

Für meinen Großvater, Gerd de Vries

Sinnes- und Verhaltensökologie
der parasitoiden Fliege *Emblemasoma auditrix*
(Diptera: Sarcophagidae)

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades im Fachbereich
08 der Justus-Liebig-Universität in Gießen, Institut für Tier-
physiologie, Abteilung Sinnesphysiologie

Vorgelegt von
Thomas de Vries
aus
Wilhelmshaven

Gießen
2006

1. EINLEITUNG	1
1.1. Biologie von <i>Emblemasoma auditrix</i>	1
1.2. Akustische Wirtssuche (Phonotaxis)	2
1.3. Infektion und Parasitierung	4
1.4. Wirtsspezifität	5
1.5. Reduktion von Larvenzahlen bei <i>E. auditrix</i>	6
2. MATERIAL UND METHODEN	8
2.1. Versuchstiere	8
2.2. Untersuchungsgebiete	9
2.3. Häufig verwendete akustische Signale	12
2.4. Freiland- und Laborexperimente	13
2.4.1. Freiland	13
2.4.2. Labor	13
2.5. Versuche zum phonotaktischen Verhalten von <i>E. auditrix</i>	14
2.5.1. <i>Phonotaxis1</i> (Drehreaktionen)	14
2.5.2. <i>Phonotaxis2</i> (Beschallung von oben oder unten)	16
2.5.2.1. Untersuchungen im Labor	16
2.5.2.2. Untersuchungen im Freiland	18
2.5.3. <i>Phonotaxis3</i> (Selektivität)	19
2.5.4. <i>Phonotaxis4</i> (Motivation)	20
2.5.4.1. Anlockraten	20
2.5.4.2. Motivation im Freiland:	20
2.5.4.3. Motivation im Labor:	21
2.5.4.4. <i>Phonotaxis</i> im Schwellenbereich:	21
2.6. Infektionsverhalten und Parasitierung von <i>E. auditrix</i> an <i>O. rimosa</i>	22
2.6.1. Multimodale Wirtssuche und Wirtsakzeptanz	22
2.6.2. Verletzungen des Tymbals bei <i>Okanagana rimosa</i>	23

2.6.3. Parasitierungsprozess und Störgeräuschproduktion	24
2.6.4. Zweifachinfektionen und Lockgesangsproduktion	25
2.7. Untersuchungen zur Wirtsspezifität von <i>E. auditrix</i>	25
2.7.1. Phonotaxis von <i>E. auditrix</i> zu Gesängen periodischer Zikaden	25
2.7.2. Infektion und Parasitierung von <i>Magicicada cassini</i>	26
2.8. Parasitierungsraten von <i>Okanagana rimosa</i>	27
2.9. Reduktion von Larvenzahlen bei <i>E. auditrix</i>	28
2.9.1. Einfluss des Wirtssignals auf die Larvenablage bei <i>E. auditrix</i>	28
2.9.2. Entwicklung der Larvenzahlen über einen zwölf-tägigen Zeitraum.....	29
2.9.3. Einfluss des Ablageerfolgs auf die Entwicklung der Larvenzahlen	29
2.10. Auswertung der Daten.....	30
3. ERGEBNISSE	31
3.1. Phonotaxis von <i>Emblemasoma auditrix</i>	31
3.1.1. Phonotaxis1 (Drehreaktionen).....	31
3.1.1.1. Drehungen und Gesamtdrehungen bei Testwinkel 100°	31
3.1.1.2. Gesamtdrehwinkel.....	34
3.1.2. Phonotaxis2 (Beschallung von oben oder unten).....	42
3.1.2.1. Zielsetzung und prinzipielle Durchführung der Versuche	42
3.1.2.2. Labor	42
3.1.2.3. Freiland.....	48
3.1.3. Phonotaxis3 (Selektivität)	49
3.1.4. Phonotaxis4 (Motivation).....	51
3.1.4.1. Freiland.....	51
3.1.4.2. Labor	53
3.2. Infektion und Parasitierungsprozess bei <i>Okanagana rimosa</i>	56
3.2.1. Verteidigungsverhalten	56
3.2.2. Multimodale Wirtsuche und Wirtsakzeptanz.....	58
3.2.3. Verletzungen der Tymbale.....	61
3.2.4. Parasitierungsverlauf und Gesangsproduktion	66
3.2.4.1. Lage der Fliegenlarven direkt nach der Infektion.....	66

3.2.4.2. Entwicklung der Fliegenlarven	67
3.2.4.3. Ernährung der Larven.....	69
3.2.4.4. Gesangsproduktion von <i>Okanagana rimosa</i> während der Infektion.....	71
3.2.5. Zweifachinfektionen (larvale Konkurrenz).....	74
3.3. Untersuchungen zur Wirtsspezifität von <i>E. auditrix</i>	76
3.3.1. Phonotaxis im Freiland.....	76
3.3.2. Phonotaxis im Labor	77
3.3.3. Infektion von <i>Magicicada cassini</i>	78
3.4. Parasitierungsraten <i>Okanagana rimosa</i>	82
3.5. Reduktion von Larvenzahlen bei <i>E. auditrix</i>	84
3.5.1. Einfluss akustischer Reize auf die Larvenablage bei <i>E. auditrix</i>	84
3.5.2. Verringerung der Larvenzahlen durch pränatalen Kannibalismus	85
3.5.3. Einfluss der Verfügbarkeit von Wirten auf pränatalen Kannibalismus	89
4. DISKUSSION.....	93
4.1. Phonotaxis	93
4.1.1. Phonotaxis1 (Drehreaktionen).....	93
4.1.2. Phonotaxis2 (Beschallung von oben oder unten).....	97
4.1.3. Phonotaxis3 (Selektivität)	99
4.1.4. Phonotaxis4 (Motivation).....	100
4.2. Infektionsverhalten und Parasitierungsprozess	102
4.2.1. Multimodale Wirtssuche und Wirtsakzeptanz	103
4.2.2. Parasitierungsprozess bei <i>E. auditrix</i>	105
4.2.3. Larvale Konkurrenz bei Zweifachinfektionen	107
4.2.4. Superparasitismus	108
4.3. Infektions- und Phonotaxisversuche mit <i>Magicicada cassini</i>	112
4.3.1. Wirtsspezifität von <i>E. auditrix</i>	112
4.3.2. Einfluss von Parasitoiden auf die Evolution periodischer Zikaden.....	113
4.4. Parasitierungsraten natürlicher <i>Okanagana rimosa</i> Populationen	114
4.5. Reduktion von Larvenzahlen bei <i>E. auditrix</i>	117

4.5.1. Einfluss akustischer Reize auf die Larvenablage bei <i>E. auditrix</i>	117
4.5.2. Verringerung der Larvenzahlen durch pränatalen Kannibalismus	118
4.6. Abschlussbetrachtung und Ausblick	123
5. ZUSAMMENFASSUNG	125
6. LITERATURVERZEICHNIS	127
7. DANKSAGUNG	141
8. LEBENSLAUF	142

1. Einleitung

1.1. Biologie von *Emblemasoma auditrix*

Als Parasitoide bezeichnet man Insekten, deren Larven sich in oder auf anderen Tieren (zumeist ebenfalls Insekten) entwickeln und die ihren Wirt während der Parasitierung töten (Godfray 1994). Diese Gruppe hat einen immensen Einfluss in fast allen terrestrischen Ökosystemen und es wird angenommen, dass allein 20% aller existierenden Tierarten parasitoide Wespen sind (Godfray 1994; Pennacchio und Strand 2006). Um sich erfolgreich entwickeln zu können, müssen Parasitoide verschiedene Probleme meistern. Zunächst müssen alle Arten in einer komplexen Umwelt Wirtsorganismen finden, die oftmals nur fleckenhaft im Habitat vorkommen (Godfray 1994). Dieser Prozess kann nach Flanders (Flanders 1953) in vier Schritte (Habitatfindung, Wirtsfindung, Wirtsakzeptanz, Wirtsdiskriminierung) eingeteilt werden. Wenn eine Larve in einem geeigneten Wirt schlüpft, können verschiedene Herausforderungen auf sie warten. Z.B. müssen sich die Tiere mit dem Immunsystem der Wirte auseinandersetzen (Strand und Pech 1995; Lavine und Strand 2002; Pennacchio und Strand 2006), oder aber mit arteigenen oder artfremden Parasitoidenlarven um Nahrungsressourcen konkurrieren (Brodeur und Boivin 2004).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit verschiedenen Aspekten der Biologie der parasitoiden Fliege *Emblemasoma auditrix* (Sarcophagidae, Emblemasomatini). Es werden die Bereiche Wirtssuche, Wirtsinfektion, Wirtsakzeptanz, Entwicklung der Larven im Wirtsorganismus, Wirtsspezifität und Entwicklung von Larvenzahlen untersucht. Diese verschiedenen Punkte sollen übergreifend diskutiert werden, mit dem Ziel, ein möglichst umfassendes Bild über die Interaktionen zwischen dem Parasitoiden und seinem Wirtsorganismus zu erhalten.

Die meisten bekannten Parasitoide nutzen olfaktorische Reize, um ihren Wirt zu finden (Eggleton und Belshaw 1993). Bei *Emblemasoma auditrix* und einigen anderen parasitoiden Fliegen hat sich ein anderer, faszinierender Mechanismus zur Wirtsfindung entwickelt. *E. auditrix* parasitiert die Männchen der Singzikade *Okanagana rimosa* (Homoptera). Zikadenmännchen produzieren hochspezifische, arttypische Lockgesänge, um Weibchen anzulocken (Alexander und Moore 1958; Stölting, Moore et al. 2004). Die Fliegen nutzen diese Lockgesänge, um ihre Wirte zu finden (Soper, Shewell et al. 1976; Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000). *E. auditrix* hat zu diesem Zweck ein Tympanalorgan im Prothorax entwickelt, mit dem sie sehr gut auf Signale reagiert, die in Wiederholrate und Trägerfrequenz dem Lockgesang des Wirtes ähneln (Lakes-Harlan, Stölting et al. 1999; Köhler und Lakes-Harlan 2001). Akustische Wirtsfindung bei Parasitoiden ist nur innerhalb der Dipteren bekannt und findet

sich hier in zwei verschiedenen Familien, den Tachiniden und den Sarcophagiden (Cade 1975; Soper, Shewell et al. 1976; Barraclough und Allen 1996; Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000). Bislang wurden nur bei wenigen Arten die Gehörorgane und die akustische Wirtsfindung untersucht. Bei den Tachiniden sind es vor allem die Arten *Therobia leonidei*, *Ormia ochracea* und *Homotrixa alleni*, die alle der Familie der Ormiini angehören (Lehmann 2003). Für die Familie der Sarcophagiden liegen zum Thema „akustische Wirtssuche“ nur für *Emblemasoma auditrix* ausführliche Studien vor (Soper, Shewell et al. 1976; Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000; Köhler und Lakes-Harlan 2001; Köhler und Lakes-Harlan 2003; de Vries und Lakes-Harlan 2005). Das Tympanalorgan der Tachiniden liegt an der gleichen Stelle, wie das der Sarcophagiden (Lakes-Harlan und Heller 1992; Robert, Amoroso et al. 1992; Lakes-Harlan, Stumpner et al. 1995). Beide Ohren sind aber unabhängig voneinander aus der gleichen Vorläuferstruktur entstanden (Lakes-Harlan, Stölting et al. 1999).

Emblemasoma auditrix und *Okanagana rimosa* sind im Nordosten der Vereinigten Staaten sowie im südlichen Kanada verbreitet. Die Fliegen können ca. ab Anfang bis Mitte Juni im Habitat mit Hilfe von Gesangsmodellen angelockt und gefangen werden, die in Trägerfrequenz (9kHz) und Wiederholrate (83pps) dem Lockgesang von *O. rimosa* entsprechen (Soper, Shewell et al. 1976; Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000; Köhler und Lakes-Harlan 2001). Die Tiere können bei guten Wetterbedingungen (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000) über einen Zeitraum von ca. 3-5 Wochen gefangen werden. Im Folgenden werden die Fragestellungen der in dieser Arbeit behandelten Versuche vorgestellt.

1.2. Akustische Wirtssuche (Phonotaxis)

Die Wirtssuche von *E. auditrix* beginnt vermutlich mit Suchflügen durch das Habitat, welche die Fliegen in Hörreichweite zum Wirt bringen (Schniederkötter 2001). Den Lockgesang von *O. rimosa* kann *E. auditrix* über eine Reichweite von 2-4m wahrnehmen (Köhler und Lakes-Harlan 2001). Neben dem Lockgesang spielen nahe am Wirt auch visuelle Reize eine Rolle (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2001; Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004), aber der akustische Reiz ist der primär wichtige. Akustische Reize sind hoch direktional und führen den Parasitoiden somit sicher zum Wirt. Dies ist ein Vorteil gegenüber Parasitoiden, die ihre Wirte über sekundäre Reize wie z.B. Habitatgeruch suchen (Godfray 1994). *E. auditrix* reagiert hochselektiv mit positiver Phonotaxis auf akustische Signale, die in Trägerfrequenz und zeitlichem Muster dem Lockgesang von *O. rimosa* entsprechen (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000; Köhler und Lakes-Harlan 2001).

In der vorliegenden Arbeit sollen verschiedene Aspekte der Phonotaxis von *E. auditrix* untersucht werden. Es werden die Themen Schallortung und Veränderung des Spektrums der Mustererkennung untersucht. Es ergeben sich vier Untersuchungspunkte zum Thema Phonotaxis, die im Folgenden vorgestellt werden.

Generell ist, neben der Mustererkennung, die Richtungserkennung von entscheidender Bedeutung, um erfolgreiche Phonotaxis zu zeigen (von Helversen und Rheinländer 1988; von Helversen und von Helversen 1995; Robert, Miles et al. 1996). In der vorliegenden Arbeit werden deshalb zum ersten Mal Aspekte des Richtungshörens von *Emblemasoma auditrix* untersucht. Die Fliegen beginnen ihre Phonotaxis mit Drehbewegungen in Richtung des akustischen Signals. Erst nach diesen Drehbewegungen starten die Tiere fliegend oder laufend in Richtung Schallquelle. Die Drehbewegungen sollen in Abhängigkeit zum Einfallswinkel (Testwinkel) des akustischen Reizes untersucht werden.

Im Zusammenhang der Richtungserkennung ist es wichtig, dass Tiere Unterschiede von Schallintensitäten wahrnehmen können. Wenn ein Tier z.B. akustische Signale eines Prädatoren wahrnimmt, ist es überlebenswichtig detektieren zu können, ob es sich dem Signal gerade nähert oder sich von ihm entfernt. Besonders für kleine Tiere ist es aufgrund kleiner Ohrenabstände schwierig, die Richtung eines Schallereignisses zu detektieren, weil die Zeit- und Intensitätsunterschiede zwischen den beiden Ohren sehr gering sind (Michelsen, Popov et al. 1994; Robert, Miles et al. 1996; Robert, Miles et al. 1999). Mit laservibrometrischen Messungen wurde sowohl für Tachiniden (Robert, Miles et al. 1996) als auch für Sarcophagiden (Robert, Miles et al. 1999) gezeigt, dass die Fliegen eine mechanische Anpassung nutzen, um Schalldruckpegelunterschiede zwischen beiden Ohren zu schaffen, die für eine Richtungserkennung ausreichend sind. Für die Tachinide *Ormia ochracea* ist in Verhaltensexperimenten gezeigt worden, dass sie Intensitätsunterschiede von 1dB detektieren kann (Mason, Oshinsky et al. 2001). Für Sarcophagiden existieren bislang keine Verhaltensuntersuchungen, die zeigen auf was für Intensitätsunterschiede die Tiere reagieren. Deswegen wurden mit *E. auditrix* Versuche durchgeführt, die dieser Frage nachgehen.

In verschiedenen Computersimulationen und Modellrechnungen wurde die Hypothese aufgestellt, dass Parasitoide mit der Zeit weniger selektiv bei der Wirtssuche werden sollten, wenn sie keinen oder nur wenig Erfolg bei der Ablage ihrer Eier haben (Iwasa, Suzuki et al. 1984; Roitberg und Mangel 1989; Mangel und Ludwig 1992). Es wird davon ausgegangen, dass die

Tiere dann auf Signale reagieren, die zuvor nicht attraktiv für sie waren. Diese Hypothese wurde für *E. auditrix* überprüft, indem einer Gruppe von Tieren über einen Zeitraum von ca. zwei Wochen immer wieder eigentlich unattraktive akustische Reize vorgespielt wurden. Gleichzeitig wurde den Fliegen keine Gelegenheit zur Larvenablage gegeben.

Während es im vorigen Abschnitt um eine langfristige Änderung im phonotaktischen Verhalten von *E. auditrix* ging, so wurden in einem weiteren Experiment kurzfristige Verhaltensänderungen untersucht. Bei früheren Phonotaxisversuchen entstand der subjektive Eindruck, dass die Fliegen in einen Zustand erhöhter Erregung und Aktivität gelangen, wenn sie den Lockgesang ihres Wirtes perzipierten (Lakes-Harlan, mündl. Mitteilung). Dieses Phänomen sollte untersucht werden, indem den Fliegen nach einem attraktiven (Phonotaxis auslösenden) Motivationssignal ein unattraktives Testsignal vorgespielt wurde. Reagiert *E. auditrix* auf die unattraktiven Reize, wenn sie zuvor einem attraktiven Reiz ausgesetzt wird?

1.3. Infektion und Parasitierung

Parasitoide nutzen eine Vielzahl von Reizen (vor allem olfaktorische Reize), um die Eignung eines Wirtes (Wirtsakzeptanz) zu überprüfen (Vinson 1976; Vinson 1980; Morris und Felloves 2002; Stireman 2002). Ein Ziel der vorliegenden Arbeit war es herauszufinden, welche Sinnesmodalitäten *E. auditrix* zur Wirtsakzeptanz nutzt. Die Fliegen verfügen über ein hochspezifisches Infektionsverhalten, das in der Regel ausschließlich die erfolgreiche Infizierung von Zikadenmännchen zulässt, die über ein membranöses Tymbal verfügen. *E. auditrix* drückt sich bei der Infektion unter die Flügel des Wirtes und injiziert, mit Hilfe einer schaufelartigen Chitinstruktur am Abdomen, eine Larve durch das Lauterzeugungsorgan der Zikade (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Wie finden die Fliegen dieses Tymbalorgan? Es wurden Infektionsversuche mit verschiedenen, teilweise manipulierten, Gruppen von Zikaden durchgeführt, um herauszufinden, welche Schlüsselreize die Fliegen zu einer erfolgreichen Infektion benötigen.

In diesem Zusammenhang ist auch das Thema Wirtsdiskriminierung interessant. Für viele Parasitoide ist bekannt, dass sie bereits infizierte Wirte von nicht infizierten Wirten unterscheiden können (Godfray 1994; Gandon, Rivero et al. 2006). Diese Fähigkeit, so genannten Superparasitismus zu vermeiden, kann die Fitness eines Parasitoiden steigern, da Larven, die in einen infizierten Wirt abgelegt werden, häufig Nachteile in ihrer Entwicklung haben (Godfray 1994; Gandon, Rivero et al. 2006). Für *E. auditrix* sollten zwei mögliche Mechanismen zur Vermeidung von Superparasitismus experimentell überprüft werden:

1. Es sollte mit Hilfe von Infektionsexperimenten der Frage nachgegangen werden, ob die Weibchen von *E. auditrix* infizierte von nicht infizierten Wirten unterscheiden können.
2. Im Habitat wurde die Beobachtung gemacht, dass parasitierte Zikaden oft keine Laute mehr produzieren. Ein stummer Wirt kann von *E. auditrix* wahrscheinlich nicht mehr gefunden werden. Führt die Aktivität der Fliegenlarven dazu, dass die Zikaden keine Laute mehr produzieren? Verhindern die Larven auf diese Art und Weise, dass ihr Wirt gefunden und erneut parasitiert werden kann?

Des Weiteren wurden verschiedene Stichproben von Zikaden aus dem Freiland untersucht, um festzustellen, wie oft Superparasitismus in der Natur überhaupt vorkommt.

Wenn eine Parasitoidenlarve erst einmal im Wirt angekommen ist, muss sie sich verschiedenen Herausforderungen stellen. Z.B. müssen die Tiere über Mechanismen verfügen, um die Immunantwort der Wirte zu überstehen. Parasitoide haben diese Herausforderung auf verschiedene Arten und Weisen gemeistert, z.B. durch Ausweichen in Gewebe, in denen die Immunabwehr der Wirte schwach ist (Strand und Pech 1995; Lavine und Strand 2002; Pennacchio und Strand 2006). Des Weiteren müssen die Larven gegebenenfalls mit dem Nachwuchs anderer Parasitoide (arteigene Larven oder artfremde Larven) um Nahrungsressourcen konkurrieren (Strand und Pech 1995; Lavine und Strand 2002; Pennacchio und Strand 2006). Über den Parasitierungsprozess bei *Emblemasoma auditrix* ist bislang nur wenig bekannt. Im Rahmen dieser Arbeit wurden verschiedene Experimente durchgeführt, bei denen Wirte mit einer oder zwei Fliegenlarven infiziert wurden. Dabei ging es um die Klärung verschiedener Fragen: Wie lange dauert eine Parasitierung von *E. auditrix*? Wann treten welche Larvenstadien auf und welche Auswirkungen haben sie auf das Verhalten des Wirtes? Wie hoch ist die Überlebensrate der Fliegenlarven? Was passiert, wenn zwei Fliegenlarven in einen Wirt abgelegt werden?

1.4. Wirtsspezifität

Unter den Parasitoiden gibt es Generalisten, die viele verschiedene Wirtsarten haben und Spezialisten, die nur eine oder wenige Arten parasitieren (Godfray 1994). Z.B. gibt es innerhalb der Familie der Tachiniden viele Generalisten, weil sie die Immunabwehr von verschiedenen Wirtsarten unspezifisch umgehen (Feener und Brown 1997). *Emblemasoma auditrix* ist sehr wirtsspezifisch und parasitiert ausschließlich Männchen der Singzikade *Okanagana rimosa*, obwohl im Verbreitungsgebiet der Fliegen teilweise sympatrisch weitere Singzikadenarten vorkommen. Eine mögliche Erklärung der Wirtsspezifität liegt in der Mustererken-

nung des Wirtsgesanges. *E. auditrix* zeigt im Freiland nur dann Phonotaxis, wenn sie mit einem akustischen Reiz beschallt wird, der in Wiederholrate und Trägerfrequenz dem Lockgesang von *O. rimosa* ähnelt (Köhler und Lakes-Harlan 2001). Die sympatrische Art *Okanagana canadensis* hat z.B. einen Lockgesang, der sich in der zeitlichen Struktur deutlich von *O. rimosa* unterscheidet. Worin, außer in der Mustererkennung des akustischen Reizes, könnte die Wirtsspezifität von *E. auditrix* noch begründet liegen? Um diese Frage zu beantworten wurden Infektionsversuche mit der periodischen Zikade *Magiccada cassini* durchgeführt. Können die Fliegen den fremden Wirt überhaupt erfolgreich infizieren? Und falls ja, entwickeln sich die Larven im fremden Wirt? Des Weiteren wurde überprüft, ob *E. auditrix* in der Lage wäre, andere Zikadenarten akustisch zu finden. Zu diesem Zweck wurden Phonotaxisversuche mit Gesangsmodellen durchgeführt, die dem Lockgesang von *Magiccada cassini* sowie einer weiteren periodischen Zikade (*Magiccada septemdecim*) entsprachen.

Im Rahmen dieser Experimente wurde einer weiteren interessanten Frage nachgegangen. Periodische Zikaden haben einen außergewöhnlichen Entwicklungszyklus. Die Individuen jeder einzelnen Population häuten sich synchron, je nach Art nur alle 13 bzw. 17 Jahre, zu den adulten Zikaden. Diese kommen dann oftmals in gewaltigen Populationsdichten für ca. 6 Wochen im Habitat vor, um sich zu verpaaren und Eier zu legen (Alexander und Moore 1958; Williams und Simon 1995). Es wird angenommen, dass die Zikaden diesen faszinierenden Entwicklungszyklus aufgrund des Prädationsdruckes eines hypothetischen Parasitoiden entwickelt haben (Goles, Schulz et al. 2001). Im Rahmen dieser Arbeit wird die Überlegung angestellt, ob eine akustisch jagende Fliege wie *Emblemasoma auditrix* als Kandidat für diesen hypothetischen Parasitoiden in Frage käme.

1.5. Reduktion von Larvenzahlen bei *E. auditrix*

Die meisten Parasitoide legen Eier in oder an ihre Wirte. Einige Vertreter der parasitoiden Dipteren hingegen sind vivipar, d.h. dass ihre Larven schon im Mutterleib schlüpfen. Bei Sarcophagiden ist Viviparität sogar ein Familienmerkmal (Pape 1996).

Im Fall von *Emblemasoma auditrix* schlüpfen bis zu 50 Larven (durchschnittlich 38) simultan im Uterus der Mutter (Köhler und Lakes-Harlan 2001; de Vries und Lakes-Harlan 2005). Im Labor überleben gefangene Fliegen bis zu drei Wochen. Wenn für das Freiland eine ähnliche Überlebensspanne angenommen werden kann, müssen die Larven ebenfalls bis zu drei Wochen im Uterus des Fliegenweibchens überleben können. In früheren Laborversuchen wurde beobachtet, dass die Larvenzahlen in den Fliegen mit der Zeit abnahmen, obwohl die Tiere keinen Kontakt zu Wirten hatten, in die sie ihre Larven hätten ablegen können (de

Vries 2003). Wodurch kommt es zu dieser Reduzierung der Larvenzahlen? Um diese Frage zu klären wurden zwei verschiedene Hypothesen experimentell überprüft:

1. Die Fliegen in den früheren Untersuchungen (de Vries 2003) wurden für Phonotaxisversuche verwendet und wurden häufig attraktiven akustischen Reizen ausgesetzt. Es wäre möglich, dass *E. auditrix* durch die Perzeption attraktiver akustischer Reize zur Larvenablage gebracht werden kann. Ein solches Verhalten ist für *Ormia ochracea* bekannt. Diese Fliegen legen Larven um einen Lautsprecher herum ab, über den ein Wirtsgesang abgespielt wird, obwohl kein Wirt vorhanden ist (Adamo, Robert et al. 1995).
2. Die Larven fressen sich teilweise gegenseitig auf. Ein solcher Fall von pränatalem Kannibalismus ist für einige Knorpelfischarten bekannt. Z.B. entwickelt sich im Uterus des Sandtigerhais nur jeweils ein Nachkomme, der alle anderen Föten auffrisst (Wourms 1977; Polis 1981). Für den Begriff Kannibalismus gibt es verschiedene Definitionen. In dieser Arbeit wird Kannibalismus als das Verzehren von Gewebe eines arteigenen Individuums definiert (Tartabini 1991).

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere

In dieser Arbeit wurden vorwiegend die parasitoide Fliege *Emblemasoma auditrix* (Shewell) (früher *Colcondamyia auditrix*; Pape, 1996) (Diptera, Sarcophagidae, Emblemasomatini) und ihr Wirt, die Singzikade *Okanagana rimosa* (Say) (Homoptera) untersucht (Abb. 1). Beide Arten sind aus dem südöstlichen Kanada und den nordöstlichen USA bekannt. Alle *E. auditrix* und *O. rimosa*, die in dieser Arbeit verwendet wurden, wurden im Bundesstaat Michigan gefangen. Die Untersuchungen fanden jeweils von Juni-Juli in den Jahren 2002-2006 statt.

Es wurden noch Versuche mit einer weiteren Zikadenart, *Magicicada cassini* (Fisher), durchgeführt. Diese periodische Zikadenart kam im Jahr 2004 in sehr hohen Dichten in ihren Habitaten vor und konnte problemlos von herabhängenden Ästen herunter gesammelt werden. Die Zikaden wurden für die Versuche im Bundesstaat Ohio gefangen und für weitere Versuche zur biologischen Forschungsstation der Universität von Michigan gebracht.

Die Fliegen wurden im Freiland mit einer akustischen Attrappe („Anlock“, siehe 2.3.) zu einem Lautsprecher gelockt und konnten dort, falls notwendig, mit Kunststoffröhrchen gefangen werden. Im Labor wurden die Fliegen in tetraedischen Käfigen gehalten (32cm x 32cm x 15cm). Die Gruppen waren pro Käfig nicht größer als 20 Tiere, um Interaktionen zwischen den Fliegen zu verhindern und somit den Stress für zu verringern. Die Fliegen wurden mit Zucker und Wasser versorgt. Die Temperaturen im Labor schwankten zwischen 21 und 27°C, je nach Wetterbedingungen. Um den Fliegen einen regelmäßigen Tag-Nachtrhythmus zu geben, wurde zwischen 8–18Uhr im Laborraum die Beleuchtung eingeschaltet. Sie bestand aus zwei Längsreihen von Leuchtstoffröhren. Schniederkötter maß unter ähnlichen Bedingungen eine Lichtzufuhr von 300-430Lux (Schniederkötter 2001).

Okanagana rimosa ist der einzige bekannte Wirt von *Emblemasoma auditrix*. Die Zikaden konnten in Vegetation mit niedrigen Bäumen mit Hilfe von Käschern gefangen werden. Die Tiere wurden sowohl auf Laubbäumen, als auch auf Nadelbäumen gefunden. Eine längerfristige Haltung im Labor war nicht möglich, da *O. rimosa* auf ständige Nahrungszufuhr in Form von Xylemsaft angewiesen ist. Für Versuche, deren Durchführung ein mehrtägiges Überleben der Zikaden voraussetzte, wurden die Tiere im Freiland gehalten. Zu diesem Zweck wurden sie zumeist in ein Zelt transferiert, das über mehrere niedrige Wirtsbäume gestellt wurde. Das Zelt hatte eine Grundfläche von 4x3.3m und war an der höchsten Stelle 2,2m hoch. Es hatte Seitenwände aus Mosquitonetz, um eine gute Luftzufuhr und Lichteinfall zu gewährleisten.

Eine weitere Möglichkeit zur Haltung waren Mosquitonetze, die mit Hilfe von Klebeband um einen einzelnen kleinen Wirtsbaum gewickelt wurden.



Abb. 1: Die parasitoide Fliege *Emblemasoma auditrix* drückt sich unter den Flügel eines Wirtes (*Okanagana rimosa*), um ihn mit einer Fliegenlarve zu infizieren.

2.2. Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen fanden ausnahmslos im Bundesstaat Michigan (USA) statt. Dort wurden auch alle *Emblemasoma auditrix* und *Okanagana rimosa* gefangen. *Magicicada cassini* wurde im Bundesstaat Ohio (USA) gefangen.

Alle Laborversuche fanden in den Räumlichkeiten der biologischen Forschungsstation der Universität von Michigan (UMBS) statt. Sie liegt am Douglas Lake im County Cheboygan, etwa 5 km östlich von Pellston. Die Gebiete, in denen die Freilandversuche gemacht wurden, sind im Folgenden jeweils mit dem Namen einer in der Nähe liegenden Ortschaft oder einer Straße gekennzeichnet.

Insgesamt wurden in vier Gebieten Untersuchungen durchgeführt:

1. Grayling: Es handelt sich um einen Truppenübungsplatz der Nationalgarde, der ca. 25 km östlich von Grayling (Crawford County) liegt. Zu erreichen ist das Gebiet über die Down River Road, von der aus der Damon Truck Trail ca. 10 km in nördli-

cher Richtung durch das Untersuchungsgelände führt. Innerhalb dieses Untersuchungsgebietes kamen weiträumig Fliegen und Zikaden vor. Die Höhe der Wirtsbäume war sehr unterschiedlich. An manchen Stellen standen überwiegend 3-6m hohe Bäume (Abb. 2A). Solche Stellen sind gut geeignet, um Zikaden zu fangen, da die Bäume herunter gebogen werden können und auf diese Weise die höher sitzenden Zikaden erreichbar werden.

2. Luzerne: Das Gebiet befindet sich etwa 13 km westlich der Stadt Luzerne (Oscoda County). Es liegt an der Hagsman Road, ca. 200 m südlich der MI-72. Links und rechts von der Straße waren bewaldete Flächen vorhanden. Die Baumschicht bestand aus unterschiedlich hohen Bäumen, die Höhen von ca. 6-25 m haben konnten.
3. Pellston: Ein weiteres Untersuchungsgebiet befindet sich östlich der biologischen Forschungsstation (Cheboygan County). Man muss der Riggsville Road (C 64) nach Norden folgen und dann nach ca. 2km links abbiegen, um das Gebiet zu erreichen. Die Fläche war gekennzeichnet durch einen ca. 20 m breiten baumfreien Streifen, der größtenteils mit Farn bewachsen ist. Links und rechts von dieser freien Fläche standen hohe Bäume (ca. 20-25 m) (Abb. 2B).
4. Bryant Road: Das Gebiet lag ca. 3km westlich der UMBS, zwischen der Bryant Road und der C64. Das Gebiet besteht aus einer Waldfläche mit ca. 20m hoher Baumschicht, aber auch offene Flächen mit niedrigeren Bäumen waren vorhanden. Entlang der Sandstraße, die durch das Gebiet führt, konnten an allen getesteten Stellen Fliegen und Zikaden angelockt werden.

Alle Gebiete haben gemeinsam, dass offene Stellen, in Form von Wegen oder Lichtungen, an bewaldete Gebiete grenzen. Das Vorhandensein von Bäumen (sowohl Laubbäume als auch Nadelbäume) ist die Voraussetzung dafür, dass *Okanagana rimosa* vorkommen kann. *Emblemasoma auditrix* kommt verstärkt an offenen Stellen, wie Waldrändern und Lichtungen vor (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2002).



Abb. 2A-B: Zwei Beispiele für Habitate, in denen Freilandversuche durchgeführt und Tiere gefangen wurden. A: Untersuchungsgebiet „Grayling“ mit niedriger Baumschicht (3-6m). In solcher Vegetation konnten Zikadenmännchen in ausreichender Menge gefangen werden. B: Untersuchungsgebiet „Pellston“ mit hoher Baumschicht (20-25m).

Maginicada cassini wurde im Jahr 2004 im Bundesstaat Ohio (USA) nahe der Stadt Defiance (Defiance County) gefangen. Von Defiance aus war das Gebiet über die OH 15 erreichbar. Das Fanggebiet lag südlich der Stadt in der Mansfield Road. Die Tiere waren in bewaldeten Gebieten entlang der Straße in großen Stückzahlen zu finden.

2.3. Häufig verwendete akustische Signale

Es folgt eine Beschreibung von akustischen Signalen, die während der Untersuchungen häufig verwendet wurden. Im Folgenden werden diese Signale immer mit dem Namen bezeichnet, der ihnen hier zugewiesen wurde. Der originale Lockgesang von *Okanagana rimosa* hat eine Trägerfrequenz von 9kHz und eine Wiederholrate von 83pps. Die Chirps, die eine Dauer von 6ms haben, bestehen aus 4-5 Einzelpulsen. Auf jeden Chirp folgt eine 6ms lange Pause (Abb. 3A). Alle in dieser Arbeit verwendeten akustischen Signale wurden mit dem Programm CoolEdit 96 (Syntrillium Coop.) erstellt und anschließend auf CD-R (44,1kHz sampling rate) kopiert.

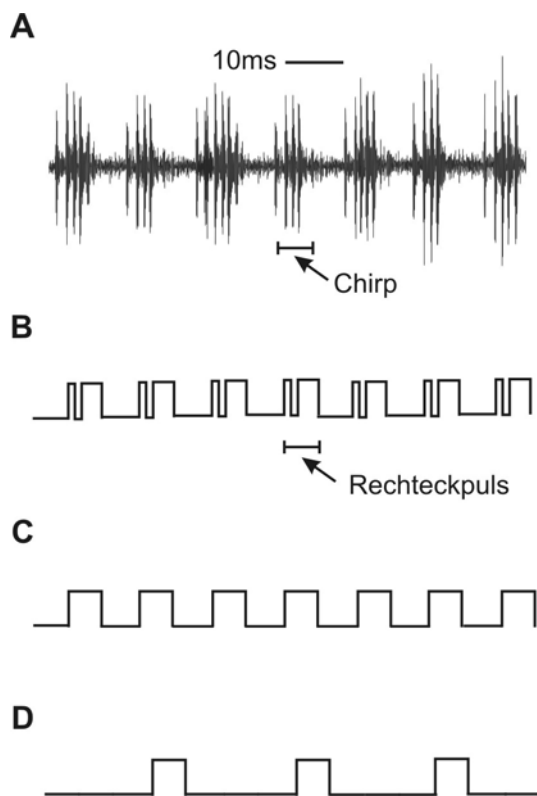


Abb. 3A-D: Zeitliche Struktur des Lockgesanges von *Okanagana rimosa* (A) und die Struktur artifiziereller Gesangsmodelle (B-D). B: „Anlock“: Die Dauer der Rechteckpulse (1ms Puls, 1ms Pause, 4ms Puls = 6ms) und der Pausen (6ms) entsprechen den Chirpdauern und Pausendauern des Lockgesanges von *O. rimosa*. C: „9/80“: Die Dauer der Rechteckpulse (6ms) und der Pausen (6ms) entsprechen den Chirpdauern und Pausendauern des Lockgesanges von *O. rimosa*. D: „5/40“: Die Chirpdauern (6ms) entsprechen dem Lockgesang von *O. rimosa*, während die Pausendauern 3-mal länger waren (18ms) als beim Lockgesang.

Folgende vier Signale wurden in mehreren Versuchsreihen verwendet:

- „Anlock“: Als sehr attraktiv für *E. auditrix* hat sich ein Signal erwiesen, das aus einem Rechteckimpuls (1ms), gefolgt von einer Pause (1ms), auf die wieder ein Rechteckimpuls (4ms) folgte. Danach kam eine 6ms lange Pause (Wiederholrate 80pps, Träger-

frequenz 9kHz) (Abb. 3B). Dieses Signal wurde unter anderem im Freiland zum Anlocken und Fangen der Fliegen verwendet.

- „9/80“: Dieses Signal bestand aus 6ms dauernden Rechteckpulsen, gefolgt von 6ms langen Pausen (80pps). Die Trägerfrequenz war 9kHz (Abb. 3C).
- „5/40“: Dieses Signal bestand aus 6ms Rechteckpulsen, gefolgt von 18ms Pausen (40pps). Trägerfrequenz 5kHz (Abb. 3D).
- „9Ds“: Das Signal war ungepulst (Dauersinuston) und hatte eine Trägerfrequenz von 9kHz.

2.4. Freiland- und Laborexperimente

2.4.1. Freiland

Emblemasoma auditrix kann mit Hilfe von Gesangsattrappen, die in Wiederholrate (80pps) und Trägerfrequenz (9kHz) dem Lockgesang der Wirtszikade entsprechen, angelockt werden (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000). Es folgt eine Beschreibung des Grundaufbaus, mit dem im Freiland *Emblemasoma auditrix* gefangen und mit dem Versuche durchgeführt werden können. Zum Abspielen der akustischen Signale wurde ein Discman (Sony D-131) benutzt, der über einen Verstärker (DENON, DCA-405) an einen Lautsprecher angeschlossen war (HT-Horn; Conrad Electronic). Der Lautsprecher war in den Deckel eines Aluminiumkoffers eingefasst. In diesem Koffer konnten die anderen Elemente des Aufbaus verstaut werden, so dass sich ein leicht transportabler Versuchsaufbau ergab. Die Stromversorgung erfolgte über die Autobatterie unseres Mietwagens oder über zwei hintereinander geschaltete 6V-Batterien. Die Lautstärke, mit der das Signal abgespielt wurde, betrug in 1m Entfernung zum Lautsprecher etwa 95dB SPL. Dieser Wert wurde mit einem Modulschallpegelmessgerät (Brüel & Kjaer, Typ 2203) ermittelt. Die Versuche konnten nur bei bestimmten Wetterbedingungen durchgeführt werden. Nur bei Temperaturen von über 20°C im Schatten und bei Sonnenschein kamen ausreichend Fliegen zum Lautsprecher. Bei Bewölkung und niedrigeren Temperaturen werden signifikant weniger Fliegen pro Zeiteinheit angelockt (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000).

2.4.2. Labor

Die Laborversuche wurden in den Räumlichkeiten der biologischen Forschungsstation der Universität von Michigan durchgeführt (UMBS). Der Versuchsraum wurde mit zwei Längsreihen von Leuchtstoffröhren erhellt. Das einzige Fenster des Raumes wurde abgedeckt, um eventuelle Einflüsse des Tageslichtes auf die Versuche zu vermeiden. Für die unterschiedli-

chen Experimente standen zwei Tische zur Verfügung. Die genauen Aufbauten werden im Einzelnen bei den verschiedenen Versuchsserien beschrieben.

Die Versuchstiere wurden an verschiedenen Terminen und in unterschiedlichen Untersuchungsgebieten gefangen. Es wird davon ausgegangen, dass das Herkunftsgebiet der Fliegen keinen Einfluss auf ihr Verhalten im Labor hatte. Für die Versuche mussten den Fliegen mit einer Präparierschere die Flügel entfernt werden, da die Tiere sonst sofort zur Deckenbeleuchtung fliegen. Die Versuchstiere wurden zudem, wenn notwendig, individuell mit einem Punktcodex auf dem Pronotum mit Hilfe eines Stifts (edding 780) markiert. So sollte z.B. verhindert werden, dass einzelne Individuen zufällig öfter getestet wurden als andere. Die Fliegen wurden vor den eigentlichen Versuchen mit dem Signal „Anlock“ getestet. Auf diese Weise wurde sichergestellt, dass für die Versuche ausschließlich Tiere verwendet wurden, die grundsätzlich auf akustische Signale reagierten.

2.5. Versuche zum phonotaktischen Verhalten von *E. auditrix*

2.5.1. *Phonotaxis1 (Drehreaktionen)*

Mit diesen Experimenten sollte die zweidimensionale Richtungserkennung von *Emblemasoma auditrix* untersucht werden. Bei Beschallung von der Seite zeigen die Fliegen Drehbewegungen, bevor sie sich laufend oder fliegend einer Schallquelle nähert. Dieses Verhalten sollte in Abhängigkeit von verschiedenen Ausrichtungen zur Schallquelle und bei unterschiedlichen Signaldauern untersucht werden.

Die Tiere wurden in der Mitte einer selbstgebauten Versuchsapparatur platziert (Abb. 4). Sie bestand aus einem Aluminiumring (Durchmesser 14,7cm, Höhe 2,9cm) in den in 90° Abständen drei Kopfhörerlautsprecher (Hama) eingefasst waren. Die Innenseite des Aluminiumringes war mit hellem Stoff beklebt, um Einflüsse auf die Reaktionen der Fliegen durch visuelle Reize (die Lautsprecher waren dunkel) zu reduzieren. Die Lautsprecher konnten separat über drei Kippschalter ein- und ausgeschaltet werden, die sich am 22cm langen Plexiglasgriff der Apparatur befanden. Die akustischen Reize wurden über einen Discman (Sony D-131) abgespielt. Als Testsignal wurde das Gesangsmodell „9/80“ verwendet, das in Trägerfrequenz und Wiederholrate dem Lockgesang von *Okanagana rimosa* entsprach (siehe 2.3.). In der Mitte der Versuchsarena betrug der Schalldruckpegel 68-70dB SPL. Im Aluminiumring waren im Abstand von 20° kleine Bohrungen vorhanden, durch die ein roter Bindfaden gezogen wurde. Auf diese Art entstand ein Raster, mit dessen Hilfe man eine Fliege auf 20° genau am Lautsprecher ausrichten konnte. Dabei wurde versucht, die Fliege möglichst in der Mitte der Are-

na zu positionieren. Die Längsachse der Tiere wurde dabei mit Hilfe der Bindfäden möglichst genau für den jeweiligen zu testenden Winkel ausgerichtet. Der Betrag zwischen der Längsachse der Fliege im Vergleich zur Position des Lautsprechers wird im Folgenden immer als Testwinkel bezeichnet. Um die Größe des Drehwinkels bestimmen zu können, wurden die Versuche auf Video aufgenommen. Die Videokamera (Canon MV10) wurde möglichst senkrecht über der Fliege positioniert. Später wurden die Drehbewegungen der Fliegen direkt an einem Bildschirm ausgemessen und im Einzelbildmodus analysiert (Panasonic AG-1350, ein Bild alle 20ms).

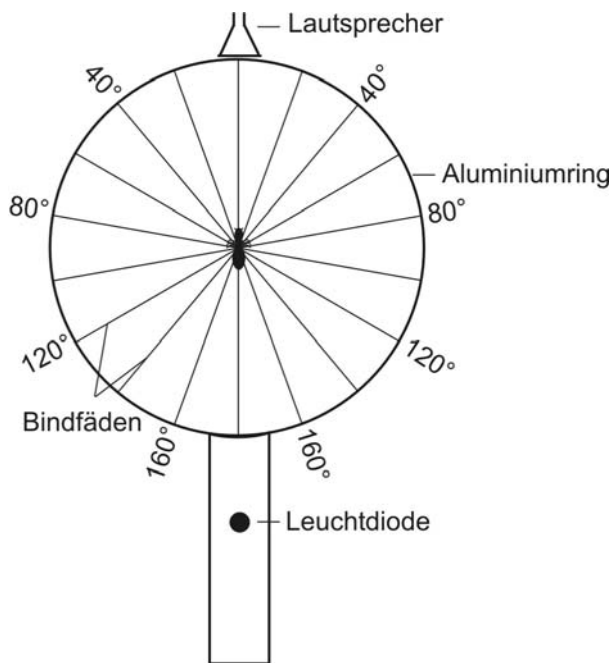


Abb. 4: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus für die Drehwinkelversuche. Die Fliege wurde in der Mitte eines Aluminiumringes platziert, in den ein Lautsprecher eingepasst war. Über den Lautsprecher wurde das Testsignal gegeben. Die Längsachse der Fliegen konnte mit Hilfe von Bindfäden in einem bestimmten Winkel zur Schallquelle ausgerichtet werden. Die Versuche wurden von oben auf Video aufgenommen, um die Reaktionen der Fliegen auf das Testsignal auswerten zu können.

Des Weiteren sollte die Reaktionszeit (Latenz) der Fliegen gemessen werden, mit der sie auf das akustische Signal reagierten. Für diesen Zweck war in den Griff der Versuchsanordnung eine Leuchtdiode integriert (Abb. 4), die aufleuchtete, sobald das akustische Signal angeschaltet wurde. Auf diese Weise konnte später auf den Videos erkannt werden wann das akustische Signal startete und wie viel später die Fliegen darauf reagierten (20ms Raster).

Um zu überprüfen, ob die Fliegen sich kontinuierlich bewegen oder die Drehungen durch Pausen unterbrochen sind, wurden Versuchsserien durchgeführt, bei der die Fliegen sehr nah gefilmt wurden. Bei einem Testwinkel von 100° wurden drei verschiedene Testserien mit jeweils 19-20 Fliegen durchgeführt.

- „Cont 1s“: 1s Signaldauer, durchgängiges Signal;
- „100/100“: 100ms Signaldauer, gefolgt von 100ms Pause, dann wieder 100ms Signal (insgesamt 7-mal 100ms Signal);

- „100/500“: 100ms Signaldauer, gefolgt von 500ms Pause, dann wieder 100ms Signal (insgesamt 7-mal 100ms Signal);

Des Weiteren wurden Versuchserien bei geringerer Vergrößerung durchgeführt, bei denen die ganze Versuchsanordnung zu sehen war, damit die Leuchtdiode mit aufgenommen werden konnte. Es wurden acht verschiedene Signaldauern getestet: 100ms, 200ms, 300ms, 400ms, 500ms, 700ms, 1000ms und ein kontinuierliches Signal. Alle Testwinkel (0° , 20° , 40° , 60° , 80° , 100° , 120° , 140° , 160° , 180°) wurden für jede Signaldauer mit möglichst 10 Fliegen getestet.

Eine Versuchsserie wurde mit Fliegen durchgeführt, bei denen das rechte Ohr zerstört wurde („Ausg“). Den Tieren wurde unter einem Binocular mit Hilfe einer Präpariernadel jeweils die rechte Tympanalmembran zerstoßen. Es wurde bei einem Testwinkel von 100° ein kontinuierliches Signal gegeben. Bei dieser Versuchsserie drehten sich die Fliegen zumeist mehrfach um die eigene Achse, bevor sie Laufbewegungen zeigten. Es wurde der Drehwinkel innerhalb 1s nach Beginn der Drehung gemessen.

2.5.2. *Phonotaxis2 (Beschallung von oben oder unten)*

2.5.2.1. *Untersuchungen im Labor*

Bei dieser Versuchsserie sollte *Emblemasoma auditrix* von oben oder unten mit einem akustischen Reiz („Anlock“, siehe 2.3.) beschallt und das Verhalten der Tiere protokolliert werden. Das Ziel der Experimente war es, Hinweise darauf zu finden, wie gut die Fliegen Veränderungen der Intensität eines akustischen Reizes erkennen können.

Als Versuchsarena diente ein rechteckiges Fliegengitter, das eine Grundfläche von 54x48cm hatte. Diese Fläche wurde alle 2cm mit einem Kreuz markiert. An einem Längsrand wurden die Kreuzreihen mit den Buchstaben A-V gekennzeichnet. Auf einer anliegenden Seitenwand wurden die Zahlen 1-23 verwendet. Auf diese Art und Weise bekam man ein Koordinatensystem, in dem jedes Kreuz auf der Versuchsfläche eine individuelle Bezeichnung hatte. Das Fliegengitter war mit Doppelklebeband auf einen Rahmen aus Aluminiumstangen befestigt (Abb. 5). Unterhalb der Arena wurde über zwei Aluschienen ein Schiebeschlitten mit Kugellagern angebracht. An diesem Schlitten wiederum konnte ein Schallpegelmessgerät (Brüel & Kjaer, Typ 2203) befestigt werden. Mit Hilfe der Schienen konnte der Schallpegelmessgerät an jeder beliebigen Position senkrecht und direkt unter der Versuchsfläche platziert werden. Dadurch wurde gewährleistet, dass an jedem Punkt schnell die Schallintensität gemessen werden konnte. Die Arena war wiederum über einer Kiste aus Aluminium befestigt (Tiefe der Kiste:

35cm). Um die Reflektion von Schallwellen zu minimieren, wurde die Kiste vollständig mit Schaumstoff ausgekleidet. Insgesamt hatte der Versuchsaufbau eine Höhe von 50cm, vom Boden der Kiste bis zum Fliegengitter (Abb. 5). Zentral über oder unter der Versuchsfläche war ein kleiner Lautsprecher (3cm Durchmesser) angebracht (mit zwei Aluminiumstangen). Der Lautsprecher war mit einem selbstgebauten Verstärker und einem CD-Spieler (Sony D-131) verbunden.

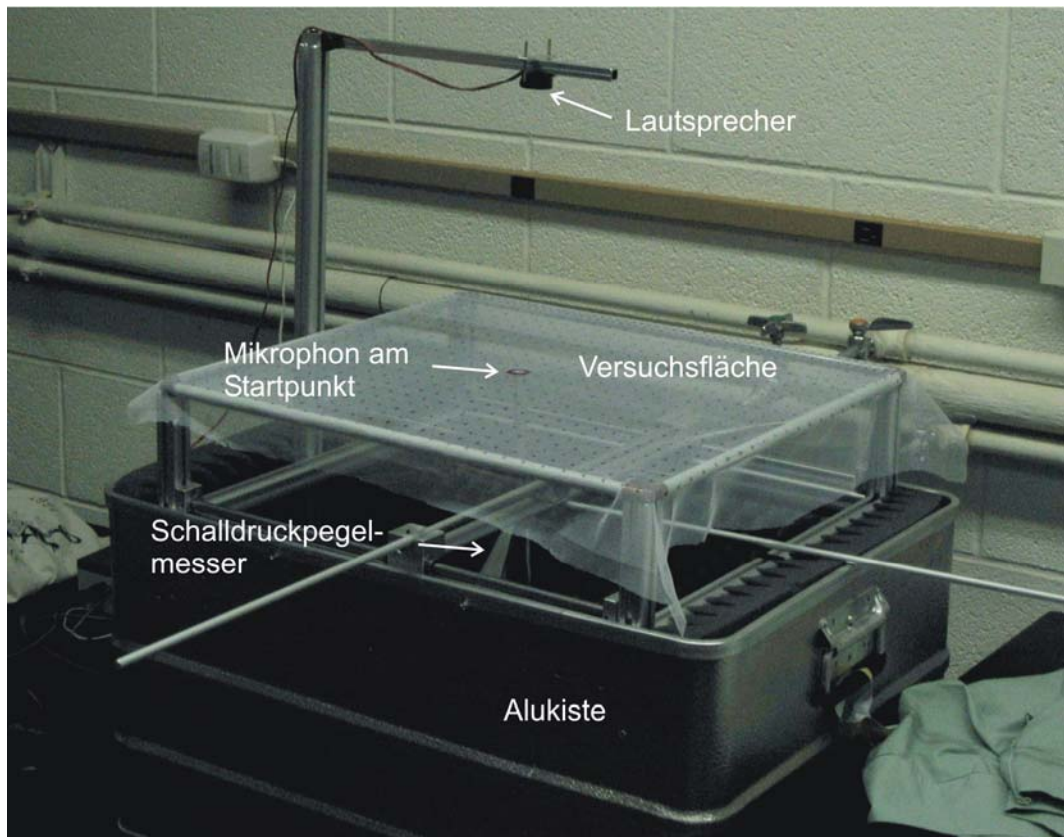


Abb. 5: Versuchsaufbau zur Phonotaxis von *Emblemasoma auditrix* bei Beschallung von oben und unten. Die Fliegen wurden auf einer Versuchsfläche aus Fliegengitter getestet. Die Tiere konnten mit einem Lautsprecher entweder von unten oder von oben beschallt werden. Um Reflektionen zu minimieren, war die Aluminiumkiste mit Schaumstoffplatten ausgelegt. Unter der Versuchsfläche waren zwei Schienen angebracht, über die mit Hilfe von Kugellagern ein Schalldruckpegelmesser frei bewegt werden konnte. So konnten an jedem Punkt der Fläche schnell die Schalldruckpegel gemessen werden.

Zu Beginn des Versuches wurden die Fliegen zunächst in die Mitte der Versuchsarena, direkt über bzw. unter den Lautsprecher, gesetzt. Da allen Tieren die Flügel entfernt wurden, konnten sie den Lautsprecher nicht per Flug erreichen, wenn der Schall von oben kam. Wenn von unten beschallt wurde, konnten die Fliegen den Lautsprecher nicht erreichen, da die Versuchsfläche zwischen den Fliegen und der Schallquelle lag. Die Grundidee des Versuchs war,

dass die Fliegen durch Laufen versuchen sich dem Lautsprecher zu nähern. Am Startpunkt war die Intensität des Signals immer am größten. Deswegen konnten sich die Fliegen immer nur zu einem Punkt hinbewegen, an dem der Schalldruckpegel geringer war als am Startpunkt. Die Tiere drehen nach einer gewissen Laufstrecke um und laufen wieder in Richtung Startpunkt zurück.

Die Stelle, an der die Fliegen drehen, wird im Folgenden immer als Umkehrpunkt bezeichnet. Um als Umkehrpunkt gezählt zu werden, musste die Drehung größer als 90° sein.

An den Umkehrpunkten wurde direkt nach dem Versuch mit dem Schallpegelmessers die Intensität gemessen. Auf diese Art und Weise konnte für jeden Umkehrpunkt eine Lautstärke-differenz zwischen Startpunkt und Umkehrpunkt bestimmt werden. Mehrere Umkehrpunkte pro Versuch wurden nur gemessen, wenn die Fliegen nach dem ersten Umkehrpunkt wieder durch den Startpunkt oder am Startpunkt vorbei liefen (nicht mehr als 4cm am Startpunkt vorbei). Aus der Gesamtheit der Umkehrpunkte einer Versuchsserie, konnte ein Schallfeld rekonstruiert werden. Es sollte Aufschluss über die Homogenität der Intensität in den verschiedenen Bereichen der Versuchsfläche geben. Das Testsignal wurde bei jedem Versuch 1min lang ausgestrahlt. Es wurden jeweils zwei Versuchsserien mit Beschallung von unten und oben durchgeführt, wobei die Intensität am Startpunkt 80dB oder 75dB betrug. Insgesamt wurden also vier Versuchsserien durchgeführt. Des Weiteren wurden 10 Fliegen zur Kontrolle ohne akustisches Signal eine min lang getestet. Um die Laufspuren der Fliegen nachvollziehen und auswerten zu können, wurden alle Versuche mit einer Videokamera (Canon MV10) aufgenommen. Die Laufspuren wurden dann später an einem Monitor analysiert und auf Papier gezeichnet. Dabei wurden nur die ersten 30s des Versuchs mit Hilfe einer Einzelbildanalyse (Panasonic AG-1350, 1 Bild alle 20ms) ausgewertet. Anschließend wurden die Laufspuren in Corel Draw nachgezeichnet.

