

Pheromonphysiologie und ektoparasitische Parasitengona (Acari,
Prostigmata) bei *Schistocerca piceifrons* (Orthoptera, Acrididae)
als mögliche Grundlagen zur integrierten Schädlingsbekämpfung

Dissertation

zur Erlangung des
Doktorgrades der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

der

Naturwissenschaftlichen Fakultät I – Biowissenschaften

der Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg,

vorgelegt

von Frau Christiane Stahr

geb. am 18.06.1983 in Halle (Saale)

Gutachter:

Prof. Dr. H.-J. Ferenz (MLU Halle-Wittenberg)

Prof. Dr. G. Moritz (MLU Halle-Wittenberg)

Prof. Dr. K. Dettner (Universität Bayreuth)

Halle (Saale), den 04.12.2014

3.7.4. Histologie des Receptaculum seminis	26
3.8. Reifungsbeschleunigung/-verzögerung	27
3.9. Herkunft, Zucht und Haltung der Acari	28
3.10. Hungerfähigkeit präparasitischer Larven	29
3.11. Wirtsfindungsmechanismen präparasitischer Larven	29
3.12. Parasitierungsverhalten von <i>Leptus</i> spec. A-Larven	30
3.13. Parasitierungsverhalten von <i>E. locustarum</i> -Larven	31
3.14. Effekte parasitierender <i>E. locustarum</i> -Larven auf <i>S. piceifrons</i>	31
3.15. Effekte prädatorischer <i>E. locustarum</i> -DN auf Heuschreckengelege	33
3.16. Statistische Auswertung	33
4. Ergebnisse	35
4.1. Identifikation der Pheromone bei <i>S. piceifrons</i>	35
4.2. Abgabe der Pheromone bei <i>S. piceifrons</i>	37
4.2.1. Abhängigkeit der Pheromonemission vom Alter und Körper- masse	40
4.2.2. Einfluss der Anwesenheit von Artgenossen auf die Pheromon- emission	41
4.2.3. stressbedingte Reduktion der Pheromonemission	44
4.3. Regulation der Pheromon-Biosynthese	45
4.4. Phenylethylalkohol-Biosynthese	46
4.5. Bildungsort der Pheromone	46
4.6. Funktion der Pheromone	49
4.6.1. Olfaktometertest	49
4.6.2. Pheromone beim Paarungsverhalten	51
4.6.3. Kryptische Weibchenwahl („cryptic female choice“) basierend auf der Pheromonemission des Männchens	54
4.6.4. Histologie des Receptaculum semini	58
4.7. Reifungsbeschleunigung/ -verzögerung	60
4.8. Parasitierungszustand von <i>S. piceifrons</i> aus Yukatan	62
4.9. Lebenszyklus von <i>Charletonia</i> spec. A	64
4.10. Lebenszyklus von <i>Leptus</i> spec. A	64
4.11. Parasitierungsverhalten von <i>Leptus</i> spec. A-Larven	66
4.12. Lebenszyklus von <i>E. locustarum</i>	68
4.13. Parasitierungserfolg von <i>E. locustarum</i> -Larven auf Acrididae	74

4.14. Effekte der Parasitierung durch <i>E. locustarum</i> auf die Lebenserwartung und Reproduktion der Wirte	75
5. Pheromon-Biosynthese und deren Regulation	78
6. Diskussion	82
6.1. Pheromonphysiologie bei <i>S. piceifrons</i>	82
6.1.1. Abgabe und Funktion der Nebenkomponten	82
6.1.2. Abgabe und Funktion der Hauptkomponenten	83
6.2. Evolution der Pheromone	90
6.3. Ektoparasitische Parasitengona an <i>S. piceifrons</i> – Lebenszyklus, Diapause, Phänologie	92
6.4. Parasitismus: Wirtsfindung, Wirtsspektrum und Parasitierungsverhalten	97
6.5. Schadpotential der Parasitengona bei <i>S. piceifrons</i>	100
6.6. Pheromone und Acari als biologisches Kontrollagens von <i>S. piceifrons</i>	103
7. Zusammenfassung	105
8. Literaturverzeichnis	108
Bildtafeln	136
Anhang	146

Abkürzungen und Symbole

♀	Jungfrau
♂	Männchen
♀	Weibchen
A	Ausgang
AG	Abdominalganglion
Aqua dest.	destilliertes Wasser
AS	Adultschlupf
CIP	„courtship inhibiting“ Pheromon
CLSA	Closed-loop-stripping-analysis
D	Duft
DCIM	Dichlormethan
DMDS	Dimethyldisulfid
DN	Deutonymphe
EAD	Elektroantennogrammdetektor
EI-MS	Elektronenstoß-Ionisations-Massenspektrometer
FID	Flammenionisationsdetektor
GC	Gaschromatograph
He	Helium
IPM	„integrated pest management“
IQR	Interquartilabstand
kP _{Ri}	korrigierter individueller P _R
LD-Wechsel	Licht-Dunkel-Wechsel
li	links
M	Mitte
m/z	Masse/Ladungsverhältnis
MS	Massenspektrometer
N	normal fertil, keine Behandlung mit ionisierender Strahlung
n. d.	nicht detektiert
n _{1,2}	Anzahl der Individuen in Gruppe 1 und 2
n _{ges, R}	Anzahl aller Individuen, Replikationen
OG	Oberschlundganglion

P	Position
PBAN	Pheromon-Biosynthese-Aktivierendes-Neuropeptid
PEA	Phenylethylalkohol
PN	Protonymphe
PNM	Pernineuralmembran
P_R	Anteil der sterilen (durch Bestrahlung) Spermien
P_{Rmax}	maximaler P_R
P_{Rmin}	minimaler P_R
PSO	Perisympatisches Organ
R	steril durch Behandlung mit ionisierender Strahlung
re	rechts
R_f	Retentionsfaktor
RT	Retentionszeit
S	Sex
SE	Standardfehler
SPME	Solid-Phase-Mikroextraktion
TG	Thorakalganglion
TN	Tritonymphe
UG	Unterschlundganglion
V	Verhalten
x	Anteil der überlebenden Nachkommen bei Paarung mit RN oder RN
\bar{x}	Median
y	Anteil der überlebenden Nachkommen bei Paarung mit N
z	Anteil der überlebenden Nachkommen bei Paarung mit R

1. Einleitung

1.1. *Schistocerca piceifrons* – zur Zeit der Maya-Hochkultur und heute

Der Himmel verdunkelt sich für zwei bis drei Stunden beim Überflug der Heuschrecken. Unter dem Gewicht der Insekten brechen die Äste. Nicht nur der Mais auf den Feldern, sondern auch die Dächer der Behausungen werden gefressen. Das Trinkwasser der Brunnen und Cenotes ist durch tote Heuschrecken verseucht. Infolgedessen breiten sich unter der Bevölkerung Angst, Hungersnöte und Krankheiten aus (Interpretation von Quintanilla 2007). So bildhaft und eindrücklich dokumentierte die Hochkultur der Maya in den Chilam-Balam-Büchern (Chroniken und Übersetzungen der Maya-Schrift) Heuschreckenschwärme und deren Folgen in Zentralamerika.

Auch gegenwärtig bildet die zentralamerikanische Heuschrecke *Schistocerca piceifrons* (Walker 1870) (Orthoptera, Acrididae) periodisch Larvenverbände und Schwärme aus. Die Schwärme erreichen Geschwindigkeiten von 10 - 25 km/h und legen Entfernungen von bis zu 20 km pro Tag zurück (Poot-Pech & Marín-Correa 2007). Diese Aggregationen entwickeln ein großes ökonomisches Schadpotential in Mexiko und den zentralamerikanischen Staaten Costa Rica, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua und Belize (Barrientos-Lozano et al. 2002; Garza 2005; Hernández-Velázquez et al. 2000). Das Hauptbrut- und Gregarisationsgebiet befindet sich auf der mexikanischen Halbinsel Yukatan im gleichnamigen Bundesstaat (COPR 1982). Dort umfasst die Aggregationsregion 10.000 km², während die restlichen 75 % des Bundesstaats zum Invasionsgebiet zählen (Poot-Pech & Jasso-Argumedo 2007). Angaben von 2008 beziffern die betroffenen Anbauflächen in Mexiko, trotz intensiver Kontrollmaßnahmen, auf 5,6 Mio. ha (22,6 %). Dieser Schaden entspricht mit 47,3 Mio. t der jährlichen landwirtschaftlichen Gesamtproduktion einem Wert von 3,9 Mio. US\$ (Servín 2009). Die größten landwirtschaftlichen Schäden durch *S. piceifrons* entstehen auf den Maisfeldern.

1.2. Heuschreckenmonitoring und -bekämpfung

Landwirtschaftliche Schäden durch Heuschrecken beschränken sich nicht nur auf Zentral- und Südamerika, sondern entstehen ebenfalls in Australien durch *Chortoicetes terminifera* (Hunter 2004) und in Asien und Afrika durch *Locusta migratoria* (Uvarov

1977). Die destruktivste und deshalb seit biblischen Zeiten bekannteste Art ist jedoch die afrikanische Wüstenheuschrecke, *Schistocerca gregaria*. Unter günstigen klimatischen Bedingungen verwandelt sich *S. gregaria* über mehrere Generationen hinweg aus der solitären in die gregäre Phase. Gleichzeitig treten Veränderungen in Biochemie, Physiologie, Morphologie, Cuticulapigmentierung und Verhalten auf. In der gregären schwärmenden Phase verursacht *S. gregaria* enorme ökonomische Schäden im afrikanischen Invasionsgebiet (> 29 Mio. km²) (Byers 1991; Ferenz 1990; Hassanali et al. 2005; Loher 1990; Uvarov 1977).

Traditionell greifen alle Länder bei der Heuschreckenbekämpfung auf synthetische Pestizide zurück, weil der Einsatz alternativer Bekämpfungsstrategien bei hohen Populationsdichten unzweckmäßig ist (Lomer & Langewald 2001). In Mexiko wird *S. piceifrons* bis heute mit Organophosphaten (Malathion, Fenitrothion) und Phenylpyrazolen (Fipronil) bekämpft (Garza 2005; Hernández-Velázquez et al. 2000). Beide Substanzklassen wirken schnell und effektiv, verursachen aber große bislang unbezifferte Umweltschäden (Barrientos-Lozano et al. 2005). Im gesamten zentralamerikanischen Verbreitungsgebiet von *S. piceifrons* werden jährlich mindestens 50.000 ha Ackerflächen und Weideland mit chemischen Insektiziden behandelt; die Kosten für Anschaffung und Ausbringung betragen über 500.000 US\$ (Barrientos-Lozano et al. 2002). Einhergehende ökologische Schäden sollten den Beobachtungen in Afrika gleichen. Eine Datenbankanalyse zur Giftigkeit der gebräuchlichen Acridizide (Malathion, Fenitrothion, Diflubenzuron) in der Sahelregion weist in 45 - 55 % der Vermerke Sterblichkeitsraten von über 90 % bei Nichtzielorganismen nach (Murphy et al. 1994). Das Fehlen der natürlichen Feinde begünstigt wiederum das Wachstum der Heuschreckenpopulationen (van der Valk et al. 1999).

Sowohl die beträchtlichen Gesundheitsrisiken für Menschen und Tiere als auch die hohen Pestizidkosten rufen ein Umdenken hervor. Im Rahmen der integrierten Schädlingsbekämpfung („integrated pest management“; IPM) sollen präventive Überwachungen der Brut- und Gregarisationsgebiete und der Einsatz spezifischer, nebenwirkungsfreier biologischer Maßnahmen die Heuschreckenpopulation unter dem ökonomischen Schadniveau halten. Pestizide sollen nur als Notfallmaßnahme und bei Massenvermehrungen eingesetzt werden (Reviews: Lomer et al. 2001; Sword et al. 2010). Folglich steigt die Nachfrage nach Biopestiziden und natürlichen Antagonisten (Pathogene, Parasiten, Räuber). Natürliche Feinde, wie der Mikrosporenpilz *Nosema locustae*, der Pilz *Entomophaga grylli* und Eiparasitoide der Gattung *Scelio*

(Hymenoptera), entfalten ihre Wirksamkeit nur langsam und sind deshalb zur Eindämmung von Schwärmen oder Larvenaggregationen ungeeignet (Lomer & Langewald 2001). Am effektivsten erwies sich der entomopathogene Pilz *Metarhizium anisopliae*, der als Parasit zahlreiche Insekten befällt und tötet (Lomer & Langewald 2001). Ölformulationen der Pilzsporen sind kommerziell zum Einsatz gegen Heuschrecken erhältlich. Die großflächige Anwendung stockt allerdings wegen der hohen Produktionskosten und den langen Überlebenszeiten der infizierten Heuschrecken (7 - 18 d) (Lomer et al. 2001). In Australien werden beispielsweise nur 10 % der Heuschreckenbekämpfung mit *M. anisopliae* durchgeführt (Lecoq 2010).

In Mexiko findet seit 1949 eine permanente Kampagne zur Kontrolle und Verhinderung von *S. piceifrons*-Aggregationen durch kontinuierliche Begutachtungen der Brutgebiete statt (Hernández-Velázquez et al. 2000). Im Mittelpunkt biologischer Bekämpfungsstrategien steht auch in Mexiko *M. anisopliae* (Review: Williams et al. 2013). Laborstudien belegen eine 97 %ige Mortalitätsrate bei adulten *S. piceifrons*-Individuen nach bis zu 20 Tagen (Hernández-Velázquez et al. 2003). Der Freiland Einsatz befindet sich noch in der Testphase. Studien zur Wirkung auf Nichtzielorganismen fehlen (Barrientos-Lozano et al. 2007).

1.3. Acari als Parasiten und Räuber von Orthoptera

Neben Schädlingsbekämpfungsmitteln auf mikrobieller Basis (Bakterien, Pilze, Protozoen, Viren) entfalten Invertebraten (Insecta, Arachnida) als Räuber und Parasiten ein großes Potential (Thacker 2002). Kommerziell ist die Nutzung auf parasitoide Schlupfwespen, räuberische Wanzen, Käfer, Mücken, Flurfliegen und Milben der Familien Phytoseiidae und Laelapidae beschränkt (Gerson & Weintraub 2007; Sáenz de Cabezón et al. 2010; Thacker 2002). Aussagekräftige Studien an Orthoptera fehlen bislang. Ein Potential als biologisches Kontrollagens von Heuschrecken wird für Milben der Familien Microtrombidiidae und Podapolididae vermutet (Eickwort 1983; Welbourn 1983). Auch larvale und adulte *S. piceifrons* werden Berichten der lokalen mexikanischen Pflanzenschutzorganisation Comité Estatal de Sanidad Vegetal de Yucatan (mdl. Mitteilung M. Poot Pech) zufolge von ektoparasitischen Milben parasitiert. Freilandfänge von *S. piceifrons*, die 2009 zur Verstärkung der halleschen Heuschreckenzucht aus Mexiko eingeführt wurden, wiesen eine hohe Parasitierung durch verschiedene Acari auf. Referenzexemplare identifizierten Husband und

Wohltmann (2011) als *Podapolipoides yucatanensis* (Acari, Podapolipidae), *Proctotydeus* spec. (Acari, Iolinidae) und *Eutrombidium locustarum* (Acari, Microtrombidiidae). Weiterhin parasitieren Vertreter der Acari-Familien Erythraeoidea (z.B. *Caculisoma*, *Callidosoma*, *Charletonia*, *Leptus*, *Phanolophus*, *Erythrites*) und Trombidoidea (z.B. *Chyzeria*, *Eutrombidium*, *Trombella*, *Neothrombium*, *Dasitrombium*, *Trombidium*, *Allothrombium*) auf Orthoptera (Welbourn 1983, Wohltmann 2000, Zhang 1998).

Vor allem *E. locustarum* wird, basierend auf deskriptiven Freiland- und Laborbeobachtungen zur Biologie und dem Parasitierungsverhalten, ein hohes Potential als biologisches Kontrollagens von Orthoptera zugesprochen (Huggans & Blickenstaff 1966; Husband & Wohltmann 2011; Severin 1944 (dort fälschlich als *E. trigonum* identifiziert); Welbourn 1983). Der maximale Befall pro Heuschrecke liegt in Ausnahmefällen bei 175 *E. locustarum*-Larven (Severin 1944). Effekte auf die Reproduktion und Lebensdauer der Wirte werden kontrovers beschrieben (Belovsky et al. 1997; Branson 2003; Severin 1944). Da detaillierte Studien zur Interaktion zwischen *E. locustarum* und Orthoptera fehlen, wurde für *E. locustarum* – als natürlichem lokalem Gegenspieler von *S. piceifrons* – das Wirtsfindungspotential, der Parasitierungserfolg und die Beeinträchtigung larvaler und adulter Wirte (Fitness, Reproduktion, Lebensdauer) untersucht. Zudem werden in dieser Arbeit die Anwendbarkeit und Effektivität von *E. locustarum* im Rahmen eines IPM diskutiert.

Hinsichtlich der Anwendbarkeit als Kontrollagens sind lange Ontogenesezeiten nachteilig. Aufgrund einer Diapause im DN-Stadium dauert der Entwicklungszyklus von *E. locustarum* im Labor circa ein Jahr (Husband & Wohltmann 2011). Deshalb wurden durch die Manipulation externer Faktoren (Temperatur, Tageslänge und Lichtintensität) die Regulationsmechanismen der Diapause untersucht.

Das Schadpotential von Parasitengona beschränkt sich nicht nur auf das parasitische Larvenstadium, denn häufig ernähren sich aktive postlarvale Stadien (Deutonymphe (DN), Adultus) räuberisch von Arthropodeneiern und/oder -larven (Wohltmann 2000). Daher stellten die Analyse des Nahrungsbedarfs der postlarvalen *E. locustarum*-Stadien, der Fraßschäden an Heuschreckengelegen und die Entwicklungsfähigkeit der darin befindlichen Eier weitere interessante Untersuchungsansätze dieser Arbeit dar.

Abgesehen von *E. locustarum* schätzt Welbourn (1983) die Nutzbarkeit von Erythraeoidea, vor allem *Charletonia*- und *Leptus*-Arten, zur biologischen Schädlingsbekämpfung von Orthoptera als hoch ein. Vertreter beider Milben-Gattungen wurden auf *S. piceifrons*-Individuen aus dem mexikanischen Freiland innerhalb dieser Studie nachgewiesen. Ihr Lebenszyklus wurde beschrieben und Parasitierungsversuche durchgeführt.

1.4. Pheromone bei Orthoptera

Alternative IPM-Konzepte zur Heuschreckenbekämpfung sehen ebenfalls die Anwendung von Pheromonen vor (Ferez 1989; Lecoq 2005, 2010). Der Vorteil von Pheromonen besteht in der Artspezifität, der Ungiftigkeit (meist) und der Wirksamkeit von kleinen Mengen (Review: Witzgall et al. 2010). Zur erfolgreichen Bekämpfung schädlicher Coleoptera, Diptera und Lepidoptera wurden schon vor 12 Jahren über 50 verschiedene Pheromone eingesetzt (Thacker 2002). Ihre Funktion besteht im Monitoring, dem Massenfang, der Störung der Paarung („mating disruption“) oder der Aggregation von Schadinsekten zum gezielten Pestizideinsatz („lure and kill“). Die Pheromonforschung an Heuschrecken verfolgt die Verhinderung von Massenvermehrungen und Schwarmbildungen. Das Hauptaugenmerk lag dabei auf Solitarisierungs-, Anti-Gregarisierungs-, Ovipositions- und Sexpheromonen (Ferez 1989). Die beiden erst genannten Pheromonfunktionen wurden weder bei *S. gregaria* noch *L. migratoria* nachgewiesen (Reviews: Ferez & Seidelmann 2003; Hassanali et al. 2005). Zum Vorhandensein eines Ovipositionsaggregationspheromons bei *S. gregaria* bestehen konträre Auffassungen (Reviews: Byers 1991; Ferez & Seidelmann 2003; Hassanali et al. 2005; Loher 1990; Whitman 1990). Ebenso gegensätzlich wird die Wirkung von Phenylacetonitril (PAN, Synonym: Benzylcyanid), der Hauptkomponente des Pheromonbouquets von gregären geschlechtsreifen *S. gregaria*-Männchen, diskutiert. Seidelmann und Ferez (2002) beschrieben PAN als „courtship-inhibiting“ Pheromon (CIP) zur Unterdrückung des Werbungsverhaltens von Rivalen in der gregären Phase. Dem gegenüber postulierten Torto et al. (1994) PAN als Aggregationspheromon. Die gleiche Arbeitsgruppe beschrieb auch für *L. migratoria* ein Aggregationspheromon (Niassy et al. 1999). Allerdings fehlen Erfolg versprechende Freilandstudien zum Einsatz von PAN in der biologischen Schädlingsbekämpfung.

Untersuchungen zur Pheromonbiologie von *S. piceifrons* bieten einerseits die Perspektive ein biologisches Bekämpfungstool zu entwickeln. Andererseits liefern diese Studien interessante Aspekte zur Pheromonevolution und -funktion in Adaptation an die Ausprägung von Schwarmverhalten und Phasenpolyphänismus innerhalb der Gattung *Schistocerca*. *S. piceifrons* übernimmt bezüglich des Schwarmverhaltens und des Phasenpolyphänismus eine Übergangsstellung zwischen den beiden pheromonbiologisch gut erforschten Arten *S. gregaria* und *S. americana*. *S. gregaria* exprimiert das extremste Schwarmverhalten und bildet in der gregären Phase die größten Aggregationen aus (Review: Song 2011). *S. piceifrons* zeigt einen dichtebedingten Phasenpolymorphismus und Schwarmverhalten, Aggregationen bestehen jedoch aus weniger Individuen und beschränken sich auf kleinere Gebiete (Barrientos-Lozano et al. 1992; Garza 2005; Harvey 1981; Hunter-Jones 1966; Poot-Pech & Marín-Correa 2007; Song 2011; Song & Wenzel 2008). Bei der amerikanischen Heuschrecke, *S. americana*, sind Schwarmverhalten und Phasenpolymorphismus fehlend bzw. reduziert (Gotham & Song 2013; Song & Wenzel 2008; Sword 2003). Pheromonphysiologisch unterscheiden sich *S. americana* und *S. gregaria* sowohl in den Pheromonbouquets, den Biosynthesewegen, den Abgabemustern, als auch den Funktionen. *S. gregaria*-Männchen emittieren mit PAN einen Aromaten, der aus dem Phenylalanin-Metabolismus hervorgeht und bei extrem gregären Bedingungen als CIP wirkt (Ferenz & Seidelmann 2003; Seidelmann et al. 2003; Seidelmann & Ferenz 2002). Hingegen ist die Hauptkomponente des *S. americana*-Männchenbouquets z-3-Nonen-1-ol, ein kurzkettiger ungesättigter Alkohol aus dem Fettsäurestoffwechsel, der als „mate assessment“ Pheromon bei der kryptischen Weibchenwahl fungiert (Stahr 2008; Stahr et al. 2013).

Zur Charakterisierung der Pheromonbiologie von *S. piceifrons* wurden zunächst in gaschromatographisch-massenspektrometrischen (GC-MS) Untersuchungen die Einzelkomponenten des Pheromonbouquets identifiziert. Dabei lag das Hauptaugenmerk auf elektroantennographisch aktiven Substanzen des Männchendufts. Mit der Solid-Phase-Mikroextraktions-Technik (SPME) wurden der Beginn der Pheromonemission, der Hauptabgabeort und die Abhängigkeit der Pheromonabgabe von der Populationsdichte, der Anwesenheit von Weibchen oder sexuellen Konkurrenten gaschromatographisch untersucht. Dieses Abgabemuster erlaubte erste Rückschlüsse auf die Funktion, welche mittels umfangreicher Olfaktometertests und Verpaarungsexperimente detailliert erforscht wurde. Die Eignung der Pheromone im

IPM wurde hinsichtlich ihrer Funktion diskutiert. Zudem wurden die chemische Variabilität und die Funktion der Pheromone innerhalb der Gattung *Schistocerca* im Kontext des Phasenpolymorphismus interpretiert.

2. Biologie und Lebenszyklus

2.1. *Schistocerca piceifrons*

Die Gattung *Schistocerca* besteht aus circa 50 sehr heterogenen Arten, die sich beispielsweise in Schwarmverhalten, Phasenpolyphänismus, Biochemie und Aussehen unterscheiden (Dirsh 1974). Das Verbreitungsgebiet beschränkt sich auf den amerikanischen Kontinent, mit Ausnahme der afrikanischen Wüstenheuschrecke *S. gregaria* (Harvey 1981; Lovejoy 2006; Song 2004). *S. gregaria* und die zwei amerikanischen Arten *S. piceifrons* und *S. cancellata* exprimieren ausgeprägtes Schwarmverhalten und einen dichteabhängigen Phasenpolyphänismus (solitär versus gregär) (Harvey 1983; Hunter-Jones 1966; Jago et al. 1982). Die gregäre Form entsteht nach Niederschlägen in Folge längerer Dürreperioden aus kleineren Heuschreckengruppen, die sich während der Trockenzeit an dürreresistenten Pflanzen ansammeln (*S. piceifrons*: Cabrera 2003; Poot-Pech & García-Ramírez 2007; *S. gregaria*: Bouaïchi et al. 1996; Despland et al. 2000; Despland & Simpson 2000). Der Wechsel von der solitären Form verläuft über mehrere transiente Generationen zur gregären Form (*S. piceifrons*: Cabrera 2003; Garza 2005; *S. gregaria*: Pener 1991; Uvarov 1977). Alle anderen amerikanischen Arten schwärmen nicht und gehören bis auf *S. americana*, die kleinere Aggregationen bildet und einen reduzierten Phasenpolyphänismus exprimiert (Gotham & Song 2013; Song & Wenzel 2008; Sword 2003), zur Gruppe der solitären Arten (Harvey 1981, 1982; Song 2004, 2005, 2011).

Bei der zentralamerikanischen Heuschrecke *S. piceifrons* sind sowohl die Schwarmbildung als auch die Phänologie klimaabhängig (Cabrera 2003; COPR 1982; Harvey 1983; Poot-Pech & Marín-Correa 2007). Pro Jahr bildet *S. piceifrons* zwei Generationen aus (Abb. 2.1). Die Wintergeneration (2. Generation) überdauert den trockenen Winter als schwärmender Adultus in einer reproduktiven Diapause. Kopulation und Eiablage finden mit Beginn der Regenzeit im April/Mai statt. Die Weibchen legen ein bis drei Gelege ab, aus denen nach 26 bis 42 Tagen die Larven der Sommergeneration schlüpfen. Nach fünf bis sechs Larvenstadien vollziehen die Larven im Juli den Adultschlupf (AS) (Garza 2005; Harvey 1983; Hunter-Jones 1966). Im September erreichen die adulten schwärmenden Heuschrecken die Geschlechtsreife und beginnen mit der Eiablage. Aus diesen Gelegen schlüpfen im Oktober die Larven der

zweiten Generation. Mit dem AS dieser Individuen im Dezember schließt sich der Jahreszyklus.

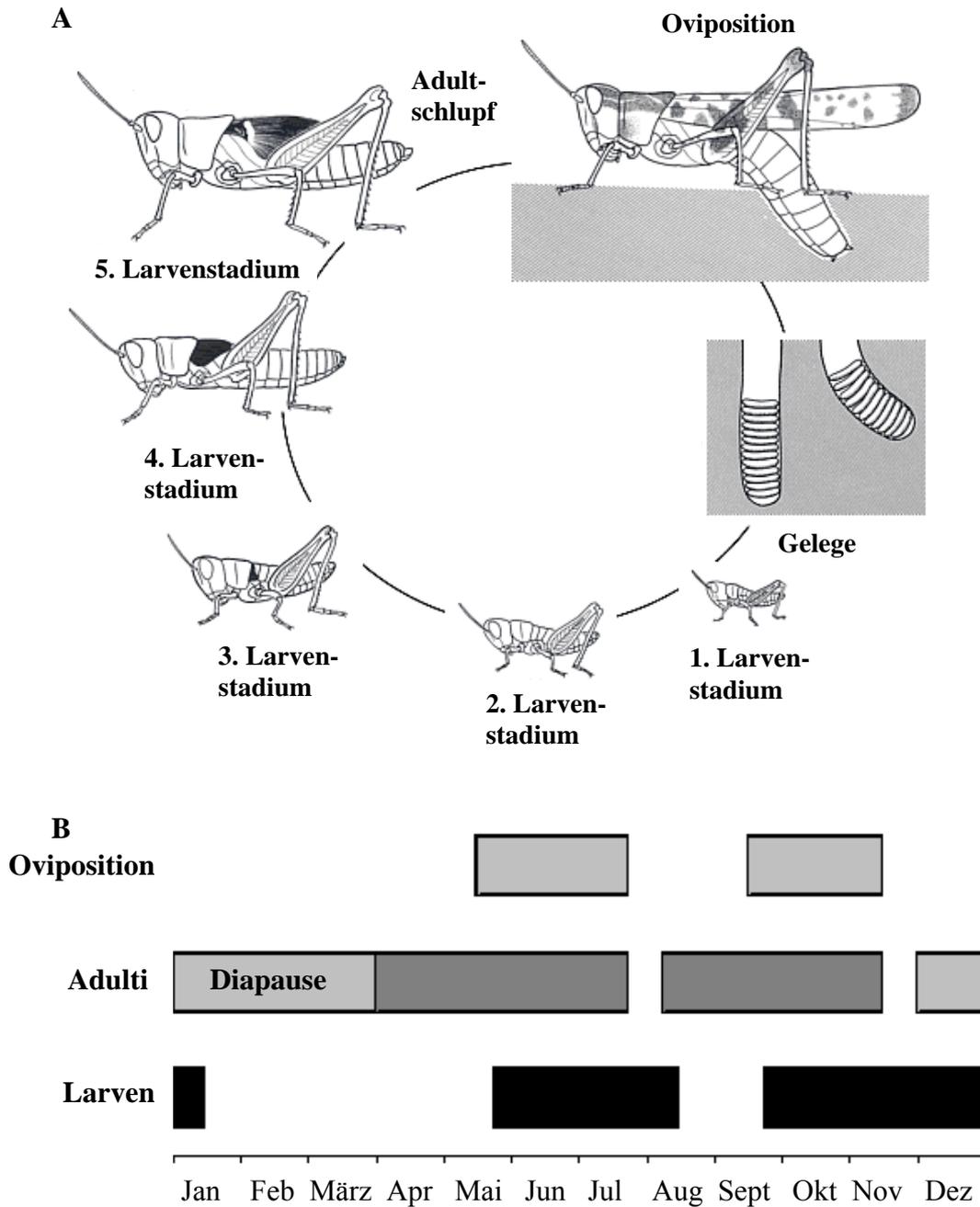


Abb. 2.1: Lebenszyklus (A; vom Landwirtschafts-, Fischerei- und Forstwirtschaftsministerium der australischen Regierung) und Phänologie von *S. piceifrons* im Hauptverbreitungsgebiet Yukatan (B; aus Cabrera 2003)

Das bevorzugte Brut- und Gregarisationshabitat von *S. piceifrons* besteht aus semi-xerophytischer Mosaik-Vegetation mit einer Vegetationshöhe von einem bis zwei Meter und stellenweise kahlem Boden zur Eiablage (COPR 1982; Harvey 1983). Ungeeignete Lebens- und Eiablagegebiete stellen gepflegte Monokulturen, intensiv genutzte Weide-

und Waldflächen dar (COPR 1982). Permanente Populationen kommen in Gebieten mit einer Jahresdurchschnittstemperatur von 28 bis 32 °C, jährlichen Niederschlägen von 250 bis 1000 mm und Höhenlagen von 100 m über NN vor (Astacio & Landaverde 1988; COPR 1982; Harvey 1983). *S. piceifrons* ist polyphag und präferiert verschiedene Kulturpflanzen (Mais, Soja, Sesam, Hirse, Erdnüsse, Baumwolle, Zuckerrohr, Bananen; Garza 2005).

2.2. terrestrische Parasitengona

Innerhalb der Chelicerata sind die Parasitengona ein sehr mannigfaltiges Taxon bezüglich der bewohnten Biotope, den ausgeprägten Lebensweisen (Wohltmann et al. 2007) und vor allem des Artenreichtums (ca. 11500 Arten; Małol & Wohltmann 2012a, b; Zhang et al. 2011). Neben den rund 6000 Wassermilbenarten (Hydrachnidia; Zhang et al. 2011) unterteilen sich die terrestrischen Parasitengona in Erythraeoidea, Calyptostomatoidea (monophyletisch) und Trombidioidea (Wohltmann 2000). Die terrestrischen Parasitengona besiedeln xerische bis hygri-sche Habitate vom Flachland bis ins Gebirge mit Ausnahme der antarktischen Regionen (Reviews: Wohltmann 2000; Wohltmann et al. 2007). Die Trombidioidea präferieren eine edaphische Lebensweise, hingegen bewegen sich die Erythraeoidea auf oder in der Streuschicht (Review: Wohltmann 2000).

Der Lebenszyklus der terrestrischen Parasitengona ist komplex und besteht aus folgenden Stadien: Ei, Prälarve, Larve, Protonympe (PN), Deutonympe (DN), Tritonympe (TN) und Adultus (BelozeroV 2008; Reviews: Wohltmann 2000; Wohltmann et al. 2007; Zhang 1998; Abb. 2.2). Die Spermienübertragung erfolgt meist indirekt mittels gestielter Spermatophoren; die Insemination findet im Ovar statt. Die Eier werden in einem oder mehreren Gelegen abgelegt. Der Beginn des Prälarvenstadiums ist häufig gekennzeichnet durch die Spaltung der Eihülle und dem Sichtbarwerden der rudimentären Beinanlagen der immobilen Prälarve. Innerhalb der Prälarvenhaut entwickelt sich die Larve. Nach dem Larvenschlupf verhalten sich die Parasitengona-Larven ektoparasitisch und befallen Arthropoden oder Vertebrata (ausschließlich Trombiculidae). Nur selten ernähren sich die Larven räuberisch. Einige Arten sind sehr wirtsspezifisch, andere polyphag. Die Parasitierungsdauer variiert zwischen den Arten stark. Normalerweise überlebt der Wirt die Parasitierung. Nach der Lösung vom Wirt suchen die Larven geschützte Stellen im organischen Substrat oder

unter Steinen auf, um das PN-Stadium zu überdauern. Das PN- und TN-Stadium sind calyptostatisch; die PN und TN schlüpfen nicht als mobiles Stadium, sondern entwickeln sich gleich zum Folgestadium (innerhalb der Larven- bzw. DN-Haut) weiter. Der Beginn des PN-Stadiums ist häufig gekennzeichnet durch das Vorstrecken des ersten Laufbeinpaars. Die postlarvalen freilebenden DN und Adulti unterscheiden sich morphologisch und in ihrer Lebensweise sehr stark von den Larven. Meist ernähren sich DN und Adulti räuberisch von Insekteneiern, -larven und -imagines, teilweise auch von anderen Milben oder sogar phytophag. Überleben und Entwicklungsdauer jedes Stadiums sind abhängig von der Temperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit, der Nahrungsverfügbarkeit und -qualität. Die calyptostatischen Stadien der PN und TN synchronisieren, wie die Diapausen, den Lebenszyklus mit der Wirtsverfügbarkeit. Diapausen sind obligatorisch bei uni- und semivoltinen Arten und beginnen unabhängig von Umweltsignalen. Das diapausierende Stadium ist artspezifisch fixiert, variiert aber auch zwischen nah verwandten Arten. Diapausen treten bei Eiern, calyptostatischen oder aktiven Stadien auf. Letztere bleiben aktiv, erreichen aber nicht das nächste Ontogenesestadium (Reviews: Wohltmann 2000; Wohltmann et al. 2007; Zhang 1998).

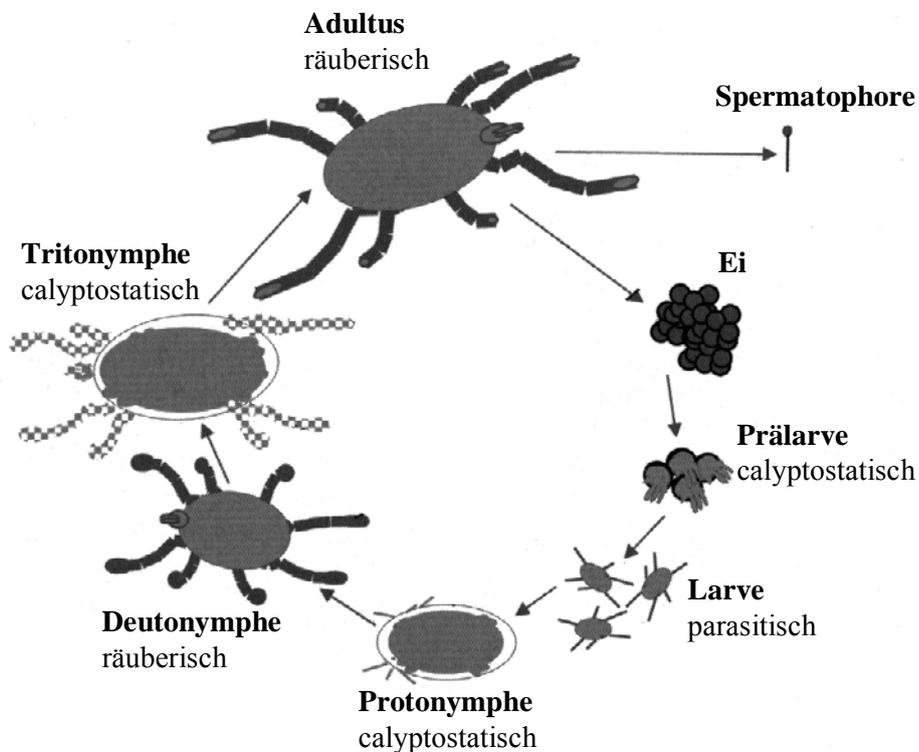


Abb. 2.2: generalisierter Lebenszyklus der Parasitengona; calyptostatische Stadien (Prälarve, Proto- und Tritonymphe) verbleiben in der Cuticula des vorherigen Stadiums (aus Wohltmann et al. 2007)

3. Material und Methoden

3.1. Zucht und Haltung der Acrididae

Alle Versuchstiere der Familie Acrididae stammten aus etablierten Zuchten der Abteilung Tierphysiologie, Institut für Biologie/Zoologie der Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg. *S. piceifrons*, *S. gregaria* und *L. migratoria* sind Nachzuchten von Wildfängen aus Yukatan (Mexiko, 2009) bzw. Niger (1991). *S. americana* geht auf Eigelege der Zucht des California Institute of Technology, Division of Biology von 2007 zurück.

Die Zucht und Haltung erfolgte unter gregären Bedingungen mit 150 ± 50 Individuen je Edelstahlkäfig (48 x 48 x 45 cm mit einer Plexiglasscheibe auf der Vorderseite, einem Belüftungsgitter in der Decke und einem Gitterrost am Boden) bei 30 ± 2 °C, 14 L:10 D Licht-Regime (Licht an: 5.00 Uhr). Eine 40 W Glühlampe (12L:12D; Licht an: 6.00 Uhr) an der Käfigdecke imitierte die natürliche Dämmerung und erzeugte einen lokalen Temperaturgradienten. Zur Eiablage standen mit feuchtem Sand befüllte Plastikbecher zur Verfügung. Nach dem Schlupf durchlaufen die Larven fünf bis sechs Stadien bis zum AS. Adulti wurden in Gruppen mit \pm zwei Tagen Differenz im AS zusammengesetzt (im Folgenden als „gregär“ bezeichnet). Als Nahrung standen Weizenkeimlinge, Haferflocken und Hundeflocken (leichte Flocken, NaturFloq, Happy Dog) *ad libitum* zur Verfügung. Im Winter wurden zusätzlich Chinakohl und in den Sommermonaten Süß- (*Phragmites*-, *Dactylus*- und *Phalaris*-Arten), Sauergräser (*Carex*-Arten), *Taraxacum spec.*, *Zea mays* und *Arctium spec.* gefüttert.

Die physische Isolation von Einzeltieren fand in speziell viergeteilten Edelstahlkäfigen (10 x 10 x 20 cm pro Kompartiment) statt. Zur Gruppierung mehrerer Individuen standen zwei Größen an Gitterkäfigen zur Verfügung (bis 15 Heuschrecken: 20 x 20 x 20 cm; max. 50 Tiere: 30 x 30 x 30 cm). Gefüttert wurde täglich mit Haferflocken *ad libitum* und Weizenkeimlingen bzw. Chinakohl. Die Haltung erfolgte in Klimaschränken (35 °C; 14 L:10 D, Licht an: 6.00 Uhr).

Im Folgenden werden die Tiere entsprechend ihres Imaginalalters als subadult (ein bis zwölf Tage nach dem AS) bzw. adult (mindestens 15 Tage nach dem AS) bezeichnet. Zur individuellen Markierung von Einzeltieren wurde den Heuschrecken

verschiedenfarbiges Strickgarn um das Halsschild gebunden. Diese Manipulation beeinflusste die Heuschrecken nicht in ihrem Verhalten.

3.2. Identifikation der Pheromone bei *S. piceifrons*

3.2.1. Probengewinnung

Leichtflüchtige Pheromonproben wurden mit der „closed-loop-stripping-analysis“ (CLSA) Anlage (Luber 1995, abgewandelt nach: Boland et al. 1983; Grob & Zürcher 1976) gewonnen. Diese Apparatur besteht aus einem Exsikkator (\varnothing : 25 cm), einem Filterhalter mit Aktivkohlefilter (Gränicher & Quartero, Low Resistance, 1,8 mg, \varnothing : 3,6 mm), einer Metallbalg-Pumpe (Fluss: 200 ml/min), einer Glasflasche mit Aktivkohle zur Reinigung der zirkulierenden Luft sowie Verbindungsleitungen aus Edelstahl. Das System hat ein Gesamtgasvolumen von 12 l und war in einem Klimaschrank (35 °C; 14 L:10 D, Licht an: 6.00 Uhr) installiert. Zur Quantifizierung der auf dem Filter gesammelten flüchtigen tierischen Substanzen wurde ein interner Standard (4,96 μ g Tetradekan) in ein Glasröhrchen im Exsikkator zugegeben. Nach 22 h wurde der Filter mit 50 μ l DCIM (Roth) eluiert und die Probe bis zur Analyse bei -18 °C gelagert.

3.2.2. GC-MS Analysen

Die Strukturaufklärung der Pheromonkomponenten aus den CLSA-Proben erfolgte mit einem CP 3900 Gaschromatographen (GC) (Injektortyp: 1177, Varian; Factor Four VF-5ms Säule: 30 m x 0,25 mm x 0,25 μ m), gekoppelt über eine Transferline (280 °C) an ein Saturn 2100 T Elektronenstoß-Ionisations Massenspektrometer (EI-MS). Die Probeninjektion wurde manuell (10 μ l Spritze, SGE) splitlos bei 250 °C (SGE-Liner: Split/Splitlos Focus Liner mit Quarzwolle gefüllt) durchgeführt. Als Trägergas diente Helium (He) mit einer Flussrate von 0,7 ml/min. Die Säulenofentemperatur war für 1 min auf 40 °C, 10 °C/min auf 220 °C, 20 °C/min auf 280 °C und 3 min bei 280 °C eingestellt. Die Ionenfalle detektierte bei einer Arbeitstemperatur von 180 °C Fragmente im Massenbereich von 40 - 240 m/z (AUTO-Ionisationsmodus). Die Datenerfassung und -analyse erfolgte mit dem Programm Saturn Workstation V.6.2 (Varian).

