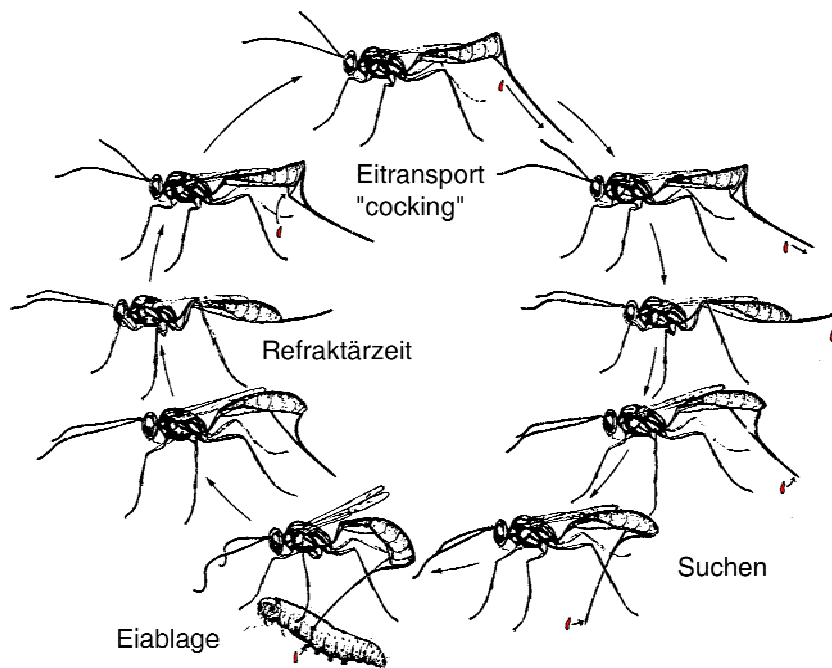


Abb. 2.1.8: Verhaltensweisen von *Venturia canescens* während der Wirtssuche auf einem Patch. Die jeweilige Position des Eies, das als nächstes abgelegt werden wird, ist ebenfalls dargestellt. Nach Rogers (1972), verändert.

2.2 Ursprung, Halterung und Zucht der Versuchstiere

2.2.1 *Asobara tabida*

Als Wirtsart fur die Zucht von *A. tabida* und fur die meisten der durchgefuhrten Versuche hatte ich *Drosophila subobscura* gewahlt, die eine besonders geeignete Wirtsart darstellt (van Alphen & Janssen 1982). Die zur Grundung der Laborzucht verwendeten Fliegen wurden im Sommer 1998 auf dem Campus der Christian-Albrechts-Universitat Kiel gefangen (Rohlfs 1999) und seitdem in Populationskafigen in einer Klimakammer (Abb. 2.2.1) bei einer Photoperiode von 16:8 Std H/D, 18 ± 2 °C und 70 ± 10 % relativer Luftfeuchte gezuchtet. In den Kafigen stand den Tieren, neben Wasser und einer Futtermischung aus Bierhefe und Haushaltszucker im Verhaltnis 1:2, auch kunstliches Eiablagemedium zur Verfugung. Dieses setzte sich in erster Linie aus einer Mischung von 12 g Agar und jeweils 62,4 g Haushaltszucker, Bierhefe und Maismehl pro Liter Wasser zusammen

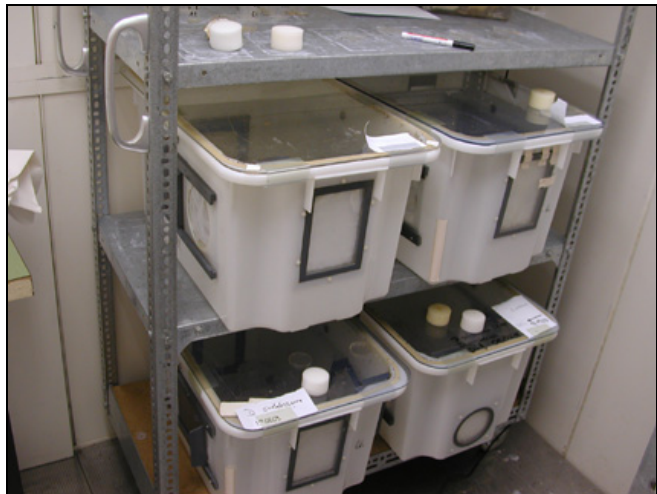


Abb. 2.2.1: Die in einer Klimakammer untergebrachten Zuchtkafige fur *Drosophila subobscura*.



Abb. 2.2.2: *Drosophila subobscura* Fliegen im Populationskafig bei der Eiablage auf dem Zuchtmedium.

men und wurde von den Fliegen gut angenommen (Abb. 2.2.2). Als Schutz vor Schimmelbildung waren auerdem 12,5 ml 10 %ige Nipaginlosung (in Ethanol) enthalten. Nach 1 - 2 Tagen im Populationskafig waren die Gefae mit dem Medium ausreichend mit Eiern belegt. Sie wurden entfernt und unmittelbar durch neue ersetzt. Die adulten Fliegen schlupften nach ca. drei Wochen und wurden dann aus den Gefaen in die Populationskafige entlassen.

In den im Abschnitt 5.2 beschriebenen Versuchen kamen zusätzlich zu *D. subobscura* auch die Arten *D. melanogaster* und *D. immigrans* zum Einsatz. Bei *D. melanogaster* handelte es sich um eine aus dem Umea *Drosophila Center* stammende, schwedische Linie (W 0980), *D. immigrans* wurde, analog zu *D. subobscura*, auf dem Campus der CAU Kiel gefangen. Beide Arten wurden nach der oben beschriebenen Methode gezüchtet, allerdings bei einer Temperatur von 20 ± 2 °C.

Die Stammpopulation von *Asobara tabida* wurde der Arbeitsgruppe im November 1998 von der Universität Leiden, NL zugeschickt und ist seitdem auf *D. subobscura* gezüchtet worden; unter den gleichen klimatischen Bedingungen wie diese (s.o.).

Sobald die *Drosophila*-Larven in den Zuchtgefäßen zwei bis drei Tage alt waren, habe ich 2-5 Parasitoidenweibchen und einige Männchen hinzu gesetzt. Diese waren mindestens fünf Tage und höchstens vier Wochen alt. Die nach ca. vier Wochen schlüpfenden Parasitoiden der nächsten Generation wurden aus den Zuchtgefäßen abgesaugt und in 175 ml Plastikgefäße mit einem für ausreichend Feuchtigkeit sorgenden Agar-Boden überführt (Abb. 2.2.3). Dabei habe ich auch darauf geachtet, die aus verschiedenen Gefäßen schlüpfenden Tiere miteinander zu mischen, um Inzuchteffekte möglichst gering zu halten. Der Ernährung der Wespen diente ein an den Schaumstoffstopfen der Gefäße aufgebraucher Tropfen Bienenhonig.



Abb. 2.2.3: Hälterungsgefäß für die zur Zucht bestimmten Parasitoiden. Der Balken entspricht einer Länge von ca. 2 cm.

Weibchen, die für eine Verwendung in den Versuchen vorgesehen waren, wurden nach dem Absaugen einzeln in 50 ml Schnappdeckelgläschen untergebracht. Auch diese enthielten einen dünnen Agar-Boden und etwas Honig. Zudem wurden jedem Weibchen noch 1-2 Männchen zugesetzt, um eine Verpaarung zu gewährleisten.

2.2.2 *Venturia canescens*

Als Wirtsart für *Venturia canescens* hatte ich die Mehlmotte, *Ephestia kuehniella*, gewählt. Diese habe ich aufgrund des großen Bedarfs nicht selbst im Labor gezüchtet, sondern nur deren Larven aus Eiern herangezogen. Die Eier wurden mir regelmäßig von der Universität Leiden, NL und auch der Firma AMW Nützlinge (Pfungstadt, D) zugeschickt; sie hielten sich bei 3 °C

etwa zwei Wochen frisch. Um stets genügend Larven für meine Versuche und die zeitweise sehr umfangreiche Parasitoidenzucht zur Verfügung zu haben, musste alle zwei Tage ein Teil der Eier zum Schlupf gebracht werden. Hierzu wurden zwei Messerspitzen der *Ephestia*-Eier mit 100 g Weißmehl, 100 g Weichweizengries und einer Messerspitze Bierhefe in einer 1 l Plastikbox (Abb. 2.2.4) gemischt und in dieser



Abb.2.2.5: Hälterungsgefäß für die zur Zucht bestimmte *Venturia canescens* Wespen. Der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von ca. 3 cm.



Abb. 2.2.4: Plastikbox, die zur Aufzucht der *Ephestia*-Larven und zur Zucht der Parasitoiden-Larven diente. Der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von ca. 3 cm.

bei 14:10 Std H/D, 25 ± 2 °C und 70 ± 10 % rel. Luftfeuchte in einer Klimakammer inkubiert. Nach etwa vier Wochen hatten die Larven das vierte Larvenstadium erreicht und konnten entweder auf mehrere neue Boxen verteilt und für die Zucht der Parasitoiden verwendet werden oder aber in den Verhaltensuntersuchungen zum Einsatz kommen.

Etwa vier Wochen nachdem die *Venturia*-Weibchen die Larven parasitiert hatten, schlüpfte die nächste Generation; Männchen erschienen 1 - 3 Tage vor den Weibchen. Die schlüpfenden Parasitoiden wurden aus

den Boxen abgesaugt und in durchsichtige Plastikdosen von 1 l Volumen (Abb. 2.2.5) überführt, in denen ihnen Wasser und Honig zur freien Verfügung standen. Unter diesen Bedingungen hatten die Tiere bei 25 °C eine Lebenserwartung von 4-8 Wochen.

Insgesamt habe ich zehn verschiedene Zuchtlinien von *V. canescens* untersuchen können, die mir von den Universitäten Leiden, NL (Antibes, V und S; Toskana, V; Algarve, S; Mt. Boron, S), Groningen, NL (Antibes, S; Valbonne, S; Mt. Boron, V und S) und Lyon, F (Valence V und S; Golphe Juan, V) zur Verfügung gestellt worden waren. Die Parasitoiden waren 1 - 4 Jahre vor Beginn meiner Versuche im Freiland gefangen worden, die Herkunftsorte sind in Abb. 4.1.1 (Kapitel 4) wiedergegeben. Die zur Gewinnung der Parasitoiden verwendeten Fallen bestanden aus ca. 20 x 20 cm großen Gazebeuteln, die, mit etwas Gries, Mehl und älteren Larven von *E. kuehniella* gefüllt, für 1-2 Tage an Bäumen und Büschen hängend ausgebracht wurden. Nach dem Einsammeln wurden die Larven ins Labor gebracht und die aus ihnen schlüpfende Parasitoiden in Zucht genommen (Schneider 2003). Zwar stammen auf diese Weise alle der untersuchten Parasitoidenlinien aus dem Freiland, nach den Befunden von Schneider et al. (2002) ist aber davon auszugehen, dass es sich bei den V-Typ Weibchen nicht um die Tiere einer stabilen Feldpopulation handelte, sondern dass die Tiere regelmäßig von den Bäckereien ausgehend den Lebensraum neu besiedeln (s. auch Kapitel 2.1.2)

Weibchen, die für eine Verwendung in den Versuchen vorgesehen waren, wurden nach dem Absaugen einzeln in großen Schnappdeckelgläschen untergebracht, die mit einem Schaumstoffstopfen verschlossen wurden (Abb. 2.2.6).

Diese enthielten einen dünnen Agar-Boden und etwas Honig.

Jedem arrhenotoken Weibchen

wurde zudem noch für 24 Stunden ein Männchen zugesetzt, damit es im Versuch verpaart war. Die thelytoken Weibchen hingegen wurden während der gesamten Zeit bis zum Versuch allein gehalten.

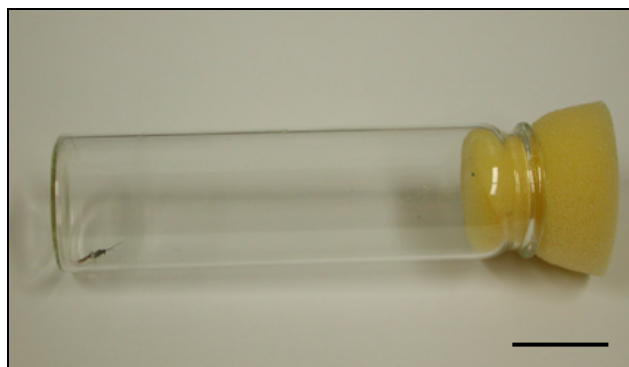


Abb. 2.2.6: Hälterungsgefäß für die im Versuch verwendeten Weibchen von *Venturia canescens*. Der Maßstabsbalken entspricht einer Länge von 3 cm.

2.3 Datenaufnahme und statistische Auswertung

2.3.1 Anmerkungen zur Durchführung der Versuche

Wegen der geringen Größe der meisten Parasitoiden ist es nahezu unmöglich, sie über längere Strecken hinweg in einem größeren Areal zu verfolgen. Führt man andererseits Experimente mit mehreren Patches verhältnismäßig kleinräumig im Labor durch, werden die Parasitoiden keine weiten Strecken zwischen den einzelnen Patches zurücklegen müssen, so dass die Zeitintervalle, die zwischen den einzelnen Patchbesuchen vergehen, im Mittel relativ kurz sein werden (wie beispielsweise bei Vos et al. (1998)). Da mit dieser Art von Experiment keine Kontrolldatensätze produziert werden können, in denen lange Zeitintervalle zwischen den einzelnen Patchbesuchen liegen, lassen sich eventuell auftretende Veränderungen im Suchverhalten der Tiere auch nicht zweifelsfrei auf die hohe Begegnungsrate mit Patches zurückführen. Eine Lösung für dieses Problem ließ sich finden, indem ich die Parasitoidenweibchen zwischen den Patchbesuchen für eine definierte Zeit eingesperrt gehalten habe, anstatt sie sich frei zwischen den Patches bewegen zu lassen. Diese Methode ermöglicht es, die zwischen den Patchbesuchen vergehende Zeit exakt manipulieren zu können. Sie ist besonders dann gut anwendbar, wenn die Reproduktionsleistung der Parasitoiden primär durch die ihnen zur Verfügung stehende Zeit bestimmt wird und nicht durch ihren Eivorrat (Mangel 1993). Dieses sollte sowohl für *A. tabida* als auch für *V. canescens* gegeben sein (Sevenster et al. 1998). Zudem hatten alle Weibchen *ad libitum* Zugang zu Honig, so dass sie, unabhängig davon, wie viel Energie sie zwischen den Patchbesuchen verbrauchten, nicht durch diesen Faktor limitiert sein sollten. Daher war nicht zu erwarten, dass das Einsperren der Parasitoiden für einen definierten Zeitraum die Versuchsergebnisse in qualitativer Hinsicht beeinflussen sollte.

Während kurzer „Wartezeiten“ zwischen den Patchbesuchen (bis 10 min) wurden die Weibchen von *A. tabida* in 1 ml großen Gelatinekapseln gehalten. In diesen Kapseln ließen sich die Weibchen weitestgehend störungsfrei in eine Versuchsarena überführen, die sie aus der geöffneten Kapsel heraus betraten. Längere Zeitintervalle verbrachten die Tiere in den unter 2.2.1 beschriebenen Gläschen und wurden 10 min vor Ablauf der „Wartezeit“ mittels eines Exhaustors in eine Gelatinekapsel umgesetzt. Für die Weibchen von *V. canescens* gilt ähnliches, nur dass diese Parasitoiden aufgrund ihrer Größe

statt in Gelatinekapseln in 15 ml Schnappdeckelgläschen untergebracht waren. Während längerer Zeitintervalle wurden größere Hälterungsgläschen (Abb. 2.2.6) verwendet.

Als wichtiger Punkt war zu beachten, dass ein Patch so präpariert wurde, dass er von den Parasitoiden auch als Patch erkannt werden konnte. Nach einer Definition von van Alphen & Vet (1986) ist ein Patch ein begrenzter Bereich, in dem ein Parasitoid nach Wirten sucht. Die Patchgrenzen definieren sich durch das Suchverhalten des Parasitoiden: Ein Patch ist das, was das Tier als Patch wahrnimmt. Dies kann z.B. über chemische Substanzen geschehen, die die Anwesenheit eines Wirtes vermuten lassen und als Arrestantien wirken. Daher habe ich für die Versuche dafür Sorge getragen, dass die verwendeten Wirtslarven eine ausreichend lange Zeit vor Versuchsbeginn in dem Medium gelebt hatten, das später als Patch angeboten wurde. Auf diese Weise war eine ausreichende Menge an wirtsproduzierten Kairomonen vorhanden, um das Suchverhalten der Parasitoiden zuverlässig auszulösen.

Wenn Versuche zur Zeitallokation von Parasitoiden auf Patches durchgeführt werden, ist es von großer Bedeutung, ab wann ein Patchbesuch als beendet betrachtet wird. Bei vielen früheren Arbeiten wurde hierzu meist ein Zeitkriterium herangezogen: Wenn der Parasitoid für beispielsweise 30 s außerhalb des Patches war, wurde der Patchbesuch als beendet betrachtet (van Alphen & Jervis 1996). Das Verhalten außerhalb eines Patches kann allerdings sehr unterschiedlich ausfallen, die Tiere können sich etwa zeitintensivem Putzen in unmittelbarer Patchnähe widmen oder sich relativ zügig vom Patch fortbewegen. Daher halte ich ein Zeitkriterium nicht für geeignet. In den in der vorliegenden Arbeit dargestellten Versuchen wurden daher am Rand der Arena kleine Alternativpatches angeboten. Ein Patchbesuch galt als beendet, wenn einer der Alternativpatches vom Weibchen gefunden wurde und es auf ihm zu suchen begann.

Das oben genannte Abbruchkriterium sollte auch deshalb gut geeignet sein, weil Parasitoiden häufig kleinere Exkursionen in die Umgebung eines Patches durchführen, die offenbar ein fester Bestandteil ihres Suchverhaltens sind (Abb. 2.1.5) und wahrscheinlich dem Auffinden weiterer Patches in unmittelbarer Nähe dienen. Als Aufenthaltszeit auf einem Patch wird in der vorliegenden Arbeit daher, entsprechend einer Definition von Driessen et al. (1995), nicht nur jene Zeit betrachtet, die ein Weibchen direkt auf einem Patch verbracht hat, sondern es werden die Zeiten, die es mit Exkursionen verbracht hat, hinzu gezählt. Die letzte Exkursion allerdings, die zum

Finden des Alternativpatches führte, habe ich für die Angabe der Aufenthaltszeit nicht berücksichtigt.

Alle der in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Experimente wurden von mir selbst durchgeführt, Ausnahmen hiervon habe ich entsprechend gekennzeichnet.

2.3.2 Statistische Analyse der Daten

Ich habe mich entschieden, die statistische Analyse der erhobenen Daten auf der Basis generalisierter linearer Modelle (GLM, Nelder & Weddenburn 1972) durchzuführen. Dieses Verfahren ist bisher noch nicht so bekannt wie andere multivariate Analysemethoden (z.B. Regressions-, Varianz- oder Kovarianzanalyse) und es erfordert eine intensive Beschäftigung mit der Datenstruktur. Der große Vorteil eines GLM liegt darin, dass es sämtliche der oben genannten multivariaten Verfahren, und noch einige mehr, in sich vereint. Ein GLM kann flexibel an eine vorhandene Datenstruktur angepasst werden und macht es daher überflüssig, zwischen verschiedenen Analysemethoden hin und her zu wechseln; dieses verbessert auch die Vergleichbarkeit zwischen unterschiedlichen Datensätzen. Ich habe die GLM der vorliegenden Arbeit mit Hilfe der Prozedur GENMOD des Programms SAS 8.2 (SAS Institute Inc. 1999) erstellt.

Um ein adäquates GLM zur Beschreibung von Daten auswählen zu können, müssen vier Größen der Daten bekannt sein (Andreß 1986):

1) Die abhängige Variable (Zielvariable). Über die Variable y_i möchte man bei der Analyse etwas erfahren. Es liegen N Beobachtungen dieser Variable vor, die voneinander unabhängig sein sollten. Sind sie es nicht, ist eine generalisierte Schätzfunktion (*generalized estimating equation*, GEE) in das GLM einzufügen (SAS Institute Inc. 1999), um für überhöhte Freiheitsgrade aufgrund von Pseudoreplikationen zu korrigieren.

2) Die Fehlerstruktur der Daten. Die N Beobachtungen, die von der Zielvariablen gemacht wurden, schwanken um den wahren Mittelwert μ . Bei den üblichen Analyseverfahren wird entweder die Normalverteilung dieser Schwankungen vorausgesetzt oder man greift auf die nicht sehr trennscharfen sogenannten nichtparametrischen Tests zurück. In einem GLM hingegen kann man in Abhängigkeit von der Struktur der Daten zwischen verschiedenen Verteilungsfunktionen für die Datenpunkte um den Mittelwert

μ wählen. Es stehen neben der Normalverteilung auch die Binomialverteilung (z.B. für Proportionsdaten), die Poissonverteilung (z.B. für zählbare Ereignisse) und die Gammaverteilung (z.B. für schiefe Verteilungen) zur Verfügung.

3) Der lineare Prädiktor. In jeder der N Versuchswiederholungen erhebt man jeweils p unabhängige Merkmale (x_{ij}), die gemeinsam zur Erklärung der Zielvariablen herangezogen werden. Jede dieser unabhängigen Variablen hat einen spezifischen Einfluss β_j ($j = 1, 2, \dots, p$) und gemeinsam ergeben diese den linearen Prädiktor η_i , der zur Prognose der Beobachtung verwendet wird: $\eta_i = \sum_{j=1}^p \beta_j x_{ij}$ mit ($i = 1, 2, \dots, N$).

Die erhaltenen Werte η_i werden mit der inversen Verbindungsfunktion (s.u.) transformiert und ergeben so die vom GLM vorhergesagten Datenpunkte y_i .

Handelt es sich bei der unabhängige Variable um ein metrisches Merkmal (z.B. Temperatur, Zeit), spricht man von einer Kovariate, bei nicht-metrischen bzw. diskreten Werten der Variable (z.B. Geschlecht, Herkunft) bezeichnet man diese als einen Faktor.

4) Die Verbindungsfunktion (*link function*). Die Verbindungsfunktion $g(\mu_i)$ hat die Aufgabe, die erklärenden Merkmale in das Modell einzubinden und die Art der Abhängigkeit der Zielvariablen y_i von der unabhängigen Variablen x_{ij} festzulegen. Sie hat die Form $\eta_i = g(\mu_i)$ mit ($i = 1, 2, \dots, N$). Wird y_i durch die Verbindungsfunktion transformiert, ergibt sich η_i (s.o.). In der vorliegenden Arbeit kamen die folgenden Verbindungsfunktionen zum Einsatz:

- Identity-Funktion: $\eta_i = \mu_i$
- Power(-1)-Funktion: $\eta_i = \mu_i^{-1}$
- Log-Funktion: $\eta_i = \ln \mu_i$
- Logit-Funktion: $\eta_i = \ln (\mu_i / \eta_i - \mu_i)$

Um den Erklärungswert eines Faktors oder einer Kovariaten für die Zielvariable zu bestimmen, habe ich eine Typ III-Statistik (F -Statistik) verwendet (SAS Institute Inc. 1999). Der F -Wert gibt Aufschluss darüber, ob das Entfernen einer Erklärungsvariablen aus dem Gesamtmodell einen signifikanten Anstieg in der unerklärten Varianz des Modells verursachen würde. Dadurch lässt sich ein GLM in seiner Komplexität auf das Nötigste beschränken, denn alle unabhängigen Variablen, die keinen signifikanten Beitrag zur Erklärung der Zielvariable liefern können, werden auf diese Weise aus dem Modell entfernt (Crawley 1993).

Alle Abbildungen der erhaltenen Daten wurden mit Hilfe des Programms SigmaPlot 2001 erstellt. In sämtlichen Balkendiagrammen sind die Mittelwerte der untersuchten Variablen aufgetragen. Ein Fehlerbalken gibt stets den Standardfehler des Mittelwertes an.

**Einfluss der Patchverfügbarkeit auf das
Suchverhalten von *Asobara tabida***

3 Einfluss der Patchverfügbarkeit auf das Suchverhalten von *Asobara tabida*

Je schneller und einfacher ein Parasitoidenweibchen neue Ressourcenpatches zu erreichen vermag, desto eher sollte es einen bereits ausgebeuteten Patch verlassen und sich auf die Suche nach einem neuen Wirtspatch begeben. Erstaunlicherweise gibt es für diese seit über 35 Jahren bestehende Aussage des Grenzertragstheorem nur wenige empirische Belege: Stare beispielsweise beladen ihren Schnabel mit mehr Larven bevor sie zum Nest mit den Jungen zurückfliegen, wenn der Futterplatz weiter vom Nest entfernt ist (Kacelnik 1984). Recht bekannt ist auch das Beispiel der Dungfliegenmännchen, die umso länger mit einem Weibchen kopulieren, je weniger andere Weibchen in der Nähe vorhanden sind (Parker 1978). Einige Gregärparasitoiden produzieren weniger große Gelege, wenn mehrere Wirte für die Eiablage zur Verfügung stehen (Godfray 1994), und die Braconide *Bracon hebetor* zerstört die Eier von Konkurrentinnen an einem Wirt vor der Ablage der eigenen Eier nur, wenn unparasitierte Wirte selten sind (Takasu et al. 1997). Darauf, dass die Begegnungsrate eines Parasitoidenweibchens mit Wirtspatches die Aufenthaltszeiten und die daraus resultierende Parasitierungsrate und damit wiederum die gesamte Populationsdynamik von Wirt und Parasitoid stark beeinflussen kann, wies zu Beginn meiner Untersuchungen nur eine einzige Feldstudie hin (Cronin & Strong 1999), in deren Rahmen die Tiere aber nicht direkt beobachtet werden konnten. Daher blieben die eigentlichen Ursachen für die beobachteten Veränderungen in der Parasitierungsrate von Patches weitgehend spekulativ. Allein bei Tauben und Staren wurde bisher nachgewiesen, dass sie den Zeitabschnitt, nach dem sie damit rechnen können, einen neuen Patch zu finden, aufgrund vorangegangener Erfahrungen erlernen können (Cuthill 1994, Kacelnik 1992).

In diesem Kapitel geht es daher um die Frage, ob die Braconide *Asobara tabida* ihre Aufenthaltszeit auf einem Patch und die Anzahl der im Patch parasitierten Wirte tatsächlich abhängig von der Begegnungsrate mit Patches verändert. Zudem wird diskutiert, mit welchen Mechanismen Parasitoiden die Länge der zwischen Patchbesuchen liegenden Zeitintervalle einschätzen könnten.

3.1 Das Suchverhalten bei unterschiedlicher Patchverfügbarkeit: Eine Analyse auf der Basis des Grenzertragstheorems

3.1.1 Material und Methoden

Die Versuchstiere wurden wie in Kapitelabschnitt 2.2.1 beschrieben gehalten. Einen Tag vor dem Experiment durfte das Weibchen auf einem ersten Patch, der hinsichtlich der Hefemenge und der Anzahl der Wirte den im Versuch genutzten Patches entsprach, nach Wirten suchen. Auf diese Weise verfügte das Weibchen im eigentlichen Versuch bereits über Erfahrung im Umgang mit den Wirten.

Ich habe drei Serien von Versuchen (A - C) durchgeführt, wobei jede Serie aus vier Patchbesuchen bestand, die von unterschiedlich langen Zeitintervallen unterbrochen wurden. In Serie A wurden drei Tage alte Weibchen eingesetzt. Diese mussten nur eine sehr kurze Zeitspanne von fünf Minuten zwischen den Patchbesuchen warten. Dieses scheint ein realistisches Zeitintervall für ein Weibchen zu sein, das unter einem Obstbaum im Fallobst nach Wirten sucht und sich zwischen den nahe beieinander liegenden Früchten hin und her bewegt (siehe Abschnitt 2.1.1 für eine Beschreibung der ökologischen Rahmenbedingungen). In Serie B mussten die Weibchen hingegen 24 Stunden warten, bis sie auf dem nächsten Patch freigelassen wurden. Dieses sollte ungefähr den Gegebenheiten des Frühsommers entsprechen, wenn *A. tabida* nur die spärlich vorkommenden Saftflüsse an Bäumen zur Wirtssuche zur Verfügung stehen (Abschnitt 2.1.1). Auch die Weibchen aus Serie B waren bei Versuchsbeginn drei Tage alt, wurden aber mit jedem Zeitintervall zwischen Patchbesuchen um einen Tag älter. Um bezüglich eventueller Effekte des Alterungsprozesses eine Aussage treffen zu können, wurden in Serie C sieben Tage alte Weibchen untersucht, die ansonsten wie die Weibchen in Serie A behandelt wurden. In der Zeit zwischen den Patchbesuchen wurden die Weibchen wie unter 2.3.1 beschrieben in Gelatine kapseln bzw. Schnappdeckelgläschen gehalten.

Alle Versuche wurden bei Raumtemperatur (20 ± 2 °C) unter Tageslichtbedingungen durchgeführt, der Versuchsaufbau wurde zusätzlich durch Warmlicht-Neonröhren von oben beleuchtet. Eine experimentelle Arena (Abb. 3.1.1) bestand aus einer Petrischale, 9 cm im Durchmesser, die dünn mit einer Schicht Agar ausgegossen war. In der Mitte

der Schale wurde der Patch aufgebracht, in dem ein auf den Agar aufgelegter Plexiglasring (Innendurchmesser 2 cm) mit einer Hefeemulsion, die 0,125 mg Bäckerhefe enthielt, ausgegossen wurde. Nach etwa fünf Minuten war alles überschüssige Wasser von dem Agar aufgenommen worden bzw. verdunstet und es konnten sechzehn Erstlarven von *D. subobscura* in die Hefe hineingesetzt werden. Unmittelbar vor einem Versuch wurde der Plexiglasring wieder entfernt, so dass der Patch von den Parasitoiden ohne Probleme betreten werden konnte. Die vier für eine Versuchsserie benötigten Patches wurden am Vortag eines Experimentes, mit einem zeitlichen Abstand von jeweils etwa einer Stunde, präpariert. In Vorversuchen hatte sich ergeben, dass *A. tabida* auf einem solchen Patch mit 16 Larven etwa eine Stunde lang suchen würde und durch Berücksichtigung dieser Zeitspanne bei der Patchpräparation konnte gewährleistet werden,

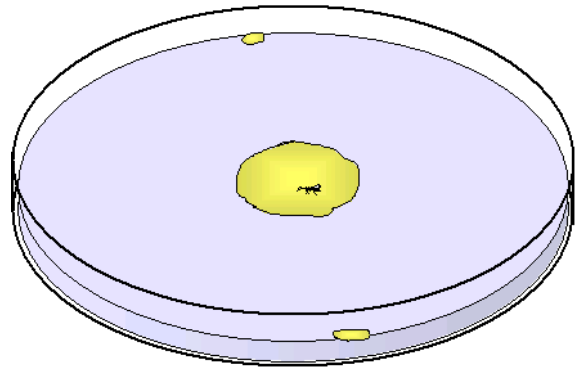


Abb. 3.1.1: Die Versuchsarena (9 cm im Durchmesser) mit dem Hefepatch in der Mitte und den zwei kleineren Hefetropfen am Rand. Das Parasitoidenweibchen auf dem Patch ist maßstabgerecht wiedergegeben.

das die Wirtslarven bis zur Freilassung von *A. tabida* in jedem Patch 24 ± 1 Stunde verblieben waren. Daher sollten auch alle der von einem Weibchen nacheinander besuchten Patches ungefähr die gleiche Menge der Suchverhalten stimulierenden Kairomone enthalten haben. Kurz vor Versuchsbeginn wurden zusätzlich zum eigentlichen Patch noch zwei weitere kleine Hefetropfen am Rand der Petrischale an einander gegenüberliegenden Stellen aufgebracht (Abb. 3.1.1). Ein Patchbesuch wurde als beendet betrachtet, wenn das Weibchen den experimentellen Patch verlassen und auf einem der beiden Hefetropfen zu suchen begonnen hatte (s. Abschnitt 2.3.1). Falls das Weibchen ohne einen der kleinen Hefetropfen zu entdecken zum Deckel der Petrischale hinaufzief, wurde der Versuch ebenfalls abgebrochen. Dies geschah allerdings nur in weniger als 5 % aller Experimente.

Nach einem Versuch wurden die Wirtslarven seziiert und auf die Anzahl der enthaltenen Parasitoideneier hin untersucht. Auf diese Weise konnte festgestellt werden, ob die beobachteten Eiablagen in immer neue Wirte erfolgt waren oder ob Wirte auch

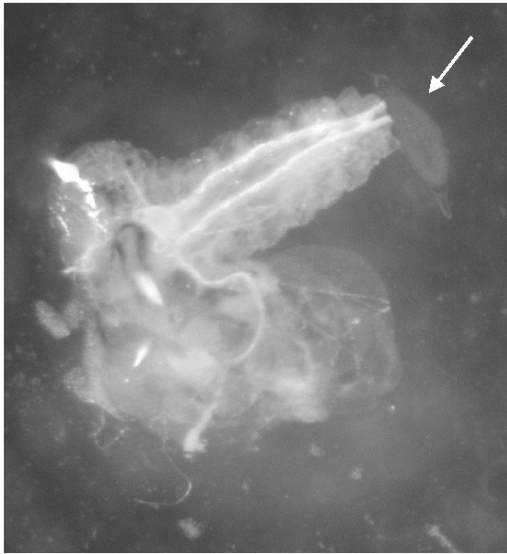


Abb. 3.1.2: Aufpräparierte L2-Larve on *D. subobscura* und das spindelförmige Ei von *A. tabida* (Pfeil). Die Länge des Maßstabsbalkens entspricht 0,2 mm.

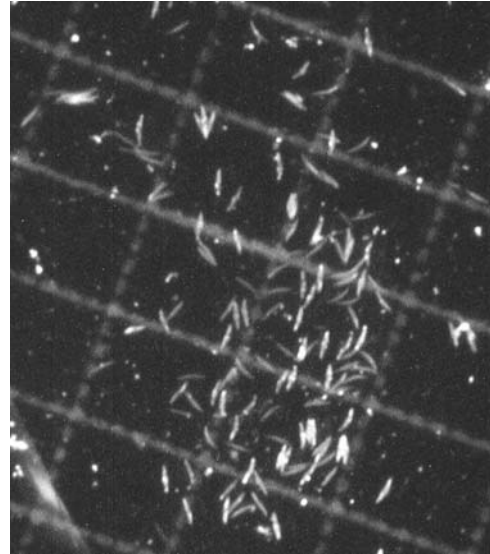


Abb. 3.1.3: Aus den Ovarien eines *A. tabida* Weibchens herauspräparierte, legereife Eier. Die Kästchen des unterliegenden Rasters sind 1 mm² groß.

superparasitiert, d.h. mehrfach belegt wurden. Dabei sind die Eier in aufpräparierten Junglarven sehr einfach zu finden (Abb. 3.1.2). Die Parasitoidenweibchen wurden alle unmittelbar nach Versuchsende eingefroren. Zu einem späteren Zeitpunkt habe ich sie dann seziiert und die noch in den Ovarien vorhandenen, legereifen Eier herauspräpariert und gezählt (Abb. 3.1.3). Das Sezieren der Weibchen war deshalb notwendig, weil der Eivorrat eines Weibchen sein Suchverhalten stark beeinflussen kann (Collins & Dixon 1986, Rosenheim & Rosen 1991) und dieser Parameter daher mit zu analysieren war.

Datenaufnahme und statistische Analyse

Während des Versuches wurden die Weibchen kontinuierlich beobachtet. Dabei konnten neben den Eiablagen, die gut zu erkennen sind (s. Abb. 2.1.4), auch die Aufenthaltszeiten auf einem Patch mittels der Software *The Observer*[®] 2.0. (Noldus, Wagenin- gen) aufgezeichnet werden. Sieben Rohdatensätze der für die Serie A verwendeten Replikate habe ich aus meiner Diplomarbeit übernommen (Thiel 2000). Um zu testen, ob diese Daten von den später erhobenen Datensätzen grundsätzlich abweichen, habe ich den jeweils ersten Patchbesuch der Weibchen der Serien A und B analysiert, da diese sich auf dem ersten Patch noch nicht in ihrem Verhalten unterscheiden sollten. Insgesamt gingen von der Serie A acht Replikate in die Auswertung ein und von den Serien B und C jeweils zehn Replikate.

Wie oben bereits angemerkt, kann der Eivorrat der Weibchen eine wichtige, das Verhalten beeinflussende Variable darstellen. Um seinen Einfluss charakterisieren zu können, habe ich die Anzahl vorhandener Eier zu Beginn eines jeden der vier Patchbesuche ($E_{B(i)}$; mit $i = 1 - 4$) aus dem terminalen Eivorrat (E_T), den ich durch das Sezieren der Weibchen nach dem vierten Patchbesuch erhielt, berechnet. Hierbei ist grundsätzlich zu beachten, dass bei *A. tabida* Weibchen während des gesamten Lebens neue Eier heranreifen können (Ellers 1997).

Berechnung des anfänglichen Eivorrats für die Versuchsserien A und C mit kurzen Zeitintervallen zwischen den Patchbesuchen: Für die Serien A und C, bei denen zwischen den Patchbesuchen ein Zeitintervall von nur fünf Minuten verstrich, kann man davon ausgehen, dass während der Versuchszeit (von Beginn des ersten Patchbesuches bis zum Ende des vierten Patchbesuches) keine weiteren Eier heranreifen konnten (d.h. $E_{neu(A)} = E_{neu(C)} = 0$). Daher berechnet sich der Eivorrat zu Beginn des vierten Patchbesuches ($E_{B(4)}$) allein aus dem terminalen Eivorrat (E_T) und den während des vierten Patchbesuches abgelegten Eiern ($E_{G(4)}$): $E_{B(4)} = E_T + E_{G(4)}$. Analog kann man den Eivorrat zu Beginn der Patchbesuche 1–3 rekursiv berechnen: $E_{B(i)} = E_T + E_{G(i)} + E_{B(i+1)}$ und erhält auf diese Weise den Eivorrat zu Beginn des Experimentes $E_{B(1)}$.

Berechnung des anfänglichen Eivorrats für die Versuchsserie B mit langen Zeitintervallen zwischen Patchbesuchen: Die oben angeführte Berechnung lässt sich allerdings nicht für die Versuche der Serie B durchführen, bei denen zwischen den Patchbesuchen ein Zeitintervall von jeweils 24 Stunden lag. Hier sollte man davon ausgehen, dass während der Zeitintervalle zwischen Patchbesuch 1 und 2, 2 und 3, sowie 3 und 4 jeweils eine konstante Anzahl an Eiern ($E_{neu(B)}$) heranreifen konnte. Wenn man für die Serie B den anfänglichen Eivorrat analog zur Methode für die Serie A berechnet, ergibt sich daher zunächst ein deutlich höherer Wert für den anfänglichen Eivorrat $E_{B(1)}$. Es ist anzunehmen, dass es keinen systematischen Unterschied im anfänglichen Eivorrat der gleichaltrigen Weibchen aus den Serien A und B gab, daher sollte der gefundene Unterschied auf die in der Serie B während der drei 24stündigen Zeitintervalle zwischen den Patchbesuchen nachgereiften Eier zurückzuführen sein. Die Anzahl der pro 24stündigem Zeitintervall nachgereiften Eier ergibt sich folgendermaßen: $E_{neu(B)} = (E_{B(1)B} - E_{B(1)A}) / 3$. Der Eivorrat vor dem vierten Patchbesuch der

Weibchen aus Serie B berechnet sich durch: $E_{B(4)} = E_T + E_{G(4)}$, während für die drei anderen Patchbesuche gilt: $E_{B(i)} = E_T + E_{G(i)} + E_{B(i+1)} + E_{\text{neu}(B)}$.

Die in der statistischen Auswertung zur Erklärung der gemessenen Parameter genutzten Kovariaten und Faktoren: Für die statistische Analyse habe ich generalisierte lineare Modelle (GLM) samt integrierter Schätzfunktion (GEE) an die Daten angepasst. Diese Methode ist ausführlich in Kapitel 2.3.2 beschrieben. Innerhalb jeder einzelnen Serie A - C wurde getestet, ob die Rangnummer (1 - 4) eines Patchbesuches (PATCH) oder Eivorrat eines Weibchens zu Beginn des Besuches (EIER) einen Einfluss auf die folgenden abhängigen Variablen ausgeübt haben: 1) Aufenthaltszeit auf einem Patch (ZEIT), 2) Anzahl der Ovipositionen (Eiablagen) während des Patchbesuches (OVI), 3) Zeitintervall von der letzten Eiablage bis zum endgültigen Verlassen des Patches (*giving-up time*, GUT) und 4), als eine Möglichkeit, die Sucheffizienz eines Weibchens zu beschreiben, die Anzahl der Larven, die während der ersten 500 s eines Patchbesuches parasitiert wurden (anfängliche Ovipositionsrates, AOR).

Des Weiteren wurden die Daten auch auf Unterschiede, die zwischen den Versuchsserien A - C bestehen können, untersucht. Hierbei habe ich getestet, ob die Kovariate PATCH (Rangnummer (1 - 4) eines Patchbesuches), der Faktor SERIE (experimentelle Serie A - C) und der Interaktionsterm PATCH*SERIE, der anzeigt, ob sich zwischen den Serien unterschiedliche Veränderungen über die vier Patchbesuche hinweg ergaben, jeweils einen Einfluss auf die folgenden abhängigen Variablen hatten: 1) Aufenthaltszeit auf einem Patch (ZEIT), 2) Anzahl der Ovipositionen während des Patchbesuches (OVI), 3) *giving-up time* (GUT), 4) anfängliche Ovipositionsrates (AOR) oder 5) Eivorrat eines Weibchens zu Beginn (EIER). Beim Testen der Parameter ZEIT und GUT ergaben GLM mit einer Gamma-Verteilung und *power(-1)*-Verbindungsfunktion die beste Passung an die Daten, für die Parameter OVI, AOR und EIER waren hingegen GLM mit einer Poisson-Verteilung und *Log*-Verbindungsfunktion besser geeignet.

3.1.2 Ergebnisse

Die Analyse des jeweils ersten Patchbesuches in den Serien A und B ergab bei keinem der untersuchten Parameter einen Unterschied zwischen den Serien (ZEIT, $\chi^2_{1,18} = 0,74$; $p = 0,39$; OVI, $\chi^2_{1,18} = 0,90$; $p = 0,34$; GUT, $\chi^2_{1,18} = 1,21$; $p = 0,27$; AOR, $\chi^2_{1,18} = 0,13$; $p = 0,72$). Damit halte ich eine Auswertung der aus meiner Diplomarbeit entnommenen

Datensätze gemeinsam mit den zu einem späteren Zeitpunkt erhobenen Daten für gerechtfertigt.

Die Werte der Parameter, die während eines Patchbesuches gemessen wurden (ZEIT, OVI, GUT und AOR; Tabelle 3.1.1), wurden wie oben beschrieben in zwei Dimensionen analysiert: 1) Innerhalb einer Serie von Patchbesuchen, um Veränderungen zu finden, die durch die Rangnummer eines Patchbesuches (und damit durch die Anzahl der erfahrenen Zeitintervalle zwischen den Patchbesuchen) bedingt waren und 2) zwischen den experimentellen Serien A - C, um auf Unterschiede zwischen den Serien (in Bezug auf einen Effekt der unterschiedlich langen Zeitintervalle zwischen den Patchbesuchen oder des Alters der Weibchen) zu testen. Zusätzlich wurde analysiert, ob der Rang eines Patchbesuches (PATCH) oder der Eivorrat eines Weibchen (EIER, Tabelle 3.1.2) die beobachteten Effekte besser zu erklären vermag.

Die Sektion der Larven ergab, dass es während des gesamten Experiments nicht zu Superparasitierungen kam. Daher spiegelt die Variable OVI neben der Anzahl der abgelegten Eier auch direkt die Anzahl der parasitierten Larven wider.

Unterschiede zwischen den einzelnen Patchbesuchen innerhalb einer Serie

Die Weibchen der Serie A zeigten eine klare Reduktion der Aufenthaltszeiten mit zunehmender Rangnummer eines Patchbesuches, bzw. mit zunehmender Anzahl der kurzen Zeitintervalle zwischen Patchbesuchen, die sie erfahren hatten ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 5,28$; $p = 0,022$; Abb. 3.1.4A). Dieses gilt auch für die älteren Weibchen der Serie C ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 6,82$; $p = 0,009$), die ja ebenfalls nur kurze Zeitintervalle zwischen den einzelnen Patchbesuchen warten mussten (Abb. 3.1.4C). Im Gegensatz dazu änderten sich die Aufenthaltszeiten nicht, wenn die Weibchen bis zum nächsten Patchbesuch 24 Stunden warten mussten ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 0,40$; $p = 0,53$; Abb. 3.1.4B). Die Anzahl der während eines Patchbesuch erfolgten Eiablagen verringerte sich signifikant in der Serie A ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 6,14$; $p = 0,013$) aber nicht in den Serien B ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 0,00$; $p = 1,0$) und C ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 1,19$; $p = 0,28$). Die Zeit von der letzten Oviposition bis zur Aufgabe der Suche (GUT) nahm in der Serie A tendenziell ab ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 2,23$; $p = 0,14$), war signifikant reduziert in der Serie C ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 6,89$; $p = 0,009$) und zeigte keinerlei Veränderung in der Serie B ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 0,02$; $p = 0,90$). Die Sucheffizienz eines Weibchens (AOR) war über die vier Patchbesuche hinweg in allen Serien unverändert (A: $\chi^2_{1,8 \times 4} = 0,09$; $p = 0,76$; B: $\chi^2_{1,8 \times 4} = 1,57$; $p = 0,21$; C: $\chi^2_{1,8 \times 4} = 0,00$; $p = 1,0$).

Tabelle 3.1.1: Deskriptive Statistik (Mittelwert \pm SE) der während der jeweiligen Patchbesuche aufgenommenen Variablen.

	ZEIT (Sekunden)	OVI	GUT (Sekunden)	AOR (OVI / 500s)
Serie A, kurzes Zeitintervall (n = 8)				
Patch 1	4076,4 \pm 431,9	16,0 \pm 0,19	1368,3 \pm 355,3	0,012 \pm 0,002
Patch 2	2790,4 \pm 222,3	14,4 \pm 0,38	833,0 \pm 187,7	0,016 \pm 0,001
Patch 3	2802,4 \pm 168,2	14,3 \pm 0,62	892,7 \pm 209,4	0,014 \pm 0,001
Patch 4	2222,0 \pm 134,2	14,0 \pm 0,19	615,6 \pm 112,3	0,013 \pm 0,001
	*	*		
Serie B, langes Zeitintervall (n = 10)				
Patch 1	4923,3 \pm 893,6	15,5 \pm 0,43	2024,5 \pm 852,4	0,013 \pm 0,001
Patch 2	5432,2 \pm 964,3	14,7 \pm 0,50	2582,4 \pm 555,2	0,012 \pm 0,001
Patch 3	5660,9 \pm 1016,9	15,0 \pm 0,56	2200,4 \pm 646,1	0,013 \pm 0,001
Patch 4	4733,2 \pm 840,0	15,4 \pm 0,27	1668,3 \pm 615,5	0,012 \pm 0,002
Serie C, kurze Zeitintervall, ältere Weibchen (n = 10)				
Patch 1	7365,4 \pm 651,5	15,5 \pm 0,34	3693,5 \pm 665,5	0,012 \pm 0,001
Patch 2	7830,8 \pm 754,3	15,4 \pm 0,31	3925,2 \pm 812,8	0,012 \pm 0,000
Patch 3	5644,6 \pm 401,7	15,2 \pm 0,33	2496,2 \pm 433,5	0,012 \pm 0,001
Patch 4	4735,3 \pm 344,5	15,0 \pm 0,45	1667,7 \pm 305,5	0,012 \pm 0,001
	*		*	

ZEIT = Patchaufenthaltszeit, OVI = Anzahl der Ovipositionen, GUT = Zeit von der letzten Eiablage bis zur Aufgabe des Patches, AOR = Sucheffizienz. Ein Sternchen zeigt an, dass sich in der entsprechenden Spalte signifikante Veränderungen ergeben haben.

Tabelle 3.1.2: Eivorrat der Weibchen während eines Experiments

	Eivorrat vor				Terminaler Eivorrat	SE	N
	Patch 1	Patch 2	Patch 3	Patch 4			
Serie A*	129,3	113,3	98,9	84,6	70,6	5,37	8
Serie B^f	129,3	129,2	129,8	130,1	114,7	8,85	10
Serie C*	148,3	132,8	117,4	102,2	87,2	6,24	10

Der terminale Eivorrat wurde durch Sezieren der Weibchen nach Versuchsende bestimmt.

* Eivorrat zu Beginn eines Patchbesuches wurde unter der Voraussetzung berechnet, dass in den Weibchen keine zusätzlichen Eier während eines Versuches nachreifen konnten.

^f Eivorrat zu Beginn eines Patchbesuches wurde unter der Voraussetzung berechnet, dass der anfängliche Eivorrat der Weibchen der Serien A und B identisch war und unter Verwendung der in Abschnitt 3.1.1 angegebenen Gleichung.