2.5.2.2. *Untersuchungen im Freiland*

Der oben beschriebene Laboraufbau wurde auch im Freiland für Experimente genutzt. Während der Laborversuche hatte sich gezeigt, dass von oben beschallte Fliegen am Umkehrpunkt häufig Sprungbewegungen machten. Diese Bewegung wurde als Abflugversuch der flügellosen Tiere gedeutet. Diese These sollte im Freiland überprüft werden. Außerdem sollte untersucht werden, ob die Fliegen den Lautsprecher vom Umkehrpunkt aus direkt anfliegen können. Der Aufbau entsprach im Wesentlichen dem im Labor. Einziger Unterschied war, dass im Schlitten unter der Versuchsfläche an Stelle des Schalldruckpegelmessers ein zweiter Lautsprecher angebracht wurde. Dieser war somit unter der Versuchsfläche frei verschiebbar.

Auf diese Art und Weise konnten die Fliegen an einen bestimmten Punkt der Versuchsfläche gelockt werden, bevor das Testsignal von oben oder unten gegeben wurde. Es wurden jeweils 22 Fliegen von oben und unten beschallt und das Verhalten protokolliert.

2.5.3. *Phonotaxis3 (Selektivität)*

Ziel dieser Versuchsserie war es herauszufinden, ob sich das phonotaktische Verhalten von *Emblemasoma auditrix* verändert, wenn die Fliegen längere Zeit keinen Kontakt zu einem Wirt haben. 20 Fliegen wurden am frühest möglichen Termin (erster Tag an dem Fliegen erfolgreich angelockt werden konnten) im Freiland gefangen und ins Labor gebracht. Anschließend wurden sie über einen Zeitraum von 16 Tagen getestet.

Die Tiere wurden alle vier Tage mit drei verschiedenen Testsignalen beschallt. Als Kontrolle wurde ein Signal („9/80“) benutzt, auf das die Fliegen erfahrungsgemäß gut mit positiver Phonotaxis reagieren. „5/40“ (6ms Pulsdauer, 18ms Pause, Trägerfrequenz 5kHz) und „9Ds“ (ungepulstes Signal, Trägerfrequenz 9kHz) waren die beiden weiteren Testsignale.

Die Fliegen wurden in einer Versuchsarena getestet, die sich auf einem Tisch befand. Die Versuchsfläche war ein 80x50cm großes Pappstück, auf das alle 10cm eine Querlinie gezeichnet war, um die Laufstrecken der Versuchstiere besser nachvollziehen zu können. Die Arena hatte drei Seitenwände (Höhe 15cm) aus dunkelgrünem Tuch. Sie sollten die Versuchstiere von optischen Reizen abschirmen. Hinter der Frontwand (50cm vom Startpunkt der Fliegen entfernt) befand sich ein Lautsprecher (HT-Horn; Conrad Electronic), der mit einem CD-Spieler (Sony D-131) verbunden war. Discman und Lautsprecher waren an einen selbstgebauten Verstärker angeschlossen. Die Stromversorgung wurde durch ein Netzteil gewährleistet. Die Intensität der Testsignale betrug am Startpunkt der Fliegen 80dB. Eine Fliege wurde 50cm vom Lautsprecher entfernt platziert. Dann wurde der akustische Reiz eingeschaltet und das Verhalten der Tiere notiert. Es wurde in drei Klassen unterteilt. Für das Erreichen jeder Klasse wurde ein Punkt vergeben, so dass eine Fliege maximal drei Punkte pro Versuch erhalten konnte:

1. Drehung: Das Versuchstier drehte sich zum Lautsprecher;
2. Unvollständig: Das Versuchstier lief mindestens 20cm in Richtung des Lautsprechers;
3. Vollständig: Das Versuchstier lief die ganze Strecke zum Lautsprecher (50cm);

2.5.4. *Phonotaxis4 (Motivation)*

Mit diesen Experimenten sollte untersucht werden, ob die Perzeption des Lockgesanges von *Okanagana rimosus* die phonotaktische Verhaltensantwort bei *Emblemasoma auditrix* verändern kann. Reagieren die Fliegen nach der Wahrnehmung eines attraktiven Signals (Motivationssignal) auch auf Reize, auf die sie normalerweise nicht reagieren?

2.5.4.1. *Anlockraten*

Mit zwei solcher unattraktiven Reize („5/40“ und „9Ds“, siehe 2.3.) wurden im Freiland Anlockexperimente durchgeführt. Des Weiteren wurde zum Vergleich ein attraktives Signal („9/80“, siehe 2.3.) getestet, auf das die Fliegen gut reagieren.

Die Signale wurden jeweils 3min ins Habitat ausgestrahlt. Es wurde versucht alle Fliegen, die zum Lautsprecher kamen, einzusammeln, damit keine Tiere mehrfach angelockt würden. Nach jedem Test wurde der Standort gewechselt. Die Lautstärke, mit der das Signal abgespielt wurde, betrug in 1m Entfernung zum Lautsprecher etwa 95dB SPL. Aus der Anzahl der angelockten Fliegen wurde dann eine Anlockrate pro min bestimmt. Der Versuchsaufbau entsprach dem, der in Abschnitt 2.4.1. beschrieben wurde.

2.5.4.2. *Motivation im Freiland*

Bei diesen Experimenten wurde untersucht, wie *E. auditrix* nach einer Pause zwischen Motivationssignal und einem weiteren akustischen Reiz reagiert. Dazu wurde eine Fliege zunächst mit dem Motivationssignal („9/80“) in die Mitte eines Versuchsaufbaus gelockt (Aufbau siehe 2.4.1.). Wenn die Fliege den Lautsprecher (Koffermittel) erreicht hatte, wurde das Motivationssignal ausgeschaltet. Da wir nicht wissen, von wo aus im Habitat die Fliegen gestartet sind, kann keine genaue Aussage gemacht werden, wie lange die einzelnen Fliegen das Motivationssignal empfangen haben, bevor sie die Koffermittel erreicht hatten. Die verschiedenen getesteten Fliegen haben das Motivationssignal also vermutlich unterschiedlich lang perzipiert. Anschließend wurde über einen zweiten Lautsprecher (23cm von Startpunkt der Fliegen entfernt) ein Testsignal angeschaltet und die phonotaktische Reaktion der Fliegen auf Video (Canon MV10) aufgenommen. Als Testsignale fungierten die beiden unattraktiven Signale „5/40“ und „9Ds“ und zum Vergleich das attraktive Signal „9/80“. Dabei wurde die Pausendauer zwischen Motivationssignal und Testsignals variiert (0s, 60s, 120s, 180s). Es wurden für jedes Testsignal bei jeder Pausendauer jeweils 10-16 Fliegen getestet.

Das Verhalten der Fliegen nach Anschalten des Testsignals wurde in drei Klassen eingeteilt, für die jeweils Punkte vergeben wurden (siehe 2.5.3.).

2.5.4.3. *Motivation im Labor*

Zum Vergleich mit den Freilanddaten wurden die drei Testsignale mit zwei Pausendauern auch im Labor getestet. Dort war es, im Gegensatz zum Freiland, möglich den Startpunkt der Fliegen und die Dauer der Beschallung mit dem Motivationssignal genau festzulegen. Zudem konnten für die verschiedenen Versuchsserien jeweils die gleichen Fliegen verwendet werden, so dass die Versuchsbedingungen einheitlicher waren als im Freiland.

Der Versuchsaufbau entsprach im Wesentlichen dem, der in Abschnitt 2.5.3. beschrieben wurde. Das Motivationssignal wurde über einen zusätzlichen Lautsprecher ausgestrahlt, der ebenfalls an den Verstärker und den CD-Spieler angeschlossen war. Dieser Lautsprecher wurde mit Hilfe von Eisenstangen 30cm senkrecht über dem Startpunkt der Fliegen angebracht. Der Schalldruckpegel des Motivationssignals betrug 80dB SPL am Startpunkt und das Signal wurde jeweils für 5s gegeben.

Das Testsignal wurde mit 75dB SPL am Startpunkt der Fliegen (50cm vom Lautsprecher entfernt) höchstens 1min lang gegeben. Wenn die Fliegen bis dahin den Lautsprecher nicht erreicht hatten, wurde das Signal abgeschaltet. Sowohl die getesteten Signale als auch die Klassen, mit denen das Verhalten der Tiere bewertet wurde, waren mit denen im Freiland identisch. Es wurden bei jedem Testsignal und bei jeder Pausendauer (0s, 180s) 11 Fliegen getestet.

2.5.4.4. *Phonotaxis im Schwellenbereich*

Bei dieser Versuchsserie ging es um die Frage, ob die Verhaltensschwelle für Phonotaxis erniedrigt wird, wenn zuvor ein Motivationssignal perzipiert wird. Der Aufbau entsprach dem, der im Abschnitt zuvor geschildert wurde. Eine Gruppe von 10 Fliegen wurde individuell markiert. Als Testsignal wurde ausschließlich das Signal „9/80“ verwendet. Die Tiere wurden zunächst mit Signalen unterschiedlicher Intensität, angefangen mit 80dB SPL, getestet. Wenn eine Fliege erfolgreiche Phonotaxis zeigte (den Lautsprecher erreichte), wurde sie mit einem 5dB leiseren Signal getestet, bis zu einer Intensität, bei der sie nicht mehr zum Lautsprecher lief. Zwischen den einzelnen Tests lag immer mindestens 10min Pause, um eventuelle Motivationseffekte zu vermeiden. Nachdem bestimmt wurde, welche Fliege bei welcher Intensität keine erfolgreiche Phonotaxis mehr zeigte, wurden die Tiere bei eben dieser Intensität erneut getestet, zunächst ohne und dann mit einem 5s Motivationssignal. Wiederum wurde zwischen diesen beiden Tests eine Pause von mindestens 10min eingehalten. Auch bei diesem Versuch

wurde Verhaltensantwort der Tiere nach dem in Abschnitt 2.5.3. geschilderten Punktesystem notiert und ausgewertet.

2.6. Infektionsverhalten und Parasitierung von *E. auditrix* an *O. rimosa*

2.6.1. Multimodale Wirtsuche und Wirtsakzeptanz

Bei diesen Versuchen ging es um die Frage, welche Sinnesmodalitäten und welche Reize für eine erfolgreiche Infektion des Wirtes erforderlich sind. Es wurden Infektionsversuche mit verschiedenen Gruppen von *Okanagana rimosa* durchgeführt. Drei natürlich vorkommende Gruppen wurden aus dem Habitat entnommen und ohne weitere Manipulation getestet:

- „Singer“: nicht infizierte, zur Gesangsproduktion fähige Zikaden. Intakte Zikaden geben Störgeräusche von sich, wenn sie angefasst werden, außerdem haben sie unbeschädigte Lauterzeugungsorgane (Tymbale). Solche Tiere wurden als nicht infiziert eingestuft.
- „Nichtssinger“: nicht zur Gesangsproduktion fähige Zikaden. Diese Wirte gaben keine Störgeräusche mehr von sich und hatten beschädigte Tymbalorgane. Sie verhielten sich ansonsten normal, waren aber infiziert.
- „Tote“: infizierte, aber bereits tote oder fast tote Zikaden. In solchen Wirten befand sich eine große Fliegenlarve des letzten Larvenstadiums (L3), die den Wirt bereits größtenteils leer gefressen hat.

Sechs weitere Versuchsgruppen bestanden aus intakten Männchen, die für die Infektionsversuche manipuliert wurden:

- „Ohne Flügel“: den Zikaden wurden alle vier Flügel abgeschnitten.
- „Einseitige Flügel“: den Zikaden wurden das linke oder das rechte Flügelpaar abgeschnitten (5-mal links und 5-mal rechts).
- „Ohne Vorderflügel“: den Zikaden wurden die Vorderflügel abgeschnitten.
- „Ohne Hinterflügel“: den Zikaden wurden die Hinterflügel abgeschnitten.
- „Zerstörtes Tymbal“: den Zikaden wurden mit einer Pinzette beide Tymbalorgane zerstört.
- „Flügel falsch herum“: der Zikade wurden die Flügel abgeschnitten und falsch rum mit Doppelklebeband wieder angeklebt. Dabei wurden die Flügelgelenke ca. am 8. Abdominalsegment der Zikade angeklebt. Die freien Flügelspitzen zeigten nun also zum Kopf der Zikade hin.

In allen Gruppen wurden die Versuche mit 9-12 Zikaden durchgeführt. Jede Zikade wurde nur einmal von einer Fliege infiziert. Einzige Ausnahme ist die Gruppe „Flügel falsch herum“. Hier wurde nur eine Zikade präpariert und an dieser wurden Versuche mit 12 Fliegen durchgeführt.

Um *Emblemasoma auditrix* für die Versuche anzulocken (Akustisches Signal: „Anlock“, siehe 2.3.), wurde derselbe Versuchsaufbau genutzt, der in Abschnitt 2.4.1. beschrieben wurde. Die Zikaden wurden mit einer Nadel auf einer Plexiglasscheibe befestigt, unter der ein Spiegel angebracht war. Dadurch war auf den Videoaufzeichnungen das Verhalten der Tiere aus zwei Perspektiven gleichzeitig zu sehen. Der Spiegel lag direkt neben dem Lautsprecher des Kofferaufbaus. Die Plexiglasscheibe war mit einer Halterung 15cm über dem Spiegel befestigt. Mit Hilfe eines zweiten Lautsprechers konnten die Fliegen vom Kofferdeckel auf die Plexiglasscheibe gelockt werden. Das Verhalten der Fliegen wurde gefilmt (Panasonic AG-1350) und später im Hinblick auf die Kontaktzeiten zum Wirt ausgewertet.

Nach den Versuchen wurden die Zikaden für spätere Untersuchungen mit 70%-tigem Ethanol fixiert, um den Infektionserfolg durch Sezieren der Zikaden überprüfen zu können. Das Larvenstadium der Fliegen wurde anhand der Länge ihrer Mundhaken identifiziert. Zu diesem Zweck diente ein Binokular, das mit einem Messokular ausgestattet war.

Ein weiteres Ziel der Versuche war es, das Verteidigungsverhalten der Zikaden zu protokollieren. Die Zikaden zeigen drei Formen von Verteidigungsverhalten:

- Abflugversuche: die Tiere versuchen vor dem Angreifer davon zu fliegen.
- Flügelschlagen: die Zikaden machen einzelne Flügelschläge, um die Parasitoide wegzukatapultieren.
- Produktion von Störlauten.

2.6.2. Verletzungen des Tymbals bei *Okanagana rimosa*

E. auditrix injiziert ihre Larven durch das Lauterzeugungsorgan (Tymbal) des Wirtes (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Die Art der dabei entstehenden Verletzungen wurde bei allen Versuchsreihen untersucht, bei denen Zikaden mit Fliegenlarven infiziert wurden:

- Parasitierungsraten von *Okanagana rimosa* (siehe 2.8.);
- Multimodale Wirtssuche und Wirtsakzeptanz (siehe 2.6.1.);
- Parasitierungsprozess und Störgeräuschproduktion von *Okanagana rimosa* (siehe 2.6.3.);

Die Kutikularrippen des Tymbals wurden von cranial nach caudal durchnummeriert. Bei *O. rimosa* finden sich 7-8 solcher Rippen. Es wurde aufgenommen wie viele und welche Rippen beschädigt waren. In einer Stichprobe von 113 Männchen von *O. rimosa* wurde zudem ausgewertet, ob die Injektion der Fliegenlarve im oberen, mittleren oder unteren Abschnitt des Tymbals passierte. Hierzu wurden die gebrochenen Rippen der Tymbale mit Hilfe eines Binokulares mit integriertem Messokular in drei gleich lange Abschnitte unterteilt.

2.6.3. *Parasitierungsprozess und Störgeräuschproduktion*

Um den Parasitierungsverlauf zu untersuchen, wurden Zikaden experimentell mit Fliegenlarven infiziert. Zuerst wurden intakte Zikadenmännchen im Habitat gefangen. Dann wurde *E. auditrix* mit einer Gesangsattrappe angelockt („Anlock“) und der Fliege wurde eine Zikade präsentiert. Dazu wurde die Zikade an den Beinen festgehalten und mit dem Abdomen voran an die angelockte Fliege herangeführt. In der Regel erkannte *E. auditrix* auf eine Distanz von wenigen cm den Wirt und drückte sich unter den Flügel der Zikade, um eine Larve in das Tymbal des Wirtes injizieren zu können. Als Indiz für eine erfolgreiche Parasitierung wurde ein beschädigtes Tymbalorgan gewertet.

Die Zikaden wurden direkt vor und nach der Infektion zwischen Zeigefinger und Daumen genommen und einige Sekunden lang hin und her gedreht, um die Fähigkeit zur Lautproduktion zu überprüfen. Zur Lauterzeugung fähige Zikaden produzieren bei einer solchen Behandlung Störgeräusche (Stölting, Moore et al. 2004). Jede infizierte Zikade wurde markiert und zur weiteren Haltung in ein Zelt (siehe 2.1.) transferiert.

In der Folge wurden die Zikaden im Zelt täglich hinsichtlich ihrer Fähigkeit zur Lauterzeugung überprüft. Des Weiteren, wurden für jeden Tag des Infektionsprozesses 9-12 (an den letzten beiden Tagen 8 und 9 waren nur 2 und 3 Tiere verfügbar) Zikaden aus dem Zelt entnommen und für spätere Untersuchungen mit 70% Ethanol fixiert. Bei der anschließenden Sezierung der Tiere wurden die Fraßschäden durch die Fliegenlarven aufgenommen und in drei Kategorien eingeteilt:

- Keine erkennbaren Schäden: alle Gewebe waren vorhanden und unbeschädigt.
- Geringe Schäden: Fraßspuren im ersten und zweiten Abdominalsegment, zumeist an Darm und Fettkörper.
- Starke Schäden: Mehr als 50% der Gewebe im Abdomen fehlten.

2.6.4. Zweifachinfektionen und Lockgesangsproduktion

Bei dieser Versuchsreihe sollte untersucht werden, wie sich die Larven von *Emblemasoma auditrix* verhalten, wenn eine zweite Larve im Wirt vorhanden ist. Zu diesem Zweck wurden, nach der in Abschnitt 2.6.3. beschriebenen Methode, intakte Zikaden mit zwei Fliegenlarven infiziert. Die Larven wurden möglichst schnell hintereinander in den Wirt eingebracht. Zwischen erster und zweiter Infektion lagen maximal 3-4min. Die Zikaden wurden anschließend markiert und zur weiteren Haltung in ein Zelt gebracht (siehe 2.1.). In den folgenden Tagen wurden täglich einige Zikaden getötet und sofort seziiert. Beim Sezieren wurde die Anzahl, Lage (Abdomen oder Thorax) und der Zustand (lebendig oder tot) der Larven aufgenommen. Für diese Versuche wurden insgesamt 59 Männchen von *Okanagana rimosa* verwendet, von denen aber nur 33 wieder gefunden und seziiert wurden.

Im Rahmen dieser Versuchsserie wurde der Frage nachgegangen, wie sich die spontane Produktion von Lockgesängen im Laufe einer Parasitierung entwickelt. Wegen Zeit- und Wetterproblemen musste dieser Versuch mit den Zikaden durchgeführt werden, die mit zwei Fliegenlarven infiziert wurden. Es wurde ein weiteres Zelt aufgebaut, in das 20 nicht parasitierte Tiere eingesetzt wurden. Am gleichen Tag wurden 20 frisch parasitierte Zikaden in das andere Zelt gesetzt. Die beiden Zelte standen ca. 4-5m auseinander. Am zweiten und am fünften Infektionstag wurde die Gesangshäufigkeit der Zikaden in den beiden Zelten registriert. Es wurde mehrfach (n=8-10), zeitgleich in beiden Zelten, die Gesangshäufigkeit in einem Zeitraum von 5min ermittelt. Am zweiten Versuchstag wurde dieser 5min-Test 10 mal durchgeführt, am fünften Versuchstag 8-mal.

2.7. Untersuchungen zur Wirtsspezifität von *E. auditrix*

Bei diesen Experimenten sollte untersucht werden, ob *Emblemasoma auditrix* in der Lage ist andere Zikadenarten als *Okanagana rimosa* zu finden, zu infizieren und sich erfolgreich in ihnen zu entwickeln. Zu diesem Zweck wurden Phonotaxis- und Infektionsversuche durchgeführt.

2.7.1. Phonotaxis von *E. auditrix* zu Gesängen periodischer Zikaden

Es wurde untersucht, wie attraktiv verschiedene Gesangsattrappen von *Magicicada cassini* und *Magicicada septemdecim* für *E. auditrix* sind. Die Tests wurden im Freiland und unter Laborbedingungen durchgeführt. Im Freiland wurden Anlockkräten (angelockte Fliegen pro min) aufgenommen. Der Versuchsaufbau entsprach dem, der in Abschnitt 2.4.1. beschrieben

wurde. Die Lautstärke, mit der das Signal abgespielt wurde, betrug in 1m Entfernung zum Lautsprecher etwa 90dB SPL.

Sechs verschiedene Gesangsattrappen wurden getestet:

- „Anlock“: siehe 2.3.
- „Cassini calling“: Gesangsmodell mit Trägerfrequenz 5kHz. Die Struktur entsprach dem Lockgesang der periodischen Zikade *Magicicada cassini*. Das Signal besteht aus einem Tick-Teil und einem Buzz-Teil. Der Tick-Teil besteht aus einer Serie von 12-40 Einzelpulsen, die mit einer Rate von 16-25 Pulsen pro Sekunde produziert werden. Darauf folgt der Buzz-Teil mit einer Pulsrate von 180-210 pro Sekunde (Young und Josephson 1983).
- „Septemdecim calling“: Trägerfrequenz 1,6kHz. Die Struktur entsprach dem Lockgesang der periodischen Zikade *Magicicada septemdecim*. Der Gesang dauert 2-4s und besteht aus 120-160 Pulsen pro Sekunde. Nach einem Gesang folgt eine 0,5-2s lange Pause (Young und Josephson 1983).
- „Cassini Buzz, 5kHz“: Trägerfrequenz (5kHz). Die Struktur entsprach dem Buzz-Teil des Lockgesangs der periodischen Zikade *Magicicada cassini*.
- „Cassini Buzz, 6kHz“: Trägerfrequenz (6kHz).
- „Cassini Buzz, 7kHz“: Trägerfrequenz (7kHz).
- „Cassini Buzz, 8kHz“: Trägerfrequenz (8kHz).

Die verschiedenen Signale wurden pro Test 1min lang ins Habitat ausgestrahlt. Alle zum Lautsprecher kommenden Fliegen wurden sofort mit Sammelgläschen gefangen, damit keine Fliege bei einem Test mehrfach angelockt werden konnte. Die Anzahl der angelockten Fliegen pro Test wurde notiert. Nach jedem Test wurde der Standort gewechselt.

Im Labor wurden mit vier der oben genannten Signale („Kontrolle“, „Cassini calling“, „Septemdecim calling“, „Cassini, Buzz 5kHz“) Phonotaxistests durchgeführt. Der Versuchsaufbau entsprach dem, der in Abschnitt 2.5.3. beschrieben wurde.

Das Verhalten der Fliegen nach Anschalten des Testsignals wurde nach der in Abschnitt 2.5.3. beschriebenen Methode aufgenommen und ausgewertet.

2.7.2. *Infektion und Parasitierung von Magicicada cassini*

69 Männchen der periodischen Zikade *Magicicada cassini* wurden gefangen und nach der in Abschnitt 2.6.3. beschriebenen Methode mit einer Larve von *E. auditrix* infiziert. Die Zikaden wurden anschließend zur weiteren Haltung in ein Zelt transferiert. Jeden Versuchstag wurden

einige Zikaden aus dem Zelt entnommen und sezirt (insgesamt 34 der 69 eingesetzten Zikaden). Dabei wurden die Verletzungen des Tymbals, der Infektionserfolg und die Entwicklung der Fliegenlarven untersucht.

2.8. Parasitierungsraten von *Okanagana rimosa*

In den Jahren 2000, 2002, 2003 und 2005 wurden in den Untersuchungsgebieten Grayling und Luzerne an verschiedenen Terminen Zikadenmännchen gesammelt (**Tab. 1**).

Tab. 1: Termine, an denen in drei verschiedenen Untersuchungsgebieten Zikaden zur Bestimmung von Parasitierungsraten gesammelt wurden. Die Zahlen geben die Anzahl der gesammelten Zikaden pro Termin in dem jeweiligen Gebiet an.

Datum	Grayling1	Grayling2	Luzerne
10.06.2000	19	-	-
17.06.2000	27	-	-
24.06.2000	21	-	-
01.07.2000	8	-	-
21.06.2002	11	10	-
22.06.2002	-	-	3
25.06.2002	16	8	10
28.06.2002	23	23	7
05.07.2002	21	19	22
15.06.2003	11	-	-
19.06.2003	12	-	-
28.06.2003	6	-	-
01.07.2003	15	26	12
05.07.2003	14	9	13
14.06.2005	12	-	-
18.06.2005	17	-	-
22.06.2005	11	-	-
27.06.2005	12	-	-
01.07.2005	14	-	-

Dabei wurde in Grayling an zwei unterschiedlichen Stellen gesammelt, die im Folgenden mit Grayling1 und Grayling2 bezeichnet werden. Die beiden Stellen lagen etwa 4km weit auseinander. Ziel der Untersuchung war es, die Parasitierungsraten natürlicher Populationen von *Okanagana rimosa* durch *Emblemasoma auditrix* zu bestimmen. Parasitierte Zikaden produzieren wahrscheinlich größtenteils keine oder mit verringerter Häufigkeit Lockgesänge und können deshalb akustisch nicht gefunden werden. Darum war es wichtig nicht den Lautäußerungen der Tiere zu folgen, sondern rein visuell zu suchen. Es wurde bei jedem Tier notiert, ob Störgeräusche produziert wurden oder nicht. Wenn ja, wurden die Zikaden als Singer markiert, wenn nicht, dann wurden sie als Nicht-Singer markiert. Die gesammelten Zikaden wurden für spätere Auswertungen in 70% Ethanol fixiert und später im Labor seziiert.

2.9. Reduktion von Larvenzahlen bei *E. auditrix*

In Laborversuchen wurde beobachtet, dass die Larvenzahlen in *Emblemasoma auditrix* abnahmen, obwohl die Fliegen keine Wirte als Ablagemöglichkeiten zur Verfügung hatten (de Vries 2003). In verschiedenen Experimenten sollte untersucht werden, was der Grund für die Verringerung der Larvenzahlen im Labor war.

Für die Versuche wurden immer Fliegen verwendet, die so früh wie möglich in der Fliegen-saison gefangen wurden. Zu diesen Zeitpunkten wurden noch keine Wirte im Habitat gefunden. Auf diese Weise sollte sichergestellt werden, dass die Fliegen noch keine oder nur vereinzelt Larven abgelegt hatten.

2.9.1. Einfluss des Wirtssignals auf die Larvenablage bei *E. auditrix*

Die erste Versuchsserie beschäftigte sich mit dem Einfluss der Wahrnehmung des Wirtsgesanges auf die Entwicklung der Larvenzahlen. Es sollte die Frage geklärt werden, ob die Perception des Lockgesanges dazu führt, dass *E. auditrix* Larven ablegt. Für diesen Versuch wurden 44 Fliegen gefangen. Sechs Fliegen wurden sofort nach dem Fang als Kontrolle für spätere Untersuchungen in 70% Ethanol fixiert. Die restlichen Tiere wurden in vier Gruppen eingeteilt, die in den folgenden 11 Tagen unterschiedlich behandelt wurden.

- Gruppe1: die Fliegen wurden keinen akustischen Reizen ausgesetzt.
- Gruppe2: die Fliegen wurden einmal täglich für 3min mit dem Gesangsmodell „Anlock“ beschallt (siehe 2.3.).
- Gruppe3: die Fliegen wurden dreimal täglich für 3min mit dem Gesangsmodell „Anlock“ beschallt (siehe 2.3.).

- Gruppe4: die Fliegen wurden dreimal täglich für 3min mit dem Gesangsmodell „5/40“ beschallt (siehe 2.3.).

Die Testsignale wurden den Fliegen immer mit einem Schalldruckpegel von 80dB SPL (in der Mitte des Fliegenkäfigs) vorgespielt (Versuchsaufbau siehe 2.5.3.).

Die Käfige der Fliegen wurden jeden Tag mit einer Lupe nach abgelegten Larven durchsucht. Um die weißen Larven besser sehen zu können standen die Käfige auf schwarzem Untergrund (Krepppapier). Am letzten Versuchstag wurden alle Fliegen in 70% Ethanol fixiert. Später wurden alle Tiere unter einem Binokular mit Hilfe von Präpariernadeln seziiert. Dabei wurde das Abdomen eröffnet, sowie die Larven herauspräpariert und gezählt, um die Larvenzahlen der verschiedenen Gruppen mit denen der Kontrolle zu vergleichen.

Das Trockengewicht der Larven pro Fliege wurde mit Hilfe einer Feinwaage ermittelt. Zuvor wurden die Larven für 48h in einem Trockenschrank bei 70°C getrocknet.

2.9.2. *Entwicklung der Larvenzahlen über einen zwölf-tägigen Zeitraum*

Bei diesem Versuch sollte herausgefunden werden, ob und wie sich die Larvenzahlen in *E. auditrix* im Labor entwickeln, wenn die Tiere keine Wirte zur Verfügung haben. Es wurden 49 Fliegen gefangen. Dieses Mal sollten die Tiere lebend seziiert werden, um festzustellen, ob tote Larven im Uterus vorhanden sind. Um den zeitlichen Verlauf der Larvenzahleentwicklung darzustellen wurden alle vier Tage 9-10 Fliegen seziiert und die Larven gezählt. Alle sich bewegenden Larven wurden als lebend, alle unbeweglichen Larven als tot gezählt. Alle Larven und Reste von Larven (Mundhaken und andere Chitinreste) aus einer Fliege wurden jeweils in ein Eppendorfgefäß überführt und für spätere Fotoaufnahmen mit 70% Ethanol fixiert.

2.9.3. *Einfluss des Ablageerfolgs auf die Entwicklung der Larvenzahlen*

Bei einer weiteren Versuchsreihe wurden 70 Fliegen lebend seziiert, um den Einfluss des Ablageerfolgs auf die Entwicklung der Larvenzahlen bei *E. auditrix* zu untersuchen. Im Labor wurden die Tiere zunächst in zwei Versuchsgruppen eingeteilt. Die Fliegen der ersten Gruppe wurden nach dem Fang nicht weiter manipuliert. Die Fliegen der zweiten Gruppe bekamen nach dem Fang, an zwei aufeinander folgenden Tagen, Zikaden als Ablagemöglichkeit für ihre Larven. Die Fliegen sollten dadurch im Schnitt 10 Larven verlieren. Die Zikaden wurden am jeweiligen Versuchstag gefangen. Tote Zikaden erwiesen sich als ungeeignet und wurden von den Fliegen nicht beachtet. Eine Zikade wurde 8 bis 36-mal für verschiedene Fliegen als Ablagemöglichkeit verwendet. Die Zikaden wurden mit einer Präpariernadel vor einem Lautsprecher befestigt, durch den das Gesangsmodell „Anlock“ ausgestrahlt werden konnte (Auf-

bau wie in 2.5.3.). Die Fliegen wurden ca. 20cm vor den Lautsprecher gesetzt. Tiere, die positive Phonotaxis zeigten, fanden die Zikade und zeigten Infektionsverhalten. Das akustische Signal wurde ausgestellt, sobald die Fliege die Zikade erreicht hatte.

Später wurden die Zikaden mit Hilfe eines Binokulares seziiert, um die Anzahl der Larven zu bestimmen. Wie in der Versuchsserie zuvor wurden nun alle vier Tage 10 Fliegen aus jeder Versuchsgruppe entnommen und seziiert. Auch hier wurden lebende und tote Larven gezählt und zudem auf Chitinreste geachtet.

Um zu untersuchen, ob sich die Fliegenlarven im Uterus der Mutter gegenseitig verletzen, wurden von einigen Larven Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen gemacht. Eine Probe stammte vom ersten Untersuchungstag (zwei Fliegen, 42 Larven), eine Zweite vom achten Untersuchungstag (drei Fliegen, 53 Larven). Die Larven wurden einer kritischen Punkt Trocknung unterzogen, mit Gold bedampft und dann unter einem Elektronenmikroskop (Phillips XL-20) untersucht.

2.10. Auswertung der Daten

Verhaltensprotokolle wurden aus Videoaufzeichnungen extrahiert, die mit einer Kamera (Canon MV10) aufgenommen worden waren. Die Aufnahmen wurden zunächst auf Videokassetten überspielt (Sony, E-240DXf). Für die Analyse der Daten wurden ein Monitor (Sony PVM-20M4E) und ein Videorecorder (Panasonic NV-HS950) benötigt. Bei den anatomischen Untersuchungen wurden ein Wild Fotobinocular und eine digitale Kamera (Intas, 1028-768 Pixel) verwendet.

Die gesammelten Daten wurden mit dem Tabellenkalkulationsprogramm Excel (Microsoft) ausgewertet. Anschließend wurden statistische Analysen mit dem Programm GraphPad PRISM durchgeführt. Die Berechnung der Daten und deren statistische Auswertung wurden mit dem One Way ANOVA-Test, dem t-Test und dem Chi-Quadrat-Test durchgeführt. Für die graphische Darstellung der Ergebnisse wurde das Graphik Programm Corel DRAW verwendet.

3. Ergebnisse

3.1. Phonotaxis von *Emblemasoma auditrix*

3.1.1. *Phonotaxis1 (Drehreaktionen)*

3.1.1.1. Drehungen und Gesamtdrehungen bei Testwinkel 100°

Emblemasoma auditrix reagiert bei lateraler Beschallung mit typischen Drehreaktionen. Erst nach diesen Drehungen laufen oder Fliegen die Tiere zur Schallquelle. Im Laufe dieser Arbeit wurden diese Drehbewegungen detailliert untersucht. Hierzu wurde die Fliege aus verschiedenen Richtungen (Testwinkel) beschallt und das Verhalten auf Video aufgenommen. Aus dem Videoprotokoll konnten dann die Drehwinkel der Tiere bestimmt werden (siehe 2.5.1.). Es wurden verschiedene Versuchsserien („Cont 1s“, „100/100“, „100/500“, „Ausg“; siehe 2.5.1.) bei einem Testwinkel von 100° durchgeführt. Es zeigte sich, dass alle Tiere mehrere Drehungen zeigten. Nach einer Drehung legten die Fliegen eine Pause ein, bevor eine weitere Drehung folgte. Bis zu vier Drehungen wurden beobachtet, außer bei der Serie „Ausg“. Die Fliegen dieser Testserie drehten sich bei kontinuierlicher Beschallung bis zu 4-mal (34 Drehungen) um die eigene Achse, bis sie los liefen. Innerhalb einer Sekunde Signaldauer zeigten sie durchschnittlich $5,2 \pm 1$ (Standardfehler) Drehungen.

In der Versuchsserie „Cont 1s“ wurden die einzelnen Versuchstiere in verschiedene Drehtypen, 2-fach Dreher (Fliegen, die insgesamt zwei Drehungen zeigten), 3-fach Dreher (Fliegen, die insgesamt drei Drehungen zeigten) und 4-fach Dreher (Fliegen, die insgesamt vier Drehungen zeigten), eingeteilt. Es zeigte sich, dass zwischen den 1. und 2. Drehungen der 2-fach Dreher, kein Unterschied bestand (t-Test) (Abb. 6A-B). Die erste Drehung war durchschnittlich $52^\circ \pm 4$ (Standardfehler), die Zweite betrug $57^\circ \pm 4$ (Standardfehler). Auch innerhalb der anderen Drehtypen bestanden keine Unterschiede zwischen den Drehungen (Abb. 6A-C). Signifikante Unterschiede hingegen wurden gefunden, wenn die ersten. Und zweiten Drehungen der unterschiedlichen Drehtypen miteinander verglichen wurden (Abb. 6A-B). Beim Drehtyp 2-fach Dreher waren sowohl die erste als auch die zweite Drehung größer als bei den 3-fach und 4-fach Drehern (Abb. 6A-B). Beim Vergleich der ersten Drehungen bestand auch zwischen 3-fach und 4-fach Drehern ein Unterschied (* = $p < 0,05$, t-Test) (Abb. 6A). Die unterschiedlich großen Drehungen bei den drei Drehtypen führten nicht dazu, dass auch die Gesamtdrehwinkel (Addition der Drehungen, die eine Fliege gezeigt hat) unterschiedlich waren. Die Werte lagen bei durchschnittlich $109^\circ \pm 7$ (Standardfehler) für die 2-fach Dreher,

$106^\circ \pm 6$ (Standardfehler) für die 3-fach Dreher und $119^\circ \pm 10$ (Standardfehler) für die 4-fach Dreher (Abb. 6D).

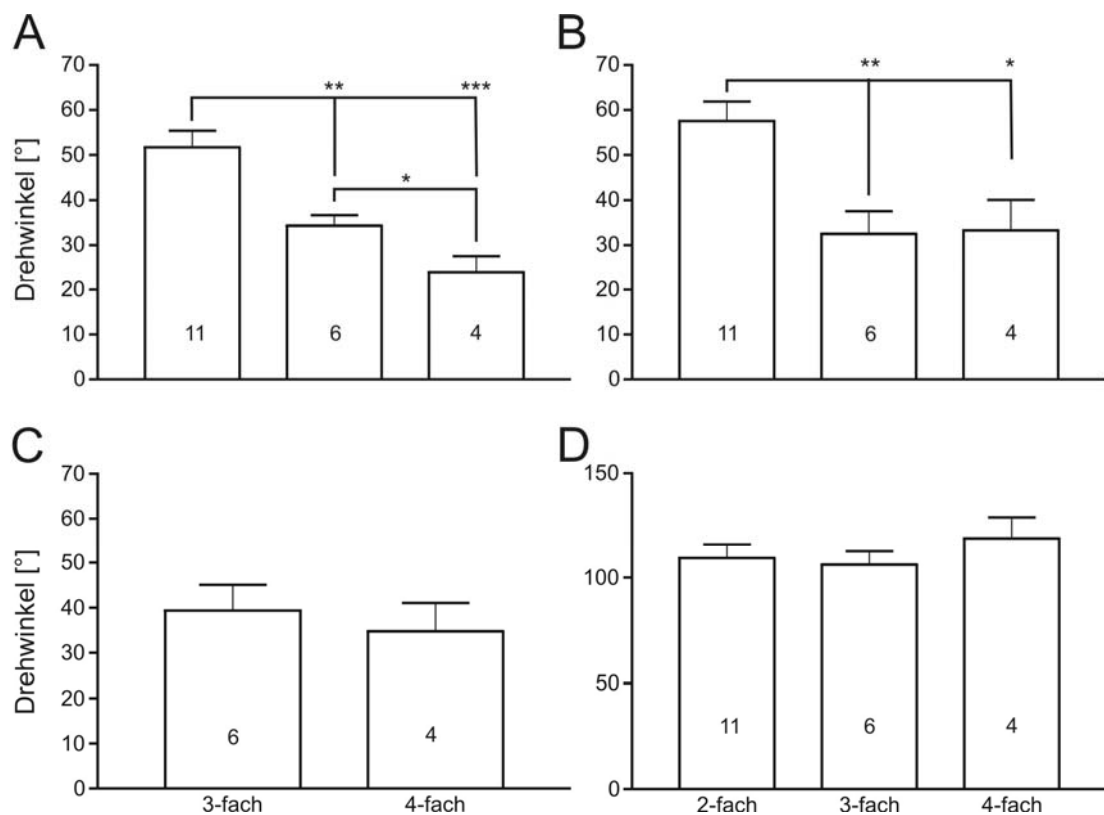


Abb. 6A-D: Durchschnittliche Drehwinkel bei *E. auditrax*, die zwei, drei oder vier Drehungen zeigten und deren Gesamtdrehwinkel (1s Signaldauer ohne Pause, Testwinkel 100°). A: 1. Drehungen gegeneinander; B: 2. Drehung gegeneinander; C: 3. Drehung gegeneinander; D: Gesamtdrehwinkel der Fliegen, die 2-fach, 3-fach und 4-fach Drehungen gezeigt haben. 2-fach = Fliegen zeigten zwei Drehungen; 3-fach = Fliegen zeigten drei Drehungen; 4-fach = Fliegen zeigten vier Drehungen. Die Zahlen in den Balken geben an, bei wie vielen Versuchen zweifach, dreifach oder vierfach gedreht wurde (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,0001$; t-Test).

Die Abb. 6D zeigt, dass die Gesamtdrehwinkel gleich groß sind, egal ob die Fliegen 2, 3 oder 4 Drehungen zeigen. Deswegen wurden für alle Versuchsserien Gesamtdrehwinkel bestimmt, in denen nicht mehr zwischen den verschiedenen Drehtypen unterschieden wurde. Die durchschnittlichen Gesamtdrehwinkel waren in drei der vier Versuchsserien nahezu gleich (110° – 115°). Nur bei der Versuchsreihe „Ausg“ (alle Drehungen innerhalb 1s Signaldauer ausgemessen) waren die Werte mit $197^\circ \pm 15$ (Standardfehler) hochsignifikant größer (*** = $p < 0,0001$, t-Test) (Abb. 7).

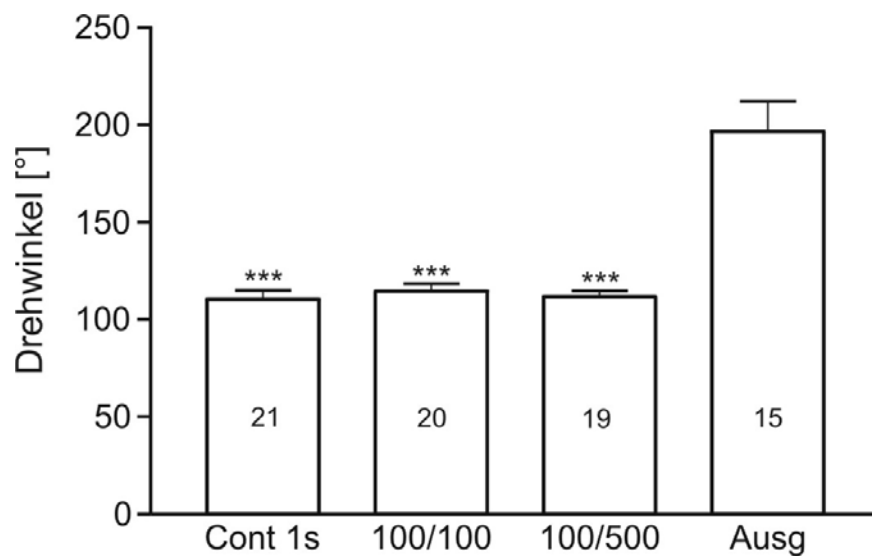


Abb. 7: Durchschnittlicher Gesamtdrehwinkel von *E. auditrax* bei verschiedenen Testserien für den Testwinkel 100°. „Cont 1s“ = Signaldauer 1s, keine Pause; „100/100“ = 100ms Signaldauer, dann 100ms Pause; „100/500“ = 100ms Signaldauer, dann 500ms Pause; „Ausg“ = 1s Signaldauer, keine Pause bei Fliegen mit zerstörtem rechten Ohr. Die Zahlen in den Balken geben die Anzahl der Versuche an (***) = $p < 0,0001$; t-Test, alle Serien gegen „Ausg“ getestet).

Wie bereits erwähnt, machen die Fliegen zwischen den Drehungen Pausen. Die durchschnittliche Pausenlänge war bei allen Versuchsserien unabhängig davon, ob sie zwischen 1. und 2. Drehung, 2. und 3. Drehung oder 3. und 4. Drehung lag (Abb. 8A-C). Zwischen den verschiedenen Serien gab es aber erhebliche Unterschiede in der Pausenlänge. Beim Signal „Cont 1s“ betrug die Pause durchschnittlich $75\text{ms} \pm 5$ (Standardfehler) zwischen 1. und 2. Drehung. Die Pausen waren bei den Serien mit unterbrochenem Signal mit $102\text{ms} \pm 6$ (Standardfehler, bei Pause 100ms) und $507\text{ms} \pm 6$ (Standardfehler, bei Pause 500ms) fast identisch zu den entsprechenden Signalpausendauern (Abb. 8A). Die Pausendauern bei der Versuchsserie „Ausg“ waren signifikant größer als bei der Serie „Cont 1s“ ($^{\circ\circ\circ} = p < 0,0001$; $^{\circ} = p < 0,05$, t-Test) (Abb. 8A-B).

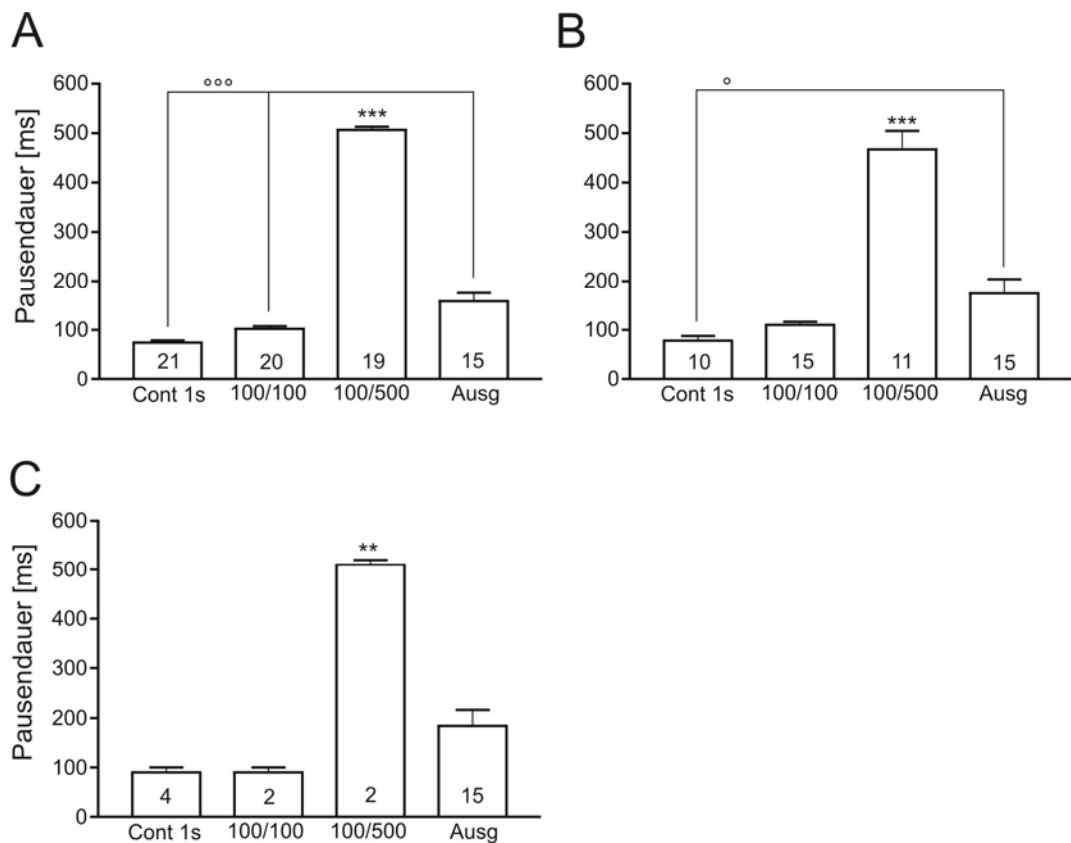


Abb. 8A-C: Durchschnittliche Pausenlänge (ms) zwischen den Drehungen bei verschiedenen Versuchserien. A: Pause zwischen erster und zweiter Drehung; B: Pause zwischen zweiter und dritter Drehung; C: Pause zwischen dritter und vierter Drehung. „Cont 1s“ = Signaldauer 1s, keine Pause; „100/100“ = 100ms Signaldauer, dann 100ms Pause; „100/500“ = 100ms Signaldauer, dann 500ms Pause; „Ausg“ = 1s Signaldauer, keine Pause bei Fliegen mit zerstörtem rechten Ohr. Zahlen in den Balken geben die Anzahl der Versuche an. * = getestet gegen „100/500“; ° = gegen „Ausg“ (** und °° = $p < 0,0001$; ** = $p < 0,01$; ° = $p < 0,05$; t-Test).

3.1.1.2. Gesamtdrehwinkel

In der Folge sollte der Frage nachgegangen werden, wie die Gesamtdrehbewegungen vom Testwinkel abhängen. Es wurden die Gesamtdrehungen für alle Testwinkel zwischen 0° - 180° und für verschiedene Signaldauern gemessen.

Bei der kürzesten Signaldauer (100ms) gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den durchschnittlichen Gesamtdrehwinkeln der verschiedenen Testwinkel (Abb. 9A). Die Werte bewegten sich im Bereich zwischen 38° - 68° .

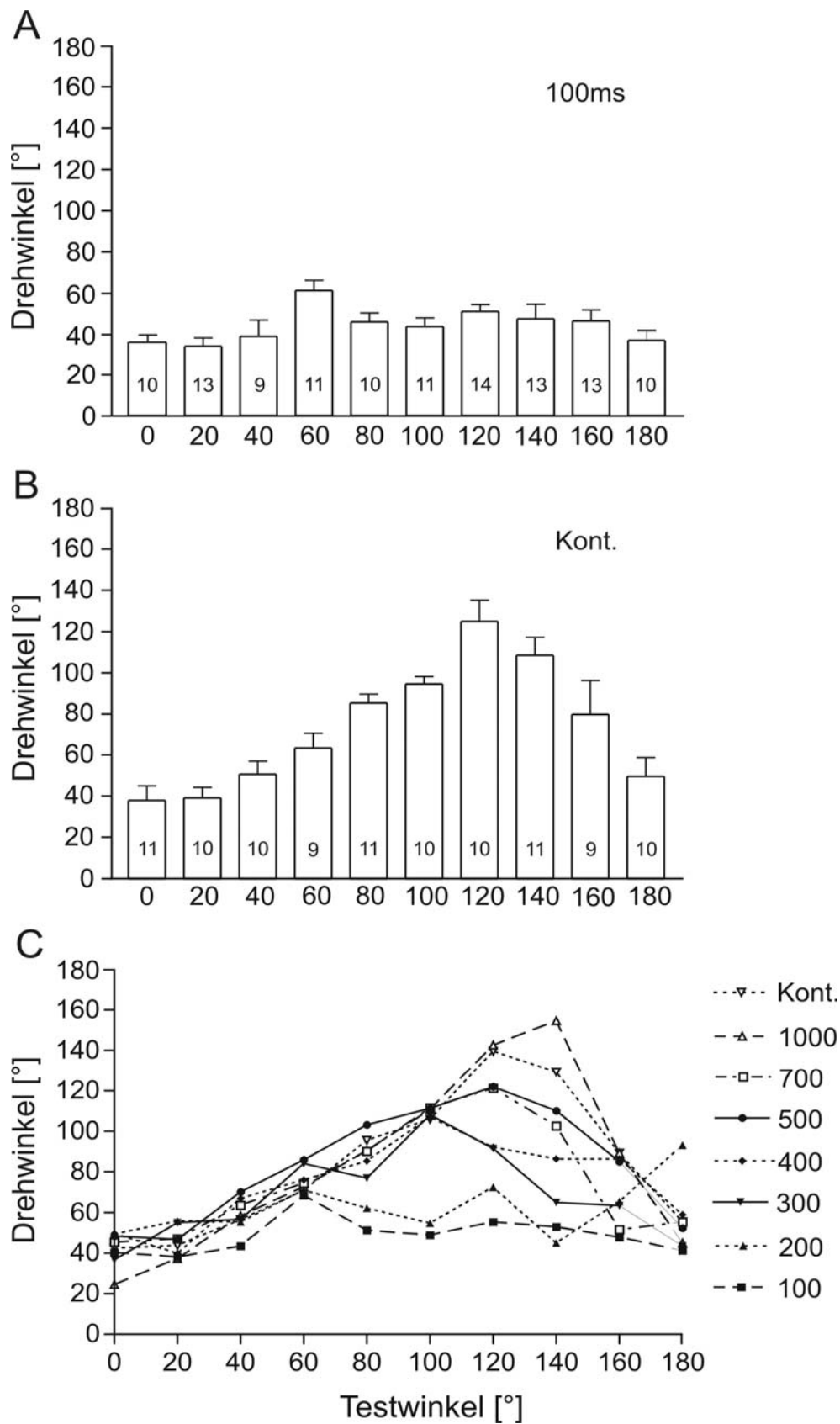


Abb. 9A-C: Durchschnittliche Gesamtdrehwinkel bei verschiedenen Testwinkeln und Signaldauern. Alle Winkel wurden 9-14-mal getestet. A: Signaldauer 100ms. B: kontinuierliches Signal. C: Verschiedene Signaldauern (ms).

Bei dieser Signaldauer war also keine Abhängigkeit zwischen Drehwinkel und Testwinkel zu erkennen. Die Situation sieht bei längeren Signaldauern ganz anders aus.

Bei kontinuierlicher Signaldauer steigen die durchschnittlichen Gesamtdrehwinkel der Fliegen zunächst stetig an (Abb. 9B). Selbst wenn der Schall direkt von vorne kommt, (Testwinkel 0°) zeigen die Fliegen Drehbewegungen von durchschnittlich $42^\circ \pm 8$ bei kontinuierlicher Signaldauer (Standardfehler). Dieser Wert ist signifikant geringer als bei höheren Testwinkeln zwischen 80° und 160° (ANOVA, $p < 0,05$, $p < 0,01$, Tukeys Multiple Comparison Test). Der größte durchschnittliche Gesamtdrehwinkel wurde bei einem Testwinkel von 120° gemessen und betrug $140^\circ \pm 12$ (Standardfehler). Wenn der Testwinkel weiter erhöht wurde, sanken die Werte wieder ab. Die Drehwinkel bei Testwinkeln zwischen 160° und 180° waren signifikant niedriger als bei 120° (ANOVA, $p < 0,05$, $p < 0,01$, Tukeys Multiple Comparison Test). Der durchschnittliche Gesamtdrehwinkel beim Testwinkel 180° war mit $55^\circ \pm 10$ (Standardfehler) in etwa im Bereich des Wertes für den Testwinkel 0° (Abb. 9B). Abb. 9C zeigt die durchschnittlichen Gesamtdrehwinkel bei allen getesteten Signaldauern. Auch hier zeigt sich eine klare Abhängigkeit der durchschnittlichen Drehwinkel vom Testwinkel bei längeren Signaldauern. Bei kleinen Testwinkeln (0° - 40°) übersteigen die Drehwinkel der Fliegen meistens die theoretisch optimalen Werte (0° - 40°). Optimal wäre, wenn der Drehwinkel gleich dem Testwinkel wäre, da die Fliegen dann genau mit dem Kopf hin zum Lautsprecher ausgerichtet wären. Bei Testwinkeln zwischen 60° - 120° erhöhen die Tiere den Betrag der durchschnittlichen Drehbewegungen kontinuierlich, auch wenn sie zumeist dennoch etwas über den theoretisch optimalen Wert drehen. Bei zu kurzer Signaldauer können die durchschnittlichen Drehwinkel häufig unterhalb des Testwinkels liegen. Bei allen Signaldauern, abgesehen von 200ms, liegen die Werte für die Testwinkel 0° und 180° in ähnlichen Bereichen (Abb. 9C). Bei 180° liefen die Fliegen fast immer zunächst von der Schallquelle weg. Insbesondere um das Absinken der Gesamtdrehwinkel bei hohen Testwinkeln weiter zu untersuchen, wurden die Werte jedes einzelnen Versuchs aufgetragen (Abb. 10A-H). Dabei wurden für die Testwinkel zwischen 0° - 60° alle Tests bei Signaldauern zwischen 300ms und kontinuierlichem Signal aufgetragen. Da die Fliegen bei höheren Testwinkeln mehr Zeit für eine maximale Drehbewegung benötigen (siehe oben), wurden für die Testwinkel zwischen 120° - 180° alle Versuche ab einer Signaldauer von 500ms aufgetragen. Bei einem Testwinkel von 0° haben sich die Versuchstiere in allen, bis auf zwei Fälle, gedreht. Dabei drehten sich die Tiere bei 32 Tests nach links und bei 24 Tests nach rechts (Abb. 10A). Der Unterschied zwischen diesen beiden Werten ist nicht signifikant (Chi-Quadrat-Test). Es gab also keine

Präferenz für eine bestimmte Drehrichtung, wenn der Schall frontal auf die Fliegen stieß. Gleiches gilt für den Testwinkel 180° (Abb. 10H).