Zur Bestimmung der Doppelbindungsposition der primären Alkohole wurde zunächst eine Acetylierung, gefolgt von einer Derivatisierung durchgeführt. 50 μ l

CLSA-Probe (in einem 1,5 ml Glasvial mit Septum) wurden mit 1 μ l Essigsäureanhydrid (Fluka) und 1,5 μ l Triethylamin (Sigma-Aldrich) - als Katalysator - für 2 h bei Raumtemperatur acetyliert. Zur Entfernung überschüssiger Essigsäure wurden 200 μ l Aqua bidest. zugegeben und geschüttelt. Nach Zugabe von 50 μ l DCIM konnte der organische Unterstand, der die veresterten Pheromonkomponenten enthielt, abgenommen werden. Zur wässrigen Phase wurden nochmals 100 μ l DCIM zugegeben, kräftig geschüttelt und der Unterstand mit dem ersten vereint. Der Erfolg der Acetylierung wurde mittels GC-MS kontrolliert. Bei der Derivatisierung wurden 10 μ l 5 %iger Jodlösung (60 mg J_2 (99,9 % Aldrich) in 1 ml Diethylether) und 60 μ l Dimethyldisulfid (DMDS; 99+ % Aldrich) zur Probe gegeben, geschüttelt und über Nacht bei 55 °C im Dunkeln inkubiert. Durch Zugabe von 50 μ l 5 %iger Natriumthiosulfatlösung (50 mg Natriumthiosulfat pentahydrat (99,9 % Aldrich) in 1 ml Aqua dest.) und schütteln bis zur vollständigen Entfärbung der Lösung wurde die Derivatisierung abgebrochen. 150 μ l Pentan wurden zur Volumenvergrößerung zugefügt, erneut geschüttelt, der organische Überstand abgenommen und 1 μ l ins GC-MS (Methode siehe oben) injiziert.

Die Identifikation der Stereoisomerie erfolgte mit einer chiralen GC-Säule (chiral cap. Rt-bDEXsm: 30 m x 0,25 mm x 0,25 μ 5", Restek), einem Shimadzu MS-QP 2010S und einem GC 2010 (Injektortemperatur: 230 °C; GC-Ofenprogramm: 40 °C für 1 min, 10 °C/min auf 210 °C, 210 °C für 1 min, 15 °C/min auf 230 °C; Trägergas: Wasserstoff; Flussrate: 1,1 ml/min). Verglichen wurden die Retentionszeiten der tierischen Stoffe mit den Reinsubstanzen t-2-Okten-1-ol (SAFC), z-3-Nonen-1-ol (Aldrich), z-2-Okten-1-ol und t-3-Nonen-1-ol (Synthese durch Prof. R. Csuk, Abteilung Org. Chemie, Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg).

Zur quantitativen Bestimmung der Pheromonmengen in den CLSA-Proben wurden Eichreihen mittels verschiedener Konzentrationen der Reinsubstanzen (Tetradekan, Phenylethylalkohol (PEA; Aldrich), z-3-Nonen-1-ol, z-2-Okten-1-ol, Phenol, Guaiacol, Veratrol) in DCIM angefertigt (Abb. A.3.1).

3.2.3. GC-EAD Analysen

Mit Elektroantennogrammen (EAD) werden die Antworten antennaler Geruchsrezeptoren auf olfaktorische Stimuli detektiert. In Kombination mit einem GC (GC-EAD) können Substanzgemische getrennt, Reaktion auf Einzelkomponenten aufgezeichnet und mit Reaktionen auf Reinsubstanzen verglichen werden. Der GC war ein Varian CP 3800 (PTV Injektor 1079; Autoinjektor: 8410 Varian; Vorsäule: 3 m, Fused Silica; analytische Säule: 30 m x 0,32 mm x 1,0 µm, EC-5 Alltech). Als Trägergas wurde He (1,5 ml/min) verwendet. Je Lauf wurden 5 µl Probe als Large Volume Injektion in einen mit Quarzwolle gefüllten Split/Splitlos Focus Liner (SGE) injiziert (PTV: 220 °C; Splittverhältnis zu Beginn: 10, nach 0,01 min geschlossen, nach 2 min auf 100, nach 4 min auf 10). Der Säulenofen war für 3 min auf 40 °C, 10 °C/min auf 200 °C, 200 °C für 1 min, 20 °C/min auf 300 °C für 5 min programmiert. Am variablen Auslasssplitter wurde die Probe im Verhältnis von 2,1:11,2 (FID/EAD) aufgeteilt und 25 ml/min MakeUp Gas (He) zugeleitet. Eine 3 m lange Kapillare ($\varnothing_{\text{innen}}$: 0,25 mm) endete am Flammenionisationsdetektor (FID; 300 °C) und eine 0,6 m lange Kapillare ($\varnothing_{\text{innen}}$: 0,32 mm) führte über eine beheizte Transferline (THC-3, Syntech; 280 °C) zum EAD. Das EAD bestand aus einer mit unbedufteter Luft durchströmten Sammelröhre (\varnothing : 0,5 cm; 15 ml/s; CS 01, Syntech), in diese endete die GC-Säule.

Die Antenne wurde 2 mm oberhalb der Basis mit einer Schere abgetrennt, und zwischen zwei ausgezogene Glaskapillaren geschoben. Zur Sicherstellung der Leitfähigkeit, der Anpassung der Ionenkonzentration und Osmolarität an die Insektenhämolymphe waren beide Kapillaren mit physiologischem *Schistocerca*-Ringer (Angaben pro 1000 ml Aqua dest.: NaCl: 9,82 g; KCl: 0,48 g; MgCl₂ x 6 H₂O: 0,73 g; NaH₂PO₄ x H₂O: 0,67 g; NaHCO₃: 0,18 g; CaCl₂: 0,31 g; pH-Wert: 7,2) befüllt. Silberdrahtelektroden, die mit einer Silberoxidschicht überzogen waren, vermittelten den Kontakt zwischen den Glaskapillaren und dem Messvorverstärker (PB-01/s, Syntech). Der Messvorverstärker war auf einem Mikromanipulator (Syntech) installiert. Ein Messwandler (automatischer Basislinienabgleich: 1 s; IDAC-232, Syntech) zeichnete die aufsummierten Rezeptorpotentiale der Antennenneurone auf. Registriert und ausgewertet wurde mit dem Programm GC-EAD 2000 (externer Amplifikationsfaktor: GC: 1 und EAD: 10; GC delay: -30 Dezisekunden; Syntech).

3.3. Abgabe der Pheromone bei *S. piceifrons*

3.3.1. Pheromonmessung

Neben der CLSA-Technik (Kap. 3.2.1.) kam die Solid-Phase-Mikroextraktion (SPME) zur Bestimmung der Pheromonemission von Einzeltieren bzw. deren Körperteilen zur Anwendung. Das Testtier wurde bei 35 °C in ein 40 ml Glasvial gesetzt und das Vial mit einem Teflonseptum luftdicht verschlossen. Nach Akkumulation der Duftstoffe für 90 min wurde das Septum mit der SPME-Faser (Polydimethylsiloxane, 100 µm, SUPELCO) durchstoßen. Nach 30 min wurden die auf der SPME-Faser absorbierten Analyten im Injektor (Split/Splitlos Focus Liner (SGE), splitlos, 220 °C) eines Hewlett Packard 5890A Serie II (Alltech EC-5: 30 m x 0,25 mm x 0,25 µm) oder eines Varian CP 3800 (Varian WCOT: 15 m x 0,25 mm x 0,25 µm, Injektor: 1079) desorbiert. Die Analysebedingungen beider GCs waren: 2 min bei 40 °C, 5 °C/min auf 100 °C, 16 °C/min auf 276 °C (HP) bzw. 15 °C/min auf 280 °C (Varian). Beide Geräte verwendeten He als Trägergas (HP: 1 ml/min; Varian: 0.8 ml/min) und die FIDs waren auf 300 °C programmiert. Die Datenregistration und -analyse erfolgte mit dem Programm Star Chromatography Workstation V.6.0 (Varian).

Aufgrund variabler Detektionssensibilitäten beider GCs und der Verwendung von zwei SPME-Fasern wurden Korrekturfaktoren für die Analyten bestimmt (Abb. A.3.2). Dazu wurde gleichzeitig mit beiden Fasern im Probengefäß gesammelt und die ermittelten Peakflächen korreliert. Die detektierten Pheromonmengen wurden durch Eichkurven (Abb. A.3.3) quantifiziert: In eine Glasflasche ($V = 1157$ ml) wurde durch das Teflonseptum ein Metallstab gehängt und auf diesen mit einer 5 µl Borosilikatspritze (ILS) 1 µl Reinsubstanz aufgetragen. Nach 24 h bei 35 °C war die Probe vollständig verdampft und gleichmäßig in der Gasphase verteilt. Mit einer 50 µl gasdichten Spritze (Hamilton) wurden verschiedene Volumina Luft in ein mit Septum verschlossenes Glasvial (4 ml) überführt. Nach 45 min erfolgte die Analyse mit der oben beschriebenen SPME-Technik.

3.3.2. Abhängigkeit der Pheromonemission vom Alter und Körpermasse

Der Beginn der individuellen Pheromonabgabe von gregären *S. piceifrons*-Männchen wurde durch wiederholte Pheromon-Detektionen bestimmt. Die erste Messung erfolgte fünf bis sechs Tage nach dem AS. Weitere Messungen folgten im Abstand von drei bis vier Tagen. Als Beginn der Geschlechtsreife wurde das Stattfinden der ersten Kopulationen definiert.

Die Variabilität der individuellen Pheromonemission geschlechtsreifer Männchen (Alter: 25 – 27 Tage nach AS) wurde durch tägliche Messungen (Zeitraum: 3 Wochen; je 5 d Messung gefolgt von 2 d Unterbrechung) untersucht. Zwischen den Messungen befanden sich die Versuchstiere im Zuchtkäfig mit gleichaltrigen Individuen. Zudem wurden die emittierten Pheromonmengen von zufällig aus dem Zuchtkäfig entnommenen *S. piceifrons*-Männchen mit deren Körpermasse (Laborwaage: Satorius BP 310S) verglichen.

3.3.3. Einfluss der Anwesenheit von Artgenossen auf die Pheromonemission

In einem Isolations- und Regruppierungsversuch wurde der Einfluss der Populationsdichte auf die Pheromonemission analysiert. Geschlechtsreife *S. piceifrons*-Männchen wurden aus der Zucht entnommen und sofort der Pheromonstatus bestimmt. Im ersten Design wurden sechs Männchen isoliert und sechs Männchen in einem Käfig (20 x 20 x 20 cm) gruppiert. Im zweiten Versuchsansatz wurden die Tiere stattdessen im Zuchtkäfig mit anderen geschlechtsreifen Männchen und Weibchen belassen, die Isolation erfolgte wie im ersten Design. Nach sieben Tagen wurde die Pheromonemission jedes Männchens bestimmt. Danach wurden die Heuschrecken bei reversen Versuchsbedingungen für sieben Tage bis zur abschließenden Pheromonbestimmung gehalten.

Um die Reduktion und Stimulation der Pheromonemission bei Isolation bzw. Gruppierung in Männchengruppen detaillierter zu untersuchen, wurde der erste Versuchsansatz in der CLSA (Kap. 3.2.1.) wiederholt. In der ersten Woche wurden sechs adulte Männchen jeden zweiten Tag im Exsikkator und in der Zwischenzeit in einem Käfig (20 x 20 x 20 cm) mit Weizenkeimlingen gruppiert. Für die Isolation wurde der Exsikkator durch einen Einsatz in sechs gleichgroße Kompartimente unterteilt; zwischendurch erfolgte die Haltung in Isolationskäfigen. Die Regruppierungsphase verlief wie in der ersten Woche.

Der Einfluss von Weibchen wurde in einem separaten Versuch erforscht: Gruppen bestehend aus zehn adulten Männchen wurden für sieben Tage ohne oder zusammen mit fünf geschlechtsreifen *S. piceifrons*-Weibchen gehalten. Eine identische Populationsdichte wurde durch 20 x 20 x 20 cm große Käfige bzw. deren Flächenreduktion, durch eine Trennwand, auf 2/3 erreicht.

Zudem wurde der Einfluss von Gruppierungseffekten, wie sexueller Konkurrenz zwischen Männchen, untersucht: in Isolationskäfigen wurden adulte *S. piceifrons*-Männchen in variabler Anzahl (1 - 4 Männchen) in Gruppen mit konstanter (1:3 bis 4:0, Männchen:Weibchen) und variabler (1:1 bis 4:1) Populationsdichte (2 - 5 Individuen je Kompartiment) gehalten. Die Fütterung erfolgte täglich. Die Pheromonemission wurde vor Versuchsbeginn und nach sieben Tagen ermittelt. Eine konstante Besatzdichte wurde sichergestellt indem verstorbene Individuen durch Tiere, die bei denselben Versuchsbedingungen lebten, ersetzt wurden.

3.3.4. Abhängigkeit der PEA-Emission vom Phenylalanin-Gehalt der Nahrung

PEA, eine der Pheromonhauptkomponenten, wird aus Phenylalanin synthetisiert (Kap. 4.4). In Fütterungsversuchen wurde die PEA-Emission bei variablem Phenylalanin-Gehalt der Nahrung analysiert. Neben der regulären Fütterung mit Weizenkeimlingen und Haferflocken (0,78 % Phenylalanin) wurden die Haferflocken mit L-Phenylalanin (Sigma) bestreut. In einem zweiten Ansatz erhielten die Testtiere zusätzlich zum üblichen Futter zerbröckeltes Zuchtdiät-Hamsterfutter (Altromin 7014; Inhaltsstoffe: 1,1 % Phenylalanin; 23 % Rohprotein; 5 % Rohfett; 4,2 % Rohfaser; 6,5 % Rohasche; 0,9 % Calcium; 0,8 % Phosphor; 0,2 % Natrium). Die Pheromonemission individuell markierter gregärer geschlechtsreifer *S. piceifrons*-Männchen wurde vor Versuchsbeginn und nach sieben Tagen bestimmt.

3.3.5. stressbedingte Reduktion der Pheromonemission

Stress durch Handling (Berührungen; Entnahme aus der Zucht zur Pheromondetektion) verringert bei *S. americana* die Pheromonabgabe (Stahr et al. 2013). Um ähnliche Artefakte bei *S. piceifrons* zu berücksichtigen wurden individuell markierte adulte *S. piceifrons*-Männchen 8mal täglich (8.00 - 15.00 Uhr; stündlich) aus der Zucht entnommen und jeweils 1 min leicht zwischen beiden Händen hin und her gerollt. Die

Pheromonmessung erfolgte einen Tag vor Versuchsbeginn und nach 3tägiger Behandlung. Die Kontrollgruppe verblieb ungestört im Zuchtkäfig.

Nachweislich beruht die stressbedingte Pheromonreduktion bei *S. americana* auf der Ausschüttung des Stresshormons Octopamin (Stahr et al. 2013). Dieser Regulationsmechanismus wurde auch für gregäre geschlechtsreife *S. piceifrons*-Männchen durch Octopamin-Injektionen untersucht: je 50 ng DL-Octopaminhydrochlorid (Sigma) gelöst in 10 µl Insektenringer wurden an zwei aufeinander folgenden Tagen injiziert. Die Kontrollgruppe erhielt 10 µl Ringer. Die individuelle Pheromonemission wurde einen Tag vor und nach den Injektionen detektiert.

3.4. Regulation der Pheromon-Biosynthese

Neben Octopamin wird die Pheromon-Freisetzung bei *Schistocerca* durch ein Pheromon-Biosynthese-Aktivierendes-Neuropeptid (PBAN) aus dem Nervensystem reguliert (vgl. Kießling 2004; Kießling & Seidelmann 2006 für *S. gregaria*). Bei *S. piceifrons* wurden Extrakte aus dem Oberschlund- (OG; Proto-, Deuto-, Tritocerebrum, Retrocerebraler Komplex und optische Loben), dem Unterschlund- (UG) und den Thorakalganglien 1 - 3 (TG), dem thorakalen perisymphatischen Organ (PSO), den Abdominalganglien (AG) und der Perineuralmembran (PNM) auf ihre Pheromon-Biosynthese stimulierende Wirkung getestet.

Zur Probengewinnung wurden die Tiere dekapitiert, die Kopfkapsel durch einen Transversalschnitt hinter den Komplexaugen geteilt und das OG und UG entnommen. Der Thorax wurde entlang des ersten Abdominalsegments vom Abdomen getrennt, Beine und Flügel entfernt. Durch einen seitlichen Schnitt oberhalb der Beinansätze konnte das Thoraxsternum mit den TG (Pro-, Meso- und Metathorakalganglien) und den PSO abgehoben werden. Das Abdomen wurde längs der Pleuralmembran aufgeschnitten und die PNM und die AG inklusive der Konnektive aus dem Sternum herauspräpariert.

Zur methanolischen Peptidextraktion wurden die Gewebe von je 50 Tieren in 1 ml Extraktionspuffer (Methanol-Wasser-Eisessig 100:10:1) gesammelt und bis zur weiteren Aufarbeitung bei -18 °C gelagert. Die Homogenisierung erfolgte in 10 ml Borosilikatzentrifugenröhrchen für 2 min durch einen Sonopuls-Ultraschall-Homogenisator (Bandelin Sonopuls, HF-Generator GM 70, Ultraschallwandler UW 70)

bei einer Arbeitsdauer von 0,5 s und 35 W. Anschließend wurde das Homogenat bei 4 °C und 12.096 g für 15 min zentrifugiert (Beckmann, Avanti TM-J 25 I), der Überstand abgenommen, zum verbliebenen Pellet 500 µl Extraktionspuffer gegeben und die Homogenisierung und Zentrifugation wiederholt. Beide Überstände wurden vereinigt und getrocknet (Vakuumtrockner: Eppendorf concentrator plus; 30 °C).

Die Pheromon-Biosynthese aktivierende Wirkung der Extrakte wurde an isolierten adulten *S. piceifrons*-Männchen, deren Pheromonemission durch eine 7tägige Isolation gestoppt war, geprüft. Das Peptidmaterial (6,2 - 7,5 Äquivalente/Tag/Tier) wurde in 10 µl Insektenringer (Rezept siehe Kap. 3.2.3.) gelöst und am 8. und 9. Tag injiziert. Am 10. Tag erfolgte die Pheromonbestimmung mit der SPME-Technik. Die Kontrollgruppe erhielt nur 10 µl Insektenringer.

Zur definitiven Substanzaufklärung des Pheromon-Biosynthese stimulierenden Faktors erfolgte ein enzymatischer Peptidverdau mit Proteinase K. Die aufgearbeiteten Extrakte von je 250 adulten gregären *S. piceifrons*-Männchen wurden in 800 µl Aqua dest. gelöst und in vier Aliquots aufgeteilt: Positiv-Kontrolle (1), Zugabe von 20 µl Proteinase K 10fach (Sigma-Aldrich; aus *Tritirachium album*, 2 mg in 100 µl 0,1 M TrisHCl Puffer (pH-Wert: 8) und 100 µl 4 M NaCl Puffer) (2), Zugabe von je 10 µl beider Reaktionspuffer (3), Kontrolle für Hitzebehandlung (4). Nach der Durchmischung (VORTEX, Schüttler Genius) wurden Aliquot 2 und 3 für 4 h bei 42 °C (Rotilabo-Block-Heater H250) inkubiert. Aliquot 2 wurde zur thermischen Inaktivierung der Proteinase K auf 95 °C (10 min) erhitzt, ebenso Aliquot 4. Anschließend wurden alle vier Proben eingedampft und im Biotest untersucht.

3.5. PEA-Biosynthese

Um nachzuweisen, dass geschlechtsreife *S. piceifrons*-Männchen Phenylalanin als Precursor für die PEA-Biosynthese nutzen, wurden zunächst Individuen, die viel PEA (> 1750 ng/Tier/h) emittierten, mittels SPME-Technik identifiziert, markiert und zurück in den Zuchtkäfig gesetzt. Am folgenden Tag wurden die Tibien und Femora der vorderen und mittleren Laufbeine oder das Abdomen (ohne innere Organe) zerschnitten und in 240 µl Medium (Minimum Essential Medium (10 fach) ohne Phenylalanin, Tyrosin, L-Glutamin, NaHCO₃, L-Methionin: 100 ml/l; HEPES-Na-Salz: 5,205 g/l; Ficolle 400: 10 g/l) inkubiert. Anschließend wurden 30 µl Medium, versetzt mit L-[U-¹⁴C]-Phenylalanin (Perkin Elmer), dem Ansatz hinzugefügt (Endkonzentration:

1,93 µg/ml; entspricht 185 KBq). Nach Inkubation im ThermoMixer (Eppendorf, comfort) für 3,5 h wurden 400 µl Ethylacetat (AppliChem) zugegeben, geschüttelt und 10 min bei 9.257 g und 4 °C zentrifugiert (Universal 30RF, Hettich). 250 µl des Überstandes, mit den enthaltenen synthetisierten Produkten, wurden abgenommen und auf eine Dünnschichtplatte (G 60 F₂₅₄, Merck) aufgetragen. Dem verbliebenen Inkubationsmedium wurden erneut 250 µl Ethylacetat beigefügt, die Ethylacetat-Phase extrahiert und auf dem selben Startpunkt appliziert. Zusätzlich wurden 5 µl PEA (10 % in Ethylacetat) zur Identifikation des PEA-Flecks auf den Startpunkt aufgetragen. Zur Trennung von PEA und ¹⁴C-Phenylalanin wurde ein Hexan:Ethylacetat:Wasser-Gemisch (12:8:1) als Laufmittel verwendet. Die PEA-Spots wurden mittels UV-Licht (Desaga Heidelberg, Duo-Strahler für Dünnschicht- und Säulenchromatographie, 366 nm, 254 nm) identifiziert, abgekratzt und in einem Szintillationsröhrchen mit 5 ml Szintillationsflüssigkeit (Opti-Fluor, Packard) gemischt. Die Radioaktivität wurde mit einem Flüssigszintillationszähler (Tri-carb 2100TR, Packard) ermittelt. Als Referenzprobe diente ein Ansatz ohne Gewebe. Zusätzlich wurden die Reinsubstanzen Zimtsäure (Aldrich; 10 % in Ethylacetat) und Phenylethylamin (Fluka; 10 % in Ethylacetat) aufgetragen.

3.6. Bildungsort der Pheromone

Die Pheromonemission einzelner Körperteile wurde bei adulten *S. piceifrons*-Männchen, die hohe Pheromonmengen (PEA > 1750 ng/h; z-3-Nonen-1-ol > 1360 ng/h) emittierten, ermittelt. Dazu wurden die Testtiere nach der Pheromonbestimmung in den Zuchtkäfig zurückgesetzt. Am Folgetag wurden die Tiere zerteilt in: Kopf; Thorax; Vorder- und Hinterflügel; vordere und mittlere Laufbeine und Sprungbeine. Zur spezifischeren Bestimmung wurden das Abdomen in erstes bis drittes Abdomensegment und restliche Segmente oder Tergite und Sternite, die Vorder- und Hinterflügel in Flügelbasis und -spitze und die Beine in Tarsen, Tibien und Femora unterteilt. Die Körperteile wurden separat, die paarigen Extremitäten zusammen in Vials (40 ml) gegeben und nach mindestens 1½ h die Pheromonemission mit der SPME-Technik bestimmt. Die Oberflächenbestimmung der Flügel erfolgte mit dem Bildanalyseprogramm Scion Image (Scion Corp. USA), die Oberflächen der anderen Körperteile wurden über deren geometrische Form berechnet.

3.7. Funktion der Pheromone

3.7.1. Olfaktometertest

Die Funktion von Duftstoffen kann durch die Reaktion der Tiere auf diese Substanzen beurteilt werden. Versuche in einem dynamischen Y-T-Olfaktometer (Seidelmann & Warnstorff 2001; Abb. 3.1) lassen Rückschlüsse auf Attraktantien und Repellentien zu. Dazu wurde durch beide Schenkel des Borosilikatglas-Olfaktometers (Innen- \varnothing : 40 mm) mit einer Pumpe ein erwärmter (32 °C), durch einen Aktivkohlefilter gereinigter und befeuchteter Luftstrom gesaugt (2 l/min/Arm). Die Testsubstanzen wurden auf einem Filterpapierstreifen (5 cm²) im linken Schenkel für maximal 1 h präsentiert. Um geringere Substanzkonzentrationen zu testen wurde vor dem linken Schenkel eine Glasflasche (2250 ml) installiert. Die Flasche enthielt ein Vial (4 ml; mit perforiertem Septum; Loch- \varnothing : 1,5 mm) in dem sich die Testsubstanz, verdünnt in 3 ml Paraffinöl, befand (maximale Testdauer: 2 h). Die gesamte Apparatur war in einer temperierten (32 \pm 2 °C) und beleuchteten (4 x 36 W Leuchtstoffröhren „Neutralweiß“, NARVA) Messkammer aufgebaut. Das Testtier wurde in den seitlichen Einlassstutzen am langen Arm des Y hineingesetzt und hatte dann die Wahl sich gegen den Luftstrom zur Duftquelle hin zu bewegen (Attraktion) oder mit dem Luftstrom weg (Repulsion). Protokolliert wurde die Wahlzeit bis zum Erreichen einer Position, wobei nur Zeiten >20 s gewertet wurden; vorher war der Luftstrom nicht konstant. Folgende Positionen waren möglich: mit dem Luftstrom (Substanzmeidung, Ausgang „A“), gegen den Luftstrom in den linken (Attraktion, „li“) oder rechten Schenkel (keine Attraktion, „re“). Befand sich die Heuschrecke nach 180 s an keiner der vorigen Positionen, wurde Position als Mitte („M“) registriert.

Die effektive Substanzkonzentration im Luftstrom wurde mittels SPME-Technik ermittelt (Eichreihen: Abb. A.3.4): direkt nach der Duftapplikation, anschließend im Abstand von 20 min wurde eine SPME-Faser (Polydimethylsiloxane, 100 μ m, SUPELCO) im Ausgang des Olfaktometers für 10 min exponiert. Die Desorption erfolgte im Injektor (Split/Splitlos Focus Liner (SGE), splitlos, 200 °C) eines Hewlett Packard 5890A Serie II GC (Alltech EC-5, 30 m x 0,25 mm x 0,25 μ m). Der Säulenofen war für 3 min auf 40 °C, mit 12 °C/min auf 172 °C und für 2 min auf 172 °C programmiert. Als Trägergas diente He (1 ml/min). Der FID war auf 300 °C eingestellt. Innerhalb des Untersuchungszeitraums variierten die Konzentrationen

zwischen: 1,10 - 1,96 $\mu\text{g/l}$ bei z-2-Okten-1-ol, 0,11 - 1717,08 $\mu\text{g/l}$ bei z-3-Nonen-1-ol und 0,14 - 1093,87 $\mu\text{g/l}$ PEA.

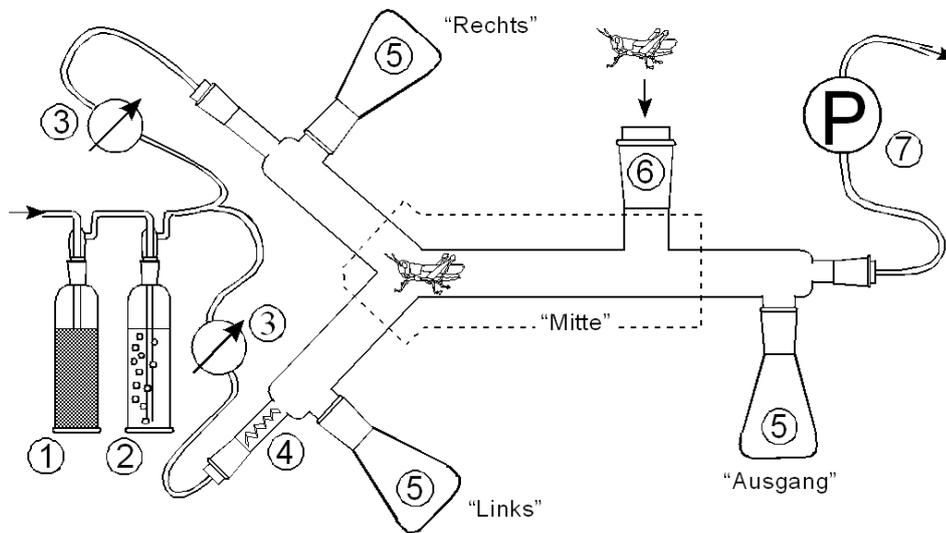


Abb. 3.1: dynamisches Y-T-Olfaktometer: Flasche mit Aktivkohle (1), Wasserflasche (2), Durchflussmesser (3), Probenkammer (4), Abfangflasche für Heuschrecken (5), Einlassstutzen (6), Pumpe (7) (aus Seidelmann & Warnstorff 2001)

3.7.2. Pheromone beim Paarungsverhalten

In „open field“-Tests wurde eine Beeinflussung des Paarungsverhaltens durch Pheromone beispielsweise als Aphrodisiakum oder CIP untersucht. Aphrodisiaka sollten die Akzeptanz der Weibchen gegenüber Paarungspartnern steigern (Shorey 1973). Beurteilt wurde die Akzeptanz anhand der Zeitspanne zwischen Gruppierung und Beginn der Paarung und dem Paarungserfolg. Adulte unverpaarte *S. piceifrons*-Weibchen aus der Zucht wurden mit Männchen unterschiedlicher Pheromonemission verpaart: keine Pheromonemission durch eine 7tägige Isolation oder Pheromonemission durch Applikation von 0,1 μl Pheromon (PEA und z-3-Nonen-1-ol, 1:1) nach einer 7tägigen Isolation. Die Kontrollgruppen bestanden aus adulten gregären Männchen oder 7 d gruppierten Männchen. Die metallischen Verhaltensarena (26 x 31 x 6 cm) waren mit weißem Papier ausgelegt, mit einer Glasscheibe abgedeckt und befanden sich in einer temperierten ($32 \pm 2^\circ\text{C}$) und beleuchteten (4 x 36 W Leuchtstoffröhren „Neutralweiß“, NARVA) Kammer. Das Verhalten wurde mit einer CCD Infrarot-Licht-Kamera (s/w I 380: 2,1 mm Miniobjektiv, S-Mount M2 x 0,5 Fisheye) über einen Zeitraum von 10 h aufgezeichnet.

Die Funktion eines CIPs wurde in denselben Versuchsarenen bei identischen Versuchsbedingungen getestet. *S. piceifrons*-Pärchen wurden aus der Zucht entnommen,

getrennt und in die Arenen gesetzt. Wenn eine Paarung innerhalb von 70 min nach dem Zusammensetzen erfolgte, wurden die Männchen abermals vom Weibchen gelöst, 0,1 µl Testsubstanz (z-3-Nonen-1-ol, PEA oder 1:1 Mix) auf das Halsschild des Weibchens aufgetragen und beide Tiere zurück in die Arena gesetzt. Bei der Kontrollgruppe fand keine Substanzapplikation statt. Protokolliert wurde für 70 min oder bis zur Kopulation die Anzahl der Attacken, die Zeitspanne bis zur 1. Attacke, zur Paarung und zur Kopulation. Fand keine Paarung statt, wurde als Dauer bis zur Paarung bzw. Kopulation der maximale Beobachtungszeitraum plus 10 min bzw. 20 min angesetzt. Innerhalb des gesamten Testzeitraumes emittierten die Weibchen von ihrer Körperoberfläche 20770 - 2480 ng/h z-3-Nonen-1-ol und/oder 26310 - 360 ng/h PEA. Zur Erstellung der Abdampfkurven (Abb. A.3.5) wurde die Substanzemission der *S. piceifrons*-Weibchen jeweils 1, 15, 30, 45, 60 und 75 min nach der Pheromonapplikation mit der SPME-Technik bestimmt. Während des Abdampfzeitraumes befanden sich die Tiere in kleinen Käfigen im Zuchtraum.

Die geringe Paarungsmotivation Weibchen-deprivierter *S. piceifrons*-Männchen (vgl. Kap. 4.6.2), deutete auf einen Solitarisierungseffekt, der zur Meidung von Artgenossen führt und mit einer Verringerung der Laufaktivität einhergeht, hin (für *S. gregaria*: Roessingh et al. 1993; Simpson et al. 1999). Deshalb wurden die lokomotorische Aktivität und das Verhalten gegenüber Heuschreckengruppen von isolierten und gregären Männchen verglichen. Die Glas-Arenen (25 x 25 x 5 cm) enthielten auf einer Schmalseite ein Kompartiment (5 x 25 x 5 cm), welches leer oder mit zehn adulten Heuschrecken besetzt war. Die Arena befand sich in einer temperierten (32 ± 2 °C) und beleuchteten (4 x 36 W Leuchtstoffröhren „Neutralweiß“, NARVA) Messkammer. Der Aufenthaltsort des Versuchstiers, der Abstand zum Kompartiment und die zurückgelegte Wegstrecke wurden in 30 Zyklen (a 60 sec alle 2 min) innerhalb 1 h ausgewertet (CCD Fingerkamera s/w P17; CTCN BehavioQuant Objektüberwachungsprogramm und QTRANS Transferprogramm (GSF Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit, Metacom GmbH); Arena-Positionsprogramm (Seidelmann)).

3.7.3. Kryptische Weibchenwahl („cryptic female choice“) basierend auf der Pheromonemission des Männchens

Mit der „sterilen Männchentechnik“ (Parker 1970) wurde getestet, ob Weibchen nach zwei sukzessiven Paarungen das Spermium des *S. piceifrons*-Männchens mit höherer Pheromonemission bevorzugen. Sublethale Strahlendosen induzieren dominante lethale Mutationen in den Spermien und verhindern die Embryonalentwicklung (Boorman & Parker 1976). Bei einer zweifachen Verpaarung sterben die Nachkommen des sterilen Männchens (R), hingegen zeugen nicht bestrahlte Männchen („normal“, N) lebensfähigen Nachwuchs.

Innerhalb eines Vorversuchs wurde die adäquate Strahlendosis zur Erzeugung fitter, kopulationsfähiger, steriler Männchen an *S. americana* etabliert. Trotz ähnlicher Körperrelationen wurde die Wirksamkeit der optimalen Dosis für *S. piceifrons*-Männchen separat bestätigt. Bestrahlt wurde mit einem Linearbeschleuniger (Mevatron-MXE-2, Siemens; Photonenstrahlung: 4 Gy, 8 Gy, 16 Gy, 25 Gy, 50 Gy). Zur Behandlung saßen je sechs gregäre geschlechtsreife Männchen eng beieinander in einer Petrischale (ø: 8,5 cm). Nach der Bestrahlung wurden die Heuschrecken im Zuchtraum in Käfigen (20 x 20 x 20 cm) mit Weizen und Haferflocken *ad libitum* gehalten und die Mortalität täglich protokolliert. Die Kontrollgruppe bestand aus der identischen Anzahl gleichaltriger unbehandelter Männchen. Einen Tag nach der Bestrahlung wurde die Fertilität der Männchen durch die Verpaarung mit einem virginen geschlechtsreifen Weibchen (Separation von Männchen 1–2 d nach AS) untersucht. Nach der Kopulation wurde das Männchen aus dem Käfig (10 x 20 x 20 cm) entfernt und ein Eiablagebecher mit feuchtem Sand hinzugegestellt. Die Eiablagebecher wurden jeden 3. Tag ausgetauscht und bei 30 ± 2 °C inkubiert. Zwei Tage nach dem Beginn des Larvenschlupfs wurden die Larven durch Einfrieren abgetötet und die Anzahl der geschlüpften, der nicht geschlüpften aber entwickelten Larven und der sterilen Eier bestimmt. Eine Strahlendosis von 50 Gy induzierte sowohl bei *S. americana*- (Alter: 15 - 25 Tage nach AS) als auch bei *S. piceifrons*-Männchen (Alter: 18 - 21 d nach AS) eine 98 %ige Sterilität.

Die olfaktorische Sperma-Diskriminierung bei sukzessiven Paarungen wurde für *S. piceifrons* untersucht. Einen Tag nach der Bestrahlung (50 Gy) wurde den Männchen (R) 0,1 µl Pheromon (z-3-Nonen-1-ol, PEA oder deren Mix (1:1)) auf das Halsschild und die Flügel appliziert, danach erfolgte die Verpaarung mit einem jungfräulichen

Weibchen. Nach 24 h wurde das Männchen (R) durch ein fertiles, isoliertes, kein Pheromon emittierendes geschlechtsreifes *S. piceifrons*-Männchen (N) ersetzt. 24 h später wurde das zweite Männchen aus dem Käfig (10 x 20 x 20 cm) entfernt und dem Weibchen ein Eiablagebecher zur Verfügung gestellt. Im Kontrollexperiment (NR) war die Paarungsreihenfolge umgekehrt. Regelmäßig wurde überprüft, ob das Paar kopulierte. Um einen Einfluss der Körpermasse des Männchens auf eine Sperma-Bevorzugung zu vermeiden, wurden Weibchen vornehmlich mit gleichschweren Partnern verpaart. Aus der Schlupfrate des jeweils ersten Geleges wurde der Anteil der Nachkommen (P_R) des sterilen Pheromon-emittierenden Männchens berechnet:

$P_R = (1-(x/y)) + ((z/y) * [1-(x/y)] / [1-(z/y)])$ (Boorman & Parker 1976). Dabei ist y die Fruchtbarkeit nach einer Verpaarung mit einem fertilen Männchen, unter Berücksichtigung der natürlichen Unfruchtbarkeit durch ineffektive Befruchtung oder natürliche Gametensterblichkeit. Z ist der Anteil der überlebenden Nachkommen, die aus einer Paarung mit einem sterilen Männchen hervorgehen und x die Fruchtbarkeit nach einer zweifachen Verpaarung (NR oder RN). P_R wurde nach der Formel von Cook et al. (1997) korrigiert:

$kP_{Ri} = (P_{Ri} - P_{Rmin}) / (P_{Rmax} - P_{Rmin})$. Hierbei entspricht P_{Ri} dem individuellen P_R -Wert, P_{Rmin} dem kleinsten und P_{Rmax} dem größten P_R -Wert im Datensatz. Die statistischen Analysen wurden mit Arkussinus transformierten kP_{Ri} -Werten durchgeführt; beim Spermamix nimmt der kP_{Ri} einen Arkussinus von 0,5 an.

3.7.4. Histologie des Receptaculum seminis

Um den Prozess der Sperma-Bevorzugung nach zwei sukzessiven Paarungen aufzuklären, wurde die Morphologie der Spermathek von *S. piceifrons* und *S. americana* beschrieben. Zytologischer Aufbau und Speicherung des Spermas wurden nach einer und zwei Kopulationen (Abstand der Verpaarungen: 1 Tag; Präparation: 1 Tag nach letzter Kopulation) anhand histologische Schnitte untersucht.

Für die Präparation der Spermathek wurde das Abdomen mit einer Schere vom Thorax getrennt, die Sternite lateral von cranial nach caudal aufgeschnitten und zur Seite geklappt. Die Spermathek wurde entnommen und für 1 h in 5%ige Kaliumhydroxid-Lösung überführt. Durch den Verdau ließen sich Fettgewebe und Tracheen entfernen und die Anatomie beschreiben.

Zur Herstellung histologischer Präparate wurde die Spermathek nach der Entnahme für 5 min mit dem Vitalfarbstoff Methylenblau (1 g/30 ml Aqua dest.) angefärbt und 3mal in Aqua dest. gespült. Die Fixierung erfolgte für 2 h in Bouin (Pikrinsäure 1,3 %ig: 15 ml; Formalin: 5 ml; Eisessig: 1 ml). Danach wurden die Präparate über eine aufsteigende Alkoholreihe (80 %, 90 % und 96 % Ethanol: je 1 h; Isopropanol I und II: je 1 h, Isopropanol III: über Nacht) entwässert, anschließend im Wärmeschrank (68 °C) mit Paraffin (Paraffin:Isopropanol (1:1): 1 h, Paraffin I und II: je 2 h, Paraffin III: 3 h) durchtränkt, in Paraffinblöcke gegossen und auf Holzklötzen (1 x 1 cm) befestigt. Mit einem Schlittenmikrotom (Leica, Typ SM 2000 R) wurden sagittale und transversale Schnittserien (Schnittstärke: 7 µm) angefertigt und auf Objektträger (mit Eiweiß-Glycerin-Lösung (1:1)) aufgebracht. Nach der Trocknung auf einer Heizplatte (42 °C; 24 h) wurden die Schnitte für 5 min in Xylol, für 3 min in Isopropanol und einer absteigenden Alkoholreihe (96 %, 80 % und 60 % Ethanol je 3 min) entparaffiniert. Nach dem Spülen der Präparate in Aqua dest. (3 min) erfolgte die Standard Hämalaun-Eosin-Färbung nach Mayer (Romeis 1968): Färben in Hämalaun (5 min; Angaben pro 1000 ml Aqua dest.: Hämatoxylin: 1 g; NaJO₃: 0,2 g; Kalialaun: 50 g; Chloralhydrat: 50 g; Zitronensäure: 1 g), Auswaschen in Leitungswasser (10 min), Spülen in Aqua dest. (1 min), Färben mit Eosin (4 min; 1 g in 1000 ml Aqua dest.), Spülen in 96 %igem Ethanol (1 min), Abbruch der Differenzierung durch Isopropanol (2 min) und Überführung der Objektträger für mindestens 2 min in Xylol. Die xylolfeuchten Schnitte wurden in Kanadabalsam eingebettet. Die Präparate wurden lichtmikroskopisch (Leica DMLB) untersucht.

3.8. Reifungsbeschleunigung/-verzögerung

Der Einfluss olfaktorischer, taktiler und/oder optischer Stimuli auf den Beginn der Geschlechtsreife wurde bei männlichen *S. piceifrons* untersucht. Ein bis zwei Tage nach dem AS wurden *S. piceifrons*-Männchen markiert und in einen Zuchtkäfig mit geschlechtsreifen Männchen und Weibchen (23 - 28 Tage nach AS) oder Larven und subadulten Artgenossen umgesetzt. Der Beginn der Pheromonemission wurde im Abstand von zwei bis drei Tagen mit der SPME-Technik ermittelt. Tiere der Kontrollgruppe verblieben nach dem AS im Zuchtkäfig und reiften mit ihren gleichaltrigen Artgenossen heran. Um einen reifungsbeschleunigenden Effekt der Pheromone nachzuweisen wurden fünf Männchen und ein Weibchen (Alter: 1 - 2 d

nach AS) im Exsikkator zusammen mit 1 μ l z-3-Nonen-1-ol (tägliche Applikation) gruppiert. Bestimmt wurden der Zeitpunkt der ersten Paarungsversuche und der Beginn der Pheromonabgabe. Die Kontrollgruppe bestand aus fünf Männchen und einem Weibchen desselben ASs, die im selben Klimaschrank in einem Gitterkäfig (20 x 20 x 20 cm) gruppiert waren.

3.9. Herkunft, Zucht und Haltung der Acari

Die Milbenzuchten basierten auf *Charletonia* spec. A-, *Leptus* spec. A- und *E. locustarum*-Larven, die an subadulten *S. piceifrons*-Individuen parasitierten. Die *S. piceifrons* wurden mit den angehefteten Parasiten in Yukatan (Mexiko) am 3. Dezember 2010 30 km nördlich von Tizimin (N 21.36268°, W -88.12759°) und am 7. Dezember 2011 60 km westlich von Tizimin auf der Ranch „San Agustin“ (N 20.99141°, W -88.73756°) durch M. Poot Pech gefangen.

Nach der selbstständigen Ablösung vom Wirt (Ende der Parasitierungsphase) wurden die Milben in zwölf Loch-Greinerplatten (Nunc, \varnothing : 21 mm; Höhe: 1,7 cm) gehalten. Zur Aufrechterhaltung einer hohen Luftfeuchtigkeit waren die Wells mit befeuchtetem Gips-Aktivkohlesubstrat (20:1) befüllt. Die Haltung von *Charletonia* spec. A und *Leptus* spec. A erfolgte bei zwei verschiedenen Bedingungen: 25 ± 2 °C und 16 L:8 D (Licht an: 5:00 Uhr) oder 22 ± 2 °C und 14 L:10 D (Licht an: 7:00 Uhr). Die *E. locustarum*-Individuen wurden bei Langtagbedingungen (16 L:8 D; Licht an: 5:00 Uhr) und zwei verschiedenen Umgebungstemperaturen (25 ± 2 °C oder 29 ± 2 °C) gehalten.

Die Eier wurden nach der Ablage aus den Hälterungsgefäßen entfernt und bis zum Larvenschlupf in mit Leitungswasser befüllten 4 ml Gläschen bei Raumtemperatur inkubiert. Die Vermessung der Eier fand mit einem Okularmikrometer (1/100) in Kombination mit einer 10/100 mm Objektstrichplatte am Mikroskop (Leica DMLB) statt. Die anderen Entwicklungsstadien wurden am Binokular (Leica MZ6 und Schott KL750 Kaltlichtquelle) vermessen. Das Volumen der Individuen wurde kurz nach dem Schlupf ohne vorhergehende Nahrungsaufnahme mit der Formel des Rotationsellipsoids ermittelt.