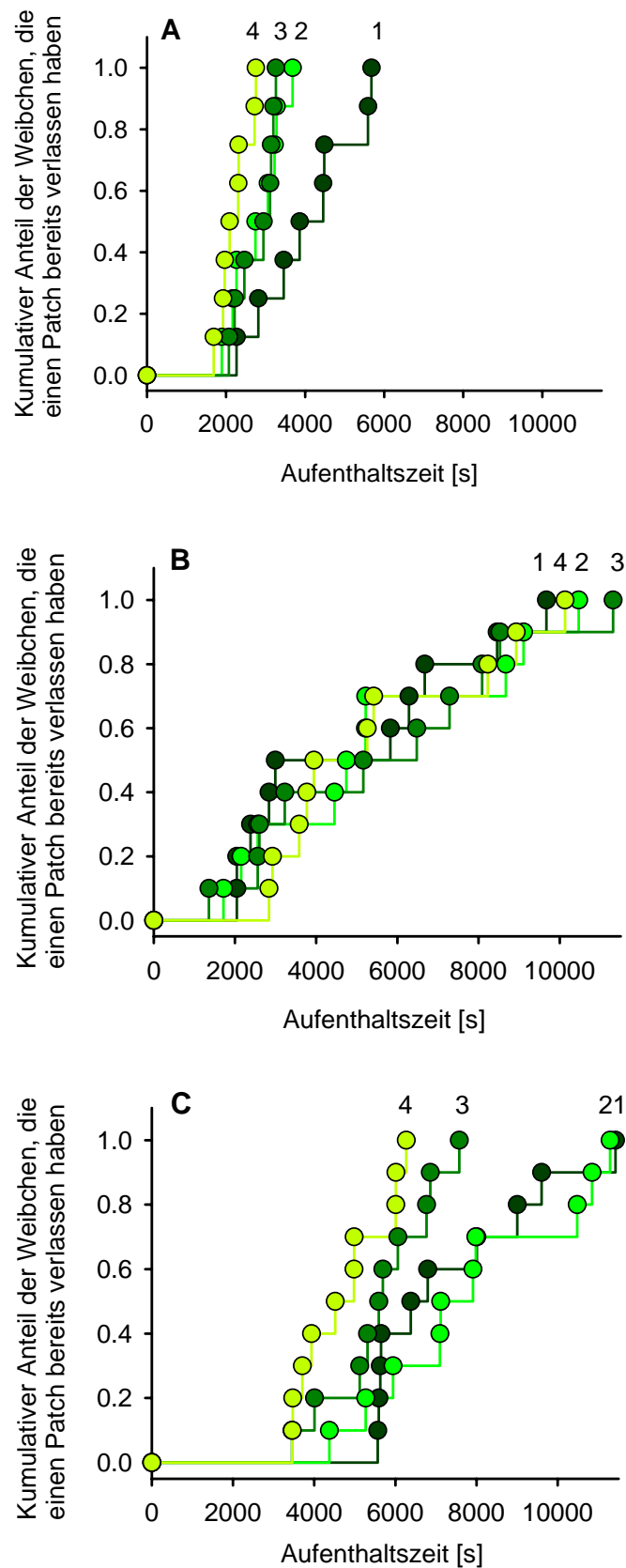


Abb. 3.1.4: Kumulativer Anteil der Weibchen, die einen Patch nach einer bestimmten Zeit bereits verlassen haben. Die Abbildungen A, B und C stellen entsprechend die Ergebnisse der Serien A, B und C dar, die Ziffern oberhalb der Kurven entsprechen den Nummern eines Patchbesuches.

Um den Einfluss des Eivorrats eines Weibchen auf seine Entscheidungen zu untersuchen, habe ich die anfänglichen Eivorräte (vor Beginn eines Experiments) wie oben beschrieben berechnet. Es ergab sich, dass bei den Weibchen der Serie B im Mittel etwa 15,3 Eier innerhalb eines 24stündigen Zeitintervalls nachreiften. Diese Menge ersetzt die 15,2 Eier, die ein Weibchen der Serie B im Mittel während eines Patchbesuches gelegt hat und daher konnte jedes Weibchen der Serie B vor jedem Patchbesuch stets über einen gleich großen Eivorrat verfügen (Tabelle 3.1.2). Im Gegensatz dazu nahm der Eivorrat der Weibchen der Serien A und C kontinuierlich im Laufe eines Versuches ab (Tabelle 3.1.2), wobei die Weibchen der Serie C allerdings über einen größeren Eivorrat verfügten als die Weibchen der Serie A ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 15,44$; $p < 0,0001$). Das Muster in den Eivorräten der Weibchen spiegelt also in etwa das Muster, das sich in den Aufenthaltszeiten der Weibchen und der Anzahl ihrer Eiablagen findet, wider. Daher nutzte ich in einer zusätzlichen Analyse den Eivorrat (EIER) anstelle der Variable PATCH als Erklärungsvariable in den GLM. Es fanden sich bezüglich der Aufenthaltszeiten allerdings keine signifikanten Effekte in den einzelnen Serien, sondern lediglich die Tendenz, dass die Aufenthaltszeit auf einem Patch mit abnehmendem Eivorrat in den Serien A und C reduziert wurde ($\chi^2_{1,8 \times 4} = 3,68$; $p = 0,06$, $\chi^2_{1,8 \times 4} = 0,85$; $p = 0,36$, $\chi^2_{1,8 \times 4} = 1,92$; $p = 0,17$). Der Erklärungswert (r^2), den die Kovariaten PATCH bzw. EIER jeweils für die Aufenthaltszeiten auf den Patches liefern können, wurde nach Crawley (1993) berechnet. Es zeigte sich, dass die Variable PATCH in der Serie A 47 % der in den beobachteten Aufenthaltszeiten vorhandenen Varianz erklären kann, während dies die Variable EIER nur zu 18 % vermag. In der Serie C erklärte PATCH immerhin noch 30 % der Varianz, EIER hingegen nur noch 4 %. In der Serie B war der Erklärungswert beider Variablen jeweils nicht signifikant unterschiedlich von Null.

Unterschiede zwischen den experimentellen Serien A-C

Ich habe bereits gezeigt, dass die Rangnummer eines Patchbesuches (PATCH) einen starken Einfluss auf verschiedene Aspekte des Verhaltens eines Weibchens in den Serien A und C, nicht jedoch in der Serie B, ausübte. Um zu sehen, ob diese Unterschiede zwischen den Serien tatsächlich signifikant sind, wurde ein GLM mit den Variablen PATCH, SERIE und PATCH*SERIE an den kompletten Datensatz aller drei Serien angepasst. Hierbei ist der Interaktionsterm PATCH*SERIE besonders interessant,

da er direkt angibt, ob sich die Verhaltensantworten der Weibchen, die sie über die vier Patchbesuche hinweg zeigten, zwischen den einzelnen Serien unterschieden. Es ergab sich, dass die Aufenthaltszeit eines Weibchens auch im kombinierten Datensatz signifikant mit der Rangnummer eines Patchbesuches abnahm (PATCH: $\chi^2_{1,28 \times 4} = 7,84$; $p = 0,005$) und dass es insgesamt betrachtet auch grundlegende Unterschiede zwischen den einzelnen Serie gab (SERIE: $\chi^2_{1,28 \times 4} = 8,60$; $p = 0,014$). Die Veränderungen, die sich in den Aufenthaltszeiten der Weibchen über die vier Patchbesuche hinweg ergaben, waren signifikant unterschiedlich für die Weibchen der drei Serien (PATCH*SERIE: $\chi^2_{1,28 \times 4} = 8,18$; $p = 0,017$).

Um zu testen, welchen Einfluss das Alter eines Weibchens auf die beobachteten Parameter hatte, habe ich die Daten der Serien A und C miteinander verglichen. Hier fällt auf, dass die älteren Weibchen der Serie C deutlich mehr Zeit auf den Patches verbracht hatten als die jüngeren Weibchen der Serie A ($\chi^2_{1,18 \times 4} = 13,48$; $p < 0,001$). Die Anzahl der Eier, die ein Tier während eines Patchbesuches gelegt hatte, wurde hingegen kaum durch das Alter beeinflusst ($\chi^2_{1,18 \times 4} = 3,54$; $p = 0,060$). Die *giving-up times* (GUT) waren für die älteren Weibchen länger als für die jüngeren ($\chi^2_{1,18 \times 4} = 11,85$; $p < 0,001$) und in der Sucheffizienz der Weibchen (AOR) fanden sich keine signifikanten Unterschiede ($\chi^2_{1,18 \times 4} = 2,53$; $p = 0,11$).

3.1.3 Diskussion

Parasitoiden, die unterschiedliche Begegnungsraten mit Patches erleben, sollten der Theorie des optimalen Suchverhaltens (TOS) zufolge ihre Aufenthaltszeiten auf den Patches und den Grad der Patchausbeutung den entsprechenden Habitatbedingungen anpassen (Stephens & Krebs 1986). Weibchen von *Asobara tabida* können zum Beispiel im patcharmen Frühsommer oder aber auch im patchreichen Spätsommer schlüpfen (Janssen et al. 1988). Für den Frühsommer gilt, dass ein einmal gefundener Patch intensiv ausgebeutet werden sollte, da es relativ unwahrscheinlich ist, dass das Weibchen noch weitere Patches finden wird (Ellers et al. 1998). Im Spätsommer hingegen können die Patches als Früchte unter einem Baum sehr dicht beieinander liegen und das Weibchen sollte einzelne Patches nur so lange ausbeuten, bis die Begegnungsrate mit zu parasitierenden Wirten deutlich nachlässt; die Wahrscheinlichkeit, dass ein ergiebiger Patch in unmittelbarer Nähe vorhanden ist, ist sehr groß. Eine

adäquate Reaktion auf die Patchabundanz im Habitat würde den Weibchen also eine Steigerung der Anzahl produzierter Nachkommen erlauben und wäre daher für *A. tabida* zu erwarten.

Ich habe *A. tabida* Weibchen jeweils vier Patches absuchen lassen, wobei die Patchbesuche entweder von kurzen oder langen Zeitintervallen unterbrochen waren. Am Tag vor dem eigentlichen Experiment hatten alle Weibchen bereits auf einem Patch mit 16 Larven suchen können, um erste Erfahrungen im Umgang mit den Wirten zu sammeln. Die Weibchen hatten also bis zum Betreten des ersten Patches einer Versuchsserie eine Zeitspanne von ungefähr 24 Stunden erfahren, in der sie keinen Zugang zu Patches gehabt hatten. Meine Hypothese war, dass die kurze Zeit zwischen den Patchbesuchen in den Serien A und C den Weibchen eine drastisch erhöhte Verfügbarkeit von Patches signalisieren würde und die Tiere auf diese Veränderung mit einer Reduktion in der Patchaufenthaltszeit und dem Grad der Ausbeutung des Patches reagieren sollten. In der Serie B blieb es hingegen bei konstant langen Zeitintervallen zwischen Patchbesuchen und daher war auch in den untersuchten Verhaltensparametern der Tiere keine Veränderung zu erwarten.

Qualitative Übereinstimmung mit den Vorhersagen

In Übereinstimmung mit den Vorhersagen wurde in den Serien mit hoher Patchbegegnungsrate (Serien A und C) sowohl die Aufenthaltszeit als auch der Ausbeutungsgrad eines Patches reduziert (Tabelle 3.1.1). Beide Parameter veränderten sich nicht in der Serie B, in der die Weibchen konstant niedrige Begegnungsraten hatten (Tabelle 3.1.1). Da die Weibchen aus den Serien A und B zu Beginn eines Experimentes gleich jung waren, aber zu Versuchsende von unterschiedlichem Alter, könnte das Alter der Tiere eine beeinflussende Variable sein. Allerdings bestätigten die Weibchen der Alterskontrolle (Serie C) die Ergebnisse insofern, dass die beobachteten Verhaltensänderungen auf die Begegnungsrate zurückzuführen sind, da auch sie eine starke Reaktion auf die kurzen Zeitintervalle zwischen den Patchbesuchen zeigten. Interessanterweise zeigte sich bei den älteren Tieren aber keine Reaktion in der Anzahl der parasitierten Larven: in fast allen Patches wurden die vorhandenen 16 Larven gefunden und parasitiert (Tabelle 3.1.1). Dieses lässt sich wohl am ehesten damit erklären, dass die Aufenthaltszeiten der älteren Tiere von Anfang an viel höher waren als die der jüngeren Weibchen. Daher ist es wahrscheinlich, dass selbst die reduzierten Aufent-

haltszeiten noch ausgereicht haben, sämtliche Larven zu finden und zu parasitieren. Die Zeit, die die älteren und jüngeren Weibchen für das Finden und Parasitieren benötigt hatten, war identisch, d.h. die Weibchen unterschieden sich nicht in ihrer Sucheffizienz. So ist es zu erklären, dass sich der reduzierte Grad der Patchausbeutung nur in den signifikant reduzierten Aufgabezeiten (*giving-up times*) der älteren Weibchen widerspiegelt. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die älteren Weibchen, für die ja vom Schlupf bis zum Versuch eine längere Zeit ohne Wirtskontakt verging als für die jüngeren Weibchen, ihr Habitat als extrem wirts- und patcharm einschätzten. Zudem weisen die älteren Tiere eine reduzierte zukünftige Lebenserwartung auf und damit eine verringerte Wahrscheinlichkeit noch weitere Patches finden und ausbeuten zu können. Daher sollten die Zeit, die auf einem Patch verbracht wird und damit auch der Grad der Patchausbeutung, negativ mit der zukünftigen Lebenserwartung des Tieres korreliert sein, wie es Fletcher et al. (1994) und Roitberg et al. (1993) für andere Parasitoidenarten zeigen konnten.

Die Sucheffizienz eines Weibchens veränderte sich in keiner der Serien (Tabelle 3.1.1). Daher können die Reduktionen in den Aufenthaltszeiten der Weibchen der Serien A und C auch nicht damit erklärt werden, dass die Tiere aufgrund ihrer Erfahrung im Finden und Parasitieren der Larven zunehmend schneller wurden. Zudem lassen sich aufgrund der konstanten Sucheffizienz auch Effekte eines tageszeitabhängigen Aktivitätsmusters ausschließen. Diese Schlussfolgerung wird durch Befunde von Fleury et al. (2000) gestützt, die einen gleichbleibenden Aktivitätsgrad für *A. tabida* für die Tageszeit beschreiben, in der die Experimente durchgeführt worden waren.

Der Eivorrat eines Weibchens der Serie A oder C wurde im Verlauf der durchgeführten Versuche reduziert (Tabelle 3.1.2) und die TOS sagt voraus, dass Weibchen mit einem großen Eivorrat Patches intensiver ausbeuten sollten als Weibchen mit einem geringeren Eivorrat (Stephens & Krebs 1986). Daher wurden sowohl die Kovariate PATCH (Rangnummer eines Patchbesuches) als auch die Kovariate EIER (Anzahl der zu Beginn eines Patchbesuches vorhandenen Eier) unabhängig voneinander darauf getestet, wie gut sie jeweils das Verhalten der Weibchen erklären können. Dabei zeigte sich, dass die Rangnummer eines Patchbesuches sowohl in der Serie A als auch in der Serie C jeweils einen deutlich höheren Erklärungswert aufwies als dies für den Eivorrat der Fall war.

Aus den dargestellten Ergebnissen lässt sich schließen, dass weder das Alter der Weibchen noch der ihnen zur Verfügung stehende Eivorrat für die beobachteten Veränderungen im Verhalten allein verantwortlich gewesen sein können, sondern dass die Weibchen tatsächlich direkt auf die zwischen den Patchbesuchen erfahrenen Zeitintervalle reagiert haben.

Quantitative Übereinstimmung mit dem Grenzertragstheorem

Bisher habe ich zeigen können, dass die erhaltenen Daten qualitativ sehr gut mit den Vorhersagen übereinstimmen, die nach der Theorie des optimalen Suchverhaltens zu erwarten waren. Zusätzlich können die Daten benutzt werden, um quantitative Vorhersagen zu machen (Charnov 1976). Zu diesem Zweck habe ich zunächst sämtliche Daten der Wirtsbegegnungen aus allen Serien und allen Patchbesuchen kombiniert und daraus eine Parasitierungsfunktion abgeleitet (d. h. die mittlere Anzahl Larven, die in einem Patch zu jeder Zeit bereits gefunden und parasitiert worden waren, bestimmt). Diese Parasitierungsfunktion entspricht der Gewinnfunktion des Grenzertragstheorems (Abschnitt 1.1) und ist als schwarze Kurve in den Abbildungen 3.1.5A – C dargestellt. Mittels der in der Einleitung beschriebenen graphischen Analyseverfahren nach Stephens & Krebs (1986) habe ich dann den optimalen Zeitpunkt bestimmt, zu dem ein Weibchen einen Patch hätte verlassen sollen. Dieser Zeitpunkt ist in den Abbildungen 3.1.5A – C jeweils für die Serien A - C mit einem schwarzen Pfeil markiert. Zudem sind in den Abbildungen die Zeitpunkte des Verlassens eines Patches und die korrespondierenden Eiablagen eingetragen, wie sie von den GLM aus den experimentellen Daten ermittelt wurden. Da die Aufgabezeit nach der letzten Parasitierung (GUT) nicht in der Parasitierungsfunktion enthalten ist, aber im realen Wespenverhalten existiert, liegen die vom GLM ermittelten Werte leicht neben der Parasitierungsfunktion.

Aus den Abbildungen 3.1.5A und C wird deutlich, dass sich die Zeitpunkte des Verlassens eines Patches mit jedem weiteren Patchbesuch immer mehr dem vorhergesagten Zeitpunkt annäherten. Allerdings war auch beim Verlassen des vierten Patches die Aufenthaltszeit der Weibchen noch länger als es nach dem GET zu erwarten war. Dies war ebenso in der Serie B der Fall, in der der Grad der Patchausbeutung über die vier Patchbesuche hinweg konstant blieb.

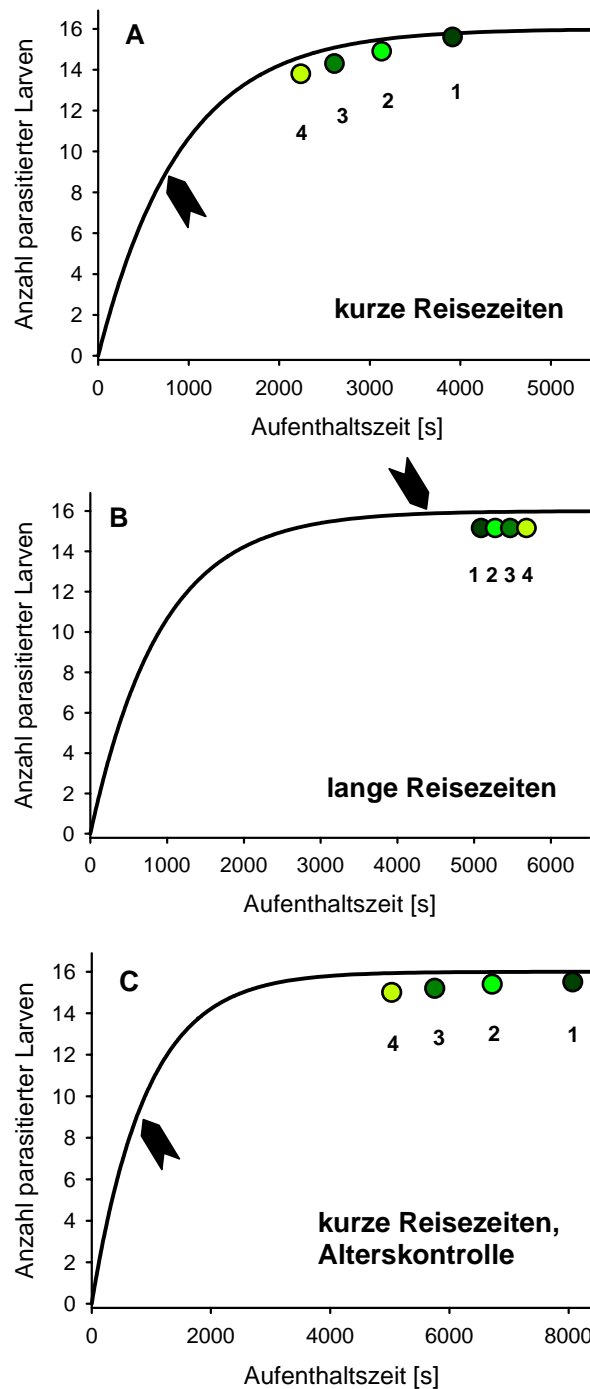


Abb. 3.1.5: Quantitativer Vergleich der experimentellen Daten mit den Vorhersagen des Grenzertragstheorems. Die Grafiken A - C entsprechen den experimentellen Serien A - C. Die Anzahl der Ovipositionen während eines Patchbesuches ist gegen die Aufenthaltszeit aufgetragen (farbige Kreise), wie vom jeweiligen GLM ausgegeben. Die Nummern unter den Kreisen entsprechen der Nummer des jeweiligen Patchbesuchs. Die schwarze Kurve stellt die mittlere Parasitierungsfunktion dar, die für alle Abbildungen identisch ist. Der besseren Übersicht halber variiert allerdings die Skalierung der Grafiken. Die schwarzen Pfeile zeigen auf den nach dem GET optimalen Zeitpunkt zum Abbruch des Patchbesuches.

Durch intensive Literaturrecherche konnte Nonacs (2001) zeigen, dass Tiere in quantitativen Tests des Grenzertragstheorems häufig länger als erwartet auf Patches verbleiben. In der vorliegenden Untersuchung mag dies an den folgenden Bedingungen gelegen haben:

Zum einen ist es möglich, dass die Weibchen in den Serien A und C noch keine ausreichende Anzahl an Patches besucht hatten, um mit ihrer Einschätzung der Habitatqualität den theoretischen Grenzertrag zu erreichen. Sie hätten diesen aber eventuell erreichen können, wenn die Versuchsserie mehr als vier Patchbesuche umfasst hätte.

Zum anderen ist bereits gezeigt worden, dass das Grenzertragstheorem von zu einfachen Voraussetzungen ausgeht und zu wenige Parameter berücksichtigt, die bei der Entscheidung, einen Patch zu verlassen, außerdem eine Rolle spielen (Godfray 1994, Stephens & Krebs 1986). Als Ausnahme kann hier eine Untersuchung von Cowie (1977) an Meisen (*Parus major*) gelten, in der er auch eine quantitative Übereinstimmung zwischen Theorie und Daten erhielt.

Des Weiteren können die Weibchen natürlich nicht genau wissen, wie viele unparasitierte Larven noch im Patch vorhanden sind. Sie müssen also die verbliebene Qualität des Patches aufgrund ihrer Erfahrungen bestimmen. In den Versuchen wurden zwei-dimensionale Hefepatches genutzt, da sich die Weibchen auf diesen einfach und kontinuierlich beobachten lassen. Auf einem natürlichen Patch hingegen, etwa einer drei-dimensionalen Frucht, können die Wirte temporär auch relativ weit in das Innere einer Frucht vordringen, von wo aus sie von der Wespe nicht mehr wahrgenommen werden können: Die Wirte haben im Inneren einer Frucht ein temporäres, räumliches Refugium (Hoffmeister & Rohlf 2001). Daher kann eine Frucht insgesamt mehr Wirte enthalten als sie ein Parasitoid zu einem gegebenen Zeitpunkt an der Oberfläche wahrnehmen kann. Es ist denkbar, dass dieses Phänomen im Verhaltensprogramm der Weibchen berücksichtigt ist und sie daher auch für einen zwei-dimensionalen Hefepatch eine im Vergleich zu den tatsächlichen Wirtsbegegnungen höhere Wirtsdichte annehmen. Dies wäre entsprechend eine Überschätzung der Patchqualität und könnte auch die relativ langen *giving-up times* erklären, die in allen Versuchen gefunden wurden.

Außer den bisher genannten Einflüssen mögen allerdings auch noch andere Einschränkungen eine Rolle gespielt haben, denen ein Parasitoidenweibchen natürlicher-

weise unterliegen kann. Wenn beispielsweise das Mortalitätsrisiko auf dem Weg zwischen Patches generell größer ist als auf einem Patch selbst (siehe Völkl & Kraus 1996), dann würde auch dies zu längeren Aufenthaltszeiten und einer erhöhten Patchausbeutung führen.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass die Versuchsergebnisse qualitativ in Übereinstimmung mit der Theorie des optimalen Suchverhaltens stehen und dass der Begegnungsrate mit Patches offensichtlich eine große Bedeutung im Suchverhalten der Parasitoidenweibchen zukommt. In quantitativer Hinsicht wurden allerdings konsistent längere Aufenthaltszeiten gefunden, als sie das Grenzertragstheorem vorhersagt.

3.2 Das Suchverhalten bei unterschiedlicher Patchverfügbarkeit: Die Form der Reaktionskurve

3.2.1 Material und Methoden

In den unter Abschnitt 3.1 dargestellten Experimenten konnte ich zeigen, dass die Aufenthaltszeit und der Grad der Patchausbeutung stark abnehmen, wenn Weibchen von *A. tabida* zwischen den einzelnen Patchbesuchen nur fünf Minuten warten müssen und dass sich keine Veränderung im Verhalten der Weibchen zeigt, wenn zwischen den Patchbesuchen jeweils 24 Stunden vergehen. Bisher kann aber keine Aussage über den Einfluss von Zeitintervallen gemacht werden, deren Dauer zwischen fünf Minuten und 24 Stunden liegt. Theoretisch wäre es möglich, dass Aufenthaltszeiten auf einem Patch kontinuierlich mit zunehmendem Zeitintervall zwischen den Patchbesuchen zunehmen. Es ist aber auch denkbar, dass die Aufenthaltszeit auf einem Patch solange stabil auf einem niedrigen Niveau verbleibt, solange die Länge des Zeitintervalls zwischen den Patchbesuchen unterhalb eines Schwellenwertes liegt. Ein Überschreiten des Schwellenwertes könnte dann zu einem sprunghaften Anstieg in der Aufenthaltszeit führen. Um zwischen diesen beiden Möglichkeiten unterscheiden zu können, wurde in diesem Kapitelabschnitt die Form der Reaktionskurve untersucht.

Eine Versuchsserie bestand in diesem Fall aus nur zwei Patchbesuchen, wobei das Zeitintervall zwischen dem ersten und dem zweiten Patchbesuch zwischen ca. fünf Minuten und ca. vier Stunden variierte. Die in den Versuchen eingesetzten Weibchen waren nach dem Schlupf isoliert und nur mit zwei Männchen zusammen in einem Schnappdeckelgläschen gehalten worden, wie in Kapitel 2.2.1 beschrieben. Am Versuchstag waren die Weibchen zwischen drei und fünf Tagen alt. Die Versuche wurden bei Raumtemperatur ($21 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$) und

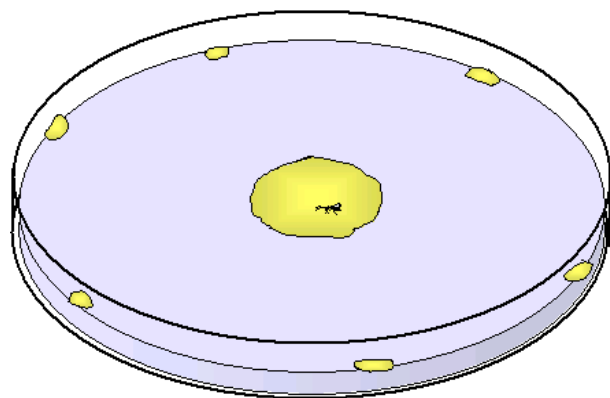


Abb.3.2.1: Die Versuchsarena (ca. 9 cm Durchmesser) mit Hefepatch in der Mitte und sechs kleineren Hefetropfen am Rand. Das Parasitoidenweibchen ist maßstabsgerecht wiedergegeben.

einer Beleuchtung durch Warmlicht-Neonröhren durchgeführt. Einen Tag vor dem Experiment wurden die Männchen entfernt und das Weibchen durfte auf einem Patch mit sechs Wirten für eine halbe Stunde suchen, um erste Erfahrungen zu sammeln. Im eigentlichen Versuch bestand eine Arena aus einer mit Agar ausgegossenen Petrischale von 9 cm Durchmesser, in deren Mitte der Hefepatch lag (Abb. 3.2.1). Das Aufbringen eines solchen Patches auf den Agar ist in Abschnitt 3.1.1 beschrieben. Direkt vor Versuchsbeginn habe ich noch sechs kleine Hefetropfen am Rand der Petrischale aufgebracht. Ein Patchbesuch wurde als beendet betrachtet, wenn ein Weibchen auf einem der kleinen Hefetropfen zu suchen begann.

Datenaufnahme und statistische Analyse

Während eines Versuches wurden die Weibchen kontinuierlich beobachtet und ihr Verhalten mit Hilfe der Software *The Observer*[®] 3.0. aufgezeichnet. Für die Auswertung der Daten habe ich zunächst die Aufenthaltszeiten der Weibchen auf dem ersten Patch (ZEIT1) und die Anzahl der dort erfolgten Eiablagen (OVI1) einer deskriptiven Analyse unterzogen. Anschließend konnte getestet werden, von welchen Faktoren und Kovariaten die Aufenthaltszeiten auf dem zweiten Patch (ZEIT2) und die Anzahl der dort erfolgten Eiablagen (OVI2) bestimmt wurden: 1) Von der Länge des Zeitintervalls zwischen den Patchbesuchen (INTERVALL), das ich allerdings als $\ln(\text{INTERVALL})$ für die Analyse durch Logarithmieren linearisiert habe. 2) der Zeit, die das Weibchen auf dem ersten Patch verbracht hat (ZEIT1) und 3) der Anzahl der Eiablagen, die es auf dem ersten Patch hatte (OVI1). Für die Analyse der Variablen ZEIT2 habe ich GLM mit Gamma-Verteilung und *power(-1)*-Verbindungsfunktion verwendet und für die von OVI2 GLM mit Poisson-Verteilung und *Log*-Verbindungsfunktion.

Der lineare Prädiktor eines GLM folgt der Gleichung $\eta_i = \sum_{j=1}^p \beta_j x_{ij}$ mit ($i = 1, 2, \dots, N$) (s. Abschnitt 2.3.2). Setzt man die durch die Analyse erhaltenen Werte entsprechend für β_j ein, lassen sich die Werte η_i des linearen Prädiktors für die untersuchte abhängige Variable berechnen, wobei η_i gegebenenfalls noch entsprechend der verwendeten Verbindungsfunktion transformiert werden muss (s. Abschnitt 2.3.2).

3.2.2 Ergebnisse

Insgesamt wurden die Patchbesuche von 44 Parasitoidenweibchen ausgewertet. Im Mittel ergab sich auf dem ersten Patch eine Aufenthaltszeit \pm SE von 2387 ± 142 s, die mittlere Anzahl der Eiablagen \pm SE belief sich auf $5,1 \pm 0,4$ (Tabelle 3.2.1).

Tabelle 3.2.1: Mittlere Aufenthaltszeit bzw. Anzahl der Ovipositionen der Parasitoiden auf dem ersten Patch

	<i>N</i>	Mittelwert	SE	95% Konfidenzlimit
Aufenthaltszeit [s]	44	2387,0	142,3	2108,1 - 2665,9
Anzahl der Eiablagen	44	5,08	0,40	4,68 - 5,48

Die Aufenthaltszeiten auf dem zweiten Patch (Abb. 3.2.2A) wurden am besten durch ein GLM (mit GEE) beschrieben, das sowohl die Variable $\ln(\text{INTERVALL})$ ($\chi^2_{1,44} = 7,66$; $p = 0,006$) als auch die Variable ZEIT1 enthielt ($\chi^2_{1,44} = 5,11$; $p = 0,024$), wobei die Aufenthaltszeit auf dem zweiten Patch sowohl mit der dem ersten Patch verbrachten Zeit als auch mit dem zwischen den Patchbesuchen vergangenen Zeitintervall anstieg. Die Zahl der Eiablagen, die ein Weibchen auf dem ersten Patch tätigen konnte (OV1),

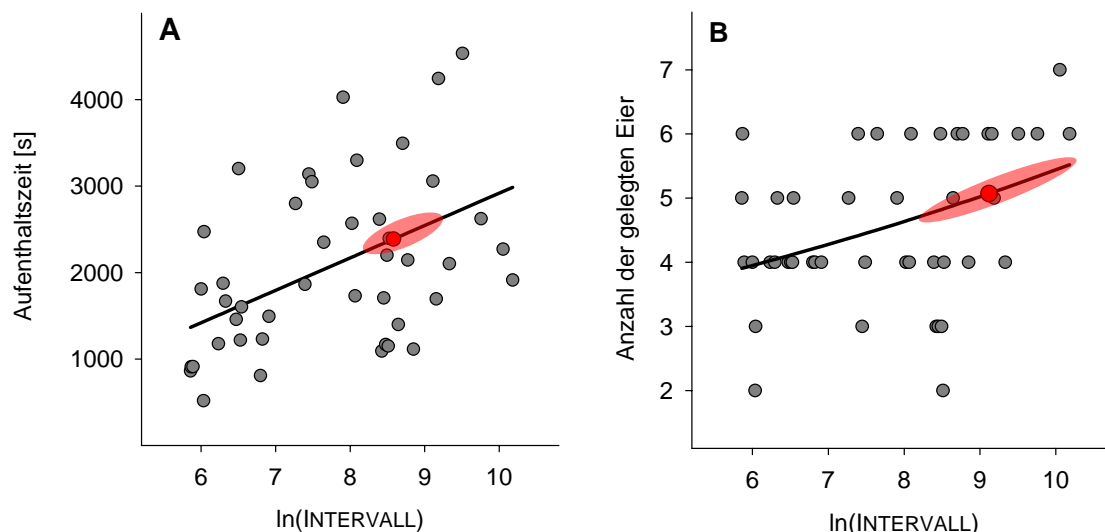


Abb. 3.2.2: Die auf Patch 2 beobachteten Aufenthaltszeiten (A) bzw. die Anzahlen der abgelegten Eier (B), aufgetragen gegen den natürlichen Logarithmus des zwischen den Patchbesuchen vergangenen Zeitintervalls. Die vom entsprechenden GLM ermittelte Beziehung dieser Variablen zueinander ist jeweils als schwarze Linie eingezeichnet. Der rote Punkt stellt die mittlere Aufenthaltszeit (A) bzw. die mittlere Anzahl der Eiablagen (B) auf Patch 1 dar, die rote Wolke um den Punkt herum gibt die entsprechende Fehlerabschätzung an (s. Text).

hatte keinen sichtbaren Effekt ($\chi^2_{1,44} = 0,01$; $p = 0,92$) auf seine Aufenthaltszeit auf dem zweiten Patch. Die Anzahl der Eiablagen während des zweiten Patchbesuches (Abb. 3.2.2B) stieg hingegen allein mit der Länge des zwischen den Besuchen vergangenen Zeitintervalls an ($\ln(\text{INTERVALL})$): $\chi^2_{1,44} = 5,32$; $p = 0,021$), nicht aber mit ZEIT1 ($\chi^2_{1,44} < 0,01$; $p = 0,94$) oder OVIS1 ($\chi^2_{1,44} < 0,00$; $p = 0,98$).

Setzt man die durch die GLM-Analyse erhaltenen Parameter (siehe Tabelle 3.2.2) in die oben angegebene Gleichung des linearen Prädiktors ein, berechnet sich die Geradengleichung der Aufenthaltszeit mit $\eta_i = 307,6x_{\ln(\text{INTERVALL})} + 0,29x_{\text{ZEIT1}} - 1006,3$. Aufgrund der verwendeten *identity*-Verbindungsfunktion ($\eta_i = \mu_i$) ist eine weitere Umrechnung der Werte nicht nötig. Setzt man nun als Parameter für die variablen Aufenthaltszeiten der Weibchen auf dem ersten Patch statt $0,29x_{\text{ZEIT1}}$ die mittlere Aufenthaltszeit auf dem ersten Patch (2387 s) als Konstante ein, vereinfacht sich die Gleichung zu $\mu_i = 307,6x_{\ln(\text{INTERVALL})} + 313,4$ (als schwarze Gerade in Abb. 3.2.2A dargestellt). Um den Punkt bestimmen zu können, an dem die Aufenthaltszeit auf dem zweiten Patch der Zeit auf dem ersten Patch entspricht ($\text{ZEIT1} = \text{ZEIT2}$), muss die erhaltene Gleichung zunächst nach x umgestellt werden: $x = (\mu_i - 313,4) / 307,6$. Wenn man für μ_i die mittlere Aufenthaltszeit der Weibchen auf dem ersten Patch einsetzt (2387 s) und anschließend den inversen natürlichen Logarithmus des Ergebnisses nimmt (die Formel wurde mit $\ln(\text{INTERVALL})$ erstellt und daher muss das Ergebnis zurück transformiert werden), findet man, dass die Aufenthaltszeit auf Patch 2 der Zeit auf Patch 1 bei einem Zeitintervall von 6499 s (bzw. 108,3 min) zwischen den Patchbesuchen genau entspricht (Abb. 3.2.2A).

Tabelle 3.2.2: Ergebnisse der GLM-Analyse für die Effektgröße β

Kovariate	DF	N	β	SE für β	95% Konfidenzlimit	p
Abhängige Variable ZEIT2						
Achsenabschnitt	1	44	-1006,3	537,7	-2060,2 - 47,6	0,0613
$\ln(\text{INTERVALL})$	1	44	307,6	86,7	137,7 - 477,4	0,0130
ZEIT 1	1	44	0,29	0,12	0,06 - 0,52	0,0004
Abhängige Variable OVI2						
Achsenabschnitt	1	44	0,89	0,22	0,47 - 1,32	< 0,0001
$\ln(\text{INTERVALL})$	1	44	0,080	0,027	0,027 - 0,134	0,0032

In diesem Zusammenhang ist es angebracht, zumindest eine grobe Fehlerabschätzung für den berechneten Wert von $ZEIT1 = ZEIT2$ vorzunehmen. Hierzu habe ich die oben angegebenen Schritte zur Bestimmung von $ZEIT1 = ZEIT2$ wiederholt, allerdings habe ich statt der mittleren Aufenthaltszeit auf Patch 1 entweder den unteren oder den oberen Grenzwert des 95 % Konfidenzintervalls eingesetzt (s. Tabelle 3.2.1). Danach sollte die Länge des Zeitintervalls, für das $ZEIT1 = ZEIT2$ gilt, zwischen 3415 und 12368 s bzw. 56,9 und 206,1 min liegen (Abb. 3.2.2A).

Für die Ovipositionen ergibt sich aufgrund der vom GLM ausgegebenen Parameter (Tabelle 3.2.2) die Geradengleichung mit $\eta_i = 0,080 * x_{(\ln(\text{INTERVALL}))} + 0,89$. Aufgrund der verwendeten *log*-Verbindungsfunktion ($\eta_i = \ln \mu_i$) sind die erhaltenen Werte für η_i nach μ_i umzurechnen und ergeben dann die schwarze Gerade in Abb. 3.2.2B. Nun kann die Gleichung nach x umgestellt werden: $x = (\ln \mu_i - 0,89) / 0,080$. Setzt man für μ_i die mittlere Anzahl an Ovipositionen auf Patch 1 (5,07) ein und nimmt den inversen natürlichen Logarithmus (die Werte wurden mit $\ln(\text{INTERVALL})$ berechnet), findet man, dass die Zahl der Eiablagen auf Patch 2 der Anzahl auf Patch 1 bei einem Zeitintervall von 9117 s (bzw. 151,9 min) zwischen den Patchbesuchen genau entspricht (Abb. 3.2.2B). Eine Fehlerabschätzung unter Verwendung des in Tabelle 3.2.1 angegebenen Konfidenzintervalls ergibt, dass die Länge des Zeitintervalls, für das $OVIS1 = OVIS2$ gilt, wahrscheinlich zwischen 3385 und 24335 s bzw. 56,4 und 405,6 min liegt (Abb. 3.2.2B).

3.2.3 Diskussion

In den in diesem Kapitelabschnitt geschilderten Experimenten wurden die Weibchen von *A. tabida* über zwei Patchbesuche hinweg beobachtet, die durch unterschiedlich lange Zeitintervalle voneinander getrennt waren. Dabei wollte ich herausfinden, ob sich die Reaktion der Weibchen auf das Zeitintervall zwischen Patchbesuchen in stetiger oder in sprunghafter Art und Weise verändert. Zudem sollte analysiert werden, wie lang das Zeitintervall zwischen den beiden Patchbesuchen sein muss, damit sich die Habitatschätzung eines Weibchens nicht wesentlich verändert und es daher auf dem zweiten Patch die gleiche Zeit verbringt wie auf dem ersten.

Es stellte sich heraus, dass bereits bei einem Intervall von nur 108 min zwischen den Patchbesuchen keine Unterschiede in der Aufenthaltszeit mehr festzustellen waren,

bzw. dass nach einem Zeitintervall von etwa 152 min die Zahl der Eiablagen auf dem zweiten Patch der auf dem ersten Patch entsprach. Die doch recht große Abweichung zwischen der durch die Aufenthaltszeiten ermittelten Intervalllänge und der durch die Eiablagen ermittelten liegt wahrscheinlich darin begründet, dass das Finden einer Larve mit größeren Zufallseffekten behaftet ist, als dies für den Zeitpunkt, zu dem ein Patch verlassen wird, gilt (s.u.). Daher sollte die auf der Basis der Aufenthaltszeiten ermittelte Intervalllänge den zuverlässigeren Wert darstellen.

Neben dem Zeitintervall, das ein Weibchen zuvor zwischen den Patchbesuchen warten musste und das als alleinige Variable in einem GLM etwa 21 % der Varianz der Daten erklärt, beeinflusste auch die Zeit, die ein Weibchen zuvor auf dem ersten Patch verbracht hatte, seine Aufenthaltszeit auf dem zweiten Patch: Je länger ein Weibchen auf dem ersten Patch gesucht hatte, desto länger suchte es auch auf dem zweiten. Dieser Effekt erklärt, zusätzlich zum Effekt des Zeitintervalls zwischen den Patches, weitere 8 % der beobachteten Varianz. Dies ist ein starker Hinweis darauf, dass es bei den Parasitoiden individuell unterschiedliche Tendenzen gibt, wann die Suche auf einem Patch zu beenden ist. Ähnliche individuenspezifische Unterschiede sind bereits von Roitberg (1990b) und Wajnberg et al. (1999) für verschiedene andere Parasitoidenarten dargelegt worden.

Betrachtet man die Anzahl der während des zweiten Patchbesuches erfolgten Eiablagen, sind individuelle Unterschiede zwischen den Weibchen nicht zu erkennen. Allein das zwischen den Patchbesuchen vergangene Zeitintervall hatte einen signifikanten Effekt auf die Anzahl der im zweiten Patch erfolgten Ovipositionen, kann aber nur ca. 14% der beobachteten Varianz der Daten erklärt. Dies ist etwa die Hälfte der für die Aufenthaltszeit erklärten Varianz von insgesamt 29 % und kann als Beleg für die oben bereits genannten Zufallsschwankungen gelten, denen das Finden einer Larve unterliegt.

Mögliche Mechanismen, mit denen die Weibchen auf das Zeitintervall zwischen den Patchbesuchen reagieren könnten:

Es sind zwei grundsätzlich verschiedene Möglichkeiten denkbar, wie die beobachtete Reaktion der Weibchen auf die verschiedenen Zeitintervalle zwischen den Patchbesuchen erklärt werden kann:

1) Das Ausnutzen des inneren physiologischen Status. Ähnlich wie unser Hungergefühl unter anderem vom Füllungsgrad des Magens abhängt, könnte bei Parasitoiden der Eivorrat eines Weibchens in den Mechanismus der Zeitmessung involviert sein. Zwar habe ich in Abschnitt 3.1 bereits zeigen können, dass der absolute Eivorrat zu Beginn eines Patchbesuches keine ausreichende Erklärung für die Aufenthaltszeit eines Weibchens auf einem Patch liefern kann. Trotzdem könnten die Weibchen ihre Eireifungsrate mit ihrer Ovipositionsrate vergleichen, indem sie z.B. über Dehnungsrezeptoren im Abdomen gelieferte Informationen über die Zu- und Abnahme des Eivorrates verarbeiten (siehe Collins & Dixon 1986). Dieser Mechanismus könnte den Parasitoidenweibchen eine Einschätzung der generellen Wirtverfügbarkeit im Habitat ermöglichen.

2) Das Nutzen von aus dem Habitat kommenden Informationen. Hierzu wäre ein direktes Messen und Erinnern von Zeitintervallen denkbar, wie es bereits von Schmidt & Smiths (1987) für den Eiparasitoiden *Trichogramma minutum* gezeigt werden konnte: Diese winzigen Wespen legen umso mehr Eier in ein Wirtsei, je größer dieses ist. Die Größe wird vom Weibchen durch die Strecke der exponierten Eioberfläche abgeschätzt, indem es die Zeit misst, die es benötigt, um, bei gleichbleibender Laufgeschwindigkeit, die zugängliche Oberfläche des Wirtseis zu überqueren. Auch Stare (*Sturnus vulgaris*) messen höchstwahrscheinlich die Zeit, die zwischen Beutefunden vergeht, um ihr Suchverhalten entsprechend zu optimieren (Brunner et al. 1992). Eine weitere Möglichkeit, wie von außen kommende Informationen wahrgenommen und umgesetzt werden könnten, wäre eine Desensibilisierung der Parasitoidenweibchen für den Geruch eines Patches (Habituation) während es auf diesem suchen (vorgeschlagen von Waage (1979) zur Erklärung der Aufenthaltszeiten von Parasitoiden auf Patches unterschiedlicher Qualität) und eine Sensibilisierung für den Patchgeruch während der Zeit zwischen den Patchbesuchen (Erweiterungsvorschlag des Waage-Modells von Shettleworth (1998)): Je länger ein Weibchen keinen Patchgeruch mehr wahrgenommen hat, desto stärker sollte es auf ihn reagieren und desto länger sollte es auch einen gefundenen Patch absuchen, bevor es ihn wieder verlässt (siehe auch Abschnitt 6.2).

Ob nun von außen kommende Information über die Patchabundanz oder der relative Eivorrat eines Weibchens für die ausgeprägte Reduktion der Aufenthaltszeiten und der Patchausbeutung bei *A. tabida* verantwortlich ist, kann anhand der vorliegenden Daten abgeschätzt werden: Wenn es sich bei der Reaktion der Weibchen um eine Antwort auf

den internen Eivorrat handelt, sollten die Weibchen auf dem zweiten Patch genau soviel Zeit verbringen wie auf dem ersten, wenn in ihnen die Anzahl der auf dem ersten Patch abgelegten Eier neu herangereift ist. Ich habe für *A. tabida* aufgrund der in Abschnitt 3.1 angegebenen Daten (Tabelle 3.1.2) eine Eireifungsgeschwindigkeit von nur 0,6 Eiern pro Stunde berechnen können. Daher sollte es den Parasitoidenweibchen, wenn sie ihr Habitat aufgrund von Veränderungen ihres Eivorrats einschätzen, eigentlich nicht möglich sein, zwischen Zeitintervallen, die sich weniger als eine Stunde voneinander unterscheiden, trennen zu können. Hierzu waren die Weibchen in meinen Versuchen aber offensichtlich in der Lage, da die Aufenthaltszeit auf dem zweiten Patch kontinuierlich mit zunehmendem Zeitintervall zwischen den Patchbesuchen zugenommen hat (Abb. 3.2.2). Zudem sollten die Weibchen bei der oben angegebenen Eireifungsrate ungefähr 434 min benötigen, um die fünf im Mittel auf dem ersten Patch gelegten Eier wieder zu ersetzen. Dieser Zeitraum ist etwa vier mal länger als das im Experiment festgestellte Zeitintervall, für das $ZEIT1 = ZEIT2$ gilt. Selbst wenn man das auf der Basis der Ovipositionen berechnete Zeitintervall heranzieht, liegt der bei einem auf dem Eivorrat basierenden Mechanismus zu erwartende Zeitpunkt für $ZEIT1 = ZEIT2$ noch außerhalb des angenommenen Fehlerbereichs des im Experiment festgestellten Wertes (Abb. 3.2.2). Ich halte es daher für sehr unwahrscheinlich, dass die Weibchen die Zeit, die zwischen Patchbesuchen vergeht, über einen solchen internen Mechanismus messen. Zumal auch die angenommene Eireifungsrate eher noch als zu hoch gelten muss. So konnte Ellers (1997) zeigen, dass die Eireifungsrate von *A. tabida* von der Anzahl der gelegten Eier abhängt: Je mehr Eier ein Weibchen während eines Patchbesuches abgelegt hat, desto schneller reifen in ihm die neuen Eier nach. Da der Wert von 0,6 anhand von Weibchen berechnet wurde, die zuvor im Mittel 15,2 Eier pro Patch abgelegt hatten, ist die tatsächliche Eireifungsrate in dem Versuch dieses Kapitelabschnitts, bei dem es nur zu 5,07 Eiablagen kam, wahrscheinlich geringer.

Es bleibt als alleinige Erklärungsmöglichkeit dafür, dass *A. tabida* Weibchen abhängig von der Begegnungsrate mit Patches ihre Aufenthaltszeit auf einem Patch und den Grad der Patchausbeutung veränderten, dass diese Parasitoiden tatsächlich in der Lage sind, die Qualität ihres Habitats aufgrund der zuvor gemachten Erfahrungen einzuschätzen. Welcher der oben genannten Mechanismen hierbei greift (Erinnern von Zeitintervallen oder Habituationsprozesse) lässt sich auf der Basis dieses einen Versuches leider nicht

entscheiden. Ich werde auf diesen Punkt aber in der Schlussbetrachtung meiner Arbeit (Kapitel 6.2) noch einmal zurückkommen.