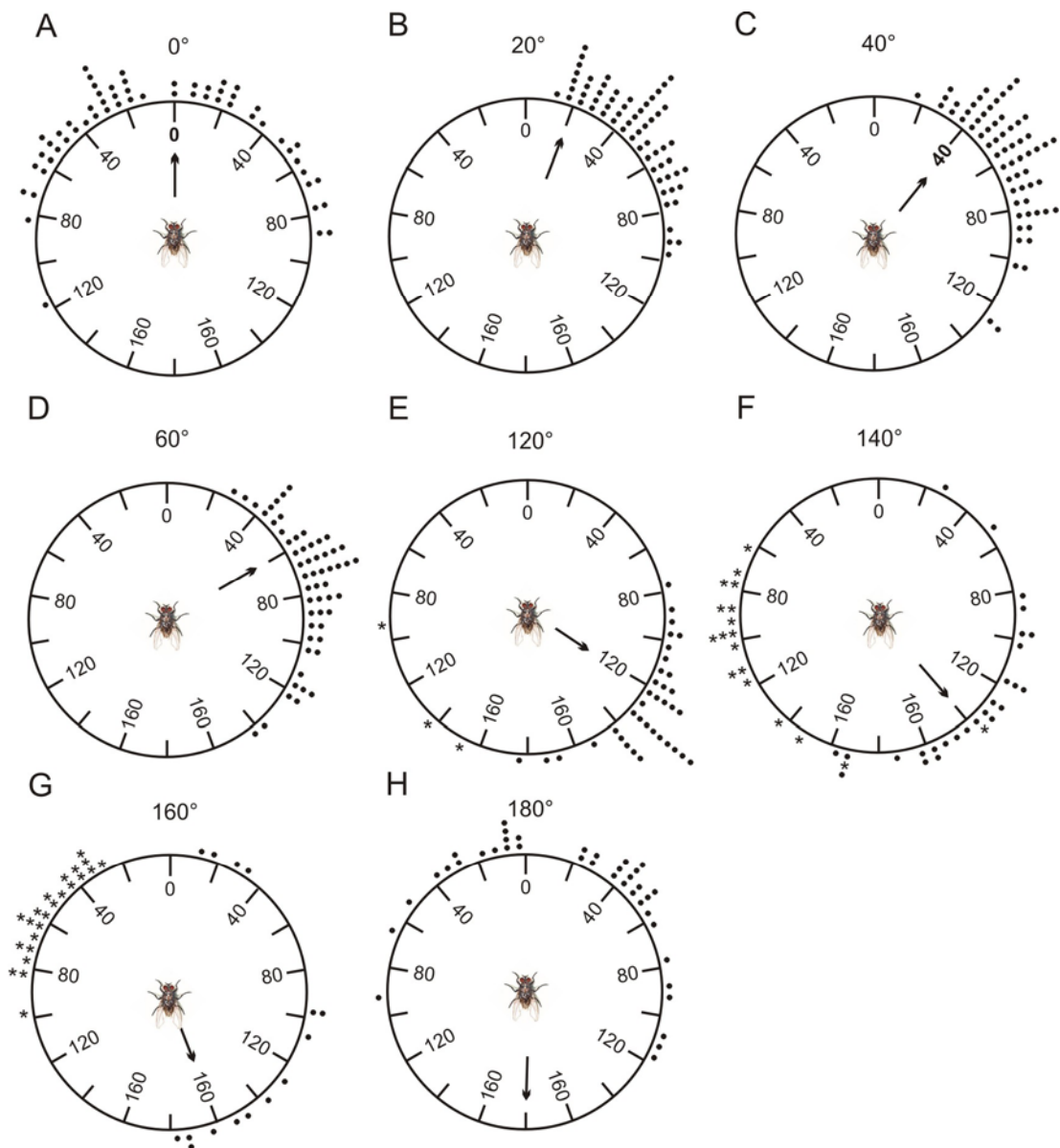


Abb. 10A-H: Individuelle Drehwinkel bei verschiedenen Zielwinkeln. Jeder schwarze Punkt entspricht dem Drehwinkel einer Fliege, die den kürzesten Drehweg wählte. Die Sternchen stehen für die Fliegen, die den längeren Drehweg nahmen. Die Pfeile zeigen an wo die Schallquelle lag. Für die Testwinkel $0-60^\circ$ wurden die Versuche bei Signaldauern ab 300ms aufgetragen. Für die Testwinkel $120-180^\circ$ wurden die Versuche bei Signaldauern ab 500ms aufgetragen.

Bei Testwinkeln zwischen 20° und 60° machten die Fliegen meistens größere Drehbewegungen, als nötig gewesen wären (Abb. 10B-D). Z.B. drehten 87% ($n=62$) der getesteten Fliegen bei einem Testwinkel von 20° weiter als 20° (Abb. 10B). Bei Testwinkeln zwischen $120-160^\circ$ wählten nicht alle Fliegen die optimale Drehrichtung (Abb. 10E-G). Als optimale Dreh-

richtung wird der kürzeste Drehweg zur Schallquelle betrachtet. Bei einem Zielwinkel von 120° wählten die Fliegen in nur drei Fällen (8%) den längeren Weg ($n=39$). Bei einem Zielwinkel von 160° nahmen 60% ($n=38$) der getesteten Tiere den längeren Drehweg.

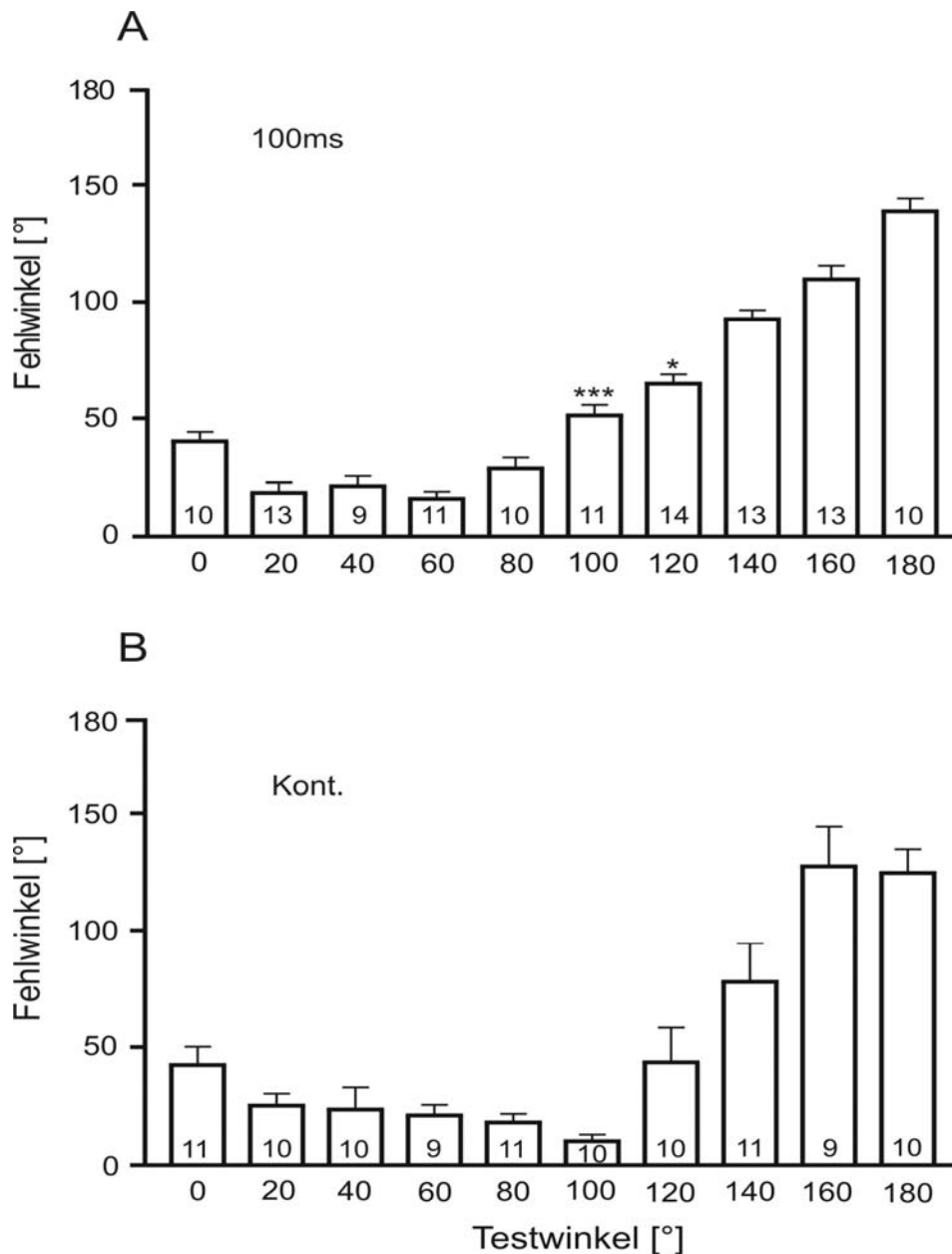


Abb. 11A-B: Durchschnittliche Fehlwinkel für alle Testwinkel bei Signaldauern von 100ms und kontinuierlichem Signal. Der Fehlwinkel ist die Differenz zwischen Testwinkel und Gesamtdrehwinkel. Jeder Testwinkel wurde möglichst mit 10 Fliegen getestet, Abweichungen waren möglich ($n=9-14$).

Wie aus dem vorigen Abschnitt ersichtlich, bestand bei fast allen getesteten Fliegen eine Diskrepanz zwischen Testwinkel und dem durchgeführten Gesamtdrehwinkel. Diese Diskrepanz soll im Folgenden als Fehlwinkel bezeichnet werden. Der Gesamtdrehwinkel plus oder minus des Fehlwinkels ergibt für einzelne Messungen wieder den Testwinkel. Für die durch-

schnittlichen Werte gilt dies allerdings nicht. Wenn sich zum Beispiel bei einem Testwinkel von 40° eine Fliege 60° dreht, während sich eine andere 20° dreht, dann ergibt sich ein durchschnittlicher Drehwinkel von 40° . Der durchschnittliche Fehlwinkel ist dann aber nicht 0° , sondern 20° . Die durchschnittlichen Fehlwinkel für zwei verschiedene Signaldauern sind in Abb. 11A-B dargestellt. Bei Testwinkeln zwischen 0° und 60° waren die Fehlwinkel für die beiden Signaldauern ähnlich. Beim kontinuierlichen Signal wurden die Fehlwinkel dann bis zu einem Testwinkel von 100° immer kleiner (Abb. 11A). Danach steigen die Werte dann wieder. Bei den Testwinkeln 100° (***) = $p < 0,001$, t-Test) und 120° (* = $p < 0,05$; t-Test) sind die gemessenen Fehlwinkel signifikant geringer als bei der Signaldauer 100ms.

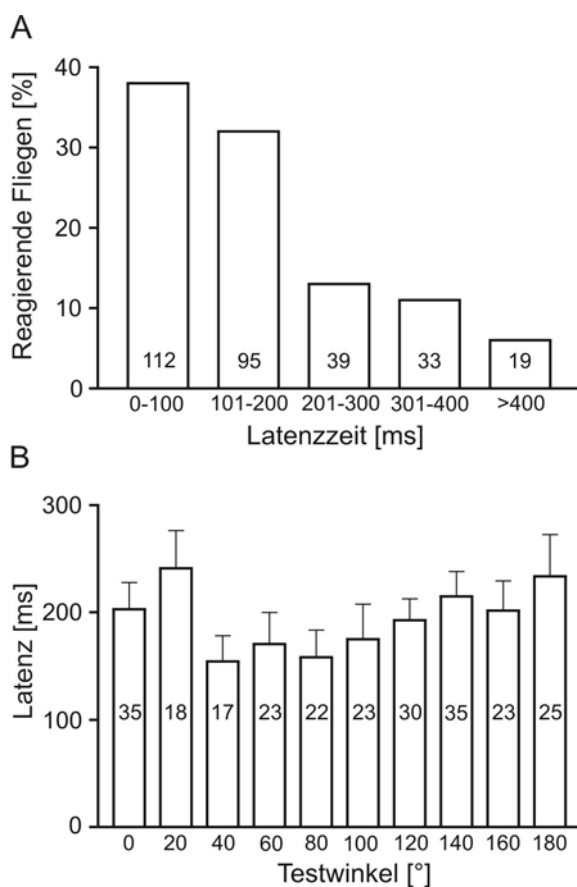


Abb. 12A-B: Durchschnittliche Reaktionszeit (Latenz) mit der die getesteten Fliegen auf das akustische Signal reagiert haben. A: Anteil der Fliegen, die in verschiedenen Zeitklassen reagiert haben. B: Latenzen bei verschiedenen Testwinkeln. Zahlen in den Balken geben die Anzahl der ausgewerteten Versuche an. Es wurden Daten aus Versuchsserien ab einer Signaldauer von 300ms verwendet.

Mit Hilfe einer Leuchtdiode wurde ein visuelles Signal erzeugt, mit dessen Hilfe bei der Videoauswertung die Latenzzeiten bestimmt werden konnten (siehe 2.5.1.). Die Fliegen drehten sich nach frühestens 60ms Signaldauer. Die längste Reaktionszeit betrug 680ms. Die durchschnittliche Latenz betrug $199\text{ms} \pm 9$ ($n=232$, Standardfehler), wobei die Versuchsserien ab einer Signaldauer von 300ms ausgewertet wurden. Die Reaktionszeit bei Signaldauern von 100ms und 200ms war mit $142\text{ms} \pm 18$ ($n=26$, Standardfehler) signifikant niedriger ($p < 0,05$, t-Test). Dieser niedrigere Wert kommt vermutlich dadurch zustande, dass manche Fliegen

bei 100ms und 200ms erst gar nicht anfangen zu drehen. Die Werte dieser Tiere fließen bei den höheren Signaldauern dann mit ein und heben die durchschnittliche Reaktionszeiten. Die meisten getesteten Fliegen (70%) begannen sich bereits innerhalb von 200ms zu drehen. Nur selten (6%) ließ die Drehreaktion länger als 400ms auf sich warten (Abb. 12A). Erstaunlicherweise fingen einige Fliegen auch nach Beendigung des akustischen Reizes an in Richtung Schallquelle zu drehen. Dies wird offensichtlich, wenn man sich die durchschnittlichen Latenzen bei einer Signaldauer von 100ms betrachtet. Dort reagierten die Fliegen durchschnittlich nach $155\text{ms} \pm 30$ (Standardfehler), also 55ms nach dem Signal. Die Latenz war nicht abhängig vom Testwinkel. Zwischen den Latenzen für die verschiedenen Testwinkel gab es keine signifikanten Unterschiede (ANOVA) (Abb. 12B).

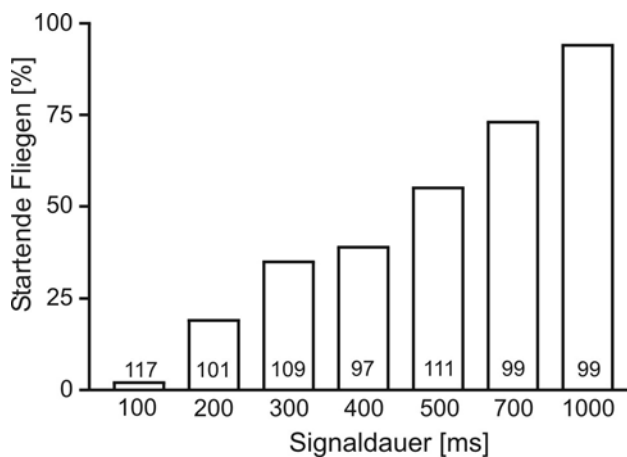


Abb. 13: Prozentualer Anteil von Fliegen, die bei verschiedenen Signaldauern nach der Drehbewegung auch Laufverhalten zum Lautsprecher zeigten. Die Werte in den Balken geben die Anzahl der ausgewerteten Tests an.

Nachdem sich eine Fliege gedreht hat, folgt als nächster Schritt sich laufend oder fliegend der Schallquelle zu nähern. Bei einer Signaldauer von 100ms starteten die Fliegen nur in 6% der getesteten Fälle ($n=117$). Mit steigender Signaldauer nahm der Wert dann kontinuierlich zu. Beim kontinuierlichen Signal zeigten dann alle getesteten Fliegen Laufverhalten (Abb. 13).

Bei ca. 20% aller Versuche zeigten die Tiere eine Rückdrehbewegung nach der ersten Drehung. Die Rückdrehung war der ersten Drehung immer entgegengesetzt.

Abb. 14A zeigt für zwei Signaldauern den prozentualen Anteil von Tests, bei denen die Fliegen bei den verschiedenen Testwinkeln eine Rückdrehung zeigten. Es ist auffällig, dass diese Drehungen besonders häufig (51%) bei den niedrigsten Testwinkeln (0° und 20°) vorkommen. Die Werte sinken bei höheren Testwinkeln ab, bis bei 120° und 140° gar keine zweite Drehung mehr vorkommt. Interessanterweise zeigen die Tiere bei einem Testwinkel von 160° dann wieder Rückdrehungen.

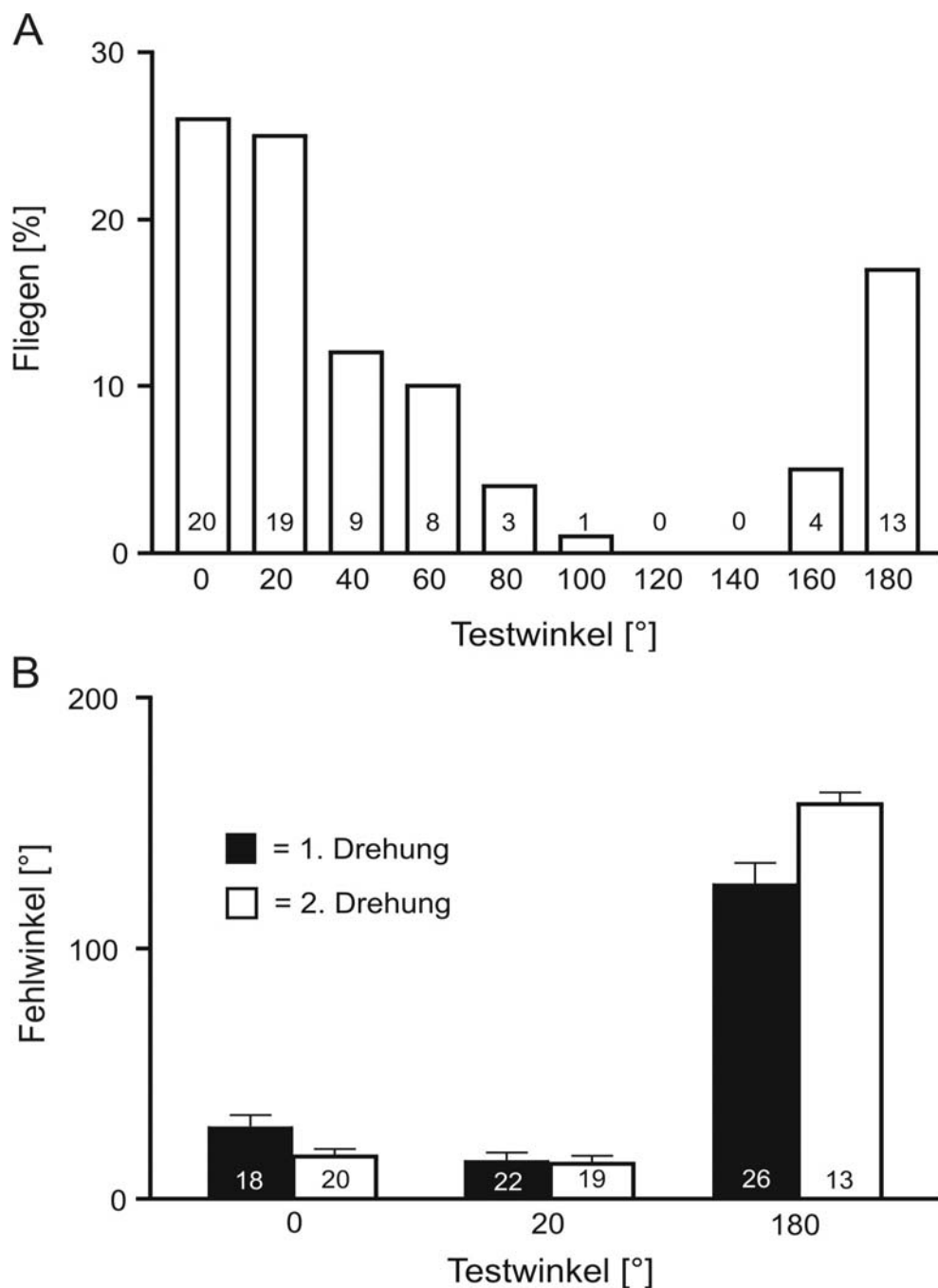


Abb. 14A-B: Tests, bei denen die Fliegen Rückdrehbewegungen gezeigt haben. A: Prozentualer Anteil getesteter Fliegen, die bei verschiedenen Testwinkeln eine Rückdrehung gezeigt haben. B: Vergleich von durchschnittlichen Fehlwinkeln bei Fliegen, die keine Rückdrehung und Fliegen, die eine Rückdrehung gezeigt haben. Die Rückdrehung war der ersten immer entgegen gesetzt. Die Zahlen in den Balken geben die Anzahl der Tests an, bei denen die Fliegen beim jeweiligen Testwinkel Rückdrehungen zeigten.

Der Wert steigt bei 180° auf 17% an. Eine Rückdrehung schien den Fehlwinkel nicht zu verringern. Bei drei Testwinkeln (0°, 20° und 180°) wurden die durchschnittlichen Fehlwinkel von Tests bei denen Fliegen keine Rückdrehung machten mit Tests, bei denen Rückdrehun-

gen gezeigt wurden, verglichen. Es konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (t-Test) (Abb. 14B).

3.1.2. *Phonotaxis2 (Beschallung von oben oder unten)*

3.1.2.1. *Zielsetzung und prinzipielle Durchführung der Versuche*

Während dieser Versuchsserie wurde *E. auditrix* mit einem akustischen Signal gereizt, das von oben oder unten gegeben wurde. Anhand des Verhaltens der Tiere sollen Rückschlüsse gezogen werden, wie gut abnehmende Lautstärkeunterschiede wahrgenommen werden können. Das Prinzip der Versuche besteht darin, die Fliegen von einem Punkt starten zu lassen, an dem der Lautstärkepegel maximal ist. Wenn die Tiere sich dann von diesem Punkt fortbewegen, wird in jedem Fall die Intensität geringer. Wenn die Fliegen detektieren, dass sie von der lautesten Stelle weglaufen, sollten sie drehen und wieder in Richtung ihres Startpunktes zurück laufen. Die Stelle an der die Fliegen drehen wird in der Folge immer als Umkehrpunkt bezeichnet. Ein Umkehrpunkt liegt nur vor, wenn die Fliegen ihre Bewegungsrichtung um mehr als 90° ändern.

3.1.2.2. *Labor*

Zunächst soll nun qualitativ das Verhalten der Tiere anhand ihrer Laufwege beschrieben werden. Zehn Fliegen wurden zur Kontrolle ohne akustischen Reiz getestet. In sechs Fällen blieben die Fliegen einfach am Startpunkt sitzen und putzten sich. Drei weitere liefen nur einige cm in eine Richtung. Ein Tier lief zum Rand der Versuchsfläche und sprang von dort auf den Fußboden. Keines der vier Tiere, die sich bewegt hatten, kehrte um.

Die Versuche wurden in einer rechteckigen Versuchsarena aus Fliegengitter durchgeführt. Senkrecht über oder unter dem Mittelpunkt der Arena war ein Lautsprecher angebracht, über den ein akustischer Reiz gegeben werden konnte, der in Trägerfrequenz und Wiederholrate dem Lockgesang des Wirtes ähnelte. Es wurden 80dB oder 75dB SPL in der Mitte der Arena eingestellt. Alle Versuche wurden auf Video aufgenommen, um später die Laufbewegungen der Fliegen nachvollziehen zu können.

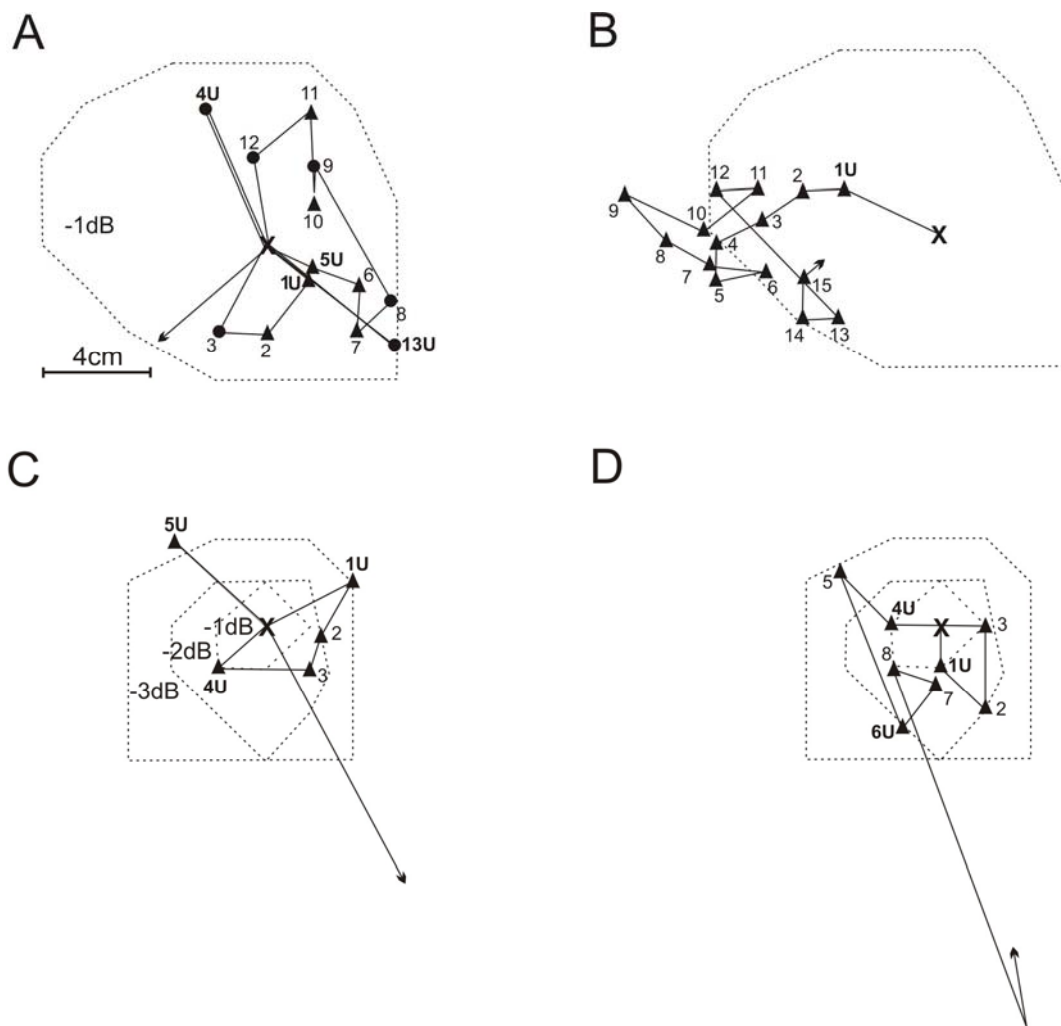


Abb. 15A-D: Laufwege von *Emblemiasoma auditrix* bei Beschallung von oben. Die Fliegen wurden auf einer Versuchsfläche aus Fliegengitter getestet. Es sind jeweils die Laufwege während der ersten 30s des Versuchs dargestellt. Der Startpunkt ist mit einem großen Kreuz gekennzeichnet. Die Kreise und Dreiecke markieren Stellen, an denen die Fliegen durch Drehungen (Punkte) oder Sprünge (Dreiecke) ihre Bewegungsrichtung geändert haben. Die Punkte wurden chronologisch durchnummeriert. Drehungen, die als Umkehrpunkt gewertet wurden, sind mit einem u gekennzeichnet. A-B: Intensität am Startpunkt 80dB SPL. Innerhalb der gestrichelten Linien war die Intensitätsabschwächung geringer als 1dB SPL zum Startpunkt. C-D: Intensität am Startpunkt 75dB SPL. Innerhalb der gestrichelten Linien war die Intensitätsabschwächung geringer als 1dB, 2dB oder 3dB SPL zum Startpunkt.

Wenn die Tiere von oben beschallt wurden, liefen sie zunächst vom Startpunkt weg und zeigten dann eine Drehung am so genannten Umkehrpunkt (Abb. 15A-D). Diese erste Drehung war immer ca. 180° groß. Der exakte Drehwinkel konnte nicht bestimmt werden, da die Fliegen auf dem Videomaterial zu klein waren.

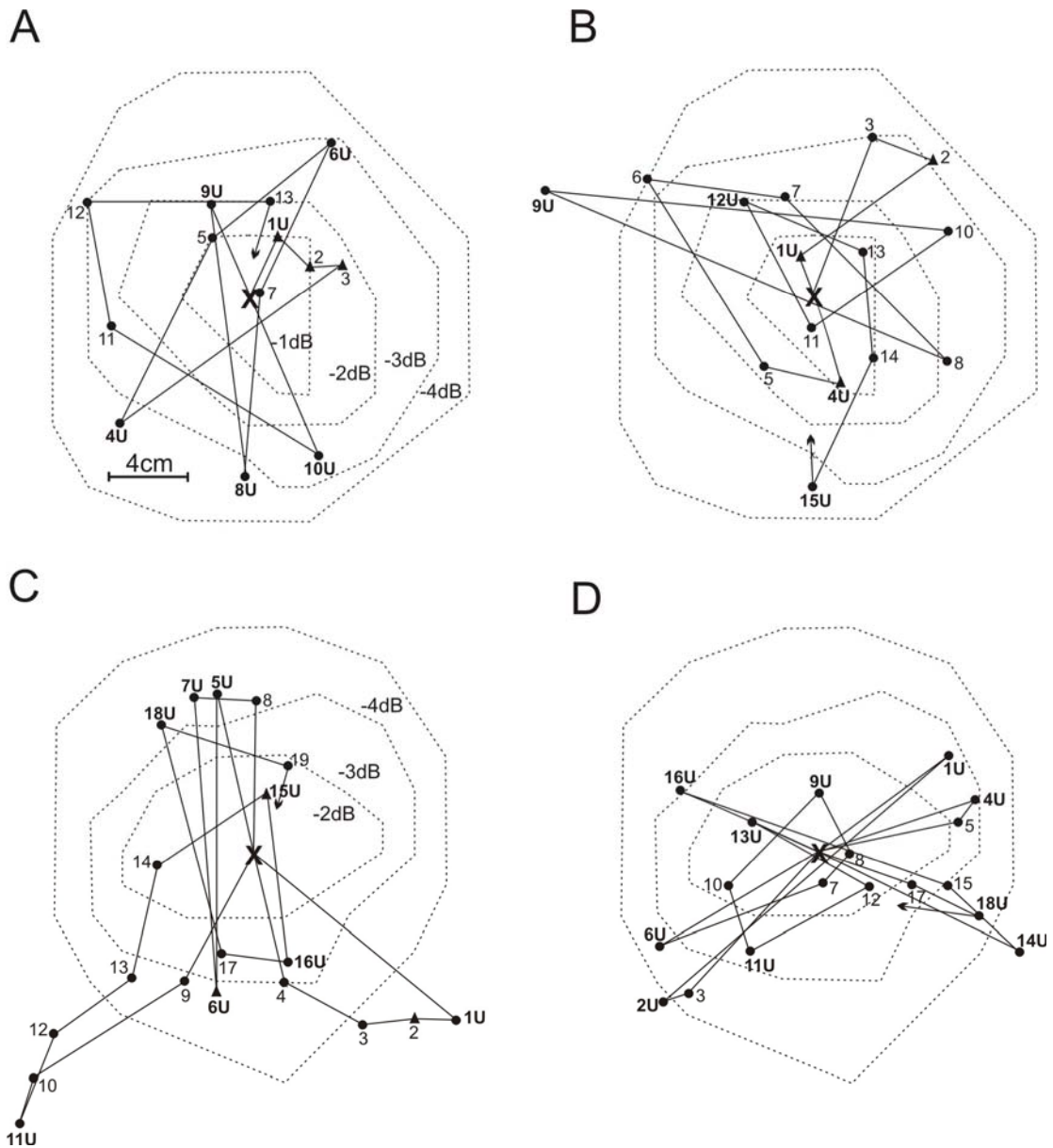


Abb. 16A-D: Laufwege von *Emblemasoma auditrix* bei Beschallung von unten. A-B: Intensität am Startpunkt 80dB SPL. Die gestrichelten Linien geben Intensitätsabschwächungen von weniger als 1, 2, 3 oder 4dB SPL (von innen nach außen) zum Startpunkt an. C-D: Intensität am Startpunkt 75dB SPL. Die gestrichelten Linien geben Intensitätsabschwächungen von weniger als 2, 3 oder 4dB SPL (von innen nach außen) zum Startpunkt an. Die Fliegen wurden auf einer Versuchsfläche aus Fliegengitter getestet. Es sind jeweils die Laufwege während der ersten 30s des Versuchs dargestellt. Der Startpunkt ist mit einem großen Kreuz gekennzeichnet. Die Kreise und Dreiecke markieren Stellen, an denen die Fliegen durch Drehungen (Punkte) oder Sprünge (Dreiecke) ihre Bewegungsrichtung geändert haben. Die Punkte wurden chronologisch durchnummeriert. Drehungen, die als Umkehrpunkt gewertet wurden, sind mit einem u gekennzeichnet.

Auf die Drehung folgte bei allen von oben beschallten Fliegen ein Sprung. Die Sprünge führten nicht unbedingt wieder in Richtung des Startpunktes zurück. Manche Fliegen liefen innerhalb der Versuchszeit (1min) nicht mehr zum Startpunkt zurück (Abb. 15B). Andere Fliegen hingegen bewegten sich mehrfach laufend und springend wieder durch den Startpunkt zurück oder dicht daran vorbei. Bei diesen Tieren konnten dann mehrere Umkehrpunkte gemessen werden (Abb. 15A, C und D).

Auch wenn von unten beschallt wird, laufen die Fliegen zunächst vom Startpunkt weg und kehrten dann, nach unterschiedlich langen Strecken, um. Genau wie bei der Beschallung von oben, bewegen sich die Tiere dann meistens wieder zurück. Es fällt auf, dass die Fliegen bei Beschallung von unten weitere Wege gehen und weniger springen als wenn sie von oben beschallt werden (Abb. 16A-D).

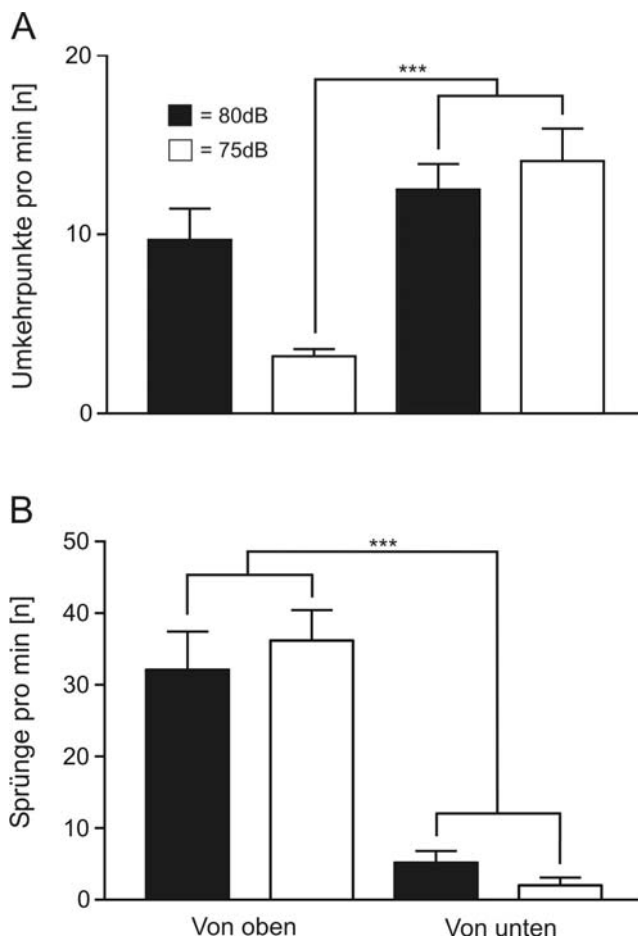


Abb. 17A-B: Absolute Häufigkeit, mit der *E. auditrix* die Verhaltensweisen Umkehr (A) und Sprung (B) während der Versuche zur Lautstärkeunterscheidung gezeigt hat. Von oben = Versuchsserien bei denen von oben beschallt wurde; Von unten = Versuchsserien bei denen von unten beschallt wurde; 80dB = 80dB SPL am Startpunkt; 75dB = 75 dB SPL am Startpunkt (***) = $p < 0,0001$, $n=10$ Versuche pro Serie; t-Test).

Die Schallfelder in den Abb. 15 und Abb. 16 wurden aus Schalldruckpegelmessungen rekonstruiert, die auf der Messung einzelner Umkehrpunkte der Fliegen beruhen. Es handelt sich also um kein detailliert ausgemessenes Schallfeld, und die Werte sind somit nur als ungefähre Richtwerte anzusehen.

Die Eindrücke, die aus den Laufspuren gewonnen wurden, sollen im Folgenden quantitativ ausgewertet werden. Wenn am Startpunkt 80dB eingestellt wurden und von oben beschallt wurde zeigten die Fliegen durchschnittlich $9,7 \pm 1,7$ (Standardfehler) Umkehrpunkte (Versuchsdauer immer 1min) (Abb. 17A). Die Werte für die beiden Versuchsserien, bei denen von unten beschallt wurde, sind zwar etwas höher (80dB= $12,5 \pm 1,4$; 75dB= $14,1 \pm 1,8$), aber die Unterschiede sind nicht signifikant (t-Test). Dagegen sind die Werte der Versuchsserie 75dB von oben hochsignifikant unterschiedlich den Versuchsserien, bei denen von unten beschallt wurde. Dort zeigten die Fliegen durchschnittlich $3,2 \pm 0,4$ (Standardfehler) Umkehrpunkte (***) = $p < 0,001$, t-Test) (Abb. 17A). Die durchschnittliche Anzahl der Sprünge, die *E. auditrix* während der Versuche gezeigt hat, hängt davon ab, ob von oben oder von unten beschallt wurde. Wenn von oben beschallt wurde, zeigten die Tiere hochsignifikant häufiger Sprünge, als wenn von unten beschallt wurde (***) = $p < 0,001$, t-Test) (Abb. 17B).

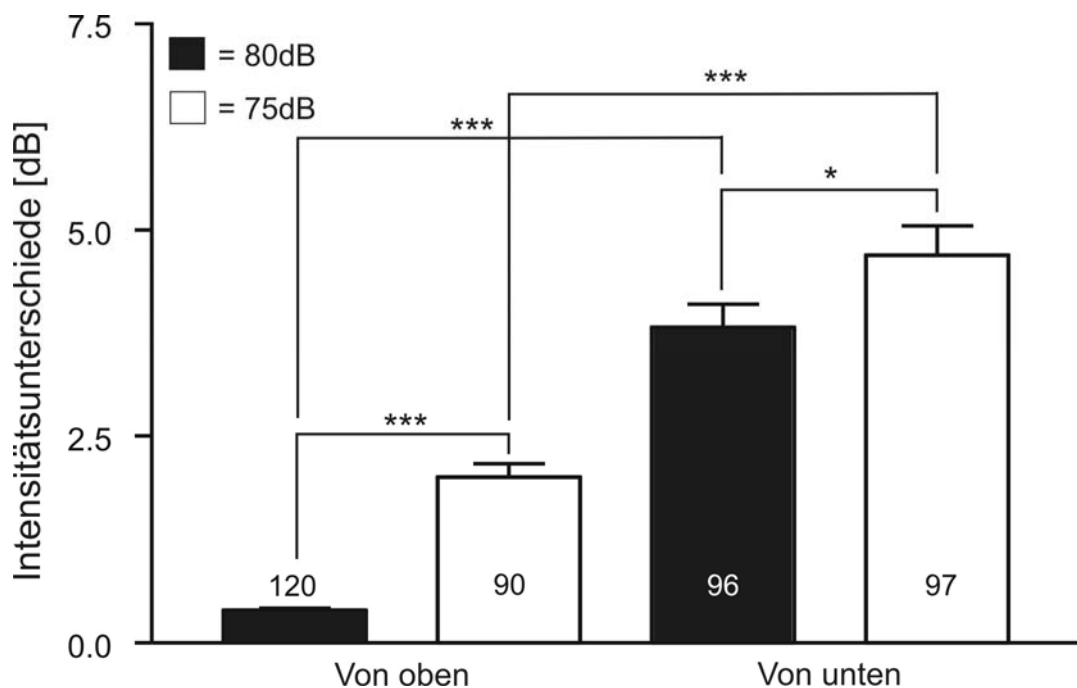


Abb. 18: Durchschnittliche Schalldruckpegelunterschiede (dB) zwischen Umkehrpunkten und Startpunkt bei Beschallung von oben und unten. Von oben = Versuchsserien bei denen von oben beschallt wurde; Von unten = Versuchsserien bei denen von unten beschallt wurde; 80dB = 80dB SPL am Startpunkt; 75dB = 75 dB SPL am Startpunkt (n = Zahlen in den Balken; *** = $p < 0,0001$; * = $p < 0,05$; t-Test).

Bei 20-25 Fliegen wurde pro Serie die Lautstärke an den Umkehrpunkten gemessen (Versuchsdauer je 1min pro getesteter Fliege). Bei der Serie „80dB von oben“ wurden insgesamt 120 Umkehrpunkte ausgewertet (25 Fliegen getestet).

Der geringste Unterschied zwischen dem Schalldruckpegel am Startpunkt (80dB) und dem Umkehrpunkt beträgt 0,1dB SPL. Der größte Unterschied beträgt 1,9dB SPL. Aus der Gesamtheit aller gemessenen Umkehrpunkte ergibt sich ein durchschnittlicher Intensitätsunterschied von 0,4dB SPL \pm 0,02 (Standardfehler). Bei 75dB am Startpunkt ist der minimale Unterschied am Umkehrpunkt 0,4dB SPL, der Maximale beträgt 8,5dB SPL. Es ergibt sich ein durchschnittlicher Unterschied von 2dB SPL \pm 0,2 (Standardfehler, 25 Fliegen getestet) (Abb. 18). Die Intensitätsunterschiede sind bei 80dB am Startpunkt hochsignifikant niedriger als bei 75dB am Startpunkt ($p < 0,0001$, t-Test).

Bei Beschallung von unten sind die durchschnittlichen Intensitätsunterschiede zwischen Startpunkten und Umkehrpunkten für beide Intensitäten hochsignifikant größer (80dB von oben gegen 80dB von unten, 75dB von oben gegen 75dB von unten; $p < 0,0001$, t-Test. 20 Fliegen pro Serie getestet). Der durchschnittliche Unterschied bei 80dB am Startpunkt bei Beschallung von unten beträgt 3,8dB \pm 0,3 (Standardfehler). Bei 75dB am Startpunkt liegt der Wert bei 4,7dB \pm 0,4 (Standardfehler) (Abb. 18). Werden die beiden Serien verglichen, so zeigt sich auch hier, dass die Intensitätsunterschiede zwischen Startpunkt und Umkehrpunkten signifikant niedriger sind, wenn am Startpunkt mit 80dB beschallt wurde ($p < 0,05$, t-Test).

In dem vorigen Absatz wurde bereits gezeigt, dass die Schalldruckpegel an den Umkehrpunkten unterschiedlich sind, je nachdem, ob von oben oder unten beschallt wurde. Dieses Ergebnis wird untermauert, wenn der Anteil von Umkehrpunkten in verschiedenen Intensitätsklassen aufgetragen wird (Abb. 19A-D). Es zeigt sich, dass bei Beschallung von oben und 80dB am Startpunkt fast alle Umkehrpunkte (97%) bei Intensitätsunterschieden von weniger als 1dB zum Startpunkt liegen (Abb. 19A). Bei 75dB am Startpunkt und Beschallung von oben wurden die meisten Umkehrpunkte bei Intensitätsunterschieden zum Startpunkt von 1-2dB gemessen (43%). Die nächst höheren Werte liegen bei Intensitätsunterschieden von 2-3dB (21%) und < 1 dB (18%) (Abb. 19B). Bei Beschallung von unten sind die Werte ausgeglichener verteilt. Weder bei 80dB am Startpunkt, noch bei 75dB, gibt es auffällige Häufigkeiten in einer der Klassen (Abb. 19C-D).

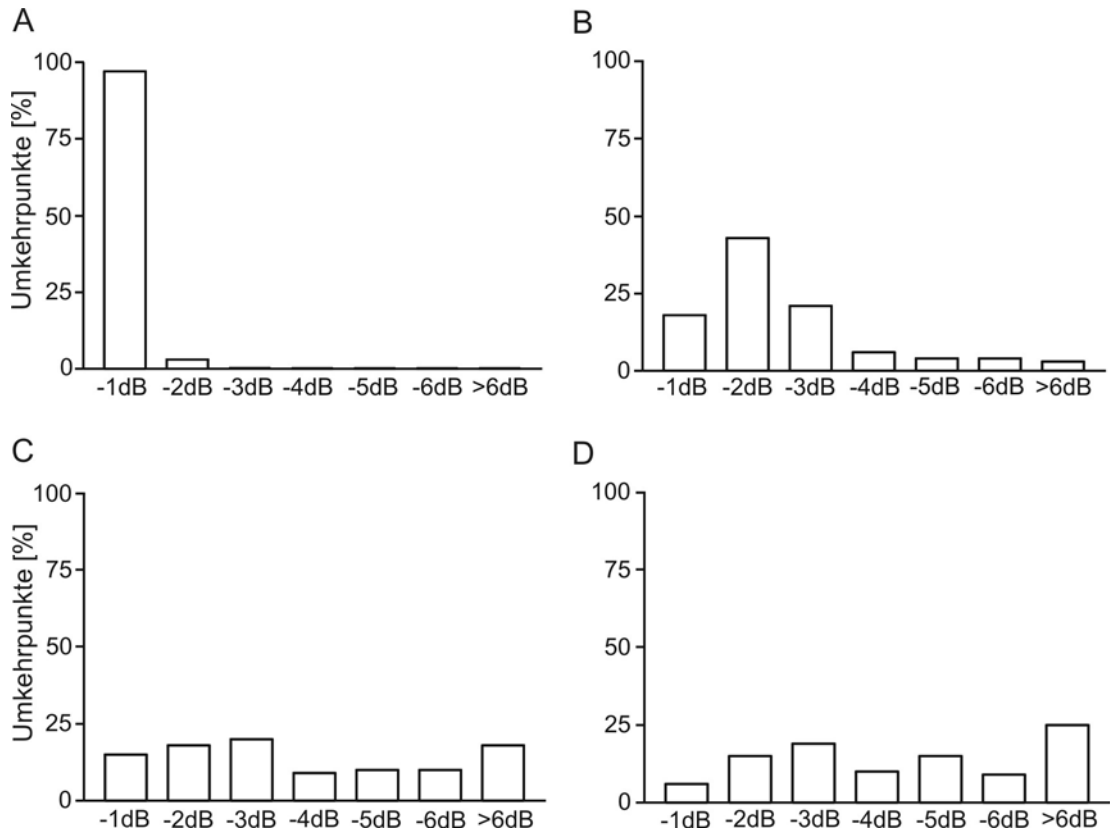


Abb. 19A-D: Prozentualer Anteil von Umkehrpunkten bei Einteilung in Intensitätsdifferenzklassen, die *E. auditrix* während der Versuche zur Lautstärkeunterscheidung gezeigt hat. A: 80dB am Startpunkt, Beschallung von oben. B: 75dB am Startpunkt, Beschallung von oben. C: 80dB am Startpunkt, Beschallung von unten. D: 75dB am Startpunkt, Beschallung von unten. Klassen: -1dB = die Fliegen kehrten um, wenn der Intensitätsunterschied zum Startpunkt geringer als 1dB SPL war. Entsprechend für -2dB bis -6dB. >6dB = der Intensitätsunterschied am Umkehrpunkt betrug mehr als 6dB SPL.

3.1.2.3. Freiland

Im Labor waren alle getesteten *E. auditrix* flugunfähig, da den Tieren die Flügel entfernt werden müssen, damit sie Phonotaxis zeigen. Es sollte im Freiland überprüft werden, ob sich die Flugfähigkeit auf das Verhalten der Fliegen auswirkt, wenn sie von oben oder unten beschallt werden. Hierzu wurde im Freiland im Wesentlichen der gleiche Aufbau benutzt, der auch im Labor verwendet wurde (siehe 2.5.2.). Im Freiland wurden keine Schalldruckpegelmessungen an den Umkehrpunkten durchgeführt. Statt des Schalldruckpegelmessers war ein Lautsprecher am Schiebeschlitten unter der Versuchsfläche angebracht. Mit diesem, unter der Versuchsfläche frei beweglichen, Lautsprecher wurden die Fliegen auf die Versuchsfläche gelockt. Sie konnten mit dem Lautsprecher problemlos zum Startpunkt gelockt werden, der

senkrecht unter oder über einem zweiten Lautsprecher war, mit dem das Testsignal ausgestrahlt wurde. Das Testsignal wurde mit 75 dB SPL am Startpunkt eingestellt.

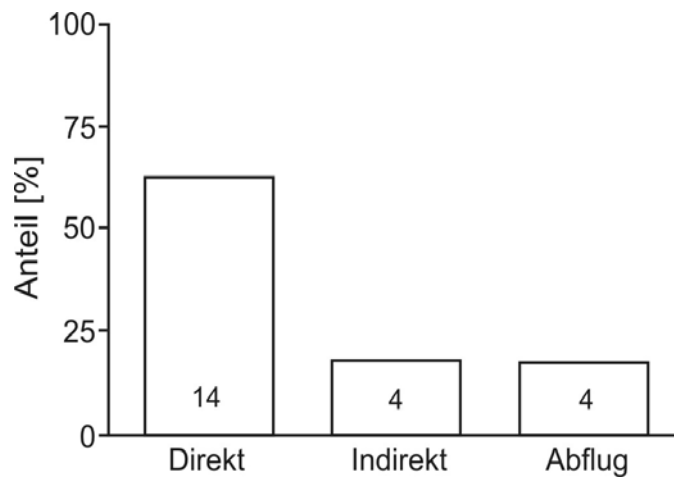


Abb. 20: Phonotaxis von *Emblemasoma auditrix* bei Beschallung von oben im Freiland. Es wurden drei Verhaltensformen unterschieden: Direkt = die Tiere flogen direkt vom Umkehrpunkt zum Lautsprecher; Indirekt = die Fliegen flogen zunächst zu einem anderen Punkt des Versuchsaufbaus und von dort aus zum Lautsprecher; Abflug = Die Fliegen flogen in eine andere Richtung ab.

Wenn die Tiere senkrecht von oben beschallt wurden, liefen sie zunächst eine gewisse Strecke, bevor sie umkehrten. Dieses Verhalten entspricht dem, das im Labor beobachtet wurde. Im Freiland zeigten die Fliegen zu 64% (n=22) nur einen Umkehrpunkt. 23% der Tiere zeigten zwei Umkehrpunkte, wiederum 13% drehten sich gar nicht. Die Tiere, die keine Drehung machten, flogen ab, ohne sich vorher zum Lautsprecher zu orientieren. Eine Fliege drehte sich in Richtung Lautsprecher und flog dann aber in eine ganz andere Richtung ab. Bis auf diese vier Tiere (18%, n=22), erreichten alle anderen per Flug den über ihnen angebrachten Lautsprecher. Allerdings geschah dies auf zwei unterschiedlichen Wegen. 14 Fliegen (64%, n=22) flogen nach der Drehung den Lautsprecher direkt an. Vier Fliegen (18%) flogen zunächst an einen anderen Punkt des Versuchsaufbaus und flogen dann von dort aus zum Lautsprecher (Abb. 20).

Wenn das Signal von unten gegeben wurde, zeigten die Tiere das Verhalten, das auch im Labor beobachtet wurde (siehe oben). Sie liefen auf der Versuchsfläche über der Schallquelle hin und her und zeigten zahlreiche Umkehrpunkte. Das Verhalten wurde zumeist eingestellt, wenn die Tiere durch weitere anfliegende Artgenossen oder weibliche *Okanagana rimosa* gestört wurden. Deswegen konnten die Tiere auch meistens nicht 1min lang getestet werden, so wie es im Labor der Fall war. Es wurden 22 Fliegen von unten beschallt.

3.1.3. *Phonotaxis3 (Selektivität)*

Es sollte untersucht werden, ob sich das phonotaktische Verhalten von *Emblemasoma auditrix* ändert, wenn die Fliegen längere Zeit keine Wirte zur Verfügung haben. Die Frage

war, ob die Fliegen im Laufe der Zeit weniger selektiv für akustische Signale werden, die in einem („9Ds“, siehe 2.3.) oder zwei („5/40“, siehe 2.3.) Parametern von einem attraktiven Signal („9/80“, siehe 2.3.) abweichen. Das Verhalten der Fliegen wurde in drei Klassen eingeteilt, die mit je einem Punkt bewertet wurden. Eine Fliege konnte also maximal drei Punkte bei einem Test erreichen (siehe 2.5.3.).

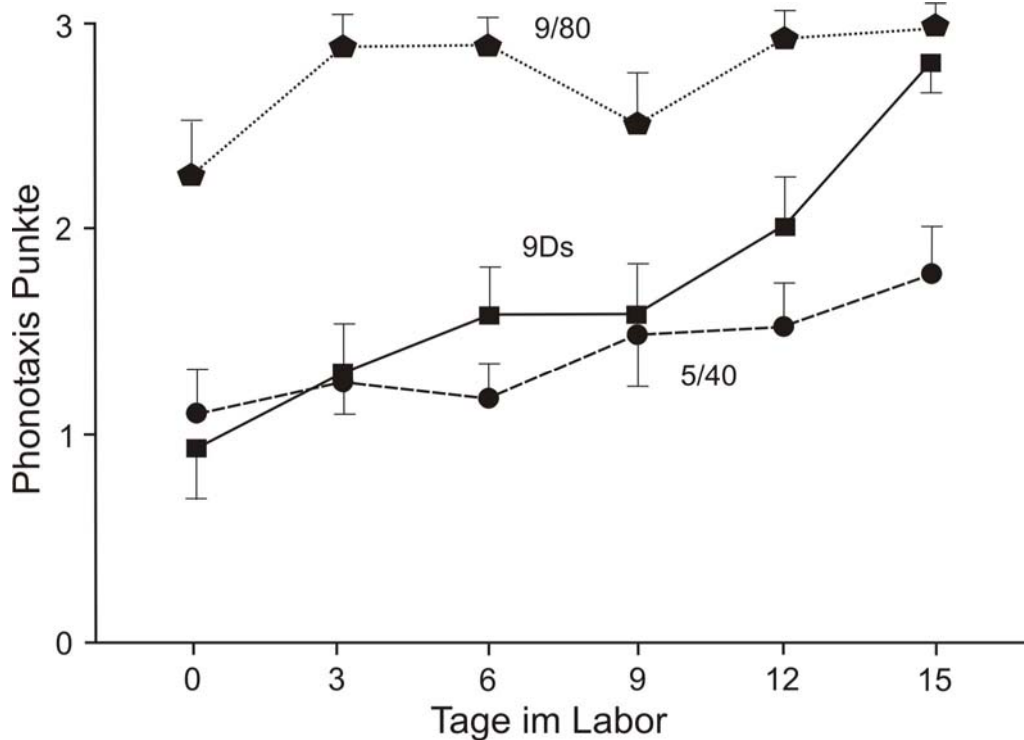


Abb. 21: Phonotaktische Reaktion von *E. auditrix* bei verschiedenen akustischen Signalen. Die Fliegen wurden ohne Wirte im Labor gehalten und alle vier Tage mit drei verschiedenen Signalen getestet. Das Verhalten wurde in drei Klassen eingeteilt, die je mit einem Punkt bewertet wurden. Die durchschnittlichen Punktzahlen wurden gegen die Zeit im Labor aufgetragen. Das Signal „9/80“ diente als Kontrolle. Die beiden anderen Signale waren „9Ds“ und „5/40“ (siehe 2.3.).

Am ersten Tag im Labor reagiert *E. auditrix* auf das Signal „9/80“ signifikant schlechter (durchschnittlich $2,3 \pm 0,2$ Punkte, Standardfehler) als am folgenden Termin (durchschnittlich $2,9 \pm 0,1$ Punkte, Standardfehler) (* = $p < 0,05$, Tukeys Multiple Comparison Test) (Abb. 21). Die Fliegen brauchen eventuell erst einmal eine kurze Eingewöhnungszeit, bis sie optimal reagieren. Bis auf den 9. Labortag bleiben die Werte signifikant höher als am Anfangstag. Bei den suboptimalen Reizen sind die durchschnittlichen Punktzahlen am ersten Versuchstag erheblich geringer („9Ds“, $0,9 \pm 0,2$ Punkte; „5/40“, $1,1 \pm 0,2$ Punkte, Standardfehler). Für beide Signale steigen die Werte kontinuierlich an. Am letzten Labortag (15) sind die Unterschiede zu den Anfangswerten bei beiden Signalen signifikant (* = $p < 0,05$, *** = $p < 0,001$, Tukeys Multiple Comparison Test). Die Durchschnittlichen Punktzahlen erreichen

beim Signal „9Ds“ insgesamt mit $2,8 \pm 0,1$ Punkten (Standardfehler) höhere Werte als beim Signal „5/40“, bei dem am letzten Labortag $1,9 \pm 0,2$ Punkte erreicht wurden. Am ersten Versuchstag zeigte keine Fliege erfolgreiche Phonotaxis zu den suboptimalen Signalen. In der Folge steigen die Werte für das Signal „5/40“ auf 20% an ($n=20$). Beim Signal „9Ds“ laufen sogar 85% der getesteten Fliegen am letzten Versuchstag zum Lautsprecher ($n=20$).