E. locustarum durchläuft im DN-Stadium eine Diapause (Husband & Wohltmann 2011). Als Diapause-beeinflussende Parameter wurden die Haltungstemperatur, die Lichtintensität und die Tageslänge variiert: 21 – 37 d alte DN wurden für 30, 60 oder

90 d in Kurztagsbedingungen (8 L:16 D; 25 ± 2 °C oder 29 ± 2 °C; abhängig von der Exposition zur Lichtquelle betrug die Lichtintensität 200 - 4000 lx) umgesetzt. Adulti, die vor Ablauf des Zeitraums unter Kurztagbedingungen schlüpften, wurden in den Langtag (16 L:8 D; 1500 lx; 25 ± 2 °C oder 29 ± 2 °C) zurückgesetzt. Die Kontrollgruppen im Langtag (16 L:8 D; 25 ± 2 °C oder 29 ± 2 °C) wurden bei Beleuchtungsstärken von 200 bis 1200 lx, 1500 lx (Aquarienlampe: Solar Tropic LT15W) oder 20000 lx (23 ± 2 °C) gehalten. Protokolliert wurden der Beginn des TN-Stadiums, die Dauer des DN-Stadiums und die Häufigkeit der erfolgreichen Umwandlung zur TN innerhalb der Kurz- bzw. Langtagbedingungen.

3.10. Hungerfähigkeit präparasitischer Larven

Die Überlebensdauer ohne Nahrungsaufnahme wurde an gruppierten (20 - 27 Individuen), frisch geschlüpften, ungefütterten Larven aus der eigenen Nachzucht in einem 4 ml Glasvial (zu einem Drittel mit Gips-Aktivkohlesubstrat befüllt; angefeuchtet mit Leitungswasser; 22 ± 2 °C; 14 L:10 D) getestet. Protokolliert wurde der Zeitraum vom Schlupf (Mittelwert der Schlupfdauer) bis zum Tod der letzten Larve.

3.11. Wirtsfindungsmechanismen präparasitischer Larven

Als Wirtsfindungsmechanismen wurden Geo-, Phototaxis und olfaktorische Reize analysiert. Gruppen von 11 - 19 frisch geschlüpften *Leptus spec. A-* und *E. locustarum*-Larven der eigenen Nachzucht wurden in ein horizontal liegendes Glasrohr (Länge: 28,5 cm, $\varnothing_{\text{innen}}$: 0,54 cm; Enden mit feiner Gaze verschlossen) gesetzt. Eine Hälfte des Rohres war mit schwarzem Tonpapier umwickelt, während die andere Seite mit Licht aus einer Kaltlichtlampe (Schott KL750) bestrahlt wurde. Leichtes Schütteln des Rohres beförderte alle Individuen in die abgedunkelte Hälfte und nach 15 min wurde die Verteilung der Larven protokolliert. Untersuchungen zur Geotaxis erfolgten in einem parallel zu einer senkrechten Leuchtstoffröhre exponierten Glasrohr (ohne schwarze Abdeckung).

Die Wirtsfindung durch volatile Substanzen wurde in einem Y-Olfaktometer (Glas; $\varnothing_{\text{innen}}$: 0,6 cm) getestet. Dazu drückte eine Pumpe (Aquariumpumpe: Tetratoc APS 150, Tetra GmbH) die Luft zur Reinigung durch einen Aktivkohlefilter; ein Splitter verteilte den Luftstrom (112 ml/min/Arm) auf die beiden Y-Schenkel

(Länge: 4,5 cm). Eine Gruppe von 8 - 16 frisch geschlüpften *E. locustarum*-Larven wurde in den langen Schenkel (5,0 cm) gesetzt und das Ortswahlverhalten nach 15 min protokolliert. Eine Bewegung gegen den Luftstrom in den Y-Schenkel, der durch ein vorgeschaltetes mit acht adulten *S. piceifrons* besetztem Glas (580 ml) belüftet wurde, wies auf eine Attraktion durch den Heuschreckenduft hin.

3.12. Parasitierungsverhalten von *Leptus* spec. A-Larven

Larven der Gattung *Leptus* sind wirtsspezifisch oder generalistisch (Review: Wohltmann 2000). Das spezifische das Wirtsspektrum und Parasitierungsverhalten von *Leptus* spec. A wurde an verschiedenen potentiellen Wirten: adulte nicht näher bestimmte Opiliones und Pholcidae; adulte *Osmia bicornis*, *Tenebrio molitor*, *Pyrrhocoris apterus*, *Lucilia sericata* und *S. piceifrons*; larvale und adulte *Gryllus bimaculatus* und larvale *Tettigonia viridissima* untersucht. Jeweils zwei bis sechs Wirte wurden abhängig von ihrer Körpergröße in unterschiedlichen Gefäßen (Gläser: 500 ml bzw. 750 ml; transparente Schraubdeckeldosen: 200 ml; Boden: ca. 1 cm dicke Schicht Gips-Aktivkohlesubstrat) bei 22 ± 2 °C und 14 L:10 D gruppiert. Zum Versuchsbeginn wurden 20 - 50 *Leptus* spec. A-Larven mit einem Pinsel an die Innenwände des Parasitierungsgefäßes überführt. Nach zwei Tagen wurden die Heuschrecken zur besseren Fütterung in Gitterkäfige (10 x 20 x 20 cm; 29 ± 2 °C; 16 L:8 D) umgesetzt, alle anderen potentiellen Wirte verblieben in den Parasitierungsgefäßen. Jeden zweiten Tag erfolgte die Fütterung der Wirte (Opiliones und Pholcidae mit *Schistocerca*-Larven und Aphidoidea; *Osmia bicornis*: Honig; *Tenebrio molitor* und *Gryllus bimaculatus*: Haferflocken, Äpfel; *Pyrrhocoris apterus*: Sonnenblumenkerne, Wasser; *Lucilia sericata*: Zucker, Wasser; *Tettigonia viridissima*: Weizenkeimlinge) und die Kontrolle auf Parasitenbefall. Zum Nachweis des Parasitierungserfolgs wurden die Milbenlarven nach der selbstständigen Ablösung vom Wirt einzeln bis zum DN-Schlupf gehalten.

Eine Präferenz innerhalb verschiedener Acrididae-Arten wurde in einem Wahlversuch getestet. Je ein larvales oder adultes *S. piceifrons*-, *S. americana*-, *S. gregaria*- und *L. migratoria*-Weibchen wurden zusammen mit *Leptus* spec. A-Larven gruppiert (Applikation und Hälterung siehe oben) und der Parasitenbefall je Wirt ausgewertet.

3.13. Parasitierungsverhalten von *E. locustarum*-Larven

Die Parasitierungsversuche mit *E. locustarum*-Larven erfolgten an adulten *S. piceifrons*-Männchen und Weibchen, adulten *S. gregaria*- und *L. migratoria*-Weibchen und *S. piceifrons*-Larven kurz vor dem AS. Zur direkten Applikation wurden das Abdomen und die Sprungbeine der Wirte in ein enges Kunststoffrohr geschoben. Bei adulten Tieren wurden zusätzlich die Flügel ventro-lateral mit einem Gummiring auf dem Röhrchen fixiert. Entsprechend der Verfügbarkeit wurden zwischen 20 - 200 *E. locustarum*-Larven mit einem Pinsel im Bereich der Flügelbasen auf den Thorax und das Halsschild der Heuschrecken appliziert. Danach wurden die Heuschrecken in ein 50 ml Greinerröhrchen gesetzt, dessen Schraubverschluss zum Luftaustausch ein durch feine Gaze abgedichtetes Loch besaß. Zur Untersuchung des Parasitierungserfolgs bei eigenständiger Wirtssuche wurden 155 bzw. 166 *E. locustarum*-Larven auf einen senkrecht mittig im Parasitierungsgefäß (500 ml; Glas; Gips-Aktivkohlesubstratsicht: 1 cm) stehenden Holzstab aufgetragen. Nach zwei Tagen wurde der Parasitenbefall bestimmt und die Wirte in kleine Gitterkäfige (10 x 20 x 20 cm; 29 ± 2 °C; relative Luftfeuchtigkeit: 58 ± 10 %; 16 L:8 D) mit Futter umgesetzt; geschlechtsreife Weibchen erhielten zusätzlich einen Eiablagebecher. Jeden zweiten Tag wurde die Anzahl der selbstständig gelösten Larven protokolliert. Außerdem wurde die Parasitierungsdauer bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 28 ± 10 % in einer trockenen Kammer (39 x 21 x 23 cm; Trocknungsmittel: Kieselgel; 29 ± 2 °C; 16 L:8 D) untersucht.

Des Weiteren wurde die Möglichkeit der Übertragung parasitierender *E. locustarum*-Larven von einem toten auf einen vitalen potentiellen Wirt getestet. Dazu wurde ein adultes *S. piceifrons*-Weibchen für ein bis zwei Tage zusammen mit einer toten parasitierten Heuschrecke in einem 50 ml Greinerröhrchen gehalten. Versuche zur Wirtsspezifität von *E. locustarum*-Larven wurden nicht durchgeführt, weil die Gattung Acrididae (Orthoptera)-spezifisch ist (Welbourn 1983; Wohltmann et al. 1996).

3.14. Effekte parasitierender *E. locustarum*-Larven auf *S. piceifrons*

Die Beeinträchtigung von *S. piceifrons* durch den Parasitismus wurde anhand der Überlebensdauer und der Reproduktionsrate der Weibchen, gekennzeichnet durch die Gelegegröße und das Eivolumen (Berechnung als Rotationsellipsoid), eingeschätzt. *E. locustarum*-Larven beziehen alle Nährstoffe aus der Wirtshämolymphe. Lipide dienen vor allem als Ressource zur Überdauerung des calyptostatischen PN-Stadiums.

Proteine werden zum neosomatischen Wachstum der Cuticula und zum Aufbau der Folgestadien (PN, DN) genutzt. Der Lipid- und Proteinverlust der Wirte während der Parasitierung wurde ausgehend vom Lipid- und Proteingehalt postparasitischer *E. locustarum*-Larven kalkuliert. Während Änderungen im Lipid- und Proteingehalt der Heuschreckenhämolymph Hinweise auf parasiteninduzierte Stoffwechselprozesse liefern.

Die Hämolymphentnahme fand bei *S. piceifrons*-Weibchen (während und nach der Parasitierung) durch Anstechen der Intersegmentalhaut zwischen Kopf und Halsschild statt. Pro Tier wurden mit einer Glaskapillare (20 µl) 10 - 20 µl Hämolymph abgenommen, 1:1 in Insektenringer (Zusammensetzung siehe Kap. 3.2.3) verdünnt und bei -18 °C gelagert. Zur weiteren Aufarbeitung wurden die Proben zentrifugiert (10 min; 4 °C; 588 g). Vom Überstand wurden 10 µl für die Lipidextraktion mit 30 µl Insektenringer und 100 µl Chloroform:Methanol (1:1) versetzt, geschüttelt, nach 10 min erneut geschüttelt und anschließend für 10 min bei 4 °C und 588 g zentrifugiert. Die untere organische Phase wurde abgenommen, mit Stickstoff eingedampft und in 40 µl Chloroform aufgenommen. Die quantitative Analyse des Gesamtlipidgehalts wurde nach der Sulphovanillin-Methode (modifiziert nach Zöllner & Kirsch 1962) durchgeführt. Zur Doppelbestimmung wurden je 20 µl der Chloroformprobe mit 500 µl konzentrierter Schwefelsäure (95 - 97 %; Applichem) versetzt, gemischt, 10 min bei 95 °C im Thermoblock erhitzt und in Eis abgekühlt. Zu 100 µl Probe wurden 1000 µl Sulpho-Phospho-Vanillin Farbreagenz (13 mmol Vanillin (Sigma-Aldrich) in 14 mol Phosphorsäure (Applichem)) pipettiert, gemischt und nach 30 min wurde die Extinktion bei 547 nm gemessen (Spektrophotometer Beckman DU640). Als Standard diente eine Cholesterinlösung (Boehringer; 10 mg/ml Ethanol).

Der Gesamtproteingehalt wurde aus dem oben beschriebenen aufgearbeiteten Hämolymphprobenüberstand mit der Methode nach Lowry et al. (1951) bestimmt. Die Probe (0,5 - 1 µl) wurde mit Aqua dest. auf 100 µl aufgefüllt und mit 500 µl Reagenz A (20 mg $\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$, 40 mg $\text{C}_4\text{H}_4\text{Na}_2\text{O}_6 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$, 2 g Na_2CO_3 in 20 ml Aqua dest.; 40 ml 5 % SDS; 20 ml 0,8 M NaOH) gemischt. Nach 10 min wurde dem Gemisch 250 µl Folin-Reagenz (20 ml Folin (Merck) in 80 ml Aqua dest.) zugefügt, gemischt und nach 30 min die Extinktion bei 750 nm gemessen. Die Eichkurve wurde mit einer BSA-Standardlösung (Merck; 1mg/ml) erstellt. Als Kontrollgruppe dienten unparasitierte Heuschrecken, bei denen die Applikation von Milbenlarven simuliert wurde.

Eine ausreichende Hämolympfabnahme war bei *E. locustarum*-Larven unmöglich, deshalb wurde jedes Individuum in 20 µl Insektenringer für 4 min durch einen Sonopuls-Ultraschall-Homogenisator (Bandelin Sonopuls, HF-Generator GM 70, Ultraschallwandler UW 70; Arbeitsdauer: 0,5 s; 35 W) zerkleinert und die Probe auf zwei Aliquots aufgeteilt. Ein Aliquot wurde für die Lipidbestimmung (siehe oben) mit 30 µl Insektenringer und Chloroform:Methanol (1:1) extrahiert und der Gesamtlipidgehalt bestimmt. Während das zweite Aliquot zentrifugiert und 1 µl des Überstands für die Proteinbestimmung (siehe oben) verwendet wurde.

3.15. Effekte prädatorischer *E. locustarum*-DN auf Heuschreckengelege

Zunächst wurde geprüft, ob DN ein Heuschreckengelege unter einer Sandschicht (Dicke: 2 - 3 cm; Geinerröhrchen: 50 ml) finden. Dazu wurden frisch geschlüpfte DN vermessen und auf die Sandoberfläche gesetzt. Nach zwei Wochen wurde der aktuelle Aufenthaltsort der DN lokalisiert und die DN erneut gemessen; eine Volumenzunahme wurde als Indikator einer erfolgreichen Nahrungsaufnahme gewertet. Zur Bestimmung des Nahrungsbedarf der DN während des gesamten Ontogenesestadiums wurde Einzelindividuen wöchentlich ein frisch abgelegtes *S. piceifrons*-Ei angeboten. Nach einem Tag wurde die Eihülle auf Einstichstellen (braune melanisierte Punkte) und das Ei auf einen Volumenverlust kontrolliert. Zur Dokumentation der Entwicklungsfähigkeit wurden die Heuschreckeneier mit einem befeuchteten Zellstoffstück (1 cm²; 10 µl Leitungswasser) in Eppendorf-Tubes inkubiert (Dauer: 40 - 48 d; 29 ± 2 °C).

3.16. Statistische Auswertung

Die Überprüfung auf Normalverteilung und die statistischen Datenanalysen (ANOVA; T-Test, Wilcoxon-Test, Friedman ANOVA, Mann-Whitney-Test, Kruskal-Wallis Test, χ^2 -Test, Pearson-Korrelation, Regression, Mantel-Cox Log Rang-Test) erfolgten mit dem Programm PASW 21.0 für Windows. Olfaktometerdaten, Paarungsverhalten von *S. piceifrons* und geo- und phototaktisches Verhaltens der Acari wurden mit einer Kontingenztafel- und Kontrastanalyse ausgewertet (Warnstorff & Dörfel 1998). Alle Ergebnisse sind als Mittelwert ± Standardfehler (SE) oder als Median (\bar{x}) und Interquartilabstand (IQR) bei nicht normalverteilten Daten (Shapiro-Wilk Test)

angeben. Die Anzahl der Testtiere (n) wurde beim statistischen Vergleich von zwei Gruppen als Individuenanzahl je Gruppe mit $n_{1,2}$ bezeichnet; $n_{\text{ges},R}$ kennzeichnet die gesamte Anzahl der Versuchstiere und die Replikationen je Test. Als Signifikanzniveau wurde $p \leq 0,05$ festgelegt.

4. Ergebnisse

4.1. Identifikation der Pheromone bei *S. piceifrons*

Die Chromatogramme adulter *S. piceifrons*-Männchen enthalten neben einem kleineren Peak (Substanz 1 Retentionszeit (RT): 9,377 min) zwei charakteristische Hauptpeaks (2: 10,264 min; 3: 10,786 min; Abb. 4.1), deren Vorkommen an die Geschlechtsreife gekoppelt ist. Vereinzelt sind die Substanzen in geringen Mengen auch im Bouquet adulter Weibchen enthalten (< 17 %; Tab. 4.1). Substanz 2 wurde aufgrund ihres charakteristischen Massenspektrums (Basispeak: m/z 91; Abb. A.4.1) als Phenylalkylverbindung klassifiziert. Ein Vergleich mit der Spektrenbibliothek NIST (NIST MS Search Version 2.0) führte zur Identifikation als Phenylethylalkohol (PEA), bestätigt durch RT- und Spektrenvergleich mit der Reinsubstanz (Abb. A.4.2). Ein Spektrenabgleich mit NIST zeigte, dass es sich bei Peak 1 und 3 um ungesättigte primäre Alkohole handelt. Nach der Acetylierung waren die Ausgangspeaks verschwunden und zwei neue Peaks (RT: 11,568 min bzw. 12,756 min; Abb. A.4.3) entstanden. Die EI-Spektren zeigten charakteristische Fragmente für primäre aliphatische Acetate ($[M-AcOH]^+$: m/z 43) (Abb. A.4.1). Bei der Ionisierung im MS brechen die entstandenen DMDS-Derivate (RT: 19,057 min bzw. 20,102 min; $[M]^+$: m/z 264 bzw. m/z 278; Abb. A.4.3) bevorzugt an den beiden Thiomethylgruppen, der Position der ehemaligen Doppelbindung. Das Spektrum des zweiten Addukts enthielt markante Fragmente bei m/z 131 und m/z 87, (Abb. A.4.1), welche charakteristisch für ein Acetatmethylthiolation nach Essigsäureabspaltung sind. Dies bedeutet, dass sich die Doppelbindung an Position 3 befindet und die Substanz 3 als 3-Nonen-1-ol identifiziert wurde (Abb. A.4.4). Auch das erste Addukt enthielt ein prominentes Ion m/z 131 und wurde als 2-Okten-1-ol bestimmt. Der erfolgreiche und korrekte Ablauf der Acetylierung und Derivatisierung wurde mittels Reinsubstanzen bestätigt. Durch Co-Injektion beider Stereoisomere auf einer chiralen Säule erfolgte deren Trennung (2-Okten-1-ol: 10,636 min (trans) bzw. 10,800 min (cis); 3-Nonen-1-ol: 11,730 min (trans) bzw. 12,008 min (cis)). *S. piceifrons*-Männchen emittieren von beiden primären Alkohole jeweils die cis-Isomere (Abb. A.4.5 - A.4.7). Die Aromaten Guaiacol (9,784 min), Veratrol (10,631 min) und Phenol (7,980 min) kommen sowohl in Männchen- als auch Weibchenproben vor (Abb. 4.1) und wurden durch einen Vergleich mit synthetischen Substanzen verifiziert (Abb. A.4.1; Abb. A.4.2).

Alle identifizierten Stoffe waren sowohl bei Antennen sub- als auch adulter *S. piceifrons* elektroantennographisch aktiv (RT von Phenol: 14,998 min; z-2-Okten-1-ol: 16,668 min; Guaiacol: 17,358 min; PEA: 17,705 min; Veratrol: 17,973 min; z-3-Nonen-1-ol: 18,197 min; Abb. 4.2). Ebenso reagierten die Antennen auf alle synthetischen Substanzen und deren cis/trans Isomere (Abb. A.4.8 - A.4.10).

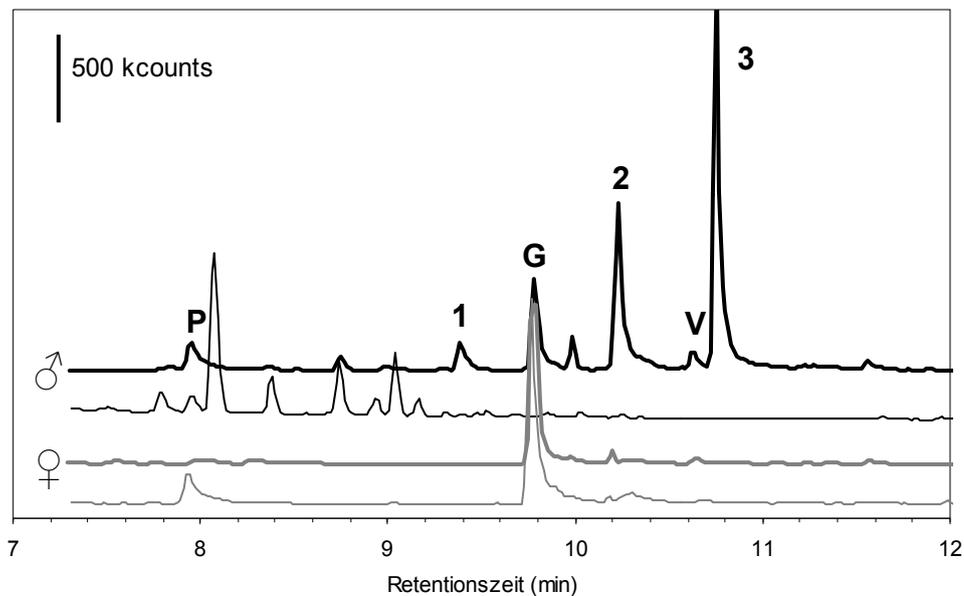


Abb. 4.1: normalisiertes Totalionenchromatogramm von subadulten (dünne Linie) und adulten (dicke Linie) Männchen und Weibchen; CLSA-Probe von je 6 gregären Individuen; z-2-Okten-1-ol (1), PEA (2), z-3-Nonen-1-ol (3), Phenol (P), Guaiacol (G), Veratrol (V)

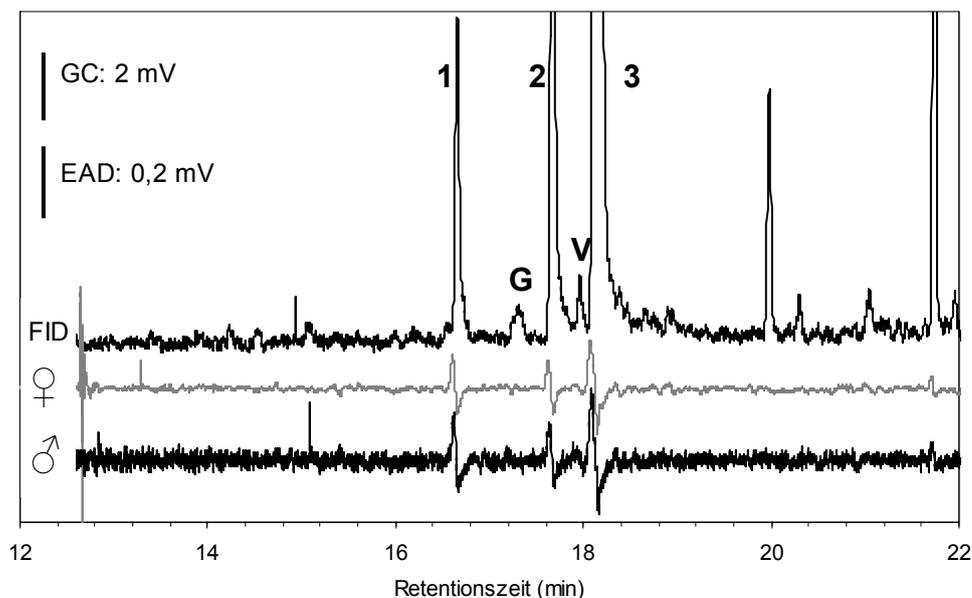


Abb. 4.2: Reaktion von adulten *S. piceifrons*-Männchen- und Weibchenantennen auf die CLSA-Probe adulter gregärer *S. piceifrons*-Männchen; z-2-Okten-1-ol (1), PEA (2), z-3-Nonen-1-ol (3), Guaiacol (G), Veratrol (V)

4.2. Abgabe der Pheromone bei *S. piceifrons*

Zufällig ausgewählte geschlechtsreife gregäre *S. piceifrons*-Männchen emittieren sehr variable Pheromonmengen (Tab. 4.1). Über 70 % der CLSA-Proben enthielten PEA in Mengen zwischen 0,97 - 6181,46 ng/Tier/h und z-3-Nonen-1-ol in Quantitäten von 1,66 - 3652,68 ng/Tier/h. Z-2-Okten-1-ol kam in kleineren Mengen (0,30 - 733,14 ng/Tier/h) vor und fehlte in über 60 % der Proben. Hohe Schwankungen wurden auch bei Einzeltieren mit der SPME-Technik ermittelt. 99 % der untersuchten adulten Männchen gaben z-3-Nonen-1-ol im Bereich von 0,51 - 7543,71 ng/Tier/h ($856,42 \pm 34,26$ ng/Tier/h; $n = 611$) ab, gefolgt von PEA mit 0,63 - 5297,83 ng/Tier/h (96 %; $570,87 \pm 30,93$ ng/Tier/h; $n = 591$) und z-2-Okten-1-ol mit 0,99 - 2341,95 ng/Tier/h (70 %; $146,75 \pm 13,91$ ng/Tier/h; $n = 432$).

Auffällig war, dass die PEA-Emission innerhalb des gesamten Untersuchungszeitraums abnahm (Regression: $n = 619$; $r = -0,414$; $p < 0,001$; $b = -1,031^{-5}$; $F = 127,549$). In der ersten Hälfte dieser Studie (07.2009 - 02.2010) wurden $863,33 \pm 46,01$ ng/Tier/h PEA detektiert, im zweiten Teil (09.2010 - 10.2012) jedoch nur $263,17 \pm 32,38$ ng/Tier/h (ANOVA; PEA: $F = 111,721$; $FG = 1$; $p < 0,001$; z-2-Okten-1-ol: $F = 1,693$; $FG = 1$; $p = 0,194$; z-3-Nonen-1-ol: $F = 2,710$; $FG = 1$; $p = 0,100$). Beim Beginn der Untersuchung (07.2009 - 09.2009) folgt der Quotient aus $(z\text{-}3\text{-Nonen-1-ol} - \text{PEA}) / (z\text{-}3\text{-Nonen-1-ol} + \text{PEA})$ einer bimodalen Verteilung: ein Maxima entspricht der Männchengruppe mit höherer PEA- gegenüber der z-3-Nonen-1-ol-Emission (Quotient < 0 ; $-0,527 \pm 0,0314$; $-0,860 - (-0,130)$; Median (\bar{x}) = $-0,533$; IQR = $0,329$; $n = 41$); das Verhältnis der beiden Substanzen in der zweiten Gruppe ist invers (Quotient > 0 ; $0,524 \pm 0,029$; $0,010 - 1,000$; $\bar{x} = 0,547$; IQR = $0,292$; $n = 65$; Abb. 4.3). Durch die kontinuierliche PEA-Abnahme folgt die Verteilungscharakteristik im Messzeitraum vom Oktober 2009 bis Januar 2010 einer unimodalen Verteilung mit einem Plateau von $-0,5$ bis $0,5$ ($-0,056 \pm 0,028$; $-0,970 - 1,000$; $\bar{x} = -0,108$; IQR = $0,502$; $n = 204$). Die weitere drastische Reduktion der PEA-Emission, teilweise bis zur vollständigen Einstellung (Quotient = 1), bedingt die Häufung der Quotientenklassen $0,8$ bis 1 . Die Verteilung verschob sich in Richtung einer übermäßigen bis ausschließlichen z-3-Nonen-1-ol-Abgabe ($0,577 \pm 0,029$; $-1,000 - 1,000$; $\bar{x} = 0,773$; IQR = $0,632$; $n = 305$). Bei der wiederholten Bestimmungen des Pheromon-Quotienten von 18 zufällig ausgewählten gregären Männchen ließ sich jedes Tier eindeutig klassifizieren: als Individuum mit einer permanent höheren

z-3-Nonen-1-ol-Emission im Vergleich zu PEA (61,1 %; T-Test gegen Quotient = 0: alle $T \geq 2,640$; $FG \geq 4$; $p \leq 0,033$) oder mit dominierender PEA-Abgabe (38,9 %; alle $T \leq -5,000$; $FG \geq 4$; $p \leq 0,002$; Abb. 4.4).

S. piceifrons-Männchen synthetisieren PEA aus Phenylalanin (Kap. 4.4). Jedoch steigerte eine erhöhte Phenylalanin-Aufnahme über die Nahrung durch zusätzliche Fütterung mit Phenylalanin-reichem Hamsterfutter (Wilcoxon-Test: $Z = -1,682$; $FG = 1$; $p = 0,093$; $n = 10$) oder mit Phenylalanin-bestäubten Haferflocken ($Z = -0,507$; $FG = 1$; $p = 0,612$; $n = 7$) nicht die PEA-Emission (Abb. A.4.11). Ebenfalls unbeeinflusst vom Phenylalanin-Gehalt der Nahrung waren z-2-Okten-1-ol- und z-3-Nonen-1-ol-Abgabe (z-2-Okten-1-ol Hamsterfutter: $Z = -0,734$; $FG = 1$; $p = 0,463$; $n = 10$; Phenylalanin: $Z = -0,674$; $FG = 1$; $p = 0,500$; $n = 7$; z-3-Nonen-1-ol Hamsterfutter: $Z = -0,357$; $FG = 1$; $p = 0,721$; $n = 10$; Phenylalanin: $Z = -1,014$; $FG = 1$; $p = 0,310$; $n = 7$).

Tab. 4.1: Detektionshäufigkeit (%) und Pheromonmenge (nur bei Detektion als $MW \pm SE$) in CLSA-Proben gregärer *S. piceifrons*-Individuen

	Sex	Männchen		Weibchen	
	Alter	subadult (n = 3)	adult (n = 43)	subadult (n = 10)	adult (n = 25)
z-2-Ok- ten-1-ol	ng/Tier/h	59,29 ± 12,80*	261,72 ± 50,88	n. d.	15,07 ± 6,15
	%	25,6*	39,5	0,0	8,0
PEA	ng/Tier/h	n. d.	1287,44 ± 279,28	34,92 ± 0,00	9,75 ± 0,00
	%	0,0	79,1	10,0	4,0
z-3-No- nen-1-ol	ng/Tier/h	n. d.	958,12 ± 181,08	n. d.	133,90 ± 98,31
	%	0,0	72,1	0,0	16,0
Phenol	ng/Tier/h	1,85 ± 0,00	562,48 ± 193,57	364,04 ± 284,35	232,19 ± 113,13
	%	33,3	44,2	90,0	52,0
Guaiacol	ng/Tier/h	74,56 ± 73,72	126,37 ± 39,55	661,83 ± 277,63	289,12 ± 73,11
	%	100,0	53,5	100,0	100,0
Veratrol	ng/Tier/h	3,92 ± 0,00	168,74 ± 75,93	20,01 ± 18,77	46,94 ± 31,39
	%	33,3	41,9	60,0	32,0

n. d. nicht detektiert; * Daten basieren auf SPME-Messungen zur altersabhängigen z-2-Okten-1-ol-Abgabe ($n = 39$; vgl. Kap. 4.2.1. und Abb. 4.5), da in keiner der CLSA-Proben z-2-Okten-1-ol detektiert wurde

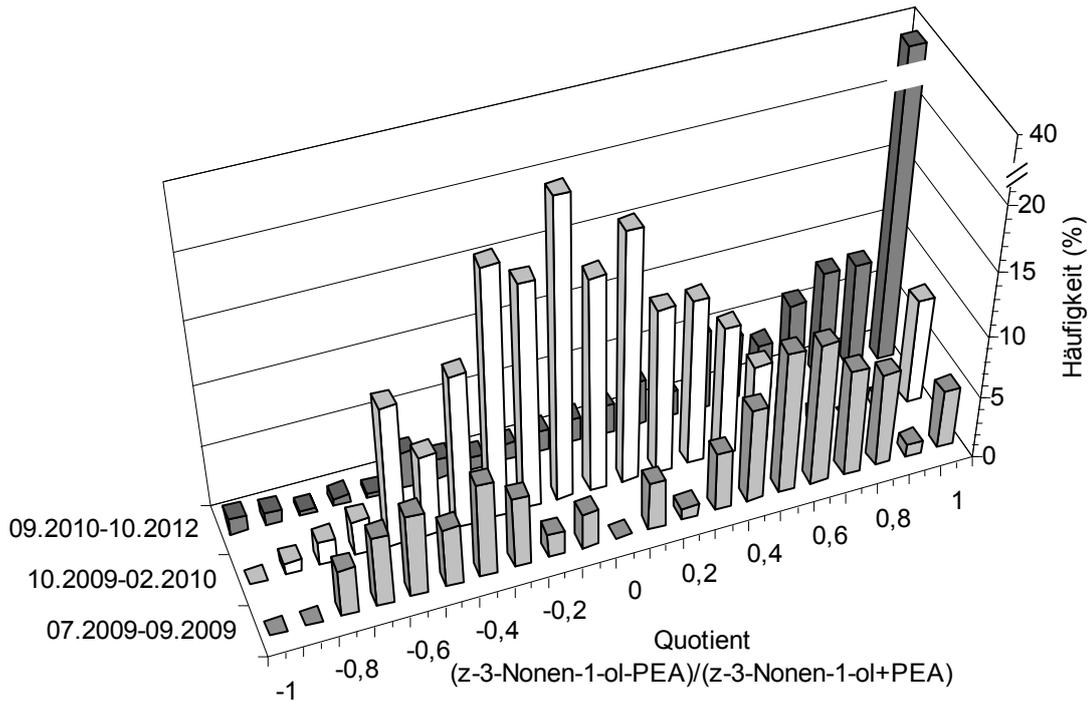


Abb. 4.3: Änderung der Häufigkeitsverteilung des Quotienten aus z-3-Nonen-1-ol und PEA von einer bimodalen zur schiefen Verteilung durch Reduktion bzw. Einstellung der PEA-Emission bei adulten gregären *S. piceifrons*-Männchen

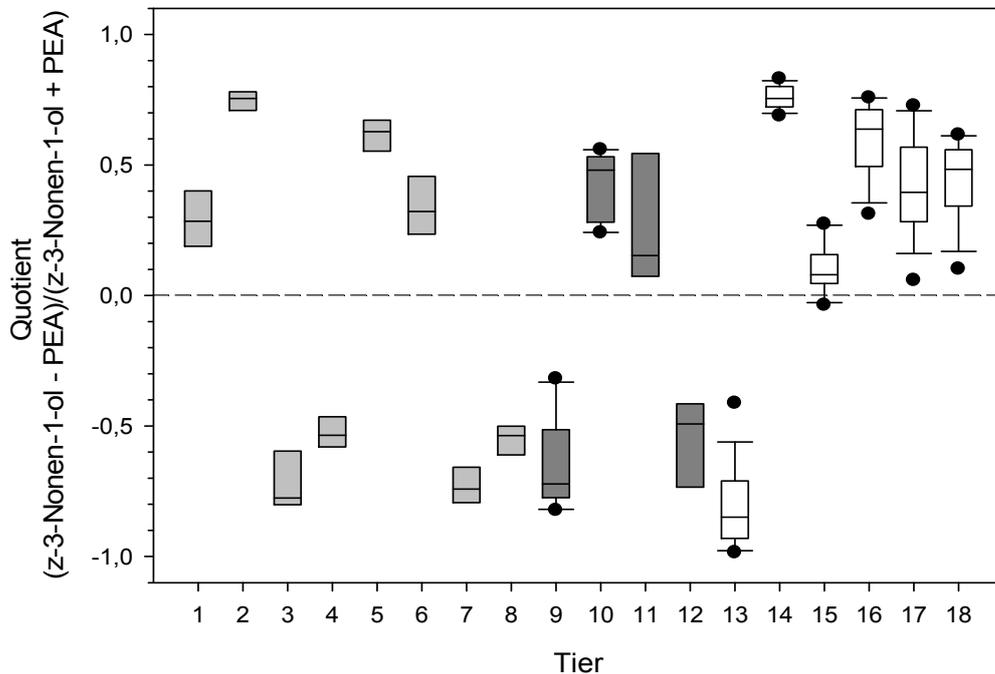


Abb. 4.4: Konstanz des Quotienten aus $\frac{z-3-Nonen-1-ol - PEA}{z-3-Nonen-1-ol + PEA}$ bei wiederholten Pheromon-Messungen (Messzeitraum: 5 – 9 d (hellgrau); 10 – 15 d (dunkelgrau); 16 – 21 d (weiß)) bei adulten gregären *S. piceifrons*-Männchen

4.2.1. Abhängigkeit der Pheromonemission vom Alter und Körpermasse

Sowohl der Beginn der z-3-Nonen-1-ol als auch der PEA-Emission fiel mit der einsetzenden Geschlechtsreife, gekennzeichnet durch das Stattfinden der ersten Kopulationen im Alter von 20 Tagen nach dem AS, zusammen (Abb. 4.5). Im Alter von 27 Tagen erreichte PEA- und z-3-Nonen-1-ol-Emission ihr Maximum und blieb mit zunehmendem Alter der Heuschrecken konstant (SPME, Korrelation nach Pearson: PEA: $n = 564$; $r = 0,004$; $p = 0,927$; z-3-Nonen-1-ol: $n = 584$; $r = 0,019$; $p = 0,640$). Z-2-Okten-1-ol emittierten sowohl sub- als auch adulte *S. piceifrons*-Männchen altersunabhängig (SPME: $n = 413$; $r = 0,037$; $p = 0,454$).

Bei geschlechtsreifen gregären *S. piceifrons*-Männchen korrelierten z-2-Okten-1-ol- und z-3-Nonen-1-ol-Abgabemengen positiv ($n = 428$; $r = 0,125$; $p = 0,010$). Z-2-Okten-1-ol- und PEA wurden hingegen unabhängig voneinander emittiert ($n = 419$; $r = 0,028$; $p = 0,563$). Auch z-3-Nonen-1-ol und PEA wiesen zu Beginn der Analyse keine Korrelation auf (Zeitraum: 07.2009 - 09.2009; $n = 103$; $r = 0,143$; $p = 0,151$). Jedoch korrelierten bei späteren Messungen beide Substanzen positiv (10.2009 - 10.2012; $n = 484$; $r = 0,290$; $p < 0,001$), verursacht durch die Reduktion der PEA-Abgabe (siehe oben).

Eine Korrelation zwischen der Körpermasse der Männchen und der Pheromonemission trat ausschließlich für PEA auf (Regression: $n = 271$; $r = 0,207$; $p = 0,001$; $b = 714,124$; $F = 12,021$; Korrelation nach Pearson: z-2-Okten-1-ol: $n = 183$; $r = -0,046$; $p = 0,536$; z-3-Nonen-1-ol: $n = 275$; $r = -0,020$; $p = 0,738$).

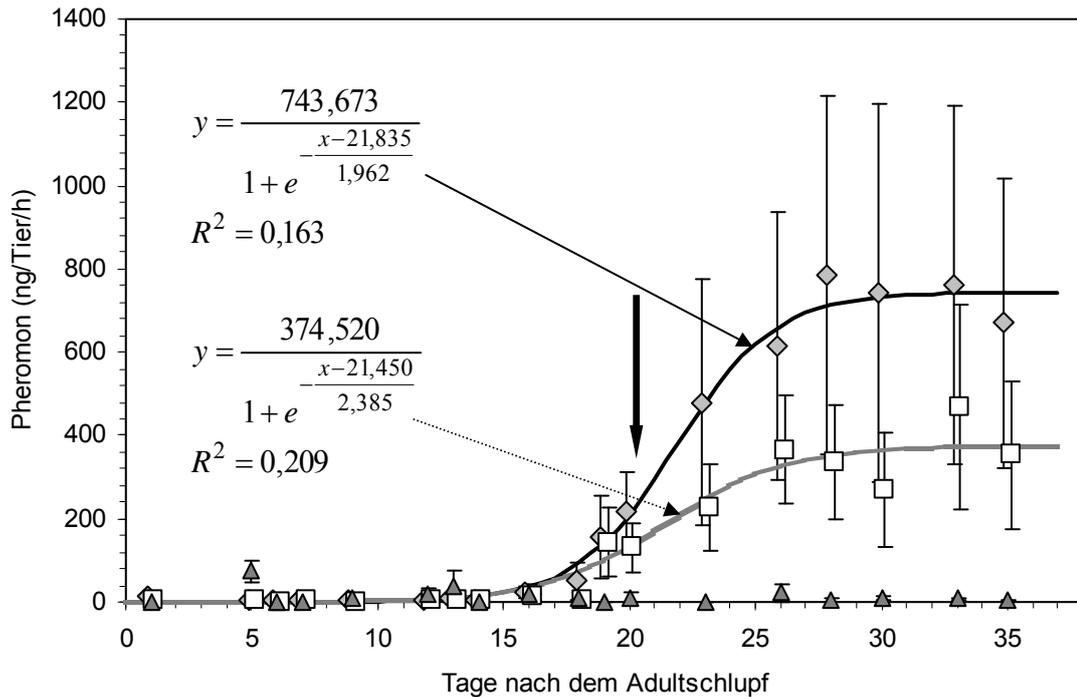


Abb. 4.5: Beginn der Pheromonabgabe von 16 *S. piceifrons*-Männchen aus der Zucht (wiederholte Messungen); hellgraue Rauten, schwarze Linie: PEA; weiße Vierecke, gepunktete Linie: z-3-Nonen-1-ol; dunkelgraue Dreiecke: z-2-Okten-1-ol; dicker schwarzer Pfeil: erste Kopulationen; MW \pm SE

4.2.2. Einfluss der Anwesenheit von Artgenossen auf die Pheromonemission

Adulte gregäre *S. piceifrons*-Männchen stellten innerhalb einer siebentägigen Isolation ihre z-3-Nonen-1-ol- und PEA-Emission ein (Wilcoxon-Test, z-3-Nonen-1-ol: $Z = -5,442$; $FG = 1$; $p < 0,001$; $n = 39$; PEA: $Z = -5,428$; $FG = 1$; $p < 0,001$; $n = 39$; Abb. 4.6). In reinen Männchen-Gruppen reduzierten die Heuschrecken die PEA-Abgabe im Mittel um 45 % und die z-3-Nonen-1-ol-Abgabe um zwei Drittel gegenüber den Ausgangswerten (PEA: $Z = -1,859$; $FG = 1$; $p = 0,063$; $n = 7$; z-3-Nonen-1-ol: $Z = -2,028$; $FG = 1$; $p = 0,043$; $n = 7$). Diese Pheromonmengen waren jedoch höher als diejenigen der isolierten männlichen Artgenossen (Mann-Whitney-Test, z-3-Nonen-1-ol: $Z = -3,750$; $FG = 1$; $p < 0,001$; $n_{1,2} = 7,39$; PEA: $Z = -4,144$; $FG = 1$; $p < 0,001$; $n_{1,2} = 7,39$). Auch die zunächst gruppierten und anschließend isolierten Männchen stoppten ihre z-3-Nonen-1-ol- und PEA-Emission komplett (reine Männchengruppen beide Substanzen: $Z = -2,023$; $FG = 1$; $p = 0,043$; $n = 5$; gemischte Gruppen beide Substanzen: $Z = -2,366$; $FG = 1$; $p = 0,018$; $n = 7$).