**Einfluss von Ökologie und Lebenszyklus auf
das Suchverhalten von *Venturia canescens***

4 Einfluss von Habitatparametern und Lebenszyklus auf das Suchverhalten von *Venturia canescens*

Im vorangegangenen Kapitel habe ich dargestellt, dass es für Parasitoiden, vom Standpunkt der TOS (Stephens und Krebs 1986) ausgehend, eine Steigerung der Fitness bedeuten kann, das Suchverhalten an die Abundanz der Patches im Habitat anpassen zu können. Zudem konnte ich zeigen, dass die Brackwespe *Asobara tabida* in der Lage ist, dies aufgrund vorangegangener Erfahrungen auch tatsächlich zu tun. Diese Fähigkeit mag evolutiv besonders gefördert worden sein, da die Weibchen von *A. tabida* im Norden Europas abhängig von der Jahreszeit, in der sie schlüpfen, deutlich unterschiedliche Habitatkonditionen vorfinden können (Janssen et al. 1988, s. Abschnitt 2.1.1). Mehrere Wissenschaftler (z.B. Dukas 1998, Papaj & Prokopy 1989, Shettleworth 1998, Stephens 1993, Vet et al. 1995) haben bisher in theoretischen Arbeiten dargelegt, dass die Lernfähigkeit eines Individuums stark davon abhängen sollte, ob es in seinem natürlichen Lebensraum durch das Aufnehmen und Verarbeiten von Informationen eher zu einer Erhöhung der Fitness kommt (aufgrund der verbesserten Anpassungsmöglichkeiten) oder zu einer Erniedrigung (aufgrund der mit kognitiven Prozessen verbundenen Kosten). Bisher gibt es nur sehr wenige empirische Belege für diese Theorie; mir sind bisher nur die Arbeiten von Mery & Kawecki (2002), Mettke-Hoffmann et al. (2002), Odling-Smee & Braithwaite (2003) und Steidle & Loon (2003) bekannt, deren Inhalt in Abschnitt 1.2 beschrieben ist. In Bezug auf das Suchverhalten auf einem Patch bzw. auf die Entscheidungen, wie intensiv Patches ausgebeutet werden, gab es meines Wissens nach bislang noch keine Untersuchungen. Ich habe daher die in Abschnitt 3.1 beschriebenen Versuche mit noch einer weiteren Parasitoidenart durchgeführt, mit der Schlupfwespe *Venturia canescens* (Gravenhorst). Wie in Kapitel 2.1.2 bereits beschrieben wurde, gibt es bei dieser Parasitoidenart einen thelytoken (rein parthenogenetischen) Lebensformtyp, in dessen Habitat die Wirtsvorkommen relativ stark variieren können (V-Typ), und einen arrhenotoken Typ, in dessen Habitat die Wirtsvorkommen auf einem niedrigen Niveau stabil sind (S-Typ). Für die Weibchen des V-Typs sollten also Informationen, die die aktuelle Verfügbarkeit von Wirten in einem Habitat anzeigen, von großer Bedeutung sein, nicht aber für die Weibchen des S-Typs. Daher ist zu erwarten, dass die V-Typ Weibchen, ähnlich wie *A. tabida* in Kapitel

3.1, ihre Aufenthaltszeit auf einem Patch und den Grad der Patchausbeutung verringern, wenn nur sehr wenig Zeit zwischen den einzelnen Patchbesuchen vergeht. Bei den S-Typ Weibchen erwarte ich hingegen keine bzw. eine schwächer ausgeprägte Reaktion.

Vergleichende Untersuchungen der oben geschilderten Art sind allerdings mit mehreren Schwierigkeiten verknüpft (van Alphen & Vet 1986, Shettleworth 1998): eine davon ist, dass man von jedem Lebensformtyp, den man untersucht, mehrere getrennte Populationen analysieren sollte. Untersucht man nur jeweils eine Population von jedem Typ, könnte man zwar eventuell Unterschiede zwischen den Populationen feststellen, auf welchen Effekten diese beruhen (dem Lebensformtyp allgemein, den speziellen ökologischen Bedingungen des Fangortes oder aber (zufälligen) Unterschieden zwischen den Populationen, die mit den eigentlich zu testenden Parametern in keinem Zusammenhang stehen), bliebe allerdings unklar (Ruxton & Colegrave 2003). Aus diesem Grund habe ich in den unter 4.1 dargestellten Versuchen die Weibchen von zehn verschiedenen *V. canescens* Populationen verwendet (jeweils fünf vom V-Typ und fünf vom S-Typ).

Die andere Schwierigkeit von vergleichenden Untersuchungen ist die, dass bei einer großen Anzahl von zu analysierenden Populationen detaillierte Verhaltensbeobachtungen, wie sie für eine sichere Interpretation häufig vonnöten sind (van Alphen & Vet 1986, van Alphen & Jervis 1996) in einem realistischen Zeitrahmen nicht möglich wären. Daher habe ich die Versuche noch einmal mit Weibchen von nur zwei Linien (einer vom V- und einer vom S-Typ aus dem gleichen Fanggebiet) unter noch kontrollierteren Beobachtungsbedingungen wiederholt. Diese Experimente sind in Abschnitt 4.2 dargestellt.

4.1 Die Abhängigkeit des Suchverhaltens von der Begegnungsrate mit Patches bei zehn *Venturia canescens*-Linien im Vergleich

4.1.1 Material und Methoden

Für diese Untersuchung wurden zehn Zuchtlinien von *Venturia canescens* verwendet, fünf vom V-Typ und fünf vom S-Typ. Die Herkunftsorte dieser Linien finden sich in Abb. 4.1.1. Sechs der zehn Linien stammten von der Französischen Riviera (Antibes, V und S; Mt. Boron, V und S; Valbonne, S; Golfe Juan, V), zwei stammten aus Zentralfrankreich (Valence, V und S) und zwei von Orten außerhalb Frankreichs (Toskana, V; Algarve, S).

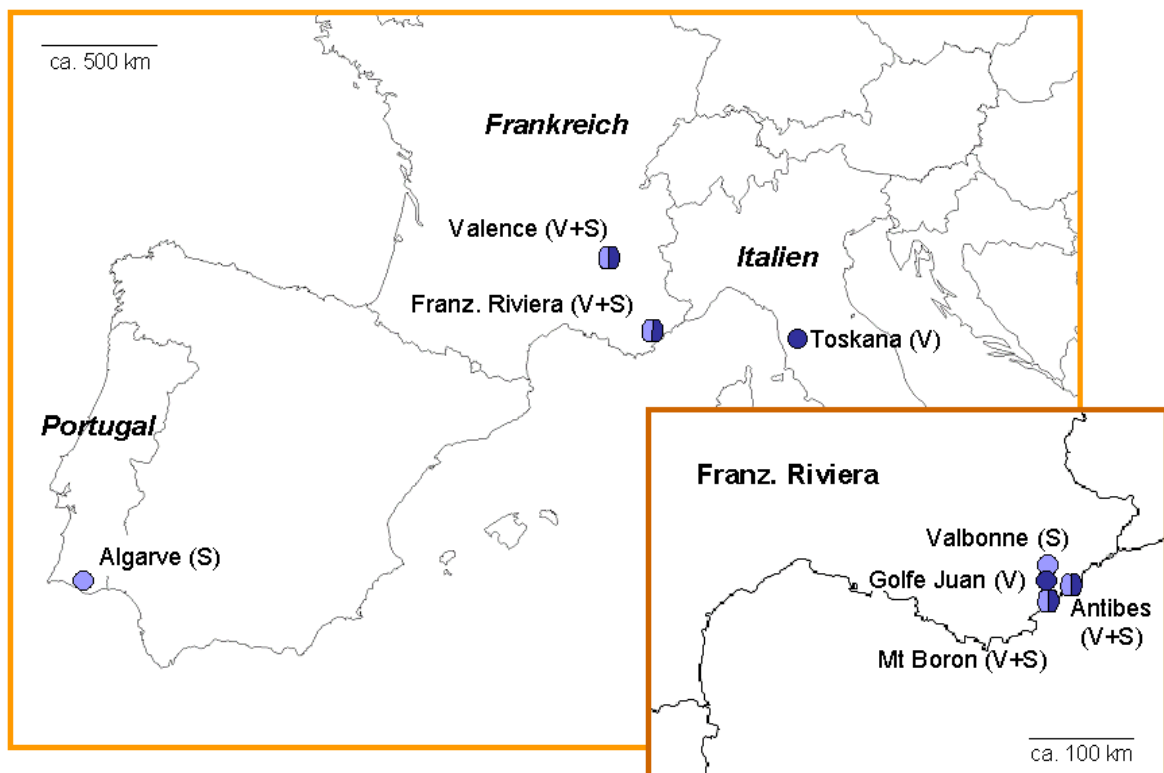


Abb. 4.1.1: Herkunftsorte der von mir untersuchten Parasitoidenlinien. Orte, von denen V-Typen stammen, sind in Dunkelblau dargestellt, solche, von denen S-Typen her stammen, in Hellblau.

Die Linien der Französischen Riviera wurden allerdings an Orten gefangen, die nur wenige Kilometer weit auseinander liegen. Von diesen Linien gibt es noch keine vergleichende genetische Analyse, so dass ich nicht weiß, ob es sich hierbei um jeweils getrennte Populationen handelt oder aber um jeweils eine V-Typ und/oder S-Typ

Metapopulation. Daher gehen diese Linien in den ersten zwei Analyseschritten (s.u.) jeweils zusammengefasst in die statistische Auswertung ein und werden erst im dritten Analyseschritt individuell betrachtet.

Die Parasitoidenlinien wurden mir von den Universitäten Leiden, NL (AG Jacques van Alphen), Groningen, NL (AG Leo Beukeboom) und Lyon, F (AG Carlos Bernstein) zur Verfügung gestellt. Die verwendeten Linien befanden sich vor Versuchsbeginn für einen Zeitraum von 1 - 5 Jahren in Laborzucht, wobei aber das mittlere Alter für den V-Typ und den S-Typ in etwa identisch war (Tabelle 4.1.1). Ein Laborjahr entspricht ungefähr 10 bis 12 Generationen. Die Hälterungsbedingungen der Parasitoiden während der Laborzucht waren in Leiden, Groningen und Lyon weitestgehend identisch und entsprachen den im Abschnitt 2.2.2 für Kiel geschilderten.

Tabelle 4.1.1: Alter der verwendeten Parasitoidenlinien

V-Typ	Laborjahre	S-Typ	Laborjahre
Antibes	2	Antibes	2
Mt. Boron	4	Mt. Boron	4
Golfe Juan	5	Valbonne	3
Valence	1	Valence	1
Toskana	1	Algarve	1

Die in den Versuchen verwendeten Weibchen wurden innerhalb weniger Stunden nach dem Schlupf isoliert und wie in Abschnitt 2.2.2 beschrieben gehalten. Die Experimente wurden analog zu den in Kapitel 3.1 für *Asobara tabida* dargestellten durchgeführt: Es gab drei verschiedene Serien (A - C) von aus jeweils vier Patchbesuchen bestehenden Versuchsreihen. Die Weibchen der Serie A waren zum Zeitpunkt der Versuchsdurchführung zwei Tage alt und für sie verging zwischen den einzelnen Patchbesuchen nur die kurze Zeitspanne von fünf Minuten. In der Serie B dauerte es hingegen 24 Stunden bevor die Weibchen auf dem nächsten Patch freigelassen wurden. Auch diese Weibchen waren bei Versuchsbeginn zwei Tage alt, wurden aber zwischen den Patchbesuchen jeweils um einen Tag älter. Daher habe ich, zur Abschätzung potenzieller Alterungseffekte, in der Serie C fünf Tage alte Weibchen untersucht, die ansonsten wie die Weibchen der Serie A behandelt wurden.

Alle Versuche wurden in einer Klimakammer bei einer Temperatur von 25 ± 1 °C und einer relativen Luftfeuchte von 60 ± 10 % durchgeführt. Der von den Weibchen abzusuchende Patch enthielt jeweils vier Larven der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* (im vierten Larvenstadium) in einer 6 mm tiefen Petrischale mit 34 mm Durchmesser, die mit Weichweizengries gefüllt war. Die Larven waren bereits zwei Tage vor Versuchsbeginn in den Patch hinein gesetzt worden, damit sie den Gries ausreichend mit ihren Spinnfäden einhüllen und damit für *V. canescens* attraktiv machen konnten (s. Kapitel 2.1.2). Der Patch wurde direkt vor Versuchsbeginn in einer größeren Schale (145 mm im Durchmesser) untergebracht, die mit sauberem Gries gefüllt war. Nach Einsetzen eines Parasitoiden wurde der Versuchsaufbau mit einem durchsichtigen Plastikbehälter abgedeckt, so dass ein

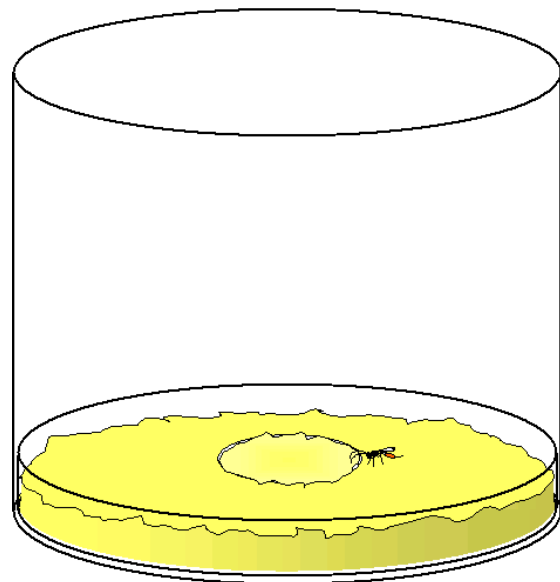


Abb.4.1.2: Versucharena mit einem *Venturia canescens* Weibchen und mittig gelegenen Patch. Der Gries im Patch ist von den Wirts-larven eingesponnen worden. Die Arena hatte einen Durchmesser von 14,5 cm.

Weibchen nicht aus der Arena entkommen konnte (Abb. 4.1.2). Einen Patchbesuch betrachtete ich als beendet, wenn der Parasitoid den Boden der Arena entweder fliegend oder laufend verließ. Das Weibchen wurde dann mit einem sauberen Schnappdeckelgläschen eingefangen, in dem es, mit etwas Honig als Nahrung, bis zum nächsten Patchbesuch verblieb. Die Larven aus den abgesuchten Patches wurden anschließend weiterhin bei 25 °C gehalten, um später die aus ihnen schlüpfenden Parasitoiden und Motten zählen zu können.

Datenaufnahme und statistische Analyse

Während eines Versuches habe ich bis zu sechs Weibchen in sechs getrennten Arenen annähernd simultan beobachtet. Hierzu waren die Arenen mit ca. 30 cm Abstand zueinander halbkreisförmig auf einem Tisch aufgestellt worden, so dass der Blick stetig über alle Arenen wandern konnte. Das Computerprogramm *The Observer*[®] 3.0 (Noldus, Wageningen) erlaubt die parallele Dateneingabe für mehrere Versuchstiere und so

konnte ich die Aufenthaltszeiten der Weibchen auf einem Patch, ihre Exkursionszeiten auf dem Boden der Arena und den Zeitpunkt des Erreichens der Arenawand, (das Abbruchkriterium für einen Patchbesuch), mit einer Unschärfe von maximal fünf Sekunden festhalten. Aufgrund der simultanen Versuchsdurchführungen bestand allerdings die Gefahr, nicht alle Eiablagen der Weibchen erkennen zu können, da das eine Oviposition anzeigende *cocking* (Abb. 2.1.8) im Mittel nur 1,5 s dauert. Daher musste der Grad der Patchausbeutung durch das Zählen der vier Wochen später aus den parasitierten Larven schlüpfenden Parasitoiden erfolgen. Die jeweils zeitgleich beobachteten Weibchen unterschieden sich immer in mindestens einem Merkmal (Linie und/oder Versuchsserie) voneinander, um Pseudoreplikationen (s. Ruxton & Colegrave 2003) zu vermeiden.

Für jede experimentelle Serie habe ich insgesamt drei verschiedene Analysen mit den gewonnenen Daten durchgeführt, wobei entsprechend der Beschreibung in Abschnitt 2.3.2 generalisierte lineare Modelle (GLM) samt integrierter Schätzfunktion (GEE) an die Daten angepasst wurden:

1) Gesamtmodell über alle Datensätze einer Versuchsserie.

Die in einer Versuchsserie (A - C) erhobenen Datensätze habe ich jeweils getrennt analysiert. Dabei wurde getestet, welche der folgenden Kovariaten und Faktoren einen Einfluss auf die Aufenthaltszeit auf einem Patch und auf die Anzahl der im Patch produzierten Nachkommen ausübten: Die Rangnummer (1-4) eines Patchbesuches (PATCH), der Ort (französische Riviera, Zentralfrankreich oder von außerhalb Frankreichs), von dem die Tiere stammen (ORT) und den Typ (V oder S) des Weibchens (TYP). Zudem war es interessant, ob sich die untersuchten Weibchen typ- oder ortsabhängig in der Art unterschieden, in der sich der Rang eines Patchbesuches auf ihr Verhalten auswirken würde. Daher wurden die Interaktionsterme PATCH*TYP und PATCH*ORT ebenfalls in das jeweilige Gesamtmodell aufgenommen. Durch rückläufige Eliminierung nicht-relevanter Kovariaten und/oder Faktoren wurde das Gesamtmodell dann auf die zur Erklärung der abhängigen Variable unbedingt benötigten Parameter reduziert (s. Abschnitt 2.3.2).

2) Nach Wespentypen (V oder S) getrennte Analyse.

Da sich in dem unter 1) getesteten Gesamtmodell signifikante Unterschiede zwischen dem V-Typ und dem S-Typ von *V. canescens* ergaben, habe ich die drei Versuchsserien

A - C zusätzlich nach Typen getrennt analysiert. Auch hier wurde geprüft, ob die unabhängigen Variablen PATCH und ORT bzw. ihr Interaktionsterm PATCH*ORT einen Einfluss auf die Aufenthaltszeit auf einem Patch und auf die Anzahl der im Patch produzierten Nachkommen ausübten.

3) Individuelle Analyse der einzelnen Linien.

Insgesamt fanden sich in dem unter 2) getesteten Modell signifikante Effekte des Herkunftsortes der Weibchen, weshalb es gerechtfertigt ist, auch für jede der zehn Linien im einzelnen zu testen, ob und wie die Rangnummer eines Patchbesuches (1-4) das Suchverhalten eines Weibchens beeinflusst. Die vielen einzelnen Ergebnisse dieser Analyse haben allerdings, im Vergleich zu den Signifikanzniveaus der vorangegangenen Analysen, nur eine relativ geringe Aussagekraft, denn bei multiplen Analysen dieser Art muss stets auch mit signifikanten Ergebnissen gerechnet werden, die allein auf Zufallseffekten beruhen. Bei dem verwendeten Signifikanzniveau von 0,05 wäre dies in 5 von 100 Analysen der Fall, weshalb eigentlich eine Korrektur der erhaltenen p -Werte vonnöten ist (Zar 1984). Allerdings geht es mir in dieser 3. Analyse nicht primär darum, das Vorhandensein einer Reaktion zu zeigen, sondern es soll vielmehr sichtbar gemacht werden, in welche Richtung die Verhaltensänderungen der Weibchen in den Versuchen weisen und wie ausgeprägt die Veränderungen im Vergleich zu den anderen Linien zu erkennen sind. Ich habe daher keine Korrektur der p -Werte vorgenommen, sondern weise vielmehr bereits bei einem p -Wert von $< 0,1$ auf den zu beobachtenden Trend in den Datenpunkten hin.

4.1.2. Ergebnisse

Insgesamt habe ich 416 *Venturia canescens* Weibchen beobachtet (145 in der Serie A, 132 in der Serie B und 139 in der Serie C), wobei jedes der Weibchen nacheinander vier Patches abgesucht hat.

In der **Analyse 1** habe ich für jede der Versuchsserien ein Modell mit den zu testenden Kovariaten und Faktoren angepasst, die Ergebnisse dieser Analyse sind in Tabelle 4.1.2 zusammengefasst.

In der **Serie A** zeigte sich, dass die Aufenthaltszeiten auf einem Patch sowohl von dem Herkunftsort eines Weibchens abhingen (ORT: $\chi^2_{2,145 \times 4} = 6,87$; $p = 0,03$), als auch insgesamt signifikant mit der Rangnummer eines Patchbesuches abnahmen (PATCH:

$\chi^2_{1,145 \times 4} = 10,87$; $p = 0,001$). Dieser Einfluss des Patchranges wirkte sich allerdings unterschiedlich auf die Weibchen des V-Typs und des S-Typs aus (PATCH*TYP: $\chi^2_{1,145 \times 4} = 5,05$; $p = 0,02$; Abb. 4.1.3A). Die Zahl der produzierten Nachkommen wurde hingegen nur vom Herkunftsort der Weibchen beeinflusst (ORT: $\chi^2_{2,145 \times 4} = 6,47$; $p = 0,04$).

Tabelle 4.1.2: Die Kovariaten und Faktoren des ursprünglichen Gesamtmodells und ihr jeweiliger Einfluss auf die Aufenthaltszeit eines Weibchens bzw. die Anzahl der produzierten Nachkommen.

Variablen	Aufenthaltszeit					Nachkommen			
	N_W	N_P	FG	χ^2	p	N_P	FG	χ^2	p
Serie A									
PATCH	145	580	1	10,87	0,001	571	1	0,03	0,86
TYP	145	580	1	0,11	0,74	571	1	0,16	0,69
ORT	145	580	2	6,87	0,03	571	2	6,47	0,04
PATCH*TYP	145	580	1	5,05	0,02	571	1	0,47	0,50
PATCH*ORT	145	580	2	1,16	0,56	571	2	0,70	0,71
Serie B									
PATCH	132	530	1	4,12	0,04	524	1	0,79	0,37
TYP	132	530	1	0,67	0,41	524	1	1,33	0,25
ORT	132	530	2	8,40	0,02	524	2	7,18	0,03
PATCH*TYP	132	530	1	0,28	0,60	524	1	0,30	0,58
PATCH*ORT	132	530	2	0,09	0,96	524	2	5,54	0,06
Serie C									
PATCH	139	560	1	12,04	< 0,001	549	1	0,54	0,46
TYP	139	560	1	11,85	< 0,001	549	1	0,56	0,45
ORT	139	560	2	12,39	0,002	549	2	0,92	0,63
PATCH*TYP	139	560	1	10,00	0,002	549	1	2,04	0,15
PATCH*ORT	139	560	2	0,04	0,98	549	2	4,04	0,13

Parameter mit $p > 0,05$ waren in den mittels F-Statistik reduzierten Modellen (s. Abschnitt 2.3.2) nicht mehr vorhanden, Parameter mit $p < 0,05$ sind durch Fettdruck hervorgehoben. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche bzw. der Patches, aus denen schlüpfende Nachkommen ausgewertet wurden.

In der **Serie B**, in der die Weibchen eine lange Zeit zwischen den Patchbesuchen warten mussten, wurde die Aufenthaltszeit ebenfalls vom Herkunftsort (ORT: $\chi^2_{2,132 \times 4} = 8,40$; $p = 0,02$) und vom Rang eines Patchbesuches (PATCH: $\chi^2_{1,132 \times 4} = 4,12$; $p = 0,04$) beeinflusst, allerdings nahm die Zeit auf dem Patch mit zunehmendem Patchrang zu (Abb. 4.1.3B). Einen Unterschied zwischen den beiden Typen gab es hierbei nicht

(PATCH*TYP: $\chi^2_{1,132 \times 4} = 0,28$; $p = 0,60$). Bezüglich der Eiablagen war nur der Interaktionsterm PATCH*ORT signifikant ($\chi^2_{2,132 \times 4} = 5,54$; $p = 0,06$), was heißt, dass sich die Weibchen verschiedener Herkunft darin unterschieden, wie sich die Zahl der jeweils produzierten Nachkommen mit dem Rang eines Patchbesuches veränderte.

Die Weibchen der **Serie C** waren zwar drei Tage älter als die der Serie A, mussten aber ebenfalls nur fünf Minuten zwischen den Patchbesuchen warten. Die beobachteten Effekte waren denen der Serie A sehr ähnlich: Die Aufenthaltszeit wurde vom Herkunftsort beeinflusst (ORT: $\chi^2_{2,139 \times 4} = 12,39$; $p = 0,002$) und nahm mit dem Rang eines Patchbesuches insgesamt signifikant ab (PATCH: $\chi^2_{1,139 \times 4} = 12,04$; $p < 0,001$), wobei es aber wiederum signifikante Unterschiede zwischen den Weibchen der beiden Typen gab (PATCH*TYP: $\chi^2_{1,139 \times 4} = 10,00$; $p = 0,002$). Zusätzlich existiert noch ein genereller Unterschied zwischen den Typen (TYP: $\chi^2_{1,139 \times 4} = 11,85$; $p < 0,001$), da die Weibchen des V-Typs auf dem ersten Patch deutlich längere Aufenthaltszeiten zeigen als die des S-Typs (Abb. 4.1.3C). Die Eiablagen wurden in dieser Serie von keiner Variable beeinflusst.

In der **Analyse 2** habe ich die Weibchen vom V-Typ und vom S-Typ jeweils getrennt betrachtet, um den Einfluss der anderen unabhängigen Variablen auf Aufenthaltszeit oder Anzahl der Ovipositionen genauer definieren zu können.

Für den **V-Typ** fand sich eine signifikante Reduktion in den Aufenthaltszeiten mit zunehmendem Rang eines Patchbesuches (Abb. 4.1.3) in den Serien A ($\chi^2_{1,77 \times 4} = 11,80$; $p < 0,001$) und C ($\chi^2_{1,72 \times 4} = 19,17$; $p < 0,0001$), nicht aber in der Serie B ($\chi^2_{1,67 \times 4} = 1,54$; $p = 0,21$). Alle weiteren Kovariaten und Faktoren hatten keinen ausreichenden Erklärungswert für die beobachteten Daten (Tabelle 4.1.3).

Bei den **S-Typ** Weibchen habe ich im Unterschied zu den V-Typ Weibchen in keiner der Versuchsserien einen Einfluss der Rangnummer eines Patchbesuches auf die Aufenthaltszeit finden können (A: $\chi^2_{1,68 \times 4} = 0,53$; $p = 0,47$; B: $\chi^2_{1,66 \times 4} = 0,32$; $p = 0,57$; C: $\chi^2_{1,68 \times 4} = 0,01$; $p = 0,94$, Abb. 4.1.3). Allerdings gab es generelle Unterschiede in den Aufenthaltszeiten in Abhängigkeit des Ortes, von dem die S-Typ Weibchen stammten (A: $\chi^2_{2,68 \times 4} = 11,38$; $p = 0,003$; B: $\chi^2_{2,66 \times 4} = 8,05$; $p = 0,018$; C: $\chi^2_{2,68 \times 4} = 10,50$; $p = 0,005$); diese sind gut in den Abbildungen 4.1.4 - 4.1.6 der Einzellinien zu erkennen. Bezüglich der produzierten Nachkommen ergab sich bei den S-Typ Weibchen ein Muster, das dem der Aufenthaltszeiten weitgehend entsprach (Tabelle 4.1.4).

Tabelle 4.1.3: Die Kovariaten und Faktoren des ursprünglichen Gesamtmodells und ihr jeweiliger Einfluss auf die Aufenthaltszeit eines V-Typ Weibchens bzw. die Anzahl der von ihm produzierten Nachkommen.

Variablen	Aufenthaltszeit					Nachkommen			
	N_W	N_P	FG	χ^2	p	N_P	FG	χ^2	p
Serie A									
PATCH	77	308	1	11,80	< 0,001	305	1	0,40	0,53
ORT	77	308	2	1,07	0,58	305	2	1,88	0,39
PATCH*ORT	77	308	2	0,79	0,67	305	2	0,03	0,98
Serie B									
PATCH	67	268	1	1,54	0,21	264	1	0,10	0,75
ORT	67	268	2	2,98	0,22	264	2	0,04	0,98
PATCH*ORT	67	268	2	3,01	0,22	264	2	0,60	0,74
Serie C									
PATCH	72	288	1	19,17	< 0,0001	284	1	2,17	0,14
ORT	72	288	2	2,83	0,24	284	2	0,13	0,94
PATCH*ORT	72	288	2	1,69	0,43	284	2	0,27	0,87

Parameter mit $p > 0,05$ waren in den nach der F-Statistik reduzierten Modellen (s. Abschnitt 2.3.2) nicht mehr vorhanden, Parameter mit $p < 0,05$ sind durch Fettdruck hervor gehoben. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche bzw. der Patches, aus denen schlüpfende Nachkommen ausgewertet wurden.

Tabelle 4.1.4: Die Kovariaten und Faktoren des ursprünglichen Gesamtmodells und ihr jeweiliger Einfluss auf die Aufenthaltszeit eines S-Typ Weibchens bzw. die Anzahl der von ihm produzierten Nachkommen.

Variablen	Aufenthaltszeit					Nachkommen			
	N_W	N_P	FG	χ^2	p	N_P	FG	χ^2	p
Serie A									
PATCH	68	272	1	0,53	0,47	266	1	0,03	0,86
ORT	68	272	2	11,38	0,003	266	2	10,87	0,004
PATCH*ORT	68	272	2	1,80	0,41	266	2	0,87	0,83
Serie B									
PATCH	66	262	1	0,32	0,57	260	1	0,00	0,95
ORT	66	262	2	8,05	0,018	260	2	10,39	0,006
PATCH*ORT	66	262	2	2,78	0,25	260	2	9,01	0,011
Serie C									
PATCH	68	272	1	0,01	0,94	265	1	0,05	0,82
ORT	68	272	2	10,50	0,005	265	2	4,57	0,10
PATCH*ORT	68	272	2	0,27	0,88	265	2	6,69	0,035

Parameter mit $p > 0,05$ waren in den nach der F-Statistik reduzierten Modellen (s. Abschnitt 2.3.2) nicht mehr vorhanden, Parameter mit $p < 0,05$ sind durch Fettdruck hervor gehoben. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche bzw. der Patches, aus denen schlüpfende Nachkommen ausgewertet wurden.

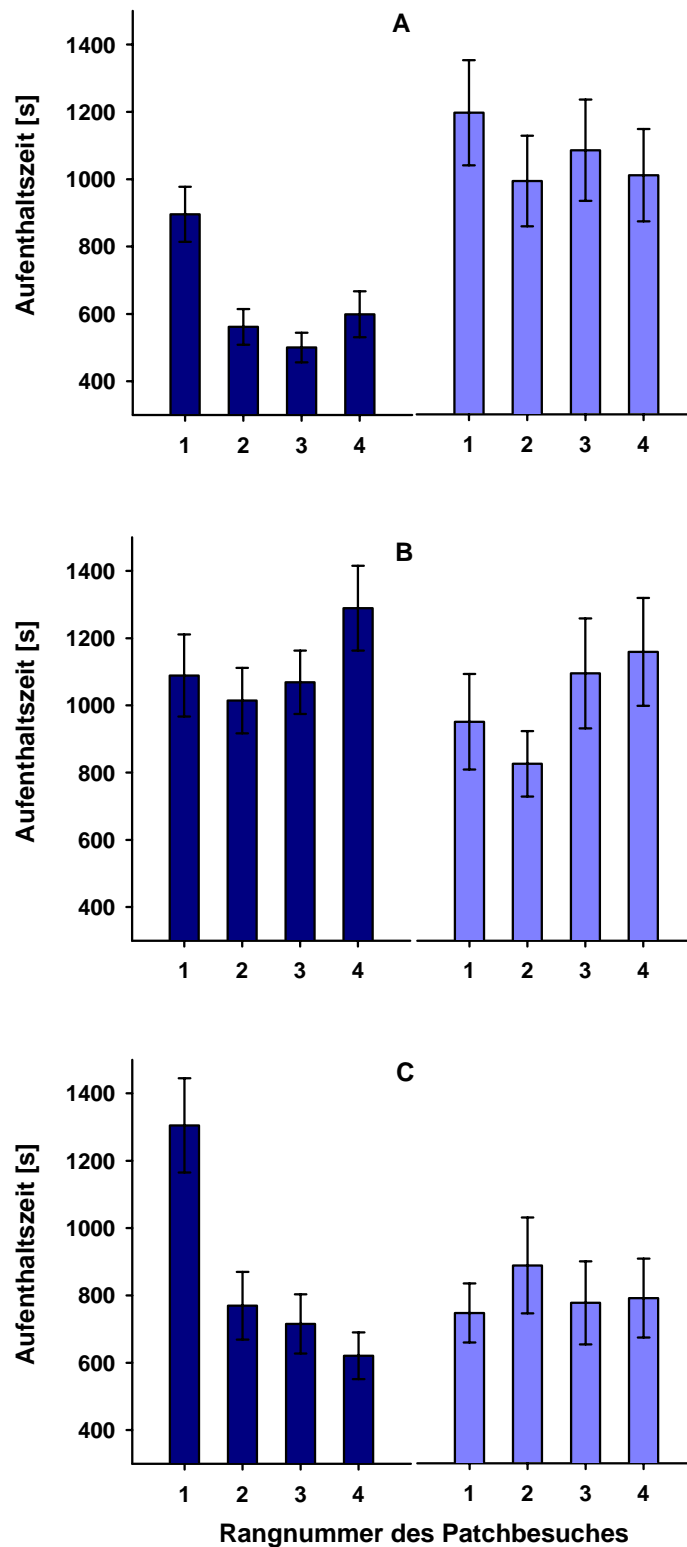


Abb. 4.1.3: Die Aufenthaltszeiten von thelytoken V-Typ Weibchen (Dunkelblau) und arrhenotoken S-Typ Weibchen (Hellblau). Beobachtet wurde über vier Patchbesuche hinweg, bei je nach Serie unterschiedlich langen Zeitintervallen zwischen den einzelnen Besuchen. Die Ergebnisse der Serien A, B und C sind entsprechend in den Abbildungen A, B und C dargestellt.

Vergleicht man nun die Aufenthaltszeiten der zwei Tage alten V-Typ Weibchen aus der Serie A mit denen der fünf Tage alten Weibchen der Serie C, zeigt sich, dass die älteren Parasitoiden generell länger auf den Patches blieben als ihre jüngeren Artgenossinnen (ALTER: $\chi^2_{1,149 \times 4} = 7,88$; $p = 0,005$, Abb. 4.1.3). Allerdings gab es keine altersbedingten Unterschiede im Reaktionsmuster über die vier Patchbesuche hinweg (PATCH*ALTER: $\chi^2_{1,149 \times 4} = 0,55$; $p = 0,46$). Die Anzahl der produzierten Nachkommen war hingegen nicht davon beeinflusst, ob ein Weibchen während des Versuches zwei oder fünf Tage alt war (ALTER: $\chi^2_{1,149 \times 4} = 1,95$; $p = 0,16$; PATCH*ALTER: $\chi^2_{2,149 \times 4} = 2,57$; $p = 0,28$). Bei einem Vergleich der Aufenthaltszeiten von S-Typ Weibchen unterschiedlichen Alters (Serie A und C) fanden sich keine Effekte der getesteten Kovariaten (ALTER: $\chi^2_{1,136 \times 4} = 1,62$; $p = 0,20$; PATCH*ALTER: $\chi^2_{1,136 \times 4} = 0,69$; $p = 0,71$). Ebenso wenig fand sich ein Effekt bezüglich der Anzahl der produzierten Nachkommen (ALTER: $\chi^2_{1,149 \times 4} = 2,69$; $p = 0,10$; PATCH*ALTER: $\chi^2_{2,149 \times 4} = 0,34$; $p = 0,85$).

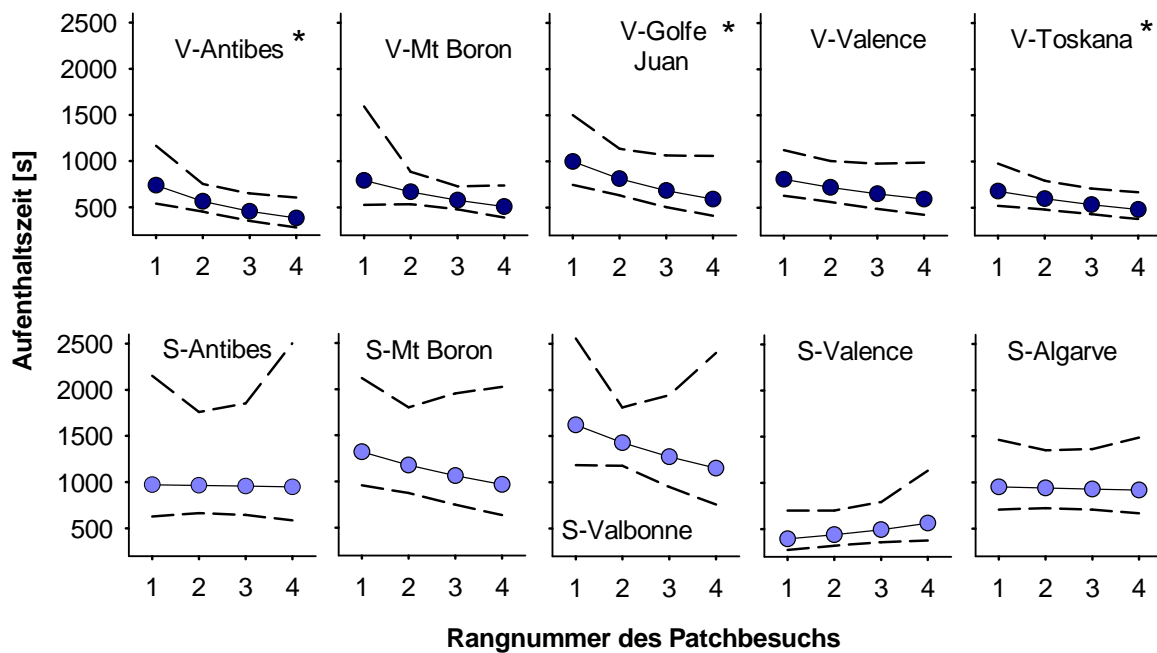
In der **Analyse 3** habe ich nach den Einzellinien getrennt ausgewertet, welchen Effekt der Rang eines Patchbesuches (1-4) jeweils auf die Aufenthaltszeit eines Weibchens und auf die Anzahl der produzierten Nachkommen hatte (Tabelle 4.1.5). Die für die einzelnen Linien vom jeweils gefundenen GLM berechneten Werte der Aufenthaltszeiten bzw. der produzierten Nachkommen sind in den Abbildungen 4.1.4 - 4.1.6 dargestellt. Bei der Bewertung dieser Ergebnisse ist allerdings zu berücksichtigen, dass die p -Werte nicht für die multiplen Tests korrigiert wurden (s. Abschnitt 4.1.1). Signifikante Ergebnisse sind daher nicht absolut zu sehen, sondern sollten nur im Vergleich mit den jeweils anderen Linien betrachtet werden. Insgesamt stellte sich bei dieser detaillierten Analyse in Bezug auf die Aufenthaltszeiten heraus, dass sowohl in jeder der Versuchsserien A - C mindestens eine der V-Typ Linien eine signifikante Reaktion bezüglich der Kovariaten PATCH zeigte, als dass auch in jeder der V-Typ Linien die Variable PATCH in mindestens einer Versuchsserie signifikant war. Hingegen fand sich in keiner einzigen S-Typ Linie in auch nur einer der drei Serien eine signifikante Beeinflussung der Aufenthaltszeit durch die Rangnummer eines Patchbesuches (Tabelle 4.1.5, Abb. 4.1.4 - 5.1.6). Die Ergebnisse bezüglich der Anzahl der produzierten Nachkommen gingen zum Teil in die eine, zum Teil in die andere Richtung, so dass hier insgesamt keine aussagekräftigen Ergebnisse auftraten (Tabelle 4.1.5, Abb. 4.1.4 - 4.1.6).

Tabelle 4.1.5: Der Einfluss der Rangnummer eines Patchbesuches (und damit der Anzahl der erlebten Zeitintervalle zwischen den Besuchen) auf die jeweiligen Aufenthaltszeiten und die Zahl der produzierten Nachkommen in den einzelnen Parasitoidenlinien.

Typ	Herkunftsort	N_W	Aufenthaltszeiten				Nachkommen			
			N_P	FG	χ^2	p	N_P	FG	χ^2	p
Serie A										
V	Antibes	15	60	1	3,83	0,050	59	1	0,17	0,68
V	Mt. Boron	15	60	1	1,19	0,28	59	1	0,11	0,74
V	Golfe Juan	14	56	1	3,11	0,078	55	1	3,57	0,059
V	Valence	16	64	1	2,59	0,11	64	1	0,13	0,72
V	Toskana	17	68	1	3,06	0,080	68	1	0,34	0,56
S	Antibes	14	56	1	0,00	0,99	55	1	0,14	0,71
S	Mt. Boron	14	56	1	1,2	0,27	56	1	0,30	0,59
S	Valbonne	10	40	1	0,73	0,39	37	1	0,06	0,81
S	Valence	15	60	1	1,17	0,28	59	1	0,15	0,70
S	Algarve	15	60	1	0,03	0,86	59	1	0,10	0,75
Serie B										
V	Antibes	13	52	1	0,14	0,71	51	1	0,40	0,53
V	Mt. Boron	15	60	1	1,30	0,25	60	1	0,79	0,38
V	Golfe Juan	13	52	1	0,00	0,96	51	1	0,48	0,49
V	Valence	13	52	1	4,43	0,035	50	1	0,05	0,83
V	Toskana	13	52	1	0,06	0,81	52	1	0,26	0,61
S	Antibes	15	60	1	1,26	0,26	59	1	2,19	0,14
S	Mt. Boron	11	44	1	0,95	0,33	44	1	0,05	0,82
S	Valbonne	11	44	1	0,93	0,34	44	1	1,35	0,25
S	Valence	14	56	1	1,31	0,25	56	1	5,26	0,02
S	Algarve	15	56	1	1,82	0,18	56	1	3,48	0,06
Serie C										
V	Antibes	13	52	1	1,8	0,18	52	1	0,15	0,70
V	Mt. Boron	13	52	1	6,00	0,014	54	1	0,35	0,55
V	Golfe Juan	14	56	1	7,99	0,005	55	1	1,27	0,26
V	Valence	16	64	1	1,10	0,30	64	1	1,04	0,31
V	Toskana	15	60	1	4,85	0,028	59	1	0,05	0,82
S	Antibes	14	56	1	0,30	0,59	52	1	2,19	0,14
S	Mt. Boron	11	44	1	1,90	0,17	44	1	0,02	0,88
S	Valbonne	12	48	1	0,16	0,69	46	1	0,39	0,53
S	Valence	16	64	1	0,05	0,82	63	1	3,39	0,07
S	Algarve	15	60	1	0,31	0,58	59	1	3,16	0,08

Die p -Werte der Analyse wurden nicht für die multiplen Tests korrigiert (s. Abschnitt 4.1.1). Parameter mit $p < 0,1$ sind durch Fettdruck hervor gehoben. Die Richtung, in der sich Aufenthaltszeiten und Zahl der Nachkommen veränderten, sind den Abb. 4.1.4 – 4.1.6 zu entnehmen. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche bzw. der Patches, aus denen schlüpfenden Nachkommen ausgewertet werden konnten.

A



B

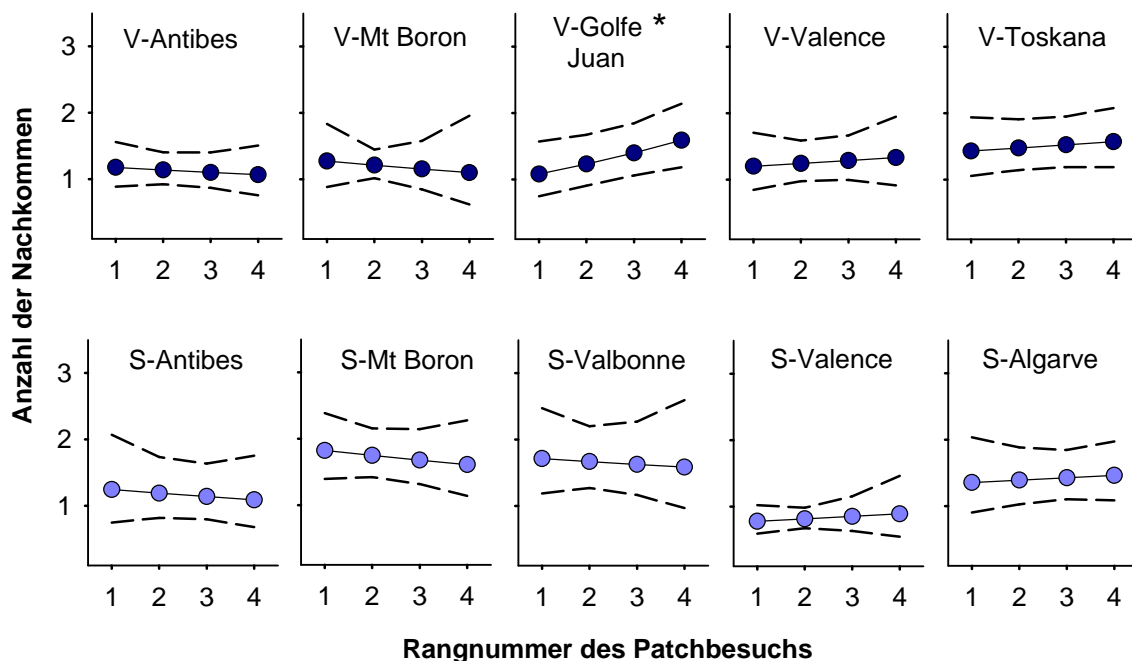
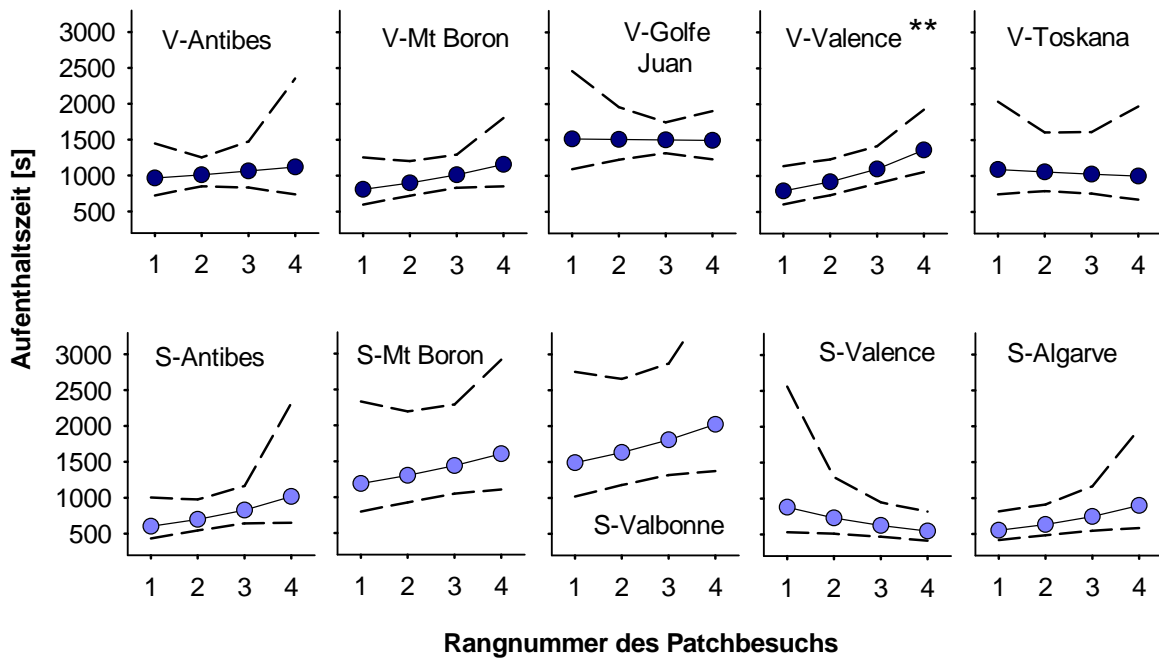


Abbildung 4.1.4, Serie A: Die mittels der GLM-Analyse für die einzelnen Linien gefundenen Reaktionsmuster bezüglich der Aufenthaltszeiten auf den Patches (A) und der Anzahl der jeweils produzierten Nachkommen (B) in einer Serie von vier Patchbesuchen mit dazwischen liegenden kurzen Zeitintervallen (V-Typ in dunkelblau, jeweils obere Zeile, S-Typ in hellblau, jeweils untere Zeile). Sternchen geben das Signifikanzniveau an, mit dem die Rangnummer eines Patchbesuches die Daten beeinflusst (s. Tabelle 4.1.5): * = $p < 0.1$, ** = $p < 0.05$. Die gestrichelte Linie zeigt das 95%-Konfidenzintervall der Werte.