3.1.4. *Phonotaxis4 (Motivation)*

3.1.4.1. *Freiland*

Bei den Versuchen zur „Motivation“ sollte überprüft werden, ob *E. auditrix* durch die Wahrnehmung eines attraktiven Signals in einen Zustand erhöhter Reaktivität versetzt werden kann. Hierzu wurden die Fliegen zunächst mit einem so genannten Motivationssignal („9/80“) und anschließend mit einem Testsignal („9/80“, „5/40“ oder „9Ds“) beschallt. Dabei wurde davon ausgegangen, dass die Fliegen auf das Testsignal „9/80“ unter allen Umständen gut reagieren. Es fungierte zur Kontrolle der Phonotaxisbereitschaft der Fliegen. Die Signale „5/40“ und „9Ds“ sollten unattraktiv für die Fliegen sein.

Zunächst wurde die Attraktivität der verschiedenen Signale durch Anlocktests im Freiland überprüft. Sie wurden jeweils 3min (ein Test) ausgestrahlt, um zu bestimmen, wie viele Individuen von *E. auditrix* pro min angelockt werden können. Zum Testsignal „9/80“ kamen durchschnittlich 2,3 Fliegen pro min $\pm 0,5$ (Standardfehler, 19 Tests). Das Signal „9Ds“ war ein ungepulster Dauersinuston, der eine Trägerfrequenz von 9kHz hatte. Das Signal „5/40“ hatte eine Wiederholrate von 40pps und eine Trägerfrequenz von 5kHz. Zu diesen Signalen kamen bei keinem der Tests Fliegen. Der Unterschied zum Signal „9/80“ ist in beiden Fällen signifikant (* = $p < 0,05$, „5/40“, 7 Tests; ** = $p < 0,01$, „9Ds“, 8 Tests, t-Test).

Nachdem gezeigt wurde, dass die Signale „9Ds“ und „5/40“ für die Fliegen nicht attraktiv sind, wurde getestet, ob die Verhaltensantwort mit einem Motivationssignal verändert werden kann. Dazu wurden die Fliegen zunächst mit dem Motivationssignal („9/80“), in die Mitte des Versuchsaufbaus gelockt. Da die Fliegen aus dem Habitat angelockt wurden, ist unklar, wie lange sie das Motivationssignal wahrnahmen, bevor sie die Mitte des Versuchsaufbaus erreicht hatten. Anschließend wurde über einen zweiten Lautsprecher eines der drei Testsignale gegeben und das Verhalten der Fliegen protokolliert. Neben dem Testsignal wurde auch noch die Pausendauer zwischen Motivationssignal und Testsignal variiert.

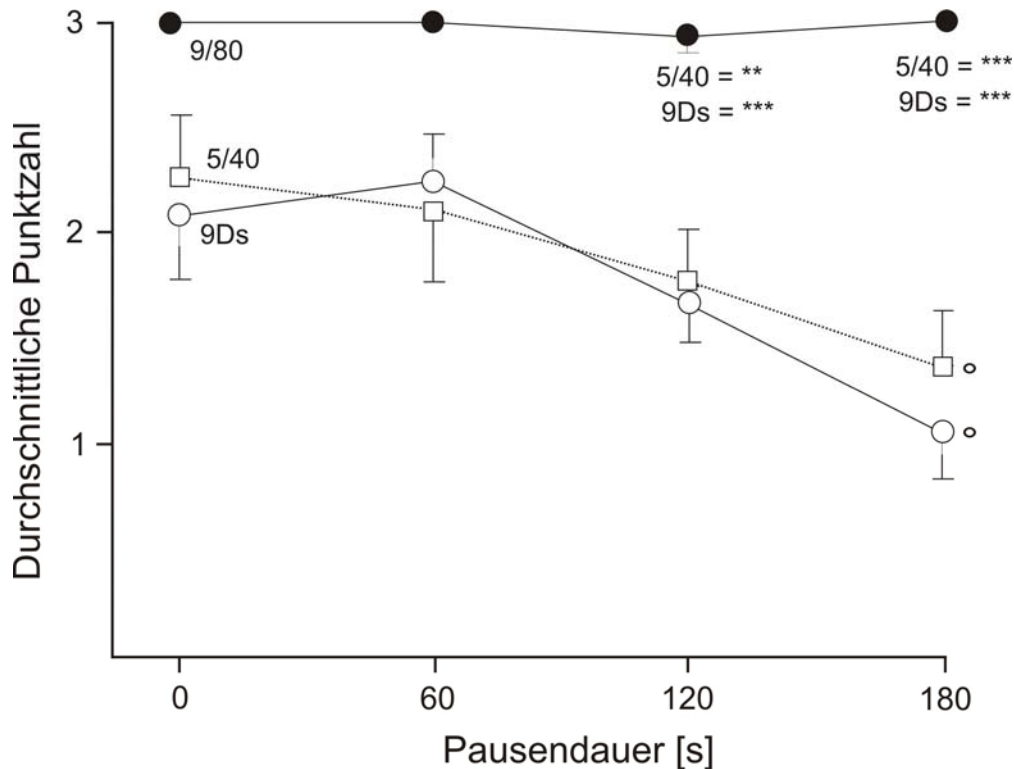


Abb. 22: Phonotaktisches Verhalten von *E. auditrix* bei verschiedenen akustischen Reizen. Die Fliegen wurden zunächst mit dem Signal „9/80“ (Motivationssignal) in die Mitte der Versuchsfläche gelockt. Danach wurde über einen zweiten Lautsprecher nach unterschiedlich langen Pausen erneut ein akustischer Reiz (Testsignal) gegeben. Die Verhaltensreaktion wurde gegen die verschiedenen Pausendauern bei den verschiedenen Testsignalen aufgetragen. Es wurden pro Testsignal und Pausendauer 10-16 Versuche durchgeführt. Die Testsignale „9Ds“ und „5/40“ waren in einem („9Ds“ = Sinuston mit einer Trägerfrequenz von 9kHz) oder zwei („5/40“ = Trägerfrequenz 5kHz, Wiederholrate 40pps) Parametern gegenüber dem Signal „9/80“ verändert (* = „9/80“ gegen „9Ds“ oder „5/40“, ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,0001$; t-Test; ° = Pausendauer 0s gegen Pausendauer 180s, ° = $p < 0,05$).

Das Verhalten der Fliegen wurde in drei Klassen eingeteilt und protokolliert (siehe 2.5.3.). Beim Testsignal „9/80“, reagierten die Fliegen, unabhängig von der Pausendauer zum Motivationssignal, sehr gut. Sie zeigten bis auf eine Ausnahme vollständige Phonotaxis, erreichten also den Lautsprecher (durchschnittliche Punktzahl immer 3; außer bei Pausendauer 120s, $2,7 \pm 0,1$, Standardfehler) (Abb. 22). Bei den anderen Signalen wurde die volle Punktzahl nie erreicht. Wenn nach dem Motivationssignal direkt die Testsignale eingeschaltet wurde (Pausendauer 0s), bestand kein signifikanter Unterschied zwischen „9/80“ und den Signalen „9Ds“ und „5/40“ (t-Test). Dies war auch bei der Pausendauer 60s der Fall. Wenn die Pausendauer 120s oder 180s betrug, reagierten die Fliegen signifikant schlechter auf die Reize „9Ds“ (*** = $p < 0,0001$, t-Test) und „5/40“ (** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,0001$, t-Test) als auf das

Signal „9/80“ (Abb. 22). Bei den Testsignalen „9Ds“ und „5/40“ reagierten die Fliegen mit zunehmender Pausendauer schlechter (* = $p < 0,05$, ANOVA, Tukeys Multiple Comparison Test), während die Verhaltensantwort beim Testsignal „9/80“ gleich blieb (Abb. 22).

3.1.4.2. Labor

Um Experimente mit definitiven Motivationssignaldauern (5s) und Schalldruckpegeln (80dB SPL) zu erhalten, wurden auch im Labor Versuche durchgeführt. Für die verschiedenen Versuchsserien konnten zudem die gleichen Fliegen verwendet werden, wodurch die Versuchsbedingungen einheitlicher waren als im Freiland. Das Motivationssignal wurde von oben gegeben, während das Testsignal (75dB SPL) über einen zweiten Lautsprecher von der Seite her kam. Es wurden zunächst für alle drei Testsignale zwei Versuchsserien durchgeführt, eine mit und eine ohne Motivationssignal. Beim Signal „9/80“ gab es keinen Unterschied zwischen den beiden Versuchsserien. Es zeigte sich, dass die Tiere bei den anderen beiden Testsignalen („5/40“ und „9Ds“) signifikant schlechter reagierten, wenn kein Motivationssignal gegeben wurde (Abb. 23A) (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; t-Test). Beim Testsignal „5/40“ wurden von drei möglichen Punkten durchschnittlich $2,5 \pm 0,2$ (Standardfehler) erreicht, wenn zuvor ein Motivationssignal gegeben wurde. Ohne Motivationssignal lag der Wert bei $1,5 \pm 0,3$ (Standardfehler) Punkten. Wenn „9Ds“ getestet wurde, erreichten die Fliegen mit Motivationssignal $2,3 \pm 0,3$ Punkte, ohne $1,3 \pm 0,3$ (Standardfehler) (Abb. 23A).

Wie schon im Freiland sollte im Labor überprüft werden, ob der Motivationseffekt mit der Zeit wieder nachlässt. Zu diesem Zweck wurden beim Testsignal „5/40“ drei Versuchsserien durchgeführt.

1. Ohne Motivationssignal;
2. Mit Motivationssignal, Pausendauer 0s zwischen Motivationssignal und Testsignal;
3. Mit Motivationssignal, Pausendauer 180s zwischen Motivationssignal und Testsignal;

Diese Versuchsserien fanden zwei Tage nach den zuvor beschriebenen Versuchen statt. Deswegen wurden die Serien „ohne Motivationssignal“ und „Pausendauer 0s“ noch einmal durchgeführt, um gleiche Versuchsbedingungen (Temperatur im Labor, die verwendeten Fliegen) gegenüber der Versuchsserie „Pausendauer 180s“ zu schaffen.

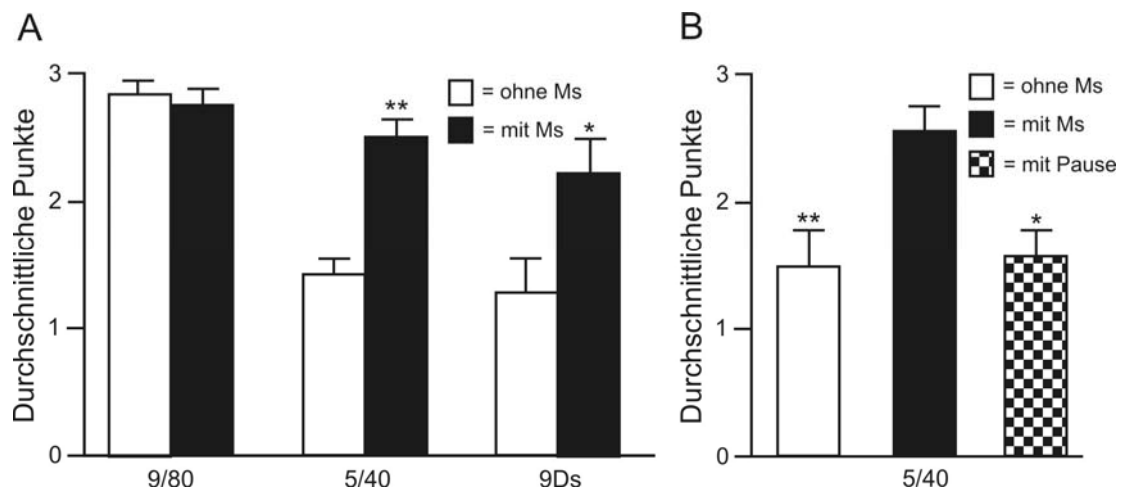


Abb. 23A-B: Durchschnittliche Punktzahlen, die *E. auditrix* bei Phonotaxisversuchen zur akustischen Motivation im Labor erreichte (Verhaltensklassen und Punktevergabe siehe 2.5.3.). A: die Fliegen wurden bei verschiedenen Testsignalen mit oder ohne vorigem Motivationsignal getestet. Ms = Motivationsignal, „9/80“, 5s lang, 80dB SPL. Testsignale, bis zu 1min, 75dB SPL: „9/80“ = 9kHz Trägerfrequenz, Wiederholrate 83pps; „5/40“ = 5kHz, 40pps; „9Ds“ = ungeladetes Signal mit 9kHz Trägerfrequenz. N = jeweils 11 pro Serie; statistisch getestet wurde immer die Serie ohne Ms gegen die entsprechende Serie mit Ms, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, t-Test. B: die Fliegen wurden ohne Ms, mit Ms und mit Ms nach 180s Pause zum Testsignal bei „5/40“ getestet. N = jeweils 12 pro Serie; ohne Ms gegen mit Ms: * = $p < 0,05$; mit Pause gegen mit Ms: ** = $p < 0,01$; t-Test.

Erneut reagierten die Fliegen signifikant besser auf das Testsignal „5/40“, wenn zuvor ein Motivationsignal gegeben wurde (** = $p < 0,01$; t-Test). Wenn zwischen Motivationsignal und Testsignal 3min Zeitabstand lagen, reagierten die Fliegen signifikant schlechter als wenn das Testsignal sofort gegeben wurde (* = $p < 0,01$; t-Test) (Abb. 23B).

Ein weiterer Motivationsversuch im Labor beschäftigte sich mit der Frage, ob die Verhaltensschwelle für Phonotaxis erniedrigt werden kann, indem zuvor ein Motivationsignal gegeben wird. Zunächst wurden zehn individuell markierte Fliegen bei abnehmenden (5dB Schritte, angefangen bei 80dB, je 1min) Intensitäten mit dem Signal „9/80“ beschallt. Es wurde überprüft, bei welcher Intensität die Fliegen keine vollständige Phonotaxis mehr zeigten. Die ersten beiden Fliegen erreichten bei 65dB SPL nicht mehr den Lautsprecher, zwei weitere bei 60dB SPL. Die restlichen sechs Tiere liefen bei 55dB SPL nicht mehr zur Schallquelle. Bei der Intensität, bei der die Tiere keine vollständige Phonotaxis mehr zeigten, wurden sie später erneut getestet, einmal mit und einmal ohne Motivationsignal (Motivationsignal „9/80“, 10s Dauer, 80dB SPL). Das Verhalten der Fliegen wurde wieder in drei Klassen eingeteilt und protokolliert.

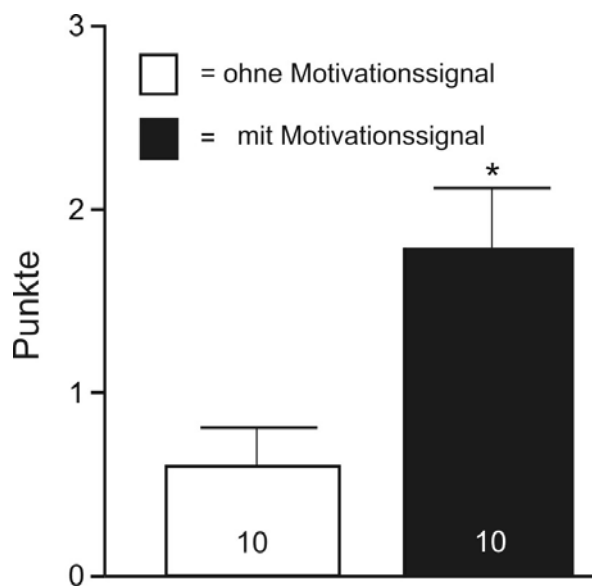


Abb. 24: Phonotaktische Reaktion bei niedriger Intensität mit und ohne Motivationssignal. Die Fliegen wurden auf eine Intensität getestet, bei der sie ohne Motivationssignal (80dB SPL, 10s Dauer) keine vollständige Phonotaxis mehr zeigten. „9/80“ war sowohl das Motivationssignal als auch das Testsignal. Das Verhalten der Tiere wurde in drei Klassen eingeteilt, für deren Erreichen je ein Punkt vergeben wurde (* = $p < 0,05$; t-Test).

Es zeigte sich, dass die Fliegen im Schwellenbereich signifikant besser reagierten, wenn sie zuvor das 10s dauernde Motivationssignal perzipiert hatten (* = $p < 0,05$, t-Test) (Abb. 24). In der Versuchserie ohne Motivationssignal erreichten die Tiere durchschnittlich $0,6 \pm 0,2$ (Standardfehler) Punkte. Keine der Fliegen zeigte erfolgreiche Phonotaxis. Mit Motivationssignal liegt der Wert bei $1,8 \pm 0,3$ (Standardfehler). In diesem Fall erreichten drei der Fliegen den Lautsprecher.

3.2. Infektion und Parasitierungsprozess bei *Okanagana rimosa*

In den folgenden Abschnitten werden der Infektionsvorgang und der anschließende Parasitierungsverlauf von *Emblemasoma auditrix* an *Okanagana rimosa* beschrieben. Es werden dabei unterschiedliche Themengebiete angesprochen, die alle einen Beitrag dazu leisten sollen zu verstehen, was nötig ist, damit *E. auditrix* seinen Wirt infizieren und sich erfolgreich in ihm entwickeln kann. Zunächst wird das Verteidigungsverhalten der Wirte beschrieben.

3.2.1. Verteidigungsverhalten

Verschiedene experimentelle Gruppen von *Okanagana rimosa* wurden Angriffen von *Emblemasoma auditrix* ausgesetzt, um die Verteidigungsreaktionen der Zikaden beobachten zu können. Es gab drei Gruppen, die unverändert (d.h. in natürlichem Zustand) getestet wurden, während fünf Gruppen experimentell manipuliert wurden.

Natürliche Gruppen:

- „Singer“: Intakte Männchen;
- „Nicht-Singer“: Stumme, parasitierte Männchen, die aber noch agil waren;
- „Tote“: tote oder fast tote Parasitierte;

Experimentell veränderte Gruppen:

- „Einseitige Flügel“: Zikaden mit einem Paar Hinter- und Vorderflügeln;
- „Ohne Flügel“: Zikaden ohne jegliche Flügel;
- „Ohne Vorderflügel“: Zikaden ohne Vorderflügel, mit Hinterflügeln;
- „Ohne Hinterflügel“: Zikaden ohne Hinterflügel, mit Vorderflügeln;
- „Tymbal zerstört“: Zikaden, derer Tymbale beide zerstört wurden;

Das Verteidigungsverhalten der Zikaden, das Verhalten der Fliegen und der Erfolg des Angriffes wurden protokolliert. Die Zikaden zeigten drei Verhaltensweisen, die der Vermeidung einer Infektion dienen könnten (Abflugversuch, Flügelschlagen, Störgeräusche, siehe 2.6.1.). Als erfolgreicher Angriff galt, wenn die Fliege eine Larve in den Wirt ablegen konnte.

Die relative Häufigkeit, mit der *O. rimosa* Verteidigungsverhalten zeigte, war in den verschiedenen Versuchsgruppen unterschiedlich stark ausgeprägt (Abb. 25A-B). Unter den gegebenen Versuchsbedingungen zeigten 64% der Zikaden der Gruppe „Singer“ irgendeine Form von Verteidigungsverhalten (Abb. 25A). Höhere Werte fanden sich in den manipulierten Gruppen „Einseitige Flügel“ (70%) und „Zerstörtes Tymbal“ (80%) (Abb. 25B). Deutlich geringere Werte im Verteidigungsverhalten fanden sich in der Gruppe „Nicht-Singer“ mit

33% und der Gruppe „Tote“, in der kein Tier mehr irgendeine Form von Verteidigungsverhalten zeigte (Abb. 25A).

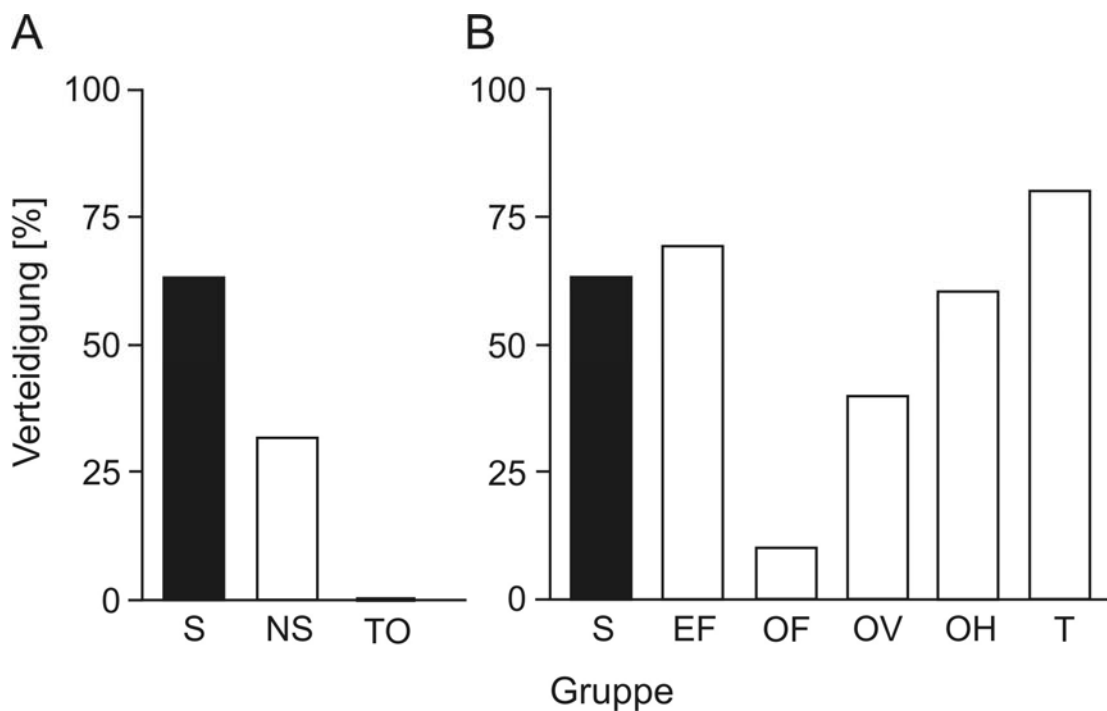


Abb. 25A-B: Prozentualer Anteil der Zikaden, die während der Infektionsversuche Verteidigungsverhalten gezeigt haben. A: Nicht manipulierte Gruppen: S = Singer NS = Nichtsinger; TO = Tote; B: Manipulierte Gruppen: EF = Einflüglige Zikaden; OF = Ohne Flügel; OV = Ohne Vorderflügel; OH = Ohne Hinterflügel. T = Tymbal zerstört. Pro Versuchsgruppe wurden 9-12 Zikaden getestet.

Die Verteilung der relativen Häufigkeit, mit der die unterschiedlichen Verhaltensweisen zur Verteidigung gezeigt wurden, ist in Abb. 26A-B dargestellt. Dabei konnten bei einer Zikade mehrere Verhaltensweisen gleichzeitig auftreten und gewertet werden. In der Gruppe „Singer“ wurden alle drei Verhaltensweisen gleich häufig gezeigt (27%). In den beiden weiteren nicht manipulierte Gruppen („Nicht-singer“ und „Tote“) gab es keine Störlaute mehr. Auch die Werte für die Abflugversuche und das Flügelschlagen wurden kleiner („Nicht-Singer“ 18%), bzw. gingen auf Null zurück („Tote“) (Abb. 26A).

In den manipulierten Versuchsgruppen gab es einige interessante Beobachtungen zu machen (Abb. 26B). Die Tiere in der Gruppe „zerstörtes Tymbal“ konnten keine Störlaute produzieren. Dafür erreichten sie bei den anderen Verhaltensweisen höhere Prozentzahlen als in der Referenzgruppe (40%). Die Tiere „ohne Flügel“ konnten weder Abflugversuche machen, noch mit den Flügeln schlagen, aber auch die Produktion von Störlauten war gering (10%). Auffällig ist auch der vergleichsweise hohe Prozentsatz von Tieren (50%) in der Gruppe „ein Flügelpaar“, die mit den Flügeln schlugen.

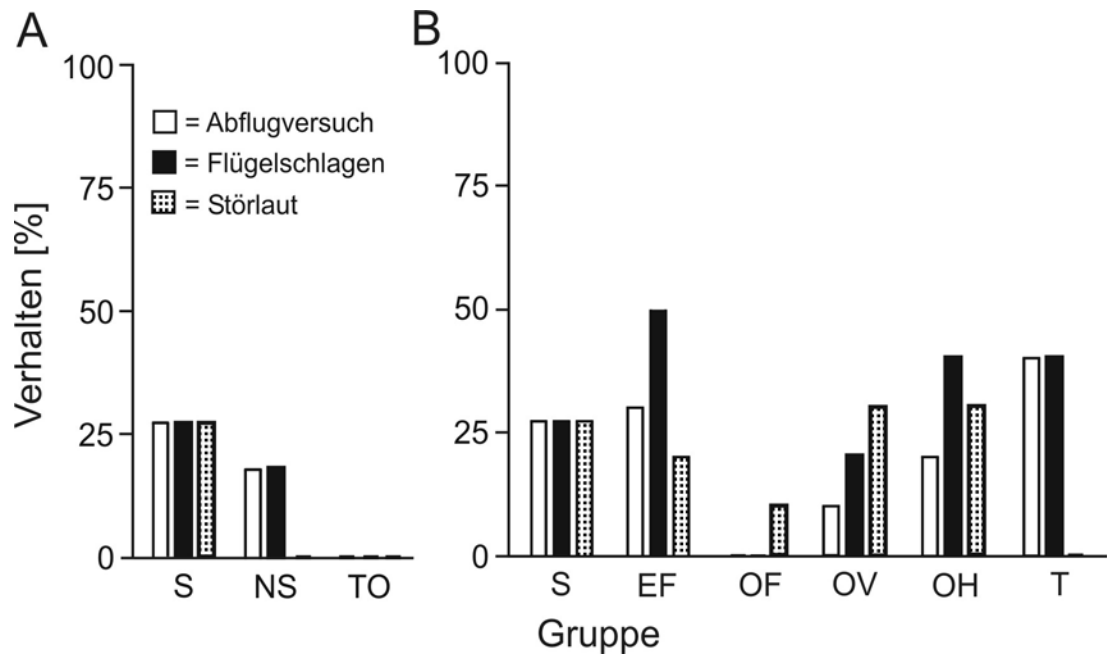


Abb. 26A-B: Prozentualer Anteil verschiedener Verhalten, die *O. rimosa* während der Infektionsversuche gezeigt hat. A: natürliche Gruppen; B: manipulierte Gruppen. Es wurden drei verschiedene Verhaltensweisen ausgewertet: Abflugversuche, Flügelschlagen und Störlaute. Pro Versuchsgruppe wurde das Verhalten von 9-12 Zikaden ausgewertet.

Unter den gegebenen Versuchsbedingungen, die eine Fixierung der Zikade mit einer Nadel notwendig machten, hat nur das mit den Flügeln schlagen überhaupt zur Vermeidung einer Parasitierung geführt. In einer Stichprobe von 35 Versuchen mit „Singern“ wurden in vier Fällen Fliegen abgewehrt, was einem Wert von 11% abgewehrter Angriffe entspricht. Weder mit Abflugversuchen noch mit der Produktion von Störlauten konnten Parasitierungen verhindert werden. Bei den Abflugversuchen war ein Erfolg aufgrund der genannten Versuchsbedingungen vermutlich von vorn herein ausgeschlossen. Ob die Tiere unter natürlichen Bedingungen entkommen könnten und wenn ja mit welcher Häufigkeit, wären interessante zu untersuchende Fragen.

3.2.2. Multimodale Wirtsuche und Wirtsakzeptanz

Die Injektion einer Larve von *E. auditrix* erfolgt durch das Lauterzeugungsorgan (Tymbal) von *Okanagana rimosa* hindurch. Andere Infektionswege wurden bislang nicht beobachtet. Um das Tymbalorgan zu finden, nachdem der Wirt akustisch geortet wurde, brauchen die Fliegen neben ihrem Tympanalorgan und ihren Augen wahrscheinlich noch andere Sinnesorgane, um die Parasitierung erfolgreich abzuschließen. Als Maß für die Bedeutung möglicher taktiler und olfaktorischer Reize wurden die Kontaktzeit mit dem Wirt und der Infekti-

onserfolg gemessen. Es wurden experimentelle Gruppen aufgestellt, die denen in Abschnitt 3.2.1. entsprachen. Es wurden nur Versuche ausgewertet, bei denen die Fliegen ein vollständiges Infektionsverhalten zeigten.

Die durchschnittlichen Kontaktzeiten für alle bis auf eine Gruppe liegen zwischen $4\text{s} \pm 1$ (Standardfehler) und $26\text{s} \pm 6$ (Standardfehler) (Abb. 27A-B). Nur in der Gruppe „ohne Hinterflügel“ gibt es durchschnittliche Werte, die mit $98\text{s} \pm 36$ (Standardfehler) deutlich über denen aller anderen Gruppen liegen (Abb. 27B). Die Unterschiede sind hoch signifikant (t-Test, $p < 0,001$).

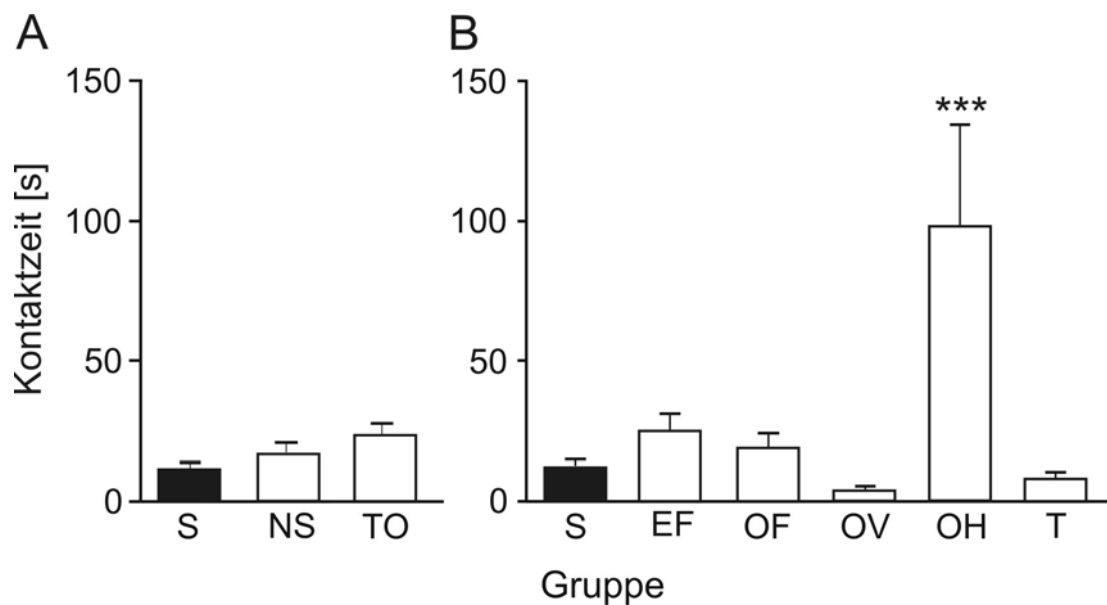


Abb. 27A-B: Durchschnittliche Zeiten in Sekunden (mit Standardfehler), die *E. auditrix* während verschiedener Versuchsserien in physischem Kontakt mit den Wirtsorganismen stand ($n=9-12$ Zikaden pro Versuchsgruppe). A: nicht manipulierte Gruppen: S = Singer; NS = Nichtsinger; TO = Tote; B: manipulierte Gruppen: EF = Einflüglige Zikaden; OF = Ohne Flügel; OV = Ohne Vorderflügel; OH = Ohne Hinterflügel. T = Tymbal zerstört (t-Test, *** = $p < 0,001$).

Ein bereits infizierter Wirt könnte von *E. auditrix* möglicherweise anhand von Pheromonen, oder eines veränderten Geruches durch die Aktivität der Fliegenlarve, von einem gesunden Wirt unterschieden werden. Eine Parasitierung in den natürlichen Gruppen „Nicht-Singer“ und „Tote“ hatte keinen Einfluss auf den Parasitierungserfolg. Der Wert in der Gruppe Singer ist mit 86% nicht signifikant unterschiedlich zu den Gruppen „Nicht-Singer“ (75%) und „Tote“ (80%) (Chi-Quadrat-Test) (Abb. 28A).

In den manipulierten Gruppen ist der Infektionserfolg mit 100% in der Gruppe „einseitige Flügel“ am größten. Auf welcher Seite das Flügelpaar abgeschnitten wurde, spielte keine Rolle, da je 5-mal auf jeder Seite die Flügel fehlten. Die Fliegen infizierten immer auf der

Seite, auf der die Flügel noch vorhanden waren. Die einzige Gruppe, in der der Infektionserfolg signifikant niedriger ist als in allen anderen, ist die Gruppe „ohne Flügel“ (27%) (Chi-Quadrat-Test, $p < 0,01$). Die Werte aller anderen Gruppen bewegten sich im Bereich zwischen 80%-82% und sind damit nahezu identisch zur Gruppe „Singer“ (86%). Auch in der Gruppe „nur Vorderflügel“ war der Infektionserfolg hoch (82%) (Abb. 28B). Die hohe Kontaktzeit in dieser Gruppe (Abb. 27B) hatte also keinen negativen Einfluss auf den Parasitierungserfolg. *E. auditrix* legte in allen Gruppen pro Infektionsversuch stets nur eine Larve ab.

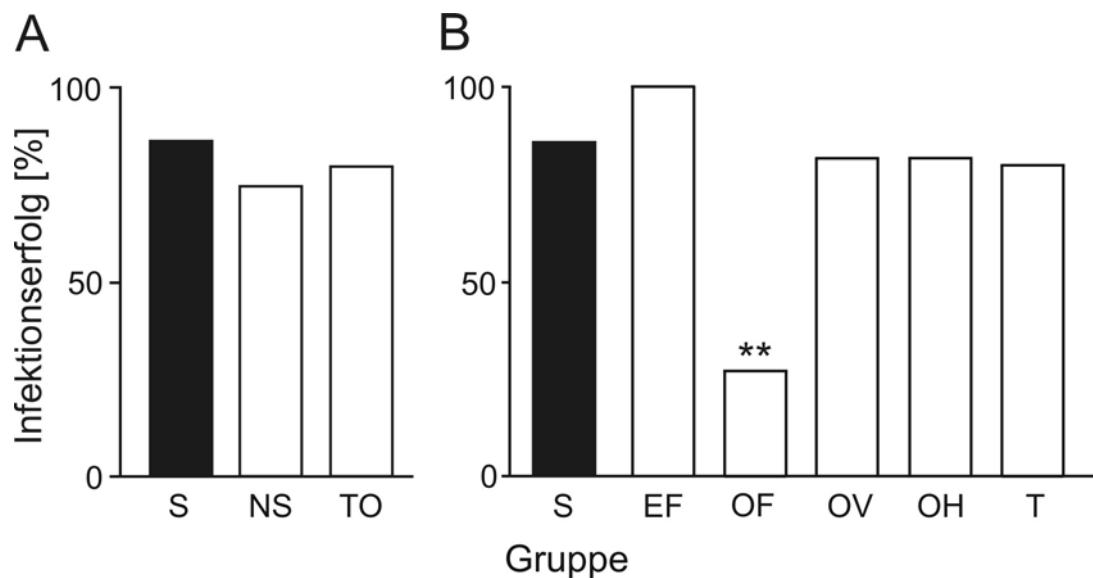


Abb. 28A-B: Parasitierungserfolg von *E. auditrix* bei unterschiedlichen Zikadengruppen. A: nicht manipulierte Gruppen: S = Singer NS = Nichtsinger; TO = Tote; B: manipulierte Gruppen: EF = Einflügelige Zikaden; OF = Ohne Flügel; OV = Ohne Vorderflügel; OH = Ohne Hinterflügel. T = Tymbal zerstört Als Infektionserfolg galt, wenn die Fliegen eine Larve in den Wirt injizieren konnten ($n=9-12$ Zikaden pro Versuchsgruppe, Chi-Quadrat-Test, ** = $p < 0,01$).

Emblemasoma auditrix drückt sich beim Infektionsvorgang immer unter die Flügel des Wirtes, um an das Tymbalorgan zu gelangen. Die Fliegen umrunden die Zikade, bevor sie sich unter die Flügel drücken und diskriminieren dabei das Hinterende der Zikade vom Vorderende. In einer weiteren Versuchsserie sollte herausgefunden werden, woran die Fliegen das Hinterende erkennen. Zu diesem Zweck wurden einer Zikade die Flügel abgeschnitten und verkehrt herum wieder angeklebt, so dass die freien Flügelspitzen zum Kopf der Zikade hin zeigten (siehe 2.6.1.). Danach wurden 12 Infektionsversuche durchgeführt. Bei allen Versuchen zeigten die Fliegen das typische Umrunden der Zikade und drückten sich anschließend von der Kopfseite her unter die Flügel. Keine der Fliegen versuchte über die Abdomenspitze der Zikade zum Tymbal zu gelangen und keines der Tiere lokalisierte das Tymbalorgan des Wirtes.

3.2.3. Verletzungen der Tymbale

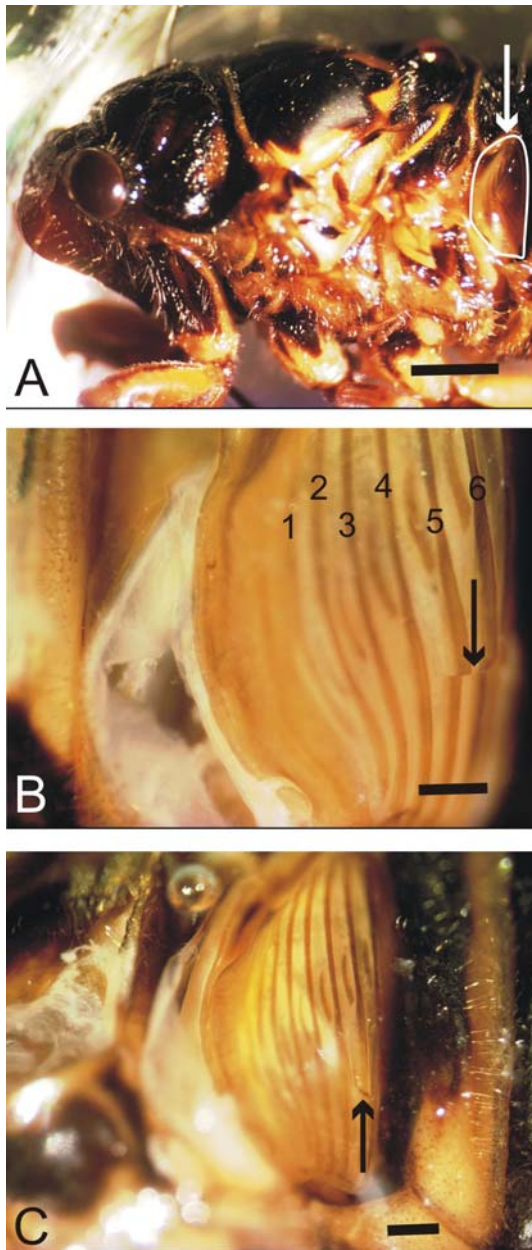


Abb. 29A-C: Lage des Tymbalorgans bei *Oka-nagana rimosa* und Aufnahmen verletzter Tymbale. Die Kutikularrippen wurden von cranial nach caudal durchnummeriert. Die Pfeile geben die Stelle an, an der das Tymbal verletzt ist. A: Das Tymbal (weiß umrandet) liegt im ersten Abdominalsegment der Zikade. Maßstab 2mm. B: Verletztes Tymbal von *O. rimosa*, in dem die 5. und 6. Rippe gebrochen war. *O. rimosa* hat in der Regel 7-8 Kutikularrippen (die ersten 6 durchnummeriert). Maßstab 0,5mm. C: Verletztes Tymbal von *O. rimosa*, in dem die 6. Rippe gebrochen war. Maßstab 0,5mm.

Die Lauterzeugungsorgane männlicher Zikaden liegen lateral im ersten Abdominalsegment. Es handelt sich um membranöse Strukturen, die längs mit mehreren Kutikularrippen durchzogen werden. *Emblemasoma auditrix* nutzt diese Stelle, um mit Hilfe einer schaufelartigen Chitinstruktur am Unterleib, eine Larve durch das Tymbal des Wirtes zu injizieren (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Dieses hoch angepasste Infektionsverhalten wurde in Bezug auf spezifische Details der Verletzungen hin untersucht.

Die Lage eines Tymbals im Zikadenkörper ist in Abb. 29A am Beispiel von *Okanagana rimosa* zu sehen. Während des Infektionsvorgangs zerbricht der Parasitoid häufig eine oder mehrere Kutikularrippen (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Beispiele solcher Verletzungen am Tymbal von *Okanagana rimosa* sind in der Abb. 29B-C dargestellt. Die Kutikularrippen wurden von cranial nach caudal hin durch nummeriert. *Okanagana rimosa* hat in der Regel 7-8 Längsrippen (Abb. 29B). Für die folgenden Auswertungen wurden die Tymbalverletzungen von im Freiland gesammelten Zikaden (Parasiterungsraten, siehe 2.8.) mit Werten aus zwei unterschiedlichen Infektionsversuchen verglichen, bei denen die sich die Zikaden in einer artifiziellen Versuchssituation befanden (Multimodalität, 2.6.1.; Parasitierungsverlauf, siehe 2.6.3.). Dadurch können eventuell Rückschlüsse gezogen werden, ob die artifiziellen Versuchsbedingungen einen Einfluss auf das Infektionsverhalten gehabt haben könnten.

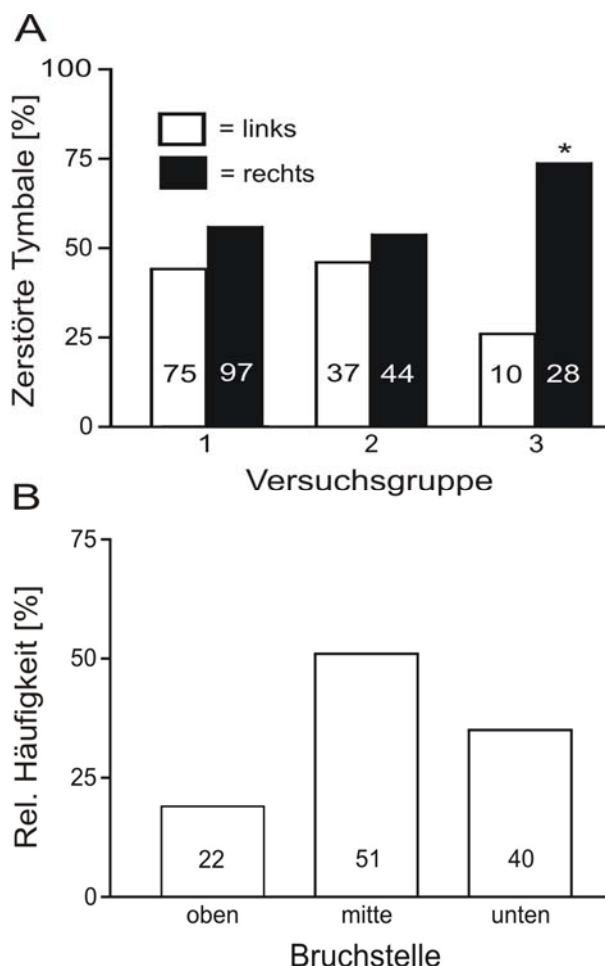


Abb. 30A-B: Verteilung der Tymbalverletzungen auf linke oder rechte Seite (A) und relative Häufigkeit von Verletzungen im oberen, mittleren oder unteren Drittel des Tymbalorgans (B). A: die Werte wurden getrennt nach drei verschiedenen Stichproben aufgetragen. 1 = Parasitierte *O. rimosa* Männchen, die zur Bestimmung von Parasitierungsraten gesammelt wurden; 2 = *O. rimosa* Männchen, die während der Versuche zur Multimodalität des Infektionsverhaltens infiziert wurden; 3 = *O. rimosa* Männchen, die während der Versuche zum Parasitierungsverlauf infiziert wurden ($p < 0.05$, Chi-Quadrat-Test); B: Verteilung der Tymbalverletzungen in Abhängigkeit zur dorso-ventralen Ausdehnung des Tymbals.

Bei den drei oben vorgestellten Versuchsgruppen wurde zunächst untersucht, ob die Fliegen bevorzugt das linke oder rechte Tymbal des Wirtes angreifen. In der Stichprobe aus dem Freiland wurden insgesamt 168 Zikaden ausgewertet. Bei vier dieser Tiere fanden sich auf beiden Seiten Verletzungen. In dieser Stichprobe zeigte sich kein signifikanter Unterschied

zwischen linker (44%) und rechter Seite (56%) (Abb. 30A, $p=0,17$, Chi-Quadrat-Test). Auch bei den Infektionsversuchen zur Multimodalität des Infektionsverhaltens waren keine signifikanten Unterschiede festzustellen (Abb. 30A). Bei den Versuchen zum Parasitierungsverlauf attackierten die Fliegen das rechte Tymbal häufiger als das linke ($p=0,016$, Chi-Quadrat-Test).

Als nächstes wurde untersucht, ob die Fliegen die Injektionsstelle bevorzugt in einer bestimmten vertikalen Region des Tymbals wählten (Abb. 30B). Dazu wurden die gebrochenen Rippen des Tymbals zunächst in drei gleich lange Abschnitte unterteilt. Es zeigte sich, dass die Fliegen die Verletzung des Tymbals am häufigsten im mittleren Drittel verursachten (51%). Danach folgten das untere Drittel mit 35% und das Obere mit 19% (Abb. 30B).

Im Folgenden sollen die Verletzungen der Tymbalorgane genauer analysiert werden. Zunächst soll die Frage geklärt werden, wie viele Kutikularrippen *E. auditrix* beim Infektionsvorgang zerstört. In dem natürlichen Sample ergab sich eine durchschnittliche Zahl gebrochener Rippen pro Tymbal von $1,8 \pm 0,3$ (Standardfehler, $n=172$ Tymbale). Bei den Versuchen zur Multimodalität und zum Parasitierungsverlauf wurden Werte von $1,5 \pm 0,4$ (Standardfehler, $n=65$) bzw. $1,6 \pm 0,4$ (Standardfehler, $n=31$) gefunden. Da die Mittelwerte in den drei Stichproben fast gleich waren, wurden die Proben für die nächsten Aussagen zusammen genommen. Wie die Mittelwerte nahe legen, waren in den allermeisten Fällen eine oder zwei Rippen zerstört (Abb. 31A-C). In 43-54% aller Fälle war nur eine Rippe zerstört. Ungefähr gleich häufig wurden Tymbale mit zwei gebrochenen Rippen gefunden (42-48%). Vergleichsweise selten hingegen fanden sich Tymbale, in denen drei oder mehr Rippen zerbrochen waren (Abb. 31A-C).

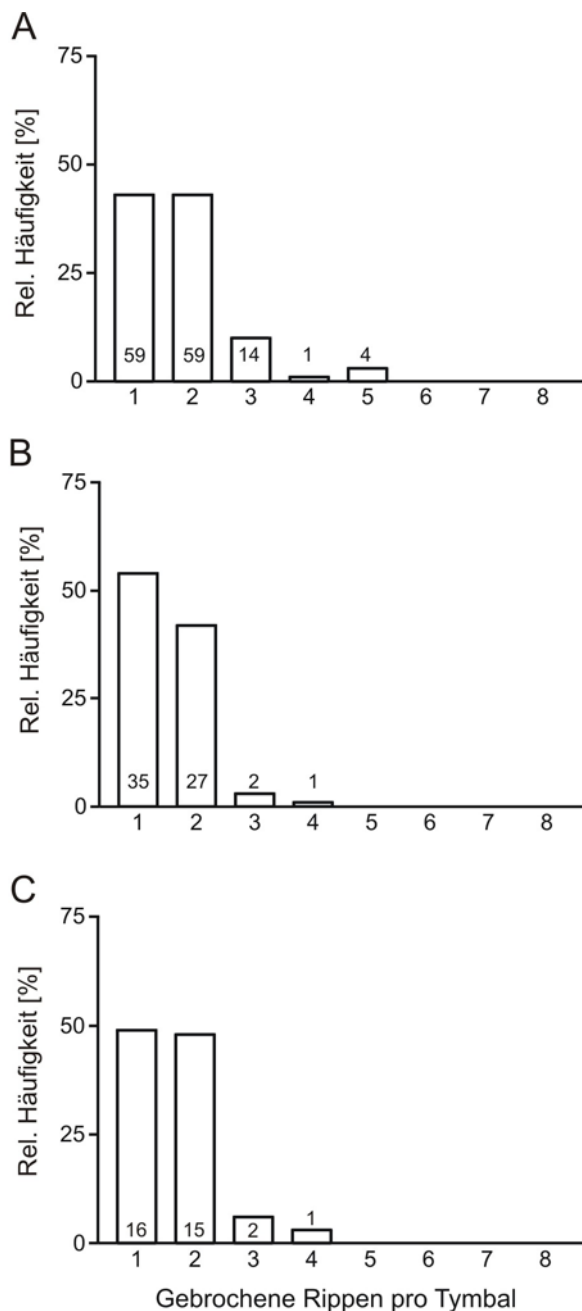


Abb. 31A-C: Durchschnittliche Anzahl gebrochener Kutikularrippen pro Tymbal unter verschiedenen Untersuchungsbedingungen bei *Okanagana rimosa*. A: Parasitierte *O. rimosa* Männchen, die zur Bestimmung von Parasitierungsraten gesammelt wurden; B: *O. rimosa* Männchen, die während der Versuche zur Multimodalität des Infektionsverhaltens infiziert wurden; C: *O. rimosa* Männchen, die während der Versuche zum Parasitierungsverlauf infiziert wurden.

Abb. 32A-C zeigt die relative Häufigkeit mit der bestimmte Rippen bei *Okanagana rimosa* zerbrochen wurden. Für alle drei Stichproben gilt, dass die Verletzungen weitaus häufiger in der hinteren Hälfte des Tymbals zu finden waren.

Häufig war die 6. (z.B. 33-34% im natürlichen Sample) Rippe gebrochen. Auffällig ist, dass die Verteilung in der natürlichen Stichprobe breiter zu sein scheint. Die 7. Rippe war mit 23% im natürlichen Sample weniger oft zerstört als bei den Versuchen zur Multimodalität (43%) und zum Parasitierungsverlauf (49%). Dafür waren im natürlichen Sample die Werte für die 4. (13%), 5. (17%) und 8. (15%) Rippe höher als in den anderen beiden Samples

(Multimodalität: 4. =6%, 5. =9%, 8. =9%; Parasitierungsverlauf 4. =4%, 5. =4%, 8. =9%)
(Abb. 32A-C).

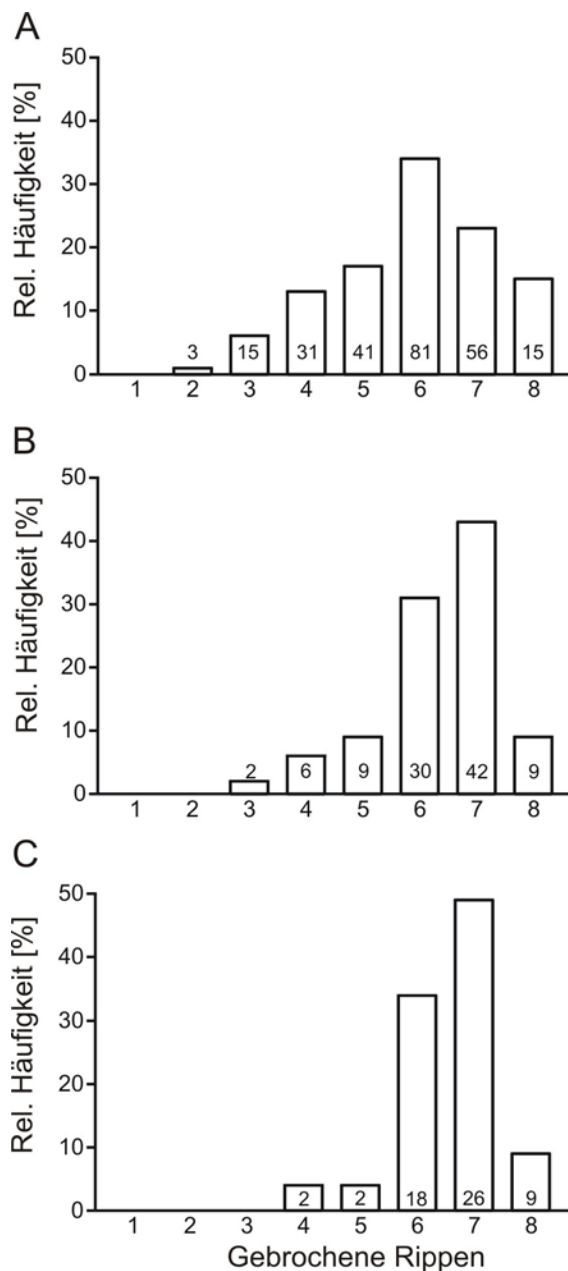


Abb. 32A-C: Relative Häufigkeit, mit der die Kutikularrippen im Tymbal von *O. rimosus* zerstört wurden. Die Rippen wurden ihrer Lage nach von cranial nach caudal durchnummeriert. A: Parasitierte *O. rimosus* Männchen, die zur Bestimmung von Parasitierungsraten gesammelt wurden; B: *O. rimosus* Männchen, die während der Versuche zur Multimodalität des Infektionsverhaltens infiziert wurden; C: *O. rimosus* Männchen, die während der Versuche zum Parasitierungsverlauf infiziert wurden.

Nicht immer waren bei parasitierten Zikaden auch gebrochene Rippen am Tymbal zu erkennen. Bei vielen Tieren war ein Riss in der Membran zwischen zwei Rippen zu finden. Bei *O. rimosus* war dies in 20% der untersuchten Tymbalen der Fall (64 von 321 untersuchten Tymbalen). Es gab keinen Unterschied zwischen dem natürlichen Sample (20%; 34 von 172 Tymbalen) und den Versuchsgruppen zur Multimodalität (21%; 21 von 102 Tymbalen) und Parasitierungsverlauf (19%; 9 von 47 Tymbalen) (Chi-Quadrat-Test).

3.2.4. *Parasitierungsverlauf und Gesangsproduktion*

Dieses Kapitel beschäftigt sich mit der Entwicklung von *E. auditrix* im Wirtsorganismus und dem Einfluss der Fliegenlarven auf die Zikaden. Zu diesem Zweck wurden Männchen von *O. rimosa* mit Fliegenlarven infiziert und im Freiland in einem Zelt gehalten. Insgesamt wurden Versuche 101 Zikaden durchgeführt, von denen nach verschiedenen langer Infektionsdauer 71 Tiere wieder eingesammelt und sezirt wurden. Von diesen waren 96% (68 Zikaden) mit einer Larve infiziert. Die restlichen 30 Zikaden wurden im Zelt nicht mehr wieder gefunden.

Emblemasoma auditrix hat, wie alle Fliegen, drei verschiedene Larvenstadien (Pape 1996), die im Folgenden mit L1, L2 und L3 bezeichnet werden. Sarcophagiden sind vivipar, d.h., dass nicht Eier, sondern voll entwickelte L1-Larven abgelegt werden. Die Larvenstadien wurden anhand der Größe ihrer Mundhaken unterschieden. Die Mundhaken der L1-Larven waren 0,3-0,4mm groß. Die der L2-Larven waren 0,6-0,8mm und die der L3-Larven 1,3-1,6mm groß.

3.2.4.1. *Lage der Fliegenlarven direkt nach der Infektion*

Um den Aufenthaltsort der Fliegenlarven kurz nach der Injektion in den Wirt zu bestimmen, wurden weitere zehn Zikaden 2h nach der Infektion, in 70% Ethanol fixiert und anschließend sezirt. Bei der Infektion gelangten die L1-Larven in einen luftgefüllten Resonanzkörper, der die größten Teile der 1.-3. Abdominalsegmente umfasst. In diesem Hohlraum wurden alle frisch abgelegten Fliegenlarven gefunden. Sie konnten dabei in allen möglichen Bereichen des Hohlraums liegen, teils vor, teils hinter den großen Tymbalmuskeln (Abb. 33A-C). Die L2-Larven sind deutlich größer und weisen nicht mehr die breiten, schwarzen Kutikularinge auf, die für die L1-Larven typisch sind. Das zweite Larvenstadium konnte sowohl vor als auch hinter dem Tymbalmuskel liegen, wobei sie auch außerhalb des Resonanzkörpers zu finden waren (Abb. 33D). Die L3-Larven wurden so groß, dass sie das gesamte Abdomen der Zikaden ausfüllten (Abb. 33E). Sie waren stets mit den Mundhaken zum Kopf des Wirtes.