Bei der siebentägigen Gruppierung der Männchen in der CLSA mit zweitägiger Pheromonbestimmung war eine kontinuierliche PEA- und z-3-Nonen-1-ol-Abnahme

auf 22 % bzw. 26 % des Ausgangswerts zu beobachten (Abb. A.4.12). Direkt nach der Isolation wurde die Pheromonemission vollkommen eingestellt. Bei Regruppierung in Männchengruppen stiegen nach drei Tagen die emittierten PEA- und z-3-Nonen-1-ol-Mengen leicht an (9 % bzw. 15 % des Ausgangswerts). Eine signifikante Zunahme der Pheromonemission innerhalb von sieben Tagen war jedoch nicht nachweisbar (z-3-Nonen-1-ol: $Z = -0,830$; $FG = 1$; $p = 0,406$; $n = 6$; PEA: $Z = -0,769$; $FG = 1$; $p = 0,442$; $n = 6$).

Nur die Gruppierung vormals isolierter Männchen in gemischt geschlechtlichen Gruppen induzierte eine signifikante Steigerung der z-3-Nonen-1-ol- und PEA-Emission (beide Substanzen: $Z = -3,059$; $FG = 1$; $p = 0,002$; $n = 12$). Das Ausgangsniveau wurde allerdings nicht erreicht (beide Substanzen: $Z = 2,667$; $FG = 1$; $p = 0,008$; $n = 12$). Eine kontinuierliche Pheromonemission fand nur bei gemeinsamer Haltung von adulten Männchen und Weibchen statt (z-3-Nonen-1-ol: $Z = -1,726$; $FG = 1$; $p = 0,084$; $n = 14$; PEA: $Z = -1,099$; $FG = 1$; $p = 0,272$; $n = 14$; Abb. 4.6).

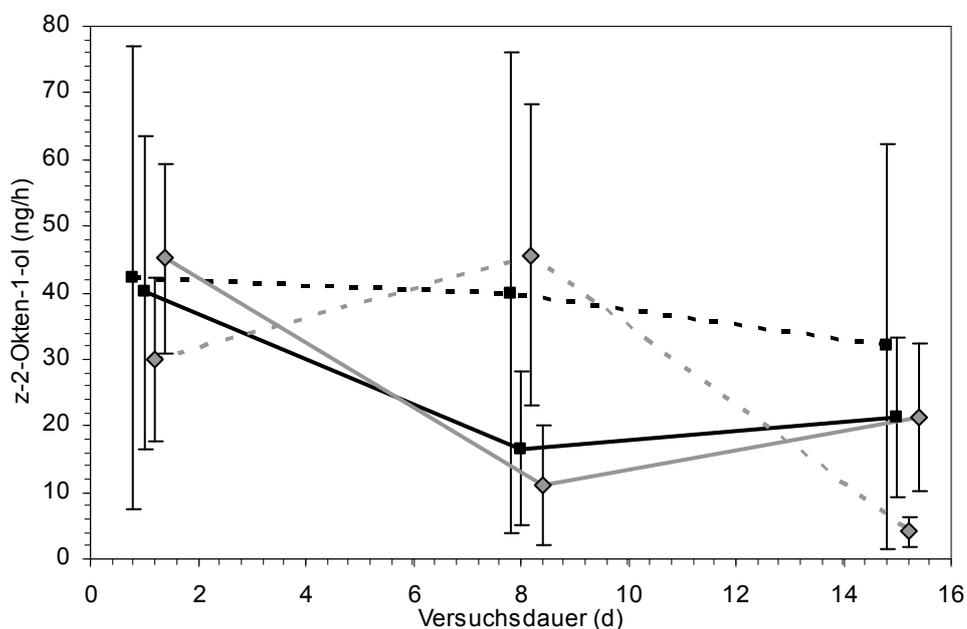
Der Einfluss von An- bzw. Abwesenheit adulter Weibchen auf die Pheromonabgabe der *S. piceifrons*-Männchen wurde in einem separaten Versuch mit konstanter Populationsdichte bestätigt. In reinen Männchengruppen reduzierte sich die z-3-Nonen-1-ol-Emission signifikant ($Z = -1,965$; $FG = 1$; $p = 0,049$; $n = 17$), hingegen verhinderte die Gruppierung mit Weibchen eine Abnahme ($Z = -0,631$; $FG = 1$; $p = 0,528$; $n = 18$). Analog zum Isolations- und Regruppierungsversuch, unterschied sich die PEA-Emission zwischen Versuchsbeginn und -ende weder in reinen Männchengruppen ($Z = -0,517$; $FG = 1$; $p = 0,605$; $n = 17$) noch in Gruppen mit Weibchen ($Z = -0,196$; $FG = 1$; $p = 0,845$; $n = 18$; Abb. A.4.13).

Stattdessen war die PEA-Emission von der Männchenanzahl pro Gruppe abhängig. In Gruppen mit einem oder zwei Männchen herrschte keine oder nur geringe sexuelle Konkurrenz und die PEA-Abgabe war gegenüber dem Ausgangswert verringert (Wilcoxon-Test: $1♂+1♀$: $Z = -2,103$; $FG = 1$; $p = 0,035$; $n = 14$; $2♂+1♀$: $Z = -2,667$; $FG = 1$; $p = 0,008$; $n = 12$; Abb. A.4.14). Der gleiche Effekt trat bei mehr Weibchen je Gruppe auf ($1♂+3♀$: $Z = -2,521$; $FG = 1$; $p = 0,012$; $n = 8$; $2♂+2♀$: $Z = -2,521$; $FG = 1$; $p = 0,012$; $n = 8$). Erst bei Anwesenheit von mindestens drei konkurrierenden Männchen blieb die PEA-Emission konstant gegenüber dem Ausgangsniveau ($3♂+1♀$: $Z = -1,755$; $FG = 1$; $p = 0,079$; $n = 20$; $4♂+1♀$: $Z = -1,306$; $FG = 1$; $p = 0,191$; $n = 16$). Eine

Relation zwischen Männchenanzahl und PEA-Emission kann aufgrund der hohen individuellen Schwankungen nicht abgeleitet werden.

Die Reduktion der PEA-Emission bei der Gruppierung von vier Männchen ($Z = -3,309$; $FG = 1$; $p = 0,001$; $n = 16$) widerspricht einer Weibchen-unabhängigen Pheromonabgabe. Jedoch weisen nicht quantifizierte Beobachtungen auf den Einfluss volatiler Weibchensubstanzen als Anreiz für sexuelle Konkurrenz zwischen Männchen hin. Denn bei der Gruppierung von Männchen mit bzw. ohne Weibchen befanden sich die Käfige zusammen in einem Klimaschrank, sodass olfaktorische Stimuli auch in der Männchengruppe Rivalität verursachten.

Die z-3-Nonen-1-ol-Emission nahm unabhängig vom Geschlechterverhältnis oder der Populationsdichte stressbedingt (Kap. 4.2.3.) in allen Designs signifikant ab (Tab. A.4.1). Demgegenüber war die z-2-Okten-1-ol-Abgabe unbeeinflusst von der Populationsdichte der Männchen (Abb. A.4.14; Tab. A.4.1), der An- bzw. Abwesenheit adulter *S. piceifrons*-Weibchen (ohne Weibchen: $Z = -0,596$; $FG = 1$; $p = 0,551$; $n = 17$; mit Weibchen: $Z = -0,414$; $FG = 1$; $p = 0,679$; $n = 18$; Abb. A.4.13) und der Populationsdichte (Isolation versus gregär: $Z = -1,769$; $FG = 1$; $p = 0,077$; $n_{1,2} = 14,39$; Abb. 4.6).



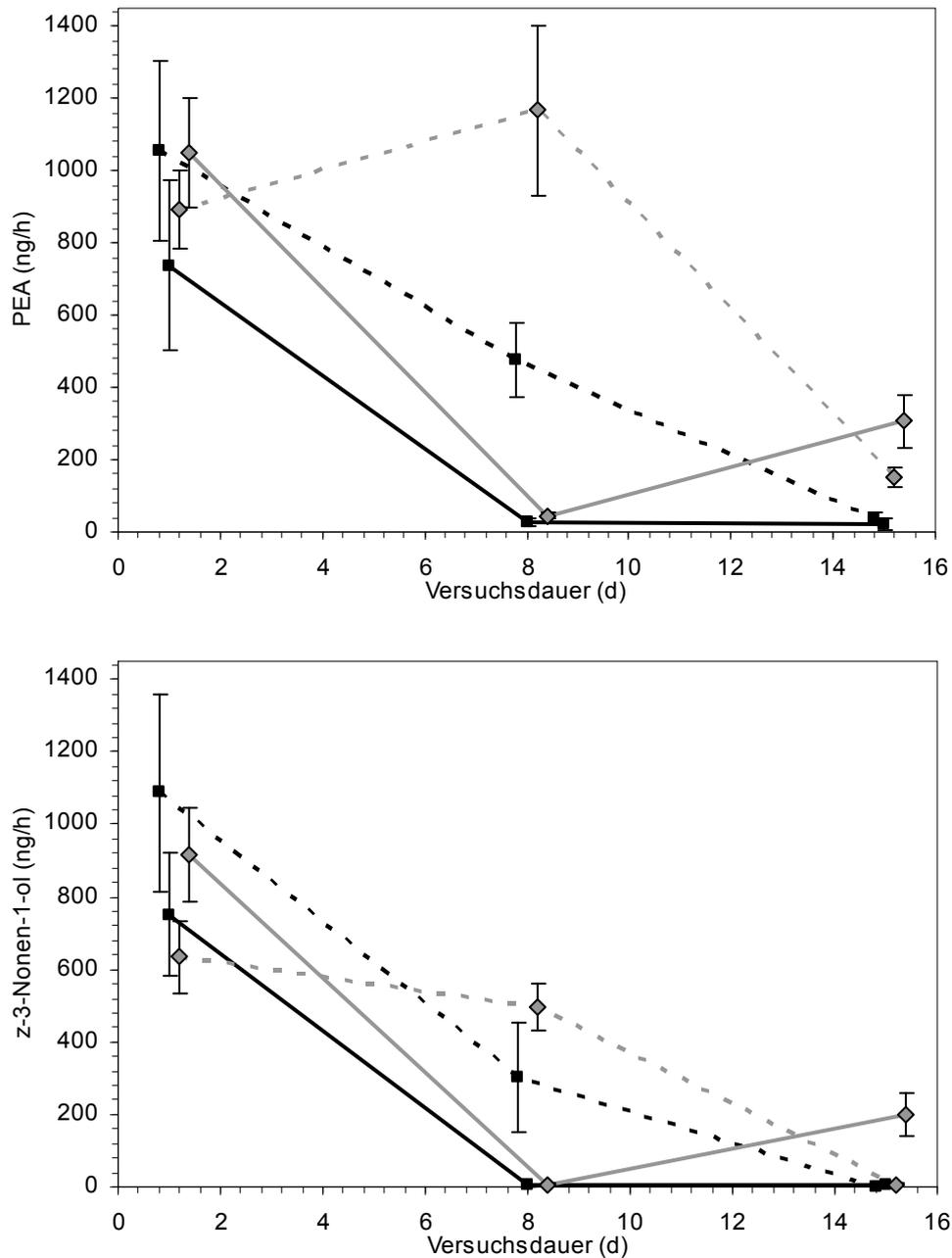


Abb. 4.6: Änderung der Pheromonemission adulter *S. piceifrons*-Männchen in Abhängigkeit von der Populationsdichte; unterbrochene Linie: 7-tägige Gruppierung und anschließend Isolation; durchgezogene Linie: Isolation und anschließend Regruppierung; schwarz: Gruppierung/Regruppierung in reinen Männchengruppen; grau: Gruppierung/Regruppierung im Zuchtkäfig mit adulten Männchen und Weibchen (grau)

4.2.3. stressbedingte Reduktion der Pheromonemission

Wiederholte tägliche Berührungen induzierten innerhalb von drei Tagen bei adulten *S. piceifrons*-Männchen eine signifikante Reduktion sowohl der PEA-Abgabe um $40,1 \pm 11,4 \%$ (3,9 - 80,5 %; Wilcoxon-Test: $Z = -2,366$; $FG = 1$; $p = 0,018$; $n = 7$; Kontrolle: $Z = -0,296$; $FG = 1$; $p = 0,767$; $n = 9$) als auch der z-3-Nonen-1-ol-Emission

um $31,4 \pm 10,0$ % (2,5 - 66,3 %; $Z = -2,366$; $FG = 1$; $p = 0,018$; $n = 7$; Kontrolle: $Z = -0,889$; $FG = 1$; $p = 0,374$; $n = 9$; Abb. A.4.15).

Ein Einfluss des Stresshormons Octopamin auf die z-3-Nonen-1-ol-Emission wurde durch Octopamin-Injektionen ausgeschlossen ($Z = -1,682$; $FG = 1$; $p = 0,093$; $n = 10$; Kontrolle: $Z = -1,955$; $FG = 1$; $p = 0,051$; $n = 9$; Abb. A.4.16). Auch die PEA-Abgabe war unabhängig vom Octopamin-Level der Hämolymphe ($Z = -1,400$; $FG = 1$; $p = 0,161$; $n = 10$; Kontrolle: $Z = -2,429$; $FG = 1$; $p = 0,015$; $n = 9$). Die PEA-Reduktion innerhalb der Kontrollgruppe wird als Artefakt der hohen individuellen Schwankungen interpretiert.

Die z-2-Okten-1-ol-Emission war vollkommen unbeeinträchtigt von Stress durch Handling ($Z = -0,105$; $FG = 1$; $p = 0,917$; $n = 7$; Kontrolle: $Z = -0,533$; $FG = 1$; $p = 0,594$; $n = 9$; Abb. A.4.15) und Octopamin-Injektionen ($Z = -0,135$; $FG = 1$; $p = 0,893$; $n = 10$; Kontrolle: $Z = -1,014$; $FG = 1$; $p = 0,310$; $n = 9$; Abb. A.4.16).

4.3. Regulation der Pheromon-Biosynthese

Zum Nachweis der Regulation der Pheromonemission durch ein PBAN wurden verschiedene Peptidextrakte aus dem Nervengewebe von adulten *S. piceifrons* auf ihre pheromonotrope Wirkung untersucht. Aktivierend auf die z-3-Nonen-1-ol-Emission adulter *S. piceifrons*-Männchen wirkten ausschließlich Injektionen mit TG-Extrakten von Weibchen (Mann-Whitney-Test (Bonferroni korrigiert): $Z = -3,203$; $FG = 1$; $p = 0,006$; $n_{1,2} = 8,51$; Tab. A.4.2; Abb. A.4.17) und Männchen ($Z = -4,166$; $FG = 1$; $p < 0,001$; $n_{1,2} = 17,51$) und die UG-Extrakte weiblicher *S. piceifrons* ($Z = -3,203$; $FG = 1$; $p = 0,006$; $n_{1,2} = 8,51$). Die PEA-Abgabe wurde durch keinen Extrakt stimuliert (alle $Z \geq -2,556$; $FG = 1$; alle $p \geq 0,066$; Tab. A.4.2). Da ein artifizierlicher Stopp der z-2-Okten-1-ol-Emission nicht möglich war (vgl. Isolation, Kap. 4.2.2.), konnte die z-2-Okten-1-ol nicht untersucht werden.

Der enzymatische Peptidverdau bekräftigt die Wirkung eines pheromonotropen Neuropeptids. Erwartungsgemäß stimulierte das mit Proteinase K verdaute TG-Aliquot nicht die z-3-Nonen-1-ol-Abgabe ($Z = -1,097$; $FG = 1$; $p = 1,000$; $n_{1,2} = 5,29$; Tab. A.4.3; Abb. A.4.18). Jedoch waren neben der Positivkontrolle ($Z = -3,400$; $FG = 1$; $p = 0,004$; $n_{1,2} = 8,29$), weder das mit Reaktionspuffer oder bei 95 °C inkubierte Aliquot aktiv (Reaktionspuffer: $Z = -1,235$; $FG = 1$; $p = 0,868$; $n_{1,2} = 7,29$; 95 °C: $Z = -1,445$; $FG = 1$; $p = 0,592$; $n_{1,2} = 7,29$). Valide Aussagen zur Stoffklasse und dem Herkunftsort

des Pheromon-Biosynthese aktivierenden Faktors sind aufgrund der hohen individuellen Schwankungen der Pheromonemission schwierig.

4.4. Phenylethylalkohol-Biosynthese

Im Radioassay wurde Phenylalanin als Precursor für die PEA-Synthese getestet. Dazu wurden die Hauptabgabeorte von PEA, die Tibien und Femora der vorderen und mittleren Laufbeine und das Abdomen, untersucht. Die Auftrennung der Extrakte aus dem Beinewebe funktionierte mittels Dünnschichtchromatographie gut. Der PEA-Spot (Retentionsfaktor (R_f) = 0,37) war unter dem UV-Licht in allen Proben klar abgegrenzt (Abb. A.4.19). Hingegen wurden die Bestandteile der Abdomen-Extrakte schlecht separiert. Nur eine der beiden Abdomen-Proben enthielt geringe Mengen ^{14}C -PEA (399,94 pg), während im Bereich unterhalb der PEA-Spots viel ^{14}C -PEA ($871,21 \pm 27,26$ pg; $n = 2$) nachgewiesen wurde. Die entstandenen PEA-Banden aus den Bein-Extrakten emittierten deutlich messbare Mengen ^{14}C -PEA ($536,02 \pm 132,09$ pg; $n = 4$) und belegten die erfolgreiche Biosynthese von PEA aus Phenylalanin.

Mögliche Zwischenstufen im Stoffwechselweg von Phenylalanin zu PEA sind Zimtsäure, Phenylethylamin und Phenylpyruvat. Phenylpyruvat ist nicht in Ethylacetat verdünnbar und konnte deshalb im Radioassay nicht als Vorstufe getestet werden. Phenylethylamin zeigte eine sehr starke Affinität zur stationären Phase ($R_f = 0,06$), deshalb war eine Unterscheidung zwischen einem potentiellen ^{14}C -Phenylethylamin-Spot aus der tierischen Proben und dem Startpunkt unmöglich. Zimtsäure ließ sich gut auftrennen, jedoch war ihr R_f -Wert mit 0,42 demjenigen von PEA sehr ähnlich.

4.5. Bildungsort der Pheromone

Eine diskrete Drüse als Pheromonabgabeort wurde in mikroskopischen Untersuchungen an *S. piceifrons* nicht identifiziert. Alle drei Substanzen wurden stattdessen in variablen absoluten Mengen von der gesamten Körperoberfläche emittiert (Friedman ANOVA; z-2-Okten-1-ol: $\chi^2 = 62,864$; FG = 7; $p < 0,001$; PEA: $\chi^2 = 72,740$; FG = 7; $p < 0,001$; z-3-Nonen-1-ol: $\chi^2 = 62,110$; FG = 7; $p < 0,001$). Hauptabgabeort für alle drei Männchensubstanzen war das Abdomen (Tab. 4.2). Zudem gaben Thorax und Vorderflügel erhebliche PEA-Mengen ab. Z-3-Nonen-1-ol wurde vor allem bei den mittleren Laufbeinen und den Sprungbeinen detektiert.

Die Pheromonemission einzelner Körperteile korrelierte nicht mit deren Oberfläche (Korrelation nach Pearson: $n = 152$; z-2-Okten-1-ol: $r = -0,029$; $p = 0,721$; PEA: $r = -0,025$; $p = 0,761$; z-3-Nonen-1-ol: $r = -0,107$; $p = 0,191$). Trotzdem emittierte das Abdomen, auch in Relation zur Körperoberfläche, die beträchtlichsten relativen PEA- ($1,2 \pm 0,3$ ng/h/mm²) und z-3-Nonen-1-ol-Mengen ($3,3 \pm 0,9$ ng/h/mm²; Abb. 4.7; Tab. 4.2). Dabei erfolgte die Hauptabgabe mit $1,0 \pm 0,3$ ng/h/mm² PEA und $1,3 \pm 0,6$ ng/h/mm² z-3-Nonen-1-ol von den Sterniten (Wilcoxon-Test; beide Substanzen: $Z = -2,201$; $FG = 1$; $p = 0,028$; $n = 6$), die proximalen und distalen Abdomensegmente unterschieden sich nicht (PEA: $Z = -0,845$; $FG = 1$; $p = 0,398$; $n = 7$; z-3-Nonen-1-ol: $Z = -0,676$; $FG = 1$; $p = 0,499$; $n = 7$).

Die absolute maximale z-2-Okten-1-ol-Emission fand durch das Abdomen statt. Das Fehlen der Substanz in den Sternit- und Tergit-Proben beruht auf der individuellen und interindividuellen Pheromonemission, die sich in beträchtlichen Standardfehlern äußert.

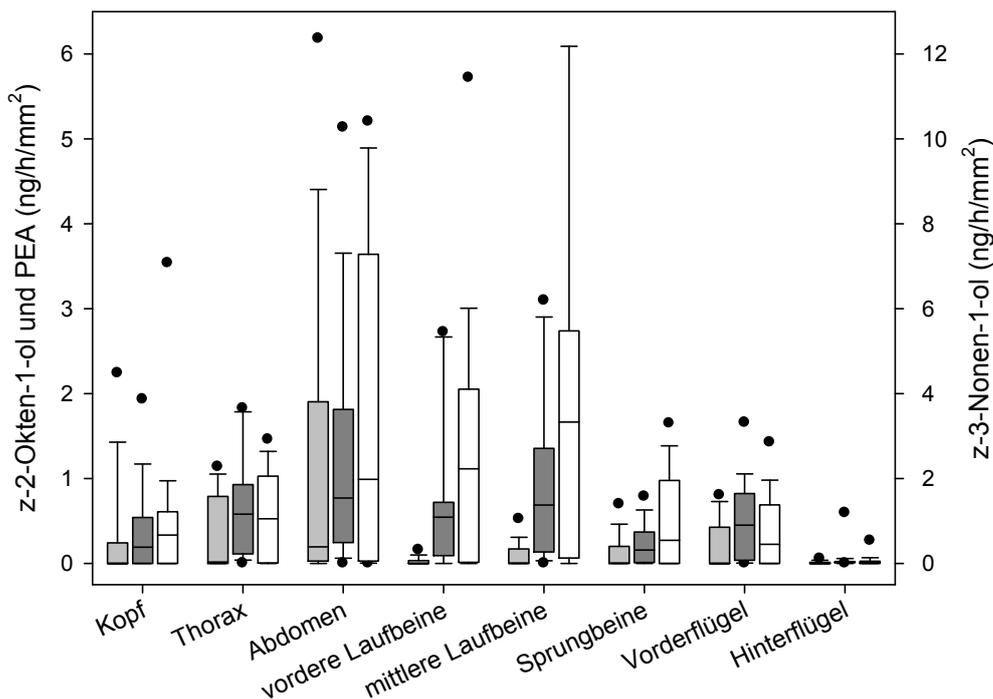


Abb. 4.7: Vergleich der relativen Pheromonemission je Körperteil; hellgrau: z-2-Okten-1-ol, dunkelgrau: PEA, weiß: z-3-Nonen-1-ol

Tab. 4.2. Vergleich der Körperoberfläche (MW \pm SE) und der Pheromonabgabe (absolute und relative Mengen) verschiedener Körperteile geschlechtsreifer *S. piceifrons*-Männchen

Körperteil	n	Oberfläche		z-2-Okten-1-ol		PEA		z-3-Nonen-1-ol	
		mm ²	%	ng/h	%	ng/h	%	ng/h	%
Kopf	19	70,8 \pm 1,6	1,51 \pm 0,03	16,59 \pm 9,89	0,65	29,36 \pm 9,28	1,67	71,87 \pm 28,71	1,24
Thorax	19	558,1 \pm 6,2	11,91 \pm 0,13	158,33 \pm 54,82	21,34	356,15 \pm 70,61	19,27	615,53 \pm 125,60	14,70
Abdomen	19	438,2 \pm 13,3	9,34 \pm 0,25	374,17 \pm 148,04	55,76	513,36 \pm 131,08	28,92	1357,22 \pm 349,66	37,20
Tergite	6	364,6 \pm 11,6	6,01 \pm 0,09	n.d. #		24,35 \pm 8,24	3,93	36,70 \pm 20,65	5,64
Sternite	6	201,2 \pm 4,2	3,33 \pm 0,09	n.d. #		190,68 \pm 56,07	24,99	246,52 \pm 120,68	31,56
proximal	7	221,2 \pm 12,1	4,63 \pm 0,12	0,63 \pm 0,63	18,59	305,95 \pm 138,88	17,42	404,82 \pm 171,60	17,53
distal	7	222,9 \pm 5,4	4,71 \pm 0,12	2,73 \pm 1,78	37,17	275,28 \pm 148,26	11,50	552,18 \pm 257,40	19,67
vord. Laufbein	19	177,6 \pm 3,9	3,78 \pm 0,07	3,36 \pm 1,68	2,72	115,69 \pm 30,91	6,61	423,40 \pm 107,10	7,63
Femur	13	78,7 \pm 1,9	1,85 \pm 0,02	1,95 \pm 1,07	0,53	400,27 \pm 68,88	2,59	523,41 \pm 109,17	3,17
Tibia	13	42,9 \pm 1,5	1,01 \pm 0,01	5,04 \pm 2,15	1,37	544,38 \pm 93,59	3,42	616,06 \pm 91,55	3,84
Tarsus	13	39,3 \pm 1,6	0,92 \pm 0,02	3,22 \pm 1,32	0,82	101,65 \pm 24,70	0,60	110,01 \pm 29,49	0,62
mittl. Laufbein	19	223,3 \pm 4,8	4,76 \pm 0,08	14,83 \pm 6,60	2,01	196,38 \pm 44,03	10,49	913,66 \pm 270,05	14,82
Femur	13	108,9 \pm 2,9	2,56 \pm 0,02	2,07 \pm 1,08	0,33	602,23 \pm 123,29	3,92	866,13 \pm 152,61	6,38
Tibia	13	53,4 \pm 1,6	1,26 \pm 0,01	6,52 \pm 4,13	1,00	754,69 \pm 121,08	5,53	934,98 \pm 152,15	7,26
Tarsus	13	40,0 \pm 1,2	0,94 \pm 0,01	2,40 \pm 1,05	0,68	139,72 \pm 29,43	1,04	164,45 \pm 31,05	1,18
Sprungbein	19	1038,3 \pm 17,7	22,13 \pm 0,26	98,29 \pm 42,81	9,47	231,81 \pm 56,17	9,18	856,72 \pm 238,89	10,62
Femur	13	766,9 \pm 12,9	16,79 \pm 0,10	0,46 \pm 0,32	0,78	565,65 \pm 133,14	5,68	636,43 \pm 167,02	5,10
Tibia	13	178,3 \pm 5,3	3,90 \pm 0,06	1,13 \pm 0,94	4,05	244,00 \pm 52,06	2,43	565,73 \pm 114,01	4,84
Tarsus	13	66,1 \pm 3,0	1,44 \pm 0,05	2,41 \pm 1,32	4,64	77,08 \pm 19,99	1,07	80,11 \pm 19,37	0,68
Vorderflügel	19	649,4 \pm 11,3	13,85 \pm 0,20	105,57 \pm 40,19	7,32	326,05 \pm 70,25	17,42	478,81 \pm 121,94	7,93
basal	7	313,5 \pm 18,2	6,56 \pm 0,17	3,85 \pm 0,62	5,04	1467,11 \pm 353,85	14,37	666,95 \pm 175,86	6,24
distal	7	346,9 \pm 13,1	7,29 \pm 0,17	2,30 \pm 0,82	2,28	280,56 \pm 81,34	3,05	163,37 \pm 43,32	1,69
Hinterflügel	19	1533,4 \pm 20,0	32,71 \pm 0,33	11,08 \pm 5,16	0,72	76,96 \pm 49,87	6,45	88,45 \pm 45,46	5,86
basal	7	731,7 \pm 53,2	15,94 \pm 0,46	3,12 \pm 1,26	0,66	158,83 \pm 44,39	3,94	33,46 \pm 10,20	3,29
distal	7	764,2 \pm 44,9	16,77 \pm 0,46	0,88 \pm 0,88	0,06	113,76 \pm 37,82	2,51	38,70 \pm 17,25	2,57

nicht detektiert

4.6. Funktion der Pheromone

4.6.1. Olfaktometertest

Die Reaktion der Heuschrecken im Olfaktometer lieferte Hinweise auf die Funktion der Pheromone. Im unbedufteten Olfaktometer unterschied sich das Ortswahlverhalten männlicher und weiblicher *S. piceifrons* nicht (χ^2 -Test: $\chi^2 = 3,896$; FG = 3; $p = 0,273$). Beide Geschlechter bevorzugten mit 55,8 % und 56,6 % die Mitte gegenüber allen anderen Positionen (σ : $\chi^2 = 56,538$; FG = 3; $p < 0,001$; φ : $\chi^2 = 56,491$; FG = 3; $p < 0,001$) (Abb. 4.8).

Bei Substanzapplikation wurde das Ortswahlverhalten (P) der Heuschrecken im Olfaktometer durch die verschiedenen Duftstoffe (D) (Kontingenztafelanalyse: $2I_{FG=12}(H_0[D \times P]) = 34,612$; $p = 0,001$) und das Geschlecht (S) ($2I_{FG=3}(H_0[S \times P]) = 11,063$; $p = 0,011$) beeinflusst. Insgesamt reagierten nur wenige Testtiere (8,6 - 21,4 %) auf eine Duftapplikation (Abb. 4.8). Geschlechtsspezifische Unterschiede gegenüber dem selben Pheromon traten nicht auf ($2I_{FG=15}(H_0[S \times P]/D) = 23,427$; $p = 0,075$). Gegenüber dem Wahlverhalten im leeren Olfaktometer unterschied sich das Verhalten der Männchen nur bei z-3-Nonen-1-ol-Applikation und der Weibchen in Gegenwart des Duftbouquets (Abb. 4.8; Tab. 4.3). Eine Kontrastbildung in der Variable P (M/li+re+A) belegte, dass z-3-Nonen-1-ol bei Männchen zur signifikanten Steigerung der Lokomotion führte ($2I_{df=1}(H_0[D \times P_{M/li+reA}]/S_{Männchen}) = 7,397$; $p = 0,007$). Auch bei *S. piceifrons*-Weibchen induzierte z-3-Nonen-1-ol eine Erhöhung der ungerichteten Laufbereitschaft ($2I_{df=1}(H_0[D \times P_{M/li+reA}]/S_{Weibchen}) = 6,864$; $p = 0,009$). Dieser Effekt ließ sich bei Weibchen durch die Applikation des synthetischen Bouquets noch verstärken ($2I_{df=1}(H_0[D \times P_{M/li+reA}]/S_{Weibchen}) = 9,774$; $p = 0,002$).

Tab. 4.3: Ortswahlverhalten geschlechtsreifer gregärer *S. piceifrons* nach Substanzapplikation gegenüber dem unbedufteten Olfaktometer; D: Duftstoff; P: Position; S: Geschlecht

Substanz	$H_0[D \times P]/S_{Männchen}$				$H_0[D \times P]/S_{Weibchen}$			
	n	$2I_{FG=3}$	p	% [#]	n	$2I_{FG=3}$	p	% [#]
z-2-Okten-1-ol	100	4,158	0,245	11,0	103	1,970	0,579	8,6
PEA	102	3,043	0,385	11,7	103	5,264	0,153	14,4
z-3-Nonen-1-ol	110	11,010	0,012	19,5	106	7,706	0,052	17,9
Bouquet	101	6,758	0,080	15,6	105	11,527	0,009	21,4

[#] Tiere, die bei Pheromonapplikation eine andere Position aufsuchten im Vergleich zum unbedufteten Olfaktometer

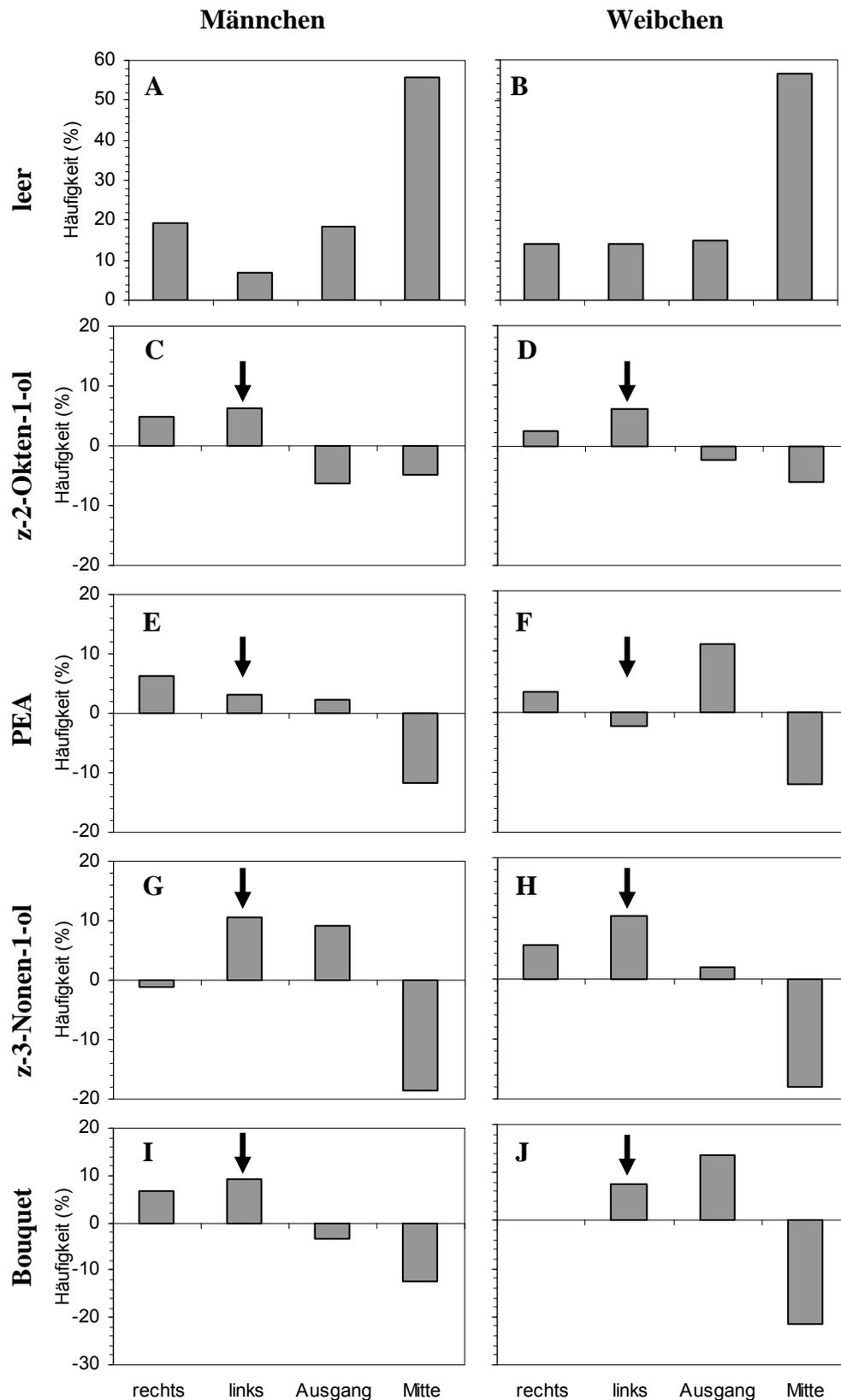


Abb. 4.8: Ortswahlverhalten geschlechtsreifer *S. piceifrons*-Männchen (linke Spalte) und Weibchen (rechte Spalte) im unbedufteten Olfaktometer (Leerwert; A, B) und bei Substanzapplikation, dargestellt als Differenz der Häufigkeiten zum Leerwert (positive Werte: Bevorzugung; negative Werte: Meidung); z-2-Okten-1-ol (C, D); PEA (E, F); z-3-Nonen-1-ol (G, H); Bouquet (I, J); Ort der Substanzapplikation: links (Pfeil)

4.6.2. Pheromone beim Paarungsverhalten

Pheromone können als Attractant eine aktive Weibchenwahl initiieren. Diese Wirkung wurde für z-3-Nonen-1-ol und PEA im Olfaktometer ausgeschlossen. Weiterhin fungieren Männchenpheromone als Aphrodisiakum und steigern die Akzeptanz der Partnerin (Shorey 1973) oder unterdrücken als CIP Angriffe von Konkurrenten bei der Paarung (für *S. gregaria*: Seidelmann et al. 2002, 2005).

Durch die Applikation von PEA- und/oder z-3-Nonen-1-ol auf ein adultes *S. piceifrons*-Weibchen wurde die Paarung mit einem Männchen imitiert. Allerdings unterschied sich das Paarungsverhalten des vermeintlichen Rivalen nicht in Abhängigkeit von der Substanzemission des Weibchens in: der Zeitspanne bis zum erstem Aufspringen auf das Weibchen (Kruskal-Wallis Test: $\chi^2 = 4,869$; FG = 3; $p = 0,184$), dem Beginn der Paarung ($\chi^2 = 6,253$; FG = 3; $p = 0,100$) oder der Kopulation ($\chi^2 = 6,127$; FG = 3; $p = 0,106$) oder der Anzahl der Attacken ($\chi^2 = 5,819$; FG = 3; $p = 0,121$) (Abb. A.4.20). Nur die Abundanz der Paarungen wurde durch den Duft des Weibchens (D) beeinflusst ((Kontingenztafelanalyse: $2I_{FG=3}(H_0[D \times \text{Paarungsabundanz}]) = 9,380$; $p = 0,025$). Die Paarungsabundanz bei Weibchen ohne Pheromonapplikation lag bei 83,3 % ($n_{\text{ges}} = 12$) und reduzierte sich durch die Applikation des PEA- und z-3-Nonen-1-ol-Mix auf 50,0 % ($n_{\text{ges}} = 8$; $2I_{FG=1}(H_0[D \times \text{Paarungsabundanz}]) = 4,007$; $p = 0,045$). Die Applikation der Einzelsubstanzen beeinflusste die Paarungsabundanz nicht (z-3-Nonen-1-ol: 100,0 %; $n_{\text{ges}} = 12$; $2I_{FG=1}(H_0[D \times \text{Paarungsabundanz}]) = 0,565$; $p = 0,452$; PEA: 64,3 %; $n_{\text{ges}} = 14$; $2I_{FG=1}(H_0[D \times \text{Paarungsabundanz}]) = 2,478$; $p = 0,115$).

Die Akzeptanz der Weibchen gegenüber den Paarungspartnern hing nicht von der z-3-Nonen-1-ol- und PEA-Abgabe ab. Die Paarungsabundanz der Männchen ohne Pheromonemission unterschied sich mit 75,0 % ($n_{\text{ges}} = 12$) nicht von derjenigen der pheromonemittierenden Partner (81,8 %; $n_{\text{ges}} = 11$; χ^2 -Test: $\chi^2 = 0,157$; FG = 1, $p = 0,692$). Auch die Dauer bis zum Beginn der Paarung variierte mit $195,0 \pm 84,6$ min mit nicht „parfümierten“ Männchen und $232,6 \pm 89,0$ min mit pheromonemittierenden Partnern nicht (Mann-Whitney-Test (Bonferroni korrigiert): $Z = -0,403$; FG = 1; $p = 0,686$). Folglich wirken z-3-Nonen-1-ol und PEA nicht als Aphrodisiakum.

Erstaunlicherweise beeinflusste die An- bzw. Abwesenheit adulter Weibchen bei der Haltung der Männchen das Paarungsverhalten der Männchen kaum. Zwischen isolierten bzw. gruppierten Weibchen-deprivierten Männchen und Männchen aus der

Zucht unterschied sich weder die Anzahl der Attacken auf das Weibchen ($8,4 \pm 1,6$; 0 - 65; $n = 71$; Kruskal-Wallis Test: $\chi^2 = 1,060$; $FG = 3$; $p = 0,787$; Abb. 4.9) noch die Dauer bis zur 1. Attacke ($110,6 \pm 20,3$ min; 1,0 - 755,0 min; $n = 70$; $\chi^2 = 4,191$; $FG = 3$; $p = 0,242$; Abb. 4.9). Nur die Zeitspanne bis zur Paarung variierte ($\chi^2 = 13,548$; $FG = 3$; $p = 0,004$), denn isolierte Männchen paarten nach $195,0 \pm 84,6$ min signifikant schneller als Männchen aus der Zucht ($541,3 \pm 57,7$ min; Mann-Whitney-Test (Bonferroni korrigiert): $Z = -2,896$; $FG = 1$; $p = 0,030$; alle anderen $Z \leq -2,679$; $FG = 1$; $p \geq 0,060$). Gleichzeitig erzielten isolierte Weibchen-deprivierte Männchen mit einer Paarungsabundanz von 75,0 % ($n_{\text{ges}} = 12$) erfolgreicher Paarungen als Männchen aus der Zucht (37,5 %; $n_{\text{ges}} = 24$; $\chi^2 = 5,931$; $FG = 1$, $p = 0,015$). Eine gesteigerte Paarungsmotivation wurde bei gruppierten Weibchen-deprivierten Männchen mit einer Paarungsabundanz von 45,8 % ($n_{\text{ges}} = 24$) nicht beobachtet (Vergleich mit Männchen aus Zucht: $\chi^2 = 0,343$; $FG = 1$, $p = 0,558$).

Entgegen den Erwartungen zeigten Weibchen-deprivierte *S. piceifrons*-Männchen nur eine geringe Paarungsmotivation. Deshalb wurde ein möglicher Solitarisierungseffekt, der bei solitären Heuschrecken zur Meidung von Artgenossen und einer reduzierten Lokomotion führt (für *S. gregaria*: Roessingh et al. 1993; Simpson et al. 1999), untersucht: isolierte *S. piceifrons*-Männchen legten mit $3,94 \pm 0,48$ m (0,32 - 11,55 m; $n = 33$) eine geringere Wegstrecke als Männchen aus der Zucht zurück ($5,97 \pm 0,52$ m; 0,40 - 21,00 m; $n = 56$; Mann-Whitney-Test: $Z = -2,582$; $FG = 1$; $p = 0,010$; Abb. A.4.20). Dabei war die Besetzung des Kompartiments ohne Einfluss (isoliert: $Z = -0,922$; $FG = 1$; $p = 0,722$; $n_{1,2} = 15,18$; Zucht: $Z = -1,744$; $FG = 1$; $p = 0,162$; $n_{1,2} = 36,20$). Isolierte *S. piceifrons*-Männchen hielten sich im mittel $9,3 \pm 1,3$ cm (3,4 - 25,5 cm; max. möglicher Abstand: 25,5 cm; $n = 18$) entfernt von der Heuschreckengruppe auf und verhielten sich damit wie ihre Artgenossen aus dem Zuchtkäfig ($10,0 \pm 0,8$ cm; 5,3 - 20,2 cm; $n = 20$; $Z = -1,199$; $FG = 1$; $p = 0,239$; Abb. A.4.20). Der Besatz des Kompartiments mit Heuschrecken führte bei keiner der beiden Männchengruppen zur Abstoßung oder Anziehung (isoliert: $9,5 \pm 0,9$ cm; 2,4 - 25,5 cm; $n = 33$; $Z = -0,362$; $FG = 1$; $p = 1,000$; $n_{1,2} = 15,18$; Zuchtmännchen: $10,7 \pm 0,5$ cm; 5,3 - 21,7 cm; $n = 56$; $Z = -0,940$; $FG = 1$; $p = 0,694$; $n_{1,2} = 36,20$), sodass ein Solitarisierungseffekt ausgeschlossen wird.