A



B

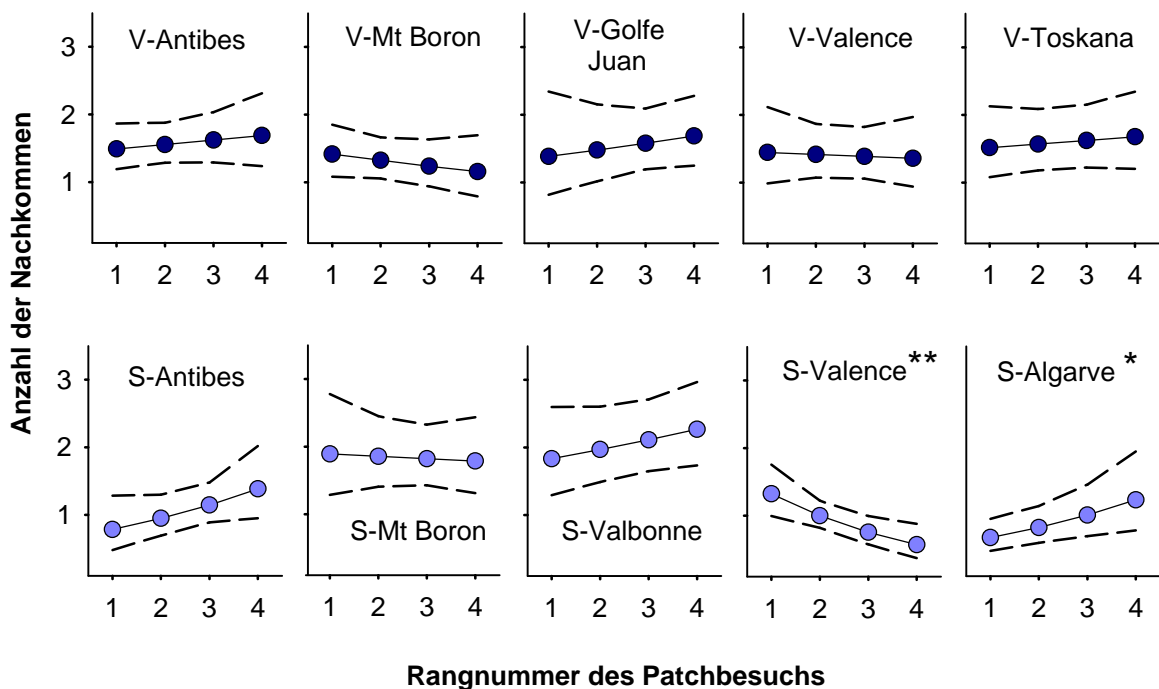
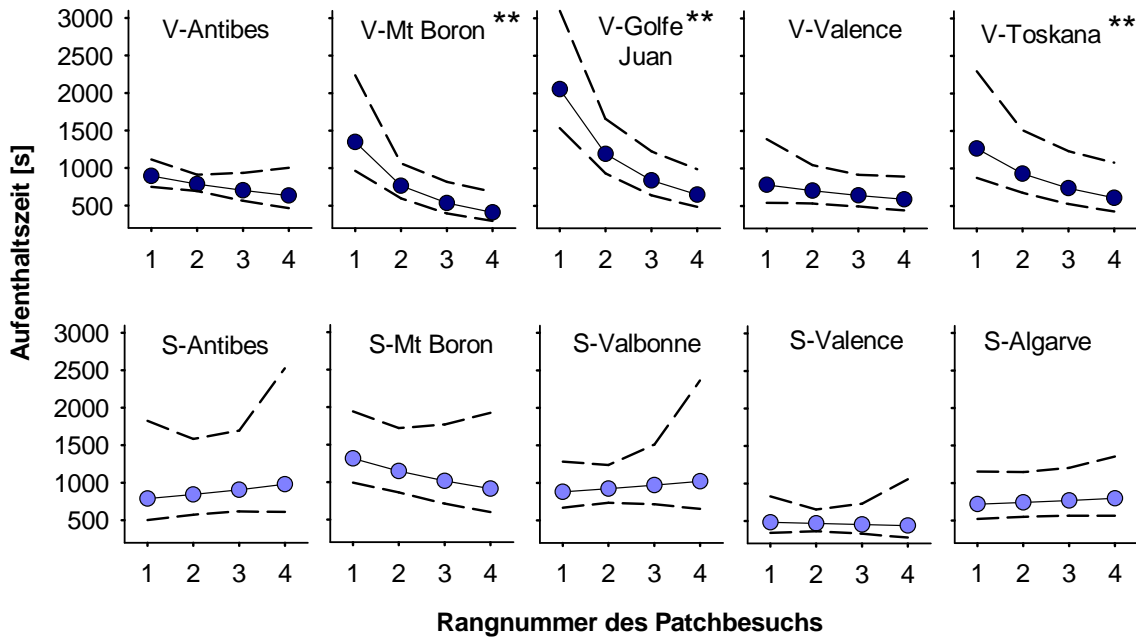


Abbildung 4.1.5, Serie B: Die mittels der GLM-Analyse für die einzelnen Linien gefundenen Reaktionsmuster bezüglich der Aufenthaltszeiten auf den Patches (A) und der Anzahl der jeweils produzierten Nachkommen (B) in einer Serie von vier Patchbesuchen mit dazwischen liegenden langen Zeitintervallen (V-Typ in dunkelblau, jeweils obere Zeile, S-Typ in hellblau, jeweils untere Zeile). Sternchen geben das Signifikanzniveau an, mit dem die die Rangnummer eines Patchbesuches die Daten beeinflusst (s. Tabelle 4.1.5): * = $p < 0.1$, ** = $p < 0.05$. Die gestrichelte Linie zeigt das 95%-Konfidenzintervall der Werte.

A



B

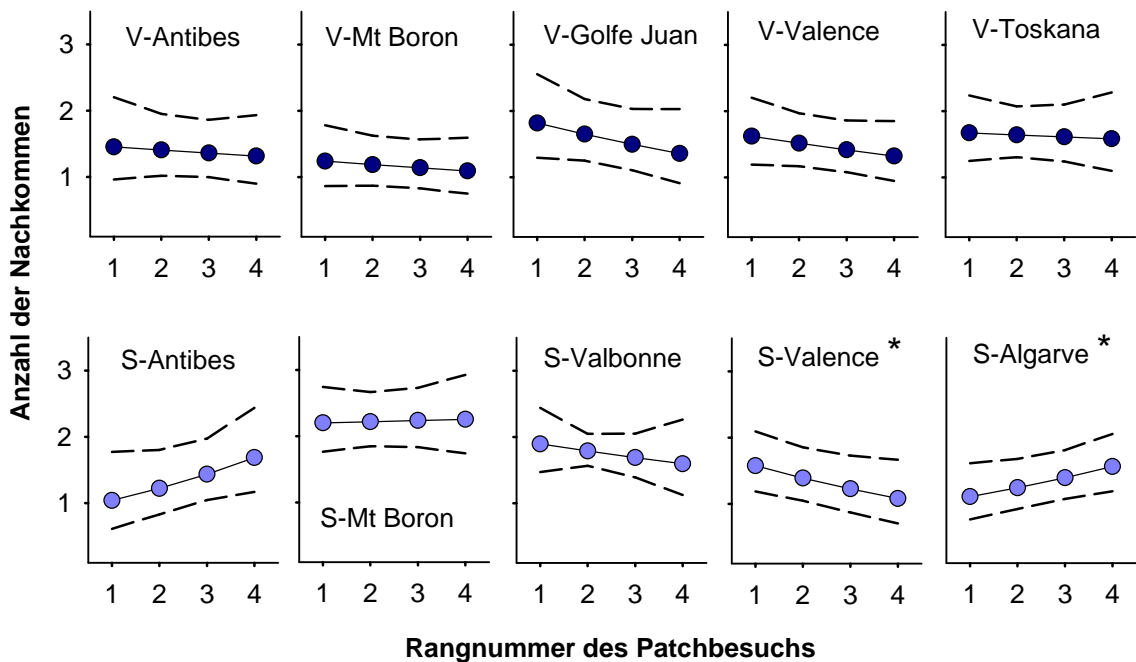


Abbildung 4.1.6, Serie C: Die mittels der GLM-Analyse für die einzelnen Linien gefundenen Reaktionsmuster bezüglich der Aufenthaltszeiten auf den Patches (A) und der Anzahl der jeweils produzierten Nachkommen (B) in einer Serie von vier Patchbesuchen mit dazwischen liegenden kurzen Zeitintervallen (V-Typ in dunkelblau, jeweils obere Zeile, S-Typ in hellblau, jeweils untere Zeile). Sternchen geben das Signifikanzniveau an, mit dem die die Rangnummer eines Patchbesuchs die Daten beeinflusst (s. Tabelle 4.1.5): * = $p < 0.1$, ** = $p < 0.05$. Die gestrichelte Linie zeigt das 95%-Konfidenzintervall der Werte.

4.1.4 Diskussion

Mit den hier dargestellten Versuchen wollte ich überprüfen, ob Parasitoiden, die sich in ihrer Ökologie und in ihrem Lebenszyklus unterscheiden, auch über verschiedene Muster im Such- und im Lernverhalten verfügen. Die Erwartung war, dass *V. canescens* Weibchen vom V-Typ stark auf Informationen reagieren, die die aktuelle Wirtsdichte in ihrem Habitat signalisieren können. Denn der V-Typ stammt aus Habitaten, in denen die Wirtsdichten häufig starken Fluktuationen unterliegen (s. Abschnitt 2.1.2). Für die S-Typ Weibchen war die Vermutung hingegen, dass bei ihnen, aufgrund der relativen Stabilität der Wirtsvorkommen (s. Abschnitt 2.1.2), Reaktionen auf vorangegangene Erfahrungen nicht sonderlich stark ausgeprägt sein würden.

Die V-Typ Weibchen sollten also, analog zu *Asobara tabida* in Kapitel 3.1, ihre Aufenthaltszeit auf einem Patch und die Zahl der produzierten Nachkommen reduzieren, wenn ihre Begegnungsrate mit Patches plötzlich ansteigt. Die gefundenen Ergebnisse decken sich mit dieser Vorhersage (Abb. 4.1.3 A und C). blieb die Begegnungsrate mit Patches in einem Versuch hingegen unverändert lang, zeigte sich insgesamt bei den V-Typ Weibchen keine Reaktion (Abb. 4.1.3 B). Eine Ausnahme bildeten allerdings die Parasitoiden aus Valence, bei denen die Aufenthaltszeiten auf einem Patch signifikant anstiegen, wenn sie jeweils 24 Stunden zwischen den Patchbesuchen warten mussten. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass diese Tiere an ein Habitat mit reichem Patchvorkommen angepasst sind. Bestärkt wird diese Vermutung noch dadurch, dass diese Weibchen keine signifikante Reduktion der Aufenthaltszeiten bei der hohen Begegnungsrate zeigten. Ihre Aufenthaltszeiten waren generell eher niedrig, obgleich es hier keine signifikanten Unterschiede der V-Typ Linien untereinander gab.

Als zusätzliche Bestätigung der Vorhersagen der TOS (Stephens & Krebs 1986) zeigte sich, dass die Patchbesuche der älteren V-Typ Weibchen (Serie C) länger andauerten als die der jungen Weibchen der Serie A. Die älteren Weibchen mussten vor dem ersten Patchbesuch eine wesentlich längere Zeit ohne jeden Wirtskontakt leben, so dass sie anfänglich eine schlechtere Einschätzung der Habitatqualität haben sollten als die jüngeren Weibchen. Zudem können die älteren Weibchen aufgrund ihrer geringeren zukünftigen Lebenserwartung auch nicht mehr so viele Patches besuchen wie die

jüngeren Weibchen und sollten daher die gefundenen Patches länger absuchen und stärker ausbeuten (s. Fletcher et al. 1994, Roitberg et al. 1993).

Im Unterschied zu den Weibchen des V-Typs suchten die S-Typ Weibchen bei jedem der beobachteten Patchbesuche etwa gleich lang, unabhängig von der vorangegangenen Erfahrung oder dem Alter (Abb. 4.1.3). Dass dieser Gegensatz zwischen den Linien signifikant ist, zeigte sich in der ersten Analyse (Tabelle 4.1.2) durch den starken Einfluss des Interaktionsterm PATCH*TYP in den Serien A und C. Dieses grundsätzlich unterschiedliche Reaktionsmuster der beiden Typen über die vier Patchbesuche hinweg ist auch in den Abbildungen 4.1.3A und C augenfällig. Ein weiterer Unterschied zwischen den Typen bestand darin, dass das Alter der Weibchen nur beim V-Typ die Aufenthaltszeit beeinflusste, nicht aber beim S-Typ (Abb. 4.1.3 C). In den Serien A und B gab es hingegen keine generellen Unterschiede zwischen den Linien. Dies fällt besonders auf, wenn man nur die jeweils ersten Patchbesuche der Weibchen vergleicht (Abb. 4.1.3 A und B). Insgesamt deuten die Ergebnisse darauf hin, dass sich die Weibchen nicht grundsätzlich in ihrem Suchverhalten auf einem Patch unterscheiden, dass sie aber auf Erfahrungen, die sie vor einem Patchbesuch gemacht haben, unterschiedlich reagieren. Auch Lafortune & Driessen (unveröffentlicht) fanden in Experimenten, bei denen sie V-Typ und S-Typ Weibchen auf jeweils nur einem einzigen Patch beobachteten, keine Unterschiede bezüglich des Suchverhaltens.

Die bisher dargestellten Befunde werden zusätzlich durch die Ergebnisse der Analyse 3 (Auswertung der individuellen Linien) bestätigt. Denn es zeigte sich, dass tatsächlich jede einzelne V-Typ Linie in mindesten einer experimentellen Serie mit einer deutlichen Veränderung in der Aufenthaltszeit reagierte. Im Unterschied dazu zeigte nicht eine der S-Typ Linien signifikante Veränderungen in Abhängigkeit vom Rang eines Patchbesuches und damit in Abhängigkeit von vorangegangenen Erfahrungen (Abb. 4.1.4 – 4.1.6).

Während der Analysen zeigte sich allerdings, dass sich die untersuchten S-Typ Linien in Bezug auf die Aufenthaltszeiten auf den Patches signifikant voneinander unterschieden: Die Weibchen aus Zentralfrankreich (Valence) wiesen stets die kürzesten Aufenthaltszeiten auf, während die Tiere von der Französischen Riviera (Antibes, Mt. Boron und Valbonne) die längsten Aufenthaltszeiten hatten (Abb. 4.1.4 – 4.1.6). Hier ist zu überlegen, ob die beobachteten Unterschiede zwischen den Linien auf natürliche

Unterschiede der Habitate zurückgehen können (wie ich es weiter oben bereits für den V-Typ aus Valence vermutet habe) oder ob sie Artefakte darstellen, weil z.B. die einzelnen Linien vor Versuchsbeginn für unterschiedlich lange Zeit der Laborzucht unterlagen (Tabelle 4.1.1). V-Typ und S-Typ Linien waren insgesamt etwa gleich lang der Laborzucht unterworfen gewesen. Die Tatsache, dass bei den V-Typ Linien keine signifikanten Unterschiede zwischen den Linien gefunden wurden, beim S-Typ hingegen schon, ließe sich damit erklären, dass die Selektion auf die Laborbedingungen in einer sich rein parthenogenetisch fortpflanzenden Population nicht so schnell greifen kann, wie in einer sich sexuell vermehrenden Population (Maynard Smith 1978). Wenn die Unterschiede zwischen den Populationen aber auf Laborselektion zurückzuführen wären, dann sollten sich zumindest die jeweils ältesten Linien (V-Mt. Boron und V-Golfe Juan bzw. S-Mt. Boron und S-Valbonne) in ihren Reaktionsmustern stark ähneln. Zudem sollten die Unterschiede zwischen den V-Typ und den S-Typ Linien hier besonders gering sein. Ein Blick auf die Abbildungen 4.1.4 – 4.1.6 zeigt jedoch, dass dies nur bedingt der Fall ist. Ein Vergleich der jeweils jüngsten Linien miteinander (V-Valence und V-Toskana bzw. S-Valence und S-Algarve, bei denen sich Selektionseffekte durch die Laborzucht bisher kaum bemerkbar machen dürften), zeigt deutliche Unterschiede zwischen ihnen. Diese Unterschiede fallen besonders bei den von S-Valence und S-Algarve produzierten Nachkommen auf, denn hier wirkte sich der Effekt der Variable PATCH jeweils signifikant in entgegengesetzter Richtung aus (Abb. 4.1.5, 4.1.6): Während bei den Weibchen aus Valence die Anzahl der produzierten Nachkommen mit zunehmendem Rang eines Patchbesuches abnahm, nahm sie bei den von der Algarve stammenden Weibchen zu. Insgesamt folgere ich aus den genannten Ergebnissen, dass die Laborzucht zwar wahrscheinlich einen Einfluss auf das Verhalten der Weibchen ausgeübt haben wird, dass sie allein aber nicht die Unterschiede zwischen den einzelnen Linien oder den beiden Typen von Parasitoiden erklären kann. Dieses führt wiederum zu der Schlussfolgerung, dass die V-Typ Parasitoiden eine ausgeprägte, erfahrungsabhängige Verhaltensplastizität aufweisen, während die herkunftsbedingten Verhaltensunterschiede der S-Typ Linien eher auf das Wirken einer genetische Komponente hinweisen. Diese Schlussfolgerung kann aufgrund der bisherigen Ergebnisse noch nicht als gesichert angesehen werden. Sie würde allerdings sehr gut mit der in der Einleitung zu diesem Kapitel bzw. mit der in Abschnitt 1.2 getroffenen

Vorhersage übereinstimmen, dass Lernverhalten besonders unter gemäßigt variablen Habitatbedingungen zu erwarten ist.

Bisher wurden hauptsächlich Effekte, die sich aus den Aufenthaltszeiten der Weibchen ablesen lassen, diskutiert. Dabei war ich davon ausgegangen, dass die Aufenthaltszeit eines Parasitoiden zum einen mit der im Patch produzierten Anzahl an Nachkommen korreliert ist und zum anderen, dass die Zeit für die Parasitoiden die zu optimierende Einheit darstellt. Diese Annahmen scheinen gerechtfertigt, wenn man die gute Übereinstimmung der Reaktionen der V-Typ Weibchen mit denen von *A. tabida* aus Kapitel 3.1 vergleicht. Allerdings zeigte sich bei *V. canescens* kein deutlicher Effekt der vorangegangenen Erfahrung in Bezug auf die Anzahl der produzierten Nachkommen. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass aufgrund der simultanen Beobachtung von bis zu sechs Weibchen nicht die Eiablageereignisse selber gezählt werden konnten, sondern dass ich nur den später aus den parasitierten Larven schlüpfenden Nachwuchs zur Bestimmung des Grades der Patchausbeutung heranziehen konnte. Denn *V. canescens* ist dafür bekannt, Wirte häufig zu superparasitieren, d.h. mehr als eine Eiablage in einen Wirt hinein zu tätigen. Es kann sich bei dieser solitären Art aber nur eine einzige Larve erfolgreich in einem Wirt entwickeln, die überzähligen gehen zu Grunde (Beling 1932, Harvey et al. 1993, Hubbard et al. 1987, Rogers 1972, Sirot 1996). Da zudem die Rate, mit der *V. canescens* superparasitiert, von verschiedenen Parametern abhängt (Hubbard et al. 1987, Marris et al. 1986), kann man von der Zahl der nach Versuchsende geschlüpften Nachkommen nicht auf die Anzahl der im Versuch gelegten Eier, und damit auf den tatsächlichen Grad der Patchausbeutung, schließen. Aus diesem Grund wurden die in Kapitelabschnitt 4.2 dargestellten Versuche so gestaltet, dass exakt aufgenommen werden konnte, wie viele Eiablagen in jede individuelle Larve eines Patches erfolgten. Dadurch sollten sich die Auswirkungen der Begegnungsraten mit Patches auf den Grad der Patchausbeutung exakter analysieren lassen.

Nach den bisher dargestellten Ergebnissen kann man bereits mit einiger Sicherheit davon ausgehen, dass die Verhaltensänderungen der V-Typ Weibchen tatsächlich als eine Antwort auf die jeweiligen Begegnungsraten mit Patches in ihrem Habitat anzusehen sind. Auch in anderer Hinsicht haben diese Parasitoiden bereits gezeigt, dass sie auf zuvor gemachte Erfahrungen reagieren können, etwa bezüglich des Erlernens

von mit Wirten assoziierten Duftstoffen (Arthur 1971) oder der Qualität eines einzelnen Patches (Corley 1999, Driessen et al. 1995, Marris et al. 1986, Waage 1979). Etwas anders verhält es sich mit dem S-Typ von *V. canescens*, der erst vor wenigen Jahren die Aufmerksamkeit der Wissenschaftler auf sich zog (Schneider et al. 2002) und über den bisher kaum Verhaltensstudien vorliegen. Ich habe in den in diesem Kapitel dargestellten Versuchen keinen Effekt der Begegnungsrate mit Patches auf das Suchverhalten der S-Typ Weibchen nachweisen können. Dies muss aber noch nicht heißen, dass es einen solchen Effekt nicht gibt. Zur Beantwortung der Frage, ob die S-Typ Weibchen von *V. canescens* tatsächlich keinerlei erfahrungsabhängige Verhaltensplastizität aufweisen, sollen die detaillierten Verhaltensbeobachtungen, die im folgenden Abschnitt geschildert werden, Auskunft geben.

4.2 Der Einfluss von Vorerfahrung, Lebenszyklus und Ökologie auf das Suchverhalten von *V. canescens*

4.2.1 Material und Methoden

Die in diesem Kapitel beschriebenen Versuche wurden nur zum Teil in Kiel durchgeführt, der Hauptteil der Versuche entstand während eines vom DAAD unterstützten Aufenthaltes am Institut für Ökologische und Evolutionäre Wissenschaften (EEW) der Universität Leiden, NL. Die in den Experimenten verwendeten V-Typ und S-Typ Weibchen von *Venturia canescens* stammten alle aus der Region Antibes an der Französischen Riviera (Abb. 4.1.1). Sie sind ein Jahr vor Versuchsbeginn wie in Kapitel 2.2.2 geschildert gefangen und danach entsprechend gehältert worden.

Für die Versuche wurden die Parasitoiden bereits im Puppenstadium isoliert: parasitierte Falterpuppen erscheinen schwärzlich mit einem weißen Fleck und lassen sich leicht von den gleichmäßig hellbraunen, unparasitierten Falterpuppen unterscheiden. Nach dem Schlupf wurden die Weibchen einzeln in Gläschen überführt, die auch etwas Honig enthielten (Abb. 2.2.6). Zu einem arrhenotoken S-Typ Weibchen wurde jeweils ein Männchen hinzugesetzt. Es fanden nur solche Tiere im Versuch Verwendung, bei denen ich eine Verpaarung beobachten hatte. Nach der Verpaarung, die meistens innerhalb von 30 min nach Zusetzen des Männchens stattfand und etwa eine Minute andauerte, wurde das Männchen aus dem Gläschen entfernt.

Analog zu den unter 4.1 durchgeführten Experimenten suchten die Parasitoidenweibchen in der Serie A vier Patches nacheinander ab, wobei das Zeitintervall zwischen den Patchbesuchen jeweils fünf Minuten betrug. In der Serie B mussten die Tiere zwischen den Patchbesuchen jeweils 24 Stunden warten. Im Unterschied zu den im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen Versuchen wurden die Weibchen beider Serien fünf Minuten nach dem vierten Patchbesuch zusätzlich noch auf einem weiteren Patch frei gelassen, der allerdings keine Wirte mehr enthielt. Die Zeit, die ein Weibchen auf einem leeren Patch zu suchen bereit ist, sollte ein guter Indikator für seine gegenwärtige Suchmotivation sein (Li et al. 1997) und damit auch widerspiegeln, wie die untersuchten Weibchen ihr Habitat nach den vorangegangenen Erfahrungen einschätzen.

Die Versuche fanden in einer Klimakammer statt, bei einer Temperatur von $25 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$ und einer relativen Luftfeuchte von $60 \pm 10 \text{ } \%$. Ein Patch bestand aus einer 6 mm tiefen Petrischale mit 34 mm Durchmesser, die mit Weichweizengries gefüllt war. Im Gegensatz zu den unter 4.1 geschilderten Versuchen waren die im Patch vorhandenen Larven örtlich fixiert, so dass für jede beobachtete Eiablage stets bekannt war, in welche der vier vorhandenen Larven das Ei gelegt wurde. Das Fixieren der Larven habe ich wie folgt erreicht: Zwei Tage vor Versuchsbeginn wurde je eine Larve in eine mit Gries befüllte Gelatinekapsel (Volumen ca. $0,7 \text{ mm}^3$) gesetzt. Für einen Patch wurden jeweils neun solcher Kapseln benötigt. Unmittelbar vor Versuchsbeginn wurde aus fünf der neun Kapseln die Larve vorsichtig entfernt, so dass jede dieser Kapseln nur noch den versponnenen Gries enthielt. Die Kapseln wurden ohne ihre Deckel in Reihen von 3x3 in die mit Gries befüllte Petrischale hineingedrückt. Dabei alternierten die Kapseln, die außer Substrat noch eine Larve enthielten, mit denen, die nur noch den mit Seide versponnenen Gries bargen (Abb. 4.2.1). Auf diese Weise wurden die ersten vier Patches präpariert. Der fünfte Patch enthielt zwar ebenfalls neun mit Substrat gefüllte Gelatinekapseln in Reihen von 3x3, doch waren aus sämtlichen Kapseln die Larven entfernt worden.

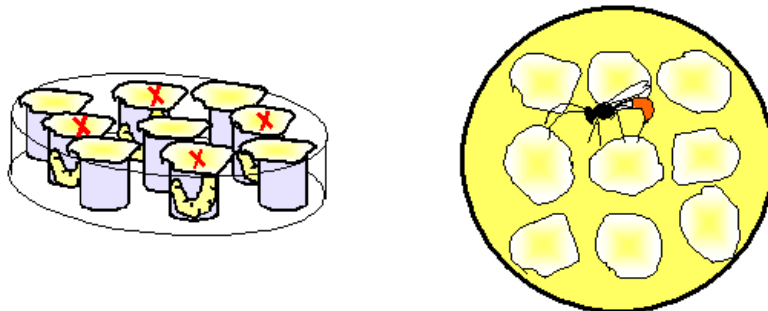


Abb. 4.2.1: Patchaufbau. Jeder Patch enthielt neun Gelatinekapseln, die mit versponnenem Gries gefüllt waren. In vier der Kapseln befand sich je eine Wirtslarve (links, mit **x** gekennzeichnet). Die Gelatinekapseln waren in Reihen von 3x3 in einer mit Gries gefüllten Petrischale (Durchmesser ca. 3,4 cm) angeordnet (rechts). Das Parasitoidenweibchen ist maßstabsgerecht eingefügt.

In seltenen Fällen kam es vor, dass eine der Larven ihre Gelatinekapsel verließ und in der Arena umher kroch. Dies geschah allerdings nur, nachdem eine Larve bereits mehrfach von einem Parasitoidenweibchen angestochen worden war. Eine derart mobile Larve habe ich mittels einer Federstahlpinzette vorsichtig aus der Arena entfernt, ohne

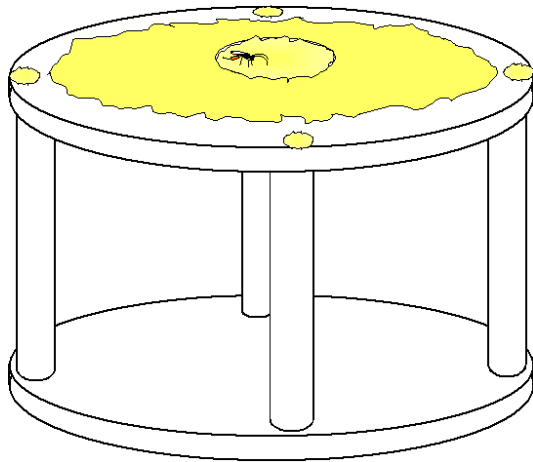


Abb.4.2.2: Versuchsarena auf einer Beobachtungsplattform (Durchmesser ca. 17 cm) mit mittig gelegenen Patch. Am Rande der Arena befinden sich vier Bröckchen von eingespinnem Gries. Die Weibchen können jederzeit von der Plattform herunter laufen oder abfliegen.

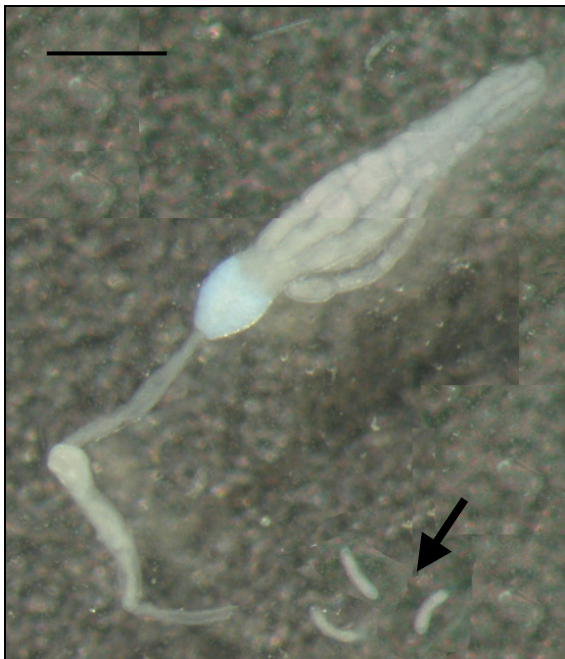


Abb.4.2.3: Herauspräpariertes Ovar von *V. canescens*. Jedes Weibchen verfügt über zwei Ovarien. Deren oberer Teil besteht aus mehreren Ovariolen, in denen die heranreifenden Eier zu erkennen sind. Sie vereinen sich zum Calyx (hier bläulich), dem sich der lange Ovidukt anschließt. Die sich darin befindenden Eier gelten als legereif. Sie können leicht herauspräpariert und gezählt werden (Pfeil). Die Länge des Maßstabsbalkens entspricht ca. 1 mm.

das suchende Parasitoidenweibchen dabei zu stören. Als Versuchsarena diente eine mit sauberem Gries bestreute Beobachtungsplattform aus Plexiglas, die in der Mitte eine Vertiefung aufwies, in die die Petrischale hineingestellt werden konnte. Die Oberfläche der Plattform und die der Petrischale waren so auf einer Ebene (Abb. 4.2.2). Die Beobachtungsplattform hatte einen Durchmesser von 17 cm. An vier Stellen am Rande der Plattform wurde etwas mit Spinnseide kontaminierter Gries aufgebracht. Ein Patchbesuch wurde als beendet betrachtet, wenn ein Weibchen entweder auf einem der Griesklümpchen am Rand der Plattform zu suchen begann oder wenn es die Plattform (zumeist fliegend) verließ. Das Weibchen wurde dann mit einem sauberen Gläschen eingefangen, in dem es, mit Honig versorgt, bis zum nächsten Patchbesuch verblieb. Nach einem Experiment wurde ein Weibchen sofort eingefroren. Dadurch konnten die Tiere zu einem späteren Zeitpunkt seziiert und ihr verbliebenen Eivorrat bestimmt werden (Abb. 4.2.3).

Datenaufnahme und statistische Analyse

Während eines Versuches habe ich das Verhalten eines Weibchens mit Hilfe der Software *The Observer*[®] 3.0. (Noldus, Wageningen) aufgezeichnet. Dabei habe ich die folgenden Verhaltensweisen und Ereignisse notiert:

- Aufenthaltszeit auf einem Patch (ZEIT)
- Laufen auf dem Patch (LAUFEN)
- Still stehen auf dem Patch (STILL)
- Putzverhalten auf dem Patch (PUTZEN)
- Absuchen des Patches nur mit den Antennen (TASTEN)
- Mit dem Legebohrer in das Substrat hinein stechen (SONDIEREN). Mit dem Sondieren erfolgt stets auch ein Abtasten des Patches mit den Antennen.
- Die Knickbewegung des Ovipositors (*cocking*, s. Abb. 2.1.8), die eine während des vorangegangenen Sondiervorganges erfolgte Eiablage anzeigt (OVI).
- Den Ort, an dem das Sondieren jeweils erfolgte (in eine der Kapseln 1 - 9 hinein oder neben den Kapseln), so dass jede Eiablage einer bestimmten Larve zugeordnet und letztlich die Gesamtzahl der parasitierten Larven (LARVEN) ausgewertet werden konnte.
- Ovipositionen, die in eine bereits parasitierte Larve hinein erfolgten, werden in der Auswertung extra berücksichtigt (SUPERPARA)
- Aufenthalt in der Arena aber außerhalb des Patches (AUS)
- Versuchsabbruch (ENDE) durch Suchen auf einem der Griesklümpchen oder Verlassen der Plattform (Abfliegen)

Während der Analyse der Daten stellte sich allerdings heraus, dass die Ergebnisse klarer wurden, wenn ich mehrere der beobachteten Verhaltensweisen ihrer Funktion entsprechend zusammenfasste. Das Suchverhalten von Parasitoiden wird in der Verhaltensökologie zumeist im Rahmen der funktionellen Reaktion (*sensu* Holling 1959) auf die Wirtsdichte beschrieben. Hierbei charakterisieren insbesondere zwei Verhaltens-elemente die Effizienz des Parasitoiden: 1) die pro Wirt aufzuwendende Suchzeit, die mit zunehmender Wirtsdichte abnimmt, und 2) die pro Wirt aufzuwendende Hand-

habungszeit, die häufig unabhängig von der Wirtsdichte ist (Hassell 1978, van Alphen & Jervis 1996). Zur Suchzeit wird traditionell jede Verhaltensweise gezählt, die mit dem Lokalisieren eines Wirtes verknüpft ist, während zur Handhabungszeit alle Verhaltensweisen gerechnet werden, die zum direkten oder indirekten Umgang mit dem Wirt gehören bzw. die dazu führen, dass die Suche nach Wirten fortgesetzt werden kann (Hassell 1978). In Übereinstimmung mit der von Rogers (1972) veröffentlichten Beschreibung des Suchverhaltens von *V. canescens* (Abb. 2.1.8) wurden die beobachteten Verhaltensweisen folgendermaßen zugeordnet:

- SUCHEN: Hierzu gehören die Verhaltensweisen SONDIEREN und TASTEN, sofern das TASTEN nicht während der Refraktärzeit (s. Abschnitt 2.1.2) nach einer Eiablage gezeigt wurde.
- HANDHABUNG: Hierzu zähle ich die Verhaltensweisen OVI und PUTZEN, sowie sämtliche während der Refraktärzeit gezeigte Verhaltensweisen.
- SONSTIGE: Hierzu rechne ich die übrigen Verhaltensweisen AUS, STILL und LAUFEN, sofern sie nicht während der Refraktärzeit gezeigt wurden. Sie scheinen nicht direkt zu den mit der Wirtssuche verknüpften Verhaltensweisen zu gehören, denn sie werden vermehrt gegen Ende eines Patchbesuches durchgeführt und zeigen in etwa an, wie hoch die Tendenz des Weibchens ist, den Patch zu verlassen.

Für jede experimentelle Serie habe ich getestet, inwiefern sich die oben genannten abhängigen Variablen mit der Rangnummer des Patchbesuches (1 - 4) veränderten und ob sich die Verhaltensweisen in Dauer oder Häufigkeit zwischen den V-Typ und den S-Typ Weibchen unterschieden. Allerdings ging hierbei nur bei der Aufenthaltszeit die absolute Dauer in die statistische Analyse ein, nicht aber bei den einzelnen Verhaltensweisen, da diese ja von der Gesamtzeit, die ein Weibchen auf einem Patch verbracht hatte, abhängig sind. Indem ich stattdessen den Prozentanteil der Aufenthaltszeit, der mit jeder der Verhaltensweisen zugebracht worden waren, analysierte, konnte dieser Abhängigkeit Rechnung getragen werden.

In den Analysen wurden generalisierte lineare Modelle (GLM) samt integrierter Schätzfunktion (GEE) verwendet (s. Kapitel 2.3.2): Die Aufenthaltszeiten wurden mit der Gamma-Fehlerverteilung und *Power(-1)*-Verbindungsfunktion am besten beschrieben,

die Anzahl der Ovipositionen bzw. der parasitierten Larven mit Poissonverteilung und *Log*-Verbindungsfunktion. Die Prozentwerte der Verhaltensweisen wurden zuerst *arcsin* transformiert (nach Zar (1984)) und dann mittels normalverteiltem GLM mit *Identity*-Verbindungsfunktion analysiert. Die Häufigkeit, mit der die Parasitoiden nach einem Patchbesuch von der Beobachtungsplattform abflogen ohne zuvor eines der am Rande befindlichen Griesklümpchen zu finden, wurde durch ein GLM mit Binomialverteilung und *Logit*-Verbindungsfunktion ausgewertet, ebenso wie die Anstichrate OVI/ZEIT bzw. die Parasitierungsrate LARVEN/ZEIT.

5.2.2 Ergebnisse

In der **Versuchsserie A**, in der die Wartezeit zwischen den Patchbesuchen nur fünf Minuten betrug, habe ich insgesamt 21 Weibchen über vier Patchbesuche hinweg beobachtet, 11 vom V-Typ und 10 vom S-Typ. Die Ergebnisse der Analyse aller abhängigen Variablen dieses Datensatzes sind in Tabelle 4.2.1 dargestellt. Insbesondere ist hier interessant, dass insgesamt sowohl die Aufenthaltszeit auf einem Patch als auch der Grad der Patchausbeutung über die vier Patchbesuche hinweg abnahmen, denn die Variablen ZEIT ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 11,35$; $p < 0,001$), OVI ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 9,05$; $p = 0,003$), LARVEN ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 5,58$; $p = 0,018$) und SUPERPARA ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 7,69$; $p = 0,006$) wurden allesamt abhängig von der Variable PATCH signifikant reduziert. Dabei unterschieden sich die V-Typ und S-Typ Weibchen aber deutlich darin, wie stark dieser abnehmende Effekt jeweils bei ihnen ausgeprägt war, denn der Interaktionsterm PATCH*TYP war für die Variablen ZEIT ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 6,27$; $p = 0,012$), OVI/ZEIT ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 7,36$; $p = 0,005$), LARVEN/ZEIT ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 6,38$; $p = 0,007$) signifikant.

Ein genereller Unterschied, der nicht mit dem Rang eines Patchbesuches korreliert war, ergab sich zwischen den V-Typ und den S-Typ Weibchen bezüglich der Art, mit der sie einen Patchbesuch beendeten ($\chi^2_{1,21 \times 4} = 11,09$; $p < 0,001$): V-Typ Weibchen fanden in der Mehrzahl der Fälle die kontaminierten Griesklümpchen am Rand der Arena und flogen in nur 22,7 % aller Patchbesuche von der Plattform ab. Hingegen verließen die S-Typ Weibchen die Plattform zumeist fliegend, ohne zuvor auf eines der Griesklümpchen am Rand gestoßen zu sein (in 73,7 % aller Patchbesuche).

Tabelle 4.2.1: Die Kovariaten und Faktoren des ursprünglichen Gesamtmodells der Serie A und ihr jeweiliger Einfluss auf die untersuchten Zielvariablen.

Variablen	N_P	N_W	PATCH			TYP			PATCH*TYP		
			FG	χ^2	p	FG	χ^2	p	FG	χ^2	p
ZEIT	84	21	1	11,35	< 0,001	1	3,30	0,069	1	6,27	0,012
OVI	84	21	1	9,05	0,003	1	0,37	0,54	1	0,58	0,45
OVI/ZEIT	84	21	1	0,18	0,67	1	0,57	0,45	1	7,36	0,005
LARVEN	84	21	1	5,58	0,018	1	0,01	0,91	1	0,73	0,39
LARVEN/ZEIT	84	21	1	2,05	0,15	1	0,93	0,34	1	6,38	0,012
SUPERPARA	84	21	1	7,69	0,006	1	0,34	0,56	1	0,48	0,49
ENDE	82	21	1	0,32	0,57	1	11,09	< 0,001	1	0,02	0,88
% SUCHZEIT	84	21	1	0,00	0,98	1	0,28	0,60	1	0,15	0,69
% HANDHABUNG	84	21	1	2,41	0,12	1	1,41	0,24	1	1,99	0,16

Parameter mit $p > 0,05$ waren in den nach der F-Statistik reduzierten Modellen (s. Abschnitt 2.3.2) nicht mehr vorhanden, Parameter mit $p < 0,05$ sind durch Fettdruck hervor gehoben. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche.

In der obigen Betrachtung des gesamten Datensatzes der **Serie A** haben sich deutliche Unterschiede zwischen den V-Typ und den S-Typ Weibchen gezeigt. Daher habe ich die Analysen noch einmal für die beiden Typen getrennt durchgeführt (Tabelle 4.2.2):

Die **V-Typ** Weibchen verringern ihre Aufenthaltszeit mit dem Rang eines Patchbesuches signifikant ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 6,95$; $p = 0,008$, Abb. 4.2.4A), die Anzahl der Ovipositionen nimmt tendenziell ebenfalls ab ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 3,32$; $p = 0,069$, Abb. 4.2.4B), die Anzahl der parasitierten Larven ist unverändert ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 1,19$; $p = 0,28$). Damit nimmt auch der Grad des Superparasitismus tendenziell ab ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 3,43$; $p = 0,064$). Zudem verkürzen die V-Typ Weibchen signifikant den Anteil ihrer Aufenthaltszeit, den sie mit HANDHABUNG verbringen ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 4,12$; $p = 0,042$, Abb. 4.2.5). Dabei ist die Verkürzung der Handhabungszeit besonders auf die starke Reduzierung des Putzverhaltens außerhalb der Refraktärzeit zurückzuführen ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 7,85$; $p = 0,005$, Abb. 4.2.5) und spiegelt sich zudem in einer erhöhten Anzahl der Ovipositionen im Verhältnis zur Aufenthaltszeit ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 4,59$; $p = 0,032$) und in einer erhöhten Anzahl der parasitierten Larven im Verhältnis zur Aufenthaltszeit ($\chi^2_{1,11 \times 4} = 5,39$; $p = 0,020$) wider.

Auch die **S-Typ** Weibchen zeigten mit zunehmendem Rang eines Patchbesuches einige Verhaltensänderungen. Bei ihnen konnte allerdings keine statistisch signifikante Abnahme der Aufenthaltszeit festgestellt werden ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 1,64$; $p = 0,20$; Abb. 4.2.4A)

sondern allein eine signifikante Abnahme der Zahl der Ovipositionen ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 6,86$; $p = 0,009$; Abb. 4.2.4B) sowie der Zahl parasitierter Larven ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 4,43$; $p = 0,035$) und des Superparasitismus ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 5,90$; $p = 0,015$). Die Anzahl der im Verhältnis zur Aufenthaltszeit gelegten Eier ging, im Gegensatz zu den V-Typ Weibchen, tendenziell sogar zurück ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 3,25$; $p = 0,071$). Hinsichtlich der Zeitanteile, die auf einzelne Verhaltensweisen entfielen, gab es keine signifikanten Veränderungen (Abb. 4.2.5).

Tabelle 4.2.2: Einfluss der Kovariaten PATCH auf die untersuchten Zielvariablen in der Versuchsserie A

Zielvariablen	V-TYP					S-TYP				
	n_P	n_W	FG	χ^2	p	n_P	n_W	FG	χ^2	p
ZEIT	44	11	1	6,95	0,008	40	10	1	1,64	0,20
OVI	44	11	1	3,32	0,069	40	10	1	6,86	0,009
OVI/ZEIT	44	11	1	4,59	0,032	40	10	1	3,25	0,071
LARVEN	44	11	1	1,19	0,28	40	10	1	4,43	0,035
LARVEN/ZEIT	44	11	1	5,39	0,020	40	10	1	0,98	0,32
SUPERPARA	44	11	1	3,43	0,064	40	10	1	5,90	0,015
ENDE	44	11	1	0,29	0,59	38	10	1	0,07	0,79
% SUCHEN	44	11	1	0,01	0,92	40	10	1	0,73	0,39
% HANDHABUNG	44	11	1	4,12	0,042	40	10	1	0,02	0,90

Parameter mit $p > 0,05$ waren in den nach der F-Statistik reduzierten Modellen (s. Abschnitt 2.3.2) nicht mehr vorhanden, Parameter mit $p < 0,05$ sind durch Fettdruck hervor gehoben. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche.

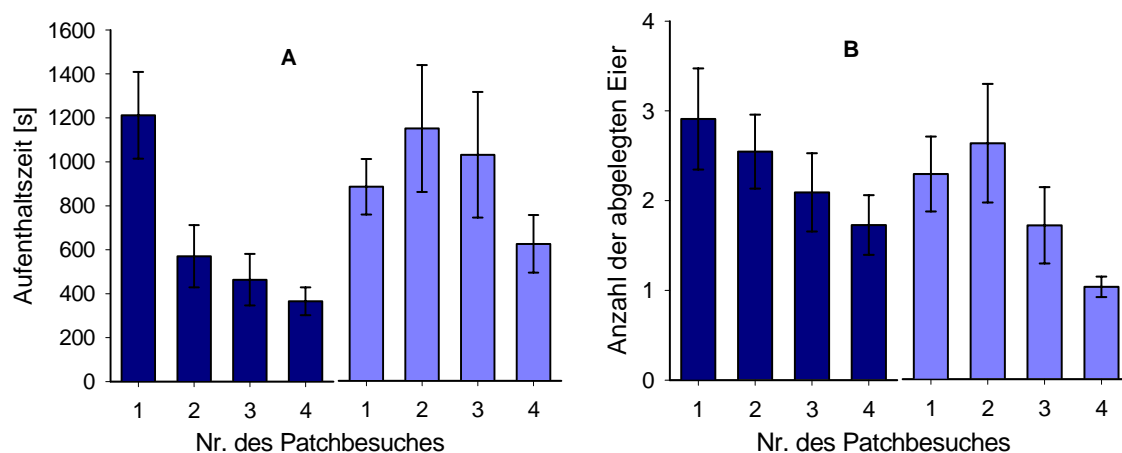


Abb. 4.2.4: Reaktion der thelytoken V-Typ Weibchen (Dunkelblau) und der arrhenotoken S-Typ Weibchen (Hellblau) von Serie A, in der die Tiere jeweils fünf Minuten zwischen den Patchbesuchen warten mussten. In A sind die Aufenthaltszeiten der Weibchen auf einem Patch dargestellt, in B die Anzahl der im Patch abgelegten Eier.

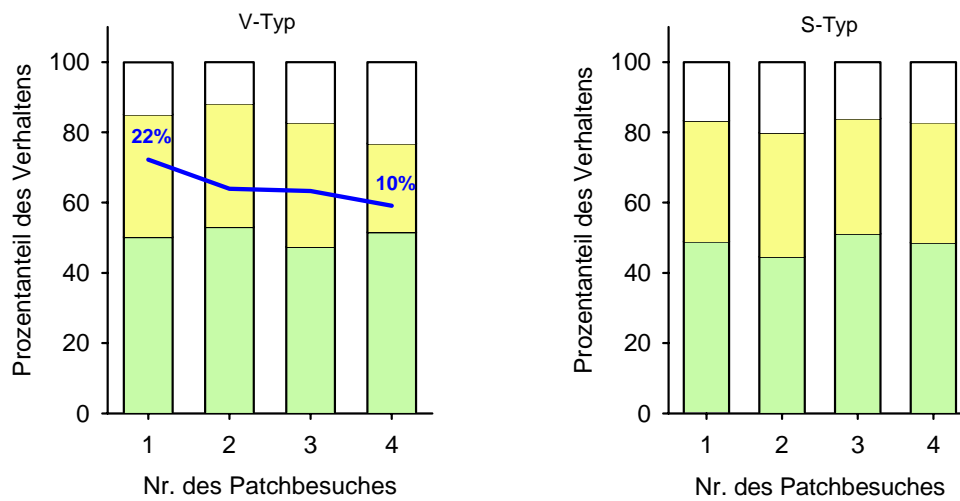


Abb. 4.2.5: Zeitanteile in der Serie A, während derer bestimmte Verhaltensweisen von V-Typ Weibchen (links) oder S-Typ Weibchen (rechts) gezeigt wurden. Die Suchzeit ist in grün (unten), die Handhabungszeit in gelb (mittig) dargestellt, die weißen Flächen geben den Anteil des sonstigen Verhaltens an. Die blaue Linie bei den V-Typ Weibchen verdeutlicht die Abnahme im Zeitanteil des Putzens, der hauptsächlich für die auch insgesamt signifikante Reduktion der Handhabungszeit bei diesem Typ verantwortlich ist.

In der **Versuchsserie B**, in der für die Weibchen 24 Stunden zwischen Patchbesuchen vergingen, habe ich insgesamt 22 Weibchen über vier Patchbesuche hinweg beobachtet, 12 vom V-Typ und 10 vom S-Typ. Die Ergebnisse der Analyse dieses Datensatzes sind in Tabelle 4.2.3 dargestellt.

Tabelle 4.2.3: Die Kovariaten und Faktoren des ursprünglichen Gesamtmodells der Serie B und ihr jeweiliger Einfluss auf die untersuchten Zielvariablen.

Variablen	N_P	N_W	PATCH			TYP			PATCH*TYP		
			FG	χ^2	p	FG	χ^2	p	FG	χ^2	p
ZEIT	88	22	1	1,04	0,31	1	0,81	0,37	1	2,13	0,14
OVI	88	22	1	5,70	0,017	1	1,47	0,23	1	0,60	0,44
OVI/ZEIT	88	22	1	1,59	0,21	1	0,13	0,71	1	0,35	0,55
LARVEN	88	22	1	3,59	0,06	1	1,14	0,29	1	1,24	0,27
LARVEN/ZEIT	88	22	1	1,01	0,31	1	2,66	0,10	1	0,12	0,73
SUPERPARA	88	22	1	3,02	0,08	1	1,37	0,24	1	0,01	0,93
ENDE	88	22	1	0,36	0,55	1	17,91	< 0,001	1	0,05	0,83
% SUCHZEIT	88	22	1	0,22	0,64	1	7,53	0,006	1	4,62	0,032
% HANDHABUNG	88	22	1	5,21	0,022	1	0,28	0,60	1	0,17	0,69

Parameter mit $p > 0,05$ waren in den nach der F-Statistik reduzierten Modellen (s. Abschnitt 2.3.2) nicht mehr vorhanden, Parameter mit $p < 0,05$ sind durch Fettdruck hervor gehoben. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche.