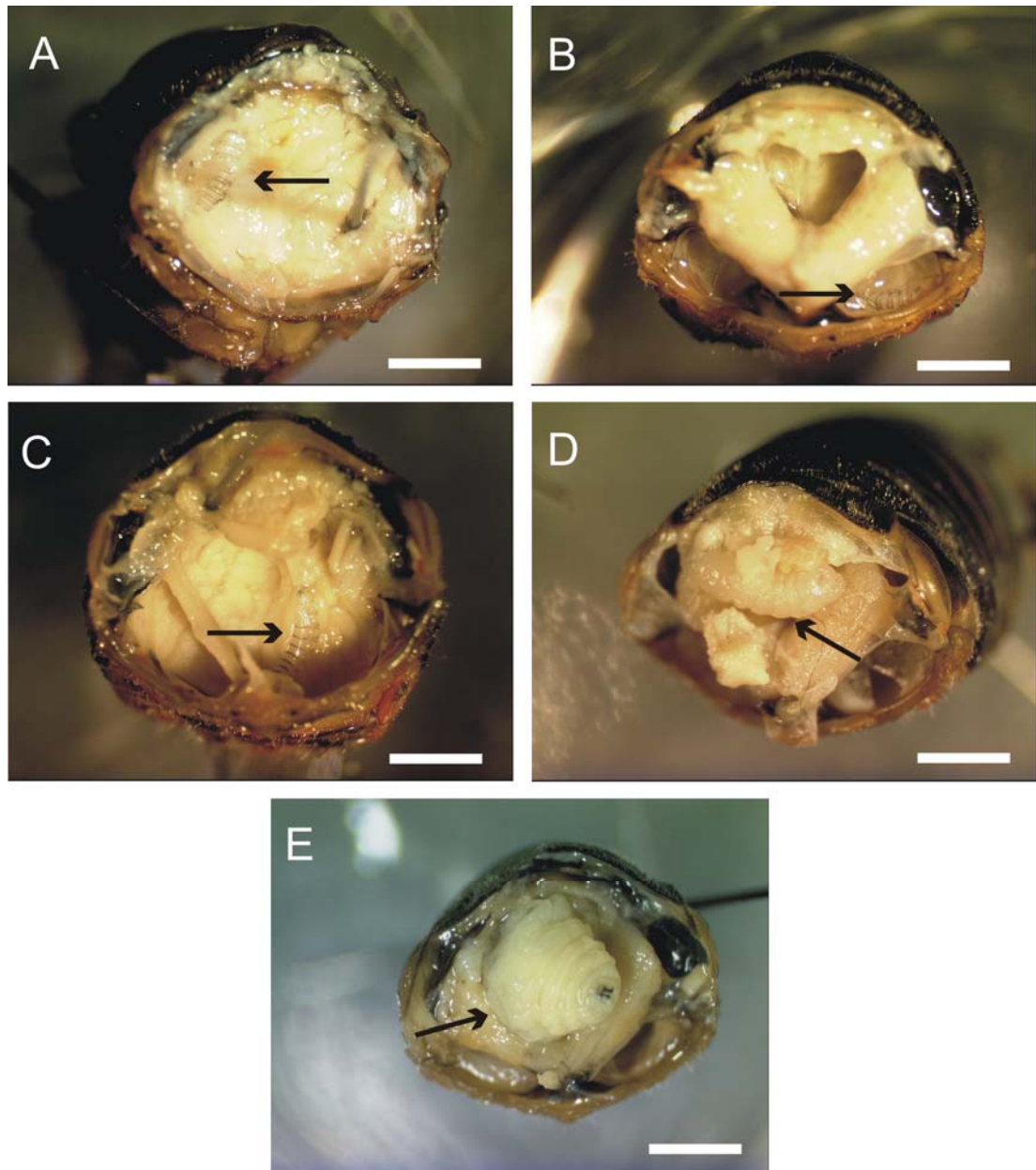


Abb. 33A-E: Aufenthaltsorte frisch abgelegter L1-Larven (A-C), sowie die Lage einer L2-Larve (D) und einer L3-Larve (E). Die Pfeile zeigen jeweils direkt auf die Fliegenlarve. Maßstab 2mm. A: Ansicht von anterior in geöffnetes Zikadenabdomen. Die Fliegenlarve hielt sich im 1. Abdominalsegment, anterior und dorsal von den Tymbalmuskeln auf. B-C: Fliegenlarven hielten sich posterior und ventral von den Tymbalmuskeln im 2. Abdominalsegment auf. D: L2-Larve, die anterior von den Tymbalmuskeln im 1. Abdominalsegment gefunden wurde. E: L3-Larve, die das gesamte Abdomen ausfüllt. Nur das erste Drittel schaut zwischen den Tymbalmuskeln hervor.

3.2.4.2. *Entwicklung der Fliegenlarven*

Die Untersuchung des Infektionsverlaufes zeigt, dass am zweiten Infektionstag, bis auf eine einzelne L2-Larve, ausschließlich L1-Larven zu finden waren (Abb. 34). Die L1-Larven häuteten sich dann zwischen dem zweiten und dritten Infektionstag, da am dritten Tag aus-

schließlich L2-Larven gefunden wurden. Am folgenden Tag treten die ersten vier L3-Larven auf. Es fanden sich aber immer noch mehr L2-Larven (7 Stück) und eine L1-Larve. Am fünften Tag gab es dann zum ersten Mal mehr L3-Larven als L2-Larven. Ab Tag 6 wurden, bis auf eine L1-Larve, nur noch L3-Larven gefunden (Abb. 34). Das letzte Larvenstadium erreichten die Fliegenlarven also zwischen dem 3.-6. Tag des Infektionsprozesses. Die einzelnen L1-Larven am 6. Tag und am 4. Tag könnten von einer Doppelinfektion oder einer nachträglichen Parasitierung von außerhalb des Zelttes her rühren. Vielleicht sind die Larven aber auch am ersten oder zweiten Tag gestorben und konnten sich somit nicht weiter entwickeln. Dass sich diese L1-Larven bis zu fünf Tage lang lebendig und gesund im Wirt aufhielten, erscheint aufgrund der zuvor genannten Ergebnisse unwahrscheinlich.

In fünf Zikaden konnte keine Larve mehr gefunden werden, obwohl das Abdomen jeweils vollkommen leer gefressen war. Das bedeutet wahrscheinlich, dass diese Larven ihre Entwicklung bereits abgeschlossen hatten und den Wirt verlassen hatten, um sich zu verpuppen. Diese Larven hielten sich zwischen 5-8 Tagen im Wirt auf. Die Temperaturen während der Versuchszeit schwankten zwischen 15-25°C. Vielleicht lässt sich durch diese schwankenden Temperaturbedingungen erklären, warum die Entwicklungszeiten durchaus unterschiedlich sein können.

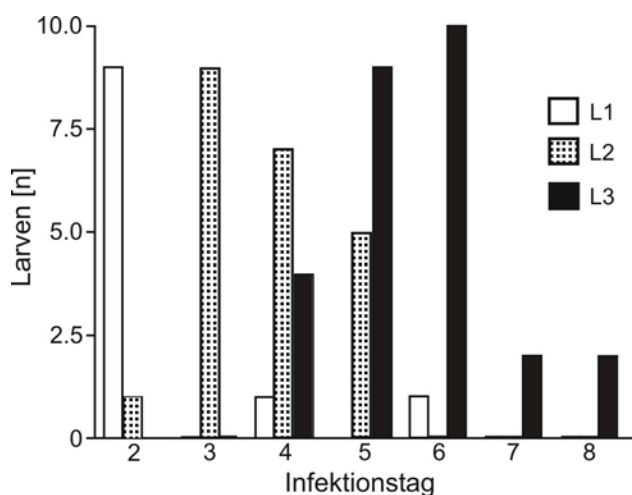


Abb. 34: Anzahl der drei verschiedenen Larvenstadien (L1-L3) von *E. auditrix*, die an den verschiedenen Infektionstagen gefunden wurden.

3.2.4.3. Ernährung der Larven

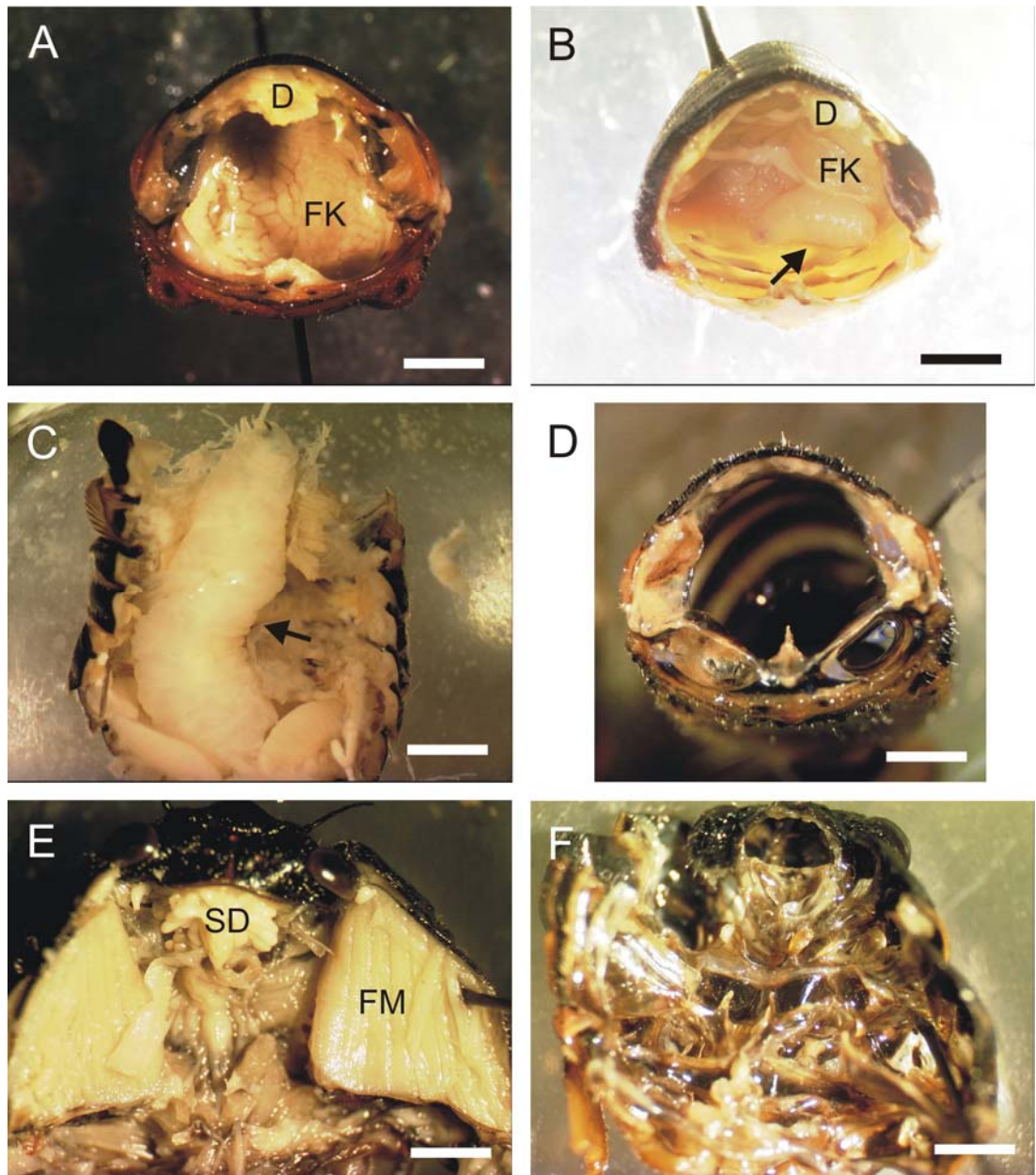


Abb. 35A-F: Zikaden an denen *E. auditrix* Fraßschäden verursacht hat. A: Querschnitt eines Zikadenabdomens im 1. Abdominalsegment (D = Darm, FK = Fettkörper). Keine Fraßspuren. B: Querschnitt eines Zikadenabdomens im 1. Abdominalsegment. Deutliche Fraßspuren im 2.-4. Abdominalsegment. Pfeil zeigt auf L2-Larve. C: Aufsicht auf dorsal geöffnetes Abdomen mit L3-Larve (Pfeil) von *E. auditrix*. In allen Segmenten des Abdomens deutliche Fraßschäden. D: Querschnitt eines Zikadenabdomens im 1. Abdominalsegment. Abdomen vollständig ausgehöhlt. Auch die großen Tymbalmuskeln wurden gefressen. E: Dorsal geöffneter Thorax einer unparasitierten *O. rimosa* mit Flugmuskeln (FM) und Speicheldrüse (SD). F: Vollständig von *E. auditrix* ausgehöhelter Zikadenthorax. Auch die Kopfkapsel ist fast komplett entleert. Maßstab 2mm.

Als Nächstes werden die Fraßaktivitäten von *E. auditrix* an *O. rimosus* dargestellt und mit dem Auftreten der einzelnen Larvenstadien verglichen.

Die Larven fraßen zunächst im Abdomen. Der Blick in ein unbeschädigtes Abdomen ist in Abb. 35A dargestellt. In 37 der 68 infizierten Zikaden wurden Fraßspuren gefunden (54%). In 24 aller sezierten Zikaden, in denen Fraßspuren gefunden wurden, wurden zunächst der Fettkörper und der Darm in den ersten vier Abdominalsegmenten geschädigt (Abb. 35B). Die großen Tymbalmuskeln waren bei diesen Tieren noch nicht beschädigt. Wenn die Tymbalmuskeln gefressen wurden, war auch immer der Rest des Abdomens entleert (bei 13 Zikaden). Erst wenn das Abdomen vollständig entleert wurde (Abb. 35D), wurden auch Fraßschäden im Thorax gefunden. Dies war in 16% (6 Zikaden) der sezierten Zikaden, die Fraßschäden aufwiesen, der Fall. Im heilen Thorax gibt es vor allem die kräftigen Flugmuskeln (Abb. 35E). Wie das Abdomen, so wurde auch der vordere Teil des Wirtes (Thorax und Kopf) vollständig entleert, wobei auch Speicheldrüse und Gehirn entfernt wurden (Abb. 35F).

Zusammenfassend ergibt sich folgendes Fraßbild: Die Fliegenlarven fressen zunächst das Abdomen von anterior nach posterior leer, wobei die großen Tymbalmuskeln zunächst unbeschädigt bleiben. Danach werden diese und, darauf folgend, alle Gewebe im Thorax und im Kopf konsumiert.

Zur Korrelation des Auftretens der verschiedenen Larvenstadien mit den Fraßschäden, wurden drei Kategorien von Fraßbildern festgelegt. Es gab die Kategorien „keine erkennbaren Schäden“, „geringe Schäden“ und „starke Schäden“. Am ersten und zweiten Infektionstag fanden sich keine erkennbaren Fraßschäden (Abb. 36A). Zur Erinnerung: an den ersten beiden Tagen gab es fast ausschließlich L1-Larven (siehe oben). Am 3. Tag traten dann die ersten Fraßschäden auf, was mit dem vermehrten Auftreten von L2-Larven zusammen fällt. Erkennbare Fraßschäden blieben aber noch selten. Die meisten Zikaden zeigten keinen erkennbaren Fraßschaden (7 Zikaden), während nur jeweils eine in die Kategorien „wenig Fraß“ und „starker Fraß“ eingeordnet wurden. Am Tag 4 steigt die Anzahl der Zikaden mit starken Fraßschäden (4 Zikaden), was wiederum zum vermehrten Auftreten von L3-Larven passt (siehe oben). Ab Tag 5 gab es fast nur noch Zikaden, die starke Fraßschäden aufwiesen (10 Zikaden). Nur zwei Zikaden hatten an Tag 5 keine Schäden (Abb. 36A). Ab diesem Zeitpunkt waren fast alle gefundenen Larven bereits im 3. Larvenstadium. In die Kategorie „Geringe Schäden“ wurden insgesamt nur wenige Zikaden gefunden (n=3). Daraus lässt sich wahrscheinlich schließen, dass mit den zur Verfügung stehenden Mitteln geringe Fraßspuren nur schwer zu erkennen waren oder aber, dass sehr viel Gewebe innerhalb kurzer Zeit ver-

zehrt wurde. Wenn Fraßspuren erkennbar waren, dann wurden sie fast immer der Kategorie „starker Fraß“ (bei 31 Zikaden) zugeordnet. Zur Lautproduktion fähige Zikaden zeigten meistens keine erkennbaren Fraßspuren (n=20) (Abb. 36B), aber auch einige nicht singende Tiere (n=5) ohne erkennbaren Fraß traten auf. Starke Fraßspuren bedeuteten meist, dass die Zikaden nicht mehr zur Lautproduktion fähig waren (n=28), während nur wenige deutlich beschädigte, singende Tiere gefunden wurden (n=3) (Abb. 36B).

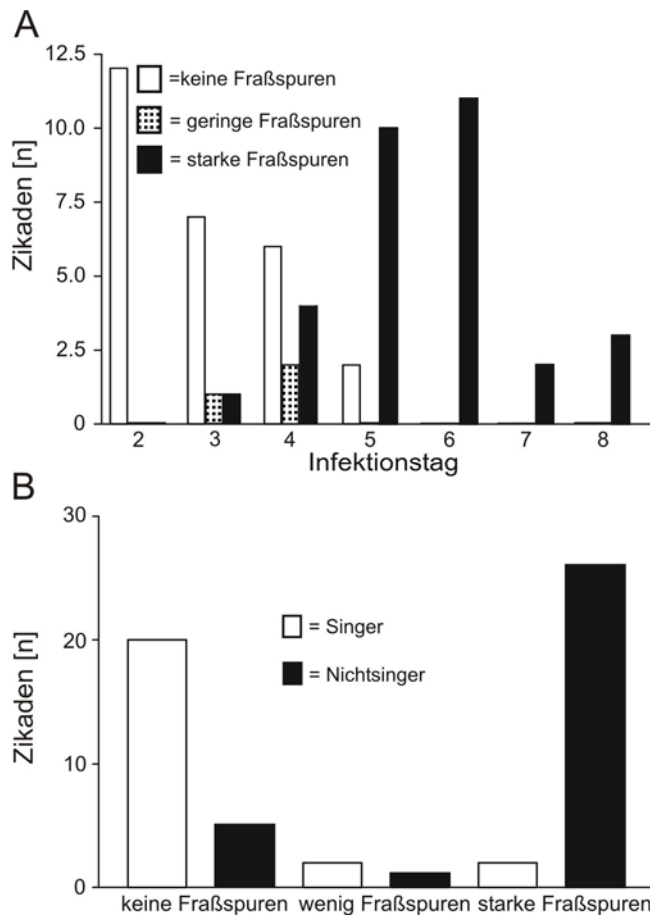


Abb. 36A-B: Fraßbilder von *E. audatrix* Larven an *O. rimosa*. A: Absolute Häufigkeit von drei definierten Fraßbildern (siehe 2.6.3.) während des Parasitierungsverlauf. B: Absolute Häufigkeit der drei Fraßbilder in Bezug auf zur Lauterzeugung fähige Zikaden und nicht zur Lauterzeugung fähige Zikaden.

Zusammenfassend konnte festgestellt werden, dass die Fliegenlarven ihre Wirte in den ersten 3-4 Tagen des Infektionsprozesses meistens nicht erkennbar schädigen. Deutliche Schäden treten erst mit dem Auftreten der L3-Larven auf, die innerhalb von 2-3 Tagen die Zikade vollständig entleeren können.

3.2.4.4. *Gesangsproduktion von Okanagana rimosa während der Infektion*

Wenn im Freiland Zikadenmännchen gefangen wurden, die keine Störgeräusche produzierten, waren diese Tiere häufig mit einer Fliegenlarve infiziert. Es wurde deswegen die Hypo-

these aufgestellt, dass parasitierte Wirte die Gesangsproduktion im Laufe des Parasitierungsprozesses einstellen.

Im Feld wurden über verschiedene Jahre Stichproben männlicher *Okanagana rimosa* genommen, um Parasitierungsraten durch *Emblemasoma auditrix* zu ermitteln. Von 389 gefangenen Zikaden waren 264 zur Produktion von Störgeräuschen fähig. Von diesen 264 wiederum waren 24 parasitiert, was einem Prozentsatz von 9% entspricht. In allen außer einem der parasitierten Singer war eine Larve des ersten Stadiums (L1-Larven) von *Emblemasoma auditrix* zu finden. Alle Zikaden, in denen Larven des dritten und letzten Stadiums (L3-Larven) gefunden wurden, waren nicht mehr zur Lautproduktion befähigt (n=82). Insgesamt gab es 125 Zikaden, die keine Stör-laute produzierten, von denen 13 offensichtlich nicht infiziert waren (9%). Also war die Wahrscheinlichkeit einen infizierten Wirt einzusammeln 91%, wenn dieser keine Laute mehr von sich gab. Es traten auch einige nicht singende Zikaden auf, in denen eine L2-Larve (n=22) oder eine L1-Larve gefunden wurde (n=8).

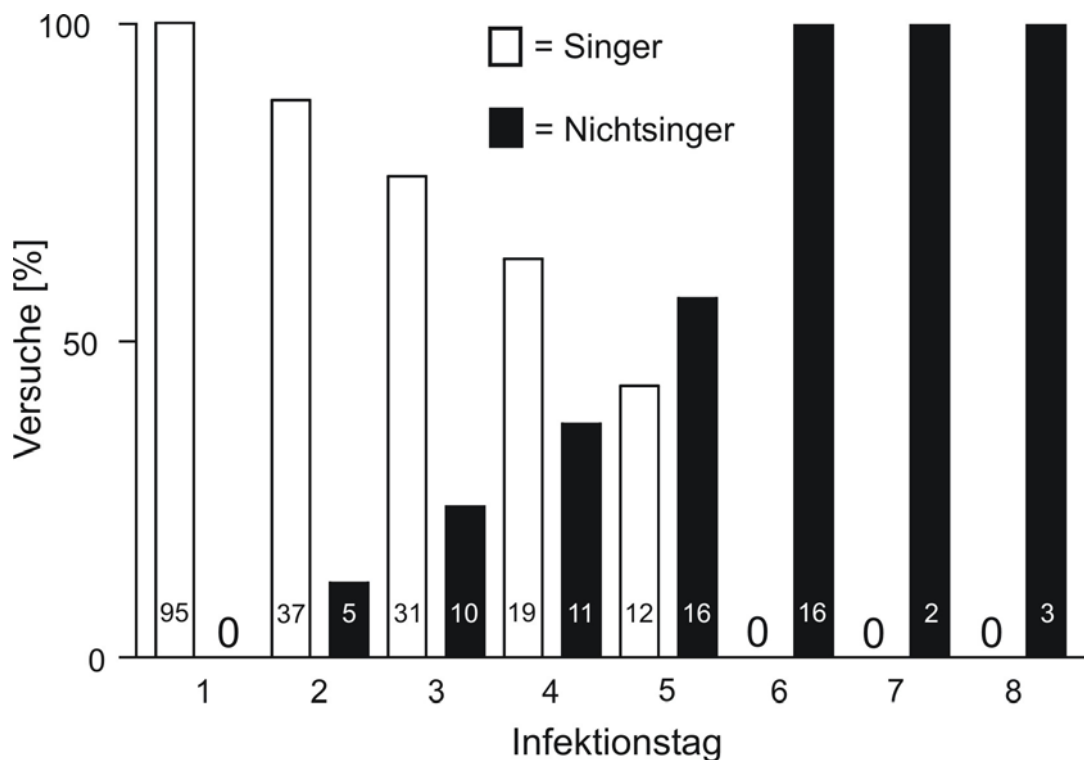


Abb. 37: Relative Häufigkeit von Zikaden, die im Parasitierungsverlauf zur Produktion von Störgeräuschen fähig waren (Singer) und Zikaden, die keine Stör-laute mehr produzieren konnten (Nichtsinger).

Während den Untersuchungen zum Parasitierungsverlauf wurde täglich die Fähigkeit der Zikaden, Störgeräusche zu produzieren, überprüft. Es wurden nur Zikaden für die Versuche ausgewählt, die gesund (nicht parasitiert) und zur Gesangsproduktion fähig waren. Direkt nach der Infektion (Tag1) haben alle Tiere Störgeräusche produziert (n=95) (Abb. 37). Be-

reits am 2. Tag nach Infektion traten erste Zikaden auf, die keine Störgeräusche von sich gaben. Der relative Anteil war mit 12% (n=42) noch gering. An den folgenden Infektionstagen wurde der Anteil von nicht singenden Tieren immer größer. An Tag4 wurden zum letzten Mal mehr Singer (63%, n=30) als Nichtsinger gefunden (37%, n=30). Einen Tag später gab es mehr Nichtsinger (57%, n=28) als Singer (43%, n=28). Ab Tag6 wurden ausschließlich Nichtsinger gefunden (Abb. 37).

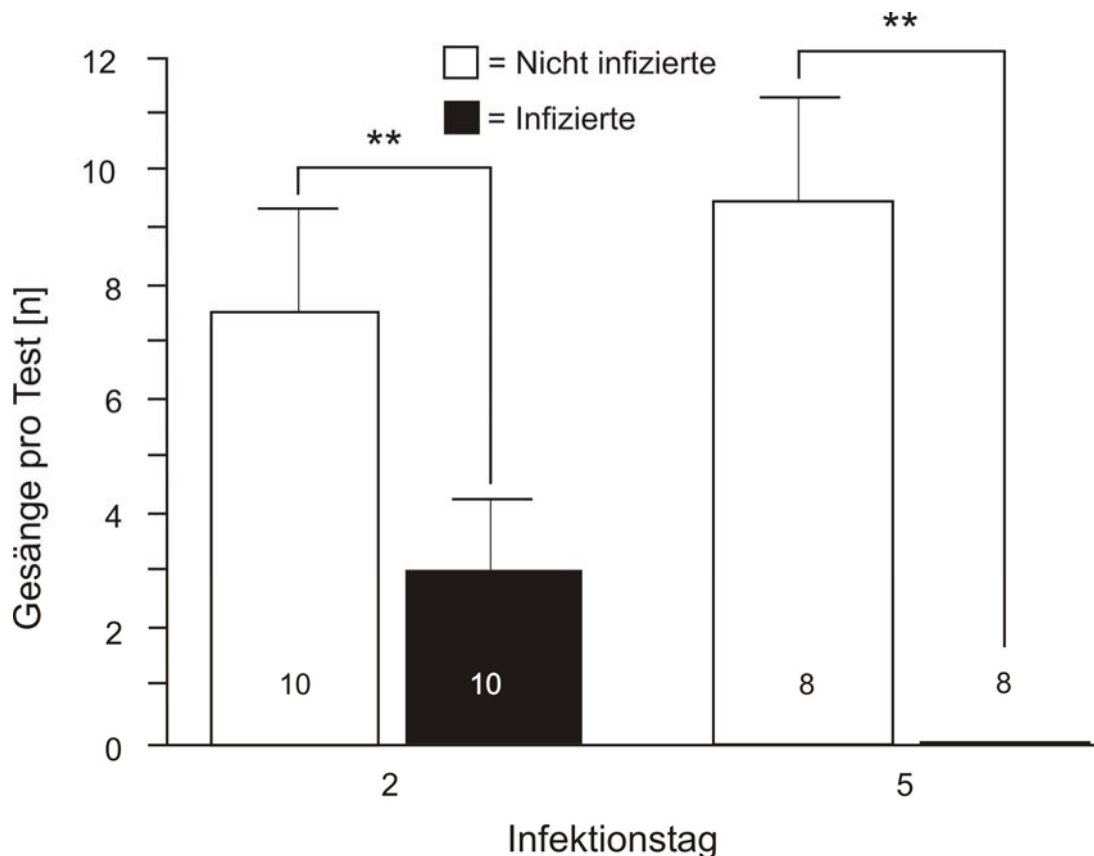


Abb. 38: Häufigkeit der Lockgesangsproduktion von infizierten und nicht infizierten *O. rimosa* an zwei Versuchstagen. Ein Test dauerte jeweils 5min. Die beiden Gruppen wurden zeitgleich getestet. Die Zahlen in den Balken geben die Anzahl der Tests wieder (** = $p < 0,01$, t-Test).

Nach der Klärung der Frage, inwieweit *O. rimosa* im Laufe einer Infektion generell zur Lautproduktion fähig ist, sollte herausgefunden werden, ob parasitierte Tiere auch spontan noch Lockesänge produzieren. Im Freiland wurden etwa 5m voneinander entfernt zwei Zelte aufgestellt, in denen die Zikaden gehalten werden konnten. In das eine Zelt wurde eine Gruppe von 20 infizierten Zikaden gesetzt. Die Tiere wurden alle am gleichen Tag infiziert. In das andere Zelt wurden zeitgleich 20 nicht infizierte Zikaden gesetzt. Anschließend wurde am 2. und 5. Versuchstag überprüft, in welchem Zelt wie oft gesungen wurde. Am 2. Versuchstag gaben die Zikaden im Zelt mit den gesunden Tieren innerhalb von 5min durch-

schnittlich $7,6 \pm 1,6$ (Standardfehler) Gesänge ab. Der Wert bei den Parasitierten ist mit $2,9 \pm 1,3$ (Standardfehler) signifikant niedriger ($p < 0,01$, t-Test). An diesem Tag waren im Zelt mit den parasitierten Tieren 19 lebende Zikaden zu finden, von denen 17 noch Stör-laute produzierten. Im Zelt mit den gesunden Tieren wurden 17 lebende Zikaden gefunden, die alle Stör-laute von sich gaben. Auch am 5. Versuchstag sangen die gesunden Zikaden (8 Lebende im Zelt gefunden) signifikant häufiger als die Parasitierten (7 Lebende im Zelt gefunden, von denen 1 Stör-laute produzierte), welche zu diesem Zeitpunkt keine Lockgesänge mehr produzierten (Abb. 38). Von wie vielen und welchen Individuen die Gesänge jeweils stammten, konnte im Laufe des Experiments nicht festgestellt werden.

3.2.5. *Zweifachinfektionen (larvale Konkurrenz)*

Das folgende Kapitel beschäftigt sich mit der Konkurrenz zwischen den Larven von *Emblemasoma auditrix*. Es sollte untersucht werden was passiert, wenn ein Wirt (*Okanagana rimosa*) mit zwei Larven des Parasitoiden infiziert wird. Dazu wurden Weibchen von *E. auditrix* im Freiland oder im Labor zu einer Gesangsattrappe („Anlock“, siehe 2.3.) gelockt. Dann wurde eine nicht parasitierte Zikade präsentiert, die von den Fliegen infiziert werden konnte. Die gleiche Zikade wurde umgehend einer weiteren Fliege präsentiert, damit die Fliegenlarven möglichst schnell hintereinander in den Wirt gelangen konnten. Anschließend wurden die infizierten Zikaden in einem Zelt gehalten, nach unterschiedlich langer Zeit entnommen und sezirt. Insgesamt wurden 33 Zikaden sezirt, von denen 22 mit zwei Larven infiziert waren, was einem relativen Anteil von 67% entspricht. Die restlichen Tiere trugen entweder eine (8 Zikaden) oder gar keine Larve (eine Zikade). Ob die Infektion bei diesen Tieren nicht geklappt hat oder es andere Gründe für das Fehlen einer zweiten Larve gibt, konnte im Rahmen der Untersuchung nicht festgestellt werden. Deshalb werden für die folgenden Betrachtungen nur die 22 Zikaden heran gezogen, bei denen die Infektion mit zwei Larven mit Sicherheit funktioniert hat. In 18 Fällen fanden sich beim Sezieren eine tote und eine lebende Fliegenlarve (77%) (Tab.2). Bei drei Zikaden waren beide Fliegenlarven noch am Leben (14%). In zwei Fällen waren beide Larven tot (9%). Die ersten L2-Larven tauchten am dritten Versuchstag auf. Am vierten Tag fand sich immer eine L2-Larve in der Zikade ($n=7$), am Fünften war immer eine L3-Larve zu finden ($n=7$) (Tab.2). Die zweite Larve blieb immer im L1-Stadium. Bei allen Wirten, bei denen eine lebende und eine tote Larve gefunden wurden, war die tote Larve im ersten Larvenstadium. Die lebenden Larven waren entweder im gleichen Stadium oder weiter entwickelt. Fast alle Larven wurden im Abdomen des Wirtes gefunden. Nur 2-mal war eine Larve im Thorax zu finden (Tab.2). Interessanterweise waren in

beiden Fällen beide Larven im Wirt noch am Leben. Es war jeweils eine Larve im Thorax und die andere im Abdomen zu finden.

Tab.2: Sezierungsdaten von 22 *Okanagana rimoso*, die jeweils mit zwei Larven von *Emblemasoma audritrix* infiziert wurden. L1=erstes Larvenstadium; L2=zweites Larvenstadium; L3=drittes Larvenstadium; Abd=Abdomen.

Zikade	Seziertag	Larve1			Larve2		
		Stadium	Lebend/Tot	Ort	Stadium	Lebend/Tot	Ort
1	2	L1	Lebend	Abd	L1	lebend	Thorax
2	2	L1	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
3	2	L1	Lebend	Abd	L1	Lebend	Thorax
4	2	L1	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
5	3	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
6	3	L1	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
7	3	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
8	3	L1	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
9	4	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
10	4	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
11	4	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
12	4	L2	Tot	Abd	L1	Tot	Abd
13	4	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
14	4	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
15	4	L2	Lebend	Abd	L1	Lebend	Abd
16	5	L3	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
17	5	L3	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
18	5	L2	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
19	5	L3	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
20	5	L3	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
21	5	L3	Lebend	Abd	L1	Tot	Abd
22	5	L1	Tot	Abd	L1	Tot	Abd

3.3. Untersuchungen zur Wirtsspezifität von *E. auditrix*

Im Jahr 2004 schlüpften große Populationen so genannter periodischer Zikaden, die nur alle 17 Jahre als Adulte in ihren Habitaten vorkommen. Diese Gelegenheit wurde wahrgenommen, um Versuche mit der Art *Magicicada cassini* durchzuführen. Ziel war es, empirische Hinweise für die Theorie zu sammeln, nach der Selektionsdruck eines Parasitoiden zum ungewöhnlichen Lebenszyklus der periodischen Zikadenarten geführt haben könnte. *Emblemasoma auditrix*, oder eine ähnliche Art, könnte ein Kandidat für einen solchen Parasitoiden sein. Des Weiteren sollten die Versuche Aufschluss über die Wirtsspezifität von *Emblemasoma auditrix* geben. *Okanagana rimosa* ist der einzig bekannte Wirt. Welche Gründe führen dazu, dass *E. auditrix* keine anderen Zikadenarten befällt? Können die Fliegen überhaupt andere Zikadenarten infizieren? Falls ja, können sich die Larven entwickeln?

3.3.1. Phonotaxis im Freiland

Es wurde versucht *Emblemasoma auditrix* mit verschiedenen Gesangsattrappen im Freiland zu einer Schallquelle zu locken.

- „Anlock“: siehe 2.3.
- “Cassini Calling”: Gesangsmodell mit Trägerfrequenz 5kHz. Die Struktur entsprach dem Lockgesang der periodischen Zikade *Magicicada cassini*. Das Signal besteht aus einem Tick-Teil und einem Buzz-Teil. Der Tick-Teil besteht aus einer Serie von 12-40 Einzelpulsen, die mit einer Rate von 16-25 pro Sekunde produziert werden. Darauf folgt der Buzz-Teil mit einer Pulsrate von 180-210 pro Sekunde (Young und Josephson 1983).
- „Septemdecim Calling“: Trägerfrequenz 1,6kHz. Die Struktur entsprach dem Lockgesang der periodischen Zikade *Magicicada septemdecim*. Der Gesang dauert 2-4s und besteht aus 120-160 Pulsen pro Sekunde. Nach einem Gesang folgt eine 0,5-2s lange Pause (Young und Josephson 1983).
- „Cassini Buzz, 5kHz“: Trägerfrequenz (5kHz). Die Struktur entsprach dem Buzz-Teil des Lockgesangs der periodischen Zikade *Magicicada cassini*.
- „Cassini Buzz, 6kHz“: Trägerfrequenz (6kHz).
- „Cassini Buzz, 7kHz“: Trägerfrequenz (7kHz).
- „Cassini Buzz, 8kHz“: Trägerfrequenz (8kHz).
-

Als Referenzwerte wurden Anlockkräten mit der Gesangsattrappe „Anlock“ bestimmt, die in Frequenz und Wiederholrate der des natürlichen Wirtes entsprach (siehe oben).

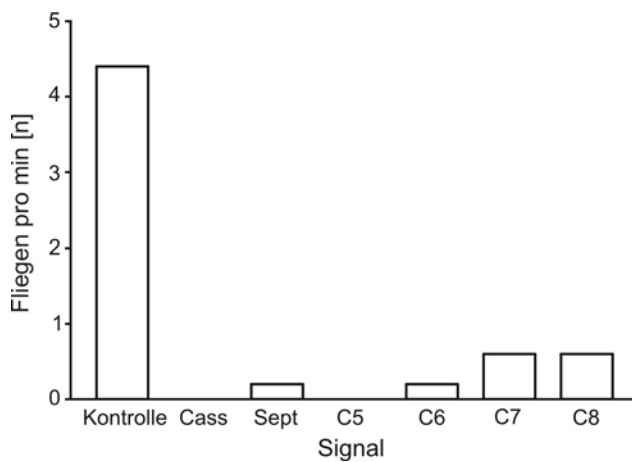


Abb. 39: Durchschnittliche Anzahl angelockter Fliegen pro min bei verschiedenen akustischen Signalen. Kontrolle = „Anlock“; Cass = „Cassini Calling“; Sept: „Septemdecim Calling“; C5: „Cassini Buzz, 5kHz“; C6: „Cassini Buzz, 6kHz“; C7: „Cassini Buzz, 7kHz“; C8: „Cassini Buzz, 8kHz“;

Pro min kamen durchschnittlich 4,4 Fliegen zum Lautsprecher (n=5 Tests) (Abb. 39). Auch zu allen anderen Signalen kamen Fliegen, außer zum Lockgesang und zum „5kHz Buzz-Teil“ von *M. cassini*. Allerdings waren die Anlockraten bei allen anderen Gesangsattrappen wesentlich niedriger als bei der Kontrolle. Die meisten Fliegen kamen zu den „Buzz-Teilen“ von *Magicicada cassini* (0,6 Fliegen pro min, n=5 Tests) mit Trägerfrequenzen von 7kHz und 8kHz (Abb. 39).

3.3.2. *Phonotaxis im Labor*

Die Phonotaxis von *E. auditrix* zu verschiedenen Signalen wurde unter Laborbedingungen getestet. Das Verhalten der Tiere wurde dabei in drei Klassen eingeteilt und bewertet (siehe 2.5.3.). Pro Signal wurden 22 Tests durchgeführt. Als Referenz galt wiederum das Signal „Anlock“, bei dem $2,9 \pm 0,1$ (Standardfehler) der möglichen 3 Punkte erreicht wurden (Abb. 40A). Der nächst höhere Wert wurde beim „Buzz-Teil“ des Lockgesangs von *M. cassini* gefunden ($2,1 \pm 0,2$, Standardfehler). In einem ähnlichen Bereich lag die Punktzahl beim vollständigen Lockgesang von *M. cassini* ($1,9 \pm 0,2$, Standardfehler). Am schlechtesten schnitten die Fliegen beim Lockgesang von *M. septemdecim* ab, bei dem durchschnittlich nur $1,3 \pm 0,2$ (Standardfehler) Punkte erreicht wurden. Fast alle Fliegen reagierten mit einer Drehung zum Lautsprecher, unabhängig vom getesteten Signal (Abb. 40B). Der Anteil der Tiere, die unvollständige Phonotaxis zeigten, betrug beim Lockgesang von *M. septemdecim* nur noch 27%, während die Werte bei Signalen von *M. cassini* mit 50% (vollständiger Lockgesang) und 59% („Buzz-Teil“) noch deutlich höher waren (Abb. 40C). Eine ähnliche Verteilung fand sich bei den Fliegen, die erfolgreiche Phonotaxis zeigten. Die Werte waren nur etwas niedriger als bei der unvollständigen Phonotaxis (Abb. 40D).

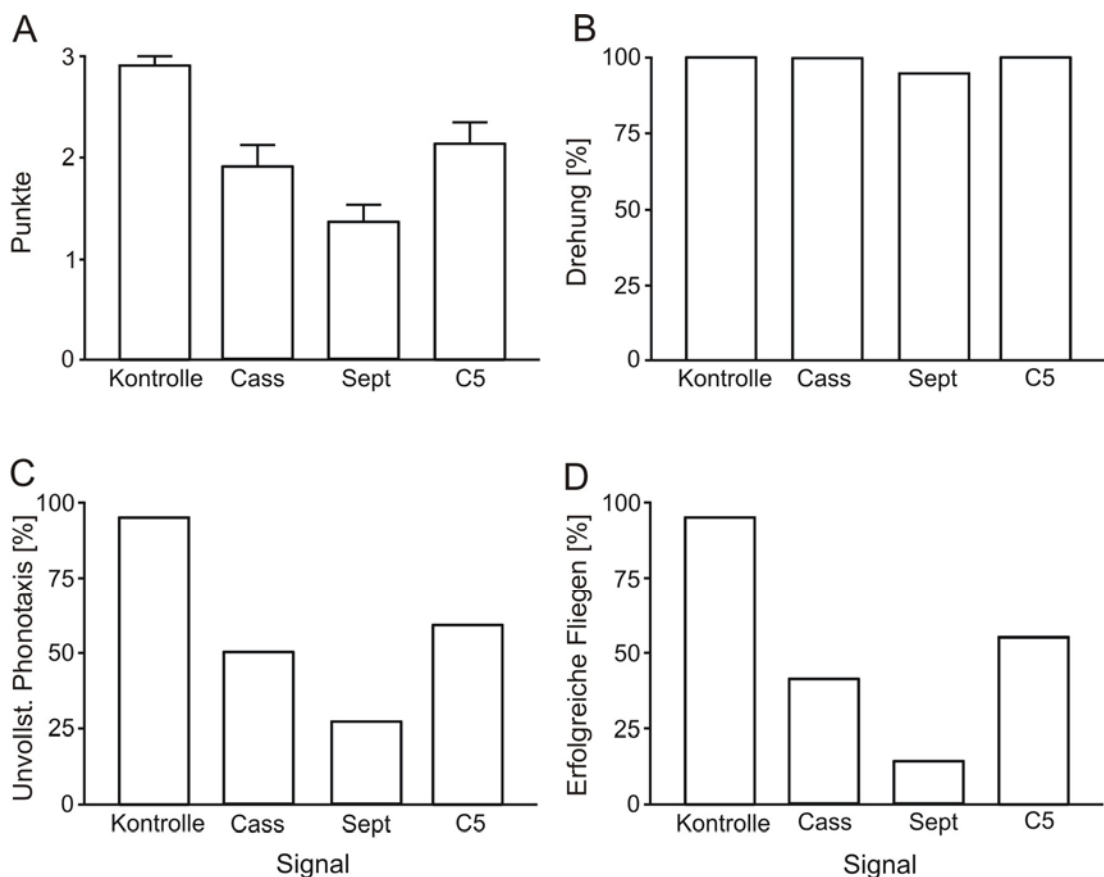


Abb. 40A-D: Laborversuche zur Phonotaxis von *E. auditrix* zu verschiedenen akustischen Signalen. Kontrolle = "Anlock"; Cass = "Cassini Calling"; Sept: "Septemdecim Calling"; C5: "Cassini Buzz, 5kHz"; A: Punktebewertung der Phonotaxis. Das Verhalten der Fliegen wurde in drei Klassen eingeteilt (siehe 2.5.3.). B: Anteil sich drehender Fliegen in Prozent. C: Anteil von Fliegen, die unvollständige Phonotaxis zeigten. D: Relativer Anteil erfolgreicher Fliegen in Prozent. Es wurden 22 Fliegen pro Signal getestet.

3.3.3. Infektion von *Magicicada cassini*

Für diese Versuchsreihe wurde *Emblemasoma auditrix* mit dem Lockgesang des natürlichen Wirtes *Okanagana rimosa* angelockt. Den angelockten Fliegen wurde dann ein Männchen von *Magicicada cassini* präsentiert, worauf hin die Fliegen das typische Infektionsverhalten zeigten. Die Fliegen akzeptierten also den fremden Wirt und waren auch in der Lage erfolgreich Larven abzulegen. Wie zuvor für *Okanagana rimosa* (siehe 3.2.3.), sollen im Folgenden die Tymbalverletzungen und der Parasitierungsverlauf dargestellt werden.

Das Tymbalorgan von *Magicicada cassini* hat 12 Kutikularrippen, also vier mehr als *O. rimosa* (Abb. 41A). *Emblemasoma auditrix* zerbrach durchschnittlich 2,6 Rippen pro Tymbal

(Abb. 41B). Nur in 15% aller untersuchten Tymbale war lediglich eine Rippe gebrochen. Dieser Wert ist niedriger als bei *O. rimosa* (siehe 3.2.3.).

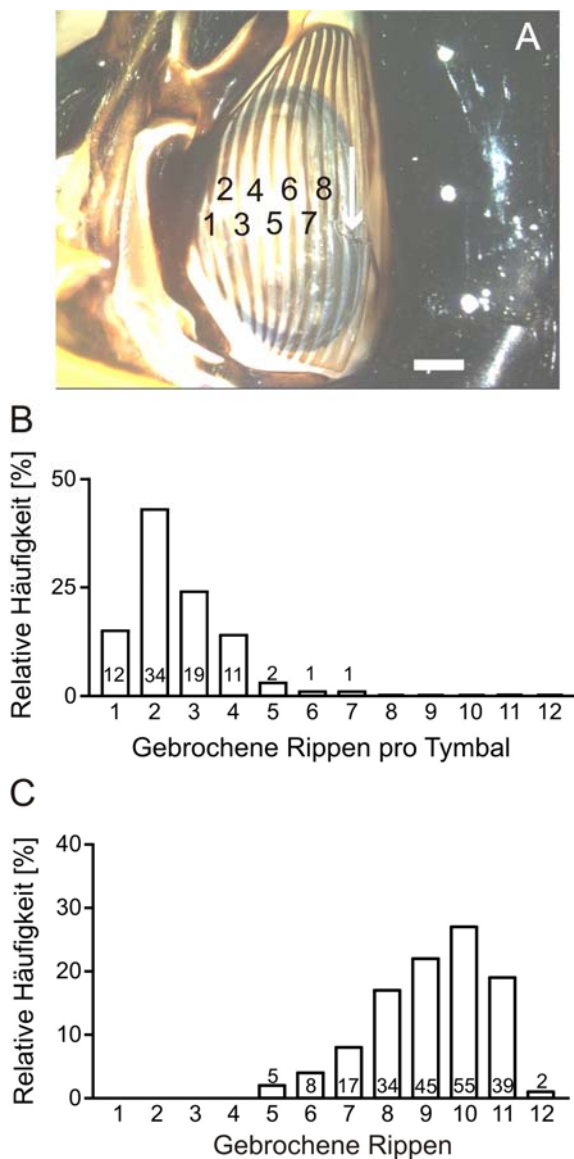


Abb. 41A-C: Tymbalverletzungen bei *Magicicada cassini*. A: Aufnahme eines verletzten Tymbals, bei dem die Rippen 9-11 zerbrochen wurden (Pfeil). Die Rippen wurden von cranial nach caudal durchnummeriert. Maßstab 0,5mm. B: Relative Häufigkeit gebrochener Kutikularrippen pro Tymbal. C: Relative Häufigkeit, mit der bestimmte Kutikularrippen zerstört wurden. Die Rippen wurden ihrer Lage nach von cranial nach caudal durchnummeriert.

Am häufigsten wurden zwei zerbrochenen Rippen gefunden (43%), gefolgt von Tymbalen mit drei zerstörten Rippen (24%). Genau wie bei *O. rimosa*, waren auch bei *M. cassini* die hinteren Rippen (8-11) häufiger zerstört als die vorderen. Die vorderen vier Rippen wurden nie verletzt (Abb. 41C). Auffällig ist, dass bei *M. cassini* selten (1%) Verletzungen zwischen zwei Rippen gefunden wurden. Bei *O. rimosa* ist dieser Wert mit 20% höher.

Es wurden 75 Zikaden erfolgreich mit einer Larve infiziert. Abb. 42A zeigt eine Lateralansicht eines Männchens von *Magicicada cassini*. Die Larven konnten sich zumindest bis zum L2-Stadium entwickeln (Abb. 42D). Alle Larven wurden im Abdomen der Zikaden gefunden (Abb. 42B-C).

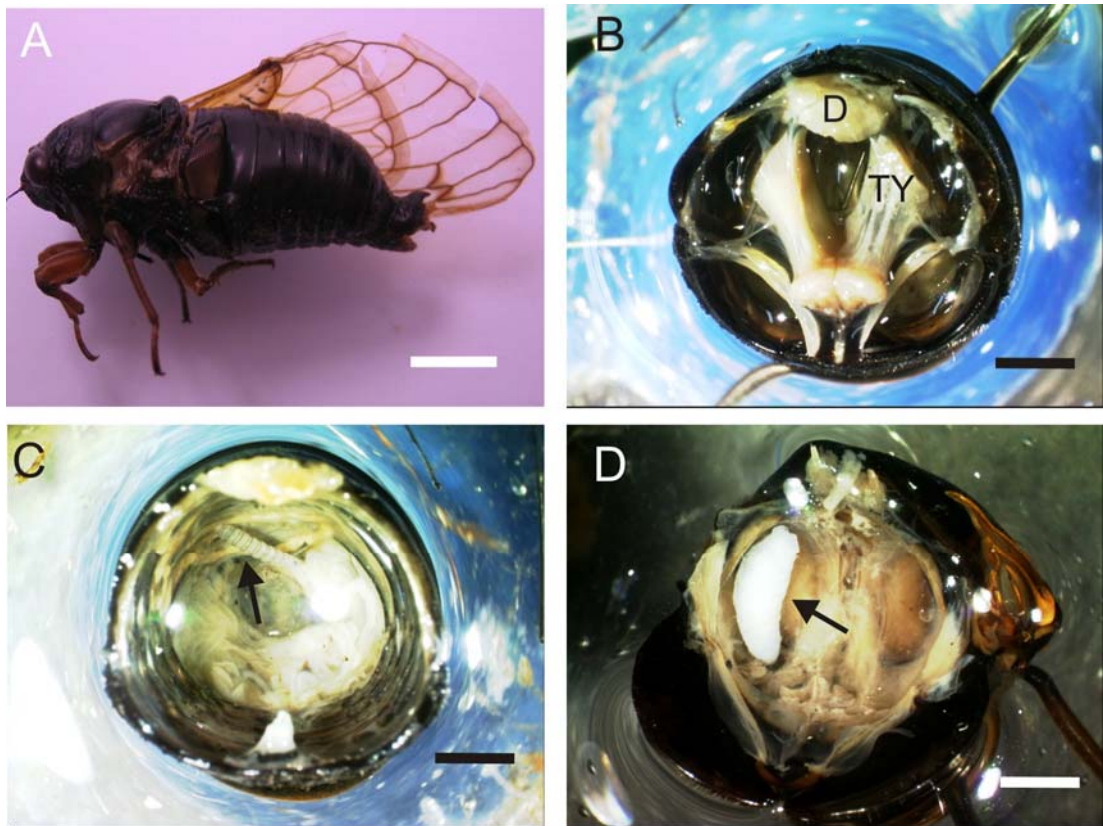


Abb. 42A-D: Bilder von *Magicicada cassini*. A: Laterale Ansicht eines Männchens (Maßstab 5mm). B: Ansicht eines männlichen Zikadenabdomens. Vorwiegend sind die Tymbalmuskeln (TY), der Darm (D) und der Resonanzkörper (Hohlraum) zu erkennen (Maßstab 2mm). C: L1-Larve (Pfeil) von *E. auditrix* im Abdomen von *Magicicada cassini* (Maßstab 2mm). D: L2-Larve (Pfeil) von *E. auditrix* im 1. Abdominalsegment von *M. cassini* (Maßstab 2mm).

An den ersten zwei Tagen der Infektion waren nur L1-Larven vorhanden. Ab dem 3. Tag traten zum ersten Mal L2-Larven auf. An den folgenden beiden Tagen stieg der Anteil von L2-Larven auf 50%, danach auf 100% (Abb. 43). Keine der Fliegenlarven häutete sich zum letzten Larvenstadium.

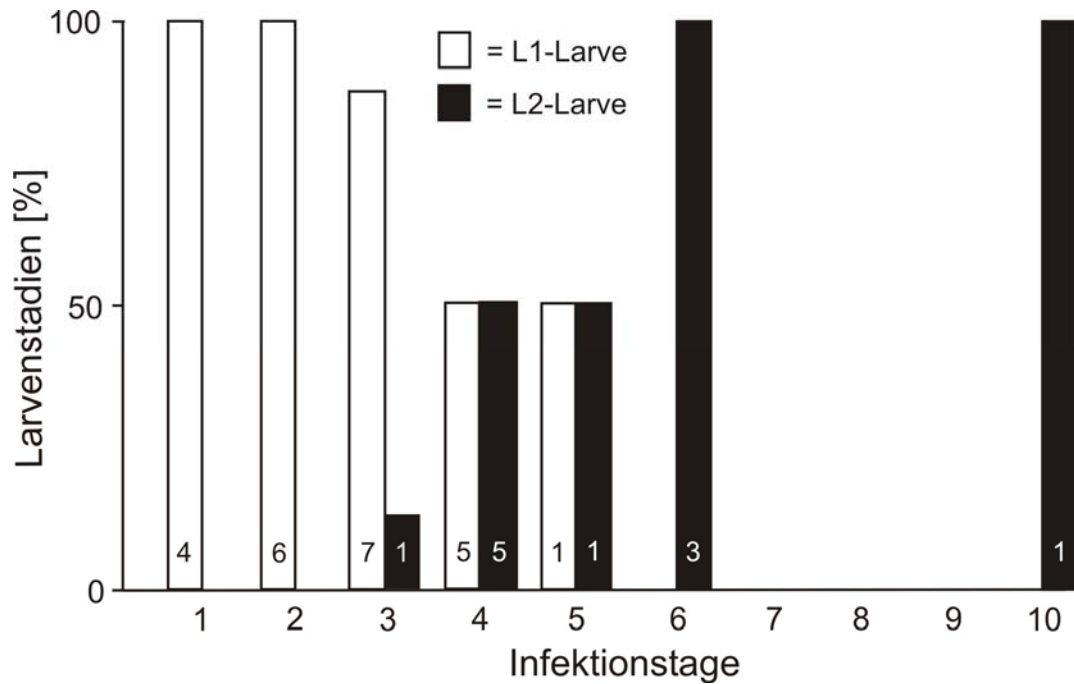


Abb. 43: Relative Häufigkeit, mit der L1-Larven und L2-Larven von *E. auditrix*, im Parasitierungsverlauf in *Magicicada cassini* gefunden wurden. Die Zahlen in den Balken geben die Anzahl der Larven an.

3.4. Parasitierungsraten von *Okanagana rimosa*

Der folgende Abschnitt beschäftigt sich mit den Parasitierungsraten natürlicher Populationen von *Okanagana rimosa* durch *Emblemasoma auditrix*.

Um den Grad der Parasitierung durch *Emblemasoma auditrix* zu untersuchen, wurden Stichproben aus drei verschiedenen Untersuchungsgebieten entnommen. Die Untersuchungsdauer war zwischen 2000 und 2005. Insgesamt wurden im Laufe der Untersuchung 389 männliche *Okanagana rimosa* gesammelt und seziiert. Von den gesammelten Tieren waren 136 parasitiert, was einer Gesamtparasitierungsrate von 35% entsprach.

Wie Abb. 44 zeigt, war dieser Wert keineswegs konstant. Die durchschnittlichen Parasitierungsraten schwankten je nach Untersuchungsjahr und Gebiet zwischen 9% (Grayling1 2000) und 57% (Grayling2 2002). Im Untersuchungsgebiet Grayling1 waren die Werte mit 9-37% am niedrigsten, gefolgt von Luzerne mit 40-44%. Die höchsten Parasitierungsraten wurden im Gebiet Grayling2 bestimmt (49-57%).

Die durchschnittlichen Werte verändern sich mit dem Saisonverlauf. Saison ist als der Zeitraum zu verstehen in dem Fliegen und Zikaden, innerhalb des Jahresverlaufs, in den natürlichen Habitaten anzutreffen sind. Dabei kommen die Zikaden stets länger vor als die Fliegen. Am Ende der Fliegensaison waren die Parasitierungsraten in fast allen Jahren und Gebieten niedriger als zu Beginn (Abb. 45A-D). Einzige Ausnahme war das Gebiet Grayling1 im Jahr 2002, ansonsten fanden sich die niedrigsten Parasitierungsraten immer am letzten Untersuchungstermin. Deutliche Abfälle zum letzten Sammeltermin hin kamen z.B. vom 28.06.2002 zum 05.07.2002 in den Gebieten Grayling2 und Luzerne vor (Abb. 45B). An einzelnen Sammelterminen konnten die Werte sehr hoch sein. So waren zum Beispiel am 21.06.2002 im Untersuchungsgebiet Grayling2 80% aller gefangenen Zikadenmännchen (n=10) mit einer Fliegenlarve infiziert. Auch im Gebiet Luzerne wurden hohe Werte von 70% (n=10, 25.06.2002), 71% (n=7, 28.06.2002) und 77% (n=9, 01.07.2003) gefunden.