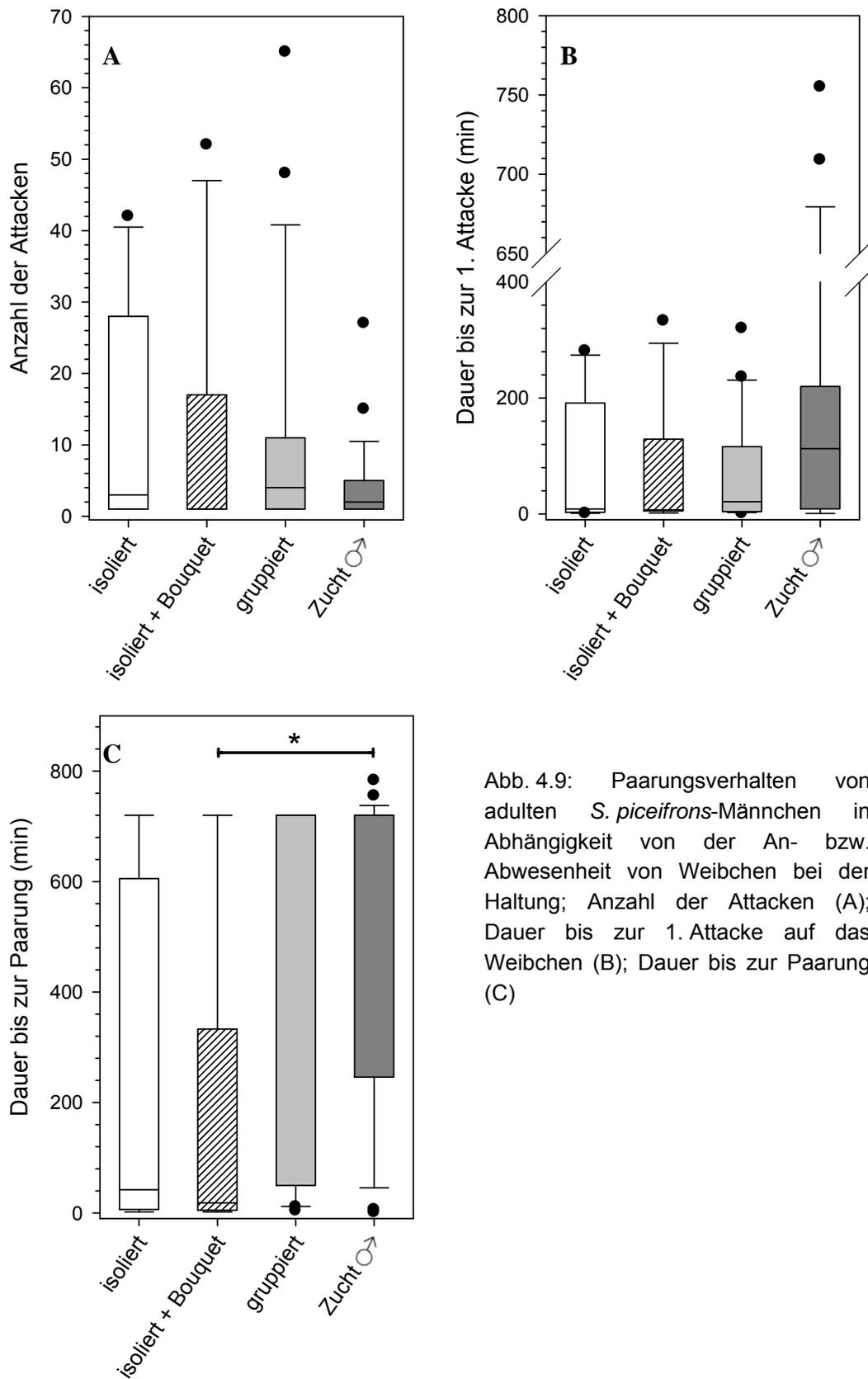


Abb. 4.9: Paarungsverhalten von adulten *S. piceifrons*-Männchen in Abhängigkeit von der Anzahl bzw. Abwesenheit von Weibchen bei der Haltung; Anzahl der Attacken (A); Dauer bis zur 1. Attacke auf das Weibchen (B); Dauer bis zur Paarung (C)

4.6.3. Kryptische Weibchenwahl („cryptic female choice“) basierend auf der Pheromonemission des Männchens

S. piceifrons-Weibchen wählten nicht direkt zwischen Paarungspartnern. Eine postkopulatorische Weibchenwahl nach zwei sukzessiven Paarungen wurde mit Hilfe der sterilen Männchentechnik untersucht. Etabliert wurde diese Technik bei *S. americana*.

Die natürliche Unfruchtbarkeit, durch ineffiziente Befruchtung oder Gametensterblichkeit, eines *S. americana*-Paares aus der Zucht lag bei 1,0 - 44,4 % (Tab. 4.4; Abb. 4.10). Durch eine Bestrahlung mit 4 Gy nahm die Sterilität um den Faktor 3,5 zu (14,8 - 100,0 %; $Z = -3,613$; $FG = 1$; $p < 0,001$) und erhöhte sich mit zunehmender Dosis. Bei 50 Gy war die optimale Strahlendosis mit einer Sterilität von 88,5 - 100,0 % erreicht. In nicht quantifizierbaren Studien wurden keine Einschränkungen in der Lokomotion und Paarungswilligkeit der bestrahlten Männchen beobachtet. Allerdings verringerte sich mit zunehmender Strahlendosis die Überlebenszeit: Unterschiede zu Kontrolltieren traten ab einer Dosis von 8 Gy auf (Mantel-Cox Log Rang-Test: $\chi^2 = 6,824$; $p = 0,009$; Tab. 4.5; Abb. 4.11). Die maximale Überlebensdauer betrug nach einer Bestrahlung mit 50 Gy 22 Tage und wurde von 6,5 % der Testtiere erreicht, während 25,7 % der Kontrolltiere das Versuchsende nach 58 Tagen überlebten.

Tab. 4.4: Sterilität bei *S. americana*-Männchen, ausgelöst durch natürliche und ionisierende Strahlung

Behandlung	Sterilität (%)			Mann-Whitney-Test gegen 0 Gy (Bonferroni korrigiert; $FG = 1$)		
	MW \pm SE	min	max	Z	p	n
0 Gy	18,3 \pm 2,6	1,0	44,4			26
4 Gy	64,7 \pm 10,5	14,8	100,0	-3,613	< 0,001	8
8 Gy	72,2 \pm 8,9	35,4	100,0	-4,061	< 0,001	8
16 Gy	78,8 \pm 4,7	62,5	100,0	-4,416	< 0,001	9
25 Gy	94,4 \pm 3,5	83,5	100,0	-3,492	< 0,001	5
50 Gy	98,4 \pm 1,6	88,5	100,0	-4,019	< 0,001	7

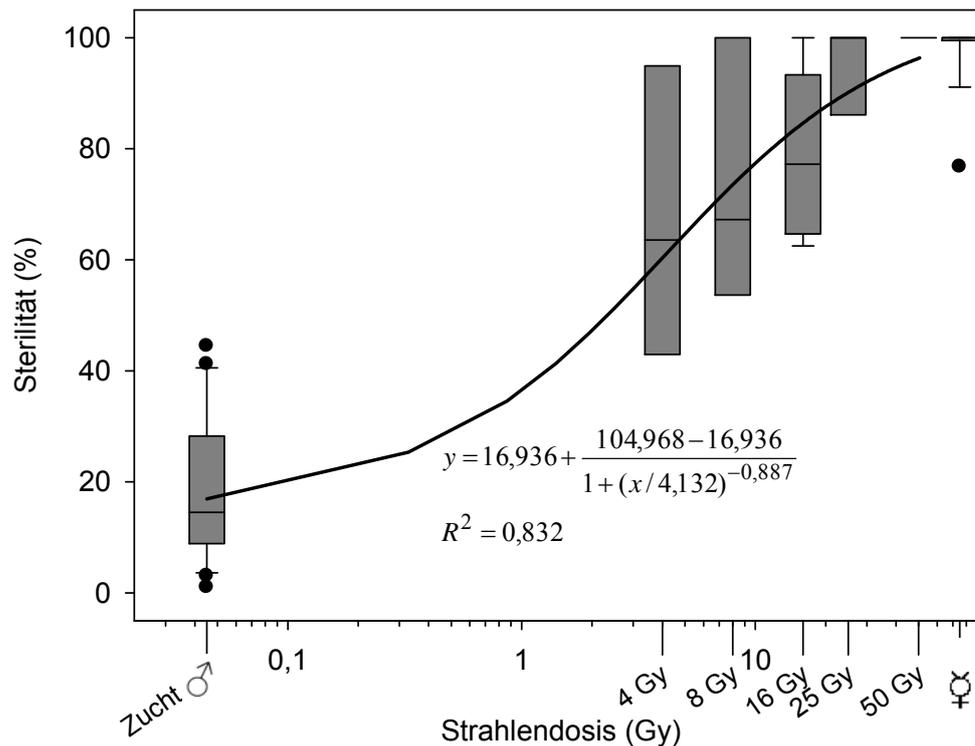


Abb. 4.10: Dosiswirkungskurve der Bestrahlung bei *S. americana*-Männchen: Häufigkeit steriler Eier innerhalb des ersten Geleges, als Indikator für die induzierte Sterilität (%); als Vergleich natürliche Sterilität unbehandelter Männchen und natürliche Sterblichkeit unbefruchteter Eier jungfräulicher Weibchen

Tab. 4.5: mittlere Überlebenszeit (\pm SE) von geschlechtsreifen *S. americana*-Männchen nach der Behandlung mit ionisierender Strahlung; Berechnung nach Kaplan-Meier-Methode; Mantel-Cox Log Rang-Test zum Vergleich der Überlebensverteilungen mit der Kontrolle (0 Gy)

Behandlung	Überlebenszeit nach Behandlung (d)	Mantel-Cox Log Rang-Test gegen 0 Gy (FG = 1)		
		χ^2	p	n
0 Gy	32,9 \pm 3,6			35
4 Gy	28,6 \pm 3,8	0,227	0,634	20
8 Gy	21,4 \pm 2,5	6,824	0,009	20
16 Gy	17,1 \pm 1,2	12,342	< 0,001	14
25 Gy	11,6 \pm 1,3	23,501	< 0,001	15
50 Gy	11,8 \pm 0,9	34,363	< 0,001	31

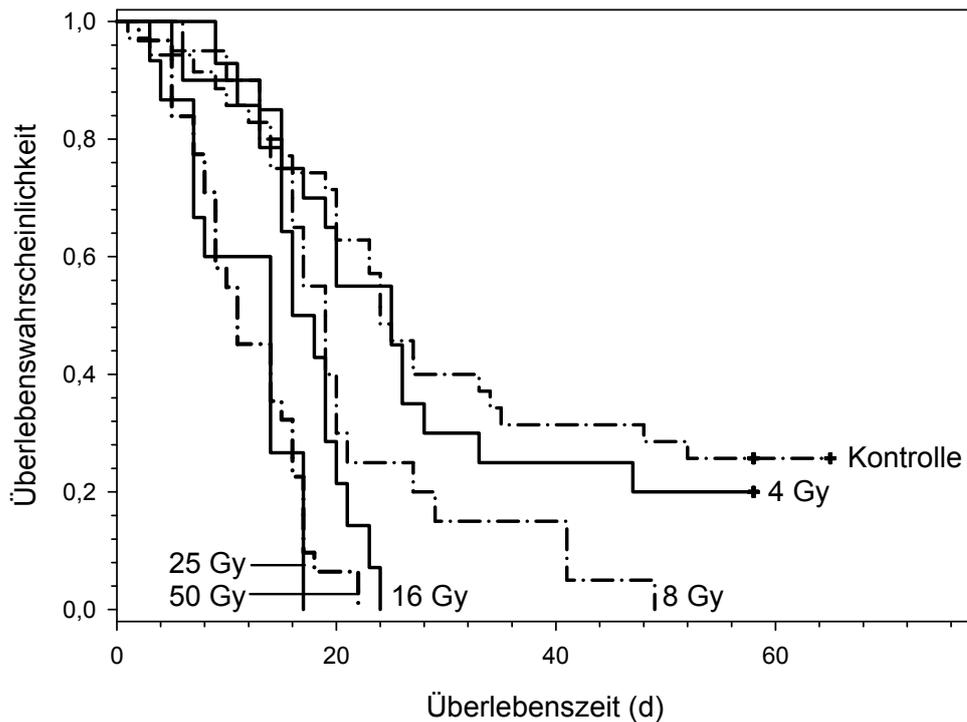


Abb. 4.11: Überlebensfunktion nach Kaplan-Meier für unbestrahlte *S. americana*-Männchen und nach der Behandlung mit ionisierender Strahlung; + zensierte Fälle

Bei *S. piceifrons*-Pärchen aus der Zucht betrug die natürliche Unfruchtbarkeit $43,8 \pm 10,3 \%$ (7,1 - 86,7 %; $n = 8$; Abb. 4.13); parthenogenetisch pflanzten sich virgine *S. piceifrons*-Weibchen zu $9,3 \pm 3,7 \%$ (0,0 - 18,2 %; $n = 5$) fort. Eine Bestrahlung mit 50 Gy induzierte bei *S. piceifrons*-Männchen eine Sterilität von $99,4 \pm 0,4 \%$ (97,8 - 100,0 %; $n = 6$), die signifikant höher als bei den unbestrahlten Kontrollen war (Mann-Whitney-Test (Bonferroni korrigiert): $Z = -3,133$; $FG = 1$; $p = 0,006$). Gleichzeitig reduzierte diese Bestrahlung die mittlere Überlebenszeit von $18,4 \pm 1,8$ d ($n = 39$) auf $10,2 \pm 0,9$ d ($n = 50$; Mantel-Cox Log Rang-Test: $\chi^2 = 19,954$; $FG = 1$; $p < 0,001$; Abb. 4.12). Eine Beeinflussung oder Veränderung des Paarungsverhaltens wurde nicht beobachtet.

Die sukzessive Verpaarung eines jungfräulichen *S. piceifrons*-Weibchens mit einem sterilen z-3-Nonen-1-ol und PEA emittierenden Männchen gefolgt von einem isolierten kein Pheromon emittierenden Männchen (RN) bewirkte eine Embryonensterblichkeit von $89,1 \pm 12,2 \%$ (68,6 - 100,0 %; $n = 4$; Abb. 4.13). Diese hohe Sterblichkeit belegt die Bevorzugung der Spermien des sterilen z-3-Nonen-1-ol und PEA-emittierenden Männchens (T-Test gegen den Testwert von 50 % bei Sperma-Mix: $T = 3,835$; $FG = 3$; $p = 0,031$). Unabhängig von der Paarungsreihenfolge (RN, NR) gleichen sich beide kP_R -Werte (ANCOVA, Quotient aus der Körpermasse der

Männchen (R/N) als Kovariate: $F = 0,038$; $FG = 1$; $p = 0,854$) und unterstützen die Hypothese einer olfaktorischen Spermien-Diskriminierung. Auf stochastische Einflüsse ist zurückzuführen, dass im reziproken Versuchsdesign (NR) Spermien des pheromonemittierenden Männchens nur zu $80,8 \pm 12,2 \%$ ($45,0 - 100,0 \%$; $n = 4$) präferiert wurden, folglich kein Unterschied zum Spermamix nachweisbar war ($T = 2,362$; $FG = 3$; $p = 0,099$). Wenn Männchen ausschließlich z-3-Nonen-1-ol emittierten, wurden deren Spermien bei einer zweifachen Verpaarung (RN) ebenfalls bevorzugt ($87,3 \pm 10,3 \%$; $35,9 - 100,0 \%$; $n = 6$). Hingegen induzierte eine alleinige PEA-Emission ($64,1 \pm 12,4 \%$; $1,9 - 98,6 \%$; $n = 9$) keine Präferenz der Spermien ($T = 1,613$; $FG = 8$; $p = 0,145$). Weibchenwahl basierend auf der Körpermasse der Männchen wurde ausgeschlossen (Kovariate: $F = 0,550$; $FG = 1$; $p = 0,492$).

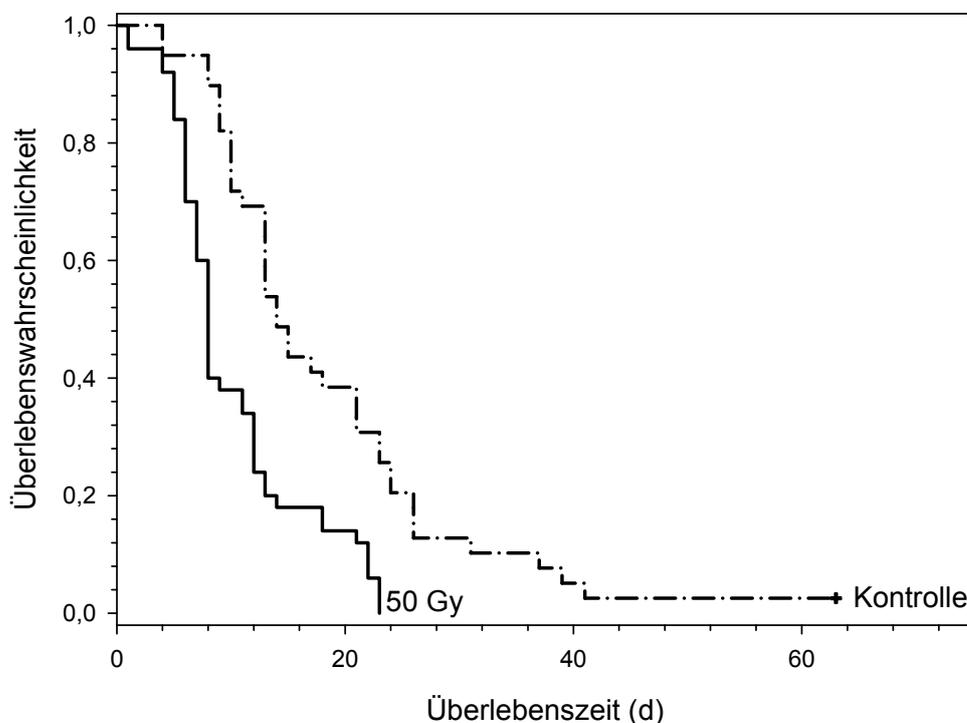


Abb.4.12: Überlebensfunktion nach Kaplan-Meier für unbestrahlte und mit 50 Gy bestrahlte *S. piceifrons*-Männchen; + zensierte Fälle

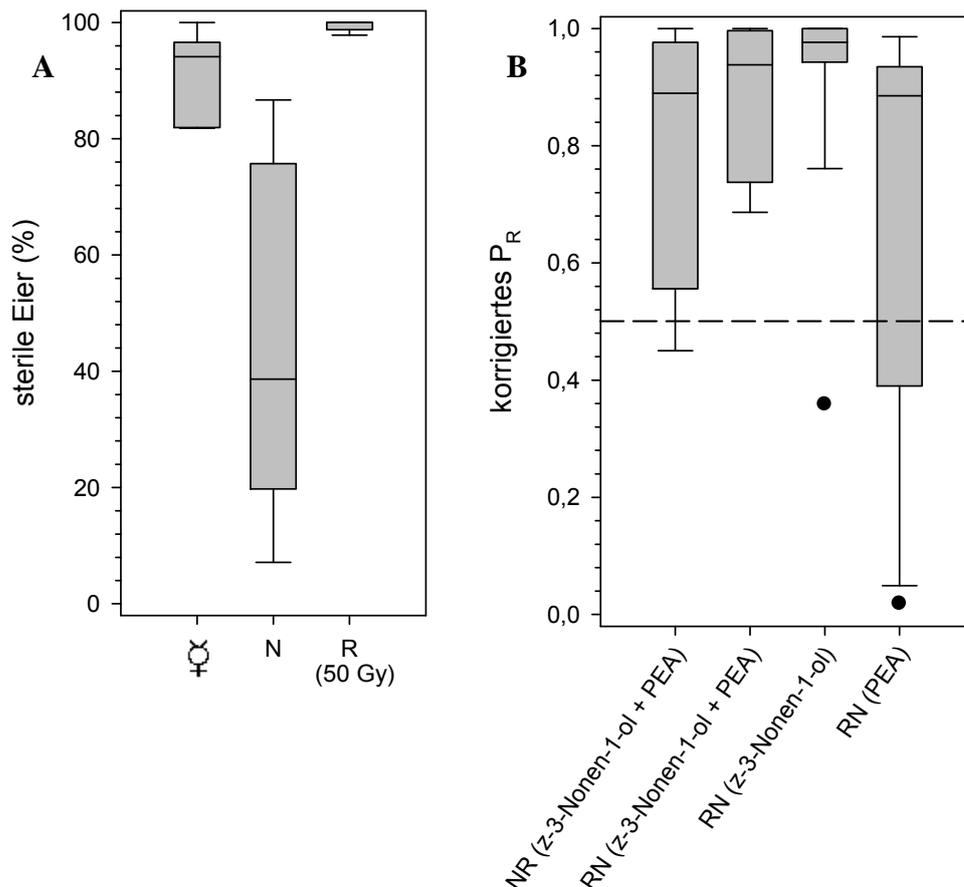


Abb. 4.13: Anteil steriler Eier im ersten Geleges eines verpaarten oder jungfräulichen *S. piceifrons*-Weibchens (A); Vaterschaft (untransformierte Daten) des bestrahlten (R) Pheromon-emittierenden Männchens nach zweifacher Verpaarung eines jungfräulichen *S. piceifrons*-Weibchens (NR, RN) (B)

4.6.4. Histologie des Receptaculum seminis

Im Gegensatz zu *S. gregaria* (Hunter-Jones 1960; Seidelmann 2006) wählen *S. piceifrons*- und *S. americana*-Weibchen (Stahr et al. 2013) nach zwei sukzessiven Paarungen unabhängig von der Paarungsreihenfolge die Spermien des z-3-Nonen-1-ol emittierenden Männchens zur Befruchtung. Der zugrunde liegende Mechanismus ist unbekannt. Um eine Theorie zur Funktionsweise zu entwickeln, wurden Anatomie und Zytologie der Spermathek und die Spermien-speicherung untersucht.

Die Spermathek von *S. piceifrons*, *S. americana* und *S. gregaria* liegt dorsal vom Oviductus communis und besteht aus einem bis zu 14 mm langen stark gewundenen Ductus seminalis, der in das tubuläre zweikammerige Receptaculum seminis übergeht (Bildtafel 1-1; *S. gregaria*: Schöbel 2005). In situ ist das Receptaculum seminis von Fettgewebe und Tracheen umgeben und erscheint gelb und ellipsoid. Das zweikammerige Receptaculum seminis setzt sich aus dem apikalen Diverticulum, mit

einem dicken proximalen und einem dünnen blind endenden distalen Abschnitt, und dem präapikalen Diverticulum zusammen. Das nierenförmige posterior gebogene präapikale Diverticulum zweigt vom proximalen apikalen Diverticulum ab. Sowohl die Morphologie der Spermathek als auch Länge und Durchmesser der einzelnen Tubuli waren bei *S. piceifrons*, *S. americana* und *S. gregaria* identisch (Kruskal-Wallis Test: alle $\chi^2 \leq 1,216$; FG = 2; $p \leq 0,080$; Tab. A.4.4).

Der strukturelle Aufbau des Receptaculum seminis-Epithels unterscheidet sich weder zwischen den einzelnen Abschnitten noch den drei *Schistocerca*-Arten (*S. gregaria*: Schöbel 2005) (Bildtafel 1-2). Ausgehend vom Lumen besteht das Epithel aus einer cuticulären Intima, einer einschichtigen Epithelzellschicht, mit dicht gepackten dunkel gefärbten Nukleoli, einem ebenfalls einschichtigen Drüsenepithel, einer Basallamina und eine Muskelschicht. Die Zellen des Drüsenepithels enthalten im apikalen Teil eine große zentrale Kavität als Sekretspeicher und einen distal gelegenen Zellkern. Vereinzelt befinden sich zwischen den Drüsenzellen dünne membranähnliche Gebilde die Zwischenzellen. Nach der Mazeration mit KOH waren auf der Cuticula-Außenseite des gesamten Receptaculum seminis und des Ductus seminalis blind endende Tubuli (Sekretkanäle) sichtbar (Bildtafel 1-1). Diese Sekretionskanäle reichen von den Drüsenzellen bis ins Spermathek-Lumen. Eine distinkte Spermathekendrüse fehlt bei allen drei *Schistocerca*-Arten (*S. gregaria*: Schöbel 2005).

Nach einer Kopulation befanden sich bei *S. piceifrons* die Spermien immer im prä- und apikalen Diverticulum (n = 3). Auch *S. americana* speicherten nach einer Kopulation, unabhängig von der z-3-Nonen-1-ol-Emission des Männchens in beiden Diverticula Spermien (n = 6). Auch bei einer zweifachen Verpaarung mit verschiedenen *S. americana*-Männchen waren ebenfalls beide Diverticula gefüllt (n = 3). Schlussfolgernd beruht der Prozess der selektiven Spermabevorzugung nicht auf einer spezifischen Speicherung.

4.7. Reifungsbeschleunigung/ -verzögerung

Der Beginn der Geschlechtsreife und der z-3-Nonen-1-ol-Emission ist bei *S. piceifrons* vom Entwicklungsstadium der umgebenden Heuschrecken beeinflusst. Eine Gruppierung mit geschlechtsreifen Individuen beschleunigte den Beginn der Abgabe auf $8,0 \pm 0,7$ d (6 - 10 d; n = 8) nach dem AS. Demgegenüber setzte die z-3-Nonen-1-ol-Emission bei einer Haltung mit Gleichaltrigen erst mit $11,4 \pm 1,0$ d (9 - 13 d; n = 5; Mann-Whitney-Test: $Z = -2,090$; $FG = 1$; $p = 0,037$; Abb. 4.14) ein. Diese Beschleunigung beruhte nicht auf der alleinigen Wirkung von z-3-Nonen-1-ol, denn bei einer z-3-Nonen-1-ol-Applikation im Exsikkator setzte die Pheromonemission verzögert im Alter von $25,4 \pm 1,5$ d (20 - 28 d; n = 5; Kontrolle: $21,0 \pm 0,0$ d; 20 - 28 d; n = 8; $Z = -2,006$; $FG = 1$; $p = 0,045$) ein. Die großen Variationen zwischen beiden Kontrollgruppen ($Z = -3,929$; $FG = 1$; $p \leq 0,001$) beruhten auf den unterschiedlichen Populationsgrößen in beiden Designs (Zuchtkäfig versus 5 ♂ + 1 ♀). Eine Retardation des Beginns der Geschlechtsreife und der z-3-Nonen-1-ol-Emission auf $17,2 \pm 0,8$ d (16 - 20 d; n = 5) wurde durch eine Haltung mit Larven und/oder unreifen Individuen induziert ($Z = -2,405$; $FG = 1$; $p = 0,016$; Abb. 4.14).

Demgegenüber war der Beginn der PEA-Emission weder vom Kontakt mit adulten ($11,4 \pm 1,0$ d; 8 - 14 d; n = 7; $Z = -0,389$; $FG = 1$; $p = 0,697$) noch unreifen Artgenossen ($15,6 \pm 1,0$ d; 12 - 18 d; n = 5; $Z = -1,223$; $FG = 1$; $p = 0,221$; Abb. 4.14) oder einer z-3-Nonen-1-ol-Applikation im Exsikkator ($25,8 \pm 3,7$ d; 8 - 32 d; n = 6; $Z = -1,950$; $FG = 1$; $p = 0,051$) beeinflusst.

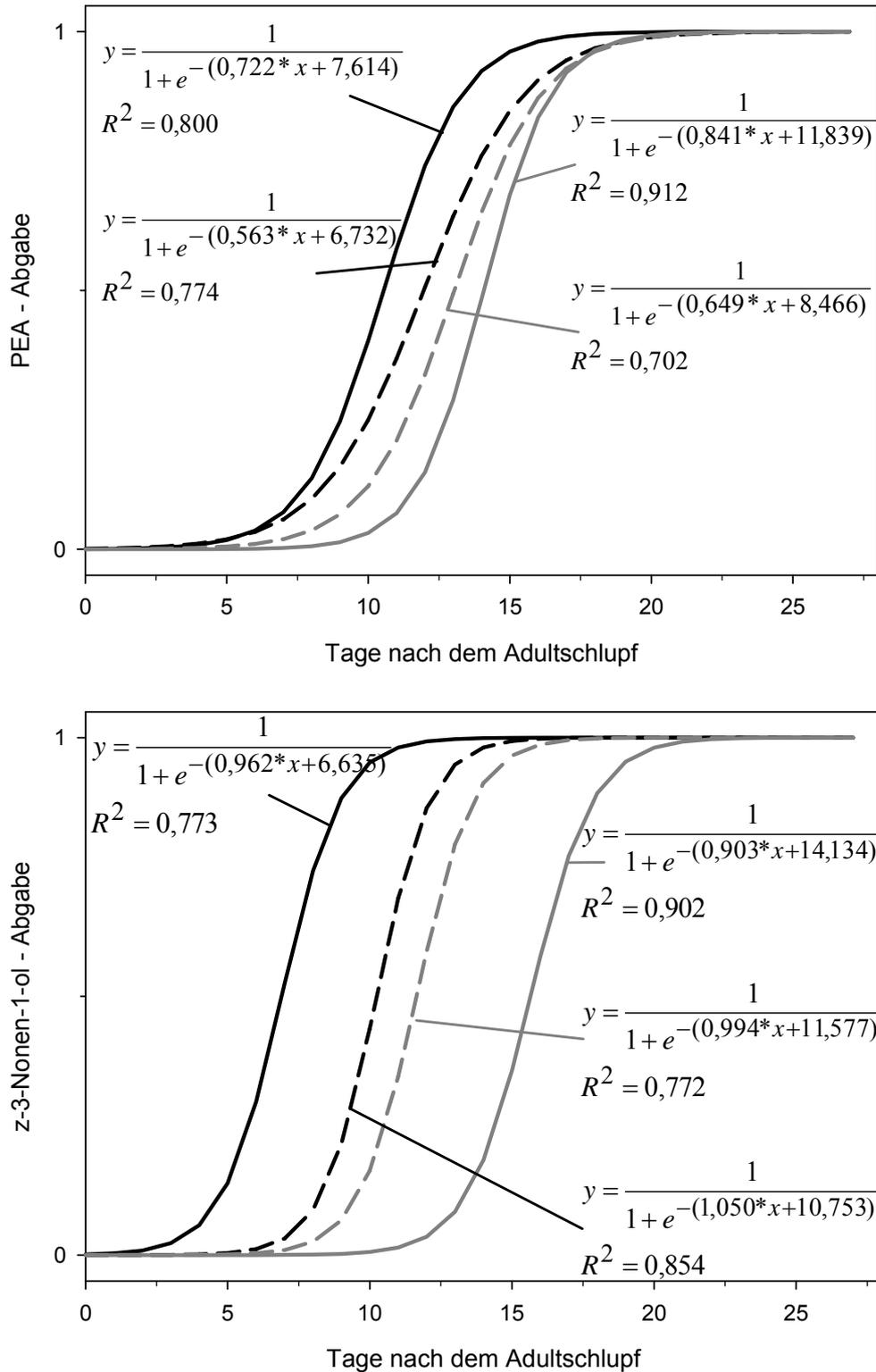


Abb. 4.14: Beschleunigung/ -verzögerung der Pheromonemission männlicher *S. piceifrons* durch gemeinsame Haltung im Zuchtkäfig mit: adulten Tieren (schwarze durchgezogene Linie, $n = 52$; PEA: $p = 0,002$; z-3-Nonen-1-ol: $p = 0,005$); Larven oder subadulten Heuschrecken (graue durchgezogene Linie, $n = 47$; PEA: $p = 0,007$; z-3-Nonen-1-ol: $p = 0,023$); Kontrolle: Individuen des selben ASs im ursprünglichen Zuchtkäfig (schwarze unterbrochene Linie, $n = 42$; PEA: $p = 0,008$; z-3-Nonen-1-ol: $p = 0,009$; graue unterbrochene Linie, $n = 33$; PEA: $p = 0,013$; z-3-Nonen-1-ol: $p = 0,013$); binär logistische Regression; Nagelkerks R^2

4.8. Parasitierungszustand von *S. piceifrons* aus Yukatan

Auf subadulten *S. piceifrons*, die im Dezember 2010 und 2011 in Yukatan (Mexiko) gefangen wurden, parasitierten *Charletonia* spec. A-, *Leptus* spec. A- und *E. locustarum*-Larven (Tab. 4.6). Andere Acari-Arten, beispielsweise *Podapolipoides yucatanensis*, wie im September 2009 auf *S. piceifrons* nachgewiesen (Husband & Wohltmann 2011; Bildtafel 2), wurden nicht beobachtet. Einige Milben waren bei der Ankunft in Halle von ihren Wirten gelöst, befanden sich aber noch nicht im PN-Stadium. Die parasitischen Larven besaßen unterschiedliche Volumina.

Teilweise saugten *E. locustarum*-Larven simultan mit *Charletonia* spec. A oder *Leptus* spec. A-Larven am selben Wirt. *Leptus* spec. A und *Charletonia* spec. A kamen hingegen nie gleichzeitig an einem Wirt vor (Tab. 4.6). Parasitierungsrate und maximale Parasitenanzahl pro Heuschrecke variierten zwischen den drei Acari-Arten (Parasitierungsrate: χ^2 -Test: $\chi^2 = 38,494$; FG = 2; $p < 0,001$; maximale Parasiten/Wirt: $\chi^2 = 17,556$; FG = 2; $p < 0,001$), wobei *Charletonia* spec. A die geringsten und *E. locustarum* die höchsten Werte aufwies (Tab. 4.6). Die Parasitierung, kalkuliert als Anzahl der Parasiten pro 100 Wirte, war durch *Leptus* spec. A in beiden Untersuchungsjahren gleich ($\chi^2 = 2,133$; FG = 1; $p = 0,144$). Während 2010 sowohl mehr *E. locustarum*- ($\chi^2 = 129,643$; FG = 1; $p < 0,001$) als auch *Charletonia* spec. A-Larven ($\chi^2 = 8,167$; FG = 1; $p < 0,004$) auftraten. *S. piceifrons* wurden 2010 und 2011 unabhängig von ihrem Geschlecht von den drei Parasitengona-Arten parasitiert (*Charletonia* spec. A: alle $\chi^2 \leq 0,333$; FG = 1; $p \geq 0,564$; *Leptus* spec. A: alle $\chi^2 \leq 1,000$; FG = 1; $p \geq 0,083$; *E. locustarum*: alle $\chi^2 \leq 2,286$; FG = 1; $p \geq 0,131$; Tab. 4.6). Die bevorzugten Parasitierungsstellen der Milbenlarven waren bei *S. piceifrons* geschützte Körperregionen (Abb. 4.15). Beinahe alle der *E. locustarum*-Larven saugten an den Adern der Hinter- und Vorderflügel (ventral). Auch *Charletonia* spec. A-Larven präferierten die Hinterflügel (50 %) und zu gleichen Teilen Bereiche des Metathorax (dorsal; 25 %) und der Tarsen (25 %). *Leptus* spec. A-Larven parasitierten an den Flügeln (46 %), am Tympanum, dessen angrenzenden weichen Cuticulabereichen (39 %) und den ebenfalls unsklerotisierten Regionen der Heuschrecken-Coxen (15 %; Abb. 4.15).

Tab. 4.6: Parasitierungszustand von in Yukatan gefangenen subadulten *S. piceifrons*-Individuen im Dezember 2010 und 2011

		<i>Charletonia</i> spec. A		<i>Leptus</i> spec. A		<i>E. locustarum</i>	
		2010*	2011	2010*	2011	2010*	2011
Anzahl der	ges	27 / 2	38 / 1	27 / 2	38 / 10	27 / 26	38 / 26
<i>S. piceifrons</i> /	♂	13 / 1	16 / -	13 / -	16 / 2	13 / 12	16 / 9
davon Wirt	♀	14 / 1	22 / 1	14 / 2	22 / 8	14 / 14	22 / 17
Parasitierungsrate (%)		7,4*	2,6	7,4*	26,3	96,3*	68,4
Anzahl	ges	5	2	14	26	158	97
parasitischer Milben	angeheftet	2	2	3	8	139	96
Anzahl Milben / Wirt	\bar{x} ; IQR				2,0; 3,25		2,0; 3,25
	min	2 [#]	2	1 [#]	1	1	1
	max	2 [#]	2	2 [#]	6	19	12
simultane Parasitierung (Art / relative Häufigkeit)		<i>E. loc.</i> / 1 [#]	-	<i>E. loc.</i> / 1 [#]	<i>E. loc.</i> / 0,7	<i>Leptus</i> / 0,1 [#] <i>Charle.</i> / 0,1 [#]	<i>Leptus</i> / 0,3

* ein Teil der Larven war bei der Auswertung abgefallen und keinem Wirt eindeutig zuordenbar, sodass die tatsächlichen Werte größer sein könnten; [#] bezieht sich auf festgesaugte Larven

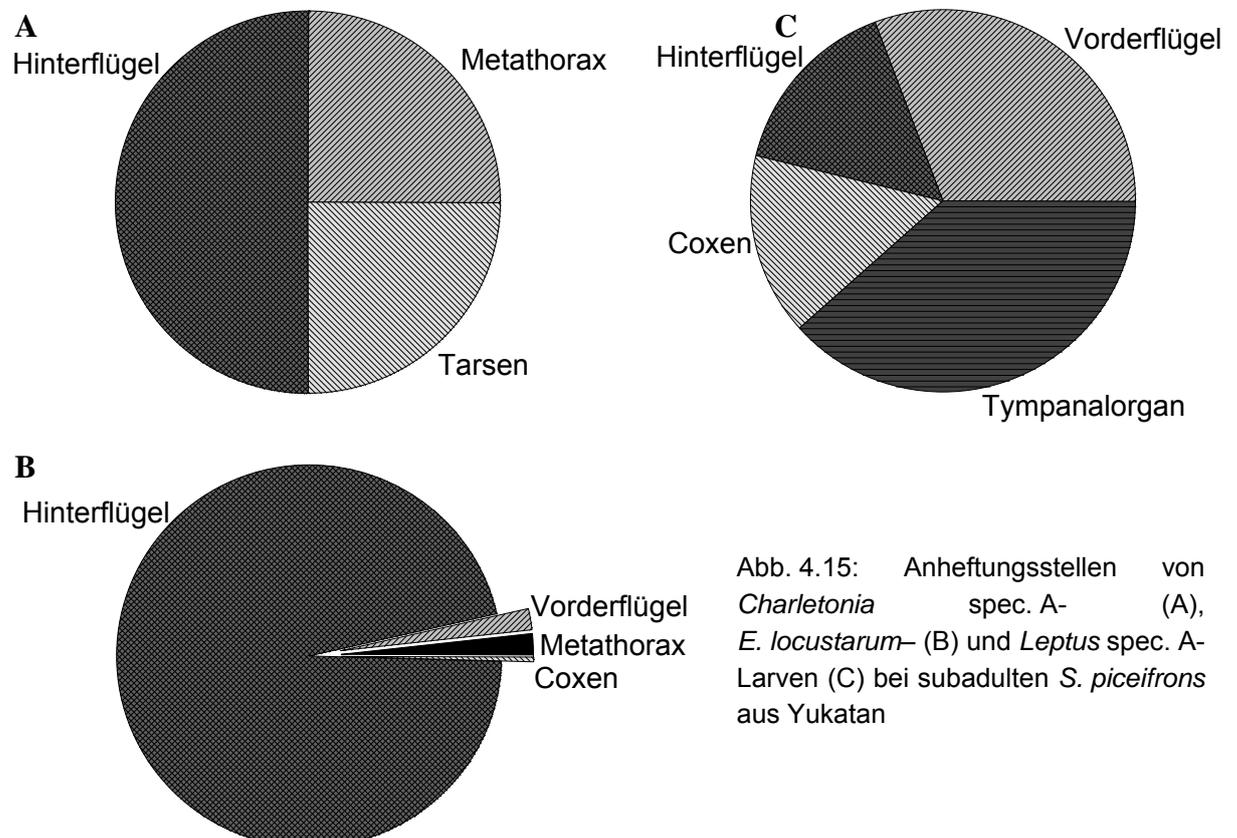


Abb. 4.15: Anheftungsstellen von *Charletonia* spec. A- (A), *E. locustarum*- (B) und *Leptus* spec. A- Larven (C) bei subadulten *S. piceifrons* aus Yukatan

4.9. Lebenszyklus von *Charletonia spec. A*

Die Ontogenese von *Charletonia spec. A* kann nur für die Individuen aus Yukatan beschrieben werden, da die Laborzucht nicht erfolgreich verlief. Nach der selbstständigen Ablösung vom Wirt krabbelten die *Charletonia spec. A*-Larven zwei bis vier Tage ($n = 5$; 2011: 8 d; $n = 1$) auf dem Substrat herum (Bildtafel 3) oder versteckten sich in Löchern. Ein bis zwei Tage nach Beginn des PN-Stadiums löste sich die Larvenhaut ab, riss dorsal auf und wurde durch die Setae der sich entwickelnden PN angehoben (Bildtafel 3). Nach 13 bis 17 Tagen (2010: $14,6 \pm 0,7$ d; $n = 5$; 2011: 23 d; $n = 1$) schlüpften die DN. Die DN waren sehr mobil. Eine Nahrungsaufnahme an Heuschreckeneiern oder *D. melanogaster*-Larven wurde nie beobachtet. Die Eihaut eines angebotenen *Schistocerca*-Eies war eingedellt und zeigte Einstichstellen, vermutlich durch eine Nahrungsaufnahme ($n = 1$). Unabhängig von einer Nahrungsaufnahme starben alle DN im Alter von fünf bis 16 Tagen ($n = 6$).

4.10. Lebenszyklus von *Leptus spec. A*

Bei Exposition in Leitungswasser schlüpften aus über 80 % der Eier nach 37 bis 41 Tagen Prälarven. Die restlichen Eier entwickelten sich nicht oder platzten durch übermäßige Wasseraufnahme. Das Stadium der Prälarve dauerte 14 bis 18 Tage ($15,7 \pm 1,2$ d; $n_{\text{ges, R}} = 498,3$; Bildtafel 4) und war gekennzeichnet durch die Spaltung der Eihülle und dem Sichtbarwerden der orangefarbenen Prälarve. Einige Eihüllen rollten sich vollständig von den Prälarven ab, sodass nach spätestens 30 Tagen die roten Augenanlagen sichtbar wurden. Nach dem Schlupf aus der Prälarvenhaut (Tab. 4.7; Bildtafel 4) waren die präparasitischen Larven sehr aktiv, verhielten sich positiv phototaktisch (hell: 82 % und 72 %; $n_{\text{ges, R}} = 36,2$; Kontingenztafelanalyse: $2I_{\text{FG}=1}(H_0[\text{Replikation} \times P]) = 0,514$; $p = 0,462$; χ^2 -Test hell versus dunkel: $\chi^2 = 10,314$; $\text{FG} = 1$; $p = 0,001$) und indifferent geotaktisch (oben: 61 % und 56 %; $n_{\text{ges, R}} = 35,2$; $2I_{\text{FG}=1}(H_0[\text{Replikation} \times P]) = 0,114$; $p = 0,736$; oben versus unten: $\chi^2 = 1,000$; $\text{FG} = 1$; $p = 0,317$). Ohne Nahrungszufuhr überlebten *Leptus spec. A*-Larven bis zu 19 Tage. Bei Anwesenheit der bevorzugten Wirte (Acrididae) fand die Parasitierung innerhalb von 24 Stunden statt (präparasitische Phase). Die Parasitierungsdauer war sehr verschieden (Tab. 4.7) und variierte in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium des Wirts (larvale Acrididae: $9,6 \pm 1,0$ d; 6 - 14 d; $n = 10$; adulte Acrididae: $5,6 \pm 0,1$ d; 5 - 6 d; $n = 14$; Mann-Whitney Test: $Z = -3,614$; $\text{FG} = 1$; $p \leq 0,001$; $n_{1,2} = 10,14$). Nach maximal drei

Tagen endete die postparasitische Larvenphase. Zwei bis drei Tage nach Beginn des calyptostatischen PN-Stadiums hob sich die Larvenhaut leicht von der PN ab und riss transversal auf (Bildtafel 4). Die sehr aktiven DN schlüpfen frühestens nach 17 Tagen, liefen auf dem Substrat herum, gruben sich aber weder ein noch versteckten sie sich in Löchern. DN ernährten sich räuberisch von *D. melanogaster*-Larven und Heuschreckeneiern. Die Dauer des DN- und des darauf folgenden calyptostatischen TN-Stadiums hing von der Haltungstemperatur ab. Bei 25 ± 2 °C war das DN-Stadium im Mittel um 16 Tage und das TN-Stadium um elf Tage kürzer als bei 22 ± 2 °C (DN: $Z = -1,832$; $FG = 1$; $p = 0,067$; $n_{1,2} = 2,12$; TN: $Z = -2,262$; $FG = 1$; $p = 0,024$; $n_{1,2} = 2,12$; Tab. 4.7). Die Lebenserwartung der sehr mobilen Adulti betrug temperaturunabhängig über 99 Tage ($Z = -0,366$; $FG = 1$; $p = 0,715$; $n_{1,2} = 2,12$). Weibchen legten erstmals 34 Tage nach dem AS Eier auf der Oberfläche des Gips-Aktivkohlesubstrats ab (Bildtafel 4). Spermatotheken wurden nie beobachtet. Ein Gelege bestand aus 107 orangefarbenen, ovalen fast runden Eiern (Länge: 230 ± 2 µm; Breite: 200 ± 1 µm; $n = 11$), die nach circa einem Tag eine tief schwarze Färbung annahmen. In zwei weiteren Gelegen befanden sich zusammen 82 Eier; unklar ist, ob die Eier von einem oder mehreren Weibchen stammten. Die Adulti ernährten sich von Acrididae-Eiern (*Schistocera*, *Locusta*), saugten jedoch nicht an Ameisen- oder *D. melanogaster*-Larven. Insgesamt nahm das Volumen von *Leptus spec. A* ausgehend von der präparasitischen Larve bis zum AS durch die Nahrungs- und Wasseraufnahme im Mittel um 98,8 % zu.