Es konnte kein signifikanter Einfluss der Rangnummer eines Patchbesuches auf die Aufenthaltszeiten eines Weibchens in der Serie B festgestellt werden ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 1,04$; $p = 0,31$). Die Anzahl der Eiablagen nahm hingegen signifikant zu ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 5,70$; $p = 0,017$). Die Zahl der parasitierten Larven ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 3,59$; $p = 0,058$) und der Superparasitismus ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 3,02$; $p = 0,082$) nahmen tendenziell ebenfalls zu. Auch der Anteil der Gesamtzeit, der mit der Handhabung von Wirten verbracht wurde, nahm zu ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 5,21$; $p = 0,022$). Insgesamt verbrachten die V-Typ Weibchen einen größeren Anteil ihrer Zeit mit dem Suchen nach Wirten als die des S-Typs, der Unterschied zwischen den Typen war signifikant ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 7,53$; $p = 0,006$). Ebenso war die Veränderung in der mit Suchen verbrachten Zeit über die vier Patchbesuche hinweg unterschiedlich ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 4,62$; $p = 0,032$): Während der Anteil der Suchzeit beim V-Typ etwas abnahm kam es beim S-Typ zu einer leichten Steigerung.

Für die Art, mit der die Parasitoiden ihren Patchbesuch beendeten, ergab sich, wie auch schon in der Serie A, dass die S-Typ Weibchen häufiger von der Arena abflogen (bei 88,9 % aller Patchbesuche) als es die V-Typ Weibchen taten (in nur 15,6 % aller Patchbesuche). Diese fanden dafür signifikant häufiger den kontaminierten Gries am Rand der Arena ($\chi^2_{1,22 \times 4} = 17,91$; $p < 0,001$), wobei dieser Effekt nicht vom Rang eines Patchbesuches abhängig war.

Tabelle 4.2.4: Einfluss der Kovariaten PATCH auf die untersuchten Zielvariablen in der Versuchsserie B

Zielvariablen	V-TYP					S-TYP				
	n_P	n_W	FG	χ^2	p	n_P	n_W	FG	χ^2	p
ZEIT	48	12	1	0,12	0,73	40	10	1	4,04	0,044
OVI	48	12	1	2,53	0,11	40	10	1	3,17	0,075
OVI/ZEIT	48	12	1	1,23	0,27	40	10	1	0,62	0,43
LARVEN	48	12	1	1,29	0,26	40	10	1	2,37	0,12
LARVEN/ZEIT	48	12	1	0,76	0,38	40	10	1	0,26	0,61
SUPERPARA	48	12	1	1,55	0,21	40	10	1	2,09	0,15
ENDE	48	12	1	0,25	0,62	40	10	1	0,11	0,74
% SUCHEN	48	12	1	2,51	0,11	40	10	1	2,31	0,13
% HANDHABUNG	48	12	1	2,40	0,12	40	10	1	2,81	0,094

Parameter mit $p > 0,05$ waren in den nach der F-Statistik reduzierten Modellen (s. Abschnitt 2.3.2) nicht mehr vorhanden, Parameter mit $p < 0,05$ sind durch Fettdruck hervor gehoben. N_W = Anzahl der getesteten Weibchen, N_P = Anzahl der beobachteten Patchbesuche.

Analysiert man die Ergebnisse der **Serie B** nach Typen getrennt, sind bei den **V-Typ** Weibchen keinerlei Veränderungen über die vier Patchbesuche hinweg festzustellen (Tabelle 4.2.4, Abb. 4.2.6 und 4.2.7).

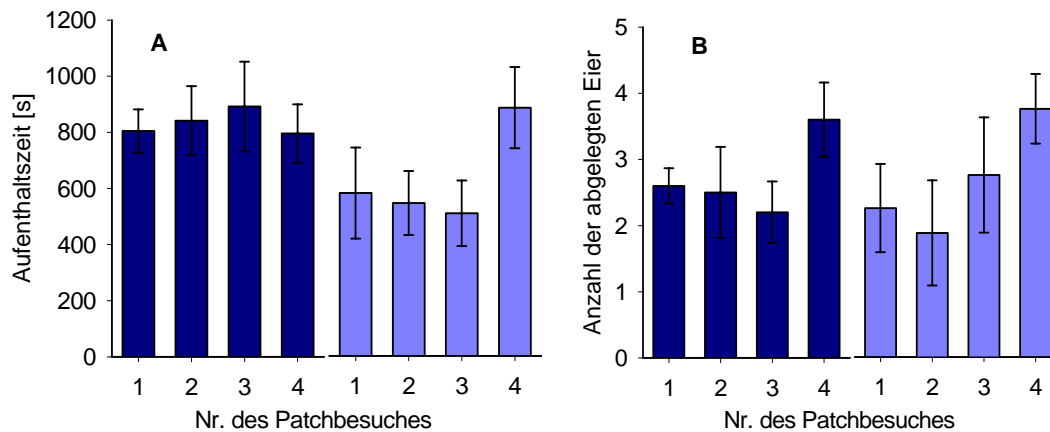


Abb. 4.2.6: Reaktion der thelytoken V-Typ Weibchen (Dunkelblau) und der arrhenotoken S-Typ Weibchen (Hellblau) von Serie B, in der die Tiere jeweils 24 Stunden zwischen den Patchbesuchen warten mussten. In A sind die Aufenthaltszeiten der Weibchen auf einem Patch dargestellt, in B die Anzahl pro Patch abgelegter Eier.

Hingegen verlängerten die **S-Typ** Weibchen ihre Aufenthaltszeit auf einem Patch signifikant mit dem Rang eines Patchbesuches ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 4,04$; $p = 0,044$) und die Zahl der Ovipositionen nahm tendenziell ebenfalls zu ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 3,17$; $p = 0,075$; Abb. 4.2.6). Tendenziell wurde auch ein größerer Anteil der Gesamtzeit mit der Handhabung von Wirten verbracht ($\chi^2_{1,10 \times 4} = 2,81$; $p = 0,095$, Abb. 4.2.7).

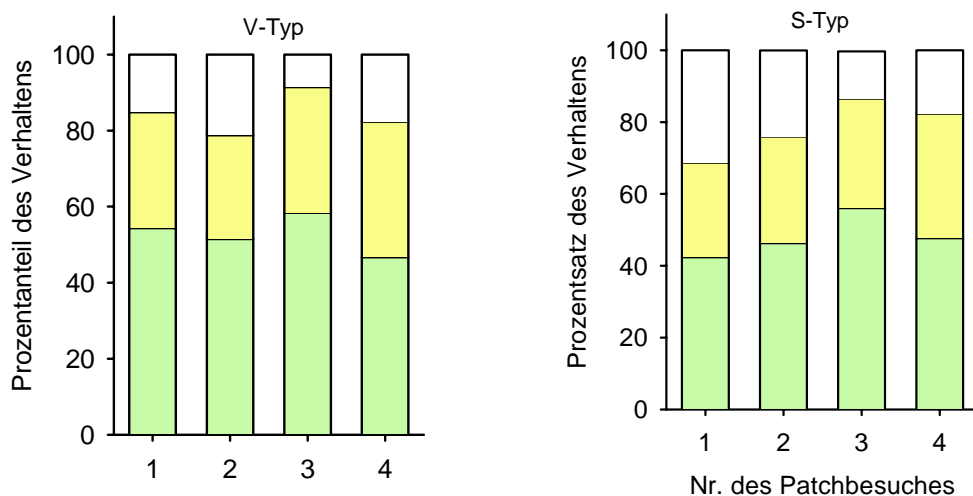


Abb. 4.2.7: Änderung der Zeitanteile in der Serie B, während derer bestimmte Verhaltensweisen von V-Typ Weibchen (links) oder S-Typ Weibchen (rechts) gezeigt wurden. Die Suchzeit ist in grün (unten), die Handhabungszeit in gelb (mittig) dargestellt, die weißen Flächen geben den Anteil des sonstigen Verhaltens an.

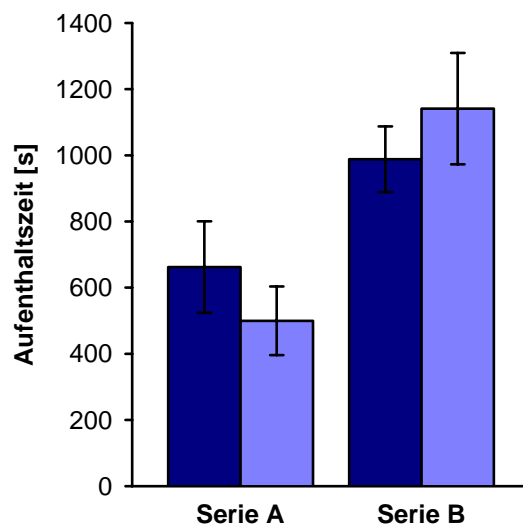


Abb. 4.2.8: Aufenthaltszeit auf einem leeren Patch, nachdem zuvor vier Patches in kurzen Abständen (Serie A) oder in langen Abständen (Serie B) gegeben wurden. V-Typ Weibchen sind in dunkelblau und S-Typ Weibchen in hellblau dargestellt.

Wie in Abschnitt 4.1 beschrieben bekamen die Weibchen beider Serien fünf Minuten nach ihrem vierten Patchbesuch noch einen weiteren Patch angeboten, der aber wirtsfrei war. Nach Li et al. (1997) sollte die Aufenthaltszeit eines Weibchens auf einem solchen wirtsfreien Patch seine derzeitige Suchmotivation widerspiegeln. Auf diesem leeren Patch zeigte sich, dass Weibchen der Versuchsserie A, die auch zuvor nur fünf Minuten zwischen den Patchbesuchen warten mussten, deutlich kürzere Aufenthaltszeiten zeigten als die Weibchen der Serie B, für die zuvor stets 24 Stunden zwischen den Patchbesuchen vergangen waren ($\chi^2_{1,33} = 12,46$; $p < 0,001$; Abb. 4.2.8). Ob das Weibchen dem S-Typ oder dem V-Typ angehörte, hatte für seine Aufenthaltszeit auf diesem leeren Patch keine Bedeutung ($\chi^2_{1,33} = 0,01$; $p = 0,94$).

Nach Beendigung der Versuche wurde ein Teil der Weibchen sezirt und ihr verbliebener Eivorrat bestimmt. Hierbei bestätigte sich das aus der Literatur bereits bekannte Phänomen (Schneider 2003), dass die V-Typ Weibchen generell über einen höheren Eivorrat verfügen als die S-Typ Weibchen: Während es in der Zahl der insgesamt abgelegten Eier keinen nennenswerten Unterschied zwischen den Typen gab (s. Abb. 4.2.4B und 4.2.6B) verfügten die V-Typ Weibchen zum Ende eines Experiments noch über $135,7 \pm 6,8$ Eier \pm SE in der Serie A ($N = 9$) und über $158,8 \pm 6,0$ Eier in der Serie B ($N = 10$). Bei den S-Typ Weibchen waren es lediglich $49,8 \pm 3,7$ Eier (Serie A, $N = 8$) bzw. $83,6 \pm 9,1$ Eier (Serie B, $N = 5$). In der Analyse war der Unterschied zwischen den beiden Typen hochsignifikant ($\chi^2_{1,32} = 137,27$; $p < 0,0001$). Zudem zeigte sich, dass die Weibchen der Serie B, egal welchen Typs, über einen größeren Eivorrat verfügten als die der Serie A ($\chi^2_{1,32} = 14,66$; $p < 0,001$).

4.2.3 Diskussion

Ziel der in diesem Kapitelabschnitt dargestellten Versuche war es, die Experimente des vorangegangenen Abschnitts durch detaillierte Verhaltensbeobachtungen zu ergänzen. Es sollte festgestellt werden, ob und in welcher Weise die von den Parasitoidenweibchen während der Wirtssuche gezeigten Verhaltensweisen aufgrund vorheriger Erfahrungen beeinflusst werden. Zudem sollte der jeweils erfolgte Grad der Patchausbeutung, der in Abschnitt 4.1 nur durch die Zahl der jeweils schlüpfenden Nachkommen zu bestimmen war, aufgrund direkter Beobachtungen quantifiziert werden.

Generell werden die Ergebnisse aus Abschnitt 4.1 durch die Beobachtungen dieses Kapitelabschnitts bestätigt: War die Begegnungsrate mit Patches hoch, reagierten die V-Typ Weibchen mit einer Reduktion der Aufenthaltszeit, die S-Typ Weibchen hingegen nicht (Abb. 4.2.4A). Während aber in Abschnitt 4.1 noch offen bleiben musste, warum es in keiner Serie und für keinen Typ zu erkennbaren Veränderungen in der Anzahl parasitierter Larven kam, wurde in diesem Abschnitt durch die örtliche Fixierung der Larven in den Patches deutlich, dass dies mit ziemlicher Sicherheit auf den Superparasitismus zurückzuführen war. Die Weibchen beider Typen reduzierten bei hoher Begegnungsrate mit Patches (Serie A) die Zahl der Eier, die sie legten, und damit den Grad der Patchausbeutung (Abb. 4.2.4B). Zudem wurde der Grad des Superparasitismus reduziert, weshalb sich die gesunkenen Ovipositionszahlen nicht in der Zahl der parasitierten Larven widerspiegeln und damit auch nicht in der Zahl der adulten Nachkommen, die aus den Patches schlüpfen würden. Dies mag auf den ersten Blick so aussehen, als ob die Parasitoidenweibchen anfangs durch ihr Verhalten Eiern „verschwenden“ würden, wenn sie sie in eine bereits parasitierte Larve hinein legen. Die Vorteile, die Superparasitismus mit sich bringt, und die sich für jedes einzelne Weibchen dann auch in der Zahl der tatsächlich produzierten Nachkommen auswirken würden, hätten sich dann gezeigt, wenn es zu einer Konkurrenzsituation um die Larven gekommen wäre, wenn also nach dem Versuchsweibchen noch weitere Weibchen den gleichen Patch abgesucht und die Larven parasitiert hätten. Denn wenn das erste Weibchen zwei Eier in einen Wirt hinein legt und ein anderes Weibchen fügt danach noch ein weiteres Ei hinzu, ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Nachkomme von Weibchen 1 ausschlüpfen wird, größer, als wenn Weibchen 1 vorher nicht superparasitiert hätte (van Alphen & Visser 1990).

Es zeigte sich weiterhin, dass die V-Typ Weibchen sogar dazu in der Lage sind, ihre Sucheffizienz bei erhöhter Patchverfügbarkeit zu steigern, indem sie die Zeit, die sie mit Putzverhalten verbringen, reduzieren. Dieses Ergebnis ist mit den Daten von Hassell et al. (1977) vergleichbar, die die funktionelle Reaktion (*sensu* Holling 1959) von *V. canescens* auf unterschiedliche Wirtsdichten analysiert haben: Die von den Autoren vorgestellte Reaktionskurve zeigt einen s-förmigen (sigmoiden) Verlauf, der dadurch bedingt ist, dass die Weibchen mit zunehmender Wirtsdichte in einem Patch ihre Sucheffizienz steigern.

Während die V-Typ Weibchen sich auch in der Serie B analog zu den in Kapitelabschnitt 4.1 beschriebenen Ergebnissen verhalten haben, indem sich ihre Aufenthaltszeiten über die vier Patchbesuche hinweg nicht nachweisbar veränderten, zeigten die S-Typ Weibchen, anders als während der in Abschnitt 4.1 beschriebenen Versuche, einen signifikanten Anstieg in der für einen Patchbesuch benötigten Zeit (Abb. 4.2.6A), dem auch die Zahl der Ovipositionen folgte (Abb. 4.2.6B). Als Trend ist dieser Anstieg allerdings auch schon in vier der in Kapitel 4.1 untersuchten S-Typ Linien zu erkennen (Abb. 4.1.5). Auch bei den in Abschnitt 4.1 beobachteten V-Typ Weibchen ist dieser Trend vorhanden (Abb. 4.1.3).

Vergleicht man, wie lange die Weibchen der beiden Typen nach ihrer aus vier Patchbesuchen bestehenden Erfahrung mit dem jeweiligen Habitat bereit sind, auf einem leeren Patch zu suchen, fällt deutlich ins Auge, dass bei beiden Typen die Vorerfahrung einen starken Effekt hatte (Abb. 4.2.8), wie er von der TOS (Stephens und Krebs 1986) vorhergesagt wird: Parasitoidenweibchen, die ihr Habitat als reichhaltig einschätzen sollten (Serie A), verbrachten deutlich weniger Zeit auf dem leeren Patch als Weibchen der Serie B, die aufgrund ihrer Vorerfahrung nicht erwarten konnten, schon bald einen neuen Patch zu finden. In dieser Hinsicht gab es keinen Unterschied zwischen den V-Typ und den S-Typ Weibchen von *V. canescens*, weshalb, auch aufgrund der sonstigen Befunde dieses Experimentes, davon auszugehen ist, dass beide Typen auf Informationen reagieren können, die die aktuelle Qualität eines Habitats signalisieren. Dies ist ein großer Unterschied zu den Untersuchungen des Abschnitts 4.1, nach deren weniger detailliert vorliegenden Ergebnissen es so aussah, als wären nur die V-Typ Weibchen zu einem Wahrnehmen der Habitatqualität in der Lage.

Mögliche Ursachen für die zwischen den Typen beobachteten Verhaltensunterschiede

Nach dem, was bislang über die beiden Typen von *V. canescens* bekannt war (s. Kapitel 2.1.2), unterscheiden sie sich in drei wichtigen Aspekten voneinander (Schneider 2003): Bezogen auf die Wirtsvorkommen leben die V-Typ Weibchen in sehr variablen Habitaten. Sie weisen einen thelytoken Reproduktionsmechanismus auf und verfügen über einen relativ großen Eivorrat. S-Typ Weibchen hingegen kommen in einem Habitat mit stabil niedrigen Wirtsvorkommen vor, vermehren sich arrhenotok und ihr Eivorrat ist kleiner als der des V-Typs. Dazu stellte sich in den von mir durchgeführten Versuchen heraus, dass V-Typ Weibchen sich eher laufend von einem Patch entfernen und dabei auch weitere Patches in der unmittelbaren Nähe finden können, während die S-Typ Weibchen einen Patch bevorzugt fliegend verlassen. Die genannten Eigenschaften der Typen beeinflussen sich sicherlich stark gegenseitig. Daher kann wahrscheinlich auch keine von ihnen die alleinige Begründung für die zwischen den V-Typ und den S-Typ Weibchen beobachteten Verhaltensunterschiede liefern.

Eine Schlüsselfunktion zur Erklärung der bisher bekannten Unterschiede könnte allerdings der Mechanismus der Geschlechtsdetermination des arrhenotoken S-Typs darstellen: Die Festlegung des Geschlechts erfolgt bei dieser Art der Reproduktion *per definitionem* so, dass sich aus unbefruchteten Eiern haploide Männchen bilden und aus befruchteten Eiern diploide Weibchen. Aufgrund der Tatsache, dass in der Natur aber auch immer wieder diploide Männchen arrhenotoker Wespen gefunden wurden, entdeckte man den Mechanismus der komplementären Geschlechtsbestimmung (*complementary sex determination*, CSD; Godfray 1994). Nach diesem Mechanismus ist ein Tier dann ein Männchen, wenn es entweder haploid und damit hemizygot an den geschlechtsbestimmenden Loci ist oder wenn es diploid und an den entsprechenden Loci homozygot ist. Weibchen sind stets an mindestens einem der Loci heterozygot. Die diploiden, homozygoten Männchen sind allerdings stets unfruchtbar und sterben bei einigen Arten auch schon während der Embryonalentwicklung ab (Godfray 1994). Während kurzfristige Inzuchtereignisse in Populationen von Arten mit CSD zumeist recht gut verkraftet werden, kann in einer langandauernden Inzuchtphase durch genetische Drift oder andere Ursachen soviel der genetischen Variabilität der Population verloren gehen, dass schließlich fast alle Tiere die gleichen Allele an den entsprechenden Loci tragen, wodurch kaum noch Weibchen schlüpfen und die

Population zugrunde geht. Dieses Phänomen ist bei den Firmen, die Parasitoiden in Massenzuchten zur biologischen Schädlingsbekämpfung vermehren, durchaus bekannt und gefürchtet (Godfray 1994). Der S-Typ von *V. canescens* weist eine sehr extreme Form der CSD auf, denn die Geschlechtsdetermination erfolgt über nur einen einzigen Locus (Beukeboom 2001). Daher sollte bei diesen Parasitoiden ein starker Selektionsdruck auf der Inzuchtvermeidung liegen.

Mit dem Mechanismus der CSD kann gut die Eigenart der S-Typ Weibchen, von einem einmal besuchten Patch fortzufliegen und weitere Patches in der unmittelbaren Nachbarschaft zu ignorieren, in Zusammenhang gebracht werden. Parasitieren die Weibchen bevorzugt Patches, die weiter auseinander liegen, verringern sie die Wahrscheinlichkeit, dass sich ihre eigenen Nachkommen direkt untereinander verpaaren. Als eine Anpassung an die für diesen Typ hohe Verbreitungsnotwendigkeit kann daher auch der im Verhältnis zum V-Typ geringere Eivorrat gesehen werden. Je weniger Gewicht in Form von Eiern ein Weibchen zu tragen hat, desto weniger Energie wird es beim Fliegen verbrauchen. Insgesamt werden die S-Typ Weibchen wahrscheinlich mehr Energie für die Ausbreitung aufwenden müssen als die V-Typ Weibchen, weshalb ihnen eventuell auch weniger Reserven für eine hohe Eiproduktion verbleiben. Dieser Zusammenhang wurde für andere Insekten bereits nachgewiesen (Ellers 1997, Roitberg 1989). Es ist allerdings auch noch ein weiterer Grund offensichtlich, aus dem es für die S-Typ Weibchen adaptiv sein sollte, Patches fliegend zu verlassen. Unter natürlichen Bedingungen finden sie ihre Wirte in vertrocknenden Früchten, die zum großen Teil noch an den Bäumen hängen (Schneider 2003). Daher dürfte es für die Weibchen schwierig sein, im Laufen von Frucht zu Frucht zu wechseln. In den Habitaten der Silos und Mühlen sollte dies hingegen möglich sein, weshalb bei den V-Typ Weibchen wahrscheinlich diese kostengünstigere Variante der Fortbewegung dominiert.

Die Unterschiede zwischen den von beiden Typen auf einem Patch gezeigten Verhaltensweisen lassen sich ebenfalls auf die unterschiedlichen Biologien zurückführen. Eine der Grundvoraussetzungen des Grenzertragstheorems (Charnov 1976) ist es, dass der Suchende in der ihm zur Verfügung stehenden Zeit limitiert ist. Dies bedeutet für ein Parasitoidenweibchen, dass es über einen größeren Eivorrat verfügt als es ihn wahrscheinlich während seines gesamten Lebens aufbrauchen kann (Sevenster et

al. 1998). Parasitoidenarten wie *Asobara tabida* und *Venturia canescens*, die bereits beim Schlupf einen großen Eivorrat aufweisen (also stark präovigen sind), gelten traditionell als zeit-limitiert (Godfray 1994). Für Parasitoidenarten, die beim Schlupf so gut wie keine legereifen Eier haben (also synovigen sind), wurde argumentiert, dass sie ei-limitiert sein sollten (Rosenheim 1996): Diese Arten führen während der Wirtssuche nur wenige, dafür aber oft sehr große und nährstoffreiche Eier mit sich und müssen in ergiebigen Habitaten häufig pausieren, um neue Eier heranreifen zu lassen. Sie sind also aufgrund ihrer Eireifungsgeschwindigkeit darin beschränkt, wie viele Nachkommen sie produzieren können; auf diese Parasitoiden treffen die Vorhersagen des GET nicht zu (Godfray 1994).

Der V-Typ von *V. canescens* verhielt sich genau so, wie es von einem zeit-limitierten Parasitoiden erwartet werden kann: Bei einer Erhöhung der Begegnungsrate mit Patches wurden die Aufenthaltszeiten auf den Patches und der Grad der Patchausbeutung verringert. Zudem reduzierten die Weibchen ihr Putzverhalten sehr stark (Abb. 4.2.4), wodurch sie noch effizienter wurden. Sie steigerten die Zahl der Larven, die sie pro Zeiteinheit auf einem Patch parasitieren konnten und nutzten so das plötzlich erhöhte Vorkommen von Patches und Wirten optimal aus. Hingegen legten die Weibchen des S-Typs, bei gleichbleibender Aufenthaltszeit, zunehmend weniger Eier, wenn die Begegnungsrate mit Patches hoch war (Abb. 4.2.3). Damit verringerte sich ihre Effizienz. Gleichzeitig mit der Anzahl der Eiablagen nahm in den Versuchen aber auch die Häufigkeit des Superparasitismus ab. Es ist also denkbar, dass die S-Typ Weibchen zunehmend häufiger bereits parasitierte Larven für eine weitere Oviposition abgelehnt haben. Dieses wäre ein Verhalten, wie es nach der TOS für einen ei-limitierten Parasitoiden zu erwarten wäre (Godfray 1994). Insgesamt nahm aber auch die Anzahl der im Patch parasitierten Larven signifikant ab. Dies legt nahe, dass die Weibchen, möglicherweise im Rahmen einer Inzuchtvermeidung, auch die Zahl der in dem Patch später ausschlüpfenden Nachkommen verringert haben.

Die in diesem Versuch abnehmende Zahl parasitierter Larven wird allerdings nicht durch die Anzahlen schlüpfender Nachkommen in den Versuchen aus Abschnitt 4.1 bestätigt. Allerdings kommt es in den dort verwendeten Zuchtansätzen stets zu einer gewissen Mortalität und da sich für die gestorbenen Larven nicht mehr feststellen lässt, ob aus ihnen ein Parasitoid geschlüpft wäre, sollten Schlupfdaten immer etwas

ungenauer sein als Daten, die durch die direkte Beobachtung von Parasitierungen gewonnen wurden. Ob also die Larvenmortalität in den Versuchen des Abschnitts 4.1 die oben genannte Abnahme der Anzahl schlüpfender Wespen verschleiert hat oder ob die in Abschnitt 4.2 festgestellte signifikante Reaktion nur auf einem Zufallseffekt beruht, lässt sich auf der Basis der bisher vorliegenden Daten nicht mit Sicherheit entscheiden. Festhalten kann man aber aufgrund der Ergebnisse, dass der S-Typ von *V. canescens* offenbar eine der Grundvoraussetzungen des GET, nämlich die der Zeitlimitierung, nicht zu erfüllen scheint. Die Tiere benehmen sich eher, als wären sie durch die Zahl der legereifen Eier limitiert. Nun ergab die Analyse des terminalen Eivorrats aber, dass die Weibchen noch über sehr viele Eier verfügten, wenn auch nicht über so viele, wie die V-Typ Weibchen. Die S-Typ Weibchen der Serie A verfügten im Mittel noch über etwa 50 legereife Eier, hatten aber während des vierten Patchbesuches im Mittel nur noch ein Ei abgelegt. Mit dem verbliebenen Eivorrat hätten die Weibchen also noch 11-12 mal so viele Patches ausbeuten können, wie sie zu dem Zeitpunkt bereits besucht hatten. Es könnte den Weibchen zwar bei einer Begegnungsrate mit Patches, die so hoch ist wie in der Serie A, innerhalb eines Tages theoretisch gelingen, alle Eier abzulegen und dies würde sie, bei einer auf Basis der Laborbeobachtungen angenommenen natürlichen Lebenserwartung von einigen Tagen bis vielleicht Wochen, dann auch ei-limitiert werden lassen. Es ist aber äußerst unwahrscheinlich, dass sich Parasitoidenweibchen in dem Maße vorausschauend verhalten können. Meine Schlussfolgerung aus den erhaltenen Daten ist vielmehr die, dass der S-Typ von *V. canescens* weder in das gängige Schema eines zeit- noch in das eines ei-limitierten Parasitoiden hinein passt. Dieses legt wiederum nahe, dass der entscheidende Faktor in der starken Ausbreitungstendenz dieses Typs zwecks Inzuchtvermeidung zu suchen sein muss. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die S-Typ Weibchen also nicht nur von den V-Typ Weibchen, bei denen wahrscheinlich die Lage des geschlechtsbestimmenden Locus nah am Centromer des Chromosoms eine bleibende Heterozygotität garantiert (Beukeboom & Pijnacker 2000), sondern auch von *A. tabida*, für die Inzuchtereignisse im Hinblick auf die Geschlechtsdetermination keine Rolle spielen (Beukeboom et al. 2000).

Mittels der durchgeführten Versuche konnte klar nachgewiesen werden, dass unterschiedliche Lebensbedingungen von Parasitoiden auch mit unterschiedlichem Verhalten einher gehen. Dabei konnte zwar nicht gezeigt werden, dass sich die Tiere tatsächlich in

ihrer generellen Lernfähigkeit unterscheiden, wie nach den theoretischen Arbeiten zunächst anzunehmen war (Dukas 1998, Papaj & Prokopy 1989, Shettleworth 1998, Stephens 1993, Vet et al. 1995) aber es wurde deutlich, dass die Weibchen der beiden Typen die gewonnenen Informationen ganz unterschiedlich umsetzen.

**Der Einfluss der Patchqualität auf das
Suchverhalten von Parasitoiden**

5 Der Einfluss der Patchqualität auf das Suchverhalten von Parasitoiden

Um möglichst viele Nachkommen produzieren zu können, sollten Parasitoiden ihr Suchverhalten auf die Wirtsverfügbarkeit in ihrem Lebensraum einstellen. Hierzu müssen sie diese auf zwei verschiedenen Ebenen beurteilen können: auf der Ebene des einzelnen Patches, auf dem Wirtsdichte, Wirtsart oder auch das Vorhandensein bereits parasitierter Wirte eine Rolle spielen, sowie auf der Ebene des gesamten Habitats, in dem die Patchdichte und die Gesamtqualität aller Patches entscheidend sind (Stephens & Krebs 1986). In den vorangegangenen Kapiteln konnte ich bereits zeigen, dass die Erfahrungen, die Parasitoiden in Bezug auf die Begegnungsrate mit Patches machen, es ihnen erlauben, ihr Verhalten situationsgerecht anzupassen: Während *Asobara tabida* und der V-Typ von *Venturia canescens* die Aufenthaltszeit auf einem Patch verkürzen und daher auch den Grad der Patchausbeutung verringern, wenn es insgesamt viele Patches gibt (Abschnitt 3.1 und 4.1 dieser Arbeit; Thiel & Hoffmeister, im Druck), vermeidet der S-Typ von *V. canescens* hauptsächlich Superparasitismus und verteilt seine Nachkommen stärker über die verfügbaren Patches.

Die Faktoren, anhand derer Parasitoiden die Qualität eines neu gefundenen Patches abschätzen können, sind bereits relativ gut untersucht worden. Bei den meisten Arten wird die Aufenthaltszeit hauptsächlich durch zwei Eigenschaften des Patches bestimmt (van Alphen et al. 2003), von denen die eine, das Vorhandensein und die Menge der vom Wirt abgegebenen Kairomone, dem Parasitoiden sofort bei Betreten des Patches Rückschlüsse auf die eventuell im Patch vorhandene Wirtsdichte bzw. die Wirtsart erlaubt (z.B. Dicke et al. 1985, Li et al. 1997, Shaltiel & Ayal 1998, Steidle 2000). *A. tabida* reagiert auf die von den *Drosophila* Larven abgegebenen Kairomone (Speichel und Kot) und bleibt umso länger auf einem Patch, je mehr von diesen Stoffen dort vorhanden ist (Galis & van Alphen 1981). *V. canescens* Weibchen suchen umso länger auf einem Patch, je stärker dieser von den Wirtslarven eingesponnen wurde (Corbet 1971, Driessen & Bernstein 1999, Waage 1978).

Die zweite, zuverlässigere Informationsquelle stellen die Begegnungen mit Wirten dar (z.B. Haccou et al. 1991, Hemerik et al. 1993, van Alphen & Vet 1986, Wajnberg et al. 1999). Bei *A. tabida* übt jede erfolgreiche Parasitierung einen verlängernden Effekt auf

die Aufenthaltszeit der Weibchen aus (*incremental search mechanism*, van Alphen & Galis 1983) und wahrscheinlich haben auch Begegnungen mit Wirten, bei denen es nicht zu einer Eiablage kommt, einen ähnlichen, wenn auch geringeren, Effekt (Rohlf 1999). Diese Steigerung der Suchintensität ist ein adaptiver Mechanismus für Parasitoiden, deren Wirte aggregiert vorkommen (Iwasa et al. 1981): wo sich ein Wirt findet, sind meistens auch weitere vorhanden. Bei *V. canescens* haben Ovipositionen allerdings einen im Vergleich zu *A. tabida* genau gegenteiligen Effekt: je mehr Wirtsbegegnungen die Weibchen in einem Patch erleben (Driessen et al. 1995), bzw. je schneller die Wirtsbegegnungen aufeinander folgen (Waage 1979), desto eher verlassen die Parasitoiden einen Patch wieder (*decremental search mechanism*). Dieser Mechanismus ist zum einen dann adaptiv, wenn die Wirte regelmäßig über das Habitat verteilt sind (Iwasa et al. 1981), weil eine erfolgreiche Parasitierung dann eher einen Verlust an Patchqualität als ein Vorhandensein weiterer Wirte anzeigt. Zum anderen kann ein *decremental search mechanism* auch dann adaptiv sein, wenn Superparasitismus vermieden werden sollte, das Diskriminationsvermögen der Parasitoiden für bereits parasitierte Wirte aber nur unzureichend ist (Godfray 1994). Im Falle von *V. canescens* könnten beide der genannten Gründe für den *decremental search mechanism* verantwortlich sein.

Ob Parasitoiden die Qualität der in ihrem Habitat zuvor besuchten Patches zur Optimierung ihres Verhaltens ähnlich nutzen können, wie ich es bereits für die Begegnungsraten mit Patches zeigen konnte, kann aufgrund der bisherigen Datenlage allerdings nur vermutet werden. So wurde zwar in mehreren Fällen festgestellt, dass die Qualität der zuvor abgesuchten Patches den Grad der Ausbeutung späterer Patches beeinflusste (Hubbard & Cook 1978, Visser et al. 1992, Vos et al. 1998) bzw. dass die Akzeptanz bereits parasitierter Wirte höher ist, wenn insgesamt kaum Wirte zur Verfügung stehen (Hubbard et al. 1999, van Alphen & Visser 1990). Doch tritt in allen der genannten Untersuchungen das Problem auf, dass die Parasitoiden, die zuvor die besseren Patches besucht haben, dort auch mehr Eier ablegten. Aufgrund der TOS sollte allerdings ein verringerter Eivorrat ebenso zu einem geringeren Grad der Patchausbeutung führen, wie das Erfahren eines guten Habitats (Stephens & Krebs 1986). Diese Faktoren sind in den oben genannten Versuchen nicht voneinander zu trennen. Eine Ausnahme bildet hier die Untersuchung von Rosenheim & Rosen (1991), die den Effekt

des Eivorrats zumindest zum Teil von dem der Vorerfahrung trennen konnten, indem sie Weibchen verwendeten, die nach dem Schlupf kühler gehalten wurden und daher weniger Eier entwickelten als andere bzw. Weibchen, die kleiner waren und daher einen geringeren Eivorrat aufwiesen. Hierbei bleibt allerdings offen, welchen Effekte die kühle Hälterung bzw. die Größe der Weibchen hatten. Die Experimente von Rosenheim und Rosen zeigten aber, dass der Parasitoid *Aphytis lingnanensis* umso größere Gelegen an eine einzelne Wirtslarve legt, je größer sein Eivorrat ist. Zusätzlich kamen die Autoren zu dem Schluss, dass die jeweilige Vorerfahrung eines Tieres ebenfalls die Gelegegröße beeinflusste; dieser Befund wurde nicht weiter spezifiziert. Die Situation von Solitärparasitoiden wie *A. tabida* oder *V. canescens*, die nach den versteckt in einem Patch lebenden Wirten suchen müssen, ist allerdings noch etwas komplexer als die des oben genannten Gregärparasitoiden, der bei einer Wirtsbegegnung unterschiedliche Gelegegrößen produziert.

Für die in Abschnitt 5.1 geschilderten Untersuchungen war es mein Ziel, den Einfluss der Vorerfahrung von dem des Eivorrats zu entkoppeln und die jeweiligen Einflussgrößen der Parameter auf das Verhalten der *A. tabida* Weibchen zu bestimmen. Hierbei wurden zur Variation der Patchqualität unterschiedliche Wirtsdichten in den Patches verwendet. In Abschnitt 5.2 habe ich die Reaktion von *A. tabida* auf unterschiedliche Parameter untersucht, die alle die Qualität eines Patches bestimmen: die Zahl der Wirte im Patch, die Wirtsart und den Parasitierungsstatus der vorhandenen Wirte. Kapitel 5.3 beschäftigt sich mit dem Einfluss vorangegangener Patchqualität auf das Verhalten von *V. canescens*, wobei diese Versuche analog zu denen in Abschnitt 5.1 durchgeführt wurden.

5.1 Einfluss der Patchqualität und des Eivorrats auf das Suchverhalten von *Asobara tabida*

5.1.1 Material und Methoden

In diesen Versuchen war es wichtig, den Einfluss der Vorerfahrung vom Effekt des Eivorrats eines Weibchens trennen zu können. Hierfür habe ich einen Versuchsansatz verwendet, bei dem die Weibchen insgesamt vier Patches besuchen mussten, die jeweils unterschiedliche Larvendichten aufwiesen. Insgesamt wurden vier Serien von jeweils vier Patchbesuchen durchgeführt, die sich in der Reihenfolge, in der die Patches unterschiedlicher Qualität den Weibchen dargeboten wurden, unterschieden aber nicht in der Summe der insgesamt angebotenen Larven (Tabelle 5.1.1). In der Serie A enthielten die ersten drei Patches Larvendichten in aufsteigender Reihenfolge, während der letzte Patch wirtsfrei war (Dichten: 1 - 4 - 12 - 0). In der Serie B war die Situation auf den ersten drei Patches genau umgekehrt, der letzte Patch war wiederum leer (12 - 4 - 1 - 0). Unter der Voraussetzung, dass die Weibchen die jeweils jüngsten Erfahrungen stärker erinnern als die weiter zurück liegenden (ein bereits häufig bestätigtes Phänomen über das Funktionieren von Erinnerung (Shettleworth 1998, Mc Namara & Houston 1987, Dukas 1998), sollten die Weibchen der Serie A ihr Habitat nach den ersten drei Patchbesuchen positiver einschätzen als die der Serie B und daher weniger Zeit auf dem vierten, dem leeren Patch, verschwenden (s. Li et al. 1997). Ließe sich also in der Serie A eine gegenüber der Serie B reduzierte Aufenthaltszeit auf dem leeren Patch feststellen, so könnte diese mit großer Wahrscheinlichkeit auf die Vorerfahrung der Weibchen zurückgeführt werden, da sich die Tiere nicht in der Zahl der insgesamt zuvor abgelegten Eier, und damit ihrem verbliebenen Eivorrat, unterscheiden sollten.

In den Serien C (Reihfolge: 1 - 0 - 12 - 4) und D (Reihfolge 12 - 0 - 1 - 4) besuchten die Weibchen den leeren Patch bereits an zweiter Stelle (Tabelle 5.1.1) und sollten sich daher zu diesem Zeitpunkt sowohl in ihrer Vorerfahrung als auch in der Zahl der zuvor abgelegten Eier unterscheiden. Ein Größenvergleich des Unterschieds der Aufenthaltszeiten auf dem leeren Patch zwischen den Serien A und B mit dem zwischen den Serien C und D könnte zeigen, ob es additive Effekte der Vorerfahrung und des internen Eivorrats auf das Suchverhalten der Weibchen gibt.

Zusätzlich zu den auf den leeren Patches messbaren Effekten wäre es auch interessant zu wissen, ob die Weibchen sich auf den leeren Patches anders verhalten als auf Patches, die Wirte enthalten. Das gewählte Versuchsdesign erlaubt es, dieser Frage ebenfalls nachzugehen, indem die Aufenthaltszeiten und die Zahl der Eiablagen auf den vierten Patches der Serien C und D, die jeweils vier Larven enthielten, miteinander und auch mit den Daten der jeweils vierten Patches der Serien A und B verglichen werden, die leer waren. In allen Serien haben die Parasitoidenweibchen zuvor insgesamt die gleiche Anzahl an Larven parasitieren können (Tabelle 5.1.1). Daher sollte dieser Vergleich zeigen, ob sich Vorerfahrungen in Abhängigkeit davon, ob ein Patch Wirte enthält oder leer ist, unterschiedlich auswirken. Um Unterschiede im gemeinsamen Effekt von Erfahrung und Eivorrat in Abhängigkeit von der Wirtsdichte des Testpatches analysieren zu können, erfolgte außerdem der Vergleich der Aufenthaltszeiten und der Zahl der Eiablagen auf den zweiten Patches der Serien A und B, die jeweils vier Larven enthielten, miteinander und mit den Daten der jeweils zweiten Patches der Serien C und D, die leer waren (Tabelle 5.1.1).

Tabelle 5.1.1: Übersicht über die in den experimentellen Serien untersuchten Wirtsdichten.

Serie	Wirtsdichte			
	Patch 1	Patch 2	Patch 3	Patch 4
1	1	4	12	0
2	12	4	1	0
3	1	0	12	4
4	12	0	1	4

Die in Fettschrift hervorgehobenen Patches (2 & 4) wurden jeweils miteinander verglichen, wobei sich die Weibchen während eines Besuches auf Patch 2 sowohl in ihrer Vorerfahrung als auch in ihrem Eivorrat unterschieden, während auf Patch 4 nur noch Unterschiede in der jeweiligen Vorerfahrung vorhanden sein sollten.

Die untersuchten Weibchen waren wenige Stunden nach dem Schlupf isoliert und mit zwei Männchen zusammen in einem Schnappdeckelgläschen gehalten worden (s. Kapitel 2.2.1). Einen Tag vor einem Experiment durfte ein Weibchen einen Patch mit sechs Larven für eine halbe Stunde absuchen, um Erfahrung im Umgang mit Wirten zu

sammeln. Danach wurde das Weibchen in ein neues Gläschen (ohne Männchen) verbracht. Fünf Minuten vor Versuchsbeginn wurde das Weibchen in eine Gelatinekapsel überführt, aus der heraus es eine Arena betrat (s. Kapitel 2.2.1). Zwischen den einzelnen Patchbesuchen verblieb ein Weibchen für jeweils zehn Minuten in einer solchen Kapsel. Die Versuche wurden unter Tageslichtbedingungen und zusätzlicher Beleuchtung mit Warmlicht-Neonröhren bei etwa 20 ± 2 °C durchgeführt.

Die experimentelle Arena (Abb. 5.1.1) bestand aus einer Petrischale mit 9 cm Durchmesser, die dünn mit einer Schicht Agar ausgegossen war. In der Mitte der Schale wurde der Patch, eine viskose Hefeemulsion von 2 cm Durchmesser, aufgebracht (s. Abschnitt 3.1.1 für eine detaillierte Beschreibung). Drei Stunden vor einem Versuch wurde die für einen Patch benötigte Anzahl an Larven eingesetzt (Tabelle 5.1.1). Zusätzlich habe ich direkt vor Versuchsbeginn noch sechs kleine Hefetropfen am Rand der Petrischale aufgebracht. Ein Patchbesuch wurde als beendet betrachtet, wenn das Weibchen den Patch verließ und auf einem der kleinen Hefetropfen zu suchen begann. Während aller Patchbesuche wurden die Weibchen kontinuierlich beobachtet und die Aufenthaltszeiten sowie die erfolgten Eiablagen wurden mit Hilfe der Software *The Observer*[®] 3.0. (Noldus, Wageningen) aufgezeichnet.

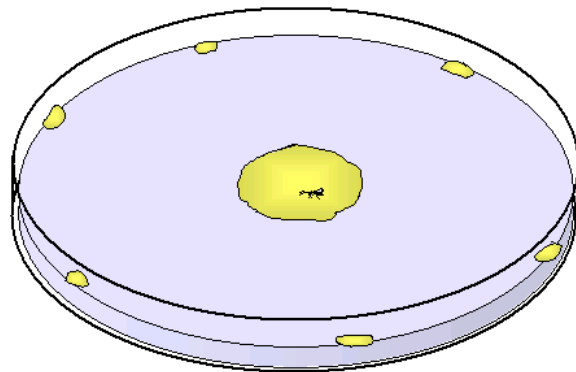


Abb. 5.1.1: Die Versuchsarena (9 cm im Durchmesser) mit dem Hefepatch in der Mitte und den sechs kleinen Hefetropfen am Rand. Das Parasitoidenweibchen auf dem Patch ist maßstabsgerecht wiedergegeben.

5.1.2 Ergebnisse

Bevor die Ergebnisse dargestellt und interpretiert werden können, ist es notwendig, einige der dem Versuchsaufbau zugrunde liegenden Annahmen zu überprüfen. Zum einen war ich davon ausgegangen, dass die Weibchen von *A. tabida* in der Lage sind, Patches mit nur einem Wirt als relativ schlecht und Patches mit zwölf Wirten als deutlich besser einzuschätzen. Vergleicht man nun die Aufenthaltszeiten der Weibchen

auf Patches, die jeweils einen Wirt enthielten, mit denen auf Patches mit jeweils zwölf Wirten, so zeigt sich auch ein deutlicher Unterschied ($\chi^2_{1,46 \times 2} = 34,26$; $p < 0,0001$, Abb. 5.1.2). Das gleiche gilt für die Anzahl der in den Patches erfolgten Eiablagen ($\chi^2_{1,46 \times 2} = 43,62$; $p < 0,0001$, Abb. 5.1.2). Zum anderen sollten sich die Weibchen der Serien A und B bzw. der Serien C und D nicht in der Anzahl der Larven unterscheiden, die sie während der ersten drei Patchbesuche parasitiert haben, damit ihr Verhalten auf dem vierten Patch allein auf die unterschiedliche Vorerfahrung zurückgeführt werden kann. Tatsächlich gab es bezüglich der insgesamt parasitierten Larven jeweils keine Unterschiede zwischen den Serien A und B ($\chi^2_{1,24} = 0,80$; $p = 0,37$) sowie zwischen den Serien C und D ($\chi^2_{1,23} = 0,16$; $p = 0,69$).

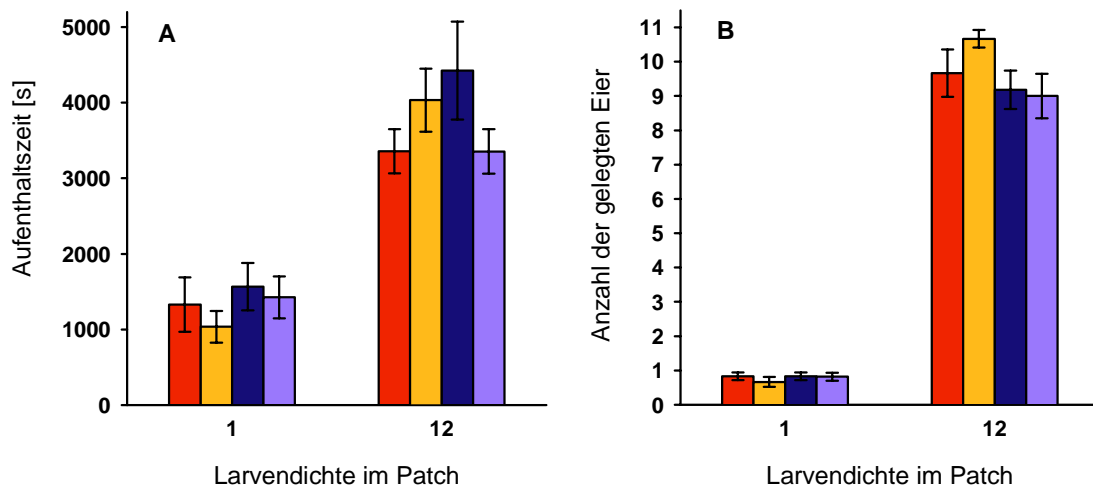


Abb. 5.1.2: Vergleich zwischen Aufenthaltszeit (A) und Anzahl der Eiablagen (B) in Patches mit entweder einer (jeweils linke Balkengruppe) oder zwölf Larven (jeweils rechte Balkengruppe). Die Ergebnisse der Serien sind jeweils von links nach rechts angegeben, Serie A in rot, Serie B in orange, Serie C in dunkelblau, Serie D in hellblau.

Mit diesen Ergebnissen sind die Grundvoraussetzungen der durchgeführten Experimente als erfüllt anzusehen. Daher sollten Unterschiede im Verhalten, die die Weibchen auf dem jeweils vierten Patch einer Versuchsserie zeigen, allein auf Unterschiede in ihrer jeweiligen Vorerfahrung zurückzuführen sein. Es zeigte sich allerdings, dass sich die Weibchen weder in der Aufenthaltszeit unterschieden, wenn der letzte Patch leer war ($\chi^2_{1,24} = 0,09$; $p = 0,77$), noch dann, wenn er vier Larven enthielt ($\chi^2_{1,22} = 0,00$; $p = 0,95$; Abb. 5.1.3A). Als einziger Effekt der unterschiedlichen Vorerfahrung ergab sich lediglich, dass Weibchen der Serie D, die direkt vor dem vierten Patchbesuch einen

sehr schlechten Patch besucht hatten, tendenziell mehr Larven auf diesem letzten Patch parasitierten ($\chi^2_{1,24} = 2,73$; $p = 0,098$; Abb. 5.1.3B).