In einem Zikadenmännchen kann sich wahrscheinlich nur eine Fliegenlarve erfolgreich entwickeln (siehe 3.2.5.). Es wäre also von Vorteil, wenn Superparasitismus vermieden würde. Tatsächlich fanden sich unter den 136 infizierten Zikadenmännchen lediglich 7, die eine zweite Fliegenlarve trugen (5%). Auch an den Terminen, an denen hohe Parasitierungsraten gefunden wurden, war Superparasitismus selten. Es kam maximal eine Doppelinfektion pro Sammeltermin und Gebiet vor.

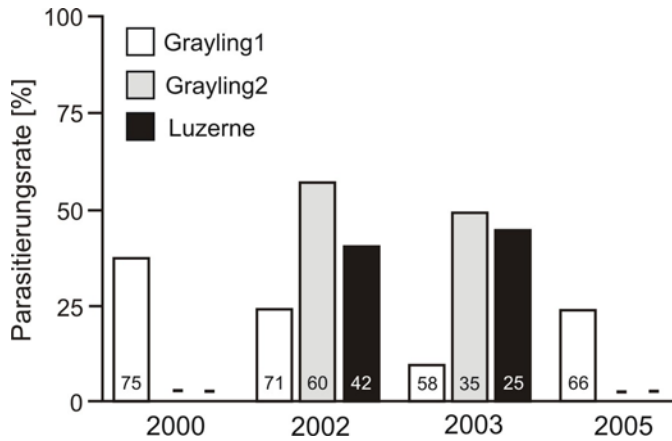


Abb. 44: Durchschnittliche Parasitierungsrate von Zikadenpopulationen (*Okanagana rimosa*) in verschiedenen Jahren und in drei verschiedenen Untersuchungsgebieten. Es wurden in den Jahren 2000, 2002, 2003 und 2005 Stichproben an unterschiedlichen Terminen genommen. Die Stichprobengröße an den jeweiligen Terminen ist in den Balken angegeben.

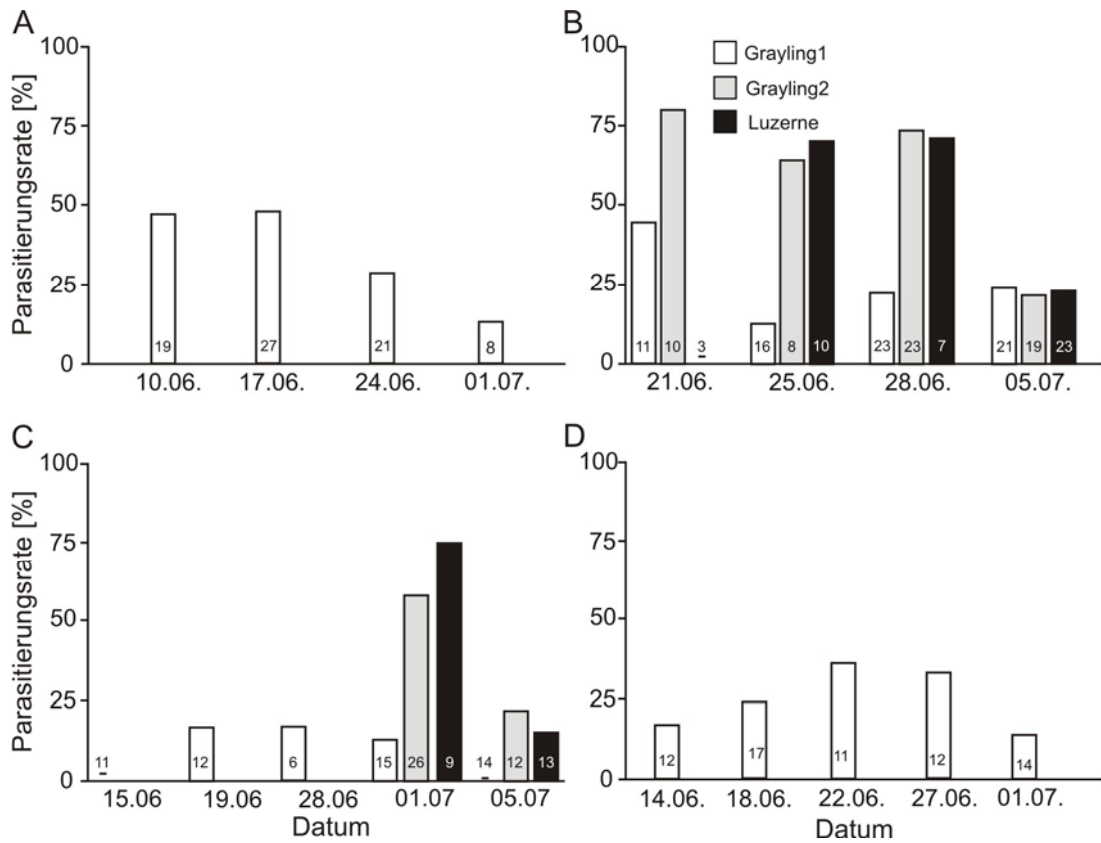


Abb. 45A-D: Durchschnittliche Parasitierungsrate von Zikadenpopulationen (*Okanagana rimosa*) an verschiedenen Sammelterminen, in verschiedenen Jahren und drei verschiedenen Untersuchungsgebieten. Es wurden in den Jahren 2000 (A), 2002 (B), 2003 (C) und 2005 (D) Stichproben genommen, deren Größe in den Balken angegeben ist.

3.5. Reduktion von Larvenzahlen bei *E. auditrix*

Im folgenden Abschnitt werden die Ergebnisse verschiedener Versuchsserien vorgestellt, die sich mit dem Phänomen sich reduzierender Larvenzahlen bei *Emblemasoma auditrix* beschäftigen. Bei im Labor gehaltenen Fliegen gab es Anzeichen, dass sich die Larvenzahlen pro Fliege im Laufe der Zeit verringerten, obwohl keine geeigneten Wirte als Ablagemöglichkeiten vorhanden waren (de Vries 2003). Es wurden zwei Hypothesen getestet, die diese Verringerung der Larvenzahlen erklären könnten:

1. Die Perzeption des Lockgesanges kann bei *E. auditrix* die Larvenablage auslösen.
2. Die Larven fressen sich im Uterus der Mutter gegenseitig auf.

3.5.1. Einfluss akustischer Reize auf die Larvenablage bei *E. auditrix*

Bei im Labor gehaltenen *E. auditrix* wurde beobachtet, dass sich die Anzahl der Larven im Uterus verringerte (de Vries 2003). Diese Tiere wurden zuvor bei Phonotaxisversuchen häufig mit dem Lockgesang des Wirtes beschallt. Hatte die Perzeption des Signals zur Folge, dass die Fliegen Larven abgelegt haben, obwohl keine Wirte zur Verfügung standen? Um diese Frage zu klären wurden vier Gruppen (je 9-10 Tiere) von Fliegen über einen Versuchszeitraum von 11 Tagen unterschiedlich häufig und unterschiedlich lang akustischen Reizen ausgesetzt (siehe 2.9.1.). Nach 11 Tagen wurden die Versuchstiere fixiert und sezirt, um die Larvenzahlen pro Fliege und deren Gewicht zu bestimmen. Als Kontrolle wurden sechs Fliegen bereits am Labortag0 in Ethanol fixiert.

Bei Fliegen, die nie akustischen Reizen ausgesetzt waren (Gruppe1), waren im Vergleich zur Kontrollgruppe, nach 11 Tagen signifikant weniger Larven zu finden. In der Kontrollgruppe fanden sich pro Fliege durchschnittlich 38 ± 1 (Standardfehler), während es in Gruppe1 30 ± 2 (Standardfehler) waren (Abb. 46A). Auch in den Versuchsgruppen, die 1-mal täglich (Gruppe2) oder 3-mal täglich (Gruppe3) mit dem Signal „Anlock“, bzw. 3-mal täglich mit dem Signal „5/40“ (Gruppe4) beschallt wurden, waren die Larvenzahlen im Vergleich zur Kontrolle signifikant kleiner (Abb. 46A). Die Unterschiede zwischen den Gruppen 1-4 waren nicht signifikant (t-Test). Die Käfige der Fliegen wurden 2-mal am Tag nach Larven durchsucht, aber es wurde während der gesamten Versuchszeit keine einzige freie Larve gefunden. Die Ergebnisse bestätigen die Annahme, dass die Larvenzahlen im Labor gehaltener Fliegen abnehmen. Die reduzierten Larvenzahlen waren aber nicht durch Ablage zu erklären.

Alle Larven aus einer Fliege wurden getrocknet und zusammen gewogen, um das durchschnittliche Larvengewicht pro Fliege zu bestimmen. Dabei stellte sich heraus, dass die Larven aus der Kontrollgruppe mit durchschnittlich 0.021mg signifikant leichter waren, als die

Larven aus den Versuchsgruppen mit 0,027-0,028mg. (Abb. 46B). Innerhalb der Versuchsgruppen 1-4 gab es keine Unterschiede im Gewicht der Larven (t-Test).

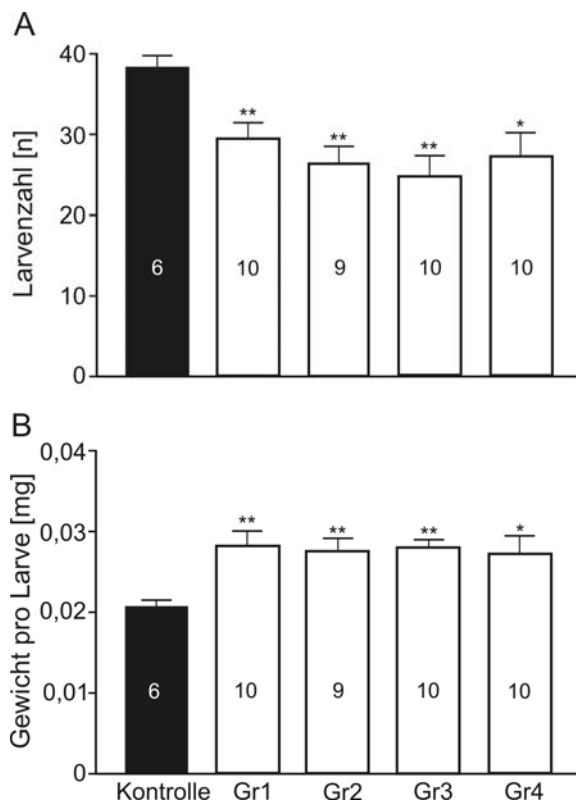


Fig.46A-B: Durchschnittliche Larvenzahlen (A) und Larvengewichte (B) bei im Labor gehaltenen *E. auditrix*. Die Tiere wurden während der Versuchszeit unterschiedlich behandelt: Kontrolle: die Fliegen wurden am Fangtag (Labor-tag0) sofort in Ethanol fixiert; Gr1: die Fliegen wurden keiner Beschallung ausgesetzt; Gr2: die Fliegen wurden 1x täglich 3min lang mit dem Modell „Anlock“ beschallt; Gr3: die Fliegen wurden 3x täglich, 3min lang mit dem Modell „Anlock“ beschallt; Gr4: die Fliegen wurden 3x täglich, 3min lang mit dem Modell „5/40“ beschallt. Nach 11 Tagen wurden die Versuchstiere in Ethanol fixiert. (* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; t-Test).

3.5.2. Verringerung der Larvenzahlen durch pränatalen Kannibalismus

Der zweiten aufgestellten Hypothese zur Folge, verringern sich die Larvenzahlen durch pränatalen Kannibalismus. Das bedeutet, dass die Fliegenlarven einige ihrer Geschwister im Mutterleib fressen. Um diese Hypothese zu überprüfen, wurden 49 Fliegen gefangen und nach unterschiedlich langer Zeit frisch seziiert, um die Anzahl und den Zustand der Larven zu dokumentieren. Vom Fangtag an wurden alle vier Tage 9-10 Fliegen untersucht, wobei nach Anzeichen gesucht wurde, die auf Kannibalismus hindeuten könnten. Solche Anzeichen waren z.B. tote Larven oder aber Reste von Larven. Es stellte sich heraus, dass nicht alle Larven im Uterus am Leben waren. Der Anteil lebender und toter Larven wurde bei einer anderen Versuchsreihe systematisch ausgewertet (siehe 3.5.3.). Genau wie bei den Versuchen, die in Abschnitt 3.5.1. beschrieben wurden, nahmen die Larvenzahlen (lebende und tote Larven) mit der Zeit ab. Der Wert pro Fliege lag anfangs (Labortag0) bei durchschnittlich 33 ± 2 (Standardfehler) Larven, also ein etwas niedrigerer Startwert als bei den Versuchen, die zur 1. Hypothese vorgestellt wurden (siehe 3.5.1.). An den folgenden beiden Untersuchungstagen nahmen die Larvenzahlen durchschnittlich um 5-6 Larven ab und erreichten Werte von $28 \pm$

3 (Standardfehler, Labortag4) bzw. 27 ± 2 (Standardfehler, Labortag8) Larven pro Fliege. An Labortag12 waren noch durchschnittlich 19 ± 1 (Standardfehler) Larven zu finden. Dieser Wert ist signifikant niedriger als an Labortag0 (***) = $p < 0,0001$; t-Test) (Abb. 47A). Außer vollständigen Larven, wurden auch Überreste in Form von Mundhaken und Kutikularesten gefunden. Am ersten Untersuchungstermin wurden in 22% aller seziierten Fliegen Larvenreste gefunden. Die Zahlen steigen an, bis am 12. Tag ein maximaler Wert von 80% erreicht wird, der gegenüber dem ersten Tag unterschiedlich ist (* = $p = 0,01$; Chi-Quadrat-Test) (Abb. 47B).

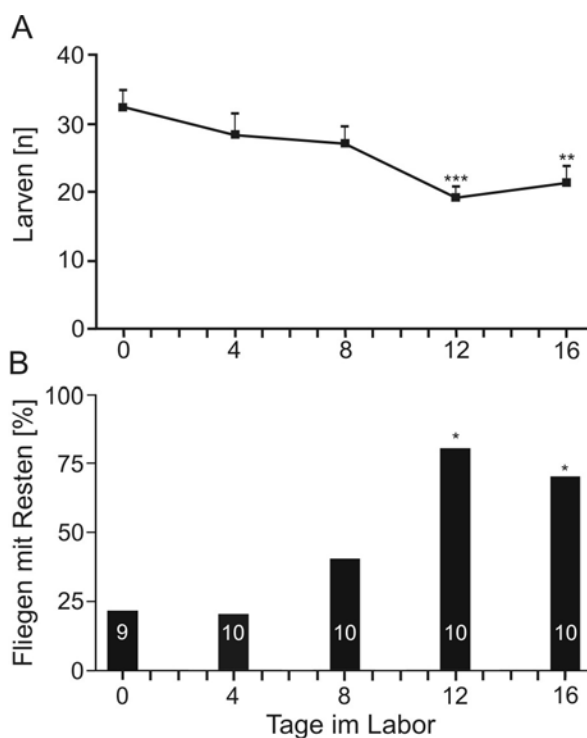


Fig.47A-B: Durchschnittliche Larvenzahlen und Anteil von Fliegen mit Überresten toter Larven in Prozent. A: die Kurve zeigt den Verlauf der durchschnittlichen Larvenzahlen (Lebende und Tote zusammen) pro Fliege an den verschiedenen Sezierungsterminen. Die Werte der Tage 4, 8, 12 und 16 wurden gegen Tag0 getestet (** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$, t-Test). B: Anteil der Fliegen, in denen Überreste toter Larven gefunden wurden. (* = $p < 0,05$, Chi-Quadrat-Test).

Im Folgenden werden Bilder vorgestellt, welche die verschiedenen beschriebenen Phänomene (tote Larven, Larvenreste) erläutern und dokumentieren. Abb. 48A zeigt eine lebende Larve neben mehreren toten Larven. Die toten Larven sind teilweise eingefallen und gelblich verfärbt, während die lebende Larve prall und weiß aussieht. Neben mehr oder weniger unversehrt aussehenden Larven wurden auch Reste von Larven gefunden, denen große Teile ihres Gewebes fehlten. Von diesen Larven waren manchmal nur noch die Exoskelette mit Resten von Gewebe übrig (Abb. 48B). In 10 Fliegen wurden ganze Ansammlungen von Überresten gefunden, die sich zusammengelagert im Uterus befanden (Tag8: in 3 Fliegen, Tag12: in 4 Fliegen, Tag16: in 4 Fliegen).

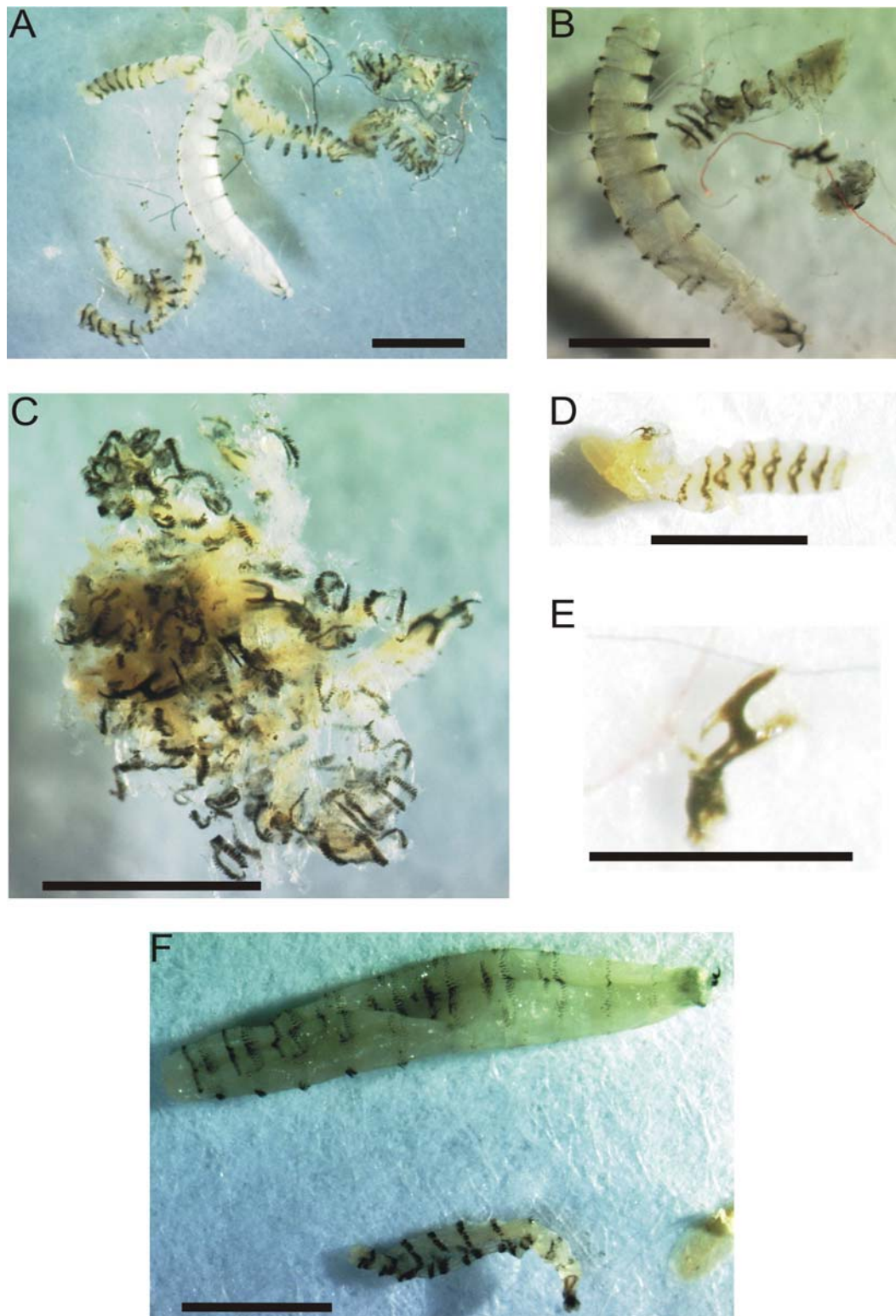


Fig. 48A-F: Details aus dem Uterus sezierter *Emblemasoma auditrix*. A: Vergleich von lebenden mit toten Larven (Maßstab 1mm); B: eine lebende und eine fast leer gefressene Larve (Maßstab 1mm); C: zusammengeballte Larvenüberreste, die mindestens 5 Mundhaken enthalten (Maßstab 0,5mm); D: angefressene Larve (Maßstab 1mm); E: Mundhaken (Maßstab 0,2mm); F: große Larve von Tag12 im Vergleich mit einer Larve von Tag0 (Maßstab 1mm).

Die in Abb. 48C gezeigte Ansammlung enthält die Überreste von mindestens fünf Larven, da auf dem Bild fünf Mundhaken zu erkennen sind. Des Weiteren wurden Larven gefunden, die Wunden aufwiesen, aus denen Gewebe austrat (Abb. 48D). Ob diese Verletzungen vom Fraß ihrer Geschwister herrührten oder nicht, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Dieser Frage wird aber später noch einmal genauer nachgegangen. Ein häufig auftretendes Phänomen waren einzelne Mundhaken, die im Uterus gefunden werden konnten (Abb. 48E). Einige Larven waren auffällig groß (Abb. 48F), aber immer noch im ersten Larvenstadium. Wie schwer solche Larven im Vergleich zu ihren kleineren Geschwistern waren, konnte nicht bestimmt werden, da die zur Verfügung stehende Waage nicht fein genug war, um die Gewichte einzelner Larven zu ermitteln.

Die oben schon erwähnten Verletzungen ansonsten gesund aussehender Larven (Abb. 48D) wurden im Detail ausgewertet. Wenn die Larven sich im Uterus gegenseitig anfressen, müssten solche Verletzungen nicht nur zu sehen sein, sondern sie müssten nach einigen Tagen im Labor auch häufiger vorkommen als bei den frisch gefangenen Fliegen. Verletzungen konnten unter dem Binocular nur schlecht erkannt werden. Deswegen wurden 95 Larven von zwei unterschiedlichen Tagen (Tag0 und 8) mit einem Rasterelektronenmikroskop untersucht. Im Uterus der Fliegen wurden tatsächlich sowohl unbeschädigte (Abb. 49A-B) als auch verletzte Tiere gefunden (Abb. 49F-K). Die Larven von Tag0 wiesen mit 10% signifikant seltener Verletzungen auf, als die Larven von Tag8 mit 30% ($p = 0,02$, Chi-Quadrat-Test). Es ist gut vorstellbar, dass die gefundenen Verletzungen an den Larven von den Mundhaken (Abb. 49C-D) ihrer Geschwister herrühren könnten.

Um auszuschließen, dass die beschriebenen Phänomene reine Artefakte sind, die durch die Haltung im Labor ausgelöst werden, wurden an Tag12 im Freiland nochmals zehn Fliegen entnommen und untersucht. Auf eine systematische Untersuchung im Freiland über einen längeren Zeitraum wurde verzichtet, da nie bekannt gewesen wäre, ob eine Reduktion der Larvenzahlen auf Ablage in Wirte oder auf Kannibalismus zurückzuführen wäre. Generell wurden alle im Labor gefundenen Phänomene auch bei den Freilandtieren beobachtet. Bei 60% der Fliegen waren Überreste von Fliegenlarven in Form von Mundhaken, Kutikularesten und den oben beschriebenen Larvenklumpen zu finden. Bei den Labortieren waren es an Tag12 80% (Abb. 47B).

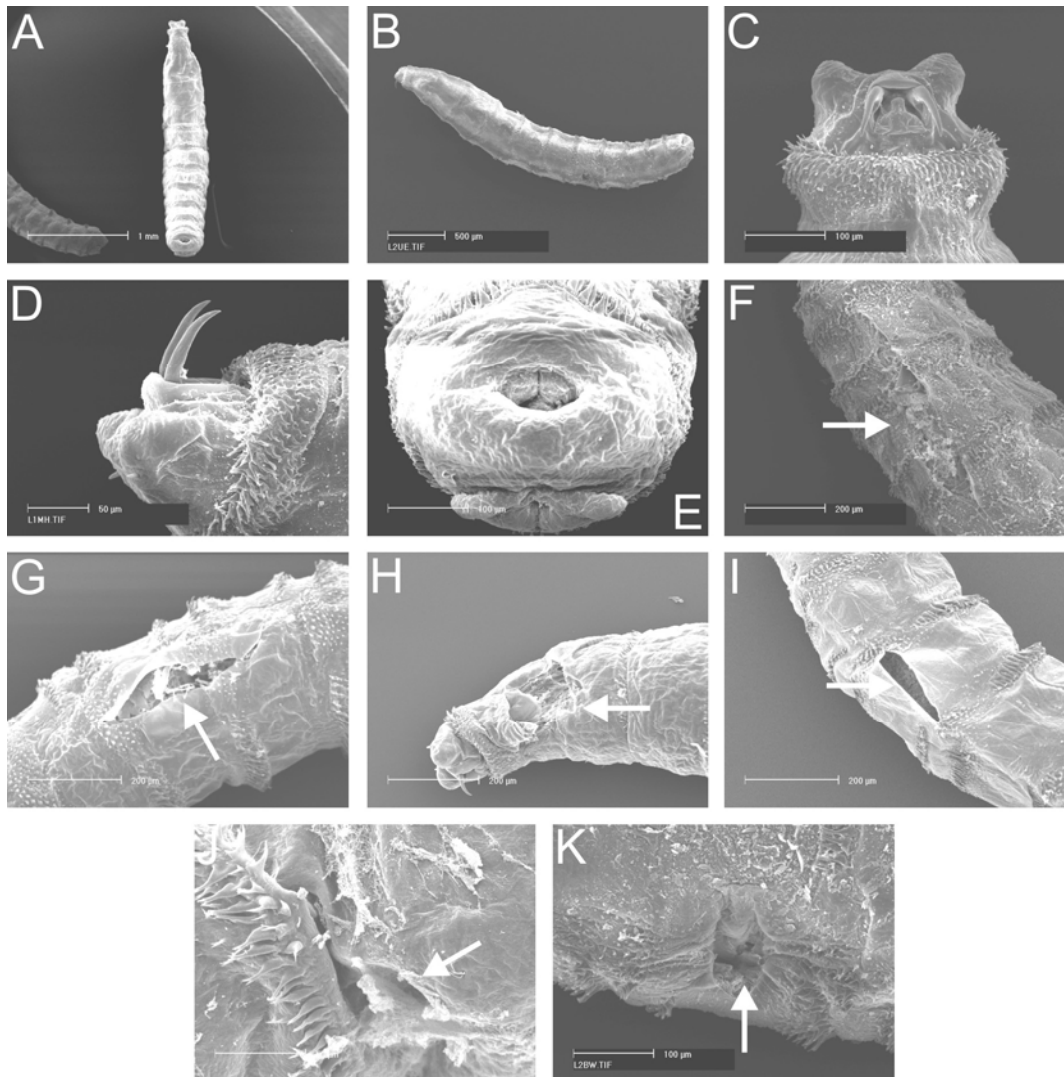


Fig.49A-K: Elektronenmikroskopische Aufnahmen von Fliegenlarven. A: dorsale Totalansicht eines unbeschädigten Tieres; B: laterale Totalansicht eines unbeschädigten Tieres; C: Mundhaken von dorsal; D: Mundhaken von lateral; E: Abdomenspitze mit Stigmata; F-I: Ausschnitte verschiedener, verwundeter Larven. Die Larven wurden direkt aus dem Uterus eines frisch dekapitierten Weibchens herauspräpariert.

3.5.3. Einfluss der Verfügbarkeit von Wirten auf pränatalen Kannibalismus

Nachdem die vorigen Versuche mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine Reduktion der Larvenzahlen durch Kannibalismus hinweisen, sollte der Frage nachgegangen werden, was die Gründe für dieses Phänomen sein könnten. Alle Fliegen der bislang beschriebenen Versuche, (siehe 3.5.1. und 3.5.2.) hatten während der gesamten Zeit im Labor keine Ablagemöglichkeit in Form von Wirtsorganismen zur Verfügung. Tritt Kannibalismus im Mutterleib auch auf, wenn die Fliegen Zugang zu Wirten bekommen und eine gewisse Anzahl an Larven ablegen dürfen? Um diese Frage zu untersuchen, wurde einer Gruppe von Fliegen (49 Tiere) erlaubt Larven abzulegen. Diese Gruppe wird deshalb in der Folge immer mit dem Begriff „Ableger“ bezeichnet. Eine zweite Gruppe von Fliegen („Nicht-Ableger“, 50 Tiere) hatte

während des gesamten Zeitraums im Labor keinen Zugang zu Wirten. Für jeden Untersuchungstag wurden pro Gruppe jeweils 10 Fliegen seziiert.

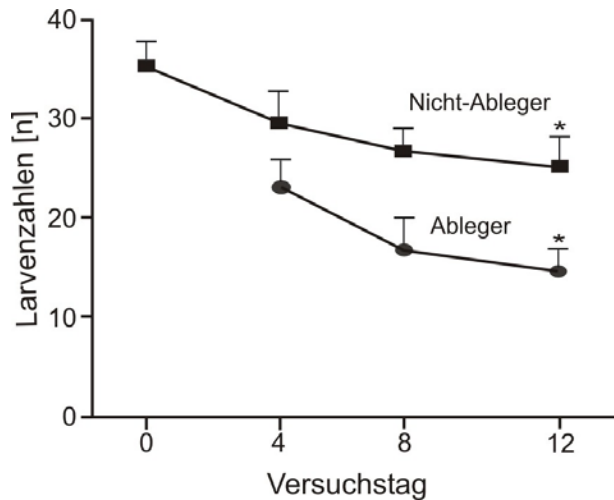


Fig.50: Durchschnittliche Larvenzahlen (Lebende plus Tote) bei *Emblemasoma auditrix*. „Nicht-Ableger“: Fliegen wurden ohne weitere Behandlung im Labor gehalten. „Ableger“: Fliegen legten in den ersten 2 Tagen im Labor durchschnittlich 10 Larven ab. Pro Termin und Gruppe wurden 10 Fliegen seziiert. Bei den Nicht-Ablegern wurden die Larvenzahlen von Tag4, 8 und 12 immer gegen Tag0 getestet. Die Tage8 und 12 Ableger wurden gegen Tag4 Ableger getestet (* = $p < 0,05$; t-Test).

Während der Versuche haben die 49 „Ableger“ jeweils 12 Infektionsversuche unternommen, die alle an den Labortagen 1 und 2 durchgeführt wurden. Es wurden also 588 Infektionsversuche durchgeführt. Insgesamt haben die Fliegen 495 Larven abgelegt. *E. auditrix* legt pro Infektionsversuch nur eine Larve ab (siehe 3.2.2.). Der Infektionserfolg lag also bei 84%. Es kann keine Aussage darüber getroffen werden, welche der Fliegen tatsächlich wie viele Larven abgelegt haben. Rechnet man die 495 abgelegten Larven auf die 49 Versuchstiere um, dann ergibt sich ein Wert von durchschnittlich 10 abgelegten Larven pro Fliege. Im Folgenden wird also davon ausgegangen, dass die „Ableger“ im Schnitt mit 10 Larven weniger als die „Nicht-Ableger“ gestartet sind.

Am Fangtag (Labortag0) hatten die Fliegen im Schnitt 35 ± 2 (Standardfehler) Larven (lebende plus tote Larven) in ihrem Uterus (Abb. 50). In den folgenden 12 Tagen sinken die Larvenzahlen der Nicht-Ableger auf 25 ± 2 (Standardfehler) Larven ab, was einen signifikanten Unterschied zu Tag0 darstellt (* = $p < 0,05$, t-Test) (Abb. 50). Auch die durchschnittlichen Larvenzahlen bei den Ablegern sinken signifikant von 29 ± 3 (Standardfehler) an Tag4 auf 15 ± 2 (Standardfehler) an Tag12 (* = $p < 0,05$, t-Test). Am 4., 8. und 12. Untersuchungstag betrug die Differenz zwischen Nicht-Ablegern und Ablegern 6, 10 und 10 Larven. (Abb. 50).

Die Anzahl der lebenden Larven wurde mit der Anzahl der toten (aber noch vollständigen) Larven verglichen. An Tag0 waren 98% aller Larven am Leben. In der Gruppe „Nicht-Ableger“ sinkt der Anteil der lebenden Larven zum 4. Versuchstag hin hochsignifikant auf

76% Prozent ab (***) = $p < 0,0001$; Chi-Quadrat-Test) (Abb. 51A). An Tag8 und 12 Tag bleibt der Anteil lebender Larven geringer als am Fangtag (Tag8 ** = $p = 0,006$; Tag12 *** = $p < 0,0001$; Chi-Quadrat-Test). In der Gruppe „Ableger“ sinkt der Anteil lebender Larven zum 4. Tag hin signifikant auf 82% (***) = $p < 0,0001$; Chi-Quadrat-Test).

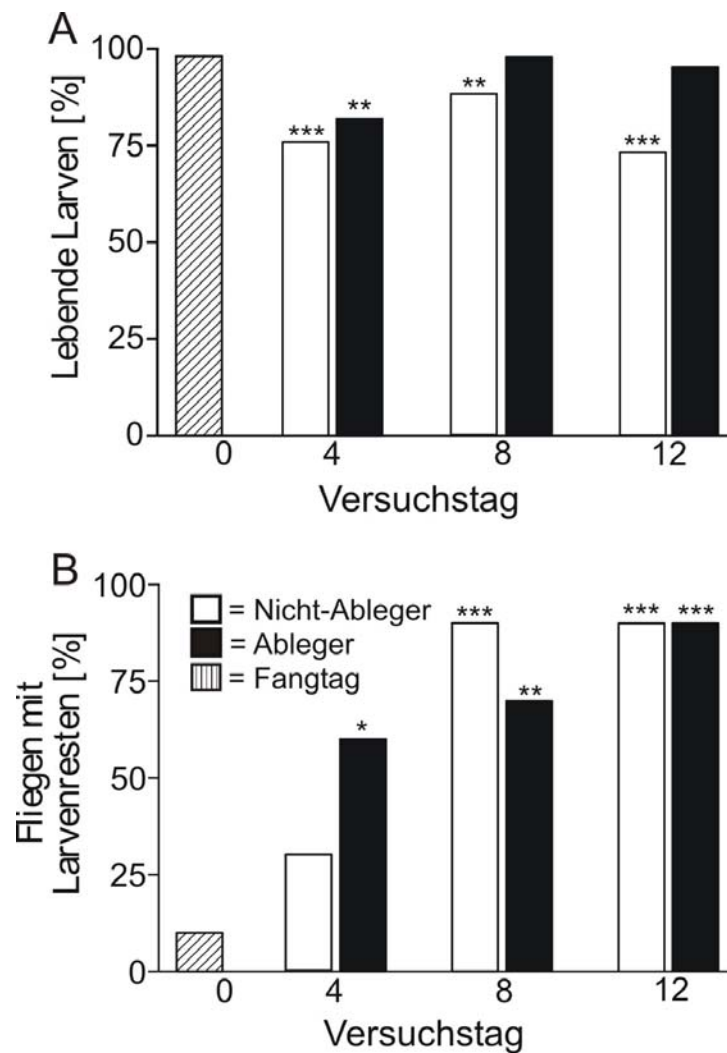


Abb. 51A-B: Vergleich der Uterusinhalt von „Nicht-Ablegern“ und „Ablegern“. A: durchschnittlicher Anteil lebender Larven pro Fliege an der Gesamtzahl der kompletten Larven in Prozent. Alle Versuchstage gegen Tag0 getestet (** = $p = 0,006$; *** = $p < 0,0001$; Chi-Quadrat-Test). B: Anteil der Fliegen in denen Überreste toter Larven gefunden wurden (* = $p = 0,019$; ** = $p = 0,006$; *** = $p < 0,0001$; Chi-Quadrat-Test).

Im Gegensatz zur Gruppe der „Nicht-Ableger“ steigen die Werte bei den „Ablegern“ zum 8. und 12. Versuchstag wieder an. Am 8. Tag sind 98% am 12. Tag 95% der Larven am Leben. Diese Werte sind nicht signifikant unterschiedlich zu dem Wert an Tag0 (Abb. 51A). Der Anteil der Fliegen, in denen Überreste von gefressenen Larven zu finden waren, steigt mit der Zeit in beiden Gruppen an (Abb. 51B). Während an Tag0 nur bei 10% der Tiere Überres-

te gefunden wurden, waren es an Tag12 in beiden Gruppen 90% aller seziierten Fliegen. Der Unterschied ist hochsignifikant (*** = $p < 0,0001$; Chi-Quadrat-Test).

Für Tag12 wurden die intakten Larven und die Anzahl der einzelnen Mundhaken, die pro Fliege gefunden wurden, zusammengezählt (Gruppe „Nicht-Ableger“). Es ergibt sich ein Durchschnittswert von 34 ± 2 (Standardfehler). Die Abweichung vom Wert an Tag0 (durchschnittlich 35 ± 2 Larven pro Fliege) betrug also nur eine Larve.

4. Diskussion

4.1. Phonotaxis

4.1.1. *Phonotaxis1 (Drehreaktionen)*

Bei Beschallung mit einem adäquaten Reiz zeigt *Emblemasoma auditrix* als ersten Schritt der Phonotaxis typische Drehbewegungen. Diese Drehbewegungen wurden in Abhängigkeit verschiedener Testwinkel und Signaldauern gemessen.

Es zeigte sich, dass sich die Gesamtdrehbewegungen (Drehwinkel von Beginn der Bewegungen bis zum Start Richtung Schallquelle) aus mehreren kleineren Einzeldrehungen zusammensetzen. Dabei drehen unterschiedliche Fliegen bei einem Testwinkel von 100° unterschiedlich oft (2-4-mal), bis der Gesamtdrehwinkel erreicht ist. Die Drehungen dieser 2-fach, 3-fach und 4-fach Dreher wurden gesondert betrachtet. Es zeigte sich, dass die beiden Drehungen der 2-fach Dreher jeweils größer waren als die der 3-fach und 4-fach Dreher. Je mehr Drehungen die Tiere also zeigten, desto kleiner waren die Einzeldrehungen. Letztlich kamen aber 2-fach, 3-fach und 4-fach Dreher auf identische Gesamtdrehwinkel. Innerhalb der 2-fach Dreher sind die Drehungen 1 und 2 gleich groß (durchschnittlich ca. 50°). Auch die Drehungen der 3-fach Dreher sind gleich groß (ca. 35°). Auch wenn das Signal z.B. durch 500ms lange Pausen unterbrochen war, waren die Einzeldrehungen genau so groß wie bei einem kontinuierlichen Signal. Fliegen, die nur ein funktionsfähiges Ohr besaßen, zeigten genau so große Drehungen wie die intakten Tiere. Interessanterweise zeigt *Emblemasoma auditrix* bei allen Testwinkeln eine Mindestdrehung von durchschnittlich ca. 40° . Diese Drehungen kommen selbst dann vor, wenn die Fliegen bereits perfekt zur Schallquelle ausgerichtet sind. Ein ähnliches Verhalten ist bei Feldheuschrecken bekannt. Wenn diese Tiere simultan von links und rechts mit gleichem Lautstärkepegel beschallt werden, drehen sie sich gleich oft zu jeder Seite (von Helversen und Rheinländer 1988). Die Ergebnisse legen nahe, dass *E. auditrix* wiederholt die Richtung des Schalls lateralisiert und sich auf diese Weise in eine günstige Startposition zur Schallquelle bringt. Dieses Verhalten erklärt auch die Tatsache, dass bei fast allen Tieren nach Beendigung aller Drehbewegungen ein Fehlwinkel zu beobachten ist, d.h., dass die Fliegen nicht optimal zur Schallquelle hin ausgerichtet sind. Wenn z.B. eine Fliege bei einem Testwinkel von 100° Drehungen von je 40° zeigt, ist sie nach zwei Drehungen erst bei 80° . Das Tier würde dann noch eine Drehung um 40° machen und somit einen Fehlwinkel von 20° erzeugen, bevor es in Richtung Schallquelle losläuft. Im Gegensatz zu *Emblemasoma auditrix* kann die parasitoide Fliege

Ormia ochracea offensichtlich aus der ruhenden Lage heraus entscheiden, von wo eine Schallquelle kommt. Wenn diese Tiere bei einem Testwinkel von 0° mit einem attraktiven Signal beschallt werden, zeigen sie keine Drehung, sondern laufen direkt los (Mason et al. 2005).

Die durchschnittliche Reaktionszeit auf den akustischen Stimulus (Latenz) ist bei *Emblemasoma auditrix* höher (200ms) als bei *Ormia ochracea* (50ms) (Mason, Oshinsky et al. 2001). Die Latenz bei *E. auditrix* war unabhängig vom Testwinkel. Die Tiere zeigten manchmal eine verzögerte Reaktion auf das Signal und begannen erst sich zu drehen, wenn das Signal schon vorbei war. Zwischen zwei Drehungen ist immer eine Pause von durchschnittlich 80ms. Während dieser Pause ist keine Bewegung der Tiere zu beobachten. Auch diese Pausen sprechen dafür, dass die Fliegen in dem Moment neu lateralisieren.

Die Gesamtdrehwinkel bei *E. auditrix* hängen von Testwinkel und Signaldauer ab. Mit steigendem Testwinkel erhöhen sich auch die Gesamtdrehwinkel. Die Fliegen zeigen also ein von der Richtung des eintreffenden Schalls abhängiges Verhalten. Dies gilt nur, wenn das Signal ausreichend lang ist. Bei sehr niedrigen Signaldauern zeigen die Fliegen fast einheitlich große durchschnittliche Gesamtdrehwinkel. Wahrscheinlich haben die Tiere in diesen Fällen nicht genug Zeit, um alle Drehungen durchzuführen.

Unter natürlichen Verhältnissen haben die Fliegen aber ohnehin nur bei längeren Signaldauern Chancen einen Wirt zu lokalisieren. Bei Anlockversuchen erreichen die ersten Fliegen nach durchschnittlich 35 Sekunden die Schallquelle (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000). Im Zuge der Arbeit von Mason {Mason et al. 2001} wurde die Drehortung während der Lokomotion bei einer weiteren hörenden Fliege gemessen. Bereits laufende *Ormia ochracea* (Tachinidae) wurden mit Schallsignalen bei verschiedenen Testwinkeln gereizt. Es zeigte sich, dass auch *Ormia* größere Drehwinkel vollzieht, wenn der Testwinkel erhöht wird. Eine Aussage über die Genauigkeit der Drehbewegungen konnte in dieser Studie allerdings noch nicht getroffen werden, da die Fliegen mit Wachs fixiert waren. Sie konnten folglich ihre Position zur Schallquelle nicht verbessern und versuchten mit zunehmender Signaldauer immer weiter in Richtung Schallquelle zu drehen. Eine spätere Studie zeigte dann, dass sich die Fliegen tatsächlich so lange in Richtung Schallquelle drehen, bis ihre Längsachse (bei Testwinkeln von 0° und 90°) relativ genau in Richtung des Lautsprechers ausgerichtet ist (Mason et al. 2005). Bei anderen Insekten sind winkelabhängige Drehungen nicht selbstverständlich. Bei Grasshüpfern z.B. ist die Größe der Drehbewegung unabhängig vom Testwinkel (von Helversen 1997). Die Fähigkeit richtig zu lateralisieren ist dagegen sehr gut, so dass die Tiere Schalldruckpegeldifferenzen zwischen linker und rechter Seite von

weniger als einem Dezibel SPL unterscheiden können (von Helversen und Rheinländer 1988). Ähnliches gilt auch für *Gryllus bimaculatus* (Hedwig und Poulet 2005). Bei den Grillen sind, im Gegensatz zu den Feldheuschrecken, Testwinkel abhängige Drehungen nicht unbekannt. Weibliche Grillen drehen sich in Richtung Schallquelle, während sie dem Lockgesang eines Männchens folgen (Murphey und Zarbetsky 1972; Oldfield 1980; Stabel, Wendler et al. 1989). Dabei drehen die Grillen weniger weit, wenn die Testwinkel klein sind. Die Drehwinkel wurden aber nicht für jeden Testwinkel analysiert. Stattdessen wurden die Ergebnisse für die Testwinkel zwischen 0-100° und 100-180° zusammengefasst (Murphey und Zarbetsky 1972; Oldfield 1980). Es wurde also keine Aussage darüber getroffen, wie akkurat sich die Tiere bei einzelnen Testwinkeln drehen. Die Untersuchung zeigt, dass die Grillen oft große Fehlwinkel aufweisen und nicht genau auf die Schallquelle zu laufen. Daraus ergibt sich letztlich, dass sich die Grillen der Schallquelle in einem zick-zack artigen Kurs nähern. Ein solches Verhalten ist bei *E. auditrix* im Labor nicht zu beobachten. Nach anfänglichen Kurskorrekturen schlagen die Fliegen zumeist einen scheinbar geradlinigen Weg zur Schallquelle ein und treffen diese mit erstaunlicher Genauigkeit. Es ist allerdings möglich, dass die Fliegen sehr kleine Kurskorrekturen vornehmen, die im Rahmen dieser Arbeit nicht detektiert wurden. Für *Ormia ochracea* ist z.B. bekannt, dass sie sehr kleine (2°) Richtungsänderungen in der Schallrichtung wahrnehmen kann und mit Kurskorrekturen darauf reagiert (Mason et al. 2001; Mason et al. 2005).

Aus anderen Versuchsreihen (z.B. „Selektivität“ und „Motivation“) ist ersichtlich, dass die Fliegen auch Drehreaktionen zeigen, wenn sie einen Reiz perzipieren, der stark vom Lockgesang ihres Wirtes abweicht. Wie groß die Drehbeträge in diesen Fällen im Vergleich zu den Reaktionen auf den Lockgesang von *O. rimosa* sind, ist noch nicht untersucht.

Interessanterweise sinken die durchschnittlichen Drehbewegungen bei hohen Testwinkeln ab 140° wieder ab. Dieses Phänomen konnte durch die individuelle Auftragung der Gesamtdrehwinkel beleuchtet werden. Manche Fliegen drehen sich in die falsche Richtung, wenn sie aus großen Testwinkeln beschallt werden. Falsch herum bedeutet, dass die Tiere den längeren Weg zur Schallquelle wählen. Z.B. wenn eine Fliege von 140° rechts von ihr beschallt wird, ist der kürzeste Drehweg rechts herum (140°), um optimal zur Schallquelle ausgerichtet zu sein. Dreht das Tier links herum, müsste sie dagegen 220° drehen, um optimal ausgerichtet zu sein. Interessanterweise drehen die Fliegen, wenn sie sich für die falsche Drehrichtung entscheiden, weniger weit, als wenn sie sich für die Richtige entscheiden. Da die Anzahl der Falschdreher bei 140° und 160° erheblich ansteigt, sinken somit auch die durchschnittlichen Gesamtdrehwinkel. Auch dieses Phänomen kann

vermutlich mit der Tatsache begründet werden, dass sich die Gesamtdrehwinkel aus mehreren Drehungen zusammensetzen. Wenn eine Fliege in die falsche Richtung dreht, verschlechtert sie ihre Position zur Schallquelle. Die Fliegen merken dies vielleicht schon nach einer Drehung (ca. 40°) und laufen dann umgehend los.

Bei einem Testwinkel von 180° reagiert *E. auditrix* ungefähr so wie beim Testwinkel 0°. Folglich bewegten sich die Fliegen zunächst meistens vom Lautsprecher weg. Aus diesem Verhalten lässt sich die Hypothese ableiten, dass *E. auditrix* nicht in der Lage ist zu entscheiden, ob eine Schallquelle von vorn oder von hinten kommt. Vergleichbare Daten fehlen für andere hörenden Fliegen. Zwar wurde *Ormia ochracea* schon einmal bei einem Testwinkel von 180° beschallt, aber es wurde keine Aussage über die Größe des Drehwinkels der Tiere gemacht. Es ist lediglich bekannt, dass die Fliegen bei 180° mit dem gleichen Bewegungsmuster beginnen, wie bei 90° Testwinkel (Mason et al. 2005). Grillen reagieren bei Beschallung von Hinten ähnlich wie *Emblemasoma auditrix*. Die Tiere drehen sich gleich häufig nach rechts oder links. Genau wie bei den Fliegen treten aber große Fehlwinkel auf und die Grillen laufen ebenfalls zunächst von der Schallquelle fort. Trotzdem folgern die Autoren, dass Grillen entscheiden können, ob der Schall von hinten oder vorne kommt, aufgrund der Tatsache, dass sie sich überhaupt drehen (Murphey und Zarbetsky 1972; Oldfield 1980; Stabel, Wendler et al. 1989).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass *E. auditrix* die Phonotaxis mit parameterabhängigen (Testwinkel und Signaldauer) Drehbewegungen initiiert, deren Gesamtbetrag sich aus mehreren Einzeldrehungen zusammensetzen kann. Die Genauigkeit der Gesamtdrehbewegungen hängt ebenso vom Testwinkel wie auch von der Signaldauer ab, wobei nach der Drehung fast immer mehr oder wenige große Diskrepanzen zwischen der Längsachse der Fliegen und der Schallquelle (Fehlwinkel) liegen. Die endgültige Ausrichtung zur Schallquelle erfolgt während der Laufbewegung. Die Drehbewegungen dienen also höchstens zur groben Orientierung, wenn auch die Genauigkeit größer ist als bei anderen hörenden Insektengruppen.

Warum könnten die Drehbewegungen für die Fliegen wichtig sein? Eine mögliche Erklärung liegt in der geringen Hörreichweite der Fliegen, die nur 2-4m für einen in der Natur singenden Wirt beträgt (Köhler und Lakes-Harlan 2001). Besonders, wenn sich *E. auditrix* fliegend der Schallquelle nähern möchte, könnte ein Start in die falsche Richtung schnell zum Verlassen des Hörbereiches führen. Vor diesem Hintergrund könnten mehr oder weniger genaue Drehungen in Richtung der Schallquelle von essentieller Bedeutung für eine

erfolgreiche Phonotaxis sein. Anschließende Kurskorrekturen können dann während der Lokomotion durchgeführt werden.

4.1.2. *Phonotaxis2 (Beschallung von oben oder unten)*

Diese Versuchsserie zeigt, dass *Emblemasoma auditrix* abnehmende Intensitäten unterscheiden kann. Dabei haben sich Unterschiede zwischen der Beschallung mit einem akustischen Reiz von oben und der Beschallung von unten ergeben. Diese Unterschiede deuten auf eine mögliche dreidimensionale akustische Orientierung hin.

In der vorliegenden Arbeit wurde *Emblemasoma auditrix* auf eine Versuchsfläche aus Fliegengitter gesetzt und dann senkrecht von oben oder unten beschallt. Allen Versuchen ist gemeinsam, dass die Fliegen zunächst von ihrem Startpunkt weg laufen. Nachdem sie ein Stück gelaufen sind, drehen die Fliegen um und orientieren sich wieder in Richtung der Schallquelle. Bei einer Kontrollserie ohne akustisches Signal zeigte *E. auditrix* keine Umkehrpunkte. Die Fliegen bewegten sich entweder gar nicht, liefen nur wenige Zentimeter in eine Richtung oder liefen zum Rand der Versuchsfläche und verließen diese. Diese Beobachtungen legen nahe, dass die Fliegen an den Umkehrpunkten feststellen, dass sie sich von der Schallquelle entfernen. Wenn der Schalldruckpegel bei Beschallung von oben am Startpunkt 80dB beträgt, kehrt *E. auditrix* durchschnittlich bei 79,6dB um. Die Tiere können also unter den genannten Versuchsbedingungen Schalldruckpegeldifferenzen von weniger als 0,5dB detektieren. Diese Fähigkeit hängt allerdings vom Schalldruckpegel am Startpunkt ab. Bei 75dB am Startpunkt kehren die Fliegen bei signifikant größeren Differenzen um (2dB). Bei Beschallung von unten sind die Intensitätsdifferenzen zwischen Startpunkt und Umkehrpunkt größer. Die Fliegen kehren nach durchschnittlich 3,8 dB (80dB am Startpunkt) und 4,7 dB (75dB am Startpunkt) um. Diese Ergebnisse zeigen, dass *Emblemasoma auditrix* in der Lage ist, kleine Intensitätsunterschiede bei abnehmenden Schalldruckpegeln wahrzunehmen. Bei zunehmender Intensität (während positiver Phonotaxis) können die Tiere das wahrscheinlich ebenfalls, da nur selten zick-zack Bewegungen gefunden werden.

Auch für einige andere Insekten ist bekannt, dass sie über erstaunliche Fähigkeiten zur Lautstärkediskriminierung verfügen. Von Helversen und Rheinländer untersuchten die Fähigkeit der Feldheuschrecke *Chortippus biguttulus* Lautstärkeunterschiede zu diskriminieren. Sie setzten eine Heuschrecke zwischen zwei Lautsprecher und beschallten das Tier simultan von rechts und links. Die Tiere drehen sich bei Schalldruckpegelunterschieden ab 1,6dB sicher zu der Seite, von der das Signal mit dem höheren Schalldruckpegel kommt (von Helversen und Rheinländer 1988). Auch das Gehör der parasitoiden Fliege *Ormia ochracea* nutzt winzige Unterschiede (<1dB) akustischer

Signale zwischen linkem und rechtem Ohr. Die Fliegen ändern ihre Laufrichtung, wenn eine Schallquelle nur 1° von der Längsachse der Tiere abweicht (Mason, Oshinsky et al. 2001). Die Leistungen der kleinen Insektenohren sind erstaunlich, vor allem, wenn sie mit denen der Wirbeltiere verglichen werden. Der Mensch hat mit 0,5dB die niedrigste bekannte Schwelle (Mills 1958), um Intensitätsunterschiede zwischen den beiden Ohren detektieren zu können. Bei Katzen liegt der Wert bei 1dB (Wakeford und Robinson 1974), bei Affen bei 2-3dB (Houben und Gourevitch 1979).

Die unterschiedliche Anzahl der Sprünge zwischen den Versuchen bei Beschallung von oben und unten, sowie das Verhalten der Fliegen im Freiland, lassen den Schluss zu, dass *E. auditrix* zwischen oben und unten unterscheiden kann. Die Daten deuten also auf eine dreidimensionale Orientierung der Tiere hin. Zu diesem Thema liegen für Insekten bislang nur wenige Untersuchungen vor. Eine der Ausnahmen bildet die akustisch jagende Fliege *Ormia ochracea* (Tachinidae). Diese nachtaktiven Fliegen sind in der Dunkelheit in der Lage Schallquellen mit einer erstaunlichen Genauigkeit im Flug zu lokalisieren. Einen 4m entfernten Lautsprecher verfehlen die Tiere bei der Landung nur um wenige Zentimeter (Müller und Robert 2001). Die in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Ergebnisse zeigen, dass *E. auditrix* im Freiland nach der Drehung am Umkehrpunkt zu 64% direkt den Lautsprecher angefliegen hat. Die Tiere detektieren also, dass die Schallquelle über ihnen lag. Ob sie die genaue Position des Lautsprechers rein über akustische Signale ermitteln, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Eventuell spielt der Lautsprecher als visueller Reiz dabei eine Rolle (schwarzer Lautsprecher vor hellem Himmel). Im Freiland flogen die meisten Tiere dann wie gesagt auch zur Schallquelle, während dies den entflügelten Labortieren nicht möglich war. Diese zeigten am Umkehrpunkt ausnahmslos Sprünge, die von uns aufgrund der Freilanddaten als Abflugversuche gedeutet werden.

Wenn von unten beschallt wurde, war die Situation für die Fliegen anders. Der Weg nach unten war großflächig durch ein Fliegengitter, auf dem die Tiere liefen, versperrt, so dass die Fliegen den Lautsprecher nicht erreichen konnten. Eventuell liefen die Fliegen aufgrund des nach unten hin versperrten Weges einfach weiter, auch wenn sie schon detektiert hatten, dass sie sich von der Schallquelle entfernen. Dies würde die größeren Intensitätsunterschiede zum Startpunkt im Vergleich zur Beschallung von oben erklären. Es wäre aber wie gesagt auch möglich, dass bei Beschallung von oben der Lautsprecher einen visuellen Fixpunkt für die Fliegen darstellte, der ihnen das Umkehren erleichterte.

Die Versuchsserien bei Beschallung von oben zeigen, dass die Fliegen nur nach einer Bewegung in der Lage waren die über ihnen liegende Schallquelle zu orten. Die Fliegen sind

immer zunächst von Startpunkt weg gelaufen, bevor sie sich dem Lautsprecher zuwandten und ihn anfliegen.