Im Labor verlief der Lebenszyklus von *Leptus spec. A* in allen Stadien ohne obligate Diapause.

Tab. 4.7: Entwicklungszeiten und Volumen der Ontogenesestadien von *Leptus spec. A* (2010 - 2011: 25 ± 2 °C, 16 L:8 D; 2011 - 2012: 22 ± 2 °C, 14 L:10 D)

Stadium		Entwicklungszeit (d)					Volumen (mm ³)
		MW ± SE	\bar{x} ; IQR	min	max	n	MW ± SE
Ei - Prälarve [#]		38,7 ± 0,9	39,0; 3,0	37	41	340	
Larve - PN [#]		10,5 ± 0,7	10,0; 4,0	6	19	24	
präparasitisch [#]		1,3 ± 0,2	2,0; 2,0	< 1	2	24	0,006 ± 0,001
parasitisch [#]		7,6 ± 0,7	6,0; 3,8	5	14	25	
postparasitisch [#]		2,0 ± 0,2	2,0; 2,0	1	3	25	0,15 ± 0,01
PN (calyptostatisch) [#]		21,1 ± 0,3	22,0; 3,0	17	23	26	0,16 ± 0,01
DN	2010-2011	16,5 ± 3,5	16,5	13	20	2	
	2011-2012	30,5 ± 2,8	33,0; 17,6	16	41	12	0,13 ± 0,01
TN (calyptostatisch)	2010-2011	14,0 ± 2,0	14,0	12	16	2	
	2011-2012	24,9 ± 0,9	25,0; 6,5	21	28	12	0,32 ± 0,08
Adultus	2010-2011	59,5 ± 3,5	59,5	56	63	2	
	2011-2012	51,5 ± 8,9	43,5; 58,0	3	> 99	12	0,50 ± 0,04
	1. Eiablage [#]	34	34			1	

[#] Individuen der Nachzucht von 2012

4.11. Parasitierungsverhalten von *Leptus spec. A*-Larven

Innerhalb des getesteten umfangreichen Wirtsspektrums erwiesen sich *Leptus spec. A*-Larven als Acrididae-spezifisch und parasitierten überwiegend *Schistocerca* und *Locusta*. Der erste Wirtskontakt erfolgte nach zehnminütigem ziellosem Herumlaufen, nach weiteren 90 Minuten war die Larve festgesaugt (singuläre Beobachtung). Im Wahlversuch mit vier verschiedenen Heuschreckenarten glich sich das Parasitierungsverhalten sowohl im Parasitierungserfolg (adulte Wirte: χ^2 -Test: $\chi^2 = 2,000$; FG = 3; p = 0,572; larvale Wirte: $\chi^2 = 2,364$; FG = 3; p = 0,500; Tab. 4.8) als auch in den aufgesuchten Parasitierungsstellen (Kontingenztafelanalyse: $2I_{FG=12}(H_0[\text{Art} \times \text{Parasitierungsstelle}]/\text{Stadium}_{\text{adult}}) = 15,042$; p = 0,239; $2I_{FG=12}(H_0[\text{Art} \times \text{Parasitierungsstelle}]/\text{Stadium}_{\text{larval}}) = 2,674$; p = 0,997; Tab. A.4.5). Jedoch beeinflusste das Entwicklungsstadium des Wirts (larval, adult) die Parasitierung spezifischer Körperregionen ($2I_{FG=4}(H_0[\text{Stadium} \times \text{Parasitierungsstelle}]) = 18,593$; p < 0,001; Abb. 4.16; Tab. A.4.5). Bei adulten Acrididae zeigten *Leptus spec. A*-Larven eine Affinität für die Hinter- und Vorderflügel (Innenseite), bei larvale Acrididae für die Coxen und das Abdomen.

40 % der adulten und 60 % der larvalen Acrididae-Wirte überlebten eine erfolgreiche Parasitierung und waren noch mindestens zehn Tage nach der Milbenapplikation vital. Die Häutung der larvalen Wirte zum Adultus verlief problemlos. Das Verhalten der *Leptus* spec. A-Larven beim AS des Wirts konnte nicht beobachtet werden, da die Parasitierung immer vor der Häutung endete.

Andere Orthoptera (*Gryllus bimaculatus*, *Tettigonia viridissima*) ebenso wie *Osmia bicornis*, *Tenebrio molitor* und Pholcidae wurden nicht von *Leptus* spec. A-Larven parasitiert (Tab. 4.8). Vereinzelt wurde ein Kontakt mit dem potentiellen Wirt beobachtet, trotzdem saugten sich die Parasiten nicht fest. Stattdessen wurde die *S. piceifrons*-Larve, die den Pholcidae als Nahrung dienen sollte, von *Leptus* spec. A-Larven parasitiert (Parasitierungserfolg: 20,5 %). Bei der einmaligen Parasitierung des Opiliones im Bereich des dorsalen Prosomas (Carapax zwischen Augenhügel und erstem Beinpaar) vertrocknete die *Leptus* spec. A-Larve festgesaugt am Wirt.

Von den fünf *Lucilia sericata* wurde nur ein Individuum nach zehn Tagen von einer *Leptus* spec. A-Larve erfolgreich parasitiert (Anheftungstelle: Vorderflügelbasis) (Tab. 4.8). Hingegen wurde im selben Parasitierungsgefäß noch 19 Tage nach der Milben-Applikation eine *S. piceifrons*-Larve durch *Leptus* spec. A-Larven befallen. Fünf *Leptus* spec. A-Larven hefteten sich bei *Pyrrhocoris apterus* an verschiedenen Körperregionen (Femur, Coxa, Saugrüsselansatz) an, vertrockneten aber im festgesaugten Zustand am Wirt. Wenn Acrididae als Wirt fungierten, wurde das Vertrocknen von parasitierenden *Leptus* spec. A-Larven nur einmal beobachtet.

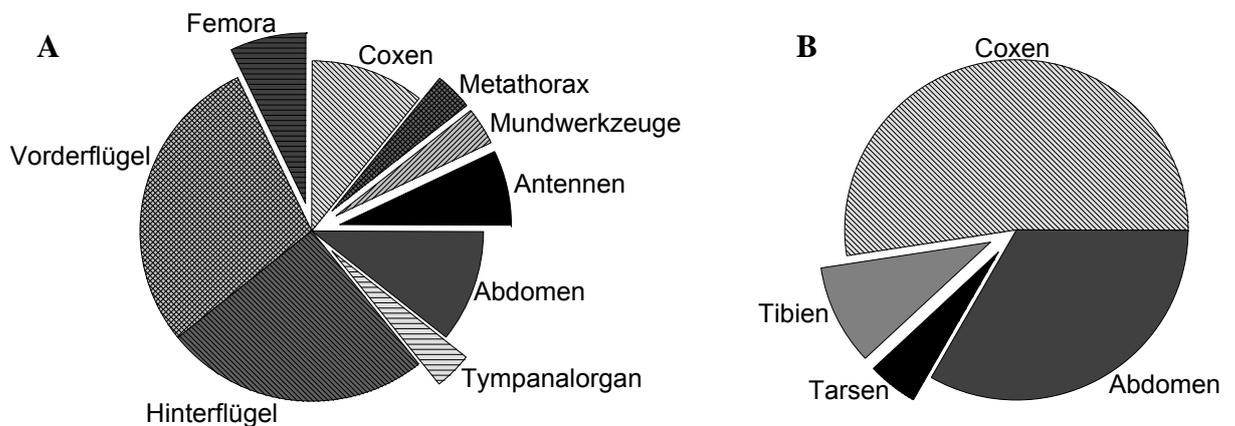


Abb. 4.16: Anheftungsstellen von *Leptus* spec. A-Larven bei Acrididae verschiedener Entwicklungsstadien: adulte Weibchen (A) und Weibchen im letzten Larvenstadium (B); Laborversuch

Tab. 4.8: Wirtsspektrum von *Leptus* spec. A-Larven und Wirtspräferenz innerhalb weiblicher Acrididae-Larven und Adulti

Wirte (n)		Anzahl <i>Leptus</i> spec. A-Larven	Parasitierung		Dauer bis Parasitierung (d)	max. Beobachtungs- zeitraum nach Milben- Applikation (d)	
				erfolgreich (%)			nicht erfolgreich (%)
Wirtsspektrum	Opiliones (2)	26	+	0	3,8	2 - 3	7
	Pholcidae (2)	44	-	0	0		35
	<i>O. bicornis</i> (4)	43	-	0	0		12
	<i>L. sericata</i> (5)	45	+	2,2	0	8 - 9	19
	<i>T. molitor</i> (4)	31	-	0	0		30
	<i>P. apterus</i> (5)	56	+	0	8,9	1 - 2	13
	<i>G. bimaculatus</i> (4)	30	-	0	0		14
	<i>T. viridissima</i> (6)	39	-	0	0		14
	<i>S. piceifrons</i> (1)	19	+	68,4 [#]		< 1	10
Wirtspräferenz	Adulti	44	+	15,9 [#]		< 1	9
			+	20,5 [#]			
			+	9,1 [#]			
			+	18,2 [#]			
	Larven	50	+	12,0 [#]		< 1	13
			+	16,0 [#]			
			+	10,0 [#]			
			+	6,0 [#]			

[#] erfolgreiche Parasitierung nicht für alle Individuen durch Zucht bis zum DN-Schlupf nachgewiesen

4.12. Lebenszyklus von *E. locustarum*

Die runden, orangeroten *E. locustarum*-Eier (\varnothing : $166 \pm 5 \mu\text{m}$; $n = 10$) platzten nach 15 bis 21 Tagen auf, sodass die rudimentären Beinanlagen der frühen Prälarve sichtbar wurden (Bildtafel 5). Innerhalb der Prälarvenhaut entwickelte sich die orangerote späte Prälarve, erkennbar an den roten Augenanlagen. Fünf bis neun Tage später schlüpfen die mobilen *E. locustarum*-Larven (Schlupfrate: $> 90\%$; Bildtafel 5). Nahrungsfreie Perioden überlebten präparasitische Larven $25,5 \pm 4,0$ Tage ($n_{\text{ges, R}} = 40,2$). Die präparasitischen Larven verhielten sich positiv phototaktisch (hell: 100% und 81% ; $n_{\text{ges, R}} = 27,2$; Kontingenztafelanalyse: $2I_{\text{FG} = 1}(H_0[\text{Replikation} \times P]) = 2,394$; $p = 0,122$;

χ^2 -Test hell versus dunkel: $\chi^2 = 16,333$; FG = 1; $p < 0,001$). Bei Beleuchtung zeigten die Larven eine indifferente Geotaxis (unten: 95 % und 58 %; $n_{\text{ges, R}} = 38,2$; $2I_{\text{FG}=1}(H_0[\text{Replikation} \times P]) = 7,904$; $p = 0,005$). Im Olfaktometer waren *E. locustarum*-Larven weder anemotaktisch ($76,1 \pm 6,0$ %; $n_{\text{ges, R}} = 86,7$; $2I_{\text{FG}=6}(H_0[\text{Replikation} \times P_{\text{Eingang/re+li}}]) = 8,581$; $p = 0,199$) noch fanden sie potentielle Wirte über kurze Distanzen anhand des Heuschreckendufts ($2I_{\text{FG}=6}(H_0[\text{Replikation} \times P_{\text{Eingang/Heuschreckenduft}}]) = 5,318$; $p = 0,504$).

Bei direkter Applikation der *E. locustarum*-Larven auf den Wirt wurden alle angebotenen Acrididae-Arten und -Stadien erfolgreich parasitiert (vgl. Kap. 4.13). Die Parasitierungsdauer variierte in Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchtigkeit: bei 58 ± 10 % saugen die Larven $25,4 \pm 0,5$ Tage (10,0 - 39,0 d; $\bar{x} = 26,0$; IQR = 10,0; $n = 161$) am Wirt. Während die Parasitierungsdauer bei 28 ± 10 % mit $23,1 \pm 0,7$ Tagen signifikant kürzer war (12,0 - 33,0 d; $\bar{x} = 25,0$; IQR = 8,0; $n = 71$; Mann-Whitney Test: $Z = -2,176$; FG = 1; $p = 0,030$; $n_{1,2} = 161,71$; ohne Berücksichtigung des Entwicklungsstadiums des Wirts). Die Parasitierungsdauer hing zudem vom Entwicklungsstadium des Wirts ab (Bildtafel 5). Adulte *S. piceifrons*-Weibchen wurden $16,0 \pm 0,3$ Tage (8 - 26 d; $\bar{x} = 15,0$; IQR = 5,0; $n = 137$) parasitiert; sogar acht Tage reichten aus und die Entwicklung zur DN verlief erfolgreich. Dem gegenüber parasitierten *E. locustarum*-Larven auf larvalen Acrididae mit $27,0 \pm 0,5$ Tagen (10 - 39 d; $\bar{x} = 27,0$; IQR = 11,0 $n = 133$) signifikant länger ($Z = -12,975$; FG = 1; $p < 0,001$; $n_{1,2} = 137,133$). Die selbstständige Ablösung vom larvalen Wirt fand nur einmal statt (Parasitierungsdauer: 10 d); die postparasitische Larve verstarb. Ansonsten erfolgte die früheste Ablösung sechs Tage nach dem AS des Wirtes.

Innerhalb der ersten drei bis fünf Tage der Parasitierung an einem adulten *S. piceifrons*-Weibchen nahm das Idiosoma-Volumen der *E. locustarum*-Larven nicht zu (Abb. 4.17). Bei der Parasitierung eines larvalen Wirts begann die kontinuierliche Volumenzunahme erst ein bis drei Tage nach dem Heuschrecken-AS ($\triangleq 7 - 8$ d nach Beginn der Parasitierung), sodass sich das Volumen der *E. locustarum*-Larven nach einer 7tägigen Parasitierung in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium des Wirts unterschied ($Z = -2,393$; FG = 1; $p = 0,017$; $n_{1,2} = 3,7$). Auch nach neun Tagen waren die Milbenlarven, die an vormalen larvalen Wirten parasitierten, mit $0,04 \pm 0,01$ mm³ (0,03 - 0,06 mm³; $n = 3$) signifikant kleiner als dauerhaft an adulten Wirten saugende ($0,13 \pm 0,03$ mm³; 0,08 - 0,25 mm³; $n = 5$; $Z = -2,236$; FG = 1; $p = 0,025$; $n_{1,2} = 3,5$).

Das Volumendefizit wurde erst nach einer Parasitierungsdauer von zwölf Tagen kompensiert ($Z = -0,980$; $FG = 1$; $p = 0,327$; $n_{1,2} = 4,5$), wenn die Milbenlarven an vormaligen larvalen Wirten $69,3 \pm 10,4 \%$ ($40,9 - 90,3 \%$; $n = 4$) des Gesamtvolumens ($0,38 \pm 0,02 \text{ mm}^3 \triangleq 79,9 \pm 3,7 \%$; $0,30 - 0,48 \text{ mm}^3$; $\bar{x} = 0,36$; $IQR = 0,1$; $n = 11$; Abb. 4.17) erreichten. Das Verhalten von *E. locustarum*-Larven beim AS des Wirts wurde nie beobachtet. Nach der Häutung der Heuschrecke ($n = 3$) saugten 83 bis 100 % der *E. locustarum*-Larven weiterhin am Wirt. Nur wenige kleine *E. locustarum*-Larven vertrockneten an der Exuvie. *E. locustarum*-Larven verließen tote Wirte nach ein bis zwei Tagen ($n = 53$). Eine Abwanderung von ovipositierenden Wirten wurde nicht beobachtet. An Heuschreckengelegen ($n = 6$) wurde nur eine vollgesogene Larve auf der Sandoberfläche und eine postparasitische Larve an einem Gelege gefunden.

Die Dauer des mobilen, postparasitischen Larvenstadiums war sehr variabel (Tab. 4.9). Während dieser Zeit versteckten sich *E. locustarum*-Larven, wenn möglich, in Substratlöchern. Das folgende calyptostatische PN-Stadium (Bildtafel 5) war bei einer Haltungstemperatur von $25 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ mit $13,4 \pm 0,2$ Tagen im Mittel um elf Tage kürzer als bei $29 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ (Tab. 4.9). Frisch geschlüpfte DN waren sehr mobil, gruben sich im Aktivkohle-Gipssubstrat ein oder versteckten sich in vorhandenen Löchern (Bildtafel 5). Die DN ernährten sich räuberischen von *Schistocerca*- und *Locusta*-Eiern. Dabei wurden Acrididae-Eier nicht zielgerichtet, sondern scheinbar zufällig beim Herumlaufen gefunden. Trotzdem lag die Auffindungsrate von mit Sand überschichteten Heuschreckengelege bei 79 % ($n = 19$). Die DN leerten die Heuschreckeneier ganz oder nur teilweise, sodass das Chorion leicht eingedellt war. Einstichstellen der Cheliceren waren als kleine braune Verfärbungen (Melanisierung) des Chorions sichtbar. Bei der ersten Nahrungsaufnahme nach dem DN-Schlupf nahm das Volumen der DN um 33 % bis 215 % ($91,3 \pm 24,6 \% \triangleq 2,24 \pm 0,22 \text{ mm}^3$; $n = 7$) zu. Wenn mehrere frisch abgelegte *S. piceifrons*-Eier zur Verfügung standen, saugten 100 % der frisch geschlüpfen DN ($n = 7$) an mindestens einem Ei und 57 % an zwei Eiern; die DN leerten die Eier nie völlig. 57 % der DN stachen weitere zwei Heuschreckeneier ein- bis dreimal an. Insgesamt wiesen $54,3 \pm 8,4 \%$ ($20 - 80 \%$; $n_{\text{ges, R}} = 35,7$) der angebotenen Eier Beschädigungen auf (Entwicklung der Eier: Kap. 4.14). Während des gesamten DN-Stadiums saugten 50 % der DN ($n = 14$) zusätzlich zur ersten Nahrungsaufnahme nach dem DN-Schlupf weitere ein- bis zweimal an einem Heuschreckenei. Kurz vor dem Larvenschlupf befindliche

Heuschreckeneier wurden bei der Nahrungsaufnahme gemieden ($n_{\text{ges, R}} = 4,2$). Zwar wies das Chorion von 75 % dieser Eier ein bis zwei melanisierte Stellen auf, allerdings nahm das Volumen der DN nicht zu ($n = 4$).

71,4 - 100,0 % der *E. locustarum*-DN entwickelten sich erfolgreich zu TN (Tab. 4.10). Vorher durchliefen die DN bis zum Erreichen des TN-Stadiums eine Diapause. Die Dauer der Diapause unterlag starken individuellen Schwankungen und externen Einflussfaktoren (Tageslänge, Lichtintensität und Temperatur) (Tab. 4.10): bei Langtagbedingungen (200 - 1200 lx) dauerte das DN-Stadium $105,0 \pm 7,4$ Tage (13 - 219 d; $n = 53$) und nur wenige Individuen erreichten das TN-Stadium innerhalb von 30 Tagen (7 % bei 29 ± 2 °C; 40 % bei 25 ± 2 °C; ges = 3 %). Hingegen beschleunigte eine Erhöhung der Lichtintensität auf 1500 lx (16 L:8 D) die DN-Entwicklung ($Z = -3,554$; FG = 1; $p < 0,001$; $n_{1,2} = 32,20$). Sowohl die Photoperiode als auch die Expositionsdauer im Kurztag beeinflussten nicht die Entwicklungsdauer (Haltungstemperatur: 25 ± 2 °C; Photoperiode: Kruskal-Wallis Test: $\chi^2 = 4,380$; FG = 3; $p = 0,223$; Expositionsdauer im Kurztag: $\chi^2 = 1,881$; FG = 2; $p = 0,390$). Demgegenüber variierte die DN-Entwicklung bei 29 ± 2 °C zwischen den Photoperioden ($\chi^2 = 29,307$; FG = 4; $p < 0,001$): am schnellsten fand die Umwandlung zur TN bei Langtagbedingungen (1500 lx) oder Kurztagbedingungen (30 d; 200 - 4000 lx) statt (zwischen beiden Gruppen: $Z = -1,097$; FG = 1; $p = 0,272$; $n_{1,2} = 20,19$). Eine längere Exposition im Kurztag (60 d; 90 d) induzierte eine Entwicklungsverzögerung gegenüber einer 30tägigen Kurztag-Hälterung (alle $Z \leq -2,497$; FG = 1; $p \leq 0,013$). Generell verkürzte sich das DN-Stadium bei 25 ± 2 °C gegenüber 29 ± 2 °C, ausgenommen der Hälterung im Langtag (200 - 1200 lx) und Kurztag (30 d) (Tab. 4.10). Diese Entwicklungsbeschleunigung bei 25 ± 2 °C bewirkte, dass ein Teil der DN eine erfolgreiche Umwandlung zur TN während der Kurztagbedingungen absolvierte (Tab. 4.10).

Auch die Länge des TN-Stadiums verkürzte sich durch eine Temperaturreduktion von 4 °C auf 25 ± 2 °C (Tab. 4.9). Das TN-Stadium wurde calyptostatisch versteckt im Substrat überdauert (Bildtafel 5). *E. locustarum*-Adulti waren sehr aktiv und ernährten sich räuberisch von Acrididae-Eiern. Die Reproduktion setzte bei Männchen nach 10 Tagen ein ($n = 3$). Nach dem Absetzen der gestielten, farblosen bis hellbeigen Spermatophore, folgte ein kreisförmiger Schwänzeltanz. Weibchen begannen frühestens im Alter von 22 Tagen mit der ersten Eiablage ($n = 15$). Dabei wurden die Eier in einem oder mehreren Gelegen von 84 bis 1047 Eiern auf dem Substrat abgelegt.

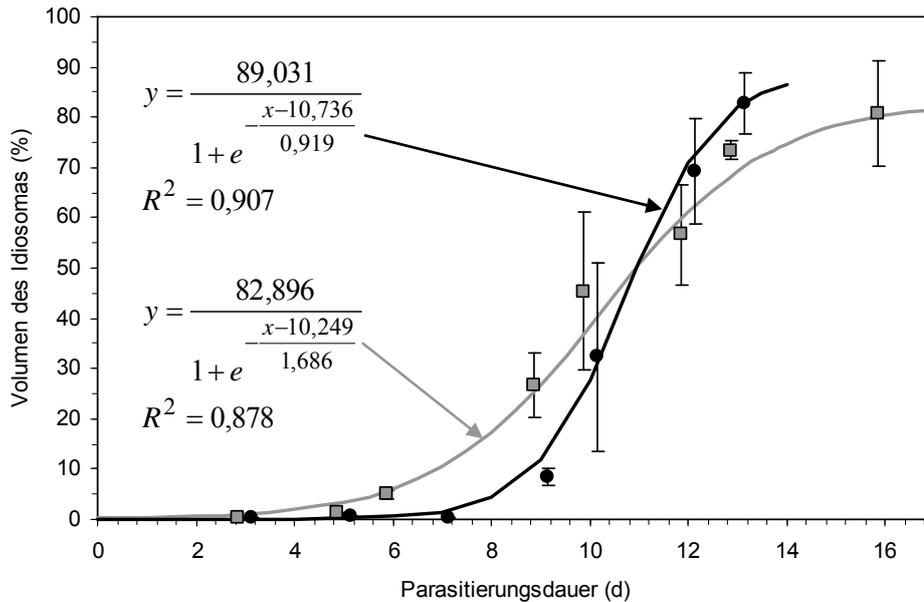


Abb. 4.17: Änderung des normierten Idiosoma-Volumens von *E. locustarum*-Larven bei der Parasitierung adulter *S. piceifrons*-Weibchen (grau) und weiblicher *S. piceifrons*-Larven (AS der Wirt 5 bzw. 7 Tage nach Beginn der Parasitierung; schwarz)

Tab. 4.9: Entwicklungszeiten der Ontogenesestadien von *E. locustarum* unter Langtagbedingungen (16 L:8 D)

Stadium	Temperatur (°C)	Entwicklungszeit (d)					Mann-Whitney-Test (FG = 1)	
		MW ± SE	\bar{x} ; IQR	min	max	n	Z	p
Ei – Larve	29 ± 2	41,3 ± 0,6	42,0; 3,0	38	43	3700		
Prälarve früh*		18,9 ± 0,5	20,0; 4,0	15	21	3700		
spät#		15,5 ± 0,6	15,0; 3,0	13	19	3700		
Larve – PN parasitisch	29 ± 2	30,9 ± 0,6	30,0; 15,0	16	53	202		
postparasitisch		21,5 ± 0,5	21,0; 10,5	8	39	269		
		6,2 ± 0,1	6,0; 2,0	2	13	383		
PN (calyptostatisch)	25 ± 2	13,4 ± 0,2	13,0; 2,0	10	17	64	-12,824	< 0,001
	29 ± 2	24,2 ± 0,2	24,0; 5,0	16	32	312		
DN	Diapause							
TN (calyptostatisch)	25 ± 2	15,7 ± 0,5	16,0; 3,5	10	21	29	-2,298	0,022
	29 ± 2	19,9 ± 0,6	17,0; 11,0	8	44	169		
Adultus ⁺	25 ± 2	69,9 ± 8,0	68,5; 34,75	7	162	24	-0,392	0,695
	29 ± 2	76,7 ± 4,0	70,0; 78,0	2	258	163		

* Zeitraum vom Aufplatzen des Eies und Sichtbarwerden der rudimentären Beinanlage bis zur späten Prälarve mit den roten Augenanlagen; # Zeitraum vom Sichtbarwerden der roten Augenanlagen bis zum Larvenschlupf; ⁺ Angaben entsprechen der Lebensdauer

Tab. 4.10: Entwicklungszeiten und Umwandlungserfolg von *E. locustarum*-DN in TN bei verschiedenen Haltungsbedingungen im Diapause-Versuch; Exposition in Kurztagbedingungen: 21 bis 37 Tage nach dem DN-Schlupf; Mann-Whitney Test: Vergleich der Entwicklungszeiten; χ^2 -Test: Vergleich der erfolgreich in TN umgewandelten DN innerhalb des Kurztags und nach Rückführung in Langtagbedingungen

Haltungsbedingungen		Entwicklungszeit (d)						Mann-Whitney-Test (FG = 1)		DN		TN*		TN im Kurztag*		χ^2 -Test (FG = 1)	
Lichtregime (lx)	Temp(°C)	MW ± SE	\bar{x} ; IQR	min	max	Z	p	n	n	n	%	n	%	χ^2	p		
konstant; 16 L:8 D	25 ± 1	74,5 ± 25,8	36,5; 136,75	13	219	-1,911	0,056	10	9	90,0	-	-					
	29 ± 1	112,0 ± 6,6	124,0; 63,0	14	193			43	32	74,4	-	-					
	29 ± 1	78,5 ± 3,3	82,0; 21,0	50	102			23	20	87,0	-	-					
	23 ± 1	76,5 ± 3,5	75,0; 36,0	40	107			31	31	100,0	-	-					
30d; 8 L:16 D	25 ± 1	79,8 ± 13,4	55,0; 65,0	39	151	-0,627	0,538	9	7	77,8	3	33,3	7,143	0,008			
	29 ± 1	84,9 ± 2,8	83,0; 24,0	66	109			24	19	79,2	0	0,0					
60d; 8 L:16 D	25 ± 1	53,3 ± 2,4	55,0; 10,0	44	63	-3,986	< 0,001	7	5	71,4	4	57,1	17,978	< 0,001			
	29 ± 1	100,1 ± 3,7	100,0; 17,5	58	165			28	26	92,9	1	3,6					
90d; 8 L:16 D	25 ± 1	69,1 ± 5,6	67,0; 28,5	50	101	-3,337	0,001	9	9	100,0	7	77,8	5,215	0,022			
	29 ± 1	104,5 ± 5,5	102,0; 49,5	67	162			24	24	100,0	8	33,3					

* erfolgreiche Umwandlung von DN in TN

4.13. Parasitierungserfolg von *E. locustarum*-Larven auf Acrididae

Bei direkter Applikation der *E. locustarum*-Larven auf den Wirt betrug der Parasitierungserfolg bei einem adulten *S. piceifrons*-Männchen 45 %. Der Parasitierungserfolg bei adulten *S. piceifrons*-Weibchen unterschied sich mit $46,6 \pm 4,3$ % (11,1 - 81,4 %; $n_{\text{Wirt}} = 17$; detaillierte Daten zu Einzelindividuen: Tab. A.4.6) nicht von demjenigen bei weiblichen *S. piceifrons*-Larven ($53,8 \pm 5,2$ %; 23,1 - 79,0 %; $n_{\text{Wirt}} = 9$; Mann-Whitney Test: $Z = -0,835$; $FG = 1$; $p = 0,403$). Selbstständig suchende *E. locustarum*-Larven (Suchzeitraum: 3 d) waren nur zu $19,0 \pm 0,3$ % erfolgreich (direkte Applikation versus selbstständige Wirtssuche: $Z = -1,860$; $FG = 1$; $p = 0,063$; $n_{1,2} = 2,17$). Innerhalb der Acrididae zeigten *E. locustarum*-Larven mit einem Parasitierungserfolg von 28 % bei einem adulten *L. migratoria*-Weibchen und 63 % bei einem *S. gregaria*-Weibchen keine Wirtsspezifität (Kruskal-Wallis-Test: $\chi^2 = 2,686$; $FG = 2$; $p = 0,261$).

Bevorzugte Anheftungsstellen bei adulten *S. piceifrons* waren mit $55,9 \pm 4,4$ % ($n_{\text{Wirt}} = 18$) die Hinterflügel, im Bereich der Flügeladern und den unsklerotisierten Ansatzstellen (Abb. 4.18; Tab. A.4.7; Bildtafel 5). Auch die Innenseiten und Ansatzstellen der Vorderflügel wurden stark parasitiert ($39,2 \pm 3,6$ %; $n_{\text{Wirt}} = 18$). Erwartungsgemäß wiesen larvale *S. piceifrons*-Wirte ein abweichendes Parasitierungsmuster auf (Kontingenztafelanalyse: $2I_{FG=7}(H_0[\text{Stadium} \times \text{Parasitierungsstelle}]) = 1926,797$; $p < 0,001$). Hauptparasitierungsstelle war mit $48,8 \pm 6,8$ % der dorsale Metathorax im Bereich der Flügelanlagen, gefolgt von den ebenfalls weichen (Inter-) segmentalhäuten des Abdomens ($22,9 \pm 4,6$ %; $n_{\text{Wirt}} = 9$; Abb. 4.18; Tab. A.4.7).

Die Übertragung parasitierender *E. locustarum*-Larven von einem toten auf einen neuen Wirt wurde vereinzelt beobachtet: nach drei- bis fünftägiger Parasitierung lösten sich 23 von den noch kleinen 653 *E. locustarum*-Larven ($n_{\text{Wirt}} = 9$) selbstständig und hefteten sich erfolgreich an einem neuen Wirt an (Übertragungsrate: $6,8 \pm 1,5$ %; 1,4 - 13,2 %). Die restlichen *E. locustarum*-Larven verstarben. Verstarb der Wirt später zeigten die *E. locustarum*-Larven postparasitisches Verhalten.

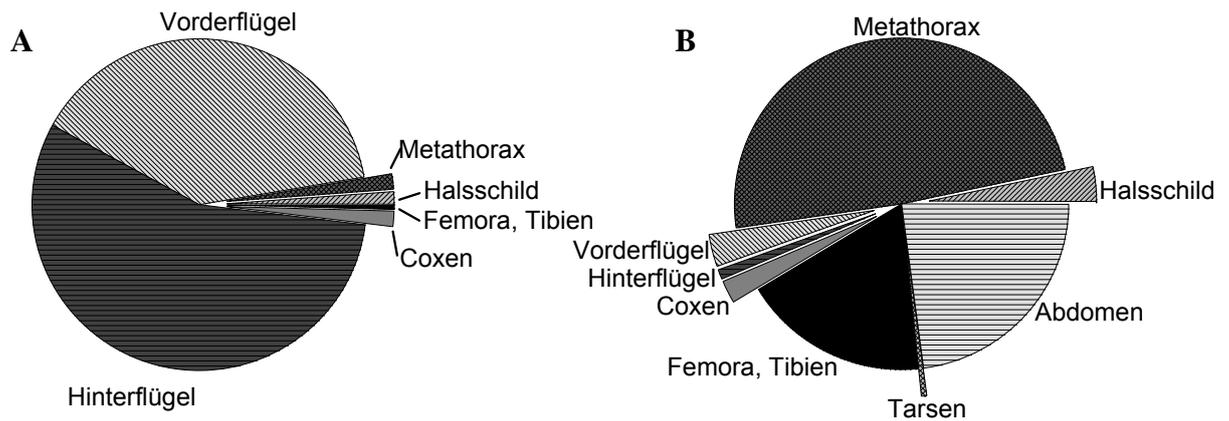


Abb. 4.18: bevorzugte Anheftungsstellen von *E. locustarum*-Larven im Laborversuch bei adulten *S. piceifrons*-Weibchen (A) und weiblichen *S. piceifrons*-Larven (B)

4.14. Effekte der Parasitierung durch *E. locustarum* auf die Lebenserwartung und Reproduktion der Wirte

Eine Beeinträchtigung der Wirte kann direkt durch die parasitischen *E. locustarum*-Larven oder durch Fraßschäden an Heuschreckengelegen durch räuberische postparasitische Milbenstadien (DN, Adultus) entstehen (vgl. Kap. 4.12). Einflüsse auf die Lebenserwartung parasitierter adulter *S. piceifrons*-Weibchen ($23,3 \pm 5,6$ d; 3 - 86 d; $\bar{x} = 8,5$; IQR = 10,75; $n_{\text{Wirte}} = 19$; Tab. A.4.6) traten im Vergleich zu unparasitierten Artgenossen ($9,9 \pm 2,7$ d; 1 - 34 d; $\bar{x} = 8,0$; IQR = 7,5; $n_{\text{Wirte}} = 11$; Mann-Whitney Test: $Z = -1,488$; FG = 1; $p = 0,137$; $n_{1,2} = 19,11$) nicht auf. Auch die Lebenserwartung larvaler Wirte war mit $16,1 \pm 4,6$ Tagen (3 - 40 d; $\bar{x} = 6,0$; IQR = 30,0; $n_{\text{Wirte}} = 11$) unbeeinflusst (unparasitierte Kontrolle: $35,3 \pm 11,7$ d; 17 d, 32 d, 57 d; $n_{\text{Wirte}} = 3$; $Z = -1,486$; FG = 1; $p = 0,137$; $n_{1,2} = 11,3$). Von den elf larvalen Wirten verstarben fünf beim AS. Die übrigen Larven häuteten sich problemlos, wie die drei unparasitierten Kontrollindividuen.

Die Parasitierung adulter *S. piceifrons*-Weibchen induzierte eine signifikante Reduktion der Gelegegröße von $92,8 \pm 1,9$ Eiern (89 - 98 Eier; $n = 4$) auf $80,5 \pm 3,1$ Eiern (61 - 93 Eier; $n = 10$; $Z = -2,480$; FG = 1; $p = 0,013$). Allerdings war das mittlere Eivolumen von Gelegen parasitierter Heuschrecken circa 20 % größer ($6,5 \pm 0,2$ μl ; 5,7 - 7,21 μl ; $n_{\text{ges, R}} = 110,11$) als dasjenige der unparasitierten Kontrollen ($5,3 \pm 0,2$ μl ; 4,9 - 5,8 μl ; $n_{\text{ges, R}} = 40,4$; $Z = -2,742$; FG = 1; $p = 0,006$). Folglich unterschieden sich die Gelegevolumina (Gelegegröße x Eivolumen) nicht ($Z = -0,566$; FG = 1; $p = 0,572$; $n_{1,2} = 4,10$). Korrelationen zwischen Gelegegröße oder mittlerem

Eivolumen und der Anzahl der parasitierenden *E. locustarum*-Larven zum Versuchsbeginn (Pearson-Korrelation: Gelegegröße: $r = 0,204$; $p = 0,573$; $n = 10$; Eivolumen: $r = -0,124$; $p = 0,717$; $n = 11$) oder zum Zeitpunkt der Eiablage traten nicht auf (Gelegegröße: $r = 0,413$; $p = 0,236$; $n = 10$; Eivolumen: $r = 0,080$; $p = 0,816$; $n = 11$).

Die Hämolymphe ist das Transportmedium der Nährstoffe. Ihre Zusammensetzung ermöglicht keine direkten Rückschlüsse auf die Ressourcen oder die Fitness des Organismus, gibt aber Hinweise auf parasiteninduzierte Stoffwechseländerungen. Der Gehalt der löslichen Hämolympheproteine adulter *S. piceifrons*-Weibchen, die von mindestens 30 *E. locustarum*-Larven parasitiert wurden, glich demjenigen unparasitierter Kontrolltiere ($Z = -0,552$; $FG = 1$; $p = 0,581$; $n_{1,2} = 13,44$; Tab. 4.11). Allerdings induzierte die Parasitierung signifikant höhere Lipidgehalte ($Z = -1,997$; $FG = 1$; $p = 0,046$; $n_{1,2} = 13,44$).

Der Lipidgehalt und die Menge löslicher Proteine postparasitischer *E. locustarum*-Larven wurden unter Vernachlässigung der Ausgangswerte präparasitischer Larven ermittelt (Tab. 4.11). Quantitativ entsprach die Summe aus der gemessener Lipid- und Proteinmenge $50,8 \pm 2,6 \%$ ($36,4 - 94,6 \%$; $\bar{x} = 46,2$; $IQR = 9,2$) der Gesamtkörpermasse postparasitischer Larven ($0,71 \pm 0,03$ mg; $0,3 - 0,9$ mg; $\bar{x} = 0,80$; $IQR = 0,10$; $n = 27$; Volumen: $1,31 \pm 0,07$ mm³; $0,51 - 1,78$ mm³; $\bar{x} = 1,42$; $IQR = 0,44$; $n = 27$). Dabei wiesen vor allem kleine und leichte *E. locustarum*-Larven hohe Lipid- (versus Körpermasse: $r = -0,891$; $FG = 26$; $p < 0,001$; $b = -0,359$; $F = 95,865$; versus Volumen: $r = -0,586$; $FG = 26$; $p = 0,001$; $b = -102,914$; $F = 13,046$) und Proteinmengen auf (versus Körpermasse: $r = -0,789$; $FG = 26$; $p < 0,001$; $b = -0,363$; $F = 41,224$; versus Volumen: $r = -0,432$; $FG = 26$; $p = 0,025$; $b = -86,609$; $F = 5,723$).

Eine Kalkulation des Nährstoffverlusts parasitierter Heuschrecken basierend auf dem ermittelten Lipid- und Proteingehalt postparasitischer *E. locustarum*-Larven ist äußerst problematisch, sodass folgende Werte nur als relative Schätzgröße betrachtet werden können: wird ein Wirt von 30 *E. locustarum*-Larven befallen, beträgt der Nährstoffverlust innerhalb des gesamten Parasitierungszeitraums circa 5,9 mg gelöste Proteine und 5,0 mg Lipid. Bezogen auf den Gesamtlipidgehalt einer Heuschrecke mit circa 160 mg (Oonincx & van der Poel 2011 für *L. migratoria*; abzüglich der Cuticulamasse nach Phillips & Loughton 1981), verlieren die Wirte nur 3 %. Eine

Prognose des Proteinverlusts bei einer Parasitierung ist schwieriger, da für *E. locustarum*-Larven nur die Menge der gelösten Proteine bestimmt wurden. Ein unbestimmter Anteil der aufgenommenen Proteine aber für das neosmatische Wachstum der Cuticula verwendet wird (Wohltmann 1999). Folglich liegt der reale Proteinverlust der Heuschrecken über dem kalkulierten Wert von 2 % (Gesamtproteingehalt nach Ooninx & van der Poel 2011; abzüglich der Cuticulamasse nach Phillips & Loughton 1981: 300 mg).

Die indirekte Beeinträchtigung des reproduktiven Erfolgs, gemessen an ausgesaugten Heuschreckeneiern durch räuberische DN, war gering (Kap. 4.12). Allerdings verpilzten 50 % der angestochenen und angesaugten Eier innerhalb von zwei Tagen ($n_{\text{ges}} = 11$; Kontrolle: 19 %; $n_{\text{ges}} = 15$). Die Schlupfrate der parasitierten Eier als auch der unbeschädigten Eier lag, vermutlich durch die versuchsbedingten Manipulationen verursacht, unter 17 %.

Tab. 4.11: Protein- und Lipidgehalt der Hämolymphe postparasitischer *E. locustarum*-Larven, der Wirte und unparasitierter *S. piceifrons*-Weibchen

			MW \pm SE	min	max	n
Protein- gehalt	<i>S. piceifrons</i>	parasitiert	82,1 \pm 6,2 [#]	31,2 [#]	114,8 [#]	13
		Kontrolle	80,1 \pm 5,1 [#]	7,8 [#]	172,1 [#]	44
	<i>E. locustarum</i>		273,8 \pm 14,7 [*]	187,3 [*]	515,3 [*]	27
Lipid- gehalt	<i>S. piceifrons</i>	parasitiert	6,4 \pm 0,6 [#]	4,1 [#]	10,7 [#]	13
		Kontrolle	5,1 \pm 0,2 [#]	2,7 [#]	7,3 [#]	44
	<i>E. locustarum</i>		233,8 \pm 12,3 [*]	156,8 [*]	430,4 [*]	27

* $\mu\text{g}/\text{mg}$ Körpermasse; [#] $\mu\text{g}/\mu\text{l}$ Hämolymphe

5. Pheromon-Biosynthese und deren Regulation

Die Pheromon-Biosynthese erfolgt bei Insekten durch verschiedene Prozesse: Nutzung oder Umwandlung von Nahrungskomponenten, Mikroorganismen-induziert oder *de novo* (Reviews: Jurenka 2004; Tillman et al. 1999). Bei *S. piceifrons* waren zur Synthese von PEA - eine der Hauptkomponenten des Bouquets - alle drei Prozesse wahrscheinlich. PEA ist als Pflanzeninhaltsstoff sowohl in Kartoffelblättern, Rosen, Hyazinthen, Narzissen, Lilien, Ölpalmen als auch Getreide (Dickens 2006; Etschmann et al. 2002; Rochat et al. 2000; Zhu et al. 1999), der Hauptnahrung von *S. piceifrons* (Cabrera 2003; Garza 2005; Poot-Pech & Marín-Correa 2007), enthalten. Die Beschränkung der PEA-Emission auf geschlechtsreife gregäre *S. piceifrons*-Männchen und die regulierte Abgabe (vgl. Kap. 4.2) widersprechen einer pflanzlichen Herkunft. Gleichzeitig schließt sich auch eine symbiotische Produktion durch Hefen aus (vgl. *Ips pini*: Brand et al. 1976, 1977; Gries et al. 1990; Leufvén et al. 1984). Stattdessen wurde mit dem qualitativen Radioassay belegt, dass *S. piceifrons* PEA *de novo* aus Phenylalanin synthetisieren.