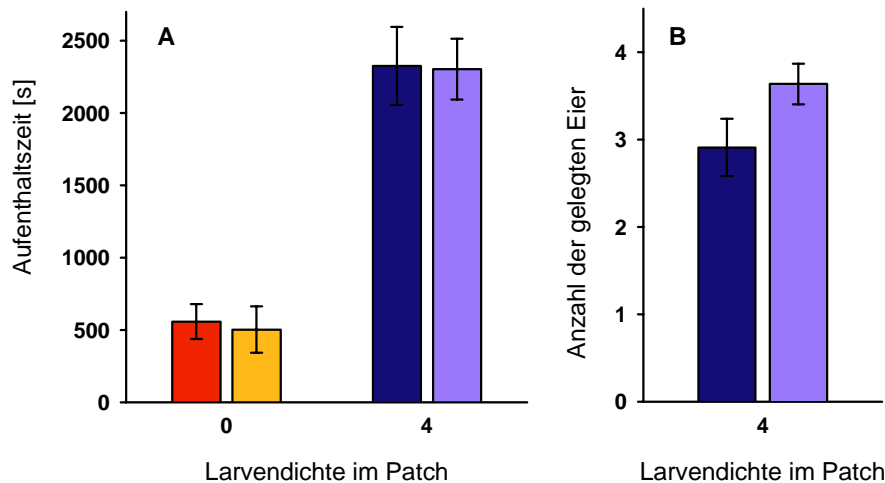


Abb. 5.1.3: Vergleich zwischen Aufenthaltszeit (A) und Anzahl der Eiablagen (B) auf den jeweils vierten Patches einer Versuchsserie. Die Ergebnisse der Serie A in rot, Serie B in orange, Serie C in dunkelblau, Serie D in hellblau.

Auf dem jeweils zweiten Patch einer Versuchsserie unterschieden sich die Weibchen nicht mehr allein durch ihre Vorerfahrung voneinander, sondern zusätzlich noch in der Zahl der Larven, die sie zuvor parasitiert hatten und damit in ihrem noch verbliebenen Eivorrat. Trotzdem fanden sich auch im Verhalten der Weibchen auf dem jeweils zweiten Patch einer Serie keinerlei Unterschiede, weder in der Aufenthaltszeit auf dem

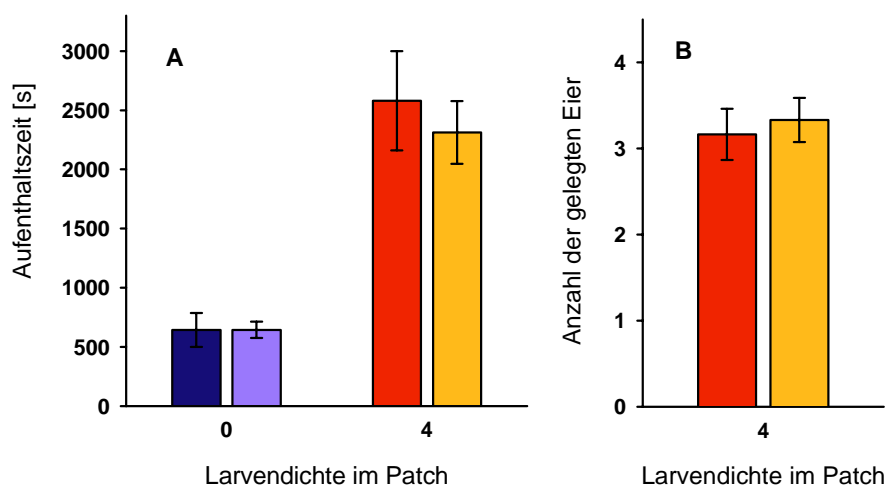


Abb. 5.1.4: Vergleich zwischen Aufenthaltszeit (A) und Anzahl der Eiablagen (B) auf den jeweils zweiten Patches einer Versuchsserie. Die Ergebnisse der Serie A in rot, Serie B in orange, Serie C in dunkelblau, Serie D in hellblau.

leeren Patch (Serien C und D: $\chi^2_{1,24} = 0,00$; $p = 0,99$), noch dann, wenn der Patch vier Larven enthielt (Serien A und B: $\chi^2_{1,24} = 0,36$; $p = 0,55$; Abb. 5.1.4A). Die Zahl der erfolgreichen Eiablagen war hier ebenfalls nicht unterschiedlich. ($\chi^2_{1,24} = 0,15$; $p = 0,70$; Abb. 5.1.4B).

4.1.3 Diskussion

In den in diesem Kapitel dargestellten Versuchen wollte ich testen, inwiefern Weibchen von *A. tabida* ihr Suchverhalten darauf einstellen können, ob ihr Habitat eher sehr ergiebige oder aber nicht so reichhaltige Patches enthält. Interessanterweise zeigten sich aber keinerlei von der Vorerfahrung der Weibchen abhängigen Unterschiede in ihren Aufenthaltszeiten auf einem Patch, noch schien der den Weibchen zur Verfügung stehende Eivorrat ihre Entscheidungen zu beeinflussen. In Bezug auf die Anzahl der in einem Patch parasitierten Larven ergab sich zwar zwischen den Serien C und D ein tendenzieller Unterschied auf dem vierten Patch (Abb. 5.1.3B), dieser war aber auf dem zweiten Patch zwischen den Serien A und B nicht zu erkennen (Abb. 5.1.4B). Wäre dieser tendenzielle Unterschied auf dem vierten Patch auf die jeweils vorangegangenen Erfahrungen der Weibchen zurückzuführen, hätte er sich allerdings auch auf dem zweiten Patch zeigen sollen, zumal er dort, aufgrund des kombinierten Effekts der Vorerfahrung und des Eivorrats, in stärkerer Ausprägung zu erwarten wäre.

Insgesamt lässt sich aufgrund der Ergebnisse also nicht feststellen, dass die Qualität der im Habitat vorhandenen Patches, ob nun aufgrund der gesammelten Erfahrungen oder durch Veränderungen des Eivorrats, das Suchverhalten der Weibchen von *A. tabida* beeinflusst, wie es sich aus dem Grenzertragstheorem (Charnov 1976) ableiten lässt und wie es für andere Parasitoidenarten bereits gezeigt werden konnte (z.B. Hubbard & Cook 1978, Rosenheim & Rosen 1991, Visser et al. 1992, Vos et al. 1998).

Die Zahl der in dieser Untersuchung analysierten Replikate ist mit jeweils zwölf relativ niedrig und dies gibt dem negativen Ergebnis eine nicht allzu starke Aussagekraft (die Gefahr eines β -error ist relativ groß (Zar 1984)). Dafür, dass es tatsächlich keinen Effekt gibt, sprechen aber die Standardfehler der Ergebnisse, die nicht auffallend ausgeprägt sind (siehe Fehlerbalken in den Abb. 5.1.3 und 5.1.4). Zudem waren in sämtlichen der anderen von mir mit *A. tabida* durchgeführten Experimente 10 - 15 Replikate stets ausreichend, um Effekte von Vorerfahrung oder anderem zeigen zu können. Um

weiterhin ausschließen zu können, dass der negative Befund auf Fehlern im experimentellen Design beruht, habe ich die Fragestellung dieses Kapitelabschnitts mit verändertem und erweitertem Versuchsaufbau noch einmal untersucht (Abschnitt 5.2).

5.2 Wirtsdichte, Wirtsart und Parasitierungsstatus des Wirtes als Faktoren der Patchqualität für *Asobara tabida*

5.2.1 Material und Methoden

In diesem Kapitel geht es in erster Linie um die Frage, welche Parameter der Patchqualität von den Parasitoiden wahrgenommen und erinnert werden können. Dabei habe ich allerdings, aufgrund der negativen Ergebnisse des vorangegangenen Kapitelabschnitts, den potentiellen Einfluss des Eivorrats weitgehend ignoriert, d.h. die Weibchen unterschieden sich während der in diesem Abschnitt miteinander verglichenen Patchbesuche sowohl in ihrer Vorerfahrung als auch in ihrem Eivorrat voneinander. Die unterschiedlichen Qualitäten der von den Weibchen abgesuchten Patches ergaben sich daraus, dass entweder verschiedene Dichten von Larven enthalten waren, die vorhandenen Larven entweder parasitiert oder unparasitiert sein konnten oder dass die Larven verschiedenen *Drosophila*-Arten angehörten, die sich unterschiedlich gut für die Entwicklung der Parasitoiden eigneten. Alle Experimente bestanden aus einer Serie von jeweils drei Patchbesuchen. Dabei war der erste Patch für alle der jeweils miteinander verglichenen Weibchen gleich und sollte ihnen Erfahrung im Umgang mit Wirten geben. Der zweite Patch war je nach Serie von unterschiedlicher Qualität, während der dritte Patch wiederum für alle der jeweils miteinander verglichenen Weibchen gleich war (Tabellen 5.2.1 und 5.2.2). Eine Besonderheit des Versuchsaufbaus war, dass während der ersten zwei Patchbesuche nicht das Weibchen selbst die Versuchsdauer bestimmte, sondern dass diese Zeit auf 30 Minuten, gemessen ab dem ersten Betreten des Hefepatches, festgelegt war. Dieses geschah nicht nur, weil sich die Versuche so effizienter durchführen ließen, sondern auch, weil auf diese Weise die Erfahrungen der Weibchen auf dem zweiten Patch exakter manipuliert werden konnten: Weibchen, die auf einem schlechten Patch suchten, konnten diesen nicht so schnell verlassen und dadurch wurde ihre Erfahrung mit diesem Patchtyp intensiviert. Weibchen hingegen, die einen relativ guten Patch besuchten, mussten diesen bereits zu einer Zeit verlassen, zu der ihre Begegnungsrate mit Wirten noch relativ hoch war. Ein Weibchen, das selbst bestimmt, wann es einen Patch verlässt, wird diesen weitgehend ausbeutet (vergleiche Kapitel 3.1, 3.2 und 5.1) und daher gegen Ende des Patchbesuches, unabhängig von der ursprünglichen Qualität des Patches, nur noch sehr niedrige

Begegnungsraten mit unparasitierten, aber sehr hohe Begegnungsraten mit bereits parasitierten Wirten erleben. Dies entspräche eher den natürlichen Bedingungen. Doch da sich die Patches so beim ersten Betreten noch stark, beim Verlassen hingegen kaum noch in ihrer Qualität unterschieden, könnte dies dazu führen, dass Fähigkeiten, die die Parasitoiden eigentlich aufweisen, im Versuch nicht erkannt werden können.

Die Versuchsarenen der ersten zwei Patches, auf denen die Versuchszeit auf 30 min begrenzt wurde, waren kleiner als die in den bisherigen Experimenten verwendeten (nur 4,5 cm im Durchmesser, Abb. 5.2.1), wodurch die Weibchen während der Zeit in dieser Arena auch die sehr schlechten Patches immer wieder erneut absuchten. Der eigentliche Testpatch, den die Weibchen als dritten absuchten, war in einer 9 cm Arena untergebracht. Diese Arena wies am Rand zusätzlich sechs kleinere Hefetropfen auf. Der Patchbesuch wurde als beendet betrachtet, wenn das Weibchen den mittig

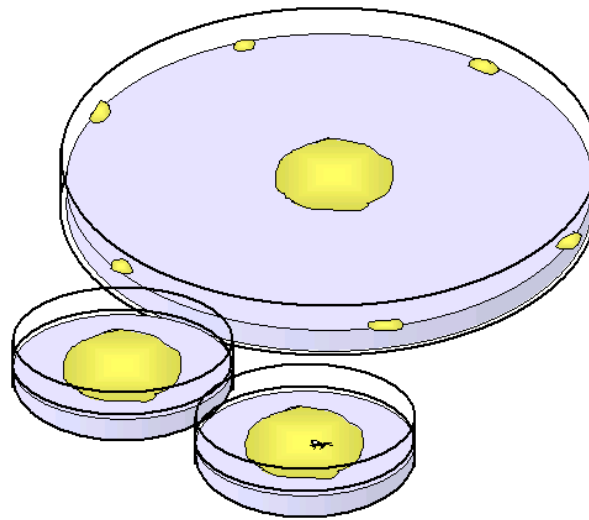


Abb. 5.2.1: Die Versuchsarena des Testpatches (im Hintergrund) hatte einen Durchmesser von ca. 9 cm und sie sechs kleine Hefetropfen am Rand auf, deren Betreten das Ende eines Versuches angab. Die kleinen Arenen im Vordergrund wurden für die ersten zwei Patchbesuche der Weibchen verwendet. Die Besuchszeit war hier jeweils auf 30 min festgelegt.

gelegenen Patch verließ und auf einem der Hefetropfen zu suchen begann. Alle Arenen wiesen eine dünne Schicht Agar als Bodengrund auf und sämtliche Patches enthielten jeweils 0,125 mg Bäckerhefe (zum Aufbringen der Patches auf den Agar siehe Abschnitt 3.1.1). Die Wirtslarven wurden drei Stunden vor Versuchsbeginn in einen Hefepatch eingesetzt. Vor einem Patchbesuch war ein Parasitoidenweibchen für 10 min in einer Gelatine kapsel untergebracht, aus der heraus es in der Arena freigelassen wurde (s. Abschnitt 2.3.1). Während aller Patchbesuche wurden die Weibchen kontinuierlich beobachtet und ihr Verhalten mittels der Software *The Observer*[®] 3.0. (Noldus, Wageningen) aufgezeichnet.

Untersuchung zur Wirtsdichte (Versuchsserien A – D)

In diesen Experimenten erlebten die Weibchen während des zweiten Patchbesuches eine von vier möglichen Situationen (Tabelle 5.2.1): Der Patch konnte entweder zwölf geeignete Wirtslarven (Serie A) enthalten oder auch nur eine einzige (Serie B). Der zweite Patch der Serie C enthielt wieder zwölf Larven, die aber von einem anderen *A. tabida* Weibchen bereits mit einem Ei belegt worden waren, bevor ich sie in den Patch hinein setzte. In der Serie D war zwar, wie in der Serie B, eine Larve drei Stunden vor Versuchsbeginn in den Patch gesetzt worden, unmittelbar vor Versuchsbeginn habe ich sie allerdings wieder entfernt, so dass das Parasitoidenweibchen einen wirtsfreien Patch absuchen musste. Insgesamt ist also die Möglichkeit Nachwuchs zu produzieren in der Serie A für die Weibchen am größten und nimmt dann in den anderen Serien stark ab. Der erste und der dritte Patch enthielten jeweils 10 Larven, wobei es sich in allen Patches um Larven des zweiten Larvenstadiums von *D. subobscura* handelte.

Tabelle 5.2.1: Übersicht über die in den experimentellen Serien untersuchten Wirtsdichten.

Serie	Wirtsdichte		
	Patch 1	Patch 2	Patch 3
A	10	12	10
B	10	1	10
C	10	12, parasitiert	10
D	10	0	10

Ein Teil der Daten wurde von Daniela Broekman im Rahmen eines Forschungspraktikums erhoben (19 von 46 Replikaten).

Untersuchung zur Wirtsart (Versuchsserien E – G)

Neben der Wirtsdichte in einem Patch spielt auch die Wirtsart eine große Rolle für den Fortpflanzungserfolg der *A. tabida* Weibchen (s. Abschnitt 2.1.1), wobei *Drosophila subobscura* eine besonders gut geeignete Art darstellt, die Mortalität der Parasitoidenlarven in *D. melanogaster* regionalspezifisch variiert und *D. immigrans* über eine so starke Immunabwehr verfügt, dass sie faktisch als Wirt nicht in Frage kommt (van Alphen & Janssen 1982). In diesem Versuchsansatz enthielt also der zweite Patch

entweder 10 Larven von *D. melanogaster* (Serie E), *D. subobscura* (Serie F) oder *D. immigrans* (Serie G; Tabelle 5.2.2). Der erste und der dritte Patch enthielten jeweils 10 Larven von *D. melanogaster*. In diesem Versuchsansatz habe ich als Basisart für den ersten und den dritten Patch *D. melanogaster* gewählt, weil diese von der Qualität her (gemessen als die Entwicklungswahrscheinlichkeit einer *A. tabida*-Larve) zwischen *D. subobscura* und *D. immigrans* liegt (van Alphen & Janssen 1982) und die Parasitoiden daher entweder den zweiten Patch als genauso gut wie den ersten (Serie E), als besser (Serie F) oder aber als schlechter (Serie G) erfahren könnten.

Tabelle 5.2.2: Übersicht über die in den experimentellen Serien untersuchten Wirtsarten.

Serie	Wirtsart		
	Patch 1	Patch 2	Patch 3
E	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. melanogaster</i>
F	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. subobscura</i>	<i>D. melanogaster</i>
G	<i>D. melanogaster</i>	<i>D. immigrans</i>	<i>D. melanogaster</i>

Ein Teil der Daten wurde von Andrea Schomann und Diane Winkler im Rahmen eines Forschungspraktikums erhoben (24 von 39 Replikaten).

4.2.2 Ergebnisse

Untersuchung zur Wirtsdichte (Versuchsserien A – D)

Um zu testen, ob es nicht aufgrund von Zufallseffekten von vornherein Unterschiede zwischen den in den einzelnen Serien untersuchten Parasitoidenweibchen gab, habe ich als erstes das Verhalten der Tiere auf dem ersten Patch analysiert, auf dem sie sich noch gleich verhalten sollten. Es zeigte sich, dass dies auch der Fall war: die Weibchen unterschieden sich weder in der Zeit, die sie mit der Wirtssuche auf dem Patch verbracht haben ($\chi^2_{3,46} = 3,09$; $p = 0,38$), noch in der Anzahl der getätigten Eiablagen ($\chi^2_{3,46} = 1,84$; $p = 0,61$).

In den Daten des zweiten Patchbesuches fand sich, dass die Patches der Serien B - D im Vergleich zu dem der Serie A deutlich schlechter eingeschätzt wurden: Die Zeit, die die für eine halbe Stunde in der Arena eingesperrten Weibchen tatsächlich auf dem Patch

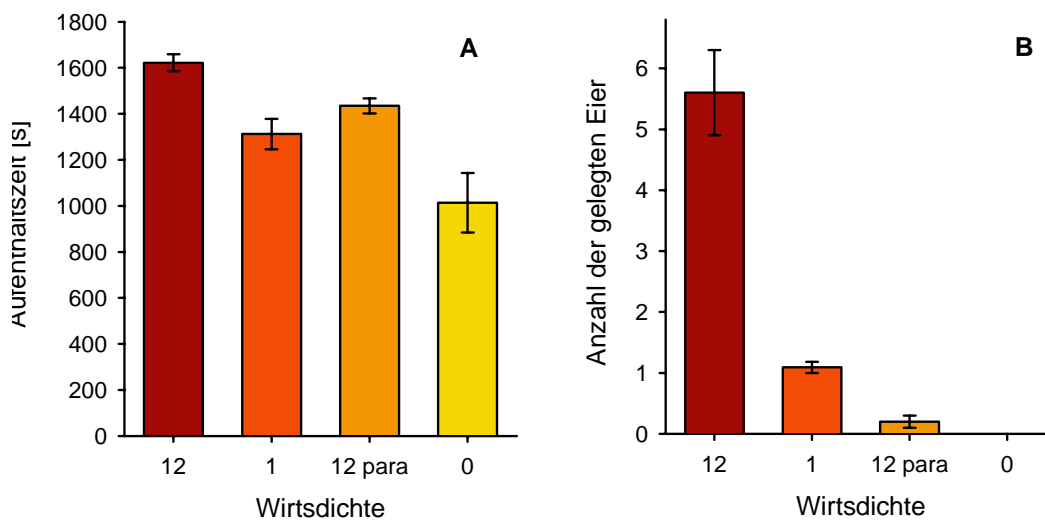


Abb. 5.2.2: Vergleich zwischen den Aufenthaltszeiten auf dem jeweils zweiten Patch einer Serie (A) und der Anzahl der jeweils erfolgten Eiablagen (B) in Patches von unterschiedlicher Qualität. Die Gesamtzeit in der Arena war auf 1800 s festgelegt. 12 para = zwölf bereits parasitierte Larven.

verbrachten, war signifikant unterschiedlich zwischen den vier Serien ($\chi^2_{3,46} = 18,53$; $p < 0,001$; Abb. 5.2.2A). Im einzelnen blieben die Weibchen der Serie A, die zwölf Wirte im Patch vorfanden, signifikant länger als die der Serie B (ein Wirt: $\chi^2_{1,24} = 4,53$; $p = 0,033$) und die der Serie D (kein Wirt: $\chi^2_{1,24} = 21,25$; $p < 0,0001$). Waren im Vergleich zu den zwölf unparasitierten Wirten zwölf bereits parasitierte Wirte im Patch (Serie C), war kein Unterschied in der Aufenthaltszeit messbar ($\chi^2_{1,24} = 1,52$; $p = 0,22$). Aufgrund der unterschiedlichen Anzahl der in einem Patch überhaupt vorhandenen Wirte kam es natürlich auch zu unterschiedlichen Anzahlen von Parasitierungen in den Patches ($\chi^2_{3,46} = 156,14$; $p < 0,0001$), wobei es in allen Patches der Serien B - D zu deutlich weniger Eiablagen kam als im Patch der Serie A (Serie B: $\chi^2_{1,24} = 73,58$; $p < 0,0001$; Serie C: $\chi^2_{1,24} = 106,12$; $p < 0,0001$; Serie D: $\chi^2_{1,24} = 113,34$; $p < 0,0001$; Abb. 5.2.2B).

Auf dem dritten Patch waren in jeder Versuchsserie gleich viele Wirte im Patch vorhanden. Es zeigte sich auf diesem Patch insgesamt kein Unterschied in den Aufenthaltszeiten ($\chi^2_{3,46} = 5,96$; $p = 0,11$, Abb. 5.2.3A). Allerdings bleiben die Weibchen der Serie D, die zuvor einen wirtsfreien Patch absuchen mussten, im Vergleich zu denen der Serie A signifikant länger auf einem Patch ($\chi^2_{1,24} = 5,13$; $p = 0,024$). Hatte der zweite Patch hingegen eine Larve (Serie B: $\chi^2_{1,24} = 0,97$; $p = 0,33$) oder auch bereits parasitierte

Larven enthalten (Serie C: $\chi^2_{1,24} = 0,01$; $p = 0,93$), waren keine Unterschiede zur Serie A, in der im zweiten Patch zwölf unparasitierte Larven vorhanden gewesen waren, festzustellen. Die Unterschiede zwischen den Serien in Bezug auf die im dritten Patch erfolgten Eiablagen waren ebenfalls nicht signifikant ($\chi^2_{3,46} = 5,09$; $p = 0,17$; Abb. 5.2.4B).

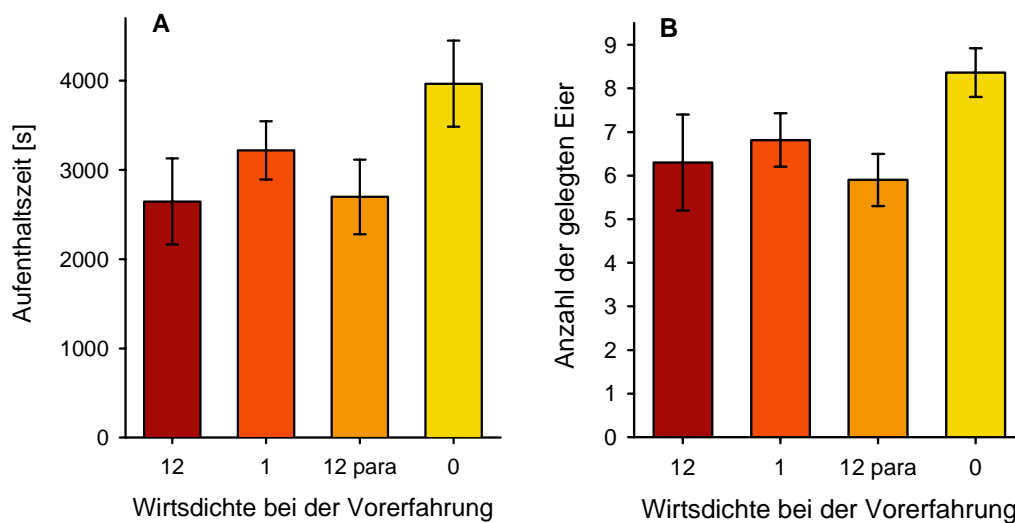


Abb. 5.2.3: Vergleich zwischen den Aufenthaltszeiten auf dem jeweils dritten Patch einer Serie (A) und der Anzahl der jeweils abgelegten Eier (B), nachdem zuvor Patches mit verschiedenen Wirtsdichten abgesucht worden waren.

Untersuchung zur Wirtsart (Versuchsserien E – F)

Die Analyse des ersten Patchbesuches der Weibchen ergab leider, dass es von vornherein einen leichten Unterschied zwischen den Weibchen der einzelnen Linien gegeben hatte (Tabelle 5.2.3). Zwar unterschieden sie sich weder signifikant in der Zeit, die sie während der halben Stunde, die sie in der Arena eingesperrt waren, auf dem Patch verbrachten ($\chi^2_{2,40} = 4,07$; $p = 0,13$), noch in der Anzahl der Ovipositionen ($\chi^2_{2,40} = 2,10$; $p = 0,35$), trotzdem scheinen die Weibchen der Serie E von Beginn an am wenigsten und die der Serie G am meisten zum Suchen motiviert gewesen zu sein.

Auf den zweiten Patches, auf denen den Weibchen der einzelnen Serien jeweils unterschiedliche Wirtsarten angeboten wurden, gab es keinerlei Unterschiede in der Zeit, die die Weibchen auf dem Patch verbrachten ($\chi^2_{2,40} = 1,19$; $p = 0,55$; Abb. 5.2.4A). Die Zahl der jeweils erfolgten Eiablagen war allerdings signifikant unterschiedlich ($\chi^2_{2,40} = 13,36$, $p = 0,001$; Abb. 5.2.4B), wobei im Vergleich zu *D. melanogaster* deut-

Tabelle 5.2.3: Übersicht über die Aufenthaltszeiten der Weibchen auf dem ersten Versuchspatch und ihre Eiablagen

Variable	Serie		
	E	F	G
Aufenthaltszeit ± SE	1551,4 ± 66,3	1632,6 ± 51,6	1685,2 ± 40,1
Ovipositionen ± SE	5,6 ± 0,6	6,3 ± 0,6	6,9 ± 0,6

lich weniger Larven von *D. immigrans* parasitiert wurden ($\chi^2_{1,27} = 4,49$; $p = 0,034$). Die gegenüber *D. melanogaster* noch erhöhte Anzahl von Parasitierungen bei *D. subobscura* war hingegen nicht signifikant ($\chi^2_{1,27} = 2,49$; $p = 0,12$).

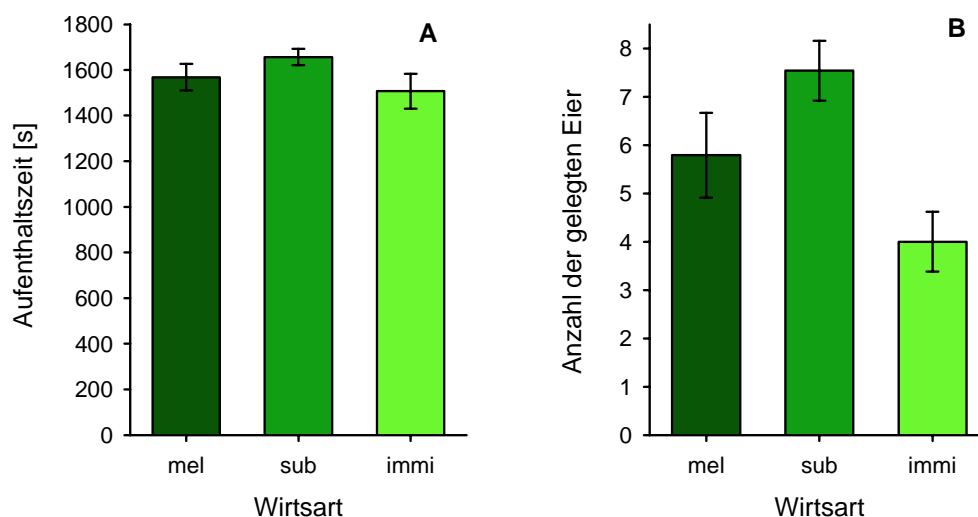


Abb. 5.2.4: Vergleich zwischen den Aufenthaltszeiten (A) und den Anzahlen der Eiablagen (B) in Patches, die die jeweils angegebene Wirtsart enthielten. Die Gesamtzeit in der Arena war auf 1800 s festgelegt. mel = *D. melanogaster*, sub = *D. subobscura*, immi = *D. immigrans*

In ihren Aufenthaltszeiten auf dem jeweils dritten Patch unterschieden sich die Weibchen der Serien E - F deutlich voneinander ($\chi^2_{2,40} = 7,00$; $p = 0,030$; Abb. 5.2.5A). Die Weibchen der Serie G, die zuvor einen Patch mit *D. immigrans* Larven erhalten hatten, suchten im Vergleich zu denen der Serie E, die *D. melanogaster* parasitieren konnten, für signifikant längere Zeit auf dem Patch ($\chi^2_{1,27} = 4,48$; $p = 0,034$). Hingegen unterschieden sich die Weibchen der Serie F, die während des vorangegangenen Patchbesuches *D. subobscura* parasitieren durften, nicht von den Weibchen, die allein mit *D. melanogaster* Erfahrung hatten ($\chi^2_{1,27} = 0,02$; $p = 0,87$). In Bezug auf die

während des dritten Patchbesuches erfolgten Eiablagen gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Weibchen der einzelnen Serien ($\chi^2_{2,40} = 1,13$; $p = 0,57$; Abb. 5.2.5B).

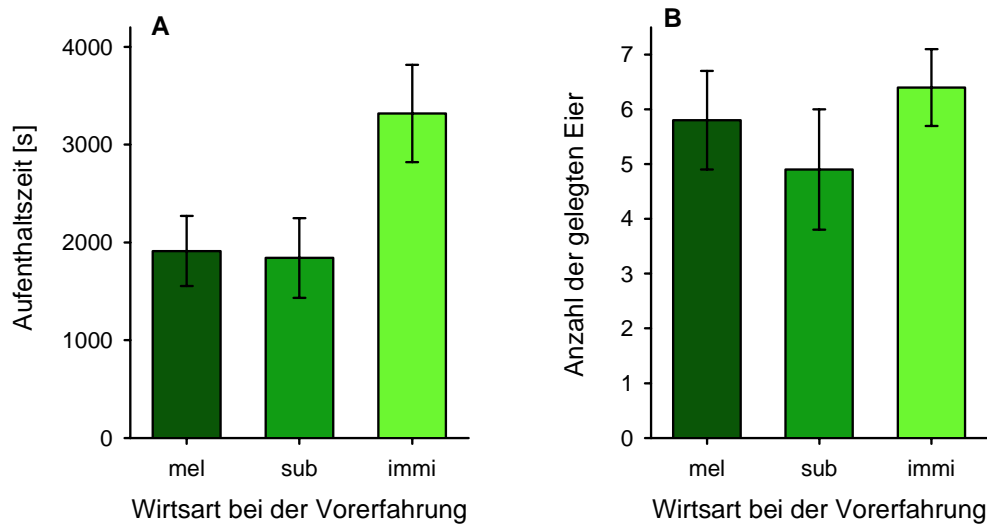


Abb. 5.2.5: Vergleich zwischen den Aufenthaltszeiten (A) und den Anzahlen der Eiablagen (B) in Patches mit 10 *D. melanogaster*-Larven. Die suchenden Weibchen unterschieden sich hinsichtlich der Wirtsart, die sie während des vorangegangenen Patchbesuches hatten parasitieren können (mel = *D. melanogaster*, sub = *D. subobscura*, immi = *D. immigrans*).

5.2.3 Diskussion

Es gibt verschiedene Parameter, die für einen Parasitoiden die Qualität eines Patches bestimmen. Einer davon ist natürlich die Anzahl der Wirte, die sich in einem Patch befinden. Doch während in den Versuchen die Wirtsdichte des aktuell abgesuchten Patches das Verhalten eines Weibchens sehr stark beeinflusste (Abb. 5.1.2 und 5.2.2), traf dies für die Qualität des zuvor besuchten Patches nicht zu. Die erfahrenen Qualitätsunterschiede beeinflussten also offensichtlich nicht die Gesamteinschätzung des Habitats seitens der Parasitoiden. Allein dann, wenn ein Weibchen auf einen wirtsfreien Patch gestoßen war, suchte es den folgende Patch tendenziell etwas länger ab (Abb. 5.2.3). Für diesen beobachteten leichten Effekt des leeren Patches scheint die Tatsache verantwortlich zu sein, dass es in dem leeren Patch zu keinerlei Wirtskontakten kam und nicht, dass ein Weibchen keine Eier ablegt hatte. Für diese Schlussfolgerung spricht, dass auf dem zweiten Patch der Serie C, der ausschließlich bereits parasitierte Larven enthielt, nur zwei von elf Weibchen überhaupt ein Ei ablegten (Abb. 5.2.2).

Trotzdem unterschied sich die Aufenthaltszeit eines Weibchens auf dem dritten Patch dieser Serie nicht von der eines Weibchens der Serie A, das zuvor einen Patch mit zwölf unparasitierten Larven absuchen konnte (Abb. 5.2.3). Nach Befunden von Henneman et al. (1995), lehnt der *Drosophila*-Parasitoid *Leptopilina heterotoma* zwar eine bereits parasitierte Larve mit größerer Wahrscheinlichkeit ab, wenn zuvor bereits eine Larve parasitiert werden konnte. Dies geschah aber weitgehend unabhängig davon, ob die Larve der ersten Eiablage ebenfalls bereits parasitiert war oder nicht. Offensichtlich verbesserte allein das Vorhandensein eines Wirtes auch bei dieser mit *A. tabida* häufig sympatrisch (Carton et al. 1986) vorkommenden Parasitoidenart bereits die Einschätzung der Qualität des Habitats. Insgesamt lässt sich also festhalten, dass die Anzahl der in einem Patch verfügbaren Wirte, wenn sie größer als Null war, so gut wie keinen Einfluss auf das zukünftige Verhalten eines Weibchens von *Asobara tabida* hatte.

Etwas anders ist die Situation allerdings, wenn nicht die Anzahl der Wirte die Qualität eines Patches bestimmt, sondern die Wirtsart. Hier blieben die Weibchen deutlich länger auf einem Patch, wenn sie zuvor einen Patch mit *D. immigrans* absuchen mussten (Abb. 5.2.5), einem Wirt, in dem ihre Larven so gut wie keinen Entwicklungserfolg haben (van Alphen & Janssen 1982). Die in Wahlversuchen stets bevorzugte Art *D. subobscura* (van Alphen & Janssen 1982) erreicht zwar auch in meinen Versuchen die höchste Parasitierungsrate (Abb. 5.2.4), doch ist der Unterschied zu der verwendeten schwedischen Linie von *D. melanogaster*, die ebenfalls gut für die Entwicklung der Parasitoiden geeignet ist, nicht signifikant. Auf das Verhalten der Weibchen auf dem dritten Patch wirkte es sich zumindest nicht aus, welche der geeigneten Wirtsarten sie zuvor in den Patches gefunden hatten.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass *A. tabida*, neben der Begegnungsrate mit Patches (Kapitel 3), sehr wohl auch die Qualität der besuchten Patches dazu nutzen kann, die Gesamtqualität eines Habitats einzuschätzen. Allerdings zeigte sich diese Fähigkeit der Weibchen nur bei bestimmten Parametern (z.B. bei wirtsfreien Patches oder besonders ungünstigen Wirtsarten).

Betrachtet man die Verteilung von unterschiedlichen Patchqualitäten im natürlichen Habitat der Weibchen, so fällt auf, dass die Qualität auch zwischen eng benachbarten Patches sehr stark variieren kann. Dies ist darauf zurück zu führen, dass *Drosophila*-

Arten ihre Eier über die zur Verfügung stehenden Patches aggregieren (Hoffmeister & Rohlf 2001). Eine solche geklumpfte Verteilung der Wirte hat jedoch die Eigenschaft, dass ihre Varianz deutlich größer ist als ihr Mittelwert (Hilborn & Mangel 1997). Daher ist der Stichprobenumfang, der aus einer geklumpten Verteilung gezogen werden muss, damit man von ihm auf den wahren Mittelwert der Verteilung schließen kann, sehr groß (Hilborn & Mangel 1997). Für die Parasitoiden würde dies bedeuten, dass sie nur dann einen einigermaßen genauen Schätzwert für die mittlere Patchqualität in ihrem Habitat bekommen könnten, wenn sie eine sehr große Anzahl von Patches absuchen würden. Selbst wenn die Weibchen es schaffen sollten, während ihres relativ kurzen Lebens so viele Patches abzusuchen, würden ihnen ein Schätzwert für den Mittelwert der Wirtsverteilung nicht allzu viel nützen, da er ihnen aufgrund der großen Varianz der Daten keine gute Vorhersage der Qualität des nächsten Patches, den sie wahrscheinlich finden werden, ermöglichen würde. Stephens (1993) stellte bereits fest, dass Informationen, die einen Suchenden nicht dazu in die Lage versetzen, eine Vorhersage für die unmittelbare Zukunft zu treffen, am besten ignoriert werden sollten (s. Abschnitt 1.2 der Einleitung). Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, dass die Qualität bereits abgesuchter Patches aufgrund der großen Variabilität, der dieser Faktor im Freiland unterliegt, für *A. tabida* kaum eine Rolle spielt.

5.3 Einfluss der Patchqualität und des Eivorrats auf das Suchverhalten von *Venturia canescens*

5.3.1 Material und Methoden

Die Versuche dieses Kapitelabschnitts wurden analog zu denen für *Asobara tabida* in Abschnitt 5.1 durchgeführt. Einen Teil der in jeder Serie verwendeten Replikate (jeweils sechs der elf Replikate) habe ich selbst im Institut für Ökologische und Evolutionäre Wissenschaften (EEW) der Universität Leiden, NL durchgeführt, der andere Teil wurde von Christine Gülden-zoph im Rahmen eines Forschungspraktikums an der Universität Kiel erbracht. Es wurde jeweils die gleiche Parasitoidenlinie (V-Typ aus Antibes, s. Abb. 4.1.1) verwendet und auch die abiotischen Versuchsbedingungen waren in Leiden und in Kiel weitestgehend identisch (s. u.).

Für die Versuche wurden die Parasitoiden bereits im Puppenstadium isoliert: parasitierte Falterpuppen erscheinen schwärzlich mit einem weißen Fleck und lassen sich leicht von den gleichmäßig hellbraunen, unparasitierten Falterpuppen unterscheiden. Nach dem Schlupf wurden die Weibchen einzeln in Gläschen überführt, die auch etwas Honig als Futter enthielten (Abb. 2.2.6). Bei Versuchsbeginn waren die Weibchen zwei Tage alt. In der Serie A haben die Parasitoidenweibchen vier Patches nacheinander abgesucht, von denen die ersten drei unterschiedliche Wirtsdichten enthielten. Im vierten Patch waren keine Larven mehr vorhanden. Die Reihenfolge der in Serie A verwendeten Wirtsdichten war über die ersten drei Patches hinweg abnehmend (8 - 4 - 1 - 0), in der Serie B hingegen ansteigend (1 - 4 - 8 - 0; Abb. 5.3.1). Das Zeitintervall zwischen den Patchbesuchen betrug jeweils 5 - 10 Minuten.

Alle Versuche fanden in einer Klimakammer statt, bei einer Temperatur von 25 ± 1 °C und einer relativen Luftfeuchte von $60 \pm 10\%$. Ein Patch bestand aus einer 6 mm tiefen Petrischale, 34 mm im Durchmesser, die mit Weichweizengries gefüllt war. Wie in den unter Abschnitt 4.2 geschilderten Versuchen waren die im Patch vorhandenen Larven örtlich fixiert, so dass für jede beobachtete Eiablage bekannt war, in welche der vorhandenen Larven das Ei gelegt worden war. Hierzu war zwei Tage vor Versuchsbeginn je eine Larve in eine mit Gries befüllte Gelatine-kapsel ($0,7 \text{ mm}^3$) gesetzt worden. Für einen Patch wurden neun solcher Kapseln benötigt. Unmittelbar vor Versuchsbeginn

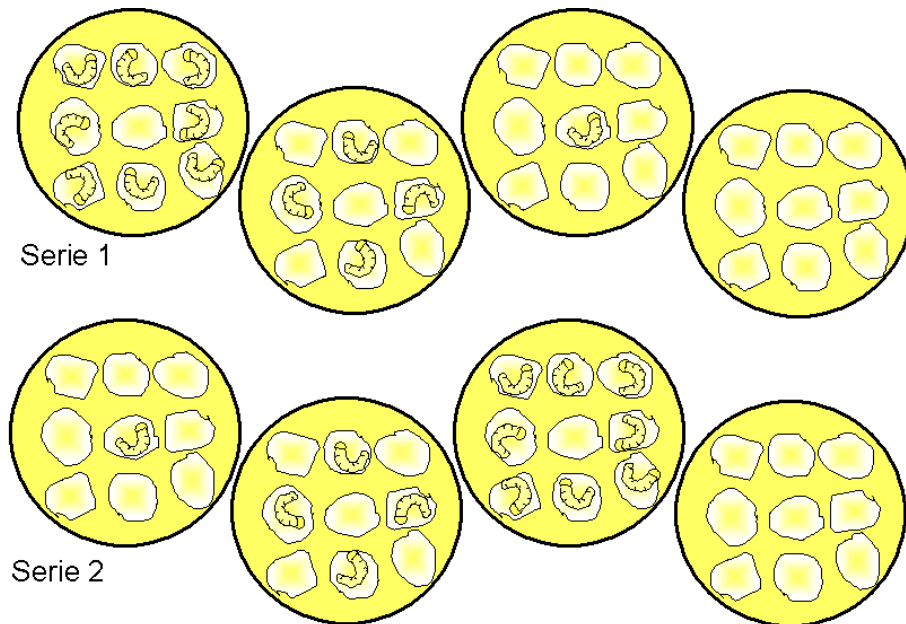


Abb.5.3.1: Jeder Patch enthält neun Gelatinekapseln, die mit versponnenem Gries gefüllt sind. In den Kapseln befinden sich die Wirtslarven. Weibchen der Serie A besuchten nacheinander Patches, in denen die Wirtsdichte kontinuierlich abnahm, in der Serie B nahm die Dichte über die ersten drei Patches hinweg zu. Der letzte Patch beider Serien enthielt keine Wirtslarven.

wurde aus einigen Kapseln, entsprechend der im Patch verwendeten Wirtsdichte (Abb. 5.3.1), die Larve vorsichtig entfernt, so dass diese Kapsel nur noch den versponnenen Gries enthielten. Alle Kapseln wurden mit der Öffnung nach oben in Reihen von 3x3 in die mit Gries befüllte Petrischale hineingedrückt (Abb. 5.3.1).

Als Versuchsarena diente eine mit sauberem Gries bestreute Beobachtungsplattform, die in der Mitte eine Vertiefung aufwies, in die die Petrischale hineingestellt werden konnte. Die Oberfläche der Plattform und die der Petrischale waren so auf einer Ebene (Abb. 4.2.2). Die Beobachtungsplattform hatte einen Durchmesser von 170 mm. An vier Stellen an ihrem Rand wurde etwas von dem mit Spinnseide kontaminierten Gries aufgebracht (Abb. 4.2.2). Während eines Versuches wurde ein Weibchen kontinuierlich beobachtet und sein Verhalten mit Hilfe der Software *The Observer*[®] 3.0. (Noldus, Wageningen) aufgezeichnet. Einen Patchbesuch betrachtete ich als beendet, wenn ein Weibchen entweder auf einem der Griesklümpchen am Rand der Plattform zu suchen begann oder wenn es von der Plattform abflog. Das Weibchen wurden dann mit einem sauberen Gläschen eingefangen, in dem es, mit Honig versorgt, bis zum nächsten Patchbesuch verblieb.

In seltenen Fällen kam es vor, dass eine der Larven ihre Gelatinekapsel verließ und in der gesamten Arena umher krabbelte. Dies geschah allerdings nur, nachdem sie bereits mehrfach von einem Parasitoidenweibchen angestochen worden war. Diese umherkrabbelnden Larven wurden, ohne das suchende Parasitoidenweibchen dabei zu stören, vorsichtig mittels einer Federstahlpinzette aus der Arena entfernt.

In den statistischen Analysen wurden generalisierte lineare Modelle (GLM) verwendet, zum Teil mit der integrierter Schätzfunktion (GEE; s. Kapitelabschnitt 2.3.2): Aufenthaltszeiten wurden mit einer Gamma-Fehlerverteilung und *Power(-1)*-Verbindungsfunktion am besten beschrieben, die Anzahl der Ovipositionen bzw. der parasitierten Larven mit Poissonverteilung und *Log*-Verbindungsfunktion. Die Zeit, die ein Weibchen bis zur ersten Eiablage in einem Patch benötigte, sowie die Zeit, die es nach der letzten Eiablage noch im Patch zu suchen bereit war (*giving-up time*) wurden mittels normalverteiltem GLM mit *Identity*-Verbindungsfunktion analysiert.

4.3.2 Ergebnisse

Für das Gelingen dieses Versuches musste ich davon ausgehen, dass die Weibchen von *V. canescens* in der Lage sind, Patches mit nur einem Wirt als relativ schlecht und Patches mit acht Wirten als deutlich besser einzuschätzen. Vergleicht man zur Überprüfung dieser Annahme die Aufenthaltszeiten auf Patches, die jeweils einen Wirt enthalten, mit denen auf Patches mit acht Wirten, so zeigen sich zwischen den beiden

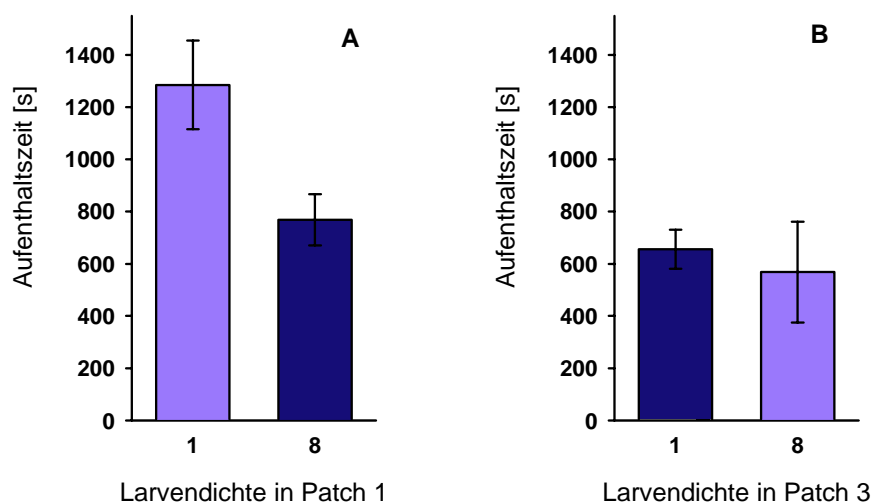


Abb. 5.3.2: Aufenthaltszeiten der Weibchen auf den jeweils ersten (A) und dritten (B) Patches einer Serie, wobei die Larvendichte entweder eine oder acht Larven betrug. Serie A in dunkelblau, Serie B in hellblau.

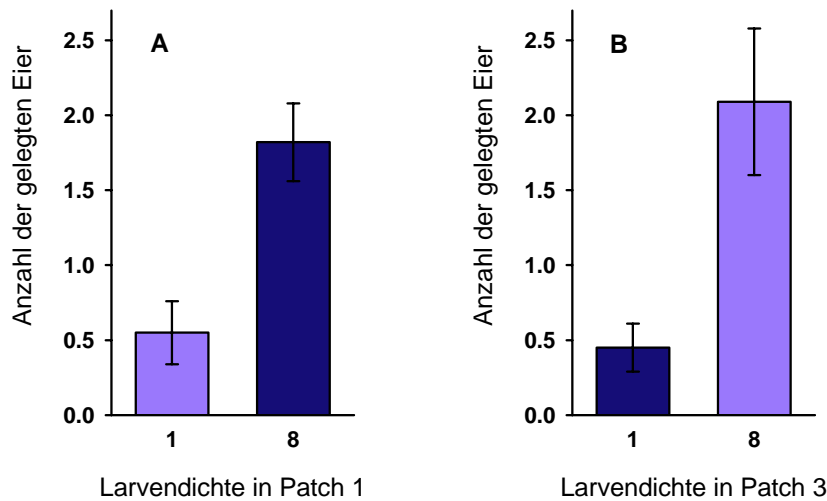


Abb. 5.3.3: Anzahlen der Eiablagen auf den jeweils ersten (A) und dritten (B) Patches einer Serie, wobei die Larvendichte entweder eine oder acht Larven betrug. Serie A in dunkelblau, Serie B in hellblau.

ersten Patches einer Serie deutliche Unterschiede ($\chi^2_{1,22} = 6,47$; $p = 0,011$), die allerdings in einem Vergleich der jeweils dritten Patches nicht mehr vorhanden sind ($\chi^2_{1,22} = 0,18$; $p = 0,68$, Abb. 5.3.2). Bezüglich der Zahl der abgelegten Eier finden sich sowohl zwischen den ersten ($\chi^2_{1,22} = 11,18$; $p < 0,001$) als auch zwischen den dritten Patches die erwarteten Unterschiede ($\chi^2_{1,22} = 12,07$; $p < 0,001$, Abb. 5.3.3). Auffällig ist allerdings, dass es auf einem Patch mit acht Wirtslarven im Mittel zu nur etwa zwei Eiablagen kam.