4.1.3. *Phonotaxis*3 (Selektivität)

Theoretisch sollten Parasitoide mit steigendem Alter weniger selektiv bei der Wirtssuche und Wirtsakzeptanz werden, vor allem, wenn sie noch viele Eier zur Ablage zur Verfügung haben (Iwasa, Suzuki et al. 1984; Roitberg und Mangel 1989; Mangel und Ludwig 1992). Diese Hypothese wurde im Zuge der vorliegenden Arbeit für *Emblemasoma auditrix* überprüft, bei der der Lockgesang ihres Wirtes der primäre Reiz zur Wirtsfindung ist (Soper, Shewell et al. 1976; Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000). Für akustisch jagende Fliegen ist bereits gezeigt worden, dass sie Präferenzen für spezifische akustische Signale haben. In Florida wurde die größte Anzahl von *Ormia ochracea* (Tachinidae) angelockt, wenn der Lockgesang von *Gryllus rubens* abgespielt wurde. Zum Lockgesang einer weiteren Grille, *Gryllus integer*, kamen nur 4% aller angelockten Fliegen (Walker 1993). In Texas jedoch werden Populationen von *Gryllus integer* stark von *O. ochracea* parasitiert. Die Präferenzen der Fliegen dort sind eventuell anders als in Florida, weil in Texas keine Populationen von *Gryllus rubens* vorkommen. Eine Analyse verschiedener Gesangsparameter zeigte auf, dass *Ormia ochracea* Grillengesänge mit hoher Wiederholrate, hoher Lautstärke und langer Gesangsdauer bevorzugt (Wagner 1996).

Für *Emblemasoma auditrix* konnte in dieser Arbeit gezeigt werden, dass das Alter der Fliegen ihre Reaktivität zu akustischen Signalen beeinflusst. Die Fliegen reagieren im Laufe der Zeit immer besser auf Signale, die am Anfang der Versuche noch unattraktiv waren. Leider konnte das Alter der Fliegen zu Beginn der Versuche nicht bestimmt werden. Wir können also lediglich sagen, um wie viel die Tiere im Labor gealtert sind, während keine Aussage über das tatsächliche Alter der Fliegen gemacht werden kann. Die Versuchstiere wurden so früh wie möglich in der Fliegensaison gefangen und wir nehmen an, dass die 17 Tage, die sie im Labor verbracht haben, der tatsächlichen Lebensspanne im Freiland in etwa entsprechen (Schniederkötter und Lakes-Harlan, unveröffentlichte Daten). Aus den erhobenen Daten kann gefolgert werden, dass *E. auditrix* am Ende ihrer Lebensspanne auf ein breites Spektrum von akustischen Signalen reagiert. Ein biologischer Sinn dieser sinkenden Selektivität bleibt allerdings verborgen, da die Fliegen nur einen bekannten Wirtsorganismus (*Okanagana rimosa*) haben. Von *O. rimosa* wird angenommen, dass alle Individuen ähnliche Gesangsparameter aufweisen. Es ist zwar theoretisch möglich, dass alternde *O. rimosa* ihren Gesang verändern, aber bislang liegen zu diesem Thema keine Daten vor.

Die sinkende Selektivität bei *E. auditrix* wäre dann sinnvoll, wenn die Fliegen dadurch ihr Wirtsspektrum erweitern könnten. In manchen Bereichen des Verbreitungsgebietes des Parasitoiden kommt neben *O. rimosa* noch die Zikadenart *Okanagana canadensis* vor, deren Lockgesang eine andere zeitliche Struktur aufweist als der von *O. rimosa* (Stölting, Moore et al. 2004). Jedoch wurde bislang noch nie beobachtet, dass *O. canadensis* von *E. auditrix* parasitiert wurde.

Die breite Verhaltensantwort von *E. auditrix* könnte auch zur Folge haben, dass bereits infizierte *O. rimosa* gefunden werden könnten. Infizierte Zikaden reduzieren mit der Zeit ihre Lautäußerungen. Vielleicht wird sogar die Struktur des Gesanges durch die Zerstörung der Tymbalorgane der Zikaden verändert. Durch die sinkende Selektivität könnten auch Wirte mit veränderten Gesangsparametern gefunden werden.

Die hier vorgestellten Daten stellen ein weiteres Beispiel sinkender Selektivität für akustische Signale dar, wie es in der Vergangenheit schon für andere Insekten und für Frösche beschrieben worden ist (Gerhardt 1994; Heller, Helversen von et al. 1997). Z.B. werden jungfräuliche weibliche Heimchen (*Acheta domestica*) mit steigendem Alter unselektiver für akustische Signale, wobei die sinkende Selektivität durch Juvenilhormon gesteuert wird (Walikonis, Schoun et al. 1991; Stout, Hao et al. 1998; Stout, Atkins et al. 2002).

Während einer Saison mit ausreichend dichten Wirtspopulationen haben Weibchen von *E. auditrix* am Anfang viele Larven und am Ende der Saison wenige (de Vries und Lakes-Harlan 2005). In den zuvor geschilderten Experimenten wurde zwar das Alter der Parasitoide manipuliert, aber die Larvenzahlen nicht. Die Fliegen hatten während ihrer gesamten Zeit im Labor keinen Kontakt zu potentiellen Wirten und somit auch keinen Ablageerfolg. Es wäre möglich, dass nicht das Alter allein, sondern auch der Ablageerfolg eine Rolle bei der Selektivität für akustische Reize spielt. Dieser Punkt sollte in einer früheren Arbeit untersucht werden, aber die Daten aus den späten Saisonabschnitten ließen keine zuverlässige statistische Analyse zu, so dass der Einfluss des Ablageerfolges auf die Selektivität weiterhin eine offene Frage bleibt (de Vries und Lakes-Harlan 2005).

4.1.4. *Phonotaxis4 (Motivation)*

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass bei *E. auditrix* eine erhöhte Reaktivität auf akustische Reize ausgelöst werden kann. Den Tieren wurde zunächst ein Signal vorgespielt, das dafür bekannt ist, positive Phonotaxis auszulösen (Motivationssignal). Danach wurden die Fliegen mit Testsignalen beschallt, die für sie nicht attraktiv sind. Es zeigte sich, dass *E.*

auditrix signifikant stärker mit positiver Phonotaxis auf die Testsignale reagiert, wenn sie zuvor mit dem Motivationssignal beschallt wird. Dieser Effekt stellte sich als relativ kurzfristig heraus. Wenn zwischen Motivationssignal und Testsignal eine Pause von 3min liegt, reagieren die Fliegen wieder genauso, als wäre kein Motivationssignal gegeben worden. In einem weiteren Versuch wurde zudem gezeigt, dass die Schwelle für positive Phonotaxis mit einem Motivationssignal herabgesetzt werden kann. Aus dem bisher Gesagten kann gefolgert werden, dass die Perzeption eines attraktiven Signals bei *E. auditrix* kurzfristig zu einem Zustand erhöhter Erregbarkeit führen kann. Wie könnte ein solcher Zustand mechanistisch ausgelöst werden? Es gibt diverse Beispiele dafür, dass bei Insekten die Wahrnehmung bestimmter Reize zu einer stärkeren oder veränderten Verhaltensantwort führt. Solche Ergebnisse wurden in verschiedenen Zusammenhängen wie Nahrungsaufnahme (Carter und Dixon 1982) oder Partnersuche (Schal, Surbel et al. 1983) gefunden. Im Zusammenhang mit akustischer Kommunikation ist bekannt, dass bei Grasshüpfern durch die Injektion nicotinischer und muskarinischer Agonisten ins Gehirn die Produktion von Gesängen ausgelöst werden kann (Heinrich, Wenzel et al. 2001). Die Gesänge weiblicher *Chortippus biguttulus* konnten unter Laborbedingungen bei Männchen keine Stridulation hervorrufen. Wenn den Männchen zuvor Muscarin ins Protocerebrum injiziert wurde, fingen die Männchen bei Beschallung mit dem Weibchengesang an zu stridulieren (Heinrich, Wenzel et al. 2001). Das Muscarin erhöhte somit die Antwortbereitschaft der Heuschreckenmännchen. Welche Mechanismen bei *E. auditrix* zur erhöhten Erregung durch die Perzeption des Wirtsgesanges führen, bleibt unklar, da auf molekularer Ebene nicht bekannt ist, wie bei den Tieren positive Phonotaxis ausgelöst wird. Möglicherweise führt die Perzeption eines attraktiven Signals bei *E. auditrix* zur Ausschüttung einer bahrenden Substanz (wie z.B. Muscarin, Neuropeptide, Hormone, Oktopamine), so dass in der Folge eine Antwort (positive Phonotaxis) auch auf andere Reize erfolgt. Für einen solchen Mechanismus spricht die zeitliche Abhängigkeit der Reaktionssteigerung (Effekt nur 3min messbar).

Andererseits ist aus einer anderen Versuchsserie, die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt wurde, (Selektivität, siehe 4.1.3.) ist bekannt, dass *E. auditrix* unter Laborbedingungen mit der Zeit dauerhaft auf eigentlich unattraktive akustische Reize (die gleichen Testsignale wie bei den Motivationsversuchen) reagiert. An den ersten Versuchstagen im Labor reagieren die Fliegen erwartet schlecht auf die unattraktiven Reize. Aber nach ca. 1 Woche im Labor werden die Tiere unselektiver und zeigen positive Phonotaxis zu den zuvor unattraktiven Reizen, ohne das zuvor Motivationssignale gegeben werden. Es wäre interessant, die

Mechanismen, die zu der kurzfristigen (Motivation) und der dauerhaften (Selektivität), erhöhten Reaktivität führen, untersuchen und vergleichen zu können.

Außer der Frage nach dem Mechanismus, ist auch die Frage nach evolutiven Vorteilen einer erhöhten Erregung durch die Perzeption eines attraktiven Signals interessant. Ist es möglich, dass ein Zustand erhöhter Erregung einen Vorteil bei der Wirtssuche von *E. auditrix* bringt? Die Fliegen führen bei ihrer Wirtssuche vermutlich Suchflüge durch, die sie in die Nähe singender Wirte bringen (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Der Wirtsgesang löst in einer Entfernung von 2-4m positive Phonotaxis bei den Fliegen aus (Köhler und Lakes-Harlan 2001). Bis die Fliegen in diese Reichweite kommen, ist es sinnlos für sie auf irgendwelche anderen akustischen Signale zu reagieren, da diese nicht in die Nähe des Wirtes führen. In der Nähe eines Wirtes könnten dann aber andere akustische Reize für eine erfolgreiche Infektion von Bedeutung sein. Zum Beispiel könnten die Fliegen eventuell auf Laufgeräusche oder Abfluggeräusche der Wirte reagieren, besonders wenn der Wirt aufhört zu singen, bevor der Parasitoid ihn erreicht hat. Verhaltensänderungen sind bei der Wirtssuche von Parasitoiden ein häufiges Phänomen. Wenn der suchende Parasitoid Substanzen wahrnimmt, die auf die Anwesenheit potentieller Wirte hinweisen, ändern die Tiere ihr Suchverhalten. Die Parasitoide zeigen dann signifikant häufiger spontane Umkehrbewegungen und wechseln häufig die Richtung in die sie laufen (Colazza, Salerno et al. 1999; Chabi-Olaye, Schulthess et al. 2001). Auch veränderte Laufgeschwindigkeiten wurden beobachtet (Gardner und van Lenteren 1986). Der Parasitoid *Trichogramma evanescens* parasitiert an den Raupen verschiedener Schmetterlingsarten, wobei die Wespen auf Kontaktkairomone des Wirtes reagieren. Durch die Wahrnehmung dieser Substanzen ändern die Parasitoide ihr Suchverhalten in der zuvor geschilderten Art und Weise. Für *Trichogramma evanescens* konnte gezeigt, dass die Effizienz der Wirtsfindung durch das veränderte Suchverhalten erhöht wird (Gardner und van Lenteren 1986). Eine solche Verbesserung der Sucheffizienz bei Perzeption eines Wirtssignals ist, aus den oben ausgeführten Gründen, auch für *Emblemasoma auditrix* denkbar. Es wäre zur weiteren Untersuchung sinnvoll, die Reaktion der Fliegen auf Geräusche (z.B. Flügelschlagen, Störklänge), die von Wirt geäußert werden, mit und ohne Motivationssignal zu testen.

4.2. Infektionsverhalten und Parasitierungsprozess

In der vorliegenden Arbeit wurde der Parasitierungsprozess von *Emblemasoma auditrix* an *Okanagana rimosus* untersucht. In den folgenden Abschnitten sollen die einzelnen Schritte diskutiert werden, die für eine erfolgreiche Parasitierung notwendig sind. Es beginnt mit der

Wirtssuche der adulten Fliegen und endet mit dem Verlassen des Wirtskörpers durch die Fliegenlarven.

4.2.1. Multimodale Wirtssuche und Wirtsakzeptanz

Parasitoiden nutzen eine Vielzahl verschiedener Reize zur erfolgreichen Wirtsfindung und Wirtsinfektion. Jede verfügbare Sinnesmodalität, ob Geruchssinn, Tastsinn, Sehsinn oder das Gehör, kann für diese Aufgaben genutzt werden (Vinson 1976; Vinson 1980; Godfray 1994; Feener und Brown 1997; Stireman, O'Hara et al. 2006). Vom Beginn der Wirtssuche bis zur erfolgreichen Ablage der Eier oder Larven, muss ein Parasitoid häufig mehrere Suchschritte vollziehen, bei denen verschiedene Sinnesorgane genutzt werden (Flanders 1953; Doutt 1959). Im folgenden Abschnitt soll für *Emblemasoma auditrix* dargestellt werden, welche Sinnessysteme und welche Reize erforderlich sind, damit ein Wirt erfolgreich infiziert werden kann.

Gerade über den ersten Teil der Wirtssuche bei *Emblemasoma auditrix* ist wenig bekannt. Die Tiere schlüpfen wahrscheinlich zunächst in dem Habitat, in dem sie auch nach geeigneten Wirten suchen könnten, also auf Baum bestandenen Flächen. Bevor die Weibchen von *E. auditrix* aber mit der Wirtssuche beginnen können, müssen sie sich verpaaren, da ausschließlich für gravide Weibchen die Suche eines Wirtes überhaupt sinnvoll ist. Tatsächlich können im Feld fast ausschließlich gravide Weibchen zu Gesangsattrappen gelockt werden, die dem Lockgesang des Wirtes entsprechen (Köhler und Lakes-Harlan 2001; de Vries und Lakes-Harlan 2005). Die Paarung von *E. auditrix* konnte bislang noch nie beobachtet werden. Größere Anzahlen von Männchen wurden bislang nur auf Sonnen beschienenen Flächen beobachtet (de Vries 2003). Falls dort auch die Verpaarung stattfinden sollte, müssten die graviden Weibchen das Wirtshabitat erst wieder suchen.

Schniederkötter (Schniederkötter 2001) fand mit Hilfe von Fang-Wiederfang-Experimenten heraus, dass *E. auditrix* im Habitat eine hohe Mobilität zeigt. Wahrscheinlich machen die Tiere Suchflüge, die sie in die Hörreichweite bringen, die notwendig ist, um den Lockgesang von *Okanagana rimosa* zu perzipieren. Diese Reichweite beträgt 2-4m (Köhler und Lakes-Harlan 2001). Ob die Fliegen während solcher Suchflüge nun chemische Reize nutzen, wie beispielsweise den Geruch der Futterpflanzen ihrer Wirte oder aber chemische Signale, die beim Fraß der Wirte an ihren Futterpflanzen freigesetzt werden, ist bislang nicht bekannt. Bei vielen Parasitoiden, sowohl Hymenopteren als auch Dipteren, wurde die Nutzung derartiger Reize nachgewiesen (Thorpe und Caudle 1938; Monteith 1955; Arthur 1962; Monteith 1964; Hassel 1968; Read 1970; Roland, Denford et al. 1995).

Die akustische Wirtsfindung bei *E. auditrix* ist der bislang am besten untersuchte Schritt, der zur erfolgreichen Parasitierung gehört. Signale, die in Trägerfrequenz und zeitlicher Struktur dem Lockgesang von *O. rimosus* entsprechen, lösen eine positive Phonotaxis aus (Soper, Shewell et al. 1976; Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000; Köhler und Lakes-Harlan 2001). Wenn *E. auditrix* bis auf 2-4m an einen singenden Wirt herankommt, führt der akustische Reiz die Fliegen in direkte Nähe zum Wirt. Die Tiere landen meistens (65%) in wenigen cm Abstand zum Wirt, die weiteren 35% sogar direkt auf dem Wirt (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004).

Im nachfolgenden Prozess der Wirtsakzeptanz kann *E. auditrix* noch verschiedene andere Sinnessysteme einsetzen. Dieser Prozess wurde in der vorliegenden Arbeit näher untersucht. Höhere Fliegen haben generell einen sehr gut entwickelten Sehsinn (Buschbeck und Strausfeld 1997). Deshalb spielen visuelle Reize bei der Wirtsfindung und Wirtsakzeptanz parasitoider Fliegen auch häufig eine wichtige Rolle (Monteith 1956; Stireman 2002; Stireman 2002; Yamawaki, Kainoh et al. 2002). *E. auditrix* nutzt ebenfalls visuelle Reize, besonders dann, wenn sie sich in der Nähe der Wirte befindet. Dann identifizieren die Fliegen das hintere Ende der Zikaden, um unter die Flügel ihres Wirtes zu gelangen. Dabei laufen sie mit zum Wirt hin gerichtetem Kopf um die Zikade herum und lokalisieren das Hinterende (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass *E. auditrix* hierbei die Flügel erkennt und als entscheidendes Signal nutzt. Bei Zikaden, denen die Flügel abgeschnitten und falsch herum wieder angeklebt werden, drücken sich die Fliegen zu 100% vom Kopf der Zikade her unter die Flügel. Keine der Fliegen versuchte sich dem Tymbalorgan des Wirtes vom Abdomen her zu nähern, wie es bei nicht manipulierten Zikaden der Fall wäre.

Wenn die Fliegen bei nicht manipulierten Wirten unter die Flügel gelangt sind, müssen sie das Tymbalorgan des Wirtes finden, um eine Larve injizieren zu können. Weder in der vorliegenden, noch in früheren Arbeiten (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004) wurde ein anderer Infektionsweg beobachtet. In der vorliegenden Arbeit zeigt sich, dass zur erfolgreichen Lokalisierung des Tymbals taktile Reize notwendig sind. Hierbei sind die Flügel der Wirte offenbar von entscheidender Bedeutung. Um das Tymbal zu finden, nutzen die Fliegen die Flügel als Leitstruktur. Zikaden ohne Flügel wurden nur in 29% aller Fälle erfolgreich parasitiert, während bei Tieren mit Flügeln die Erfolgsrate zwischen 80-100% lag. Außerdem spielt das Vorhandensein der Hinterflügel für eine effiziente Suche nach dem Tymbal offensichtlich eine wichtige Rolle. Bei Zikaden, deren Hinterflügel entfernt wurden, suchten die Fliegen signifikant länger nach dem Tymbal, auch wenn der Infektionserfolg

nicht beeinträchtigt war. Es wäre möglich, dass sich die Fliegen soweit wie möglich unter den Hinterflügel drücken und auf diese Weise in den richtigen Bereich zum Tymbal gelangen. Sind keine Hinterflügel vorhanden, drückt sich der Parasitoid vielleicht einfach zu weit, bis er an die Grenze des Vorderflügels gelangt und sucht dann im falschen Areal nach der geeigneten Infektionsstelle. Ein Indiz, dass sich die Fliegen bis zu einem ganz bestimmten Punkt vorschieben bieten eventuell die Ergebnisse über die Verletzungen der Tymbalorgane, die während der Infektion entstehen. Die Ergebnisse zeigen, dass bestimmte Bereiche (die hinteren Bereiche) des Tymbals häufiger verletzt werden, als andere.

Die Ergebnisse legen nahe, dass die Fliegen das Tymbal der Zikaden ertasten können müssen. Olfaktorische Reize scheiden für diesen Schritt höchstwahrscheinlich aus, da sich der Geruch des Tymbals wohl kaum vom Rest der Zikade unterscheiden dürfte, zumal in diesem Bereich des Körpers keine Drüsen bekannt sind. Es ist, wie gesagt, eher wahrscheinlich, dass *E. auditrix* Mechanorezeptoren nutzt, um das membranöse Tymbal vom Rest der Zikadenoberfläche zu unterscheiden, die hart und unnachgiebig ist.

Ein weiterer Punkt, wo chemische Reize für die Wirtsakzeptanz bei Parasitoiden wichtig sein können, sind Kontaktsubstanzen (Jones, Lewis et al. 1971; Vinson 1976). Interessanterweise scheinen olfaktorische Reize bei *E. auditrix* im gesamten Prozess der Wirtsinfektion keine Rolle zu spielen. Die Fliegen suchen nämlich nicht nur bei potentiellen Wirten nach einem Tymbalorgan. Auch bei Weibchen und Holzattrappen (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004) oder, wie in dieser Arbeit, bei bereits parasitierten Wirten und sogar anderen Zikadenarten, zeigen die Fliegen Infektionsverhalten. Die Fliegen verhalten sich immer so als hätten sie es mit einem potentiellen Wirt zu tun. Dieses Verhalten der Fliegen schließt die Existenz einer bestimmten Kontaktsubstanz nahezu aus. Zusammenfassend kann gesagt werden, dass bei *E. auditrix* für eine erfolgreiche Wirtsinfektion drei Sinnesmodalitäten, Gehör, Lichtsinn und Tastsinn, erforderlich sind. *E. auditrix* ist somit ein Beispiel dafür, wie aufwendig und hoch angepasst die Wirtssuche und Wirtsakzeptanz bei Parasitoiden sein können. Da nur die Männchen einer einzigen Zikadenart von *E. auditrix* parasitiert werden, kann man die Fliegen als ausgesprochene Spezialisten bezeichnen. Die Kombination der genutzten Reize und das hochspezifische Infektionsverhalten stellen sicher, dass nur potentiell geeignete Wirte gefunden und infiziert werden können.

4.2.2. Parasitierungsprozess bei *E. auditrix*

In der vorliegenden Arbeit wurden Daten über den Parasitierungsprozess von *Emblemasoma auditrix* an *Okanagana rimoso* erhoben. Dabei ging es um den Zeitraum vom Eintritt der

Larve in den Wirtsorganismus bis zum Verlassen des Wirtes. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen im Folgenden zusammengefasst und im Vergleich zu anderen Parasitoiden diskutiert werden.

Häufig werden Endoparasitoide ins Haemocoel ihrer Wirte abgelegt und müssen sich dort mit deren Immunantwort auseinandersetzen (Vinson 1980; Feener und Brown 1997; Brodeur und Boivin 2004; Pennacchio und Strand 2006). Wegen des sehr spezifischen Infektionsmechanismus, bei dem die Larven von *E. auditrix* immer durch das Lauterzeugungsorgan des Wirtes injiziert wird, gelangt die Larve zunächst immer in einen luftgefüllten Raum im Abdomen der Zikade. Dieser Hohlraum, der durch eine Trachee gebildet wird, dient den Zikaden als Resonanzkörper, um ihre Lautäußerungen zu verstärken. Die Larven von *E. auditrix* entgehen somit zunächst dem Problem sich mit einer Immunabwehr auseinandersetzen zu müssen und dürften keine Schwierigkeiten haben sich mit Sauerstoff zu versorgen. Auch von manchen anderen Parasitoiden ist bekannt, dass sie sich zunächst in Geweben aufhalten, in der sie der Immunantwort des Wirtes nicht ausgesetzt sind. In diesem Zusammenhang kommen vor allem Ganglien und das Darmlumen in Frage (Salt 1963; Vinson 1980).

Die L1-Larven von *E. auditrix* häuten sich schon vom 2. zum 3. Infektionstag zu L2-Larven. Die L1-Larven verursachen keine sichtbaren Schäden an den Wirtsgeweben. Wahrscheinlich ernähren sich die Tiere zunächst von der Haemolymph der Zikaden, so dass die Funktionalität der Wirte zunächst erhalten bleibt. Diese und ähnliche Strategien verfolgen auch viele andere Parasitoidenlarven, um ihren Wirt am Anfang des Parasitierungsprozesses nicht zu stark zu schädigen (Vinson 1980; Harvey, Kadash et al. 2000; Brodeur und Boivin 2004). Diese Verhaltensstrategie ist biologisch sinnvoll, weil so die Wahrscheinlichkeit verringert wird, dass der Wirt und somit auch der Parasitoid vorzeitig stirbt (Brodeur und Boivin 2004). Auch die L2-Larven von *E. auditrix* verursachen keine oder nur geringe Fraßschäden. Sie häuten sich in den meisten Fällen am 4-5 Tag des Parasitierungsprozesses zum 3. und letzten Larvenstadium. Die L3-Larven richten dann innerhalb sehr kurzer Zeit enormen Schaden am Wirtsgewebe an. Das Fraßbild ist relativ unspezifisch, d.h., dass die Fliegenlarven nicht erst bestimmte Gewebe fressen oder bestimmte Gewebe verschmähen. Es werden alle Bereiche des Wirtskörpers vollständig entleert, so dass am Ende nur noch die Kutikula der Zikaden übrig bleibt. Dabei fressen die Parasitoide meistens zunächst das Abdomen leer und arbeiten sich dann durch den Thorax bis zur Kopfkapsel vor. Dieser Vorgang kann innerhalb von drei Tagen abgeschlossen sein, so dass eine Parasitierungsdauer von 6-8 Tagen ergibt. Danach verlassen die Fliegenlarven ihren toten Wirt und verpuppen

sich im Boden. Dies ist ein vergleichsweise kurzer Zeitraum für die Entwicklung einer Parasitoidenlarve. Eggleton und Belshaw (Eggleton und Belshaw 1993) führten aus, dass die meisten parasitoiden Dipteren vermutlich saprophage Vorfahren hatten. In diesem Zusammenhang sind vergleichende Studien an verschiedenen Arten von Phoriden (Diptera) interessant. Manche parasitoide Phoriden sind auf verletzte oder sterbende Wirte spezialisiert und haben eine Entwicklungszeit von nur 4-5 Tagen (Brown und Feener 1991). Die Larven solcher Arten kriechen nach ihrer Entwicklung vom Wirt weg und verpuppen sich im Bodensubstrat, so wie es auch *E. auditrix* tut. Im Gegensatz dazu verpuppen sich Arten, die sich auf die Parasitierung gesunder Wirte spezialisiert sind innerhalb des Wirtes. Außerdem ist die Entwicklungszeit bei diesen Arten mit drei Wochen erheblich länger (Porter, Pesquero et al. 1995).

Solche Überlegungen führen zu der Hypothese, dass die kurze Entwicklungsdauer von parasitoiden Fliegen, einschließlich vielleicht *E. auditrix*, möglicherweise einen Hinweis darauf gibt, dass die Larven ihrer Vorfahren saprophag in toten Insekten gelebt haben könnten. Die akustische Wirtsfindung und somit die Anpassung an gesunde, lebende Wirte hat sich wahrscheinlich erst später entwickelt.

4.2.3. Larvale Konkurrenz bei Zweifachinfektionen

Sobald ein Wirt gefunden und erfolgreich infiziert wurde, muss die Parasitoidenlarve sicherstellen, dass sie genügend Ressourcen bekommt, um ihre Entwicklung abschließen zu können. Im Falle einer Superparasitierung müssen die Larven mit einem oder mehreren ihrer Artgenossen um diese Ressourcen konkurrieren. Bei solitären Parasitoiden werden überzählige Artgenossen physiologisch (z.B. Sauerstoffverknappung) oder physisch zerstört (Brodeur und Boivin 2004).

Für *Emblemasoma auditrix* wurde die Hypothese aufgestellt, dass sich nur eine Larve pro Wirt (*Okanagana rimosa*) entwickeln kann. In der vorliegenden Arbeit wurde überprüft was passiert, wenn zwei Larven von *E. auditrix* in einen Wirt gelangen. Zu diesem Zweck wurden Versuche durchgeführt, bei denen ein Wirt fast zeitgleich mit zwei Fliegenlarven infiziert wurde. Die Zweifachinfektionen haben generell funktioniert. An verschiedenen Tagen nach der Infektion wurden einige Zikaden frisch seziiert, wobei sich heraus stellte, dass in den meisten Wirten, eine lebende und eine tote Fliegenlarve zu finden war. Die toten Larven waren immer im ersten Larvenstadium. Dieser Umstand bedeutet wahrscheinlich, dass die toten Larven schon bald nach Eintritt in den Wirtskörper gestorben sind. Die

Lebenden hingegen entwickelten sich weiter. Dabei gab es keine feststellbaren Unterschiede in der Entwicklung zu Fliegenlarven, die sich alleine im Wirt befinden.

Es stellt sich die Frage, woran die toten Larven gestorben waren? Eine Erklärung wäre, dass die Larven im Wirt aggressives Verhalten zeigen und eine Larve die andere aktiv umbringt. Leider waren die toten Tiere oft schon verfärbt und zersetzt und wurden durch das Anfassen mit einer Pinzette stark beschädigt. Eventuelle Bisswunden durch die überlebende Larve waren somit nicht feststellbar. Das schnelle Ableben der Larven deutet aber eher gegen einen Tod, der durch Nahrungsverknappung oder physiologische Effekte hervorgerufen wurde. Deshalb wird die Erklärung bevorzugt, nach der sich die Fliegenlarven physisch bekämpfen und eine die andere tötet.

Die Fliegenlarven befinden sich meistens im Abdomen des Wirtes. In Zwei Fällen wurde eine Fliegenlarve im Thorax gefunden, während die andere im Abdomen des gleichen Wirtes saß. Interessanterweise waren in diesen Fällen beide Larven am Leben. Leider wurden die Zikaden, in denen sich zwei lebende Larven befanden, schon am 2. Versuchstag entnommen und sezirt. Somit kann nicht gesagt werden, ob sich die Larven beide hätten entwickeln können, wenn sie im Wirt unterschiedliche Bereiche besetzen.

Zusammenfassend weisen die oben diskutierten Ergebnisse darauf hin, dass *Emblemasoma auditrix* tatsächlich ein solitärer Parasitoid ist, bei dem sich nur eine Larve pro Wirt entwickeln kann.

4.2.4. *Superparasitismus*

Ein weiterer Aspekt dieser Arbeit war die Untersuchung des Phänomens Superparasitismus. Unter Superparasitismus versteht man die mehrfache Parasitierung eines Wirtes durch ein und dieselbe Parasitoidenart. Besonders bei solitären Parasitoidenarten, also bei Arten bei denen sich nur eine Larve pro Wirt entwickeln kann, sind Mechanismen zur Vermeidung von Superparasitismus sinnvoll, da eine Superparasitierung häufig mit dem Tod einer oder beider Larven endet. So kann die Anzahl der Nachkommen reduziert und die Fitness der Parasitoide verringert werden.

Viele parasitoide Hymenopteren haben solche Mechanismen zur Vermeidung von Superparasitismus entwickelt, die zumeist auf der Verarbeitung von chemischen oder taktilen Reizen beruhen (Chow und Mackauer 1986; von Dijken und Waage 1987; Takasu und Hirose 1988; von Dijken, P et al. 1992; Godfray 1994; Hubbard, Harvey et al. 1999; Outreman, Le Ralec et al. 2001). Die natürliche Selektion sollte die Entwicklung solcher Mechanismen fördern, da der Nachwuchs superparasitierender Weibchen in der Regel

Nachteile gegenüber der vorher abgelegten Larve hat. Zudem kann Superparasitismus den Schlupf, die Körpergröße, Lebensdauer und Fruchtbarkeit aller sich entwickelnder Nachkommen negativ beeinflussen (Gould, Elkinton et al. 1992; Feener und Brown 1997). Superparasitismus kann sogar dazu führen, dass sich keine Parasitoide mehr in oder an einem Wirt entwickeln können. Als extremes Beispiel sei die Tachinide *Euphorocera peruviana* genannt, bei der beobachtet wurde, dass 148 Eier an einem einzelnen Wirt abgelegt wurden, von denen sich keines erfolgreich entwickeln konnte (Feener und Brown 1997).

Im Lichte dieser Überlegungen erscheint es zunächst erstaunlich, dass Superparasitismus unter den parasitoiden Dipteren ein weit verbreitetes Phänomen ist, das für verschiedene Familien belegt wurde (Weseloh 1983; Schmid-Hempel und Schmid-Hempel 1989; Gould, Elkinton et al. 1992; Feener und Brown 1997). Dagegen sind Berichte über Vermeidung von Superparasitismus bei parasitoiden Fliegen äußerst selten. Nur zwei Fälle wurden unserem Wissen nach in der Literatur belegt. In einem Laborexperiment legten die parasitoiden Fliegen *Myiopharus dorphorae* und *M. aberrans* (Tachinidae) ihren Nachwuchs signifikant häufiger in gesunde, als in parasitierte Wirte ab (Lopez, Ferro et al. 1995). Des Weiteren wurden für *Exorstia japonica* (Tachinidae) Hinweise auf die Fähigkeit zur Unterscheidung von nicht parasitierten und parasitierten Wirten berichtet (Nakamura 1997). Eine weitere interessante Beobachtung, die einen Mechanismus zur Vermeidung von Superparasitismus nahe legt, wurde für *Sarcophaga penicillata* (Sarcophagidae) gemacht, die Schnecken parasitieren. Die Fliegenweibchen blieben bis zu 25min bei einem frisch parasitierten Wirt und griffen vorbei ziehende Fliegen an. Ob dieses Verhalten der abgelegten Larve Vorteile verschaffen könnte ist allerdings nicht bekannt (Coupland und Baker 1994).

Für *Emblemasoma auditrix* konnte in der vorliegenden Arbeit die Fähigkeit, parasitierte von nicht parasitierten Wirten zu unterscheiden, nicht nachgewiesen werden. Die Fliegen haben weder mechanische noch olfaktorische Reize genutzt, um Superparasitismus zu vermeiden. Bereits parasitierte Wirte wurden in Infektionsexperimenten mit der gleichen Häufigkeit infiziert wie nicht parasitierte.

Ein weiterer Ansatzpunkt für eine Wirtsdiskriminierung wäre die akustische Wirtssuche von *E. auditrix*. In einer früheren Arbeit wurde untersucht, ob *E. auditrix* vielleicht anhand des Gesanges des Wirtes eine Infektion erkennen kann. Es wurde die Theorie aufgestellt, dass ein parasitierter Wirt anders singen würde als ein gesunder Wirt und das die Fliegen diesen Unterschied im Gesang feststellen könnten. Es konnte aber keine solche Fähigkeit zur Diskriminierung festgestellt werden (de Vries 2003).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass bei *E. auditrix* auf keiner Ebene der Wirtssuche und Wirtsakzeptanz die Fähigkeit zur Wirtsdiskriminierung gefunden wurde.

Deshalb erscheint es zunächst erstaunlich, dass bei der Erhebung von Parasitierungsraten festgestellt wurde, dass nur 5% aller infizierten Wirte superparasitiert waren. Selbst in Stichproben mit Parasitierungsraten von über 80% wurden nur vereinzelt Doppelinfektionen gefunden. Diese Werte legen nahe, dass irgendeine Form von Vermeidung wahrscheinlich ist. Doch worin könnte ein Vermeidungsmechanismus bestehen, wenn die adulten Parasitoide offensichtlich keine Wirtsdiskriminierung vornehmen?

Die Antwort auf diese Frage liegt vermutlich in dem besonderen Mechanismus der Wirtsfindung durch die adulten Fliegen zum einen und in der Aktivität der Fliegenlarven im Wirtsorganismus zum anderen. Beide Punkte sollen im Folgenden diskutiert werden.

Der primäre Reiz zur Wirtsfindung ist für *E. auditrix* der Lockgesang der Wirte (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000). Wenn dieser Reiz nicht vorhanden ist, können die Fliegen wahrscheinlich keinen Wirt aufspüren. Beim Infektionsprozess beschädigen die Parasitoide das Lauterzeugungsorgan der Zikaden (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Im Schnitt werden von 7-8 vorhandenen Kutikularippen pro Tymbal 1,8 zerstört. Allein dieser Eingriff könnte dazu führen, dass die Zikaden keinen Lockgesang mehr von sich geben, oder diesen zumindest weniger häufig als normal produzieren. Diese Hypothese wird durch Ergebnisse aus Infektionsversuchen mit *Okanagana rimosa* unterstützt. Parasitierte Männchen sangen schon am 2. Infektionstag signifikant seltener als gesunde Wirte. Die Gesangshäufigkeit der gesunden Wirte war 3-mal höher als die der Parasitierten. Schon am 2. Tag der Infektion also hätten weitere Fliegen eine stark reduzierte Chance die infizierten Wirte zu finden. Am 5. Infektionstag produzierten die Infizierten gar keinen Lockgesang mehr, während die gesunden Wirte mit unverminderter Häufigkeit weiter sangen. Weitere Unterstützung der Hypothese liefern die Zikaden, die zur Bestimmung der Parasitierungsraten eingesammelt wurden. Dort wurden zur Lautproduktion unfähige Zikaden eingesammelt, die L1-Larven enthielten. Larven also, die höchstens 1-2 Tage im Wirt verbracht hatten und deren Wirte folglich schnell nach der Parasitierung die Produktion von Gesängen eingestellt hatten.

Außer der Hypothese, dass die Parasitierung an sich schon die Gesangsproduktion der Wirte verringert, gibt es noch eine weitere Erklärung. Die Aktivität der Fliegenlarven könnte eine entscheidende Rolle spielen.

Es gibt einige Beispiele dafür, dass die Larven von Parasitoiden das Verhalten ihrer Wirte beeinflussen. Dabei können die Änderungen vorteilhaft für den Parasitoiden oder für den Wirt sein (Müller und Schmid-Hempel 1992; Poulin 1992; Müller 1994; Brodeur und Boivin

2004). Z.B. können die Larven ihre Wirte dazu bringen Mikrohabitate aufzusuchen, in denen sie vor natürlichen Feinden besser geschützt sind, als in den Habitaten, in denen sie sich normalerweise aufhalten würden (Brodeur und McNeil 1989; Müller 1994; Reitz und Nettles 1994). In der vorliegenden Arbeit wurde die Aktivität der parasitoiden Fliegenlarven auf das Verhalten ihres Wirtes untersucht. Es zeigte sich, dass immer weniger Zikaden im Laufe des Parasitierungsverlaufes zur Lautproduktion fähig waren. Am ersten Infektionstag konnten noch alle Wirte deutliche Störlaute produzieren, ein Hinweis darauf, dass die Produktion von Lockgesängen allgemein noch möglich wäre. Schon am dem zweiten Infektionstag waren die ersten Wirte (12%) nicht mehr fähig Laute von sich zu geben. Solche Zikaden könnten in der Natur nicht mehr von einer weiteren Fliege gefunden und parasitiert werden. Es dauerte bis zum 6. Infektionstag, bis auch die letzten Zikaden stumm waren. Bis zu diesem Zeitpunkt könnten diese Wirte also noch von anderen Fliegen gefunden werden.

Fest steht, dass durch die Aktivität der Fliegenlarven im Laufe des Parasitierungsprozesses, potentielle Wirte für die adulten Fliegen so gut wie unauffindbar werden. Diese Tatsache senkt die Wahrscheinlichkeit für Doppelinfektionen und stellt somit einen Mechanismus zur Vermeidung von Superparasitismus dar. Generell kann es dem juvenilen Parasitoiden entscheidende Vorteile bringen, wenn er selbst dafür sorgt, dass sein Wirt nicht mehr gefunden wird. Adulte Parasitoide verschiedener Spezies superparasitieren nämlich, obwohl sie infizierte Wirte von nicht infizierten unterscheiden können. Dafür kann es unterschiedliche Ursachen geben. Ein Parasitoidenweibchen kann z.B. manchmal ihre Fitness steigern, indem sie superparasitiert. Superparasitismus kann also eine adaptive Strategie seitens der Adulten sein (Charnov und Skinner 1984; van Alphen und Visser 1990; Visser, van Alphen et al. 1992; Hubbard, Harvey et al. 1999; Plantegenest, Outreman et al. 2004). Des Weiteren gibt es Hinweise darauf, dass Viren das Verhalten adulter Parasitoide beeinflussen können. Mit Viren infizierte Parasitoide superparasitieren, wogegen gesunde Parasitoide das nicht tun (Varaldi, Fouillet et al. 2003; Reynolds und Hardy 2004; Gandon, Rivero et al. 2006). Es gibt also durchaus Gründe, warum sich juvenile Parasitoide nicht immer auf die Fähigkeit und die Bereitschaft der Adulten, Superparasitismus zu verhindern, verlassen sollten.

Gerade bei Dipteren wären Mechanismen zur Vermeidung von Superparasitismus seitens der Larven zu erwarten, weil die Adulten gar keine Mechanismen bilden könnten. Viele Arten legen nämlich ihre Larven oder Eier in der Nähe eines möglichen Wirtes ab. Sie haben also nie direkten Kontakt zum Wirt, weswegen es unwahrscheinlich ist, dass die Möglichkeit besteht, eine vorige Parasitierung zu bemerken (Feener und Brown 1997).

4.3. Infektions- und Phonotaxisversuche mit *Magicicada cassini*

Im folgenden Abschnitt werden die Ergebnisse von Infektionsversuchen diskutiert, die mit der periodischen Zikade *Magicicada cassini* durchgeführt wurden. Es werden einige Gedanken zur Wirtsspezifität von *E. auditrix* ausgeführt. Zudem werden Überlegungen angestellt, wie es zur Entwicklung des ungewöhnlichen Lebenszyklus von periodischen Zikaden gekommen sein könnte.

4.3.1. Wirtsspezifität von *E. auditrix*

Die Daten der vorliegenden Arbeit zeigen, dass *Emblemasoma auditrix* generell in der Lage ist, jeden Schritt für eine erfolgreiche Infizierung von *Magicicada cassini* durchzuführen. Der Ablauf des Infektionsprozesses gleicht im Wesentlichen dem beim natürlichen Wirt *Okanagana rimosa*. Die generelle Fähigkeit von *E. auditrix*, *M. cassini* phonotaktisch zu orten, ist aufgrund des überlappenden Hörbereichs mit dem Spektrum des Lockgesanges nicht überraschend. Neben der Trägerfrequenz spielt auch die zeitliche Struktur eines Signals eine entscheidende Rolle. Die geringen Anlockraten der Fliegen zum Lockgesang von *M. cassini* im Feld können wahrscheinlich mit der zeitlichen Struktur und der niedrigeren Trägerfrequenz des Signals erklärt werden. *E. auditrix* reagiert optimal auf die Wiederholrate und die Trägerfrequenz des Lockgesanges des natürlichen Wirtes *O. rimosa*. Auf andere Muster reagieren die Tiere schlechter (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000; Köhler und Lakes-Harlan 2001).

Außer der Phonotaxis, kann *E. auditrix* auch alle weiteren Schritte, die zur Wirtsinfektion nötig sind, durchführen. Das liegt daran, dass die Fliegen stark an die Parasitierung von Zikadenmännchen angepasst sind, die ein offen liegendes, membranöses Tymbalorgan haben. Genau wie bei *O. rimosa*, finden die Fliegen das Tymbalorgan von *M. cassini* und injizieren eine Larve.

Die Fliegenlarven entwickeln sich schneller in ihrem natürlichen Wirt *O. rimosa* (siehe auch 3.2.4.) als in *M. cassini*. Die periodische Zikade ist also offensichtlich weniger gut für die Entwicklung des Parasitoiden geeignet als der natürliche Wirt, da die Fliegenlarven in keinem Versuch ihre Entwicklung im fremden Wirt zu Ende führen konnten.

Die Versuche haben gezeigt, dass *Emblemasoma auditrix* generell auch andere Zikadenarten als den natürlichen Wirt *Okanagana rimosa* infizieren kann. Die Wirtsspezifität der Fliegen liegt demnach wahrscheinlich nicht in der Wirtssuche und auch nicht im Infektionsverhalten begründet. Die Tatsache, dass eine vollständige Entwicklung in *Magicicada cassini* nicht

möglich war, spricht eher dafür, dass die Fliegenlarven sich speziell an die Anatomie und Physiologie von *Okanagana rimosa* angepasst haben.

4.3.2. *Einfluss von Parasitoiden auf die Evolution periodischer Zikaden*

Wirte können durch Änderungen im Lebenszyklus, im Verhalten und durch die Veränderung von Reizemissionen das Risiko einer Parasitierung verringern (Cade 1983; Zuk, Simmons et al. 1995). Gerade die letztgenannte Strategie könnte bei der Bildung der unterschiedlichen Lockgesänge von periodischen Zikaden eine wichtige Rolle gespielt haben. Es gibt drei morphologisch schwer unterscheidbare Zikadenarten, die sympatrisch vorkommen können und einen 17 jährigen Entwicklungszyklus haben. Die Populationen aller drei Arten kommen zeitgleich als Adulte im Habitat vor. Gut zu unterscheiden sind die Arten vor allem durch ihre unterschiedlichen Gesänge (Young und Josephson 1983).

Der Lockgesang von *Magicicada septemdecim* zeichnet sich, im Gegensatz zu anderen Arten mit vergleichbarer Körpergröße, durch eine sehr niedrige Trägerfrequenz aus. Zur Artbildung bei periodischen 13-jährigen Zikaden ist nur ein Unterschied von 300Hz zwischen den Lockgesängen zweier Arten notwendig (Cooley, Simon et al. 2003), sehr viel weniger also als der Unterschied zwischen *M. septemdecim* und den anderen Zikadenarten (etwa 5kHz).

Somit erscheint es wahrscheinlicher, dass andere selektive Einflüsse auf die Bildung der niedrigen Trägerfrequenzen im Lockgesang gewirkt haben könnten, z.B. der Prädationsdruck durch einen akustisch jagenden Parasitoiden. Eine solche evolutionäre Entwicklung zu einer niedrigeren Gesangsfrequenz wurde bereits beim Wirt einer akustisch jagende Raupenfliege in Australien angenommen (Römer und Bailey 1998). Mechanisch betrachtet ist die niedrige Frequenz bei *M. septemdecim* eine Folge reduzierter Steifheit des Tymbalorgans (Young und Josephson 1983). Dieser Umstand birgt vielleicht noch einen weiteren Vorteil gegen eine eventuelle Parasitierung. Bei parasitierten *O. rimosa* (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004) und auch bei parasitierten *M. cassini* sind bei den meisten Tieren eine oder mehrere der steifen Kutikularrippen zerbrochen. Ein flexibleres Tymbal würde eventuell nicht zerbrechen und somit eine Parasitierung verhindert werden. Zur Klärung dieser Frage müssten Infektionsexperimente mit *M. septemdecim* durchgeführt werden.

Die Daten dieser Arbeit suggerieren einen selektiven Einfluss eines möglichen Parasitoiden an zwei Stellen des Evolutionsprozesses. Zum einen könnte, wie oben bereits dargelegt, der Druck des Parasitoiden zum ungewöhnlichen Gesang und somit zur Artbildung von *M. septemdecim* geführt haben. Dagegen spricht allerdings, dass der 17 jährige Entwicklungszyklus älter ist, als die Artbildung von *Magicicada septemdecim*.

Zum anderen könnte der Parasitierungsdruck zur Ausbildung des 17jährigen Entwicklungszyklus beigetragen haben, wodurch der Parasitoid letztlich ausgestorben ist, oder seine Aktivität auf den heutigen Wirt *O. rimosa* beschränkte.

Betrachtet man die geographische Verbreitung von *M. cassini* und *M. septemdecim*, fällt Folgendes auf: *M. cassini* kommt vornehmlich im Südosten der USA vor, während *M. septemdecim* hauptsächlich im Nordosten zu finden ist (Lloyd und Dybas 1966). In diesen Regionen kommt auch *O. rimosa* heute vor, auch wenn das Verbreitungsgebiet nur zum Teil mit dem, der periodischen Arten, überlappt. Eventuell kam *E. auditrix* oder ein naher Verwandter früher in einem größeren Verbreitungsgebiet vor. Als sich die Periodizität der Magicicada-Gruppe entwickelte, wichen die Fliegen entweder auf *O. rimosa* aus, oder beschränkten sich auf die Parasitierung dieser Art.

Ein Indiz, dass für das Ausweichen auf den Wirt *O. rimosa* sprechen könnte, ist die fehlende Synchronisation im Lebenszyklus von Parasitoid und Wirt. Wie in Abschnitt 4.4. genauer dargelegt wird, überschneiden sich das zeitliche Vorkommen von *E. auditrix* und *O. rimosa* nur zum Teil. Wenn es also wahr wäre, dass *E. auditrix* oder ein nahe verwandter Vorfahre vornehmlich die heute periodischen Zikadenarten parasitiert hätte, dann müssten die Parasitoide gut an deren Lebenszyklus angepasst sein. Tatsächlich überschneidet sich die Aktivitätszeit der adulten *E. auditrix* perfekt mit dem Vorkommen von *M. cassini*. Diese Indizien sprechen also dafür, dass *E. auditrix* oder ein ausgestorbener Vorfahre ein Parasitoid der heutigen periodischen Zikaden gewesen sein könnte. Im folgenden Abschnitt werden aber auch noch weitere mögliche Gründe für die fehlende Synchronisation der Lebenszyklen von *E. auditrix* und *O. rimosa* diskutiert.

4.4. Parasitierungsraten natürlicher *Okanagana rimosa* Populationen

Parasitoide können immensen Einfluss auf die Populationsdichte ihrer Wirte haben (Hassel und Waage 1984; Smith 1996; Brewer und Elliott 2004; Stireman, O'Hara et al. 2006). Deswegen liegen Populationsdichten von herbivoren Insekten oftmals weit unterhalb der Kapazität, die das Ökosystem eigentlich tragen könnte (Stubbs 1977). In der vorliegenden Arbeit wurden Parasitierungsraten natürlicher Populationen von *Okanagana rimosa* mit der parasitoiden Fliege *Emblemasoma auditrix* erhoben. Die Ergebnisse sollen im Folgenden auf die Frage hin diskutiert werden, ob, und wenn ja welchen Einfluss der Parasitoid auf die Wirtspopulation hat.

Soper veröffentlichte bereits 1976 Parasitierungsraten von *Emblemasoma auditrix* an *Okanagana rimosa*. In seiner Studie wurden Männchen und Weibchen von *Okanagana*

rimosa gleichermaßen untersucht. Zikadenweibchen werden aber nur im Ausnahmefall infiziert. Die Wirtsfindung und Infektion von *E. auditrix* ist vollkommen auf die Männchen ausgelegt (Lakes-Harlan, Stölting et al. 2000; Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Aus diesem Grund wurden nur sie in der vorliegenden Arbeit für die Auswertung der Parasitierungsraten berücksichtigt. Die von Soper ermittelten Parasitierungsraten sind folglich mit 0.2-19% für die Gesamtpopulation im Vergleich zu den in dieser Arbeit vorliegenden Werten (9%-57%) niedriger. Bei einem Geschlechterverhältnis von 50:50 lägen die, in dieser Arbeit, vorliegenden Werte also bei 4,5-28,5% für die Gesamtpopulation, was den Werten aus Sopers Arbeit schon sehr viel näher käme.

Aus anderen Parasitoid-Wirt-Systemen ist bekannt, dass bereits Parasitierungsraten von 20% einen regulierenden Einfluss auf die Wirtspopulationen haben können (Roland 1995; Brewer und Elliott 2004). Allerdings werden, wie gesagt, bei *O. rimosa* ausschließlich die Männchen parasitiert. Einen partiellen Verlust von Männchen kann eine Population wahrscheinlich ausgleichen, da ein Männchen mehrere Weibchen begatten kann. Auf diese Weise kann die Vermehrungsrate relativ konstant bleiben, auch wenn ein Teil der Männchen parasitiert wird. Um einen signifikanten Effekt auf die Population des Wirtes haben zu können, müssten die Fliegen wahrscheinlich schon sehr viel höhere Parasitierungsraten erreichen. An einzelnen Untersuchungstagen konnten die Parasitierungsraten zwar bis zu 80% betragen. Diese Werte blieben allerdings nicht über die gesamte Zikadensaison konstant hoch, sondern sanken im Laufe der Zeit stark ab (z.B. Untersuchungsgebiet Grayling² im Jahr 2002: Parasitierungsraten zwischen 80% und 22%). Schwankungen im Parasitierungslevel sind auch bei einigen anderen parasitoiden Fliegen bekannt (Walker und Wineriter 1991; Allen 1995). Warum aber sinken die Werte bei *E. auditrix* und *O. rimosa* so stark?

Wahrscheinlich liegt es daran, dass die Populationsmaxima von Parasitoid und Wirt nicht gleich sind. Es scheint so, als erreiche *O. rimosa* ihre höchsten Individuendichten häufig erst, wenn *E. auditrix* nicht mehr im Habitat vorkommt. Die Fliegen tauchen vor ihren Wirten im Habitat auf und kommen dann nicht in der gesamten Lebensspanne der Zikaden vor. Deshalb nehmen die Parasitierungsraten mit der Zeit ab, bis gar keine parasitierten Zikaden mehr gefunden werden. Spätestens ab diesem Zeitpunkt können sich die Zikaden unbedrängt von den Parasitoiden vermehren. Wir können also aus unseren Daten abschließend die Hypothese ableiten, dass der Einfluss von *E. auditrix* allein vermutlich keinen großen Effekt auf die Stärke der Wirtspopulationen hat. Dabei spielen wahrscheinlich, wie gesagt, vor allem die unterschiedlichen Aktivitätsmaxima von Parasitoid und Wirt und die Tatsache, dass nur männliche Zikaden parasitiert werden, wichtige Rollen. Die Datenlage ist für konkretere

Aussagen leider nicht ausreichend. Vor allem Daten über die Populationsstärke und Gesangsaktivität der Wirte wären von Nöten, um genauere Schlüsse ziehen zu können.

Das zuvor Gesagte wirft eine weitere Frage auf: Warum kommen die Fliegen nicht die gesamte Aktivitätsspanne ihrer Wirte vor? Im Folgenden sollen zwei sehr verschiedene Hypothesen bezüglich dieser Frage diskutiert werden.

1. Die Zikaden weichen den Parasitoiden aus, indem sie ihren Hauptschlupf auf einen späteren Zeitpunkt verschieben.
2. Die Parasitoide vermeiden eine Konkurrenzsituation mit einem anderen Parasiten, der später im Jahr auftritt.

Zunächst werden einige Gedanken zur ersten Hypothese geäußert. Die Idee, dass Insekten ihren Lebenszyklus modulieren, um Parasiten oder Prädatoren auszuweichen, wurde für verschiedene Systeme geäußert. Bekanntestes Beispiel sind wohl die periodischen Zikaden, bei denen die Adulten nur alle 17 bzw. 13 Jahre schlüpfen (Williams und Simon 1995; Goles, Schulz et al. 2001), ein Lebenszyklus also, der die Anpassung eines Parasiten oder Parasitoiden extrem unwahrscheinlich macht. Es gibt bislang keine Hinweise darauf, dass *O. rimosus* ihren Lebenszyklus in der Art geändert haben könnte, dass die Tiere zu einem späteren Zeitpunkt in der Saison schlüpfen oder, dass ihre Aktivität sich nach dem Verschwinden der Parasitoiden erhöht. Indizien für solch ein Phänomen könnten nicht vom Parasitoiden befallene Zikadenpopulationen liefern. Hier würde man bei Annahme der Hypothese erwarten, dass die Hauptaktivität und die größte Populationsstärke zeitlich vor dem parasitierten Populationen liegen würden. Leider konnten bislang keine solche nicht parasitierte Population gefunden werden.

Als nächstes soll die zweite aufgestellte Hypothese diskutiert werden, nach der die Konkurrenz mit einem anderen Parasiten der Grund für die nicht synchronen Lebenszyklen von *E. auditrix* und *O. rimosus* sein könnte. Der Kandidat für einen möglichen Konkurrenten von *E. auditrix* ist ein Pilz, *Massospora levispora*, der vornehmlich später als die Fliegen in der Zikadensaison vorkommt (Lakes-Harlan, mündl. Mitteilung). Der Pilz nimmt im Laufe seiner Entwicklung das gesamte Abdomen der Zikade ein. Auch die Fliegenlarven ernähren sich im Laufe ihrer Entwicklung zunächst von den Geweben im Abdomen des Wirtes. Um zu überprüfen, ob es für *E. auditrix* überhaupt notwendig ist, diesem pathogenen Pilz auszuweichen, müsste geklärt werden, ob die Anwesenheit des Pilzes die Entwicklung der Fliegenlarven beeinträchtigt. Dies könnte durch Experimente festgestellt werden, bei denen

mit *Massospora levispora* infizierte Zikadenmännchen zusätzlich mit *E. auditrix* infiziert würden. Würden die Fliegen in ihrer Entwicklung beeinträchtigt oder nicht?

Beide geschilderten Hypothesen zur Klärung der Frage, warum *E. auditrix* nicht die gesamte Wirtssaison zur Ablage ihrer Larven nutzen kann, könnten natürlich auch zusammen wirken. Eine abschließende Klärung könnte nur durch weitere Untersuchungen erreicht werden. Eine Antwort auf die Frage warum die Lebenszyklen von Parasitoid und Wirt sich nur teilweise überschneiden steht also weiterhin aus.

4.5. Reduktion von Larvenzahlen bei *E. auditrix*

In meiner Diplomarbeit beschrieb ich erstmals ein Phänomen, das sich nach mehreren Untersuchungsjahren und Versuchsserien letztlich erklären lässt. Bei im Labor gehaltenen Weibchen von *Emblemasoma auditrix* reduzierten sich im Laufe der Zeit die Larvenzahlen der Fliegen (de Vries 2003). Warum sanken die Larvenzahlen, obwohl im Labor keine Ablagemöglichkeiten in Form von natürlichen Wirten vorlagen?