Der PEA-Biosyntheseweg war bei Heuschrecken bisher unbekannt. Biochemische Studien an Pilzen (*Trametes suaveolens*: Lomascolo et al. 2001), Pflanzen (*Petunia hybrida*: Boatright et al. 2004; *Rosa* „Hoh-Jun“: Watanabe et al. 2002), Hefen (*Kluyveromyces marxianus*, *Hansenula anomala*, *Saccharomyces cerevisiae*: Etschmann et al. 2002; Etschmann & Schrader 2006; Stark et al. 2002) und Insekten (*Mamestra configurata*: Weatherston & Percy 1976; *Ips pini*: Gries et al. 1990) legten Phenylalanin als Ausgangsstoff für die PEA-Synthese nahe. Tatsächlich synthetisierten inkubierte Extrakte von *S. piceifrons*-Beinen im Radioassay ^{14}C -PEA aus ^{14}C -Phenylalanin. Der gleiche Nachweis mit Abdomengewebe, dem Hauptabgabeort von PEA (29 %), war nicht reproduzierbar. Eine mögliche Ursache für die schlechte Separation von PEA (Tailing und Fronting der Banden) könnte der erhebliche Lipidgehalt des Abdomengewebes sein, sodass erhebliche Mengen radioaktivmarkierten Materials unterhalb des ^{14}C -PEA-Spots detektiert wurden.

Als Intermediate im PEA-Biosyntheseweg werden verschiedene Substanzen postuliert. Die Bäckerhefe *S. cerevisiae* wandelt Phenylalanin über zwei alternative Routen (Phenylpyruvat oder Phenylethylamin) in die gemeinsame Zwischenstufe Phenylacetaldehyd und zu PEA um (Kegg 2013; Rodriguez et al. 2012; Abb. 5.1). Ein

weiterer (hypothetischer) Stoffwechselweg verläuft über trans-Zimtsäure, Phenylmilchsäure und Styren (Boatright et al. 2004; Lomascolo et al. 2001; Watanabe et al. 2002; Weatherston & Percy 1976). Für *S. piceifrons* konnten die Intermediate nicht aufgeklärt werden, da Zimtsäure, Phenylethylamin und Phenylpyruvat im Radioassay mit dem verwendeten Laufmittel und den Dünnschichtplatten nicht aufgetrennt wurden. Eine Alternative stellt die selektive Bindung aromatischer Substanzen an Resin - ein Absorbens für Aromaten (Lomascolo et al. 2001) - und die anschließende Auftrennung der Ausgangs-, Zwischen- und Endprodukte mittels HPLC dar (Ergebnisse nicht dargestellt). Diese Methode konnte nicht angewendet werden, da *S. piceifrons* im Verlauf der Studie die PEA-Emission stark reduzierte (vgl. Kap. 4.2) und die Konzentration der Intermediate unterhalb der Detektionsgrenze vermutet wurde.

Phenylalanin als Ausgangsstoff für die Biosynthese von Heuschreckenpheromonen belegten Seidelmann et al. (2003) bei *S. gregaria*. Auch bei *S. gregaria* ist der detaillierte Biosyntheseweg zur Synthese von PAN, der Hauptpheromonkomponente der geschlechtsreifen gregären Männchen, nicht aufgeklärt. Als Intermediate postulierten Ferenz und Seidelmann (2003), ableitend von der Zyanogenese bei Tausendfüßlern (*Harpaphe haydeniana*: Duffey et al. 1974) und Pflanzen (*Sorghum bicolor*: Halkier & Møller 1989), N-Hydroxyphenylalanin und Phenylacetaldoxim. Erstaunlicher Weise treten die Variationen im Phenylalanin-Metabolismus zwischen *S. gregaria* und *S. piceifrons*, obgleich der chemischen Ähnlichkeit von PEA und PAN, schon in den ersten Reaktionsschritten auf. Bei der PAN-Synthese wird Phenylalanin hydratisiert und zum Phenylacetaldoxim decarboxyliert (Ferenz & Seidelmann 2003). Während bei der PEA-Produktion zuerst eine Transaminierung oder Decarboxylierung stattfindet (Abb. 5.1). Erklärbar sind diese Unterschiede nur durch erhebliche biochemische Modifikationen innerhalb der Pheromonevolution (vgl. Kap. 6.2).

Die Biosynthese von Phenol, Guaiacol, Veratrol, z-2-Okten-1-ol und z-3-Nonen-1-ol - als weitere Bestandteile des Pheromonbouquets von *S. piceifrons* - wurde experimentell nicht untersucht. Für beide primären Alkohole (z-2-Okten-1-ol und z-3-Nonen-1-ol) scheint ein enzymatischer Fettsäureabbau von Linol- oder Linolensäure, basierend auf der 1-Okten-3-ol-Biosynthese (Schwab & Schreier 2002), evident. Das Phenolderivat Veratrol wird vermutlich, wie bei *S. gregaria* (Seidelmann et al. 2003), *de novo* über einen bislang unbekanntes Syntheseweg produziert. Guaiacol und Phenol entstehen wahrscheinlich, wie bei *S. gregaria*, im Hinterdarm durch Bakterien (z.B. *Pantoea agglomerans*, *Klebsiella pneumoniae pneumoniae* und

Enterobacter cloacae; Dillon & Charnley 2002; Dillon et al. 2000, 2002). Diese Bakterien gehören zur natürlichen heterogenen Mikrobenflora von Gräsern (Hunt & Charnley 1981) und verstoffwechseln beim Verdauungsprozess Lignin zu Vanillinsäure (4-Hydroxy-3-methoxybenzoesäure), dem Precursor für die Synthese von Guaiacol und Phenol (Dillon et al. 2000). Diese Symbiose schließt eine kontextspezifische Pheromonproduktion aus, denn im Lebenszyklus von *S. piceifrons* sind weder bestimmte Lebensumstände noch -phasen an spezielle Diäten (Cabrera 2003; Garza 2005; Poot-Pech & Marín-Correa 2007) oder charakteristische symbiotische Beziehung gekoppelt.

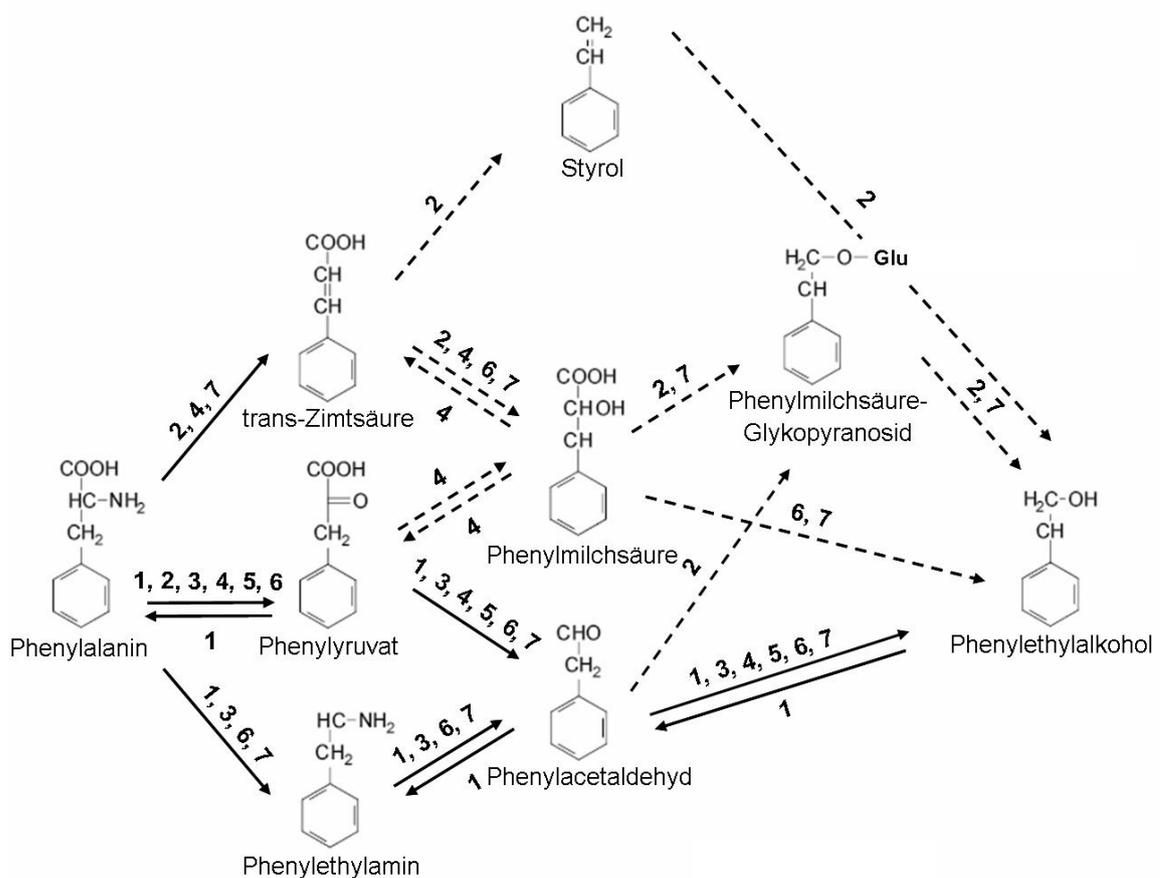


Abb. 5.1: nachgewiesene (durchgezogene Pfeile) und postulierte (gestrichelte Pfeile) Biosynthesewege von PEA aus Phenylalanin nach Kegg (2013) (1), Weatherston & Percy (1976) (2), Etschmann et al. (2002) (3), Lomascolo et al. (2001) (4), Rodriguez et al. (2012) (5), Boatright et al. (2004) (6) und Watanabe et al. (2002) (7)

Pheromone sind evolutionär und ökologisch nur vorteilhaft, wenn Produktion und Emission in Adaptation an spezifische umweltbedingte und/oder physiologische Faktoren reguliert werden. Bei Insekten sind Juvenilhormon, 20-Hydroxyecdysol und Pheromon-Biosynthese-Aktivierende Neuropeptide als endokrine Regulationsfaktoren

belegt (Reviews: Jurenka 2004; Tillman et al. 1999). Ausgehend von den Befunden bei *S. gregaria* (PAN-Biosynthese-Aktivierende Neuropeptid: Kießling 2004; Kießling & Seidelmann 2006; Reim 2009) lag auch bei *S. piceifrons* die Vermutung eines Pheromonemission-regulierenden Neuropeptids nahe. Methanolische Peptidextrakte aus dem Nervengewebe stimulierten bei *S. piceifrons* jedoch nicht die PEA-Abgabe. Vorbehaltlich der Eventualität, dass die Testtiere dem Phänotyp mit reduzierter PEA-Abgabe angehörten und nicht auf ein Neuropeptid reagierten, bleibt die Regulation der PEA-Emission vorerst unverstanden. Demgegenüber stimulierten peptidhaltige TG- und UG-Extrakte bei *S. piceifrons* erfolgreich die z-3-Nonen-1-ol-Emission. Der enzymatische Peptidverdau bekräftigt die Wirkung eines pheromonotropen Neuropeptids. Die Inaktivität einiger Kontrollfraktionen beruht vermutlich auf stochastischen Einflüssen (z.B. individuelle Schwankungen der emittierten Pheromonmengen).

Interessanter Weise reduzierten *S. piceifrons*, ebenso wie *S. americana* (Stahr et al. 2013 für z-3-Nonen-1-ol), ihre PEA- und z-3-Nonen-1-ol-Emission bei Stress durch tägliche Berührungen. Ursächlich ist bei *S. americana* Octopamin (Stahr et al. 2013). Das Stresshormon wird bei mechanischem, thermischem oder chemischem Stress ausgeschüttet und führt zur Steigerung des Lipid- und Kohlenhydratstoffwechsels (Davenport & Evans 1984; Review: Perić-Mataruga et al. 2006). Octopamin reguliert auch bei Lepidoptera die Pheromon-Biosynthese (Christensen et al. 1991; Rafaeli & Gileadi 1995) durch Inhibierung des Pheromon-Biosynthese-Aktivierenden-Neuropeptids (Rafaeli et al. 1999, 2003; Teal et al. 1996; Reviews: Gäde & Goldsworthy 2003; Raina 1993). Vollkommen unerwartet sind bei *S. piceifrons* weder z-3-Nonen-1-ol- noch PEA-Emission Octopamin-sensitiv, sondern unterliegen stattdessen einem bislang unbekanntem Regulationsmechanismus.

6. Diskussion

Günstige klimatische Bedingungen verursachen bei der zentralamerikanischen Heuschrecke *S. piceifrons* die Ausbildung von Schwärmen. Diese Schwärme bestehen aus bis zu drei Millionen Heuschrecken, die täglich circa 5,3 t Vegetation vernichten (CESVY 2009). In Mexiko erfolgt die Bekämpfung konventionell durch teure umweltschädliche synthetische Acridizide (Barrientos-Lozano et al. 2002, 2005; Garza 2005; Hernández-Velázquez et al. 2000). Biologische Heuschrecken-Bekämpfungsmethoden sind bislang wenig erforscht und beschränken sich auf den entomopathogenen Pilz *M. anisopliae* (Lecoq 2010; Reviews: Lomer et al. 2001; Sword et al. 2010). Daher forcierte diese Arbeit die Eignung von Acari (Prostigmata, Parasitengona) und Pheromonen als biologische Kontrollagenzien. Natürliche Ektoparasiten auf *S. piceifrons* sind in Mexiko *E. locustarum*, *Leptus* spec. A und *Charletonia* spec. A, deren Anwendungsrelevanz wurde anhand folgender Anforderungen bewertet: Wirtsfindungspotential, -spezifität (auf Ordnungs- oder Familienniveau), Reproduktionsfähigkeit und Gefräßigkeit (Zusammenfassung nach: Gerson & Smiley 1990; McMurtry 1982; Rosen & Huffaker 1983). Die Nutzbarkeit der elektroantennographisch-aktiven Pheromonkomponenten im Rahmen eines IPM wurde für *S. piceifrons* basierend auf der Pheromonfunktion beurteilt. Des Weiteren lieferten die Kenntnisse zur Pheromonbiologie wichtige Hinweise zur Pheromonevolution und -nutzung innerhalb der Gattung *Schistocerca*, welche im Kontext des exprimierten Phasenvollständigung und Schwarmverhaltens diskutiert wurden.

6.1. Pheromonphysiologie bei *S. piceifrons*

6.1.1. Abgabe und Funktion der Nebenkomponten

Phenol, Guaiacol und Veratrol sind Nebenbestandteile des Pheromonbouquets von sub- und adulten *S. piceifrons*. Alle drei Substanzen werden auch von *S. americana*-, *S. gregaria*- und *L. migratoria*-Männchen und Weibchen in geringen Mengen emittiert (Fuzeau-Braesch et al. 1988; Mahamat et al. 1993, 2000; Schmidt & Albütz 2002; Stahr et al. 2013; Torto et al. 1994). Ihre Funktion bei *S. gregaria* und *L. migratoria* wird kontrovers als Kohäsionspheromon (Fuzeau-Braesch et al. 1988; Obeng-Ofori et al. 1994) oder Ovipositionsaggregationspheromon diskutiert (Luber 1995; Rai et al. 1997; Saini et al. 1995). Da *S. piceifrons* Phenol, Guaiacol und Veratrol altersunabhängig und

geschlechtsneutral emittiert, können alle drei Pheromonkomponenten funktionslose Stoffwechselprodukte darstellen oder aber eine Funktion im Rahmen der Arterkennung übernehmen.

Der primäre Alkohol z-2-Okten-1-ol ist eine weitere Nebenkomponente im Headspace von *S. piceifrons*-Männchen. Innerhalb der Orthoptera wird z-2-Okten-1-ol in geringen Mengen von *S. americana*-Männchen emittiert (Stahr et al. 2013). Überdies kommt 2-Okten-1-ol häufig in Kombination mit toxischen und/oder reizenden Substanzen als Nebenbestandteil des Wehrsekrets von Heteroptera (*Dysdercus fasciatus*, *D. cingulatus*: Farine et al. 1992a; *Pyrrhocoris apterus*: Farine et al. 1992b, 1993; *Lopidea robiniae*: Staples et al. 2002; *Mirperus scutellaris*: Aldrich et al. 1993; *Leptocorisa chinensis*: Leal et al. 1996), Blattodea (*Eurycotis floridana*: Farine et al. 1997) und *Hoplocampa*-Larven (Hymenoptera, Tenthredinidae: Boevé et al. 1997) vor. Eine Funktion als Wehrsekret schließt sich bei *S. piceifrons* aus, weil ausschließlich Männchen z-2-Okten-1-ol emittieren. Stattdessen prädestiniert die permanente, Populationsdichte-unabhängige Emission z-2-Okten-1-ol als Kriterium bei der olfaktorischen Geschlechterdiskrimination.

6.1.2. Abgabe und Funktion der Hauptkomponenten

Der Aromat PEA und der kurzkettige ungesättigte Alkohol z-3-Nonen-1-ol repräsentieren die Hauptkomponenten des Pheromonbouquets geschlechtsreifer gregärer *S. piceifrons*-Männchen. Interessanter Weise emittiert innerhalb der Acrididae nur *S. americana* z-3-Nonen-1-ol als Sexpheromon (Stahr et al. 2013). Ansonsten kommt z-3-Nonen-1-ol als Attractant im Pheromonbouquet männlicher Fruchtfliegen (*Anastrepha ludens* (Diptera, Tephritidae): Robacker & Hart 1985, Rocca et al. 1992; *A. suspensa*: Nation 1975, 1990, 1991, Teal et al. 1999) vor. Zudem intensiviert z-3-Nonen-1-ol bei *Ahasverus advena* (Coleoptera, Cucujidae) die aggregierende Wirkung von 1-Okten-3-ol (Pierce et al. 1990). Hingegen emittieren viele Insektenordnungen (Orthoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Coleoptera) PEA (Zusammenfassung in Tab. 6.1). Obwohl die Funktion von Pheromonen häufig auf ihrer chemischen Komposition beruht (Howse et al. 1998), lässt das Wirkungsspektrum von PEA (Tab. 6.1) und z-3-Nonen-1-ol mehrere Rückschlüsse auf die Verwendung der Substanzen bei *S. piceifrons* zu.

Tab. 6.1: PEA als Haupt- oder Nebenkomponekte in Drüsensekreten von Insekten

Familie: Art	Funktion	Referenz
Acrididae: <i>S. gregaria</i> , <i>L. migratoria</i>	?	Brunnemann 1996
Formicidae: <i>Crematogaster nigriceps</i> , <i>Tetraponera penzigi</i>	Alarm, Camouflage	Wood et al. 2002; 2006
Noctuidae: <i>Mamestra persicariae</i> , <i>M. brassicae</i> , <i>M. configurata</i> , <i>Polia tincta</i> , <i>P. nebulosa</i> , <i>Agrocola helvola</i> , <i>Phalaenoides glycinae</i> , <i>Trichoplusia ni</i>	Sex- pheromon ?	Aplin & Birch 1970; Bestmann et al. 1977; Clearwater 1975; Edgar et al. 1979; Jacobson et al. 1976
Pentatomidae: <i>Euschistus tristigmus</i>	?	Aldrich et al. 1995
Reduviidae: <i>Pristhesancus plagipennis</i>	?	James et al. 1994
Cerambycidae: <i>Megacyllene caryae</i> , <i>Xylotrechus quadripes</i>	?	Hall et al. 2006; Lacey et al. 2008
Trachypachidae: <i>Trachypachus gibbsii</i>	?	Attygalle et al. 2004
Curculionidae: <i>Ips typographus</i> , <i>I. duplicatus</i> , <i>I. paraconfusus</i> , <i>I. cembrae</i> , <i>I. pini</i> , <i>Dendroctonus brevicomis</i> , <i>D. frontalis</i> , <i>D. ponderosae</i>	Dispersion	Birgersson et al. 1984; Ivarsson & Birgersson 1995; Pureswaran et al. 2000; Renwick et al. 1976; Schlyter et al. 1987; Sullivan 2005; Zhang et al. 2000

Als Abgabeort der Pheromone besitzt *S. piceifrons*, wie *S. gregaria* und *S. americana* (Seidelmann et al. 2003; Stahr et al. 2013), keine distinkte Pheromondrüse. Stattdessen ist davon auszugehen, dass PEA, z-3-Nonen-1-ol und z-2-Okten-1-ol durch epidermale Drüsenzellen sezerniert werden (vgl. histologische Studien an *S. cancellata*: Hawkes et al. 1987; *S. gregaria*: Kendall 1972; Loher 1961; Luber 1995; Sbrenna & Sbrenna-Micciarelli 1980; Strong 1970; Thomas 1970). Da *S. piceifrons*-Männchen alle drei Substanzen unabhängig voneinander emittieren und regulieren, müssen Substanz-spezifische Drüsenzellen existieren. Die variable Pheromonemission einzelner Körperteile erklärt sich durch eine unterschiedliche Häufigkeit der Drüsenzellen.

Hinsichtlich der Funktion von Pheromonen liefern spezifische Abgabemodi erste Ansatzpunkte. PEA und z-3-Nonen-1-ol werden exklusiv von *S. piceifrons*-Männchen emittiert. Substanzspuren im Weibchen-Bouquet beruhen auf einer Übertragung beim Kontakt mit Männchen (z.B. Paarung). Die Abgabe beider Stoffe setzt bei Männchen simultan mit der Geschlechtsreife ein und ist an gregäre Haltungsbedingungen gekoppelt. Dieser Modus impliziert sowohl für PEA als auch für z-3-Nonen-1-ol eine Funktion in der Reproduktionsbiologie von *S. piceifrons* innerhalb der gregären Phase.

Bei *S. piceifrons*-Männchen ist der physische Kontakt zu geschlechtsreifen Weibchen essentiell für die Stimulation der z-3-Nonen-1-ol-Emission. Diese Interaktion lässt für z-3-Nonen-1-ol folgende Funktionen im Paarungsverhalten vermuten: Attractant beim Werbe- oder Balzverhalten, Aphrodisiakum (Review: Shorey 1973) oder „mate assessment“ Pheromon (Review: Johansson & Jones 2007). Im Olfaktometer wirkte z-3-Nonen-1-ol weder attraktiv auf *S. piceifrons*-Weibchen noch beeinflusste die Substanz als Aphrodisiakum das Paarungsverhalten (z.B. Akzeptanz der Kopulation). Bei der Wahl des Paarungspartners nutzt eine Vielzahl der Insektenweibchen („female choice“) „mate assessment“ Pheromone, die direkt oder indirekt die Partnerqualität indizieren (Zusammenfassung in: Jones & Hamilton 1998). Jedoch wählen *S. piceifrons*-Weibchen ihren Partner nicht offensichtlich, sondern kopulieren sukzessiv mit mehreren Männchen, unabhängig von deren z-3-Nonen-1-ol-Emission.

Bei der Fertilisation verfährt die Majorität der Insekten nach dem Prinzip der „last sperm precedence“ (Eberhard 1996; Gwynne 1984; Parker 1970; in Birkhead & Hunter 1990: „last in first out“-Mechanismus). Auch *S. gregaria* bevorzugt die Spermien des letzten kopulierenden Partners (Hunter-Jones 1960; Seidelmann 2006: 67 % „last sperm precedence“). Bei *S. piceifrons* und *S. americana* wurde die Vaterschaft nach einer zweifachen Verpaarung der Weibchen mit verschiedenen Partnern mit der sterilen Männchentechnik analysiert. Genetische Vaterschaftsanalysen misslangen bei *S. americana* angesichts ungenügender genetischer Heterogenität der getesteten Mikrosatelliten-Loci (Daten nicht dargestellt; Marker von *S. gregaria*; aus: Erler et al. 2010; Folmer et al. 1994; Kaatz et al. 2007; Simon et al. 1994). Erstaunlicherweise erfolgte die Fertilisation weder bei *S. piceifrons* noch *S. americana* nach dem Prinzip der „last sperm precedence“. Stattdessen präferierten Weibchen beider Arten unabhängig von der Paarungsreihenfolge das Sperma des Männchens mit der höheren z-3-Nonen-1-ol-Emission (*S. americana*: Stahr et al. 2013). Bei *S. piceifrons* sind für die postkopulatorische kryptische Weibchenwahl die PEA-Abgabe und die Körpermasse des Männchens irrelevant, obwohl die Körpermasse bei vielen Insekten-Weibchen ein postkopulatorisches Diskriminationskriterium darstellt (Coleoptera: Lewis & Austad 1990; Hemiptera: Arnqvist & Danielsson 1999; Lepidoptera: Bissoondath & Wiklund 1997; LaMunyon & Eisner 1993; Mecoptera: Thornhill 1983).

Die olfaktorische Attraktivität der Männchen korreliert häufig mit Eigenschaften wie Dominanz (Blattodea: Moore 1988; Moore & Breed 1986; Moore et al. 1997;

Orthoptera: Kortet & Hedrick 2005), physiologischer Kondition (Diptera: Shelly & Dewire 1994; Mecoptera: Thornhill 1992; Pyralidae: Phelan & Baker 1986), Befruchtungserfolg (Coleoptera: Lewis & Austad 1994), Gesundheitsstatus (Rodentia: Penn & Potts 1998; Zala et al. 2004) und/oder Fitness der Nachkommen (Blattodea: Moore 1994) (Review: Johansson & Jones 2007). Folglich bietet Partnerwahl mittels „mate assessment“ Pheromon wählenden Weibchen direkte Vorteile, wie gesteigerte Überlebenswahrscheinlichkeit und Fertilisationserfolg (Moore et al. 2003), oder indirekte evolutionäre Vorteile durch genetische (Moore 1994; Moore & Breed 1986) oder reproduktive Privilegien des Nachwuchses („Fisherian benefit“; Fisher 1958; Jones & Hamilton 1998; Review: Johansson & Jones 2007). Bei *S. piceifrons* ist von einem vernachlässigbaren direkten Profit auszugehen, denn *Schistocerca*-Männchen übertragen gegenüber anderen Orthoptera (Kosal & Niedzlek-Feaver 1997 für *S. americana*) bei der Kopulation kaum Nährstoffe mit dem Ejakulat (Niedzlek-Feaver 1995).

Indirekte Vorteile im Rahmen eines „Fisherian benefit“ sind für *S. americana* beschrieben: die z-3-Nonen-1-ol-Emission der Männchen korreliert positiv mit deren Körpermasse (Stahr et al. 2013). Gleichzeitig wird die Körpermasse von den Vätern auf die Söhne vererbt (Kosal & Niedzlek-Feaver 2007) und beeinflusst positiv die Winterüberlebenswahrscheinlichkeit der *S. americana*-Männchen (Kosal & Niedzlek-Feaver 1997). Bei *S. piceifrons*-Männchen existiert hingegen keine Relation zwischen z-3-Nonen-1-ol-Emission und der Körpermasse. Möglicherweise hängt die z-3-Nonen-1-ol-Emission bei *S. piceifrons* von anderen bislang unbekanntem fitnessassoziierten Parametern ab.

Die kryptische Weibchenwahl ist ein häufig dokumentiertes Phänomen im Tierreich (Review: Eberhard 1996). Studien zur postkopulatorischen Spermien-Manipulation sind allerdings selten. Hypothesiert werden verschiedene Mechanismen: selektive oder separate Speicherung in morphologisch geteilten Spermatheken (*Scathophaga stercoraria* (Diptera, Scathophagidae): Ward 1998), selektive Abgabe der Spermien durch die Muskulatur der Spermathek (*Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Noctuidae): LaMunyon & Eisner 1993) oder Verdrängung („displacement“) des vorhandenen Spermias bei einer erneuten Kopulation (*Tribolium castaneum* (Coleoptera, Tenebrionidae): Lewis & Austad 1994). Das Funktionsprinzip bei *S. piceifrons* und *S. americana* ist ungeklärt. Morphologisch könnten beide Arten eine lokal getrennte Spermien-Speicherung in den zwei Divertikeln des tubulären gabelförmigen

Receptaculum seminis realisieren. De facto befinden sich nach einer Kopulation in beiden Divertikeln Spermien. Bei einer erneuten Paarung mit einem zweiten Männchen sollten die Weibchen während oder spätestens nach der Kopulation die Qualität des Partners beurteilen und die Spermien selektieren. Bei Bevorzugung des ersten Männchens sind verschiedene Strategien zum Umgang mit den Spermien des zweiten Partners denkbar: die Spermien werden in ihrem Übertragungszustand - verpackt in Spermatophoren (vgl. für *S. americana*: Gardner 2004; *S. gregaria*: Pickford & Padgham 1973; Schöbel 2005; *S. vaga*: Okelo 1975, 1979) - ausgeschieden; die Spermien werden nach der Absorption der Spermatophoren abgegeben oder die übertragenen Spermien werden inaktiviert. Eine systematische Inaktivierung könnte durch proteolytische Sekrete aus der Drüsenzellschicht der Spermathekenwand erfolgen (Review: Kaulenas 1992; *S. vaga*: Okelo 1975, 1979; *L. migratoria*: Lange & da Silva 2007; Lay et al. 1999). Andererseits kann die Vitalität und Mobilität der gespeicherten Spermien durch osmotische Änderungen, bedingt durch eine regulierte Kohlenhydrat- und Proteinsekretion, beeinflusst werden (Davey 1985; Lange & da Silva 2007; Lay et al. 1999; Review: Kaulenas 1992). Wenn die Spermien des zweiten Paarungspartners bevorzugt werden, ist die Verdrängung des vorhandenen Spermias und der „last in first out“-Mechanismus am wahrscheinlichsten.

Die neuronale Steuerung der Spermathek übernimmt bei den Acrididae das achte Abdominalganglion (*L. migratoria*: Clark & Lange 2000; *S. vaga*: Okelo 1975, 1979; Reviews: Lange & da Silva 2007; Lange 2009). Dieses Abdominalganglion stellt eine Ganglienfusion der letzten vier Segmente dar (Tousson & El-Atrash 2010) und innerviert zudem verschiedene abdominale Sensillen (*S. gregaria*: Tousson & Hustert 2006). Elektronenmikroskopische Studien weisen auch auf dem Abdomen geschlechtsreifer *S. americana*-Weibchen verschiedene Sensillentypen nach (Theuerkorn 2011). Während der Kopulation könnten Weibchen direkt durch Kontaktperzeption den Pheromonstatus des kopulierenden Männchens detektieren und umgehend die transferierten Spermien Pheromon-vermittelt manipulieren. Plausibel ist diese Hypothese, da das Abdomen von *S. americana* und *S. piceifrons* nicht nur den Hauptberührungspunkt bei der Kopulation darstellt, sondern auch der z-3-Nonen-1-ol-Hauptabgabeort ist.

Die Erkenntnisse zur Funktion von z-3-Nonen-1-ol als Männchenpheromon geschlechtsreifer gregärer *S. piceifrons* liefern einerseits einen interessanten Einblick in das Paarungsverhalten der Art. Andererseits bietet sich die Möglichkeit die Bedeutung

von Pheromonen innerhalb der Gattung *Schistocerca* im Kontext des exprimierten Phasenpolymorphismus und Schwarmverhaltens zu interpretieren. In der gregären Phase nehmen Schwärme von *S. piceifrons* ungefähr eine Fläche von 30 km² ein (pers. Mitteilung M. Poot Pech) und sind damit ein Vielfaches kleiner als *S. gregaria*-Schwärme (> 600 km² Joyce 1962; Uvarov 1977). Gleichzeitig herrscht in *S. piceifrons*-Schwärmen eine geringere Populationsdichte (pers. Mitteilung H.-J. Ferenz). Folglich ist die Konkurrenz um Paarungspartnerinnen zwischen *S. piceifrons*-Männchen reduziert. Diese reduzierte Konkurrenz spiegelt sich im Labor in einer geminderten Paarungsmotivation wieder (Dauer bis zur Paarung: 9 Stunden). Demgegenüber müssen gregäre *S. gregaria*-Männchen viel Energie in das Auffinden und Bewachen eines rezeptiven Weibchens investieren, da das operationelle Geschlechterverhältnis bei extremen Populationsdichten stark zugunsten der Männchen verschoben ist. Deshalb verpaaren sich *S. gregaria*-Männchen meist innerhalb von 30 Minuten nach dem Auffinden des Weibchens (Laborbefund, Seidelmann & Ferenz 2002). Eine Haltung von *S. gregaria*-Männchen ohne Weibchen steigert die Paarungsmotivation erheblich, begünstigt die Aggressivität gegenüber Rivalen und führt zu Angriffen auf Paare (Seidelmann 2006). Weibchen-deprivierte *S. piceifrons*-Männchen erzielen auch schneller, im Mittel nach 3,5 Stunden, eine Paarung. Unterschiede in der Anzahl der Paarungsversuche traten allerdings nicht auf, sodass auch diese Resultate eine reduzierte Paarungsmotivation von *S. piceifrons*-Männchen belegen. Solitarisierungseffekte, die durch eine Isolation ausgelöst werden und zur Meidung von Artgenossen führen (vgl. für *S. americana*-Larven: Gotham & Song 2013; *S. gregaria*-Larven: Roessingh et al. 1993; Simpson et al. 1999), wurden ausgeschlossen.

Die reduzierte Rivalität zwischen *S. piceifrons*-Männchen begünstigt die kryptische Weibchenwahl und die Evolution eines „mate assessment“ Pheromons. Stattdessen nutzen *S. gregaria*-Männchen bei extrem gregären Bedingungen PAN als CIP (Seidelmann 2006; Seidelmann et al. 2005; Seidelmann & Ferenz 2002). Zusätzlich sichern sich *S. gregaria*-Männchen die Vaterschaft durch eine postkopulatorische Partnerbewachung bis zur Eiablage („last sperm precedence“) (Popov 1958; Stower et al. 1958). Demzufolge haben *S. gregaria*-Weibchen bei extremen Populationsdichten keine Möglichkeit zur Partnerwahl. Die Emission eines „mate assessment“ Pheromons wäre unrentabel.

Die Abgabe von PEA, der zweiten Hauptkomponente im Pheromonbouquet von geschlechtsreifen gregären *S. piceifrons*, wird durch sexuelle Konkurrenz zwischen

mehreren (im Labor wenigstens drei) adulten *S. piceifrons*-Männchen bei olfaktorischem Kontakt mit Weibchen stimuliert. Diese rivalenabhängige PEA-Emission gleicht dem Abgabemodus von PAN bei *S. gregaria* (Luber 1995; Seidelmann et al. 2000) und legte eine ähnliche Funktion als Abstinon oder CIP nahe. PEA wirkt im Olfaktomerter jedoch nicht repellent auf Männchen. Zudem reduzierte PEA bei Applikation auf geschlechtsreife *S. piceifrons*-Weibchen weder die Paarungsabundanz noch beeinflusste es andere Parameter im Paarungsverhalten der Männchen (z.B. Dauer bis zur Paarung). Schlussfolgernd explizieren diese Befunde, dass PEA bei *S. piceifrons* keine Funktion übernimmt oder die Funktion adaptiv verloren ging (vgl. Kap. 6.2).

Bei Heuschrecken dienen Pheromone auch der temporären Synchronisation der sexuellen Reifung (Amerasinghe 1978; Loher 1961; Norris 1954, 1964; Richards & Mangoury 1968; Stahr et al. 2013). Eine Reifungsbeschleunigung induziert bei *S. gregaria* ein Substanzgemisch aus PAN, Veratrol und anderen aromatischen Substanzen (Mahamat et al. 1993, 2000). Bei *S. americana* wirkt z-3-Nonen-1-ol reifungsbeschleunigend (Stahr et al. 2013). Auch subadulte *S. piceifrons* beschleunigen den Beginn der Geschlechtsreife und der z-3-Nonen-1-ol-Emission bei Anwesenheit adulter Artgenossen. Jedoch wurde z-3-Nonen-1-ol als reifungsbeschleunigender Stimuli bei *S. piceifrons* ausgeschlossen. Es ist anzunehmen, dass andere volatile Substanzen reifungsbeschleunigend wirken. Allerdings wurde diese Hypothese aufgrund der hohen Sterblichkeit der Testtiere im Exsikkator nicht getestet. Zudem kann der Einfluss visueller und/oder taktiler Reize auf die Reifungsbeschleunigung bis zum jetzigen Zeitpunkt nicht ausgeschlossen werden.

Außerdem wirkt die Anwesenheit von Larven oder subadulten Individuen bei *S. piceifrons* entwicklungsretardierend. Dieser Effekt ist auch bei *S. gregaria* bekannt. Als Auslöser werden Larvenpheromone, wie Guaiacol, Phenol, Nonanal, weitere aliphatische C₆-, C₈-, C₁₀-Aldehyde und -Säuren, hypothetisiert (Assad et al. 1997). Die Reifungsverzögerung verhindert innerhalb gregärer Larvenverbände die unfreiwillige Dispersion der Heuschrecken während der Entwicklung von wandernden Larven zu schwärmenden Adulten (für *S. gregaria*: Byers 1991).

Die Nutzung von zwei Systemen zur Synchronisation von Geschlechtsreife und Eiablage kann sowohl für *S. piceifrons* als auch *S. gregaria* als Adaptation an die variablen, schlecht prognostizierbaren Umweltbedingungen, welche Gregarisierung und Schwarmverhalten induzieren, interpretiert werden (für *S. gregaria*: Byers 1991).

Demgegenüber selektieren die saisonalen Klimaänderungen im Verbreitungsgebiet von *S. americana* gegen eine Larven-induzierte Reifungsverzögerung (Stahr et al. 2013). Folglich nutzt *S. americana* nur ein Synchronisationssystem zum „fine-tuning“ der Geschlechtsreife von aggregierten Adulti und maximiert so die individuelle Paarungswahrscheinlichkeit.

6.2. Evolution der Pheromone

Pheromonbiologisch ist die Gattung *Schistocerca* bislang unzureichend beschrieben. Hawkes et al. (1987) und Grunshaw et al. (1990) beschrieben die Sekretion aromatischer Substanzen durch gruppierte geschlechtsreife *S. piceifrons*- und *S. cancellata*-Männchen. Chemisch analysiert wurden hingegen nur die Bouquets der afrikanischen Wüstenheuschrecke *S. gregaria* (Reviews: Byers 1991; Ferenz & Seidelmann 2003; Hassanali et al. 2005; Loher 1990; Whitman 1990) und der amerikanischen Verwandte *S. americana* (Stahr 2008; Stahr et al. 2013). Bemerkenswerterweise emittieren beide Arten mit ausschließlich aromatischen oder alkenolischen Pheromonen chemisch sehr verschiedene Substanzen, die aus dem Aminosäure- bzw. Fettsäurestoffwechsel hervorgehen (Seidelmann 2003; Stahr et al. 2013). Das komplexe Pheromonbouquet von *S. piceifrons* übernimmt nun als eine Mischung aus Aromaten und Alkenolen eine chemotaxonomische Zwischenstellung.

Studien zur Evolution der Pheromon-Diversität sind rar (Coleoptera: Cognato et al. 1997; Symonds & Elgar 2004; Diptera: Roelofs et al. 2002; Symonds & Wertheim 2005; Lepidoptera: Löfstedt et al. 1991; Roelofs & Brown 1982; Symonds et al. 2009; Tòth et al. 1992) und die evolutionären Prozesse schlecht verstanden (Review: Symonds & Elgar 2008). Bei *Schistocerca* lässt sich das stark variierende Pheromonbouquet nicht durch die Akkumulation stereochemischer und quantitativer Substanzmodifikationen bei nahverwandten Arten, wie *S. piceifrons* und *S. americana* (Lovejoy et al. 2006; Song et al. 2013; Song & Wenzel 2008), erklären (vgl. graduelles Modell: Roelofs & Brown 1982; Symonds & Elgar 2004, 2008). Auch eine saltatorische Pheromon-Evolution (Symonds & Elgar 2004, 2008; Symonds & Wertheim 2005) initiiert nicht die Synthese von Aromaten und Alkenolen, ermöglicht aber die PEA- und PAN-Produktion durch Strukturmodifikationen im Phenylalanin-Biosyntheseweg (vgl. Symonds & Elgar 2008; Tillman et al. 1999). Ursächlich für diese Modifikationen sind Änderungen in der Enzymkonstitution, die häufig durch Allel-Variationen innerhalb

einer kleinen Anzahl von Loci (Tòth et al. 1992) oder durch eine Genregulation (vgl. Desaturaseaktivität bei *Ostrinia* (Diptera, Crambidae): Roelofs et al. 2002) verursacht werden.

Pheromonprofile dienen nicht zwangsläufig zur Rekonstruktion der Phylogenie, da sie mitunter sehr plastisch sind (Cognato et al. 1997; Symonds & Elgar 2004). Folglich postulierten Løfstedt et al. (1991), dass konservierte Biosyntheserouten von Pheromonen ein viel nützlicheres Kriterium zur Aufklärung evolutionärer Zusammenhänge darstellen. Bei der Gattung *Schistocerca* widersprechen die multiplen Biosynthesewege (Aminosäure-, Fettsäureabbau) einer nahen Verwandtschaft zwischen der afrikanischen *S. gregaria* und den beiden amerikanischen Arten (*S. americana*, *S. piceifrons*) („new world origin“ Hypothese basierend auf morphologischen Analysen: Song 2004, 2005; Song & Wenzel 2008). Stattdessen implizieren die konservierten Biosynthesewege einen gemeinsamen Vorfahren mit dem genetischen Repertoire zur Produktion aromatischer und alkenolischer Pheromonkomponenten.

Phylogeniestudien von Lovejoy et al. (2006) und Song et al. 2013 platzieren *S. gregaria* als älteste Art basal im Stammbaum. *S. piceifrons* und *S. americana* werden als Schwesterarten innerhalb der mobilen Klade gruppiert. Demnach überquerte ein *S. gregaria*-Vorfahre von Afrika aus den Atlantik und besiedelte den amerikanischen Kontinent („old world origin“ Hypothese; Lovejoy et al. 2006; Song et al. 2013). Diese „old world origin“ Hypothese wird durch die ungewöhnliche biogeographische Aufspaltung der Unterfamilie Cyrtacanthacridinae - zwei Gattungen (*Schistocerca*, *Halmenus*) in der westlichen Hemisphäre, alle anderen in Afrika, Asien und Australien – unterstützt (Lovejoy et al. 2006; Song et al. 2013). Die *Schistocerca*-Stammart soll aus einem ariden Habitat Nordafrikas, dessen heterogene Umwelteinflüsse die Evolution des Schwarmverhaltens begünstigten, stammen (Lovejoy et al. 2006). Auch die moderne *S. gregaria* bildet den extremsten Phasenpolyphänismus und das ausgeprägteste Schwarmverhalten innerhalb der Gattung aus (Review: Song 2011). Adaptiv emittieren *S. gregaria* bei hohen Populationsdichten den Aromaten PAN als CIP zur Sicherung der Vaterschaft (vgl. Kap. 6.1.2). Ein Alkenol als „mate assessment“ Pheromon ist in der gregären Phase unrentabel, sodass dessen Synthese bei *S. gregaria* verloren ging respektive eingestellt wurde.

S. piceifrons emittiert Aromaten und Alkenole, wobei die aromatische Komponente PEA gegenwärtig ein bedeutungsloses Rudiment repräsentiert.

Möglicherweise besaß PEA eine ähnliche oder gleiche Funktion wie PAN, deren Bedeutung in Adaptation an geringere Populationsdichten abnahm. Die kontinuierliche Reduktion der PEA-Emission innerhalb des Untersuchungszeitraums untermauert diese Hypothese. Während zu Beginn dieser Studie der Quotienten aus emittierter PEA- und z-3-Nonen-1-ol-Menge eine bimodale Verteilungscharakteristik aufwies, etablierte sich am Ende der Phänotyp mit erhöhter respektive ausschließlicher z-3-Nonen-1-ol-Emission. Dieser Prozess deutet auf eine Speziation hin (Huber et al. 2007), in deren Folge assortative Paarungen zur reproduktiven Isolation und zur Entstehung neuer Arten führen (Bolnick 2006; Higashi et al. 1999; Kondrashov & Kondrashov 1999). Eine Speziation durch die Variation des Sexpheromons ist gut dokumentiert bei Lepidoptera (Baker 2008a; Dopman et al. 2010; Groot et al. 2009; Loxdale et al. 2010). Beweise, dass dieser Prozess gerade bei *S. piceifrons* in Mexiko abläuft, können nur Freilandstudien liefern.