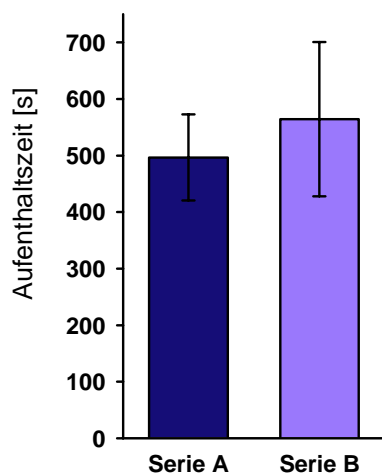


Abb. 5.3.4: Aufenthaltszeiten der Weibchen auf dem leeren vierten Patch nach jeweils unterschiedlicher Vorerfahrung.

Als zweite Voraussetzung sollten sich die Weibchen der Serien A und B nicht in der Anzahl der Larven unterscheiden, die sie während der ersten drei Patchbesuche parasitiert haben, denn nur so wären eventuelle Verhaltensunterschiede auf dem vierten Patch allein auf die Vorerfahrung der Weibchen zurückzuführen. Tatsächlich gab es bezüglich der insgesamt parasitierten Larven keinen Unterschied zwischen den beiden Serien ($\chi^2_{1,22} = 0,97$; $p = 0,32$). Leider zeigte sich aber auch, dass sich die Weib-

chen der Serien A und B auf dem vierten Patch, dem eigentlichen Testpatch, nicht in ihren Aufenthaltszeiten unterschieden ($\chi^2_{1,22} = 0,24$; $p = 0,63$; Abb. 5.3.4). Die Weibchen blieben allerdings umso länger auf dem vierten, leeren Patch, je mehr Zeit sie auch zuvor schon auf Patches verbracht hatten ($\chi^2_{1,22} = 9,07$; $p = 0,003$ und je mehr Eiablagen sie insgesamt tätigen konnten ($\chi^2_{1,22} = 4,32$; $p = 0,038$).

Zwischen den zweiten Patches der zwei Serien, die jeweils vier Larven enthielten und auf denen sich die Weibchen sowohl in der zuvor erlebten Patchqualität als auch in der Gesamtzahl der vorher abgelegten Eier unterscheiden sollten, gab es keine signifikanten Unterschiede in der auf dem Patch verbrachten Zeit ($\chi^2_{1,22} = 0,08$; $p = 0,78$; Abb. 5.3.5 A) und auch nicht in der Zahl der dort parasitierten Larven ($\chi^2_{1,22} = 0,51$; $p = 0,48$; Abb. 5.3.5 B). Dagegen waren auch auf diesen Patches die Aufenthaltszeiten der Weibchen positiv mit der jeweils auf dem ersten Patch verbrachten Zeit ($\chi^2_{1,22} = 3,87$; $p = 0,049$) und mit der Zahl der dort getätigten Eiablagen ($\chi^2_{1,22} = 3,89$; $p = 0,049$) korreliert. Die Anzahl der Eiablagen auf dem zweiten Patch war hingegen weder von der auf dem ersten Patch verbrachten Zeit abhängig ($\chi^2_{1,22} = 0,47$; $p = 0,49$), noch von der Anzahl der Ovipositionen auf Patch 1 ($\chi^2_{1,22} = 1,03$; $p = 0,31$).

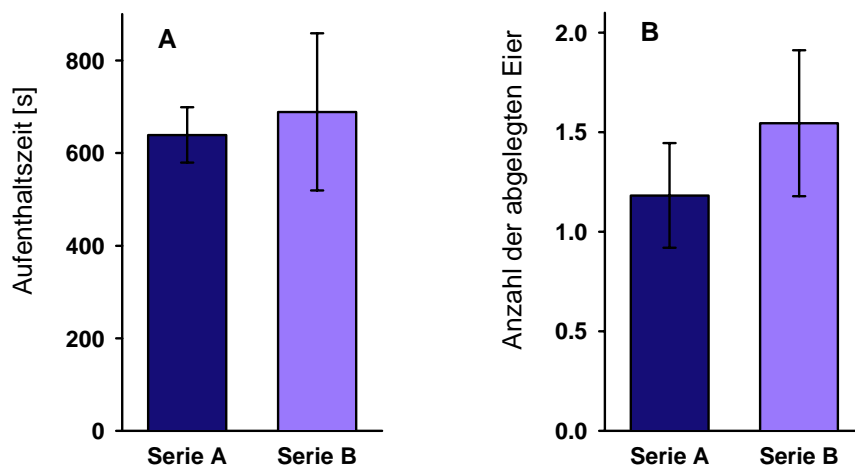


Abb. 5.3.5: Aufenthaltszeiten der Weibchen auf dem zweiten Patch einer Serie (A) und die Anzahl der jeweils abgelegten Eier (B).

Interessant ist an den Versuchsergebnissen aber auch noch ein anderer Aspekt: Betrachtet man die Aufenthaltszeiten der Weibchen der Serie A, so fällt auf, dass sie auf allen vier Patches ungefähr gleich viel Zeit verbracht haben (Abb. 5.3.6.A). Tatsächlich hängt für diese Weibchen die Aufenthaltszeit auf einem Patch nicht signifikant von der

Wirtsdichte ab ($\chi^2_{1,44} = 2,29$; $p = 0,13$). Die Anzahl der Eiablagen nahm hingegen, wie zu erwarten war, mit der Zahl der vorhandenen Wirte zu ($\chi^2_{1,44} = 9,03$; $p = 0,003$). Bei den Weibchen der Serie B hingegen waren sowohl die Aufenthaltszeiten auf einem Patch ($\chi^2_{1,44} = 5,90$; $p = 0,015$; Abb. 5.3.6.B) als auch die Anzahl der erfolgten Eiablagen ($\chi^2_{1,44} = 6,62$; $p = 0,010$) signifikant mit der jeweiligen Wirtsdichte korreliert.

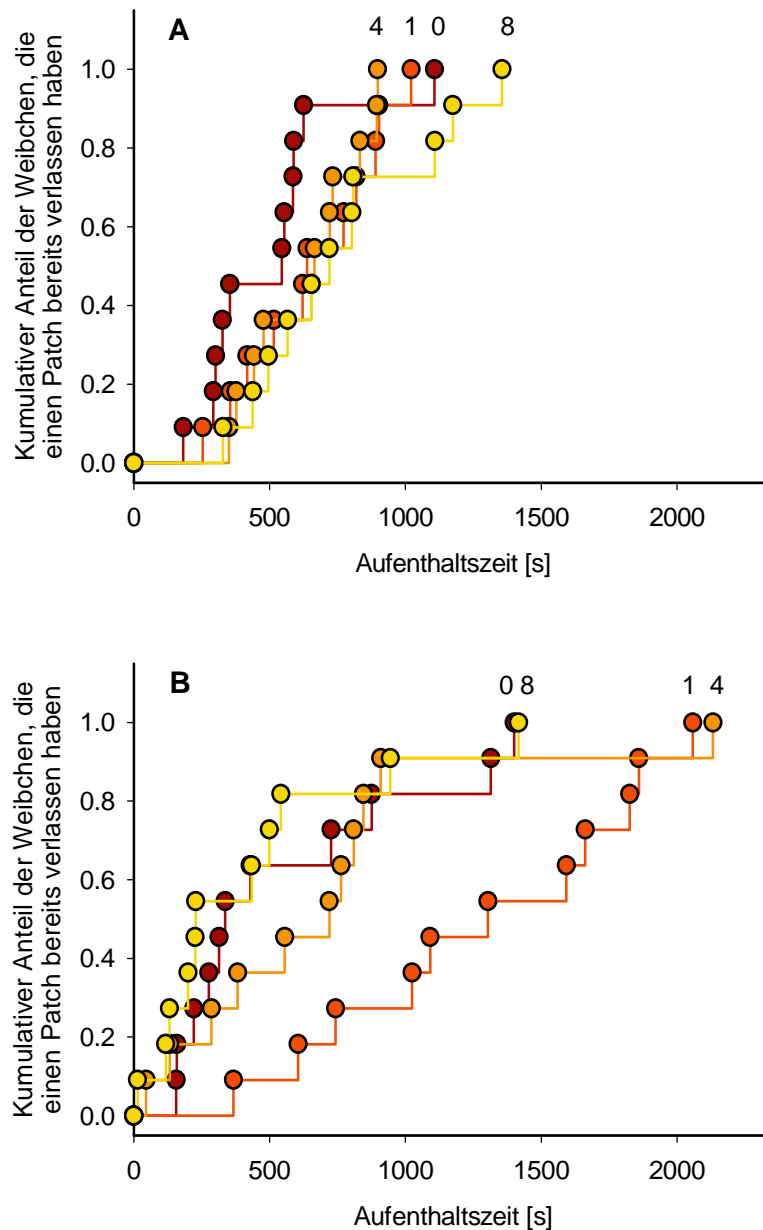


Abb. 5.3.6: Kumulativer Anteil der Weibchen, die einen Patch nach einer bestimmten Zeit bereits verlassen haben. Die Abbildungen A und B stellen entsprechend die Ergebnisse der Serien A und B dar, die Ziffern oberhalb der Kurven entsprechen der jeweiligen Wirtsdichte.

Insgesamt scheinen die Weibchen der Serie A daher, bei gleicher Anzahl erfolgreicher Eiablagen, weniger Zeit auf den vier Patches verbracht zu haben als die Weibchen der Serie B. Dies könnte zum einen daran liegen, dass die Weibchen der Serie A aufgrund ihrer Erfahrung schneller die vorhandenen Larven fanden als die der Serie B oder aber daran, dass sie nur eine kürzere Zeit ohne einen weiteren Larvenfund zu suchen bereit waren, also eine kürzere *giving-up time* (GUT, s. Abschnitt 3.1) aufwiesen. In einer Analyse der Weibchen, die auf einem Patch auch tatsächlich mindestens eine Larve gefunden hatten, zeigten sich bei den Weibchen der Serie A weder in der Zeit, die bis zur ersten Eiablage in einem Patch verging ($\chi^2_{1,23} = 0,02$; $p = 0,89$) noch in der *giving-up time* ($\chi^2_{1,23} = 0,49$; $p = 0,48$) Abhängigkeiten von der vorhandenen Wirtsdichte (Abb. 5.3.7). In der Serie B waren hingegen sowohl die Zeit, die bis zur ersten Eiablage in einem Patch verging ($\chi^2_{1,23} = 3,97$; $p = 0,046$), als auch *giving-up time* ($\chi^2_{1,24} = 3,39$; $p = 0,065$) umso länger, je höher die Anzahl der im Patch vorhandene Wirte war (Abb. 5.3.7).

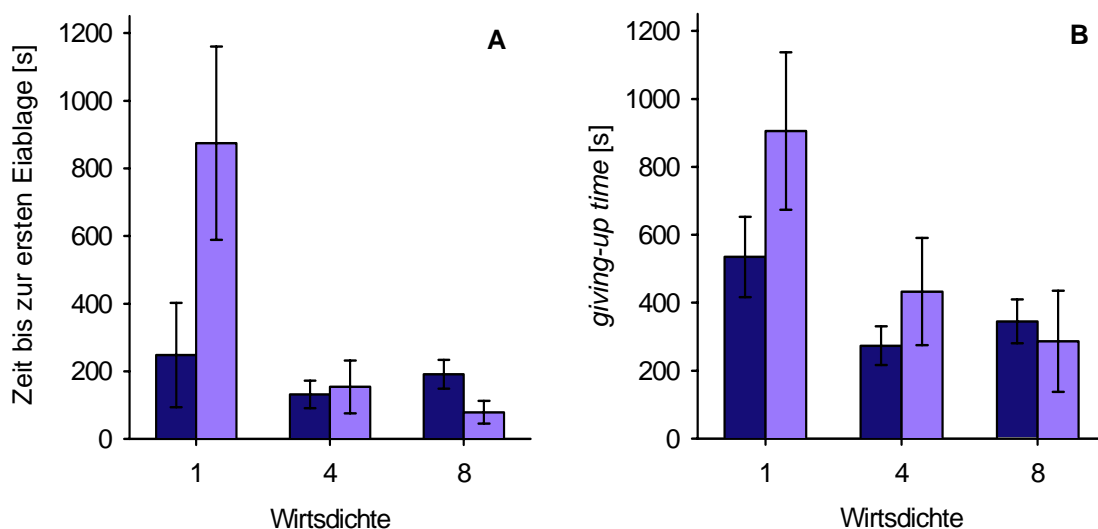


Abb. 5.3.7: Die Zeit, die die Weibchen bis zur ersten Eiablage in einem Patch benötigten (A) bzw. die Zeit, die sie nach der letzten Eiablage noch bereit waren, im Patch zu suchen (*giving-up time*; B), jeweils aufgetragen gegen die im Patch vorhandene Wirtsdichte. Daten der Serie A sind in dunkelblau, die der Serie B in hellblau dargestellt.

4.3.3 Diskussion

Mit den in diesem Kapitel dargestellten Versuchen wollte ich testen, inwiefern Weibchen von *V. canescens* ihr Suchverhalten darauf einstellen können, ob ihr Habitat

ergiebig oder aber nicht so reichhaltige Patches enthält. Interessanterweise zeigten sich aber keinerlei von der Vorerfahrung der Weibchen abhängigen Unterschiede in ihren Aufenthaltszeiten auf einem Patch oder in der Zahl der abgelegten Eier. Ob der Eivorrat eines Weibchens seine Entscheidungen beeinflussen kann, ließ sich mit dem gegebenen Versuchsaufbau auch bei Vergleichen zwischen den jeweils zweiten Patches nicht feststellen, da sich die Weibchen auf dem ersten Patch, der entweder acht Wirte (Serie A) oder nur einen Wirt (Serie B) enthalten hatte, im Mittel in nur etwa 1,5 Eiablagen unterschieden (Abb. 5.3.3). Dieser Unterschied sollte bei den ca. 100 Eiern, über die ein *V. canescens* Weibchen vom V-Typ in der Regel verfügt (Schneider 2003), nicht ins Gewicht fallen und daher auch das Verhalten auf dem zweiten Patch nicht beeinflussen.

Es ist festzuhalten, dass ein *V. canescens* Weibchen dazu in der Lage ist, die Qualität des Patches einzuschätzen, den es gerade absucht. Zwar hatte Waage (1979) angegeben, dass Eiablagen in Wirte die Aufenthaltszeit von *V. canescens* auf einem Patch verlängern sollten. Doch bestätigen die vorliegenden Daten eher die Befunde von Driessen et al. (1995), nach denen *V. canescens* einen *decremental search mechanism* verwendet, bei dem jede erfolgreiche Eiablage die Tendenz eines Weibchens erhöht, den Patch zu verlassen (Abb. 5.3.2A). Allerdings zeigte sich auch, dass die zuvor gemachten Erfahrungen eines Weibchens den negativen Effekte, den Eiablagen auf seine Aufenthaltszeit haben, überlagern können (Abb. 5.3.2B).

Insgesamt bestätigen die Versuchsergebnisse zudem den Befund des Kapitels 4, nach dem die Aufenthaltszeit und Anzahl der Eiablagen keine ausreichenden Kriterien darstellen, die eine Beurteilung des Suchverhaltens bzw. der Suchintensität von *V. canescens* erlauben. Doch eine genauere Betrachtung der Effizienz der Weibchen, die sich in der jeweils bis zu einer Parasitierung benötigten Zeit bzw. in der *giving-up time* widerspiegelt, ergab, dass es tatsächlich zu Veränderungen im Suchverhalten der Weibchen gekommen war, die sich zwischen den beiden Serien unterschieden: In beiden Serien hatte jeweils fünf Weibchen ein Ei auf dem Patch ablegen können, der nur eine Wirtslarve enthalten hatte, die anderen sechs Weibchen hatte diese Larve nicht gefunden. Für die fünf Weibchen der Serie A, in der dies bereits der dritte Patch war, verging deutlich weniger Zeit bis zum Parasitieren des Wirtes als in der Serie B, in der dieser Patch der erste war, den die Weibchen absuchen konnten (Abb. 5.3.7A).

Die Weibchen der Serie A, deren erster Patch acht Wirtslarven enthalten hatte, waren nicht dazu bereit, lange auf einem Patch deutlich schlechterer Qualität lange nach Wirtslarven zu suchen, denn ihre *giving-up times* entsprachen auch auf dem Patch mit vier bzw. mit einer Wirtslarve weitgehend der auf dem ersten Patch gezeigten *giving-up time* (Abb. 5.3.7.B). Die Weibchen der Serie B hingegen zeigten auf dem Patch der nur einen Wirt enthielt und der ihr erster Patch war, eine deutlich längere *giving-up time*.

Hubbard & Cook (1978) haben bereits zeigen können, dass der Grad, zu dem ein Weibchen von *V. canescens* einen Patch ausbeutet, von der Qualität der zusätzlich in der Arena vorhandenen Patches abhängt. Wobei die Autoren allerdings keine Aussage zu den dafür verantwortlichen Mechanismen treffen konnten. Anhand der in diesem Kapitelabschnitt vorgestellten Daten zeigte sich nun, dass ein Weibchen die *giving-up time* auf einem Patch reduziert, wenn es Erfahrungen mit reichhaltigen Patches macht. Dieser Mechanismus könnte eine Erklärung für das von Hubbard & Cook beobachtete Phänomen bieten.

6

Schlussbetrachtung

To produce a really good biological theory one must try to see through the clutter produced by evolution to the basic mechanisms lying beneath them, realizing that they are likely to be overlaid by other, secondary mechanisms. What seems to physicists to be a hopelessly complicated process may have been what nature found simplest, because nature could only build on what was already there.

- Francis Crick, 1988

6 Schlussbetrachtung

Seit dem sich das Feld der Verhaltensökologie vor wenigen Jahrzehnten verstärkt zu entwickeln begann, gab es viele Publikationen über das Suchverhalten von parasitischen Wespen (Godfray 1994, Godfray & Shimada 1999). Da Parasitoiden eine wichtige Rolle in der biologischen Schädlingsbekämpfung spielen, bestand stets ein großes Interesse an der Frage, welche Faktoren wie stark Einfluss darauf nehmen, wann Wirtsaggregationen (Patches) von den Parasitoiden wieder verlassen werden und wie hoch die resultierende Parasitierungsrate ist. Diese zwei Parameter üben einen starken Einfluss auf die Interaktionen von Parasitoid- und Wirtspopulationen aus (Hassell 2000, Hochberg & Ives 2000). Zuerst wurde vermutet, dass Parasitoiden sich einfacher Faustregeln bedienen (wie z.B. „gehe nach einer bestimmten Zeit“ oder „gehe nach einer bestimmten Anzahl von Parasitierungen“), um zu entscheiden, wann ein Patch zu verlassen ist (Stephens & Krebs 1986, Godfray 1994). Es stellte sich aber heraus, dass die Zeitallokation der Tiere vielmehr auf der Basis von Informationen erfolgt, die die Parasitoidenweibchen während der Suche auf einem Patch aufnehmen können (z.B. Konzentration an Kairomonen, Häufigkeit von Wirtsbegegnungen); eine aktuelle Übersicht hierzu geben van Alphen et al. (2003). Nach der Theorie des optimalen Suchverhaltens (TOS; Stephens & Krebs (1986)) sollten Parasitoiden zusätzlich zur Beurteilung der Qualität eines einzelnen Patches auch dazu in der Lage sein, die Patchqualität in Abhängigkeit von den Wirts- bzw. Patchvorkommen des gesamten Habitats zu beurteilen (s. Kapitel 1). Ein Patch mit nur einem Wirt sollte für einen Parasitoiden in einem Habitat, in dem im Mittel zehn Wirte pro Patch vorkommen also weniger wert sein (und daher kürzer abgesucht werden), als in einem Habitat, in dem das Mittel bei zwei Larven liegt. Zudem sollte das Auffinden eines Patches an sich in einem sehr patcharmen Habitat generell mehr wert sein als in einem reichhaltigen Habitat (Charnov 1976). Es ist einleuchtend, dass ein Parasitoid, der in der Lage ist, eine solche relative Qualitätsabschätzung vorzunehmen, insgesamt effektiver sein sollte als einer, der dies nicht vermag, da er weniger Zeit mit dem Wechsel zwischen Patches oder mit dem Aufenthalt auf teilweise ausgebeuteten Patches verschwenden würde und somit viele Nachkommen produzieren kann. Die wenigen Untersuchungen, die es bislang zur Beurteilung der Habitatqualität durch Parasitoiden gibt, wurden zumeist so

durchgeführt, dass die Parasitoiden während der Patchbesuche nicht beobachtet werden konnten. Aufgrund der anschließend in den Patches vorgefundenen Parasitierungsraten wurde dann rückwirkend auf das Verhalten der Tiere geschlossen. Auf welche Mechanismen die Versuchsergebnisse allerdings zurückzuführen waren, ob sie also tatsächlich eine Reaktion der Weibchen auf seine Erfahrungen darstellten oder aber durch innere physiologische Faktoren begründet waren, wie bei Rosenheim & Rosen (1991) festgestellt, oder gar durch experimentelle Artefakte, wie in Abschnitt 4.1 dieser Arbeit gezeigt, konnte nicht beantwortet werden.

Meine Zielsetzung war es, möglichst einfache, sogenannte „kritische“ Experimente durchzuführen, in denen potenziell das Verhalten beeinflussende Faktoren entweder konstant gehalten wurden oder aber gemessen werden konnten. Durch Versuchsansätze dieser Art lassen sich Fähigkeiten von Tieren aufdecken, die in komplexeren Experimenten eventuell übersehen würden oder aber nicht explizit zugeordnet werden könnten.

6.1 Die Ursachen von Verhaltensänderungen und Datenvarianz

Wenn sich Tiere in ihren Verhaltensweisen voneinander unterscheiden, wie beispielsweise die Parasitoidenweibchen der vorliegenden Arbeit in den jeweils miteinander verglichenen Versuchsserien, so können die Unterschiede auf einen oder mehrere der untenstehenden fünf Gründe zurückzuführen sein (nach Rosenheim (1993)), die sich auch nicht gegenseitig ausschließen:

- 1) Genetische Unterschiede
- 2) Exogene Effekte
- 3) Endogene Effekte
- 4) Verschiedene Lebenszyklus-Strategien
- 5) Unterschiedliche Erfahrungen

Um Lernverhalten (Punkt 5) als Ursache für beobachtete Verhaltensunterschiede und -veränderungen annehmen zu dürfen, sollten die ersten vier der genannten Erklärungsvariablen ausgeschlossen werden können.

6.1.1 Genetische Unterschiede

Unter genetischen Unterschieden, auf die sich ja letztlich fast alle der anderen Punkte zurückführen lassen, verstehe ich in diesem Erklärungsmodell folgende Beobachtungen:

1) Im Abschnitt 3.2 konnte für *Asobara tabida* gezeigt werden, dass immerhin 8 % der beobachteten Varianz in den Aufenthaltszeiten auf individuenspezifische Unterschiede zurückzuführen waren, da einige Weibchen auf allen besuchten Patches länger bzw. kürzer suchten als andere. 2) Für *Venturia canescens* ergaben sich in den Versuchen des Abschnitts 5.3 ebensolche individuenspezifischen Differenzen im Suchverhalten. 3) In der Serie 4.2 fanden sich für *V. canescens* Unterschiede zwischen den Weibchen von verschiedenen Herkunftsorten bezüglich der Zeit, die sie auf einem Patch verbrachten und der Anzahl der Larven, die sie während eines Patchbesuches parasitierten. Diese drei Befunde lassen einen starken Einfluss genetisch bedingter Variabilität auf das Suchverhalten vermuten, wie er auch für andere Parasitoiden gezeigt werden konnte (z.B. Chassain & Bouletreau 1987, Roitberg 1990b, Wajnberg et al. 1999).

Dadurch, dass die Parasitoidenweibchen annähernd randomisiert den einzelnen experimentellen Serien zugeordnet worden waren, sollten genetische Unterschiede nicht die

Ursache dafür sein können, dass Tiere einer Serie länger auf Patches blieben als Tiere der anderen Serie (s. Ruxton & Colegrave 2003).

6.1.2 Exogene Effekte

Exogene Effekte, für die in verschiedenen Arbeiten bereits gezeigt wurde, dass sie das Suchverhalten von Parasitoiden stark beeinflussen können und die nicht unter die in den Versuchen gewollt variierten Erfahrungen fallen, wären beispielsweise abiotische Faktoren wie Temperatur (Kraaijeveld et al. 1995, van Roermund et al. 1994), Tageszeit (Fleury et al. 2000), Luftdruckveränderungen (Roitberg et al. 1993) oder andere Witterungseinflüsse (Fink & Völkl 1995). Sämtliche dieser Faktoren wurden, soweit es möglich war, in den Versuchen konstant gehalten. Zudem sollten sie sich aufgrund der annähernd randomisiert durchgeführten Versuchsläufe in ihrem Einfluss nicht zwischen den experimentellen Serien unterscheiden.

Als stark verhaltensbeeinflussende, biotische exogene Effekte sind Begegnungen mit potentiellen Konkurrentinnen anzusehen (Hoffmeister et al. 2000, Visser et al. 1990), die in den durchgeführten Experimenten ebenfalls keine Rolle spielen sollten, da alle Weibchen vor Versuchsbeginn unter identischen Bedingungen einzeln gehalten worden waren.

6.1.3 Endogene Effekte

Als Beispiele für endogene Effekte nennt Rosenheim (1993) unter anderem Alter, Eivorrat, Größe und Ernährungsstatus. Für *Asobara tabida* (Abschnitt 3.1) und für den V-Typ von *Venturia canescens* (Abschnitt 4.1) habe ich zeigen können, dass das Alter bei Versuchsbeginn einen starken Einfluss auf die Aufenthaltszeit eines Weibchens auf einem Patch und auf die Zahl der parasitierten Larven ausübt. Allerdings hatte dieser Effekt nichts mit den Unterschieden zu tun, die zwischen Serien mit jeweils kurzem oder langem Zeitintervall zwischen Patchbesuchen gefunden wurden.

Erstaunlicherweise konnte in den Untersuchungen weder ein Effekt des vorhandenen Eivorrats festgestellt werden, noch konnten Veränderungen im Eivorrat das Verhalten der Weibchen zufriedenstellend erklären. Dieses steht in deutlichem Gegensatz zu theoretischen Vorhersagen (z.B. Rosenheim 1999) und einigen empirischen Daten, z.B. denen für den Parasitoiden *Aphytis lignanensis* (Rosenheim & Rosen 1991). Allerdings

gilt *A. lignanensis* als ei-limitiert, was eine sensible Reaktion der Weibchen bezüglich des noch zur Verfügung stehenden Eivorrats begünstigen sollte und sie deutlich von den zeit-limitierten Arten *A. tabida* und *V. canescens* unterscheidet. Ob es generell so ist, dass das Verhalten von zeit-limitierten Parasitoiden weitgehend vom Eivorrat beeinflusst ist, oder ob dies nur gilt, solange der Eivorrat der Weibchen noch relativ groß ist, müssen weiterführende Untersuchungen zeigen.

Bezüglich der Größe der Weibchen gilt, dass diese keinen Einfluss auf die zwischen den Serien beobachteten Unterschiede gehabt haben sollte, da die Weibchen nach dem Zufallsprinzip auf die Serien verteilt worden waren. Auffällig kleine Weibchen wurden nicht verwendet. Für den Ernährungsstatus gilt, dass alle Tiere *ad libitum* Zugang zu Honig hatten, so dass dieser Faktor ebenfalls zu vernachlässigen sein sollte.

6.1.4 Verschiedene Lebenszyklus-Strategien

Nach einer Definition von Mc Namara & Houston (1996) ist eine Lebenszyklus-Strategie eine Regel, die die Antwort eines Organismus auf die ihn potentiell beeinflussenden exogenen und endogenen Parameter darstellt (siehe auch Stearns 1992). Unterschiedliche Lebenszyklen beruhen häufig auf einer genetischen Basis, können aber auch durch verschiedene Reize induziert werden (Alcock 1989, Mc Namara 1998). Beim Vergleich des thelytoken V-Typs von *Venturia canescens* mit dem arrhenotoken S-Typ zeigte sich der Einfluss der unterschiedlichen ökologischen Rahmenbedingungen und Lebenszyklen auf das Suchverhalten der Weibchen sehr deutlich (Abschnitt 4.1 und 4.2). Dabei stellte sich heraus, dass die Lebenszyklus-Strategie der Weibchen keinen Einfluss darauf hatte, ob Erfahrungen bezüglich der Patchverfügbarkeit im Habitat aufgenommen wurden, sondern wie die Weibchen Erfahrungen im Rahmen des Suchverhaltens berücksichtigten und welche Verhaltensweisen sich hierdurch veränderten.

Auf die Unterschiede, die bei *A. tabida* und *V. canescens* in Abhängigkeit von der Versuchsserie festgestellt wurden, sollten verschiedene Lebenszyklusstrategien keinen Einfluss gehabt haben, da die Weibchen ja, wie bereits erwähnt, den einzelnen Serien nach dem Zufallsprinzip zugeordnet worden waren.

6.1.5 Unterschiedliche Erfahrungen

Aufgrund der einfachen Form der gewählten Versuchsansätze und der jeweils kontinuierlichen Beobachtung der Parasitoidenweibchen konnten die oben erwähnten Gründe für die zwischen den Versuchserien beobachteten Unterschiede mit ziemlicher Sicherheit ausgeschlossen werden. Als Erklärungsmöglichkeit bleibt daher nur, dass die Weibchen tatsächlich auf die Erfahrungen reagiert haben, die sie in den Experimenten erworben haben.

Reaktion der Parasitoiden auf die Häufigkeit von Patchbegegnungen

Je schneller und einfacher ein Parasitoidenweibchen neue Ressourcenpatches zu erreichen vermag, desto eher sollte es, so die theoretische Vorhersage (s. Kapitel 1), einen bereits ausgebeuteten Patch verlassen und sich auf die Suche nach einem neuen Wirtspatch machen.

Mittels der durchgeführten Versuche konnte gezeigt werden, dass Parasitoiden tatsächlich dazu in der Lage sind, entsprechend flexibel auf die Begegnungsraten mit Patches zu reagieren. Die Brackwespe *Asobara tabida* reduzierte die Zeit, die sie bereit war, auf einem Patch zu suchen, auf etwa die Hälfte der anfänglichen Besuchsdauer, wenn sich ihr Habitat deutlich zum Besseren veränderte (Abschnitt 3.1). Damit einhergehend wurde auch der Grad der Patchausbeutung reduziert. Es handelte sich hierbei um eine stetige Reaktion, d.h. die Reduktion der Aufenthaltszeit fiel umso stärker aus, je kürzer die Zeit zwischen zwei Patchbesuchen war (Abschnitt 3.2).

Die Schlupfwespe *Venturia canescens* zeigte ebenfalls eine deutliche Reaktion auf die Begegnungsraten mit Patches, allerdings unterschieden sich der V-Typ und der S-Typ dieses Parasitoiden (für eine Beschreibung der Typen siehe Abschnitt 2.1.2) in der gezeigten Antwort: Die V-Typ Weibchen zeigten ein Reaktionsmuster, das dem von *A. tabida* weitgehend entsprach, indem die Weibchen bei kurzen Zeitintervallen zwischen den Patchbesuchen ihre Aufenthaltszeit und den Grad der Patchausbeutung reduzierten (Kapitel 4). Die S-Typ Weibchen reduzierten allein den Grad der Patchausbeutung, zeigten aber bezüglich der Aufenthaltszeiten auf einem Patch keine Reaktion. Allein in einem Experiment, in dem der Testpatch keine Larven enthielt, zeigten die S-Typ Weibchen eine von der vorherigen Erfahrung abhängige Veränderung in der Aufenthaltszeit auf einem Patch, in der sie sich nicht von den V-Typ Weibchen unterschieden.

Die Abweichung der S-Typ Weibchen von dem aufgrund des Grenzertragstheorems (Charnov 1976) erwarteten Reaktionsmuster ließ sich darauf zurück führen, dass diese Weibchen in ihrem Reproduktionserfolg wahrscheinlich nicht, wie *A. tabida* und der V-Typ von *V. canescens*, in der ihnen zur Verfügung stehenden Zeit limitiert sind (was eine der Grundvoraussetzungen des GET darstellt) sondern wahrscheinlich durch die Notwendigkeit der Inzuchtvermeidung (Kapitel 4).

Reaktion auf die Patchqualitäten.

Um möglichst viele Nachkommen produzieren zu können, sollten Parasitoiden ihr Suchverhalten auf die Wirtsverfügbarkeit in ihrem Lebensraum einstellen. Hierzu müssen sie diese auf zwei verschiedenen Ebenen beurteilen können: auf der Ebene des einzelnen Patches, auf dem Wirtsdichte, Wirtsart oder auch das Vorhandensein bereits parasitierter Wirte eine Rolle spielen, sowie auf der Ebene des gesamten Habitats, in dem die Patchdichte und die Gesamtqualität aller Patches entscheidend sind (Stephens & Krebs 1986). Ich konnte mittels der durchgeführten Versuche die für *A. tabida* als auch für *V. canescens* bereits bekannte Fähigkeit bestätigen, dass diese Parasitoiden die Qualität eines einzelnen Patches sehr gut einschätzen können: Weibchen beider Arten parasitierten mehr Larven in den reichhaltigeren Patches als in den wirtsarmen (Abschnitt 5.1 bzw. 5.3). Während *A. tabida* auf besseren Patches auch mehr Zeit verbrachte als auf schlechteren (die Weibchen nutzen einen sog. *incremental search mechanism*, Abschnitt 5.1), war dies bei *V. canescens* (V-Typ) hingegen genau umgekehrt (*decremental search mechanism*, Abschnitt 5.3). Dieses Phänomen werde ich im Abschnitt 6.2 diskutieren. Über die Fähigkeit, einen einzelnen Patch seiner Qualität entsprechend auszubeuten, verfügen fast alle der bisher daraufhin untersuchten Parasitoidenarten (Godfray 1994).

Aufgrund der durchgeführten Versuche konnte zudem gezeigt werden, dass für Parasitoiden auch die Qualität zuvor besuchter Patches bei der Entscheidung, wann sie einen Patch verlassen, eine Rolle spielt. Hierbei kommt aber nicht jedem Parameter, der die Qualität eines Patches bestimmt, die gleiche Relevanz zu: Unterschiedliche Wirtsdichten spielten bei der Beeinflussung des Sucherhaltens von *A. tabida* kaum eine Rolle, während eine ungeeignete Wirtsart, die ein Weibchen zuvor in einem anderen Patch vorfand, eine deutlich verlängerte Aufenthaltszeit und eine leicht erhöhte Zahl an

Eiablagen beim folgenden Patchbesuch zur Folge hatte (Abschnitt 5.2). Die *V. canescens* Weibchen (V-Typ) steigerten als Reaktion auf Patches mit hohen Wirtsdichten ihre Sucheeffizienz (Abschnitt 5.3).

Insgesamt wurde das Suchverhalten der Parasitoidenweibchen durch zuvor erfahrene Patchqualitäten deutlich weniger beeinflusst als durch die Zeit, die sie zwischen den Patchbesuchen warten mussten. Dies könnte daran liegen, dass die Parasitoiden bestimmten kognitiven Einschränkungen unterliegen, aufgrund derer Zeitintervalle besser wahrgenommen und/oder erinnert werden können als Wirtsdichten (Tatsächlich ist die Fähigkeit, Zeiten zu messen, bei nahezu allen bisher getesteten Tierarten deutlich besser ausgebildet als die Fähigkeit, mit absoluten Anzahlen und Zahlenverhältnissen umgehen zu können (Shettleworth 1998)). Zudem ist es auch wahrscheinlich, dass die Zeit, die zwischen zwei Patchbesuchen vergeht, ein zuverlässigerer Parameter zum Einschätzen der aktuellen Habitatqualität ist als die Qualität der gefundenen Patches (s. Abschnitt 5.2.3). Damit würde ein stärkerer selektiver Druck auf der Fähigkeit, die Menge der vorhandenen Patches korrekt einschätzen zu können, liegen, als auf der Fähigkeit, die zu erwartende mittlere Qualität der vorhandenen Patches abschätzen zu können. Daher sollte die erstere Eigenschaft stärker in einer Population ausgeprägt sein als die letztere (Roitberg 1990a, Stearns & Hoekstra 2000).

6.2 Mechanismen, mit denen Parasitoiden auf Erfahrungen reagieren könnten

Wenn sich das Verhalten eines Individuums aufgrund von Erfahrungen verändert und diese Verhaltensänderungen nicht auf endogene Einflüsse wie etwa Ermüdung oder Hunger zurückgeführt werden können, spricht man normalerweise davon, dass das Individuum etwas gelernt hat (Papaj & Lewis 1993, Shettleworth 1998). Nach dieser Definition haben also die Parasitoiden in den beschriebenen Versuchen gelernt, wie gut oder schlecht es um die Reproduktionsmöglichkeiten in den experimentellen Habitaten bestellt war.

6.2.1 Das Schubladen-Modell

Für Bienen (*Apis mellifera*) ist vorgeschlagen worden, dass verschiedene erlernte Charakteristika von Blüten (z.B. Form, Farbe oder Duft) von den Insekten in jeweils getrennten „Schubladen“ abgespeichert werden können, so dass anfänglich gelernte Blüteneigenschaften nicht mit später zusätzlich gelernten interferieren (Shettleworth 1998). Solche Gedächtnisschubladen könnten theoretisch auch von den untersuchten Parasitoiden genutzt werden, um die verschiedenen Aspekte der erfahrenen Habitatqualität einzuordnen (z.B. Patchverfügbarkeit, Wirtsdichte oder Wirtsart). Dies würde allerdings bedeuten, dass die Parasitoiden relativ viele Habitatparameter abspeichern können müssten (Abb. 6.2.1) von denen jeder mit einem klaren Wert verbunden sein sollte. Diese Werte der einzelnen Parameter müssten ebenso eindeutig aus der Erinnerung abrufbar sein, wie etwa eine bestimmte Farbe. Dafür, dass dies möglich sein könnte, spricht z.B., dass zumindest eine Parasitoidenart, nämlich *Trichogramma minutum*, in der Lage ist, kurze Zeitintervall ziemlich exakt zu messen (Schmidt & Smiths 1987). Andererseits sind die im Rahmen des Suchverhaltens getroffenen Entscheidungen der in der vorliegenden Arbeit getesteten Parasitoiden mit so hoher Variabilität behaftet, dass diese das exakte Messen und Erinnern verschiedener Aspekte der Patchqualität sehr unwahrscheinlich macht. Man muss sich daher fragen, ob es für die Parasitoiden überhaupt nötig ist, zur Optimierung ihres Suchverhaltens weitestgehend exakte Werte der vorliegenden Habitatparameter erinnern zu können oder ob nicht ein Gedächtnismodell, das auf weniger komplexen kognitiven Fähigkeiten beruht, das Verhalten der Tiere ebenso gut beschreiben könnte.



Abb. 6.2.1: Darstellung einiger Parameter, die einem Parasitoiden Informationen über die Qualität eines Habitats liefern können. Selbst in einem so einfachen Lebensraum wie dem dargestellten, der nur aus Patches unterschiedlicher Größe besteht, die mit zwei verschiedenen Wirten (Weiß bzw. Grau) besetzt sein können, ist die Menge der potentiell verfügbaren Parameter groß. Unter natürlicheren Bedingungen hätte ein Parasitoid zusätzlich noch sonstige biotische (Konkurrenz) und abiotische Faktoren (Wettersituation) zu berücksichtigen sowie den eigenen inneren Status (Alter, Hunger, Müdigkeit, Eivorrat).

6.2.2 Das Zunahme-Abnahme Modell (*increment-decay model*)

Waage (1979) formulierte eine einfache Modellvorstellung zur Erklärung der Aufenthaltszeit von Parasitoiden auf Patches unterschiedlicher Qualität, die auf einem Mechanismus von Habituation¹ und Deshabituation² bzw. Sensibilisierung³ basiert. Er schlug vor, dass Parasitoiden zu Beginn der Suche die Duftstoffe eines Patches sehr deutlich wahrnehmen und daher auch die Grenze eines Patches erkennen können. Je länger ein Parasitoid aber schon in einem Patch gesucht hat, desto weniger sensibel sollte er auf den Geruch des Patches reagieren, bis er ihn schließlich nicht mehr wahrnimmt und den Patch verlässt (Habituation). Wie lange dies dauert könnte von der vorhandenen Konzentration an Kairomonen und damit von der im Patch vorhandenen Wirtsdichte abhängen. Eiablagen in Wirte sollen die Sensibilität des Weibchens für den

¹ Gewöhnung an einen bestimmten Reiz, die reversibel ist und nicht auf der Ermüdung oder Abnutzung beruht.

² Nachlassen der Gewöhnung während einer Zeit ohne den Reiz oder aufgrund eines neuen Reizes; u.U. nicht leicht von der Sensibilisierung zu unterscheiden.

³ Zunahme der allgemeinen Aufmerksamkeit und Empfänglichkeit für Reize nach Gabe eines Reizes, häufig der Habituation vorausgehend. (nach Shettleworth (1998)).

Patchgeruch wieder etwas herauf setzen (Deshabituation oder Sensibilisierung), so dass jede Parasitierung zu einer Verlängerung der Aufenthaltszeit des Parasitoiden führt. Ein solcher Mechanismus würde den Tieren erlauben, bessere Patches intensiver auszunutzen zu können als schlechtere, ohne dass ein komplexes Bild von der Qualität eines Patches entwickelt werden müsste. Selbst die bei den meisten Parasitoiden im Rahmen des Suchverhaltens beobachteten kurzen Exkursionen in die nähere Umgebung eines Patches (siehe auch Abb. 2.1.5) werden durch diese einfache Modellvorstellung erklärt. Von anderen Autoren wurden ähnliche Ansätze zur Beschreibung von Suchverhalten entwickelt, allerdings ohne dass diese sich explizit auf Parasitoiden bezogen haben (z.B. Green 1984, Iwasa et al. 1981, Mc Namara 1982).

Der von Waage (1979) formulierte Mechanismus bezieht sich zwar nur auf einen einzelnen Patchbesuch; doch zeigte Shettleworth (1998), dass dieses Modell auch leicht erweitert werden könnte, um ebenfalls die Begegnungsrates eines Parasitoiden mit Patches zu berücksichtigen: Zusätzlich zu der während eines Patchbesuches erfolgten Desensibilisierung (Habituation) in Bezug auf die chemischen Komponenten des Patches sollte eine Sensibilisierung (im Sinne der Deshabituation) für den Patchgeruch

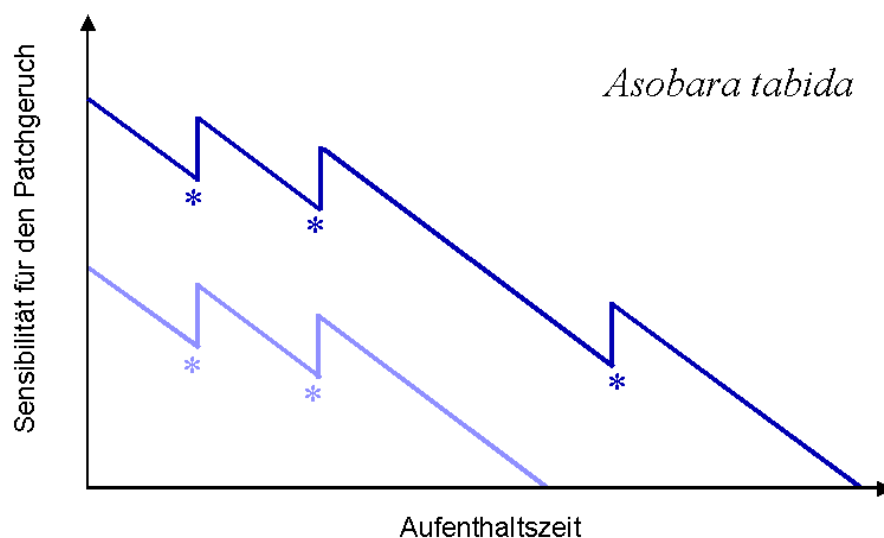


Abb 6.2.2: Ein mechanistisches Modell dafür, wie *Asobara tabida* Informationen über die Patch- und die Habitatqualität umsetzen könnte: Die Sensibilität eines Weibchens für den Patchgeruch nimmt zwar mit zunehmender Aufenthaltszeit auf einem Patch ab, wird aber andererseits auch durch jede erfolgte Eiablage, durch Sternchen gekennzeichnet, wieder etwas herauf gesetzt. Je weiter sich die Sensibilität dem Nullpunkt nähert, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, dass das Weibchen den Patch verlässt. Vergehen nur kurze Zeitintervalle zwischen zwei Patchbesuchen, erfolgt nur eine geringe Deshabituation, wodurch die Sensibilität für den Patchgeruch auf dem zweiten Patch (hellblaue Linie), von Anfang an schwächer ausgeprägt ist als während des ersten Patchbesuches (dunkelblaue Linie), was wiederum zu einem früheren Verlassen des Patches führt.

erfolgen, wenn sich der Parasitoid gerade nicht auf einem Patch befindet. Die Zeit zwischen zwei Patchbesuchen würde demnach bestimmen können, wie intensiv das Parasitoidenweibchen den Patchgeruch wahrnimmt und damit, wie lange es auf dem nächsten Patch, den es findet, bleiben wird (Abb. 6.2.1). Die in der vorliegenden Arbeit dargestellten Daten liefern meines Wissens den ersten empirischen Beleg dafür, dass die von Shettleworth vorgeschlagene Erweiterung des Zunahme-Abnahme Modells mit dem tatsächlichen Verhalten von Parasitoiden übereinstimmen kann. Zumindest für *A. tabida* scheint diese Modellvorstellung das tatsächliche Verhalten der Weibchen sehr gut zu beschreiben (Thiel & Hoffmeister, im Druck; Abb. 6.2.2).

Ein Nachteil an dem bisherigen Modell ist allerdings, dass es sehr explizit von Habituation und Deshabituation bzw. Sensibilisierung in Bezug auf den Geruch des Patches ausgeht, um die beobachteten Aufenthaltszeiten zu erklären. Andere Faktoren, wie die Qualität der Wirtsart, Begegnungen mit Konkurrentinnen oder der Einfluss unterschiedlicher Lebenszyklen, lassen sich daher nicht ohne weiteres in das Modell integrieren. Ich schlage daher vor, das Modell etwas weiter zu fassen: Anstatt von der

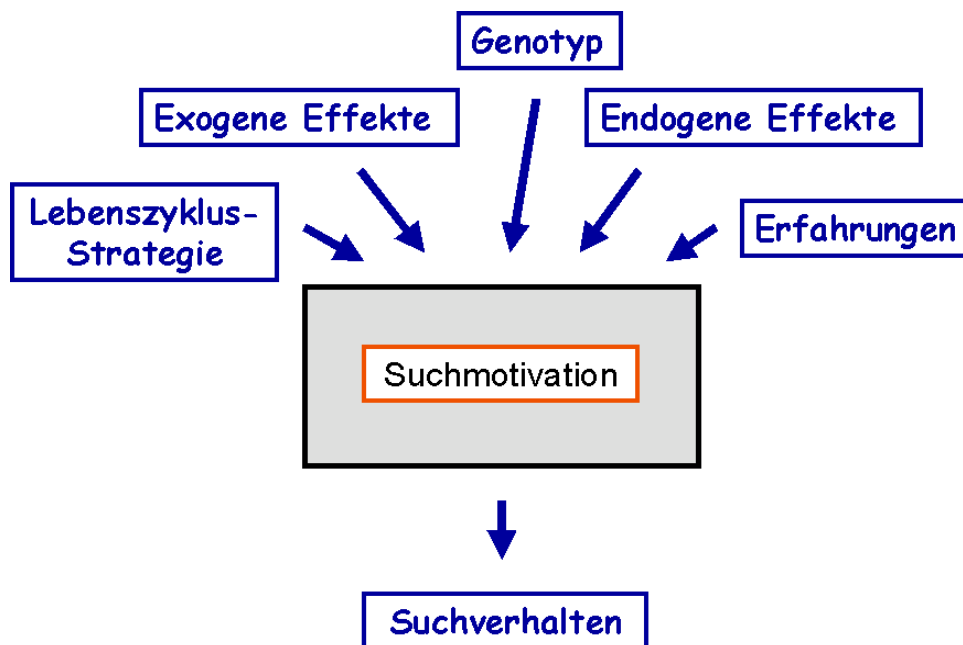


Abb. 6.2.3: Schematische *Black Box* - Darstellung, wie externe und interne Faktoren auf die generellen „Suchmotivation“ eines Parasitoiden wirken könnten. Diese Motivation eines Weibchens sollte wiederum beeinflussen, wie sensibel es auf den Duft eines Patches reagiert und damit auch, wie lange es auf dem Patch suchen wird. Ob sich die verschiedenen Faktoren negativ, positiv oder neutral auf die Suchmotivation auswirken, bzw. wie stark sich diese auf die Sensibilität für den Patchgeruch auswirkt, sollte durch die Lebenszyklus-Strategie (s. Abschnitt 6.1.4) des Parasitoiden bestimmt werden.