Es wurden zwei verschiedene Hypothesen experimentell überprüft:

1. Die Perzeption eines attraktiven akustischen Reizes kann bei *E. auditrix* die Larvenablage auslösen.
2. Die Larven fressen sich gegenseitig im Uterus des Muttertieres auf, betreiben also pränatalen Kannibalismus.

4.5.1. Einfluss akustischer Reize auf die Larvenablage bei *E. auditrix*

Die erste Hypothese wurde inspiriert durch Ergebnisse, die bei einer anderen akustisch jagenden parasitoiden Fliege gefunden wurden. Für *Homotrixa alleni* (Tachinidae) ist bekannt, dass die reine Wahrnehmung des Lockgesanges ihres Wirtes *Sciarasaga quadrata* zur Ablage von Larven führen kann (Allen, Kamien et al. 1999). Unsere Untersuchungen schließen einen solchen Mechanismus bei *Emblemasoma auditrix* nahezu aus. Ich konnte während Phonotaxisversuchen mit *E. auditrix* nie die spontane Ablage einer Larve beobachten, obwohl ich viele Tiere intensiv und wiederholt dem Lockgesang von *O. rimosa* ausgesetzt habe. Auch beim späteren Durchsuchen der Käfige, in denen die Tiere gehalten wurden, waren nie abgelegte Larven zu finden. Obwohl die Larven sehr klein sind und an der Luft sicherlich schnell austrocknen würden, was sie schwerer auffindbar machen würde, hätten zumindest einige gefunden werden müssen. Die ca. 40 untersuchten Fliegen, deren Käfige täglich auf das Vorhandensein freier Larven überprüft wurden, haben innerhalb von 12 Tagen im Schnitt ca. 11 Larven verloren, also insgesamt etwa 400 Larven.

Der Grund, warum bei *Homotrixa* im Gegensatz zu *Emblemasoma* ein adäquates Wirtssignal allein ausreicht, um das Ablageverhalten auszulösen, liegt wahrscheinlich in der unterschiedlichen Ablagestrategie der beiden Fliegenarten. *Homotrixa* legt ihre Larven, bei denen es sich um bewegliche Planidien handelt, häufig einige Zentimeter entfernt vom Wirt ab (Allen, Kamien et al. 1999). Die Larven warten dann darauf, dass ein Wirt vorbeikommt oder suchen aktiv nach ihm. Jedenfalls müssen die adulten Fliegen keinen physischen Kontakt zum Wirt haben, um ihre Larven abzulegen. Die Situation bei *E. auditrix* ist anders. Die Fliegen haben ein hochspezifisches Infektionsverhalten entwickelt, bei dem sie letztlich ihre Larven direkt durch das Lauterzeugungsorgan in den Wirt injizieren (Schniederkötter und Lakes-Harlan 2004). Die Larven vorher abzulegen, würde also nicht zum Infektionserfolg führen. Alle genannten Überlegungen und Daten führen also zu dem Schluss, dass die Perzeption des Lockgesanges von *Okanagana rimosa* nicht zur Larvenablage bei *Emblemasoma auditrix* führt. Ein solcher Mechanismus ist als Grund für die sich verringernden Larvenzahlen also nicht anzunehmen.

4.5.2. Verringerung der Larvenzahlen durch pränatalen Kannibalismus

Die zweite genannte Hypothese hingegen, nach der sich die Fliegenlarven durch pränatalen Kannibalismus gegenseitig reduzieren, wird durch so viele der gesammelten Daten unterstützt, dass sie mit großer Sicherheit als richtig angenommen werden kann. Kannibalismus ist ein häufiges Phänomen, das in fast allen untersuchten Tiergruppen schon beschrieben wurde. Die Gründe, die zu Kannibalismus führen, können dabei sehr vielfältig sein. Besonders häufige Ursachen sind extreme Umweltbedingungen oder Konkurrenz um Nahrungsquellen (Fox 1975; Polis 1981; Elgar und Crespi 1992). Selten hingegen wurden bisher Fälle von pränatalem Kannibalismus beschrieben. Der wohl am besten untersuchte Fall ist der Sandtigerhai (*Carcharias taurus*) (Wourms 1977). Bei diesen Tieren entwickelt sich pro Uterus je nur ein Jungtier, das mit einer erstaunlichen Größe (bis zu 105 cm) zur Welt gebracht wird. Zuvor frisst dieses Jungtier alle anderen Embryonen (bis zu 77, durchschnittlich 19) auf und macht im Uterus sogar aktiv Jagd auf seine Geschwister. Die enorme Größe, mit der die Tiere geboren werden, gewährleistet wahrscheinlich gute Überlebenschancen, da sie nur wenige potentielle Fressfeinde haben. Außerdem lernen die Tiere vielleicht schon im Uterus Jagdtechniken, die sie für ihr weiteres Überleben benötigen (Wourms 1977; Polis 1981). Weitere Hinweise auf pränatalen Kannibalismus gibt es bei Salamandern (Wourms 1977; Polis 1981) und Chimären (Lund 1980), wobei letzterer Fall auf fossilen Funden beruht. Der hier vorgestellte Fall bei *Emblemasoma auditrix*, ist der erste

Fall von pränatalem Kannibalismus für Invertebraten. In der Folge werden noch einmal alle wichtigen Ergebnisse rekapituliert und diskutiert, die zu diesem Schluss führen. Zunächst einmal ist die Tatsache an sich, dass die sinkenden Larvenzahlen nicht durch Ablage zu erklären sind, ein deutlicher Hinweis. Die Larven verlassen im Labor definitiv nicht das Innere des Fliegenweibchens. Eine alternative Erklärung außer pränatalem Kannibalismus wäre eine Absorption eines Teils der geschlüpften Larven durch das Fliegenweibchen. Die innere Struktur der Fliegen liefert aber keinerlei Hinweise auf einen solchen Mechanismus. Alle Larven schlüpfen gleichzeitig und befinden sich im Uterus (de Vries und Lakes-Harlan 2005). Es gibt keinerlei Strukturen, die eine Absorption einzelner Larven möglich machen würde.

Außerdem sprechen noch eine Reihe anderer Daten für die Theorie des pränatalen Kannibalismus. Die verbleibenden Larven nehmen innerhalb von 12 Tagen signifikant an Gewicht zu. Manche Larven sind nach 8-12 Tagen im Labor außerdem teilweise deutlich größer, als die Larven, die am Fangtag aus den Fliegen heraus präpariert wurden. Theoretisch könnte dieses Wachstum auch auf das Vorhandensein von Nährgewebe zurück zu führen sein. Es gibt bei anderen Fliegenfamilien Nährdrüsen, welche die Larven im Mutterleib nach dem Schlupf versorgen und wachsen lassen. Im Extremfall entwickelt sich dann nur eine Larve, die sich nach Verlassen des Mutterleibs ohne weitere Nahrungsaufnahme verpuppt. Dies ist in der Gattung *Glossina* der Fall, die die für den Menschen tödliche Schlafkrankheit übertragen können (Moloo 1976). Aber auch dieser Mechanismus scheidet für *E. auditrix* mit hoher Wahrscheinlichkeit aus. Ich fand bei meinen Untersuchungen keinen Hinweis auf Nährdrüsen. In der Literatur sind solche Strukturen bei Sarcophagiden auch bislang nicht beschrieben worden.

Die deutlichsten Hinweise, die für den pränatalen Kannibalismus sprechen, sind wohl die Überreste von Larven und Verletzungen von Larven, die sich im Uterus finden lassen. Von vielen Larven waren nur noch Kutikulareste zu finden. Am häufigsten befanden sie sich in Form der Mundhaken im Uterus. Offensichtlich werden die Mundhaken nicht von den anderen Larven gefressen. Wenn die Anzahl der in den Fliegen gefundenen Mundhaken und die Anzahl der intakten Larven addiert wurden (an Labortag₁₂), kam mit erstaunlicher Genauigkeit die Anzahl der Larven an Labortag₀ (also Fangtag) heraus. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen zeigten bei einem gewissen Prozentsatz von Larven tiefe Verletzungen in der Kutikula. An Labortag₀ wurden solche Verletzungen nur bei 10% der untersuchten Tiere gefunden, während es an Labortag₁₂ 30% waren. Die

bisherigen Ausführungen in ihrer Gesamtheit betrachtet lassen den Schluss zu, dass die reduzierten Larvenzahlen im Labor die Folge von pränatalem Kannibalismus waren.

Um auszuschließen, dass es sich bei den im Labor beobachteten Phänomenen um Artefakte handelt, die durch die Haltung bedingt werden, wurde an Tag12 nochmals eine Freilandprobe genommen. Es zeigte sich, dass auch bei diesen Fliegen zu 60% Kutikulareste (Tag12 im Labor = 80%) (z.B. einzelne Mundhaken) zu finden waren. Auf weitere Proben aus dem Freiland wurde verzichtet, da nie gesagt werden könnte, ob sinkende Larvenzahlen durch Ablage oder durch Kannibalismus entstehen.

Nachdem die Ergebnisse mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine Reduktion der Larvenzahlen durch pränatalen Kannibalismus hindeuten, stellt sich die Frage, ob aktiver oder passiver Kannibalismus vorliegt? Bei aktivem Kannibalismus tötet ein Individuum ein anderes vor der Mahlzeit, während bei passivem Kannibalismus nur bereits tote Artgenossen verspeist werden.

Generell ist aggressives Verhalten postnatal zwischen Individuen der gleichen Art bei Parasitoidenlarven nicht unbekannt. Bei vielen Arten führen die Larven im Wirt einen regelrechten „Krieg“ um die Ressourcen, die der Wirtsorganismus bietet (Polis 1981; Brodeur und Boivin 2004). Dabei töten sich die Larven aktiv oder bekämpfen ihre Mitstreiter passiv, z.B. durch die Verknappung von Sauerstoff (Brodeur und Boivin 2004). Auch Kannibalismus kommt in diesem Zusammenhang vor (Heslin und Merritt 2005). Im Wirtsorganismus kann ein solches Verhalten auch tatsächlich von Vorteil sein, um Nahrungskonkurrenten auszuschalten. Aber stellt man sich Ähnliches für den Uterus der Mutter vor, wären die Folgen wahrscheinlich fatal. Konsequenter Weise müsste das Ergebnis solcher intrauterinen Aggressionen dazu führen, dass nur eine oder wenige Larven überleben, so wie das beim Sandtigerhai der Fall ist. Bei Dipteren sind Fälle bekannt (Gattung *Toxorynchites*), in denen die Larven geradezu in einen „Tötungsrausch“ verfallen, bei dem sie alle anderen Individuen umbringen, die sich in ihrer Nähe aufhalten (Corbet und Griffiths 1963). Ein solch aggressives Verhalten gibt es bei *E. auditrix* nicht, zumindest nicht im Uterus. Es bleiben häufig auch nach mehreren Wochen im Labor noch relativ viele Fliegenlarven am Leben. Außerdem wiesen viele der toten Larven in *E. auditrix* keine sichtbaren äußeren Verletzungen auf, was bei Allen zwangsläufig der Fall hätte sein müssen, wenn sie von ihren Geschwistern getötet worden wären.

In fast allen Proben, die im Laufe dieser Arbeit untersucht wurden, waren tote Larven im Uterus der Fliegen zu finden. In manchen Fällen stieg der Prozentsatz der Toten zunächst an und gegen Ende der Untersuchungszeit wurden wieder weniger tote Larven gefunden.

Woran, wenn nicht durch aggressives Verhalten ihrer Geschwister, könnten die Tiere gestorben sein? Wenn die adulten Fliegen mit der Wirtssuche beginnen, sind bis zu 50 Larven im Uterus vorhanden (de Vries und Lakes-Harlan 2005). Der Larvensack sieht dann prall gefüllt aus und es gibt so gut wie keinen Freiraum für die Larven. Es wäre durchaus denkbar, dass die Larven unter diesen Bedingungen unter Sauerstoffmangel leiden und einige Larven könnten daran sterben. Es wäre auch möglich, dass einige Tage im Mutterleib ohne Nahrung für die Larven schon zuviel sind und ein gewisser Anteil von ihnen einfach verhungert. Die Überlebenden fressen dann eventuell die Toten auf, worauf der wieder absinkende Anteil toter Larven bei einigen Versuchsreihen hindeutet.

Letztlich kann, mit den in dieser Arbeit durchgeführten Versuchen, die Frage nach aktivem oder passivem Kannibalismus nicht geklärt werden, obwohl es mehr Hinweise für passiven Kannibalismus gibt. Es wäre aber auch denkbar, dass beide Formen vorkommen können.

Welchem Zweck könnte der pränatale Kannibalismus bei *E. auditrix* dienen und welche Auswirkungen hat er auf die Fitness der Tiere? Für einige Insekten ist es bekannt, dass sich Kannibalismus positiv auf ihre Fitness auswirkt (Heslin und Merritt 2005; Perry und Roitberg 2005). Z.B. erhöht die Köcherfliege *Asynarchus nigriculus* durch Kannibalismus im Larvenstadium ihr Körpergewicht um 30-40% und ihre Fruchtbarkeit um 30% im Vergleich zu Larven, die keinen Kannibalismus zeigten (Wissinger, Steinmetz et al. 2004).

Es wäre möglich, dass die Larven von *E. auditrix* eine Futterquelle benötigen, um im Uterus der Mutter bis zur Ablage in einen geeigneten Wirt überleben zu können. Gerade in Zeiten von Nahrungsknappheit kann Kannibalismus eine Alternative sein, um Unterversorgungen mit Nährstoffen zu beheben und seine Fitness zu steigern (Koenraad und Takken 2003; Simpson, Sword et al. 2006; Wise 2006). Im Labor überleben die Weibchen von *E. auditrix* ca. drei Wochen, manchmal sogar länger (de Vries 2003). Zwar fehlen für das Freiland genaue Daten, aber wenn wir davon ausgehen, dass die Fliegen dort eine ähnliche Lebensspanne haben, dann müssen zumindest einige der Larven mehrere Wochen im Uterus überleben. Da, wie bereits erwähnt, maternale Nährgewebe fehlen, wären die eigenen Geschwister die einzige alternative Nahrungsquelle. Ein solcher Mechanismus ist postnatal nicht unbekannt, sondern sogar für mehrere Gruppen belegt (Alexander 1974; Perry und Roitberg 2005). Im Extremfall bilden Weibchen einer Spezies sogar spezielle Futtereier, die für die Ernährung ihres Nachwuchses vorgesehen sind (Polis 1981; Perry und Roitberg 2005; Perry und Roitberg 2006).

Wie im Abschnitt zuvor schon erwähnt wurde, gibt es Hinweise darauf, dass die Fliegenlarven eventuell vorwiegend oder ausschließlich bereits tote Geschwister fressen, die

nicht durch aggressives Verhalten gestorben sind. Die toten Larven zu Verzehren hätte neben der Nahrungskomponente eventuell noch einen weiteren Vorteil. Die lebenden Larven könnten durch den Verzehr ihrer toten Geschwister dafür sorgen, dass eventuelle Giftstoffe, die beim Verwesen entstehen könnten, minimiert würden.

Emblemasoma auditrix hat mit durchschnittlich 38 Larven eine vergleichsweise geringe Anzahl potentieller Nachkommen (de Vries und Lakes-Harlan 2005). Ist es für die Fitness der Fliegenweibchen nicht von großem Nachteil, von diesen ohnehin schon wenigen zur Verfügung stehenden Larven, einige auch noch durch pränatalen Kannibalismus zu verlieren? Es sprechen einige Ergebnisse aus früheren Untersuchungen dafür, dass die Anzahl der Nachkommen von *E. auditrix* durch pränatalen Kannibalismus, nicht besonders stark beeinflusst würde. Die Populationsstärken des Wirtes, *Okanagana rimosa*, können von Jahr zu Jahr erheblichen Schwankungen unterworfen sein (Williams und Simon 1995). In Jahren mit starken Populationen kann *E. auditrix* ihre Larven wahrscheinlich ziemlich schnell, innerhalb weniger Tage ablegen (de Vries und Lakes-Harlan 2005), so dass die Verluste durch pränatalen Kannibalismus eher gering bleiben würden. Ist die Dichte der Zikaden dagegen gering, schaffen es die Fliegen ohnehin nicht alle ihre Larven innerhalb ihrer Lebensspanne abzulegen (de Vries und Lakes-Harlan 2005). In diesen Jahren würden die Verluste durch pränatalen Kannibalismus also auch keinen negativen Effekt auf die Zahl der Nachkommen haben. Im Gegenteil! Dadurch dass die Larven eine Nahrungsquelle im Uterus haben, können sie länger überleben und sogar an Gewicht zunehmen. Eventuell ist pränataler Kannibalismus sogar ein Mechanismus, der es in solchen Jahren überhaupt möglich macht, dass Fliegen auch nach mehreren Wochen der Wirtssuche noch gesunde und kräftige Larven ablegen können.

Es sind aber auch Fälle vorstellbar, in denen pränataler Kannibalismus einen Nachteil für die Fliegenlarven darstellen könnte. Während unserer Untersuchungen wurden vereinzelt Larven gefunden, die viel größer als ihre Geschwister waren. Es ist unklar, ob sie den Uterus der Mutter überhaupt noch hätten verlassen können. Es ist erstaunlich, dass sich die Fliegenlarven, wenn sie einmal anfangen Nahrung aufzunehmen, nicht häuten. Die Ergebnisse aus Infektionsversuchen haben gezeigt, dass die Tiere sich schon nach einem Tag im Wirt zur L2-Larve häuten können. Unsere Untersuchungen zeigen außerdem, dass die Fliegenlarven im Wirt innerhalb kürzester Zeit (2-3 Tage) nahezu sämtliche verfügbaren Gewebe aufnehmen können. Es muss also Mechanismen geben, die sich im Uterus hemmend auf die Fraßaktivität der Larven auswirken und die Häutung wahrscheinlich unterdrücken.

Als abschließenden Punkt möchte ich die potentielle Verbreitung von pränatalem Kannibalismus bei Invertebraten diskutieren. Im Prinzip kommen alle Gruppen für dieses Phänomen in Frage, die ovovivipar sind und bei denen der Nachwuchs längere Zeit zusammen im Uterus verbleibt. Zu erwarten wäre das Phänomen vermutlich bei einigen weiteren Fleischfliegen, da alle Vertreter der Familie lebende Larven ablegen (Pape 1996). Weniger dürfte pränataler Kannibalismus bei Arten vorkommen, die einen großen Teil oder sogar alle Nachkommen auf einmal ablegen. Aber es gibt einige parasitoide Fleischfliegen, die sich über einen längeren Zeitraum auf Wirtssuche befinden (Feener und Brown 1997) und bei denen pränataler Kannibalismus durchaus zu erwarten wäre.

4.6. Abschlussbetrachtung und Ausblick

In der vorliegenden Arbeit wurden verschiedene Schritte des Parasitierungsprozesses von *Emblemasoma auditrix* an ihrem Wirt *Okanagana rimoso* untersucht. Aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit und aus den Ergebnissen früherer Arbeiten kann gefolgert werden, dass die Parasitoide einen hohen Aufwand für jeden einzelnen ihrer Nachkommen betreiben. Die Fliegen zeigen aufwendiges Verhalten bei der Wirtssuche und der Wirtsakzeptanz und nutzen mindestens drei Sinnesmodalitäten (Gehör, Sehsinn und Tastsinn), um einen Wirt erfolgreich zu infizieren. Wenn die Tiere einen Wirtsgesang wahrnehmen, zeigen sie erhöhte Reaktivität und erweitern dadurch eventuell das Spektrum nutzbarer akustischer Reize (z.B. Flügelschlagen des Wirtes). Auch der direkte physische Kontakt zum Wirt während der Infektion, die vergleichsweise geringe Anzahl von potentiellen Nachkommen und die Tatsache, dass *E. auditrix* ein solitärer Parasitoid ist, der bei jedem Infektionsvorgang nur eine Larve ablegt, sprechen für einen hohen Aufwand für jeden Nachkommen. Unter diesen Voraussetzungen wäre es für *E. auditrix* sinnvoll, Wirte diskriminieren zu können. Diese Fähigkeit wurde bei den Fliegen jedoch nicht gefunden. Nichts desto trotz war die Anzahl von Doppelinfektionen im Freiland so gering, dass ein Mechanismus zur Vermeidung von Superparasitismus wahrscheinlich ist. Es stellte sich heraus, dass die parasitierten Wirte im Laufe der Infektion ihre Fähigkeit Gesänge zu produzieren gänzlich verlieren. Die spontane Produktion von Gesängen war schon am 2. Infektionstag deutlich geringer als bei nicht parasitierten Wirten. Ob diese schnelle Reduktion von Lockgesängen auf die Aktivität der Fliegenlarven oder auf den Infektionsvorgang an sich zurückzuführen ist, konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht geklärt werden.

Der hohe Aufwand, den die adulten Fliegen betreiben, geht einher mit einem hohen Anpassungsgrad an den Wirtsorganismus auf verschiedenen Ebenen des Parasitierungsprozesses.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde zum ersten Mal das Richtungshören der Fliegen untersucht. Es zeigte sich, dass *E. auditrix* durch teilweise mehrfaches Lateralisieren in der Lage ist, sich testwinkelabhängig zu einer Schallquelle zu drehen. Des Weiteren erkennen die Tiere nach minimalen Intensitätsunterschieden, wenn sie sich von einer Schallquelle entfernen. Offensichtlich erkennen die Tiere auch, wenn eine Schallquelle über ihnen liegt. Die Tiere verfügen somit über erstaunliche Fähigkeiten Schallquellen zu orten. Weitere Studien zum Thema dreidimensionale akustische Orientierung wären wünschenswert, da nicht geklärt ist, über welche Mechanismen die Tiere verfügen. Im Bereich Phonotaxis sind weitere hochinteressante Fragen offen. Wie wird die Phonotaxis bei *E. auditrix* auf neuronaler, chemischer und molekularer Ebene ausgelöst? Warum zeigen z.B. offensichtlich nur gravide Weibchen Phonotaxis und wo liegt der Unterschied zu den virginellen Tieren, welche im Labor bislang nie Phonotaxis zeigten (Lakes-Harlan, mündl. Mitteilung).

Fest steht, dass die Fliegen ein hoch angepasstes und effizientes Verhalten zur Ortung des Wirtsgesanges entwickelt haben. Auch das Infektionsverhalten ist sehr stark an einen speziellen Wirt angepasst, da ausschließlich Zikadenmännchen infiziert werden können. Scheinbar sind aber nicht nur die adulten Fliegen stark an *Okanagana rimosa* angepasst, sondern auch deren Larven. Hinweis dafür ist die Tatsache, dass sich die Fliegenlarven nicht erfolgreich in einer anderen Zikadenart (*Magiccada cassini*) entwickelt haben. Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass es sich bei *Emblemasoma auditrix* um einen hoch spezialisierten Parasitoiden handelt, der ein faszinierendes Objekt zur Untersuchung coevolutiver Prozesse zwischen Parasitoid und Wirt darstellt. Im Zusammenhang mit Coevolution bleiben bislang vor allem Fragen nach eventuellen Gegenstrategien seitens der Wirte offen. Um solche Gegenstrategien untersuchen zu können, wäre allerdings eine unparasitierte Population von *O. rimosa* wünschenswert und eine Solche wurde bislang noch nicht gefunden.

Das Hauptproblem für weiter führende und tiefer gehende Studien, vor allem bei mechanistischen Fragen, liegt in der Tierbeschaffung. Die Fliegen kommen nur 4-5 Wochen im Jahr in ihren natürlichen Habitaten vor und können nicht gezüchtet werden. Ein tägliches Arbeiten ist mit den Tieren also nicht möglich und das erschwert vor allem aufwendige Versuche, bei denen es wichtig ist über einen längeren Zeitraum ein geeignetes Versuchsdesign zu erarbeiten.

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden verhaltensökologische Studien an der parasitoiden Fliege *Emblemasoma auditrix* und ihrem Wirt *Okanagana rimosa* durchgeführt. *E. auditrix* hat im Prothorax ein Tympanalorgan entwickelt, mit dem sie Lockgesänge des Wirtes wahrnehmen kann. Die Fragestellungen der Untersuchungen beschäftigten sich insbesondere mit diesem bislang selten gefundenen Mechanismus zur Wirtsfindung.

Teil 1: Phonotaxis

Die positive Phonotaxis von *Emblemasoma auditrix* beginnt mit typischen Drehreaktionen. Bei einer Diskrepanz zwischen Schallquelle und Längsachse der Fliegen (Testwinkel) von 100° zeigen die Tiere 2-4 kleine Einzeldrehungen, bevor sie sich laufend dem Lautsprecher nähern. Die Fliegen lateralisieren wahrscheinlich mehrfach und gelangen so in eine gute Startposition zur Schallquelle. Dieser Mechanismus funktioniert nicht in allen Bereichen des Schallfeldes gleich gut. Bei hohen Testwinkeln von $140-180^\circ$ starten die Fliegen oft von der Schallquelle weg (negative Phonotaxis). Vermutlich können die Tiere nur aus der Bewegung heraus feststellen, ob eine Schallquelle von hinten oder vorne kommt.

Die Selektivität für akustische Signale lässt bei im Labor gehaltenen *E. auditrix* mit dem Alter nach. Die Fliegen zeigen nach spätestens zwei Wochen positive Phonotaxis auf Reize, auf die sie am Anfang der Versuchszeit signifikant schlechter reagiert hatten.

E. auditrix kann abnehmende Intensitäten diskriminieren. Wenn die Tiere senkrecht von oben mit 80dB beschallt werden, laufen sie zunächst vom Startpunkt weg. Sie drehen durchschnittlich nach einem Intensitätsunterschied von 0,4dB SPL zum Startpunkt um und orientieren sich wieder zurück. Bei Beschallung von unten drehen die Tiere erst bei Unterschieden von durchschnittlich 3,8dB SPL.

E. auditrix kann durch die Perzeption eines attraktiven akustischen Signals (Motivationssignal) kurzfristig in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit versetzt werden. Messbar ist diese erhöhte Erregung durch die Tatsache, dass die Tiere, nachdem sie ein Motivationssignal vorgespielt bekommen, signifikant stärker auf normalerweise unattraktive Testreize reagieren.

Teil 2: Infektion und Parasitierung

E. auditrix nutzt zur Wirtsakzeptanz mechanische Reize in Form der Flügel des Wirtes. Somit brauchen die Fliegen drei verschiedene Sinnesmodalitäten, um erfolgreich einen Wirt zu infizieren. Die Nutzung akustischer und visueller Reize ist bereits bekannt.

Die Fliegen können grundsätzlich auch andere Singzikaden (*Magicicada cassini*) als *Okana-gana rimosa* infizieren. Die Wirtsspezifität liegt also nicht in der Wirtssuche begründet, sondern wahrscheinlich in der Physiologie des Wirtes, da sich keine der Fliegenlarven erfolgreich in einem fremden Wirt entwickeln konnte.

Die Dauer des Parasitierungsprozesses beträgt 5-8 Tage ab dem Zeitpunkt des Eintritts der Larve in den Wirt. Die ersten beiden Larvenstadien richten zumeist keine erkennbaren Schäden im Wirt an (Ernährung vermutlich über Hämolymphe), während das dritte Larvenstadium innerhalb von 3-4 Tagen alle verfügbaren Gewebe konsumieren kann.

Superparasitismus wurde bei Freilandproben selten (5%) gefunden. Es wurden aber keine Mechanismen zur Wirtsdiskriminierung bei *E. auditrix* gefunden. Die Aktivität der Fliegenlarven führt mit der Zeit zur vollständigen Einstellung der Gesangsaktivität der Wirte. Parasitierte Wirte produzieren schon am 2. Infektionstag weniger häufig Lockgesänge als gesunde Wirte. Somit erniedrigt die Parasitierung an sich oder die Aktivität der Larven das Risiko für Doppelinfektionen.

Liegt eine Doppelinfektion vor, so entwickelt sich nur eine Larve im Wirt weiter. Es gibt Hinweise, dass die überlebende Larve ihren Konkurrenten auf aktivem oder passivem Weg tötet.

Teil 3: Pränataler Kannibalismus

Die Larvenzahlen von *Emblemasoma auditrix* können sich im Uterus der Mutter durch pränatalen Kannibalismus reduzieren. Die Fliegenlarven benötigen während der mehrwöchigen Wirtssuche der Mutter eventuell Nahrungsressourcen, um nicht zu verhungern. Dabei bleibt unklar, ob die Larven durch aggressives Verhalten ihrer Geschwister oder andere Faktoren wie z.B. Sauerstoffmangel oder Verhungern umkommen.

6. Literaturverzeichnis

- Adamo, S. A., D. Robert, et al. (1995). "The response of an insect parasitoid, *Ormia ochracea* (Tachinidae), to the uncertainty of larval success during infestation." *Behav Ecol Sociobiol* **36**: 111-118.
- Alexander, R. D. (1974). "The evolution of social behavior." *Ann Rev Ecol Syst* **5**: 325-383.
- Alexander, R. D. and T. E. Moore (1958). "Studies on the acoustical behavior of seventeen-year cicadas (Homoptera: Cicadidae: Magicicada)." *Ohio J Sci* **58**: 107-127.
- Allen, G. R. (1995). "The biology of the phonotactic parasitoid, *Homotrixa* sp. (Diptera: Tachinidae), and its impact on the survival of male *Sciarasaga quadrata* (Orthoptera: Tettigoniidae) in the field." *Ecol Entomol* **20**: 103-110.
- Allen, G. R., D. Kamien, et al. (1999). "Larviposition, host cues, and planidial behavior in the sound-locating parasitoid fly *Homotrixa alleni* (Diptera: Tachinidae)." *J Insect Behav* **12**: 67-79.
- Arthur, A. P. (1962). "Influence of host tree on abundance of *Itoplectis conquisitor* (Say), a polyphagus parasite of the European shoot moth *Rhyacionia buoliana* (Schiff.)." *Can Ent* **94**: 337-347.
- Barraclough, D. A. and G. R. Allen (1996). "Two species of *Homotrixa* Villeneuve (Diptera: Tachinidae: Ormiini) from Southwestern Australia, with data on biology and ecology." *Austral J Entomol* **35**: 135-145.
- Brewer, M. J. and N. C. Elliott (2004). "Biological control of cereal aphids in North America and mediating effects of host plant and habitat manipulations." *Ann Rev Entomol* **49**: 219-242.
- Brodeur, J. and G. Boivin (2004). "Functional ecology of immature parasitoids." *Ann Rev Entomol* **49**: 27-49.

- Brodeur, J. and J. N. McNeil (1989). "Seasonal microhabitat selection by an endoparasitoid through adaptive modification of host behavior." *Science* **244**: 226-228.
- Brown, B. V. and D. H. Feener (1991). "Life history parameters and description of the larva of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae)." *J Nat Hist* **25**: 221-231.
- Buschbeck, E. and N. J. Strausfeld (1997). "The relevance of neural architecture to visual performance: phylogenetic conservation and variation in dipteran visual systems." *J Comp Neurol* **383**: 282-304.
- Cade, W. (1975). "Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song." *Science* **190**: 1312-1313.
- Cade, W. H. (1983). "Effects of fly parasitoids on nightly calling duration in field crickets." *Can J Zool* **62**: 226-228.
- Carter, M. C. and A. F. G. Dixon (1982). "Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae." *J Anim Ecol* **51**: 865-878.
- Chabi-Olaye, A., F. Schulthess, et al. (2001). "Host location and host discrimination behavior of *Telenomus isis*, an egg parasitoid of the african cereal stem borer *Sesamia calamistis*." *J Chem Ecol* **27**(4): 663-678.
- Charnov, E. L. and S. W. Skinner (1984). "Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasps." *Ins Behav Ecol* **67**(1): 5-21.
- Chow, F. J. and M. Mackauer (1986). "Host discrimination and larval competition in the aphid parasite *Ephedrus californicus*." *Ent Exp and Appl* **41**: 243-254.
- Colazza, S., G. Salerno, et al. (1999). "Volatile and contact chemicals released by *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) have a kairomonal effect on the egg parasitoid *Trissolcus basalus* (Hymenoptera: Scelionidae)." *Biological Control* **16**(3): 310-317.

- Cooley, J. R., C. Simon, et al. (2003). "Temporal separation and speciation in periodical cicadas." *Bio Science* **53**: 151-157.
- Corbet, P. S. and A. Griffiths (1963). "Observations on the aquatic stages of two species of *Toxorhynchites* (Diptera: Culicidae) in Uganda." *Proc R Entomol Soc London A* **38**: 125-135.
- Coupland, J. B. and G. Baker (1994). "Host distribution, larviposition behaviour and generation time of *Sarcophaga penicillata* (Diptera: Sarcophagidae), a parasitoid of conical snails." *Bull Entomol Res* **84**: 185-189.
- de Vries, T. (2003). Untersuchungen zur phonotaktischen Wirtssuche der parasitoiden Fliege *Emblemasoma auditrix* (Diptera: Sarcophagidae). Diplomarbeit. Institut für Zoologie und Anthropologie. Göttingen, Georg-August-Universität: 104.
- de Vries, T. and R. Lakes-Harlan (2005). "Phonotaxis of the female parasitoid *Emblemasoma auditrix* (Sarcophagidae, Diptera) in relation to number of larvae and age." *Zoology* **108**: 239-246.
- Doutt, R. L. (1959). "The biology of parasitic Hymenoptera." *Ann Rev Entomol* **4**: 161-182.
- Eggleton, P. and R. Belshaw (1993). "Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations." *Biol J Linn Soc* **48**: 213-226.
- Elgar, M. A. and B. J. Crespi (1992). *Cannibalism: ecology and evolution among diverse Taxa*. London, Oxford Univ Press.
- Feener, D. H. and B. V. Brown (1997). "Diptera as parasitoids." *Annu Rev Entomol* **42**: 73-98.
- Flanders, S. E. (1953). "Variations in susceptibility of citrus-infesting coccids to parasitization." *J Econ Entomol* **46**: 266-269.
- Fox, L. R. (1975). "Cannibalism in natural populations." *Ann Rev Ecol Syst* **6**: 87-106.

- Gandon, S., A. Rivero, et al. (2006). "Superparasitism evolution: adaptation or manipulation?" *Am Nat* **167**(1): 1-22.
- Gardner, S. M. and J. C. van Lenteren (1986). "Characterisation of the arrestment responses of *Trichogramma evanescens*." *Oecologia* **68**: 265-270.
- Gerhardt, H. C. (1994). "Selective responsiveness of long-range acoustic signals in insects and anurans." *Amer Zool* **34**: 706-714.
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton, Princeton University Press.
- Goles, E., O. Schulz, et al. (2001). "Prime number selection of cycles in a predator-prey model." *Complexity* **6**(4): 33-38.
- Gould, J. R., J. S. Elkinton, et al. (1992). "Superparasitism of gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae), larvae by *Parasetigena silvestis* (Robineau-Desvoidy) (Diptera: Tachinidae)." *Can Ent* **124**(3): 426-436.
- Harvey, J. A., K. Kadash, et al. (2000). "Differences in larval feeding behavior correlate with altered developmental strategies in two parasitic wasps: implications for the size-fitness hypothesis." *Oikos* **88**: 621-629.
- Hassel, M. P. (1968). "The behavioural response of a tachinid fly [*Cyzensis albicans* (Fall.)] to its host, the winter moth [*Operophtera brumata* (L)]." *J Anim Ecol* **37**: 627-639.
- Hassel, M. P. and J. K. Waage (1984). "Host-parasitoid population interactions." *Ann Rev Entomol* **29**: 89-114.
- Hedwig, B. and J. F. A. Poulet (2005). "Mechanisms underlying phonotactic steering in the cricket *Gryllus bimaculatus* revealed with a fast trackball system." *J Exp Biol* **208**: 915-927.

- Heinrich, R., B. Wenzel, et al. (2001). "A role for muscarinic excitation: control of specific singing behavior by activation of the adenylate cyclase pathway in the brain of grasshoppers." PNAS **98**(17): 9919-9923.
- Heller, K.-G., O. Helversen von, et al. (1997). "Indiscriminate response behaviour in a female bushcricket: sex role reversal in selectivity of acoustic mate recognition." Naturwissenschaften **84**: 252-255.
- Heslin, L. M. and D. J. Merritt (2005). "Cannibalistic feeding of larval *Trichogramma carverae*, parasitoids in moth eggs." Naturwissenschaften **92**: 435-439.
- Houben, D. and G. Gourevitch (1979). "Auditory lateralization in monkeys: an examination of two cues serving directional hearing." J Acoust Soc Am **66**: 1057-1063.
- Hubbard, S. F., I. F. Harvey, et al. (1999). "Avoidance of superparasitism: a matter of learning?" Anim Behav **57**: 1193-1197.
- Iwasa, Y., Y. Suzuki, et al. (1984). "Theory of oviposition strategy of parasitoids." Theor Popul Biol **26**: 205-227.
- Jones, R. L., W. J. Lewis, et al. (1971). "Host-seeking stimulant for parasite of corn earworm: isolation, identification and synthesis." Science **173**: 842-843.
- Koenraadt, C. J. M. and W. Takken (2003). "Cannibalism and predation among larvae of the *Anopheles gambiae* complex." Med Vet Entomol **17**: 61-66.
- Köhler, U. and R. Lakes-Harlan (2001). "Auditory behaviour of a parasitoid fly (*Emblemasoma auditrix*, Sarcophagidae, Diptera)." J Comp Physiol A **187**: 581-587.
- Köhler, U. and R. Lakes-Harlan (2003). "Influence of habitat structure on phonotactic strategy of a parasitoid fly (*Emblemasoma auditrix*, Sarcophagidae, Diptera)." Ecol Entomol **28**: 758-765.

- Lakes-Harlan, R. and K.-G. Heller (1992). "Ultrasound-sensitive ears in a parasitoid fly." *Naturwissenschaften* **79**: 224-226.
- Lakes-Harlan, R., H. Stölting, et al. (2000). "Phonotactic behavior of a parasitoid (*Emblemasoma auditrix*, Sarcophagidae, Diptera) in response to the calling song of the host (*Okanagana rimosa*, Cicada, Homoptera)." *Zoology* **103**: 31-39.
- Lakes-Harlan, R., H. Stölting, et al. (1999). "Convergent evolution of insect hearing organs from a preadaptive structure." *Proc R Soc London B* **266**: 1161-1167.
- Lakes-Harlan, R., A. Stumpner, et al. (1995). Functional adaptations of the auditory system of two parasitoid fly species, *Therobia leonidei* and *Homotrixia spec.* Nervous systems and behaviour. M. Burrows, T. Matheson, P. Newland and H. Schuppe. Stuttgart, New York, Thieme Verlag: 358.
- Lavine, M. D. and M. R. Strand (2002). "Insect hemocytes and their role in immunity." *Insect Biochem Mol Biol* **32**: 1295-1309.
- Lehmann, G. U. C. (2003). "Review of biogeography, host range and evolution of acoustic hunting in Ormiini (Insecta, Diptera, Tachinidae), parasitoids of night-calling bushcrickets and crickets (Insecta, Orthoptera, Ensifera)." *Zool Anz* **242**: 107-120.
- Lloyd, M. and H. Dybas (1966). "The periodical cicada problem. II. Evolution." *Science* **20**: 466-505.
- Lopez, R., D. N. Ferro, et al. (1995). "Two tachinid species discriminate between parasitized and non-parasitized hosts." *Ent Exp and Appl* **74**: 37-45.
- Lund, R. (1980). "Viviparity and intrauterine feeding in a new holocephalan fish from the lower carboniferous of Montana." *Science* **209**(8): 697-699.
- Mangel, M. and D. Ludwig (1992). "Definitions and evaluations of behavioral and developmental programs." *Ann Rev Ecol Syst* **23**: 507-536.

- Mason, A. C. et al. (2005). "The start of phonotactic walking in the fly *Ormia ochracea*: a kinematic study." *J Exp Biol* **208**: 4699-4708.
- Mason, A. C., M. L. Oshinsky, et al. (2001). "Hyperacute directional hearing in a microscale auditory system." *Nature* **410**: 686-690.
- Michelsen, A., A. V. Popov, et al. (1994). "Physics of directional hearing in the cricket *Gryllus bimaculatus*." *J Comp Physiol* **175**: 153-164.
- Mills, A. W. (1958). "On the minimum audible angle." *J Acoust Soc Am* **30**: 237-241.
- Moloo, S. K. (1976). "Storage of nutriments by adult female *Glossina morsitans* and their transfer to the intra-uterine larva." *J Ins Phys* **22**: 111-115.
- Monteith, L. G. (1955). "Host preferences of *Drino bohemica* Mesn. with particular reference to olfactory responses." *Can Ent* **87**: 509-530.
- Monteith, L. G. (1956). "Influence of host movement on selection of hosts by *Drino bohemica* Mesn. (Diptera: Tachinidae) as determined in an olfactometer." *Can Ent* **88**: 583-586.
- Monteith, L. G. (1964). "Influence of health of the food plant on the host and host-finding by tachinid parasites." *Can Ent* **96**: 1477-1482.
- Morris, R. J. and M. D. E. Fellowes (2002). "Learning and natal host influence host preference, handling time and sex allocation behaviour in a pupal parasitoid."
- Müller, C. B. (1994). "Parasitoid induced digging behaviour in bumblebee workers." *Anim Behav* **48**: 961-966.
- Müller, C. B. and R. Schmid-Hempel (1992). "To die for host or parasitoid." *Anim Behav* **44**: 177-179.

- Müller, P. and D. Robert (2001). "A shot in the dark: the silent quest of a free-flying phonotactic fly." *J Exp Biol* **204**: 1039-1052.
- Murphey, R. K. and M. D. Zerbetsky (1972). "Orientation to calling song by female crickets, *Scapsipedus marginatus* (Gryllidae)." *J Exp Biol* **56**: 335-352.
- Nakamura, S. (1997). "Clutch size regulation and host discrimination of the parasitoid fly, *Exorstia japonica* (Diptera: Tachinidae)." *App Entomol Zool* **32**(2): 283-291.
- Oldfield, B. P. (1980). "Accuracy of orientation in female crickets, *Teleogryllus oceanicus* (Gryllidae): dependence on song spectrum." *J Comp Physiol* **141**: 93-99.
- Outreman, Y., A. Le Ralec, et al. (2001). "Superparasitism limitation in an aphid parasitoid: cornicle secretion avoidance and host discrimination ability." *J Ins Phys* **47**: 339-348.
- Pape, T. (1996). *Catalogue of the Sarcophagidae of the world (Insects: Diptera)*. Gainesville, Associated Publishers.
- Pennacchio, F. and M. R. Strand (2006). "Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera." *Ann Rev Entomol* **51**: 233-258.
- Perry, J. C. and B. D. Roitberg (2005). "Games among cannibals: competition to cannibalize and parent-offspring conflict lead to increased sibling cannibalism." *J Evol Biol* **18**: 1523-1533.
- Perry, J. C. and B. D. Roitberg (2006). "Trophic egg laying: hypothesis and tests." *Oikos* **112**(3): 706-714.
- Plantegenest, M., Y. Outreman, et al. (2004). "Parasitoids flip a coin before deciding to superparasitize." *J Anim Ecol* **73**: 802-806.
- Polis, G. A. (1981). "The evolution and dynamics of intraspecific predation." *Ann Rev Ecol Syst* **12**: 225-251.

- Porter, S. D., M. A. Pesquero, et al. (1995). "Growth and development of *Pseudaceton phorid* fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae)." *Environ Entomol* **24**: 475-479.
- Poulin, R. (1992). "Altered behavior in parasitized bumblebees: parasite manipulation or adaptive suicide?" *Anim Behav* **44**: 174-177.
- Read, M. P. (1970). "Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae*." *Can Ent* **102**: 1567-1578.
- Reitz, S. R. and W. C. j. Nettles (1994). "Regulation of *Helicoverpa zea* larval behavior by the parasitoid *Eucelatoria bryani*." *Ent Exp and Appl* **71**: 33-39.
- Reynolds, K. T. and C. W. Hardy (2004). "Superparasitism: a non-adaptive strategy?" *Science* **19**(7): 347-348.
- Robert, D., J. Amoroso, et al. (1992). "The evolutionary convergence of hearing in a parasitoid fly and its cricket host." *Science* **258**: 1135-1137.
- Robert, D., R. N. Miles, et al. (1996). "Directional hearing by mechanical coupling in the parasitoid fly *Ormia ochracea*." *J Comp Physiol A* **179**: 29-44.
- Robert, D., R. N. Miles, et al. (1999). "Tympanal hearing in the sarcophagid parasitoid fly *Emblemasoma* sp.: the biomechanics of directional hearing." *J Exp Biol* **202**: 1865-1876.
- Roitberg, B. D. and M. Mangel (1989). "On the evolutionary ecology of marking pheromones." *Evol Ecol* **2**: 289-315.
- Roland, J. (1995). "Biological control of the winter moth." *Ann Rev Entomol* **40**: 475-492.
- Roland, J., K. E. Denford, et al. (1995). "Borneol as an attractant for *Cyzenis albicans*, a tachinid parasitoid of the winter moth, *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera: Geometridae)." *Can Ent* **127**: 413-421.

- Römer, H. and W. J. Bailey (1998). "Strategies for hearing in noise: peripheral control over auditory sensitivity in the bushcricket *Sciarsaga quadrata* (Austrosaginae: Tettigoniidae)." *J Exp Biol* **201**: 1023-1033.
- Salt, G. (1963). "The defence reactions of insects to metazoan parasites." *Parasitology* **53**: 527-642.
- Schal, C., J. L. Surbel, et al. (1983). "Search strategy of sex pheromone stimulated male german cockroaches." *J Ins Phys* **29**: 575-579.
- Schmid-Hempel, R. and P. Schmid-Hempel (1989). "Superparasitism and larval competition in conopid flies (Dipt., Conopidae), parasitizing bumblebees (Hym., Apidae)." *Mitt Schweiz Ent Ges* **62**: 279-289.
- Schniederkötter, K. (2001). Populationsökologische und verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Wirtsfindung bei *Emblemasoma auditrix* (Sarcophagidae, Diptera). Institut für Zoologie und Anthropologie. Göttingen, Georg-August-Universität: 78.
- Schniederkötter, K. and R. Lakes-Harlan (2001). Auditory and visual cues during host finding of the parasitoid fly *Emblemasoma auditrix* (Sarcophagidae). Diplomarbeit. Göttingen Neurobiology Report. N. Elsner and G. W. Kreutzberg. Stuttgart, Thieme Verlag: 371.
- Schniederkötter, K. and R. Lakes-Harlan (2002). "Attack and defense - parasitization behaviour of the parasitoid fly *Emblemasoma auditrix* and the host cicada *Okanagana rimosa*." *Zoology* **105** Suppl. V: 8.
- Schniederkötter, K. and R. Lakes-Harlan (2004). "Infection behavior of a parasitoid fly, *Emblemasoma auditrix* and its host cicada *Okanagana rimosa*." *J Insect Science* **4**: 36, 7pp.
- Simpson, S. J., G. A. Sword, et al. (2006). "Cannibal crickets on a forced march for protein and salt." *PNAS* **103**: 4152-4156.

- Smith, S. M. (1996). "Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use." *Ann Rev Entomol* **41**: 375-406.
- Soper, R. S., G. E. Shewell, et al. (1976). "*Colcondamyia auditrix* nov. sp. (Diptera: Sarcophagidae), a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa* (Homoptera: Cicadidae)." *Can Ent* **108**: 61-68.
- Stabel, J., G. Wendler, et al. (1989). "Cricket phonotaxis: localization depends on recognition of the calling song pattern." *J Comp Physiol* **165**: 165-177.
- Stireman, J. O. (2002). "Host location and acceptance in a polyphagous tachinid parasitoid." *Ent Exp and Appl* **103**: 23-34.
- Stireman, J. O. (2002). "Learning in the generalist tachinid parasitoid *Exorista mella* (Diptera: Tachinidae)." *J Ins Behav* **15**: 715-732.
- Stireman, J. O., J. E. O'Hara, et al. (2006). "Tachinidae: evolution, behavior, and ecology." *Ann Rev Entomol* **51**: 525-555.
- Stölting, H., T. A. Moore, et al. (2004). "Acoustic communication of *Okanagana rimosa* (Say) (Homoptera: Cicadidae)." *Zoology* **107**: 243-257.
- Stout, J. F., G. L. Atkins, et al. (2002). "Influence of juvenile hormone 3 on the development and plasticity of the responsiveness of female crickets to calling males through control of the response properties of identified auditory neurons." *Hormones Brain Behav* **3**: 167-1993.
- Stout, J. F., J. Hao, et al. (1998). "Regulation of the phonotactic threshold of the female cricket, *Acheta domesticus*: juvenile hormone 3, allatectomy, L1 auditory neuron thresholds and environmental factors." *J Comp Physiol* **182**: 635-645.
- Strand, M. R. and L. L. Pech (1995). "Immunological compatibility in parasitoid-host relationships." *Ann Rev Entomol* **40**: 31-56.

- Stubbs, M. (1977). "Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in K- and R-strategies." *J Anim Ecol* **46**: 677-688.
- Takasu, K. and Y. Hirose (1988). "Host discrimination in the parasitoid *Ooencyrtus nezarae*: the role of the egg stalk as an external marker." *Ent Exp and Appl* **47**: 45-48.
- Tartabini, A. (1991). "Mother-infant cannibalism in thick-tailed bushbabies (*Galago crassicaudatus umbrosus*)." *Primates* **32**(3): 379-383.
- Thorpe, W. H. and H. B. Caudle (1938). "A study of the olfactory responses of insect parasites to the food plant of their host." *Parasitology* **30**: 523-528.
- van Alphen, J. J. M. and M. E. Visser (1990). "Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids." *Ann Rev Entomol* **35**: 59-79.
- Varaldi, J. P. Fouillet, et al. (2003). "Infectious behavior in a parasitoid." *Science* **302**: 1930.
- Vinson, S. B. (1976). "Host selection by insect parasitoids." *Annu Rev of Entomol* **21**: 109-133.
- Vinson, S. B. (1980). "Host suitability for insect parasitoids." *Ann Rev Entomol* **25**: 397-419.
- Visser, M. E., J. J. M. van Alphen, et al. (1992). "Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model." *J Anim Ecol* **61**: 93-101.
- von Dijken, M. J., v. S. P, et al. (1992). "Recognition of individual-specific marked parasitized hosts by the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi*." *Behav Ecol Sociobiol* **30**: 77-82.
- von Dijken, M. J. and J. K. Waage (1987). "Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*." *Ent Exp and Appl* **43**: 183-192.

- von Helversen, D. (1997). Acoustic communication and orientation in grasshoppers. Orientation and communication in arthropods. M. Lehrer. Basel, Birkhäuser Verlag: 315-341.
- von Helversen, D. and J. Rheinländer (1988). "Interaural intensity and time discrimination in an unrestrained grasshopper: a tentative behavioural approach." *J Comp Physiol* **162**: 333-340.
- von Helversen, D. and O. von Helversen (1995). "Acoustic pattern recognition and orientation in orthopteran insects: parallel or serial processing?" *J Comp Physiol* **177**: 767-774.
- Wagner, W. E. (1996). "Convergent song preferences between female field crickets and acoustically orienting parasitoid flies." *Behav Ecol* **7**: 279-285.
- Wakeford, O. S. and D. E. Robinson (1974). "Lateralization of tonal stimuli by the cat." *J Acoust Soc Am* **55**: 649-652.
- Walikonis, R., D. Schoun, et al. (1991). "The relation of age-correlated changes in syllable period recognition and phonotactic threshold to juvenile hormone 3 biosynthesis." *J Comp Physiol* **169**: 751-764.
- Walker, T. J. (1993). "Phonotaxis in female *Ormia ochracea* (Diptera: Tachinidae), a parasitoid of field crickets." *J Insect Behav* **6**: 389-410.
- Walker, T. J. and A. Wineriter (1991). "Hosts of a phonotactic parasitoid and levels of parasitism (Diptera: Tachinidae: *Ormia ochracea*)." *Fla Ent* **74**: 554-559.
- Weseloh, R. M. (1983). "Effects of multiple parasitism on the gypsy moth parasites *Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae) and *Compsilura concinnata* (Diptera: Tachinidae)." *Environ Entomol* **12**: 599-602.
- Williams, K. S. and C. Simon (1995). "The ecology, behavior and evolution of periodical cicadas." *Ann Rev Entomol* **40**: 269-295.

- Wise, D. H. (2006). "Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations." *Ann Rev Entomol* **51**: 441-465.
- Wissinger, S., J. Steinmetz, et al. (2004). "Larval cannibalism, time constraints, and adult fitness in caddisflies that inhabit temporary wetlands." *Oecologia* **138**: 39-47.
- Wourms, J. (1977). "Reproduction and development in chondrichthyan fishes." *Am Zool* **17**: 379-410.
- Yamawaki, Y., Y. Kainoh, et al. (2002). "Visual control of host pursuit in the parasitoid fly *Exorista japonica*." *J Exp Biol* **205**: 485-492.
- Young, D. and R. K. Josephson (1983). "Pure-tone songs in cicadas with special reference to the genus *Magicicada*." *J Comp Physiol* **152**: 197-207.
- Zuk, M., L. W. Simmons, et al. (1995). "Acoustically-orienting parasitoids in calling and silent males of the field cricket *Teleogryllus oceanicus*." *Ecol Entomol* **20**: 380-383.

7. Danksagung

An erster Stelle möchte ich meinem Doktorvater Reinhard Lakes-Harlan danken. Er hat immer wieder durch zahlreiche Diskussionen, Vorschläge und vieles, vieles mehr dazu beigetragen, dass diese Arbeit, hoffentlich zu unser beider Zufriedenheit, vollendet werden konnte. Er hat mich bei allen Schritten, von der Vergabe des Themas bis zur Abgabe der Arbeit, tatkräftig unterstützt.

Professor Clauß danke ich für die Übernahme des zweiten Gutachtens und die Unterstützung bei verschiedenen Stipendiumsunterlagen.

Vor allem dafür, dass die Zeit in Gießen nicht nur erfolgreich, sondern auch sehr schön und unterhaltsam war, möchte ich meinen beiden Kollegen und Freunden, Johannes Strauß und Julia Lüdke danken. Ihr habt mich, wann immer ich es brauchte, bei meiner Arbeit, aber auch bei allem Anderen, unterstützt und aufgebaut. Leider muss jedes Ka-Tet irgendwann sein Ende finden.

Für ihre Unterstützung möchte ich auch unserem technischen Personal danken. Bernhard Kahnert und Siggi Kristek haben mir verschiedenste Versuchsaufbauten zusammen gezimmert, ohne die ich kaum ein Experiment erfolgreich hätte durchführen können. Unserer technischen Assistentin Walburga Hofmann danke ich für ihre Hilfsbereitschaft, besonders im organisatorischen Bereich.

Ich danke Professor Thomas E. Moore für seine organisatorische Unterstützung meiner Aufenthalte in Michigan. An dieser Stelle sei auch allen Mitarbeitern der UMBS gedankt, die mir immer nach Kräften geholfen haben. Ich werde die Station und ihre Menschen sehr vermissen!

Abschließend gilt mein ganz besonderer Dank meinen Eltern und meinem Bruder Marcus. Eure Anteilnahme und Unterstützung haben wieder einmal zum gelungenen Abschluss eines wichtigen Abschnitts in meinem Leben beigetragen.

Diese Arbeit entstand mit der finanziellen Unterstützung des DAAD und der Biologischen Forschungsstation der Universität von Michigan, wofür ich mich herzlich bedanken möchte.

8. Lebenslauf

Name: Thomas de Vries

Geburtstag: 24.02.1977 in Wilhelmshaven

Schulbildung: 1983-1987 Besuch der Grundschule Coldewei in Wilhelmshaven
1987-1989 Besuch der Orientierungsstufe Salzastraße in Wilhelmshaven
1989-1996 Besuch des Gymnasiums am Mühlenweg in Wilhelmshaven
Juli, 1996 Erlangung der allgemeinen Hochschulreife

Militärdienst: 1996-1997 Ableistung eines 10monatigen Wehrdienstes bei der Marine in Eckernförde, Flensburg und Sengwarden

Studium: 1997-1999 Grundstudium im Fach Biologie an der Georg-August-Universität in Göttingen.
Okt, 1999 Vordiplom (Physikalische Chemie, Anorganische Chemie, Zoologie und Mikrobiologie)
1999-2001 Hauptstudium (Zoologie, Botanik und Naturschutz)
Feb, 2002 Absolvierung der mündlichen Diplomprüfungen
2002-2003 Anfertigung der Diplomarbeit mit dem Titel „Untersuchungen zur phonotaktischen Wirtssuche der parasitoiden Fliege *Emblemasoma auditrix* (Diptera: Sarcophagidae)“ in der Abteilung Neurobiologie der Universität Göttingen
März, 2003 Erlangung des Diploms im Fach Biologie

Promotion: 2003-2004 Doktorand am Institut für Zoologie und Anthropologie in Göttingen
Seit 2004 Wissenschaftlicher Angestellter an der Justus-Liebig-Universität in Gießen, Institut für Tierphysiologie, Abteilung Sinnesphysiologie