Wahrnehmung des Patchgeruches auszugehen (einer Annahme, deren Gültigkeit meines Wissens bislang auch noch nicht überprüft wurde), sollte man allgemein von einer „Suchmotivation“ des Parasitoiden sprechen. Diese muss allerdings als eine zur Zeit nicht näher zu definierende *Black Box* betrachtet werden (Abb. 6.2.3). Die Suchmotivation eines Parasitoiden sollte durch verschiedene Faktoren, wie sie in Abschnitt 6.1 genannt wurden, beeinflusst werden und sich darauf auswirken, wie lange ein Weibchen unter den gegebenen Umständen auf einem Patch zu suchen bereit ist (Abb. 6.2.3). Die Wichtigkeit, die generelle Motivation eines Tieres für korrekte Vorhersagen von Verhaltensweisen mit einzubeziehen wurde im Zusammenhang mit dem Lernverhalten bereits häufiger diskutiert (Dukas 1998, Papaj & Lewis 1993, Shettleworth 1998).

Durch das Ersetzen des Modellparameters „Wahrnehmung des Patchgeruchs“ durch den allgemeineren Begriff der Suchmotivation kann das Zunahme-Abnahme Modell nun auch auf die Beschreibung des Suchverhaltens von *V. canescens* angewendet werden, wie es sich aus den in der vorliegenden Arbeit geschilderten Experimenten darstellt. Hierbei ist besonders zu berücksichtigen, dass eine erfolgreiche Parasitierung eines Wirtes, anders als bei *A. tabida*, keinen positiven, sondern einen negativen Effekt auf die Aufenthaltsdauer der Parasitoiden hatte (*decremental search mechanism*). Nimmt man einen Einfluss der jeweiligen Lebenszyklus-Strategie der beiden untersuchten Typen von *V. canescens* daraufhin an, wie sich ihre jeweilige Suchmotivation verändert, lassen sich sowohl die Aufenthaltszeiten der V-Typ Weibchen als auch die der S-Typ Weibchen darstellen (Abb. 6.2.4).

Ob Parasitoiden einen *incremental* oder einen *decremental search mechanism* nutzen, welche Lebenszyklus-Strategie sie verfolgen und welche Erfahrungen sie im Laufe ihres Lebens machen, hängt nicht primär von phylogenetischen Zusammenhängen ab, sondern vielmehr von dem Lebensraum, in dem sie vorkommen (Godfray 1994). Es ist daher gut möglich, dass es tatsächlich einen allen Parasitoidenarten gemeinsamen Mechanismus gibt, der es ihnen ermöglicht, auf die Qualität ihres jeweiligen Habitats zu reagieren. Das hier vorgestellte Zunahme-Abnahme Modell ist trotz seiner Einfachheit dazu in der Lage, mittels des Faktors der Suchmotivation die Einflüsse unterschiedlicher Suchstrategien, Lebenszyklen oder Erfahrungen darzustellen.

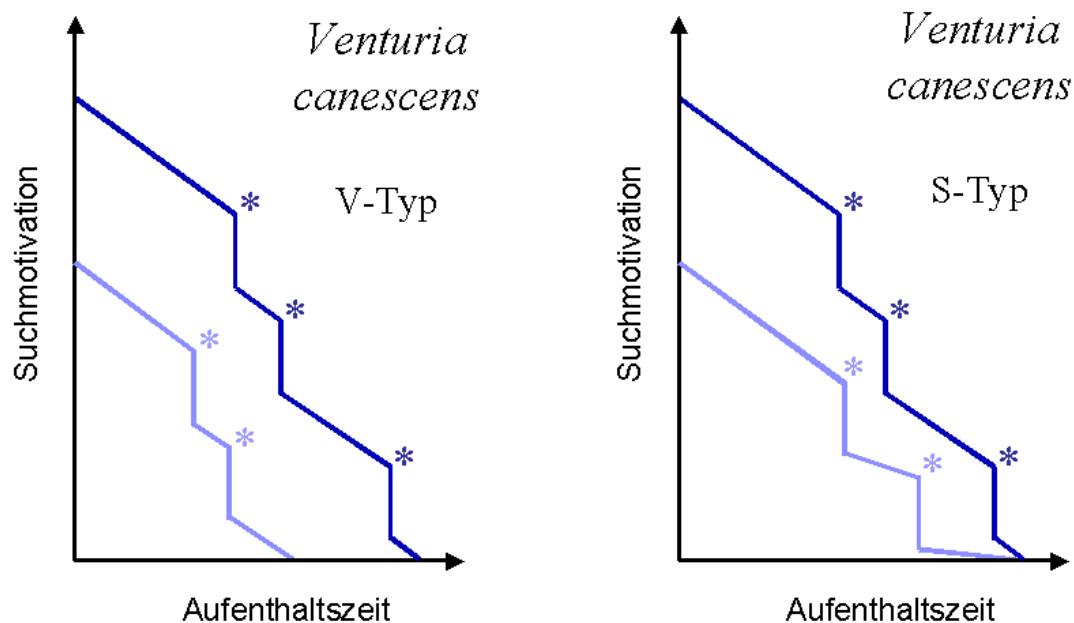


Abb. 6.2.4: Ein mechanistisches Modell dafür, wie V-Typ Weibchen (links) und S-Typ Weibchen (rechts) von *Venturia canescens* Informationen über die Patch- und die Habitatqualität umsetzen könnten: Die Suchmotivation eines Weibchens nimmt mit zunehmender Aufenthaltszeit auf einem Patch ab und wird zusätzlich auch noch durch jede erfolgte Eiablage, durch Sternchen gekennzeichnet, weiter herabgesetzt. Je weiter sich die Motivation dem Nullpunkt nähert, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, dass das Weibchen den Patch verlässt. Während kurzer Zeitintervalle zwischen Patchbesuchen erfolgt nur eine relativ geringe Steigerung der Suchmotivation, wodurch die Weibchen auf dem zweiten Patch (hellblaue Linie) eine von Anfang an geringere Suchmotivation aufweisen als während des ersten Patchbesuches (dunkelblaue Linie). Beim V-Typ führt dies, zusätzlich noch durch eine Erhöhung der Sucheizienz verstärkt, zu einem früheren Verlassen des zweiten Patches (A). Hingegen wurde der S-Typ zunehmend wählerischer in Bezug auf die zur Eiablage ausgewählten Wirte, die Effizienz nahm daher ab. Der Befund, dass die S-Typ Weibchen den zweiten Patch mit Wirten genauso lange absuchten wie den ersten könnte durch eine sich mit jeder Eiablage verändernde Geschwindigkeit, mit der die Sensibilität für den Patchgeruch abnimmt, erklärt werden.

6.3 Ein Ausblick

Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Experimente zum Such- und Lernverhalten parasitischer Wespen fanden unter stark kontrollierten Laborbedingungen statt. Durch sie ist es gelungen, Fähigkeiten von parasitischen Wespen zu erkennen, die bisher in komplexeren Versuchsansätzen oder durch Freilandbeobachtungen entweder übersehen oder aber nicht explizit zugeordnet werden konnten. Der nächste Schritt sollte nun allerdings dahin gehen, die Gültigkeit der im Labor erhobenen Daten mittels geeigneter Experimente auch für das Freiland zu zeigen. Verschiedentlich liegen auch bereits Daten vor, die zu Vergleichen herangezogen werden können, z.B. über die Zeit, die Parasitoiden im Freiland benötigen, um Patches zu finden (Desouhant et al. 2003, Driessen & Hemerik 1992, Ellers et al. 1998, Janssen et al. 1988), über die Energieressourcen, die dabei verbraucht werden (Casas et al. 2003, Ellers et al. 1998) oder darüber, wie sich die Parasitierungsraten in Patches mit zunehmendem Abstand der Patches zueinander verändert (Cronin & Strong 1999). Auch mathematische Modelle können ein geeignetes Werkzeug sein, die Effekte von verschiedenen Habitaten auf das Verhalten der Parasitoiden abzuschätzen und zu beschreiben (Clark & Mangel 2000, Hassell 2000, Mangel & Clark 1988). Die so gewonnenen Erkenntnisse könnten sich eventuell auch für Verbesserungen des Einsatzes von Parasitoiden in der biologischen Schädlingsbekämpfung nutzen lassen.

Ein weiterer interessanter Aspekt ergibt sich dadurch, dass sich die S-Typ Weibchen von *Venturia canescens* weder in das gängige Verhaltensschema eines zeit-limitierten noch in das eines ei-limitierten Parasitoiden einordnen ließen. Diesen Kategorien wurden Parasitoiden bisher zumeist aufgrund morphologischer Merkmale zugeordnet (Eivorrat beim Schlupf, Godfray 1994) und die vorliegende Arbeit zeigt, dass eine solche Zuordnung auch der Überprüfung durch Verhaltensbeobachtungen bedarf.

Weiterführende Versuche sind erstrebenswert um zeigen zu können, dass das bei den S-Typ Weibchen beobachtete Verhalten tatsächlich in erster Linie dem Erhalt der genetischen Variabilität dient.

In anderer Hinsicht haben die dargestellten Experimente ebenfalls neue Erkenntnisse bringen können. Bislang war es noch nicht als gesichert anzusehen, ob Parasitoiden tatsächlich Informationen, die sie während der Wirtssuche aufnehmen, nutzen können,

um die Qualität ihres Lebensraumes abzuschätzen. Es zeigte sich, dass die beobachteten Verhaltensänderungen der Tiere tatsächlich auf Lernprozessen beruhen, die sich durch ein auf der Suchmotivation des Parasitoiden aufbauendes Zunahme-Abnahme Modell sehr gut beschrieben lassen. Interessant wäre es nun, die physiologischen Grundlagen der Informationsverarbeitung herausarbeiten zu können.

7

Zusammenfassung

7 Zusammenfassung

Spätestens seit der Entwicklung des Grenzertragstheorems durch Charnov (1976) geht man in der Verhaltensökologie davon aus, dass Tiere ihr Suchverhalten danach ausrichten, ob sie sich in einem eher reichhaltigen oder aber eher ressourcenarmen Habitat befinden. Es wird vermutet, dass dieses Anpassungsvermögen darauf beruht, dass die Tiere Parameter, die Auskunft über die aktuelle Qualität des Habitats geben, wahrnehmen und umsetzen können. Tatsächlich ist diese Annahme aber bisher in nur wenigen Experimenten getestet worden, die zudem keine eindeutigen Schlussfolgerungen über die Ursachen der beobachteten Verhaltensplastizität zuließen.

Mein Ziel war es daher, unter kontrollierten Versuchsbedingungen Experimente durchzuführen, die eine kontinuierliche Beobachtung des Versuchstieres und eine Analyse sämtlicher das Verhalten potenziell beeinflussender Faktoren ermöglichten. Diese Untersuchungen wurden mit zwei Arten parasitischer Wespen durchgeführt, der Brackwespe *Asobara tabida* Nees sowie der Schlupfwespe *Venturia canescens* (Gravenhorst). Für beide Arten lagen bereits umfangreiche Basisdaten vor, wie sie zur Interpretation komplexerer Verhaltensanalysen notwendig sind. Zur Fortpflanzung legen diese Parasitoiden jeweils ein Ei in den Körper einer Insektenlarve hinein, die dem sich entwickelnden Parasitoiden als Nahrung dient. Die Insektenlarven sind in räumlich begrenzten Arealen eines Habitats zu finden, den sog. Patches. Die Arbeitshypothese war, dass die Zeit, die ein Parasitoidenweibchen auf einem einzelnen Patch nach Wirtslarven zu suchen bereit ist, sich abhängig von drei Faktoren ergeben sollte, nämlich der Qualität des zur Zeit abgesuchten Patches, der Qualität der zuvor besuchten Patches sowie der Rate, mit der neue Patches aufgefunden werden.

Die durchgeführten Versuche bestanden jeweils aus Serien von sequentiellen Patchbesuchen, in denen entweder die Qualität der einzelnen Patches durch Verwendung unterschiedlicher Wirtsdichten und -arten manipuliert wurde oder aber das Zeitintervall, das zwischen den einzelnen Patchbesuchen verging.

Es stellte sich heraus, dass *Asobara tabida* Weibchen tatsächlich auf die Begegnungsrates mit wirtshaltigen Patches reagieren können: Während jeder einzelne Patch sehr intensiv abgesucht und ausgebeutet wurde, wenn jeweils 24 Stunden zwischen den

Patchbesuchen lagen, wurden sowohl die Aufenthaltszeit auf einem Patch als auch die Zahl der jeweils parasitierten Larven deutlich reduziert, wenn die Zeit jeweils nur fünf Minuten betrug. Waren die Zeitintervalle zwischen zwei Patchbesuchen variabel, so stiegen die Aufenthaltszeit eines Weibchens auf dem zweiten Patch und die Zahl der parasitierten Larven stetig mit der Länge des zuvor vergangenen Zeitintervalls an. Überschritten die Zeitintervalle jedoch eine Länge von etwa zwei Stunden, war kein Unterschied mehr zwischen dem ersten und dem zweiten Patchbesuch festzustellen. Für *A. tabida* konnte eine deutliche Reaktion auf die Qualität des aktuell abgesuchten Patches gezeigt werden. Machten die Weibchen zudem vor einem Patchbesuch Erfahrungen mit Patches, die aufgrund einer relativ ungeeigneten Wirtsart von schlechter Qualität waren, wurde der Patch deutlich intensiver abgesucht, als wenn alle zuvor besuchten Patches geeignete Wirte enthalten hatten. Die Anzahl der Larven, die während eines vorangegangenen Patchbesuches gefunden worden waren, veränderten das Suchverhalten auf dem folgenden Patch hingegen kaum und gleiches galt für Patches, die ausschließlich bereits parasitierte Larven enthielten. Ferner beeinflusste das Alter die Suchstrategie der Tiere, indem ältere Weibchen Patches generell länger absuchten als jüngere Tiere; auch individuenpezifische Unterschiede spielten bei der Zeitallokation eine Rolle. Die beobachteten Verhaltensänderungen konnten auf die unterschiedlichen Vorerfahrungen der Weibchen zurückgeführt werden da andere Faktoren, wie z.B. Ermüdung oder Größe des Eivorrats, nur einen unzureichenden Erklärungswert aufwiesen.

Von *V. canescens* konnten zwei verschiedene Typen getestet werden. Der eine Typ verfügt über einen thelytoken (rein parthenogenetischen) Reproduktionsmodus und kommt in Habitaten vor, in denen die Patch- und Wirtsabundanz stark variieren kann (V-Typ). Der andere Typ vermehrt sich, wie die meisten Hymenopteren, arrhenotok und lebt in Habitaten, in denen die Wirtsverfügbarkeit auf einem niedrigen Niveau stabil ist (S-Typ). Die anfängliche Erwartung war, dass es für die V-Typ Weibchen wichtiger sein sollte als für die S-Typ Weibchen, auf Informationen zur aktuellen Habitatqualität reagieren zu können. Die Reaktion des V-Typs auf unterschiedliche Erfahrungen sollte daher stärker ausgeprägt sein als die des S-Typs. Diese Hypothese konnte falsifiziert werden; beide Typen waren gleichermaßen dazu in der Lage, Informationen über die aktuelle Patchverfügbarkeit aufzunehmen und umzusetzen. Während der V-Typ allerdings die für die Wirtssuche aufgewendete Zeit zu optimieren schien, war es für

den S-Typ von Priorität, die Nachkommen über möglichst viele Patches zu verteilen. Dieses Verhalten wurde als eine Strategie zur Inzuchtvermeidung gedeutet.

Alterseffekte, wie oben für *A. tabida* erwähnt, spielten nur hinsichtlich der Zeitallokation des V-Typs eine Rolle. Allein beim S-Typ ergaben sich signifikante Unterschiede im Suchverhalten zwischen Weibchen, die von unterschiedlichen Orten in Europa stammten. Zudem zeigte der V-Typ in Experimenten, in denen die zuvor er-fahrene Patchqualität manipuliert wurde, Verhaltensveränderungen, die seine Effizienz bei hoher Wirtsverfügbarkeit steigerten.

Durch die in der vorliegenden Arbeit dargestellten Experimente konnte deutlich gemacht werden, dass das Aufnehmen und Umsetzen von Informationen tatsächlich eine große Bedeutung für das Verhalten von parasitischen Wespen haben kann. Neben der ökologischen Relevanz dieser Befunde werden abschließend Modellvorstellungen zum Lernverhalten diskutiert, mittels derer sich die bei den Parasitoiden beobachtete Verhaltensplastizität beschreiben lässt.

8

Summary

8 Summary

At least since the development of the marginal value theorem by Charnov (1976) behavioural ecologists regard most animals as being able to adjust their foraging behaviour in a way that matches their environmental situation. The ability to adjust to the different requirements of either poor habitats or those quite rich in resources, is thought to be due to the animals ability to seek and use information indicating the current habitat quality. However, this assumption has rarely been tested in experiments that allowed for an unequivocal analysis of the mechanisms underlying the observed behavioural plasticity.

Thus, I aimed at carrying out experiments that allowed for continuous observation of the animals tested and for which all parameters known to potentially influence searching behaviour could be analyzed afterwards. These experiments were done using two species of parasitic wasps, the braconid *Asobara tabida* Nees and the ichneumonid *Venturia canescens* (Gravenhorst). For both, a huge background on behavioural data was already available to aid the interpretation of the complex results gained. For reproduction, these wasps have to lay an egg inside the body of an insect larva, from which the developing parasitoid will feed. The host larvae are distributed patchily across the habitat. It was hypothesized that the time parasitoid females spend searching a single patch for the concealed larvae would depend on the quality of that patch, on the quality of other patches searched previously, and on the patch encounter rate.

Each experiment consisted of a series of sequential patch visits. Either the quality of the patches searched was manipulated by using different host densities and host species or the time interval between patch visits was varied.

It became obvious that females of *A. tabida* are well able to respond to the encounter rate with patches: while they searched each patch thoroughly if they got the next patch only 24 h later, patch residence times as well as numbers of ovipositions were reduced, if the females had experienced an interval of only five minutes between visits. In experiments, in which females were subjected to variable time intervals between two patches, the time spent on the second patch and the number of ovipositions increased steadily with increasing time between the two visits. If the time interval between visits

was longer than about two hours, wasp behaviour on patch 2 became indistinguishable from that on patch 1. *A. tabida* was also able to assess the quality of the patch currently searching on. Additionally, the females increased residence times if they had had experience with a low quality patch that had contained an inferior host species, before they visited the test patch in comparison to females that had experienced only patches with hosts suitable for parasitoid development. However, neither different hosts densities in a patch nor visits, during which only already parasitized hosts had been encountered, influenced a wasps behaviour during subsequent visits. The age of a female had a strong impact on her searching strategy: older females stayed longer during all of the patch visits than younger ones did. Additionally, time allocation could also vary from wasp to wasp. For those changes observed in the searching behaviour, the use of foraging information remained as the only explanation, since other parameters, like fatigue or egg load, were only of insufficient explanatory value.

For *Venturia canescens*, two different types of wasps were tested. One type shows a thelytokous mode of reproduction and usually lives in habitats in which patch as well as host abundance can be highly variable (v-type). The other type reproduces in the arrhenotokous way of most hymenoptera and stems from environments in which host availability is quite stable at a low level (s-type). It was the initial expectation, that information indicating current habitat quality should be of a higher value to the v-type females than to the s-type females. Therefore, the v-type was expected to respond more readily to experience than the s-type. However, this hypothesis was falsified, since both types of wasps were equally capable of gaining and using information on the current availability of host patches. While the v-type behaved as one could expect from an organism optimizing the time spent foraging, the s-type seemed to aim at spreading its offspring as far as possible, which is interpreted as an inbreeding avoidance strategy. Effects of wasp age, as mentioned for *A. tabida*, only played a role in patch time allocation in the v-type. On the other hand, behavioural differences between females that originated from different places in Europe were only significant in the s-type wasps. Additionally, in response to the host density encountered during previous patch visits, the v-type showed behavioural changes that increased its searching efficiency.

The results presented in this thesis clearly demonstrate that the use of foraging information really can have a strong impact on parasitoid searching behaviour. Along

with the ecological relevance of these findings also learning mechanisms are discussed that describe how adaptive behavioural plasticity could be achieved by insect parasitoids.

Referenzen

*Ich verdanke meine Werke keineswegs meiner eigenen Weisheit
allein, sondern Tausenden von Dingen und Personen außer mir,
die mir dazu das Material boten. – Johann W. v. Goethe, 1832*

9.1 Literaturverzeichnis

- Alcock, J.** (1989). *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sunderland, Sinauer Associates.
- Andres, H.-J.** (1986). *GLIM: Verallgemeinerte lineare Modelle*. Braunschweig, Vieweg.
- Arthur, P. A.** (1971). Associative learning by *Nemeritis canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Canadian Entomologist* **103**: 1137-1141.
- Begon, M. E., Harper, J. L. und Townsend, D. J.** (1998). *Ökologie*. Heidelberg, Spektrum Akademischer Verlag.
- Beling, I.** (1932). Zur Biologie von *Nemeritis canescens* Grav. (Hymen. Ophion). *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **19**: 223-249.
- Beukeboom, L. W.** (2001). Single-locus complementary sex determination in the ichneumonid *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera). *Netherlands Journal of Zoology* **51**: 1-15.
- Beukeboom, L. W., Ellers, J. und van Alphen, J. J. M.** (2000). Absence of single-locus complementary sex determination in the braconid wasps *Asobara tabida* and *Alysia manducator*. *Heredity* **84**: 29-36.
- Beukeboom, L. W. und Pijnacker, L. P.** (2000). Automictic parthenogenesis in the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) revisited. *Genome* **43**: 939-944.
- Brunner, D., Kacelnik, A. und Gibbon, J.** (1992). Optimal foraging and timing processes in the starling, *Sturnus vulgaris*: Effect of inter-capture interval. *Animal Behaviour* **44**: 597-613.
- Carton, Y., Bouletreau, M., van Alphen, J. J. M. und van Lenteren, J. C.** (1986). The *Drosophila* parasitic wasps. In: *The genetics and biology of Drosophila*. Ed. M. Ashburner, H.L. Carson und J.N. Thompson. Orlando (USA), Academic Press. Vol. 3e: 347-394.
- Casas, J., Driessen, G., Mandon, N., Wielaard, S., Desouhant, E., van Alphen, J. J. M., Lapchin, L., Rivero, A., Christides, J. P. und Bernstein, C.** (2003). Energy dynamics in a parasitoid foraging in the wild. *Journal of Animal Ecology* **72**: 691-697.
- Charnov, E. L.** (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* **9**: 129-136.
- Chassain, C. und Bouletreau, M.** (1987). Genetic variability in the egg-laying behaviour of *Trichogramma maidis*. *Entomophaga* **32**: 149-157.
- Clark, C. W. und Mangel, M.** (2000). *Dynamic state variable models in ecology - Methods and applications*. New York, Oxford University Press.
- Collins, M. D. und Dixon, A. F. G.** (1986). The effect of egg depletion on the foraging behaviour of an aphid parasitoid. *Journal of Applied Entomology* **102**: 342-352.
- Cook, R. M. und Cockrell, B. J.** (1978). Predator ingestion rate and its bearing on feeding time and the theory of optimal diets. *Journal of Animal Ecology* **46**: 115-125.
- Corbet, S. A.** (1971). Mandibular gland secretion of larvae of the flour moth, *Anagasta kuehniella*, contains an epideictic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenopteran parasite. *Nature* **232**: 481-484.
- Corley, J. C.** (1999). Host density signal in relation to aggregation in the parasitoid *Venturia canescens*. *Netherlands Journal of Zoology* **49**: 97-109.
- Cowie, R. J.** (1977). Optimal foraging in great tits, *Parus major*. *Nature* **268**: 137-139.

- Crawley, J.** (1993). *GLIM for Ecologists*, Blackwell Scientific Publications.
- Cronin, J. T. und Strong, D. R.** (1999). Dispersal-dependant oviposition and the aggregation of parasitism. *American Naturalist* **154**: 23-36.
- Cuthill, I. C., Haccou, P. & Kacelnik, A.** (1994). Starlings (*Sturnus vulgaris*) exploiting patches: response to long term changes in travel time. *Behavioral Ecology* **5**: 81-90.
- Desouhant, E., Driessen, G., Lapchin, L., Wielaard, S. und Bernstein, C.** (2003). Dispersal between host populations in field conditions: navigation rules in the parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology* **28**: 257-267.
- Dicke, M., van Lenteren, J. C., Boskamp, G. J. F. und van Voorst, R.** (1985). Intensification and prolongation of host searching in *Leptopilina heterotoma* (Thomson) (Hymenoptera: Eucoilidae) through a kairomone produced by *Drosophila melanogaster*. *Journal of Chemical Ecology* **11**: 125-136.
- Driessen, G. und Bernstein, C.** (1999). Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology* **68**: 445-459.
- Driessen, G., Bernstein, C., van Alphen, J. J. M. und Kacelnik, A.** (1995). A count-down mechanism for host search in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology* **64**: 117-125.
- Driessen, G. und Hemerik, L.** (1992). The time and egg budget of *Leptopilina clavipes*, a parasitoid of larval *Drosophila*. *Ecol. Entomol.* **17**: 17-27.
- Dukas, R.** (1998). Evolutionary ecology of learning. In: *Cognitive ecology*. Ed. R. Dukas. Chicago, University of Chicago Press: 129-174.
- Ellers, J.** (1997). Life history evolution in *Asobara tabida*: plasticity in allocation of fat reserves to survival and reproduction. *Journal of Evolutionary Biology* **10**: 771-785.
- Ellers, J., van Alphen, J. J. M. und Sevenster, J. G.** (1998). A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *Journal of Animal Ecology* **67**: 318-324.
- Fink, U. und Völkl, W.** (1995). The effect of abiotic factors on foraging and oviposition success of the aphid parasitoid, *Aphidius rosae*. *Oecologia* **103**: 371-378.
- Fletcher, J. P., Hughes, J. und Harvey, I. F.** (1994). Life expectancy and egg load affect oviposition decisions of a solitary parasitoid. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **258**: 163-167.
- Fleury, F., Allemand, R., Vavre, F., Fouillet, P. und Bouletreau, M.** (2000). Adaptive significance of a circadian clock: Temporal segregation of activities reduces intrinsic competitive inferiority in *Drosophila* parasitoids. *Proceedings of the Royal Society of London B.* **267**: 1005-1010.
- Galis, F. und van Alphen, J. J. M.** (1981). Patch time allocation and search intensity of *Asobara tabida* Nees (Braconidea), a larval parasitoid of *Drosophila*. *Netherlands Journal of Zoology* **31**: 596-611.
- Godfray, H. C. J.** (1994). *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton, N.Y., Princeton University Press.
- Godfray, H. C. J. und Shimada, M.** (1999). Parasitoids as model organisms for ecologists. *Researches on Population Ecology* **41**: 3-10.
- Godfray, H. C. J. und Waage, J. K.** (1988). Learning in parasitic wasps. *Nature* **331**: 211.
- Green, R. F.** (1984). Stopping rules for optimal foragers. *American Naturalist* **123**: 30-43.

- Haccou, P., de Vlas, S. J., van Alphen, J. J. M. und Visser, M. E.** (1991). Information processing by foragers: effects of intra-patch experience on the leaving tendency of *Leptopilina heterotoma*. *Journal of Animal Ecology* **60**: 93-106.
- Harvey, J. A., Harvey, I. F. und Thompson, D.** (1993). The effect of superparasitism on development of the solitary parasitoid wasp, *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ecological Entomology* **18**: 203-208.
- Hassell, M. P.** (1978). Functional Responses. In: *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Ed. M. P. Hassell. Princeton, N.J., Princeton University Press.
- Hassell, M. P.** (2000). *The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions*. Oxford, Oxford University Press.
- Hassell, M. P., Lawton, J. H. und Beddington, J. R.** (1977). Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *Journal of Animal Ecology* **46**: 249-262.
- Hemerik, L., Driessen, G. und Haccou, P.** (1993). Effects of intra-patch experiences on patch time, search time and searching efficiency of the parasitoid *Leptopilina clavipes*. *Journal of Animal Ecology* **62**: 33-44.
- Henneman, M. L., Papaj, D. R., Figueredo, A. J. und Vet, L. E. M.** (1995). Egg-laying experience and acceptance of parasitized hosts by the parasitoid, *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). *Journal of Insect Behavior* **8**: 331-342.
- Hilborn, R. und Mangel, M.** (1997). *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- Hochberg, M. E. und Ives, A. R.** (2000). *Parasitoid population biology*. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Hoffmeister, T. S. und Rohlfs, M.** (2001). Aggregative egg distributions might promote species coexistence - but why do they exist? *Evolutionary Ecology Research* **3**: 37-50.
- Hoffmeister, T. S., Thiel, A., Kock, B., Babendreier, D. und Kuhlmann, U.** (2000). Pre-patch experience affects the egg distribution pattern in a polyembryonic parasitoid of moth egg batches. *Ethology* **106**: 145-157.
- Holling, C. S.** (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* **91**: 385-398.
- Hubbard, S. F. und Cook, R. M.** (1978). Optimal foraging by parasitoid wasps. *Journal of Animal Ecology* **47**: 593-604.
- Hubbard, S. F., Harvey, I. F. und Fletcher, J. P.** (1999). Avoidance of superparasitism: a matter of learning? *Animal Behaviour* **57**: 1193-1197.
- Hubbard, S. F., Marris, G., Reynolds, A. und Rowe, G. W.** (1987). Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. *Journal of Animal Ecology* **56**: 387-401.
- Iwasa, Y., Higashi, M. und Yamamura, N.** (1981). Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist* **117**: 710-723.
- Janssen, A., Driessen, G., de Haan, M. und Roodbol, N.** (1988). The impact of parasitoids on natural populations of temperate woodland *Drosophila*. *Netherlands Journal of Zoology* **38**: 61-73.
- Kacelnik, A.** (1984). Central place foraging in Starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence times. *Journal of Animal Ecology* **53**: 283-299.
- Kacelnik, A. T., I.A.** (1992). Psychological mechanisms and the marginal value theorem: effect of variability in travel time on patch exploitation. *Animal Behaviour* **43**: 313-322.

- Kraaijeveld, A. R. und Godfray, H. C. J.** (1999). Geographic patterns in the evolution of resistance and virulence in *Drosophila* and its parasitoids. *American Naturalist* **153**: S61-S74.
- Kraaijeveld, A. R., Nowee, B. und Najem, R. W.** (1995). Adaptive variation in host-selection behaviour of *Asobara tabida*, a parasitoid of *Drosophila* larvae. *Functional Ecology* **9**: 113-118.
- Li, C., Roitberg, B. D. und Mackauer, M.** (1997). Effects of contact kairomone and experience on initial giving-up time. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **84**: 101-104.
- Mangel, M.** (1993). Motivation, learning, and motivated learning. In: *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives*. Ed. D. R. Papaj und A. C. Lewis. New York, Chapman & Hall: 158-173.
- Mangel, M. und Clark, C. W.** (1988). *Dynamic Modelling in Behavioral Ecology*. Princeton, Princeton University Press.
- Marris, G., Hubbard, S. F. und Hughes, J.** (1986). Use of patchy resources by *Nemeritis canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). I. Optimal solutions. *Journal of Animal Ecology* **55**: 631-640.
- Maynard Smith, J.** (1978). *The Evolution of Sex*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Mc Namara, J.** (1982). Optimal patch use in a stochastic environment. *Theoretical Population biology* **21**: 269-288.
- Mc Namara, J.** (1998). Phenotypic plasticity in fluctuating environments: consequences of the lack of individual optimization. *Behavioral Ecology* **9**: 642-648.
- Mc Namara, J. M. und Houston, A. I.** (1985). Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology* **117**: 231-249.
- Mc Namara, J. M. und Houston, A. I.** (1987). Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology* **125**: 385-395.
- Mc Namara, J. M. und Houston, A. I.** (1996). State dependent life histories. *Nature* **380**: 215-221.
- Mery, F. und Kawecki, T. J.** (2002). Experimental evolution of learning ability in fruit flies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**: 14274-14279.
- Mettke-Hoffmann, C., Winkler, H. und Leisler, B.** (2002). The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology* **108**: 249-272.
- Nelder, J. A. und Weddenburn, R. W. M.** (1972). Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society A* **135**: 370 -384.
- Nolfi, S. und Floreano, D.** (1999). Learning and Evolution. In: *Autonomous Robots. The Biology, Intelligence, and Technology of Self-Organizing Machines*. Ed. S. Nolfi, MIT Press/Bradford Books: 89-113.
- Nonacs, P.** (2001). State dependent behavior and the marginal value theorem. *Behavioral Ecology* **12**: 71-83.
- Odling-Smee, L. und Braithwaite, V. A.** (2003). The influence of habitat stability on landmark use during spatial learning in the threespined stickleback. *Animal Behaviour* **65**: 701-707.
- Papaj, D. R. und Lewis, A. C.** (1993). *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives*. New York, Chapman & Hall.
- Papaj, D. R. und Prokopy, R. J.** (1989). Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Reviews of Entomology* **34**: 315-350.

- Parker, G. A.** (1978). Searching for mates. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Ed. J. R. Krebs und N. B. Davis. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 214-244.
- Prince, G. J.** (1976). Laboratory biology of *Phaenocarpa persimilis* Papp (Braconidae; Alysiinae) a parasitoid of *Drosophila*. *Australian Journal of Zoology* **24**: 249-264.
- Püttker, t.** (2002). Lokale Artendiversität auf ephemeren Ressourcen. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Ökologie. Kiel, CAU.
- Rogers, D.** (1972). The ichneumon wasp *Venturia canescens*: oviposition and avoidance of superparasitism. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **15**: 190-194.
- Rohlf, M.** (1999). Eiablageverhalten von *Drosophila subobscura* und dessen Fitnesskonsequenzen: eine Analyse auf der Basis individuellen Verhaltens. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Ökologie. Kiel, CAU.
- Roitberg, B. D.** (1989). The cost of reproduction in rosehip flies, *Rhagoletis basiola*: eggs are time. *Evolutionary Ecology* **3**: 183-188.
- Roitberg, B. D.** (1990a). Optimistic and pessimistic fruit flies: evaluating fitness consequences of estimation errors. *Behaviour* **114**: 65-82.
- Roitberg, B. D.** (1990b). Variation in behaviour of individual parasitic insects: bane or boon? *Critical issues in biological control* Ed. M. Mackauer, L.E. Ehler, J. Roland, Hants, UK: 25-39: .
- Roitberg, B. D., Sircom, J., Roitberg, C. A., van Alphen, J. J. M. und Mangel, M.** (1993). Life expectancy and reproduction. *Nature* **364**: 108.
- Rosenheim, J. A.** (1996). An evolutionary argument for egg limitation. *Evolution* **50**: 2089-2094.
- Rosenheim, J. A.** (1993). Comparative and experimental approaches to understanding insect learning. In: *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives*. Ed. D. R. Papaj und A. C. Lewis. New York, Chapman & Hall: 273-307.
- Rosenheim, J. A.** (1999). The relative contributions of time and eggs to the cost of reproduction. *Evolution* **53**: 376-385.
- Rosenheim, J. A. und Rosen, D.** (1991). Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: Distinguishing the influences of egg load and experience. *Journal of Animal Ecology* **60**: 873-893.
- Ruxton, G. D. und Colegrave, N.** (2003). *Experimental design for the life sciences*. Oxford, Oxford University Press.
- Salt, G.** (1976). The hosts of *Nemeritis canescens*, a problem in the host specificity of insect parasitoids. *Ecological Entomology* **1**: 63-67.
- SAS Institute Inc** (1999). SAS OnlineDoc®, Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Schmidt, J. M. und Smiths, J. J. B.** (1987). Short interval time measurement by a parasitoid wasp. *Science* **237**: 903-905.
- Schmid-Hempel, P., Kacelnik, A. und Houston, A. I.** (1985). Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 61-66.
- Schneider, M. V.** (2003). Modes of reproduction in the solitary parasitoid wasp *Venturia canescens*. PhD-thesis, University of Leiden, NL.
- Schneider, M. V., Beukeboom, L. W., Driessen, G., Lapchin, L., Bernstein, C. und van Alphen, J. J. M.** (2002). Geographical distribution and genetic relatedness of sympatrical thelytokous and arrhenotokous populations of the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera). *Journal of Evolutionary Biology* **15**: 191-200.
- Sevenster, J. G., Eilers, J. und Driessen, G.** (1998). An evolutionary argument for time limitation. *Evolution* **52**: 1241-1244.

- Shaltiel, L. und Ayal, Y.** (1998). The use of kairomones for foraging decisions by an aphid parasitoid in small host aggregations. *Ecological Entomology* **23**: 319-329.
- Shettleworth, S. J.** (1984). Learning and Behavioural Ecology. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Ed. J. R. Krebs und A. J. Davis, Blackwell Scientific Publications: 170-194.
- Shettleworth, S. J.** (1998). *Cognition, Evolution and Behavior*, Oxford University Press, Inc.
- Sirot, E.** (1996). The pay-off from superparasitism in the solitary parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology* **21**: 305-307.
- Skovgard, H., Holst, N. und Nielsen, P. S.** (1999). Simulation model of the Mediterranean flour moth (Lepidoptera : Pyralidae) in Danish flour mills. *Environmental Entomology* **28**: 1060-1066.
- Stearns, S. C.** (1992). *The evolution of life histories*. Oxford, Oxford University Press.
- Stearns, S. C. und Hoekstra, R. F.** (2000). *Evolution: an introduction*. Oxford, Oxford University Press.
- Steidle, J. L. M.** (2000). Host recognition cues of the granary weevil parasitoid *Lariophagus distinguendus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **95**: 185-192.
- Steidle, J. L. M. und Loon, J. J. A.** (2003). Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **108**: 133-148
- Stephens, D. W.** (1989). Variance and the value of information. *American Naturalist* **134**: 128-140.
- Stephens, D. W.** (1993). Learning and behavioral ecology: incomplete information and environmental predictability. In: *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives*. Ed. D. R. Papaj und A. C. Lewis. New York, Chapman & Hall: 195-218.
- Stephens, D. W. und Krebs, J. R.** (1986). *Foraging Theory*. Princeton, Princeton University Press.
- Takasu, K., Ode, P. J., Antolin, M. F. und Strand, M. R.** (1997). Environmental and genetic determinants of ovicide in the parasitic wasp *Bracon hebetor*. *Behavioral Ecology* **8**: 647-654.
- Thiel, A.** (2000). Zum Wirtssuchverhalten von *Drosophila*-Parasitoiden. Diplomarbeit. Zoologisches Institut, Ökologie. Kiel, CAU.
- Thiel, A. und Hoffmeister, T. S.** (im Druck). Knowing your habitat: linking patch encounter rate and patch exploitation in parasitoids. *Behavioral Ecology*.
- van Alphen, J. J. M., Bernstein, C. und Driessen, G.** (2003). Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 81-87.
- van Alphen, J. J. M. und Drijver, R. A. B.** (1982). Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiniinae), a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. I. Host stage selection with *Drosophila melanogaster* as host species. *Netherlands Journal of Zoology* **32**: 215-231.
- van Alphen, J. J. M. und Galis, F.** (1983). Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* **52**: 937-952.
- van Alphen, J. J. M. und Janssen, A. R. M.** (1982). Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiniinae), a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. II. Host species selection. *Netherlands Journal of Zoology* **32** (2): 194-214.

- van Alphen, J. J. M. und Jervis, M. A.** (1996). Foraging behaviour. In: *Insect natural enemies. Practical approaches to their study and evaluation*. Ed. M. J. N. Kidd, Chapman & Hall: 1-62.
- van Alphen, J. J. M. und van Harsel, H. H.** (1982). Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiinae), a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. III. Host species selection and functional response. In: Foraging behaviour of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. PhD thesis by J. J. M. v. Alphen, Leiden, NL, University of Leiden.
- van Alphen, J. J. M. und Vet, L. E. M.** (1986). An evolutionary approach to host finding and selection. In: *Insect Parasitoids*. Ed. J. K. Waage und D. J. Greathead. London, Academic Press: 23-61.
- van Alphen, J. J. M. und Visser, M. E.** (1990). Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Reviews of Entomology* **35**: 59-79.
- van Roermund, H. J. W., Hemerik, L. und van Lenteren, J. C.** (1994). Influence of intrapatch experiences and temperature on the time allocation of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Insect Behavior* **7**: 483-501.
- Vet, L. E. M., Janse, C., van Achterberg, C. und van Alphen, J. J. M.** (1984). Microhabitat location and niche segregation in two sibling species of drosophilid parasitoids: *Asobara tabida* (Nees) and *A. rufescens* (Foerster) (Braconidae: Alysiinae). *Oecologia* **61**: 182-188.
- Vet, L. E. M., Lewis, W. J. und Cardé, R. T.** (1995). Parasitoid foraging and learning. In: *Chemical Ecology of Insects 2*. Ed. R. T. Cardé und W. J. Bell. New York, Chapman & Hall: 65-101.
- Visser, M. E., van Alphen, J. J. M. und Nell, H. W.** (1992). Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of pre-patch experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **31**: 163-171.
- Völkl, W. und Kraus, W.** (1996). Foraging behaviour and resource utilization of the aphid parasitoid *Pauesia unilachni*: Adaptation to host distribution and mortality risks. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **79**: 101-109.
- Vos, M., Hemerik, L. und Vet, L. E. M.** (1998). Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi-patch environments with different host distributions. *Journal of Animal Ecology* **67**: 774-783.
- Waage, J. K.** (1978). Arrestment responses of the parasitoid, *Nemeritis canescens*, to a contact chemical produced by its host, *Plodia interpunctella*. *Physiological Entomology* **3**: 135-146.
- Waage, J. K.** (1979). Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology* **48**: 353-371.
- Wajnberg, E., Fauvergue, X. und Pons, O.** (2000). Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology* **11**: 577-586
- Wajnberg, E., Rosi, M. C. und Colazza, S.** (1999). Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology* **68**: 121-133.
- Zar, J. H.** (1984). *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall.

9.2 Danksagung

Ich danke Thomas Bauer sehr für die Betreuung meiner Doktorarbeit. Und besonders dafür, dass er ein so guter „Chef“ ist, der mich meinen Weg gehen ließ, der stets aufmunternde Worte fand und bei Bedarf auch noch Zeit für Gutachten oder ähnliches hatte!

Thomas Hoffmeister danke ich für seine stete Diskussionsbereitschaft und dafür, dass er mich an seinem großen Wissensschatz über Verhaltensökologie im Allgemeinen und Parasitoiden im Speziellen, über gutes experimentelles Design und statistische Kniffe partizipieren ließ!

Thomas Bauer, Oliver Betz, Hans-Jürgen Braune, Gerard Driessen, Thomas Hoffmeister, Munjong Kolß und Marko Rohlfs danke ich für die Diskussion verschiedener Manuskripte!

Marko, einen besseren Kollegen und „Raumteiler“ als dich kann man sich kaum wünschen!

Für gute Arbeitsgruppendifkussionen und besonders für ihren Anteil daran, dass es letztlich doch gelang, den GLM auf die Spur zu kommen, danke ich den Diplomanden Munjong Kolß, Thomas Püttger und Ulf Tölch sowie Marko Rohlfs und Thomas Hoffmeister!

Dank auch an Frau Berndt für die Unmengen von gekochtem Agar und Fliegenmedium, Herrn Sick für die Hilfe bei technischen Frickeleien, Herrn Hengelhaupt für seinen unermüdlichen Einsatz, die Klimakammern am Laufen zu halten!

Ich danke den Hiwis und den ForschungspraktikantInnen, die alle tolle Arbeit geleistet haben: Nina Bergmann, Daniela Broekman, Christine Gülden-zoph, Jörn-Jakob Piening, Andrea Schomann, Britta Stahl, Diane Winkler!

Gerard Driessen und Jacques van Alphen danke ich für die freundliche Aufnahme im EEW in Leiden, NL, für die tolle Zusammenarbeit und anderes mehr. Außerdem den anderen Menschen der Abteilung *Dierenecologie*, speziell Marianne van Dijken, Kees Hofker und Vicky Schneider, sowie Carlos Bernstein (Univ. Lyon, FR) für ihre Unterstützung!

Dank an Jacques van Alphen für das Überlassen von *Asobara tabida*, an Isabelle Amat, Irene Mateo-Leach und Vicky Schneider für das Zusenden der verschiedenen *Venturia* Linien und an Kees Hofker und Bernd Wührer für das regelmäßige Verschicken von *Ephestia*-Eiern!

Dankbar bin ich auch Thomas Hoffmeister, Kees Hofker, Albin Hunia, Jörn-Jakob Piening, Marko Rohlfs, Urs Wyss für die mir zur Verfügung gestellten Abbildungen!

Für entscheidende Hinweise zu verschiedenen Aspekten meiner Arbeit, die ich auf Tagungen und Konferenzen erhalten habe, danke ich besonders John Mc Namara, Frederic Mery, Bernard Roitberg, Sara Shettleworth, Johannes Steidle, David Stephens, Louise Vet, Wolfgang Weisser!

Ein ganz besonderer Dank geht an die Geldgeber, ohne die diese Arbeit kaum hätte zustande kommen können: An das Land Schleswig-Holstein für die Vergabe des Graduiertenstipendiums, an die Deutsche Forschungsgemeinschaft für Förderung des Projektes Nr. Ho 1251/7-1, an die Schleswig-Holsteinische Universitäts-Gesellschaft und die *European Science Foundation* für die Unterstützung von Kongressreisen, den Deutschen Akademischen Austauschdienst für die Förderung meines Forschungsaufenthaltes in den Niederlanden!

Alle Namensnennungen in alphabetischer Reihenfolge!

9.3 Lebenslauf

Name:		Andra Thiel
Geburtstag:		01. September 1973
Geburtsort:		Bremerhaven
Staatsangehörigkeit:		Deutsch
Wohnort:		Hansastr. 20, 24118 Kiel
Schulbildung:		Abitur, 1993
Berufsausbildung:	10.1994 - 09.2000	Studium der Biologie an der CAU Kiel, Abschluss Diplom
	10.2001 – 07.2002	Studium der Psychologie an der CAU Kiel, kein Abschluss
	Ab 10.2000	Promotionsstudium Kiel
Nebenbeschäftigung:	12.1993- 05.1998	Teilzeitangestellte im Restaurantmanagement der Fa. Mc Donald's
	04.1998- 09.2000	Anstellung als wiss. Hilfskraft an der CAU Kiel
	10.2000- 03.2001, 10.2001- 03.2002	Lehraufträge an der CAU Kiel (Entomologische Übungen)
Berufstätigkeit:	05.2002 – 04.2004	Wiss. Mitarbeiterin an der CAU Kiel (DFG-Projekt Ho 1251/7-1)
Auslandsaufenthalt:	05.2001 – 10.2001	Universität Leiden, Niederlande
Förderungen und Stipendien:	01.2001 – 05.2002	Promotionsstipendium des Landes Schleswig-Holstein
	05.2001 – 10.2001	Förderung des Forschungsaufenthalts an der Univ. Leiden, NL durch den DAAD
	09.2000; 07.2002	Kongresskostenzuschüsse durch die Schleswig-Holsteinische Universitäts-Gesellschaft
	08.2001	Kongresskostenzuschuss durch die <i>European Science Foundation</i>

Publikationen:

Hoffmeister, T. S., **Thiel, A.**, Kock, B., Babendreier, D. und Kuhlmann, U. (2000). Pre-patch experience affects the egg distribution pattern in a polyembryonic parasitoid of moth egg batches. *Ethology* **106**: 145-157.

Thiel, A. (2000). Zum Wirtssuchverhalten von *Drosophila*-Parasitoiden. Diplomarbeit. Zoologisches Institut, Ökologie. Kiel, CAU.

Thiel, A. und Hoffmeister, T. S. (2001). Wirtssuchverhalten der Brackwespe *Asobara tabida* in einem komplexen Habitat. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* **13**: 73-76.

Thiel, A. und Hoffmeister, T. S. (im Druck). Knowing your habitat: linking patch encounter rate and patch exploitation in parasitoids. *Behavioral Ecology*.

Thiel, A., Driessen, G. und Hoffmeister, T. S. (in Vorbereitung). Different habitats, different habits: Information use in the parasitic wasp *Venturia canescens*.

Kongressbeiträge:

2000: - *International Behavioral Ecology Congress (ISBE)*, Zürich, CH (Poster)
- *European Workshop on Insect Parasitoids*, Haarlem, NL (Vortrag)

2001: - Graduiertentreffen der Studiengruppe Evolutionsbiologie, Bielefeld (Vortrag)
- Tagung der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie (DGaaE), Düsseldorf (Vortrag)
- *Congress of the European Society for Evolutionary Biology (ESEB)*, Aarhus, DK (Poster)
- *Nederlandse Entomologendag*, Amsterdam, NL (Vortrag)

2002: - *International Behavioral Ecology Congress (ISBE)*, Montréal, CA (Vortrag)
- Workshop: Multitrophische Interaktionen, Göttingen (Vortrag)
- Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (DZG), Halle (Vortrag)
- Jahresversammlung der Schleswig-Holsteinischen Universitäts-Gesellschaft
- (Einladungsvortrag)

2003: - Workshop: *Evolutionary Ecology of Learning*, Fribourg, CH (Einladungsvortrag)
- Tagung der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie (DGaaE), Halle (Vortrag)
- Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (DZG), Berlin (Vortrag)
- *Annual Meeting of the Royal Entomological Society of London - Insect Parasitoid Special Interest Group*, London, GB (Vortrag)
- *International Entomophagous Workshop*, Tucson, USA (Vortrag)