Das geschilderte Szenario erklärt die Entstehung des ausschließlich alkenolischen Pheromonprofils von *S. americana*. *S. americana* schwärmt nicht, bildet nur einen reduzierten Phasenpolymorphismus aus (Gotham & Song 2013; Smith & Capinera 2005; Song & Wenzel 2008; Squitier 1996) und kommt in geringen Populationsdichten vor (Smith & Capinera 2005; Sword 2003). Dieses Verhalten begünstigt die Emission von z-3-Nonen-1-ol als „mate assessment“ Pheromon und führt zum Verlust eines aromatischen CIP.

Zur chemotaxonomischen Klassifikation der Gattung *Schistocerca* ist es immens wichtig die Pheromonprofile weiterer Arten zu studieren. Interessante Untersuchungsobjekte stellen neben schwärmenden vor allem sedentäre Arten dar, auch im Hinblick auf die Nutzung von Pheromonen bei der Reproduktion.

6.3. Ektoparasitische Parasitengona an *S. piceifrons* – Lebenszyklus, Diapause, Phänologie

Verschiedene Milbenarten leben parasitisch auf oder räuberisch von Orthoptera (Welbourn 1983; Wohltmann 2000). Eine Bedeutung als biologisches Kontrollagens wird Vertretern der Taxa Podapolipidae, Trombidioidea und Erythraeoidea beigemessen (Gerson & Smiley 1990; Welbourn 1983). Auf *S. piceifrons* parasitierten mit *P. yucatanensis* (Podapolipidae; Husband & Wohltmann 2011), *E. locustarum* (Trombidioidea), *Charletonia* spec. A und *Leptus* spec. A (Erythraeoidea) Milben aller

drei Taxa (Bestimmung der Art-/Gattung: A. Wohltmann). Eine exakte Artbestimmung der *Leptus*- und *Charletonia*-Larven ist aufgrund zahlreicher inadäquater Artbeschreibungen und der mangelhaften Taxonomie, verursacht durch die heteromorphen larvalen und postlarvalen Stadien, schwierig (Welbourn 1991, Wohltmann 2000, pers. Mitteilung A. Wohltmann). Bei *Charletonia* wurden von 115 Arten 22 als DN und/oder Adultus und fünf als larvale und postlarvale Stadien dokumentiert (Małkol & Wohltmann 2012a, b). Insgesamt sind 275 *Leptus*-Arten bekannt, aber nur 41 als aktive postlarvale Stadien und 13 als larvale und postlarvale Stadien beschrieben (Małkol & Wohltmann 2012a, b). Die erfolgreiche Laborzucht von *Leptus spec. A* ermöglicht nun eine Beschreibung

Der Lebenszyklus im Labor charakterisiert *Leptus spec. A* als eine potentiell multivoltine Art ohne interne Entwicklungshemmung (Müller 1992). Ausgehend von der Generationsdauer im Labor mit circa 20 Wochen, ist die Ausbildung von zwei bis drei Generationen pro Jahr, eine permanente Wirtsemergenz vorausgesetzt, in Yukatan sehr wahrscheinlich. Die Abwesenheit parasitischer *Leptus spec. A*-Larven an *S. piceifrons* im September 2009 und 2010 kann verschiedene Ursachen haben: Beeinflussung der Ontogenese durch saisonale Klimaunterschiede (tropisches Klima; Climate-Data.org), unterschiedliche Fanglokaliäten oder zufällige Reduktion der Milbenpopulation.

Ein multivoltiner Generationszyklus ist innerhalb der Gattung *Leptus* vollkommen neuartig. Alle bisher beschriebenen *Leptus*-Arten sind univoltin und bilden eine obligate Diapause aus (*L. beroni* als DN, *L. fernandezi* (nom. nud.) als PN (Wohltmann 1995); *L. trimaculatus* vor Beginn der reproduktiven Phase (Wendt et al. 1992); Tab. 6.2). Auch innerhalb der terrestrischen Parasitengona sind in Adaptation an die klimatischen Bedingungen des Verbreitungsgebiets (meist temperates Klima) alle Arten uni- bis semivoltin (Review: Wohltmann 2000). Eine Ausnahme stellen sub- und tropische Trombiculidae (*Trombicula* („chigger“)) mit fünf Generationen pro Jahr (Review: Belozarov 2008; basierend auf phänologischen Studien: Sasa 1961) und die multivoltine *Balaustium putmani* (Erythraeidae; Putman 1970) dar.

Der Hauptparasit von *S. piceifrons*-Individuen aus Yukatan war mit einer Parasitierungsrate von 96 % bzw. 68 % und 19 bzw. 12 Parasiten pro Wirt *E. locustarum*. Bei der Laborzucht gleicht der Lebenszyklus von *E. locustarum* bei einer Haltungstemperatur von 25 °C den bislang publizierten Angaben (Husband &

Wohltmann 2011; Severin 1944; Tab. 6.2). Erstaunlicherweise induziert eine Temperaturerhöhung auf 29 °C - entsprechend der maximalen monatlichen Durchschnittstemperatur im natürlichen Verbreitungsgebiet (Climate-Data.org) - eine Entwicklungsverzögerung (Tab. 6.2). Normalerweise beschleunigt eine Haltungstemperaturerhöhung innerhalb des Optimumbereichs die Entwicklung nicht diapausierender Parasitengona-Stadien (vgl. *E. trigonum*: Wohltmann et al. 1996; *Johnstoniana errans* (Parasitengona, Johnstonianidae): Wohltmann 1996; Tab. 6.2). Erst bei einer suboptimalen Temperaturerhöhung stagniert die Entwicklungsbeschleunigung, gleichzeitig steigt die Mortalitätsrate (vgl. Hälterung von *J. errans* bei 25°C, pers. Mitteilung A. Wohltmann (Optimum: 15°- 20 °C, Wohltmann 2000; Zhang 1998)). In Analogie übersteigt eine Haltungstemperatur von 29 °C offensichtlich das Temperaturoptimum von *E. locustarum*.

Kongruent mit den Beobachtungen von Husband und Wohltmann (2011) entwickelt *E. locustarum* im Labor nur eine Generation pro Jahr, da die Majorität der DN (über 96 %) eine Diapause durchläuft. Nur wenige Individuen erreichen innerhalb von 30 Tagen das TN-Stadium, diese Ausnahmen sind üblich (vgl. *Allothrombium meridionale*: Wohltmann & Małkol 2009; pers. Mitteilung A. Wohltmann). Höchstwahrscheinlich handelt es sich bei der Diapause von *E. locustarum*-DN, wie bei Parasitengona typisch, um einen obligaten Entwicklungsstopp, der unabhängig von Umweltreizen beginnt und intern determiniert wird (Wohltmann 2000). Die Laborergebnisse bei konstanten Haltungsbedingungen (Langtag) bestätigen den umweltunabhängigen Beginn der Diapause. Die Länge der Diapause wird vermutlich durch eine interne Uhr bestimmt (Veerman 1992: „internal clock“; Wohltmann 2000: „counter“). Ihre Aktivierung erfolgt endogen oder durch ein bislang unbekanntes Signal. Externe Faktoren (Eggers 1993; Abb. 6.1), wie Temperaturreduktion (Husband & Wohltmann 2011) oder Kurztagbedingungen, wurden für *E. locustarum* ausgeschlossen. Nach Ablauf der endogen (genetisch) fixierten Dauer der internen Uhr findet bei günstigen Außenreizen (z.B. 25 °C), mit oder ohne vorangegangener Niedrigtemperaturphase („chilling“: Husband & Wohltmann 2011), die Umwandlung zur TN statt. Ein Einfluss der Photoperiode und der Lichtintensität sind vorsichtig zu interpretieren, da entwicklungsbeschleunigende Effekte nur bei 29 °C auftraten. Innerhalb der terrestrischen Parasitengona ist eine Termination der Diapause durch die Tageslänge zwar bei einigen Trombidiidae und Erythraeoidea bekannt (Wohltmann 2000), aber nicht durch die Lichtintensität. Außerdem hängt die Dauer des DN-

Stadiums stark von unkalkulierbaren Parametern wie Erfolg und Menge der Nahrungsaufnahme und dem Energieverbrauch bei der Suche oder dem Graben von Verstecken zur Überdauerung des TN-Stadiums ab. Individuelle Variationen bei der Dauer der internen Uhr sind überdies denkbar.

Der Lebenszyklus von *E. locustarum* unterscheidet sich bei identischen Haltungsbedingungen von demjenigen der europäischen Verwandten *E. trigonum* (Tab. 6.2). *E. trigonum* entwickelt sich ohne periodisch auftretende Diapause von der Larve zum Adultus. Die obligate Diapause setzt im Winter vor dem Beginn der Geschlechtsreife bei den Adulti ein, synchronisiert die Reproduktion und gleichzeitig das Auftreten der parasitischen Larven an Zeiten mit hoher Wirtsabundanz (Wohltmann et al. 1996). In Adaptation an die univoltinen Wirte ist auch *E. trigonum* uni- bis semivoltin (Wohltmann et al. 1996). Demgegenüber begünstigt bei *E. locustarum* die permanente Wirtsemergenz in Yukatan (zwei *S. piceifrons*-Generationen pro Jahr; vgl. Kap. 2.1) und das Klima die Ausbildung mehrerer Generationen. Freilandbeobachtungen von Huggans und Blickenstaff (1966) und Severin (1944) bestätigen das Auftreten von einer bis zwei *E. locustarum*-Generationen pro Jahr. Diese Befunde decken sich mit dem beobachteten Larvenvorkommen an *S. piceifrons* im September und Dezember.

Die dritte auf *S. piceifrons* parasitierende Parasitengona war *Charletonia* spec. A. Im Labor ließ sich ihr Lebenszyklus nicht vollständig rekonstruieren. Die Entwicklungsdauer des calyptostatischen PN-Stadiums gleicht bei einer Haltungstemperatur von 25 °C demjenigen der taiwanesischen Verwandten (Chow 1997; Tab. 6.2). Als Nahrung bevorzugten die räuberischen DN weder *Drosophila melanogaster*-Larven noch Heuschreckeneier. Die singuläre Dokumentation einer Einstichstelle an einem *S. piceifrons*-Ei belegt nicht zweifelsfrei eine Nahrungsaufnahme. Angesichts der epigäischen Lebensweise der *Charletonia* spec. A-DN (vgl. *C. cardinalis*, Wohltmann 1993) entsprechen *Schistocerca*-Eier nicht dem natürlichen Nahrungsspektrum.

Vollkommen neuartig für Orthoptera war die simultane Doppelparasitierung durch zwei Parasitengona-Arten. An *S. piceifrons* saugten gleichzeitig *E. locustarum*- und *Charletonia* spec. A- oder *Leptus* spec. A-Larven. *Charletonia* spec. A und *Leptus* spec. A parasitierten hingegen nie am selben Wirt. Auf *Schistocerca* spec. wurden simultan bislang nur *E. locustarum* und *P. yucatanensis* (auf *S. piceifrons*, Husband &

Wohltmann 2011) oder verschiedene Podapolipidae-Gattungen (*Locustacarus trachealis*, *Podapolipus berlesei*, *Podapolipoidea eickworti* auf *S. nitens*, Husband et al. 2008; *Podapolipus klompeni*, *P. berlesei*, *P. eickworti* auf *S. alutacea*, Husband & Husband 2006) nachgewiesen.

Tab. 6.2: Ontogenesezeiten (in d; min - max) verschiedener *Charletonia*-, *Leptus*- und *Eutrombidium*-Arten (basierend auf der Zusammenfassung in Wohltmann 2000)

Art	Ei - Larve	Larve gesamt	Larve parasi- tisch	PN	DN	TN	Referenz
<i>Charletonia cardinalis</i>	D	20 (20 °C)	6 - 7 (20 °C)	8 - 12 (20 °C)	9 - 13 (20 °C)	8 - 12 (20 °C)	Wohltmann 2000*
<i>Charletonia taiwanesis</i>	68 (25 °C)		12 (25 °C)	15 (25 °C)	23 (25 °C)	15 (25 °C)	Chow 1997 ⁺
<i>Charletonia spec. A</i>				13 - 17 (25 °C) 23 (22 °C)			Neu ⁺
<i>Leptus beroni</i>			12 (20 °C)	21 - 27 (20 °C)	D	35 - 39 (15 °C)	Wohltmann 1995*
<i>Leptus trimaculatus</i>	38 - 39 (20 °C)	10 - 12 (20 °C)	5 - 6 (20 °C)	13 - 18 (20 °C)	17 (20 °C)	21 - 22 (20 °C)	Wendt et al. 1992*
<i>Leptus fernandezi</i>	33 - 48 (20 °C)	46 (20 °C)	7 - 10 (20 °C)	D	41 - 52 (20 °C)	13 - 18 (20 °C)	Wohltmann 1995*
<i>Leptus spec. A</i>	37 - 41 (22 °C)	6 - 19 (22 °C)	5 - 14 (22 °C)	17 - 23 (22 °C)	13 - 20 (25 °C) 16 - 41 (22 °C)	12 - 16 (25 °C) 21 - 28 (22 °C)	Neu*
<i>Eutrom- bidium trigonum</i>	21 - 25 (25 °C) 33 - 42 (20 °C)	25 (25 °C) 28 (20 °C)	9 - 11 (20 °C)	15 (25 °C) 23 - 27 (20 °C)	12 - 92 (25 °C) 21 - 220 (20 °C)	13 - 19 (25 °C) 24 - 28 (20 °C)	Wohltmann et al. 1996*
	15 - 28 (18 - 24 °C)	28 (18 - 29 °C)	8 - 14 (18 - 24 °C)	10 - 20 (? °C)	13 - 50 (? °C)	10 - 23 (? °C)	Severin 1944 [#]
<i>Eutrom- bidium locustarum</i>	21 - 23 (25 °C)			13 - 17 (25 °C)	D	16 - 23 (25 °C)	Husband & Wohltmann 2011 ⁺
	38 - 43 (29 °C)	16 - 53 (29 °C)	8 - 39 (29 °C)	16 - 32 (29 °C) 10 - 17 (25 °C)	D	8 - 44 (29 °C) 10 - 21 (25 °C)	Neu*

D: Diapause; * kompletter Lebenszyklus im Labor ermittelt; [#] vermutlich Freilandfänge verschiedener Stadien; ⁺ Lebenszyklus für einige Stadien im Labor ermittelt

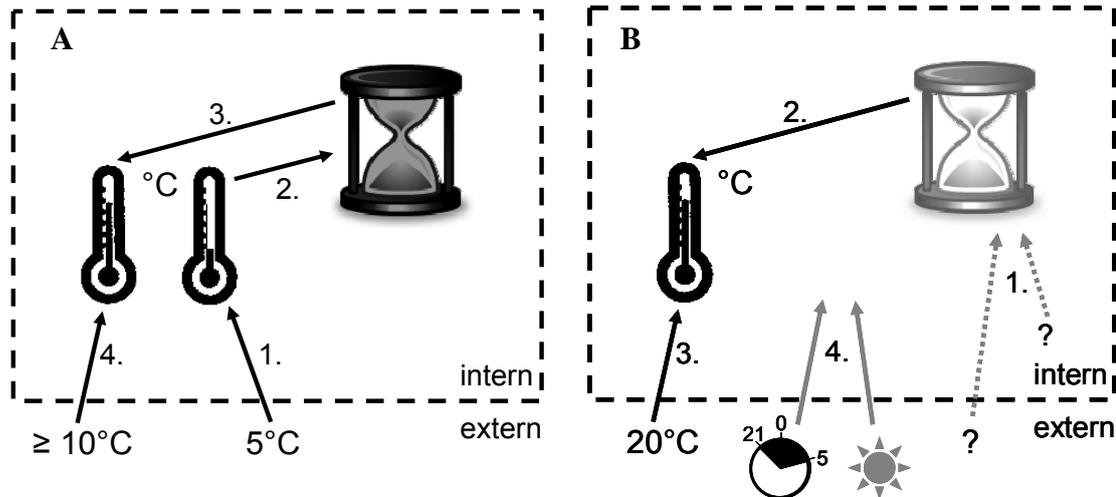


Abb. 6.1: Gegenüberstellung der Diapause-Regulationsmechanismen bei Eiern von *Johnstoniana spec.* (A; nach Eggers 1993): Stopp der Entwicklung unabhängig von Umwelteinflüssen, Registrierung tiefer Temperaturen durch Rezeptor (Thermometer) (1.), Aktivierung der internen Uhr (Eieruhr) (2.), Aktivierung eines Sensors für höhere Temperaturen nach circa 90 Tagen (3.), Weiterentwicklung bei Umgebungstemperatur über 10°C (4.); und *E. locustarum*-DN (B): Stopp der Entwicklung und Einschalten der internen Uhr endogen oder durch unbekannte Faktoren (1.), Aktivierung eines Rezeptors für höhere Temperaturen nach Ablauf der internen Uhr (2.), Weiterentwicklung bei Umgebungstemperatur von 20°C (3.), Einfluss von Photoperiode (16:8 L:D; Licht an 5:00 Uhr) und Lichtintensität (Sonne) nebensächlich (4.)

6.4. Parasitismus: Wirtsfindung, Wirtsspektrum und Parasitierungsverhalten

Präparasitische *E. locustarum*- und *Leptus spec.* A-Larven nutzen zur Wirtsfindung ihre positiv phototaktische Orientierung um bevorzugte Aufenthaltsregionen (Fraß- und Ruhestellen) ihrer potentiellen Wirte zu erreichen. Eine olfaktorische Orientierung anhand des Heuschrecken-Duftbouquets über größere Distanzen (cm) wurde für *E. locustarum* ausgeschlossen. Im Nahbereich (einige mm) sind für *E. locustarum* und *Leptus spec.* A zwei Szenarien denkbar: zufällige Wirtsfindung und anschließende Wirtserkennung bei Körperkontakt (Wohltmann 2000; Zhang 1998), beispielsweise anhand cuticularer Wachse, oder gezielte Orientierung mittels Kairomonen (vgl. für wenige Trombiculidae (Parasitengona): Sasa et al. 1957; *Arrenurus spec.* (Hydrachnidia, Parasitengona): Baker 1996; Smith & McIver 1984; *Varroa jacobsoni* (Varroidae, Acari): Rickli et al. 1994; *Phytoseiulus persimilis* (Phytoseiidae, Acari): de Bruyne et al. 1991). Diese in weiten Teilen ungerichtete Wirtssuche resultiert im geringen Parasitierungserfolg (19 %) von *E. locustarum*-Larven. Obwohl *E. locustarum*-Larven aufgrund ihrer größeren Hungerresistenz gegenüber *Leptus spec.* A-Larven einen längeren Suchzeitraum nutzen können, sind *Leptus spec.* A-

Larven bei der Wirtsfindung erfolgreicher (Parasitierungserfolg: 68 %). Es ist anzunehmen, dass *Leptus* spec. A denselben Wirtsfindungsmechanismus wie *E. locustarum* verwenden, jedoch von ihrer höheren Laufaktivität und -geschwindigkeit profitieren.

Das Wirtsspektrum der Gattung *Leptus* variiert zwischen generalistischen Arten, die alle Unterordnungen der Insecta, aber auch Scorpiones, Araneae, Opiliones und Acari parasitieren (z.B. *L. trimaculatus*: Wendt et al. 1992; Zusammenfassung in: Welbourn 1983), und sehr spezialisierten Arten (z.B. *L. beroni* auf Opiliones: Wohltmann 1995). *Leptus* spec. A-Larven verhielten sich außerordentlich wirtsspezifisch und parasitierten innerhalb der getesteten Orthoptera nur Acrididae. Vereinzelt versuchten *Leptus* spec. A-Larven Opiliones und *P. apertus* zu parasitieren, vertrockneten aber festgesaugt am Wirt. Nahe liegend ist, dass die Fehlparasitierung das Immunsystem des Wirts aktiviert und über das Phenoloxidasystem eine Melanisierung (humorale Immunabwehr) und Verkapselung (zelluläre Immunität) der Einstichstelle induziert wird (Reviews: Eleftherianos & Revenis 2011; Strand 2008). Diesen Abwehrprozess belegten Åbro (1982) und Yourth et al. (2002) für aquatische Parasitengona (*Arrenurus* spec., Hydrachnidiae), die auf Zygoptera (Ordonata) parasitierten.

Bei der Parasitierung von Acrididae bevorzugen *Leptus* spec. A-Larven häutige, wenig sklerotisierte Körperregionen (z.B. Coxen, Abdomen, Flügeladern). Eine ähnliche Präferenz zeigt *L. trimaculatus* (Wendt et al. 1992), obwohl die meisten *Leptus*-Arten stärker sklerotisierte Anheftungsstellen wählen (Wohltmann 2000). Eine Affinität zu spezifischen Körperbereichen wird weder bei *Leptus* spec. A- noch *E. locustarum*-Larven durch das Putzverhalten des Wirts induziert, denn sogar stark exponierte Körperteile, wie Antennen und Mundwerkzeuge, wurden parasitiert.

Eutrombidium-Larven besitzen innerhalb der Orthoptera ein ausgedehntes Wirtsspektrum, welches sich bei *E. locustarum* auf Acrididae, Gryllidae und Tettigonidae erstreckt (Welbourn 1983). Im Präferenzversuch wurden alle getesteten Acrididae bevorzugt. Als Anheftungsstellen wählten *E. locustarum*-Larven wenig sklerotisierte Regionen, wie die Flügeladern der adulten Wirte oder die Ansatzbereiche der Flügelanlagen und das Abdomen der Heuschrecken-Larven. Auch die europäische *E. trigonum* parasitiert weiche Thoraxregionen ihrer Orthoptera-Wirte (Wohltmann et

al. 1996), während *E. australiense* vor allem an den Coxen des dritten Laufbeinpaars saugen (Key 1994).

Nach der Anheftung am Wirt verläuft das Parasitierungsverhalten von *E. locustarum* in drei Phasen: vor (1), während (2) und nach der Volumenzunahme des Idiosomas (3). Bei der Parasitierung adulter Wirte dauert Phase 1 drei bis fünf Tage und ist gekennzeichnet durch ein konstantes Idiosoma-Volumen; ob eine Nahrungsaufnahme stattfindet, ist ungeklärt. Innerhalb dieser Phase können *E. locustarum*-Larven den Wirt verlassen, beispielsweise bei dessen Tod, und erfolgreich einen neuen Wirt parasitieren. Stirbt der Wirt hingegen innerhalb der zweiten Phase, fallen die Larven ab. Eine erneute Wirtssuche findet nicht statt, sondern die *E. locustarum*-Larven zeigen postparasitisches Verhalten (Suche nach Versteckmöglichkeiten) und sterben bei unzureichender vorangegangener Nahrungsaufnahme (vgl. Wohltmann 1993, 1995 für *L. beroni*). Bei der Parasitierung larvaler Wirte hängt die Länge der ersten Phase vom Zeitpunkt des AS des Wirts ab, da die Volumenzunahme (Phase 2) erst am adulten Wirt beginnt. Diese „Verzögerungstaktik“ ermöglicht bis zu 100 % der *E. locustarum*-Larven eine Loslösung und einen erfolgreichen Wechsel auf den frisch gehäuteten Wirt, denn die festgesaugten Parasiten reißen bei der Häutung nicht durch die Wirtscuticula hindurch.

Als Signal zur Synchronisation des Parasitierungsverhaltens an die Entwicklung des Wirts dienen den Parasiten endokrine Veränderungen im Wirtsorganismus (Zusammenfassung in: Beckage et al. 1993; Edwards & Weaver 2001). Studien mit Milben sind jedoch rar. Bei *Varroa jacobsoni* wird die Reproduktion durch den Juvenilhormontiter der Honigbienen-Hämolymphe gesteuert (Hänel 1983; Hänel & Koeniger 1986). Bei Wassermilbenlarven (Parasitengona, Hydrachnida) induziert die Erhöhung der Juvenilhormonkonzentration in der Wirtshämolymphe beim Einsetzen der Geschlechtsreife des Wirts (Ordonata, Libellulidae) die selbstständige Ablösung der Parasiten (González-Tokman et al. 2012). Neben Juvenilhormon können auch andere in der Wirtshämolymphe flottierende Stoffe, wie Ecdysteroide, das Parasitierungsverhalten von *E. locustarum*-Larven steuern.

Die Parasitierung durch *E. locustarum*-Larven ist mit dem Erreichen des maximalen Idiosoma-Volumens (Phase 3) nicht beendet. Als terminierenden Faktor vermuten Husband und Wohltmann (2011) die Eiablage der Heuschrecken. Allerdings bietet diese Hypothese keinen Erklärungsansatz für das Verlassen männlicher Wirte.

Zudem wurde eine Ablösung vom Wirt während der Oviposition innerhalb der vorliegenden Studie nie beobachtet. Als Auslöser zum Übergang ins postparasitische Larvenstadium erscheinen klimatische Faktoren (z.B. relative Luftfeuchtigkeit), die gleichzeitig die Oviposition bei den Wirten induzieren, wahrscheinlicher.

6.5. Schadpotential der Parasitengona bei *S. piceifrons*

Parasitismus schädigt intensitätsabhängig und mannigfaltig den Wirt beispielsweise in dessen Wachstum, Fitness, Reproduktion und Lebensdauer. *S. piceifrons*-Individuen aus Yukatan zeigten bei ihrer Ankunft in Halle keine offensichtlichen äußeren Beeinträchtigungen durch den Parasitismus. Eine Beurteilung der Fitness oder des Zustands der Gonaden war gegenüber Heuschrecken aus der Laborzucht nicht möglich, da transportbedingte oder parasiteninduzierte Einflüsse nicht unterscheidbar waren. Im Labor traten durch parasitische *Leptus* spec. A- und *E. locustarum*-Larven bei *S. piceifrons* weder Schäden an der Cuticula noch Probleme bei der Häutung auf (in Konsens mit Severin (1944) für *E. locustarum*). Die Lebenserwartung des Wirts war ebenfalls unbeeinflusst vom Parasitismus. Demgegenüber dokumentierten Belovsky et al. (1997) in Freilandversuchen mit einer hohen Heuschreckenpopulationsdichte und suboptimalen Bedingungen, durch eine verstärkte Nahrungskonkurrenz, eine gesteigerte Mortalität parasitierter Individuen. Zudem beobachtet Severin (1944) ein gesteigertes Prädationsrisiko parasitierter Heuschrecken durch eine Behinderung bei der Flucht, verursacht durch anhaftende Milben an den Extremitäten oder einer inkorrekten Faltung der Flügel. Unter den artifiziellen Laborverhältnissen wiesen parasitierte *S. piceifrons* keine Einschränkungen in ihrer Beweglichkeit und Aktivität auf.

Studien zum Einfluss des Parasitismus auf den Wirts-Metabolismus beschränken sich meist auf *Varroa*-infizierte *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae; Amdam et al. 2004; Bowen-Walker & Gunn 2001). Stoffwechselveränderungen bei Heuschrecken initiiert durch ektoparasitische Parasitengona-Larven waren vollkommen unbekannt. Bei *S. piceifrons* erhöht sich *E. Locustarum*-assoziiert oder -induziert der Hämolymp lipidtiter bei gleichzeitig Konstanz der Proteinkonzentration. Von den mannigfaltigen hormonalen Regulationsmechanismen, die eine parasiteninduzierte Hyperlipämie verursachen, kommen bei *S. piceifrons* Immunogene (Nachweis bei *L. migratoria*: Mullen et al. 2004), Octopamin und AKH (Review: Arrese & Soulages 2010) in Frage. Ebenso divers ist der Verwendungszweck der mobilisierten Diglyceride

bei *S. piceifrons*: Lipide fungieren als Energieressourcen, zur Membranbiogenese an Infektionsstellen (Arrese & Soulages 2010) oder übernehmen Apolipoprotein (apoLp-III)-assoziiert eine Funktion im Immunsystem (humorale Immunität; Dettloff et al. 2001; Mullen & Goldsworthy 2003). Welches Signal zur parasiteninduzierten Hyperlipämie bei *S. piceifrons* führt, bleibt offen, ebenso deren Nutzen.

Zusätzlich zum metabolischen Lipidverbrauch verlieren *S. piceifrons* Lipide und Proteine an die Parasiten. Bei einem mittleren *E. locustarum*-Larvenbefall (30 pro Wirt) wird der kalkulierte Lipidverlust mit circa 3 % des Gesamtlipidgehalts einer Heuschrecke als vernachlässigbar eingeschätzt. Auch der Proteinverlust sollte mit etwa 2 % unterhalb eines schädlichen Niveaus liegen. Theoretisch müssten die Wirte außerdem einen erheblichen Wasserverlust, ausgehend vom mittleren Lipidgehalt der Heuschreckenhämolymph (6 µg/µl), von ungefähr 780 µl kompensieren. Gleichzeitig würden *E. locustarum*-Larven ohne selektive Wasserabgabemechanismen innerhalb der gesamten Parasitierungsphase das 52fache Körpergewicht durch eine Wasseraufnahme zunehmen (Kalkulation basierend auf mittlerem Lipidgehalt einer *E. locustarum*-Larve von 313 µg/mg). Eine Wasserabgabe über die Körperoberfläche in Form von Tropfen wurde nicht beobachtet. Eine Wasserdampfabgabe mittels Claparède'scher Organe, die während der postparasitischen Larvenphase von Trombidioidea der Wasserdampfaufnahme aus der Luft dienen (Wohltmann 1998), erscheint physiologisch unplausibel. Resümierend wird ohne Kenntnis des zugrunde liegenden Mechanismus eine selektive Nährstoffaufnahme vorausgesetzt, diese impliziert wiederum einen geringen Wasserverlust bei parasitierten Heuschrecken.

Der direkte Einfluss ektoparasitischer Acari auf den Reproduktionserfolg des Wirts ist mehrmalig dokumentiert (Review: Lehmann 1993): innerhalb der Parasitengona für einige aquatische Arten (Hydrachnidae: *Arrenurus*, *Hydrachna*, *Eylais*; Smith 1988; Smith & McIver 1984) und *E. locustarum* als terrestrischem Vertreter (Belovsky et al. 1997; Branson 2003). Im Semifreiland reduziert ein *E. locustarum*-Larvenbefall die Reproduktionsraten von *Melanoplus sanguinipes* und *Ageneotettix deorum* (Orthoptera, Acrididae) um 39 % bis 44 % (Belovsky et al. 1997; Branson 2003). Demgegenüber verringerte sich die Gelegegröße parasitierter *S. piceifrons* im Labor im Mittel um 13 % ($\hat{=}$ 12 Eier/Gelege). Erstaunlicherweise scheinen *S. piceifrons*-Weibchen die eingesparten Nährstoffe nicht zugunsten der eigenen Fitness (z.B. Immunsystem) zu investieren, sondern produzieren voluminösere

Eier. Mit dieser Strategie kompensieren *S. piceifrons* die reproduktiven Verluste einer geringeren Nachkommenabundanz durch größerer, robusterer und wahrscheinlich parasitentoleranterer Heuschreckenlarven. Studien an *S. gregaria* untermauern diese Hypothese: beim Phasenwechsel von solitär zu gregär reduziert sich die Gelegegröße zugunsten größerer Nachkommen mit einer längeren Überlebensdauer; ursächlich sind maternale Effekte (Huner-Jones 1958; Maeno & Tanaka 2008; Review: Tanaka & Maeno 2010). In Abhängigkeit vom Parasitismus manipulieren auch Libellen (*Coenagrion puella*, Rolff 1999) und Eidechsen (*Lacerta vivipara*, Sorci & Clobert 1995; Sorci et al. 1994) die Ressourcenallokation zugunsten großer und fitter Nachkommen.

Alle bisher dargestellten Resultate repräsentieren direkte Beeinträchtigungen von *S. piceifrons* durch parasitische *E. locustarum*-Larven. Indirekte Schäden, beispielsweise durch Fraß an Heuschrecken-Gelegen, verursachen die aktiven räuberischen postlarvalen *E. locustarum*-Stadien (DN, Adultus). Innerhalb des gesamten DN-Stadiums ernährt sich ein *E. locustarum*-Individuum von maximal fünf *S. piceifrons*-Eiern. Verglichen mit einer mittleren Gelegegröße von 93 Eiern und selten mehr als drei DN pro Eigelege (Freilandstudie; Severin 1944) sind die Fraßschäden unrelevant. Dagegen ist das Schadpotential von *E. locustarum* mit 14 Eiern pro DN und 20 Eiern pro Adultus bei Heuschrecken mit kleineren Eiern, wie *Melanoplus*-Arten (Eilänge = 4,5 mm \triangleq 30 % von *S. piceifrons*; Pfadt 1994) erheblich (Severin 1944). Bislang unbekannt sind die Schäden, die von Pilzinfektionen an angestochenen Eiern ausgehen. Entgegen den Beobachtungen von Severin (1944) stagniert die Larvenentwicklung angesaugter und verpilzter *S. piceifrons*-Eier. Ob sich die Pilzinfektion auf benachbarte Eier ausbreitet und das gesamte Gelege schädigt, bedarf zusätzlicher Untersuchungen.

Welche Mechanismen *E. locustarum*-DN und -Adulti zur Auffindung der Eigelege nutzen ist, unklar. Die angebotenen Acrididae-Eier wurden scheinbar zufällig, ohne gezielte Orientierung aufgefunden. Vielleicht dienen Duftstoffe aus dem Eischaum oberhalb des Geleges oder die Oberflächenbeschaffenheit des Eischaums gegenüber dem umgebenden Boden als Erkennungsmerkmal.

6.6. Pheromone und Acari als biologisches Kontrollagens von *S. piceifrons*

Pheromone stellen eine umweltfreundliche Alternative zum konventionellen Insektizideinsatz in der Schädlingsbekämpfung dar. Zur Bekämpfung von Heuschreckenplagen werden Pheromone diskutiert (Ferenz 1989; Lecoq 2005, 2010), bis heute aber nicht angewandt. Effiziente und nachhaltige Strategien zur Pheromonnutzung in der Schädlingsbekämpfung sind vielfältig (Review: Baker 2008b; Baker & Heath 2005; Howse et al. 1998; Reddy & Guerrero 2010; Thacker 2002; Witzgall et al. 2010). Eine hohe Relevanz besitzen Sex- und Aggregationspheromone (Thacker 2002). *S. piceifrons* emittiert, wie alle anderen untersuchten *Schistocerca*-Arten, kein Aggregationspheromon (*S. americana*: Stahr et al. 2013; *S. gregaria*: Seidelmann et al. 2005; Seidelmann & Ferenz 2002). Z-3-Nonen-1-ol fungiert zwar als Sexpheromon, wirkt aber nicht wie kommerziell genutzte Sexpheromone als Attractant. Resümierend ist keines der identifizierten Pheromone im Rahmen eines IPM zum Monitoring oder zum Massenfang von *S. piceifrons* prädestiniert.

Der erfolgreiche kommerzielle Einsatz von Milben in der biologischen Schädlingsbekämpfung beschränkt sich bislang auf die Familien der Phytoseiidae und Laelapidae (Mesostigmata; Gerson & Weintraub 2007; Sáenz de Cabezón et al. 2010; Thacker 2002). Beide leben räuberisch, zeichnen sich durch kurze Generationszyklen (zwei bis drei Wochen) aus und werden vor allem in Gewächshäusern eingesetzt (Gerson & Weintraub 2007). Hinsichtlich einer biologischen Heuschreckenbekämpfung werden, als natürlich im Habitat vorkommende Feinde Podapolipidae, Erythraeoidea und Trombidioidea diskutiert (Gerson & Smiley 1990; Welbourn 1983).

P. yucatanensis, als Vertreter der Podapolipidae, lebt in allen Ontogenesestadien auf *S. piceifrons* (Husband & Wohltmann 2011). Die Übertragung erfolgt meist bei der Paarung der Wirte (Gerson & Smiley 1990). Da weder im Dezember 2010 noch 2011 *P. yucatanensis* auf *S. piceifrons* aus Mexiko parasitierten, konnte keine Laborzucht aufgebaut werden. Folglich kann weder die Eignung als biologisches Kontrollagens (bezüglich Reproduktionsfähigkeit, Wirtsspezifität und -findungspotential) noch das Schadpotential prognostiziert werden. Eine Fitnessreduktion erscheint, basierend auf den Beobachtungen von Gauchat (1972) an mit *Podapolipoides grassi* parasitierten australischen *Chortoicetes terminifera* (Orthoptera, Acrididae), nahe liegend.

Erythraeoidea der Art *Charletonia* spec. A sind höchstwahrscheinlich ungeeignet zur Heuschreckenbekämpfung. Ein Schadpotential, falls überhaupt vorhanden, geht

ausschließlich von den parasitischen Larven aus, weil DN und Adulti wegen der epigäischen Lebensweise (Wohltmann 1993) nicht als Räuber von *S. piceifrons*-Eiern in Betracht kommen. Das Wirtsspektrum von *Charletonia* spec. A-Larven kann aufgrund der erfolglosen Laborzucht und der Variabilität innerhalb der Gattung (Generalisten: Zusammenfassung in Welbourn 1983; Spezialisten: *C. cardinalis* auf Delphacidae, pers. Mitteilung A. Wohltmann) nicht eingeschätzt werden.

Die Laven von *Leptus* spec. A, dem zweiten Vertreter der Erythraeoidea auf *S. piceifrons*, verhalten sich Acrididae-spezifisch und entwickeln ein hohes Wirtsfindungspotential. Damit stellen *Leptus* spec. A ein interessantes Objekt für Versuche zur Parasit-Wirt-Interaktion dar. Nachteilig für eine Massenzucht erweist sich allerdings die geringe Reproduktionsrate und die lange Generationszeit von 20 Wochen (gegenüber Phytoseiidae und Laelapidae). Die aktiven postlarvalen Stadien von *Leptus* spec. A sind epigäisch (Wohltmann 1993) und damit keine potentiellen Räuber von Acrididae-Eiern.

E. locustarum schädigen als parasitische Larven, räuberische DN und Adulti ihren Wirt. Bei *S. piceifrons* waren die beobachteten Beeinträchtigungen (Überlebensdauer, Reproduktion, Fraßschäden an Gelegen) vernachlässigbar. Unzweckmäßig für einen kommerziellen Einsatz als Heuschreckenbekämpfungsmittel sind weiterhin: die fehlende Wirtsspezifität innerhalb der Orthoptera (Welbourn 1983), das geringe Wirtsfindungspotential, der lange Generationszyklus mit Diapause und die verzögerte Wirkung hinsichtlich des Applikationszeitpunktes.

Resümierend weisen die vorgestellten Ergebnisse zur Pheromonbiologie von *S. piceifrons* und der Wirkung ektoparasitischer Parasitengona auf Heuschrecken weder Pheromone noch natürliche Gegenspieler als potentielle Mittel im Rahmen von IPM-Projekten aus. Ein bislang unberücksichtigter Aspekt stellt die Nutzung der parasitischen Milbenlarven als Vektoren zur gezielten Übertragung von Krankheitserregern auf ihre spezifischen Wirte dar (Thacker 2002).

7. Zusammenfassung

Die Gattung *Schistocerca* besteht aus circa 50 sehr heterogenen Arten, die in der Expression des Schwarmverhaltens und Phasenpolyphänismus variieren. Die zentralamerikanische Heuschrecke *Schistocerca piceifrons* gehört zu den schwärmenden Arten und bildet einen dichteabhängigen Polyphänismus aus. In der gregären Phase verursacht *S. piceifrons* erhebliche landwirtschaftliche Schäden, die in Mexiko und den angrenzenden zentralamerikanischen Ländern ausschließlich durch teure umweltschädliche synthetische Insektizide reduziert werden. Zur Dezimierung des Insektizideinsatzes im Rahmen der Etablierung einer integrierten Heuschreckenbekämpfung wurden Pheromone und ektoparasitische Acari (Prostigmata, Parasitengona) als potentielle biologische Kontrollagenzien studiert.

Die Pheromonidentifikation und die Analyse der Abgabemechanismen beruhen auf gaschromatographisch-massenspektrometrischen Untersuchungen. Durch umfangreiche Verhaltensstudien („open field“-, Olfaktometer-Test) wurde die Funktion der Pheromone aufgeklärt.

Das Pheromonbouquet gregärer geschlechtsreifer *S. piceifrons*-Männchen setzt sich aus den elektroantennogram-aktiven Substanzen Phenol, Guaiacol, Veratrol, z-2-Okten-1-ol und den beiden Hauptkomponenten, z-3-Nonen-1-ol und Phenylethylalkohol (PEA) zusammen. Phenol, Guaiacol und Veratrol werden alters- und geschlechtsunabhängig von *S. piceifrons* emittiert, deshalb wird allen drei Aromaten allenfalls eine Funktion bei der Arterkennung beigemessen. Z-2-Okten-1-ol wird exklusiv von *S. piceifrons*-Männchen unabhängig von der sexuellen Reife, der Populationsdichte und der An- bzw. Abwesenheit adulter Weibchen oder Männchen abgegeben. Dieses Abgabemuster legt für z-2-Okten-1-ol eine Funktion bei der olfaktorischen Geschlechterdiskrimination nahe.

Die beiden Hauptkomponenten, z-3-Nonen-1-ol und PEA, werden durch epidermale Substanz-spezifische Drüsenzellen unabhängig voneinander sezerniert. Z-3-Nonen-1-ol und PEA werden exklusiv von adulten gregären Männchen emittiert; der Beginn der Abgabe koinzidiert mit dem Einsetzen der Geschlechtsreife. Dieser Modus impliziert für beide Stoffe eine Funktion in der Reproduktionsbiologie von *S. piceifrons*.

Essentiell für die z-3-Nonen-1-ol-Emission ist die Anwesenheit geschlechtsreifer Weibchen. Die Substanz wirkt weder attraktiv auf Weibchen noch findet eine aktive präkopulatorische Weibchenwahl basierend auf dem Pheromonstatus des Männchens statt. *S. piceifrons*-Weibchen wählen hingegen nach zwei sukzessiven Kopulationen kryptisch zwischen den Männchen und präferieren die Spermien des z-3-Nonen-1-ol emittierenden Männchens bei der Fertilisation. Z-3-Nonen-1-ol fungiert bei *S. piceifrons*, wie bei ihrer nicht schwärmenden und in geringen Populationsdichten auftretenden Verwandten *S. americana*, als „mate assessment“ Pheromon.

PEA, die aromatische Hauptkomponente des Pheromonbouquets gregärer geschlechtsreifer *S. piceifrons*-Männchen, wird *de novo* aus Phenylalanin synthetisiert. Die PEA-Abgabe wird durch sexuelle Konkurrenz zwischen mehreren adulten *S. piceifrons*-Männchen stimuliert. Im Olfaktometer wirkt PEA nicht repellent auf Männchen. Eine PEA-Applikation auf geschlechtsreife Weibchen veränderte das Paarungsverhalten der Männchen nicht. Folglich übernimmt PEA bei *S. piceifrons* weder eine Funktion als Abstinon und „courtship inhibiting“ Pheromon noch fungiert PEA als „mate assessment“ Pheromon bei der kryptischen Weibchenwahl. Sowohl die fehlend Funktion als auch die kontinuierliche Reduktion der PEA-Emission innerhalb des Untersuchungszeitraums lassen PEA als eine rudimentäre Komponente des Pheromonbouquets erscheinen.

Chemotaxonomisch nimmt *S. piceifrons* mit einem Aromaten und einem Alkohol als Pheromonhauptkomponenten eine Übergangsstellung zwischen der amerikanischen *S. americana*, mit der Hauptkomponente z-3-Nonen-1-ol, und der afrikanischen *S. gregaria*, mit dem Aromaten Phenylacetonitril, ein. Innerhalb der Gattung *Schistocerca* ist die Funktion der Männchenpheromone im Paarungsverhalten in Adaption an das exprimierte Schwarm- und Phasenverhalten variabel. Adulte *S. gregaria*-Männchen nutzen in der gregären Phase bei extremen Populationsdichten Phenylacetonitril als „courtship inhibiting“ Pheromon zur Unterdrückung des Werbungsverhaltens von Rivalen und zur postkopulatorischen Partnerbewachung. Demgegenüber stellt die Emission von z-3-Nonen-1-ol als „mate assessment“ Pheromon bei *S. piceifrons* und *S. americana* eine optimale Anpassung an die geringere Populationsdichte und die reduzierte Konkurrenz der Männchen um Paarungspartnerinnen dar.

Neben den Pheromonen wurde in dieser Arbeit auch die Eignung ektoparasitischer Milben als biologisches Heuschreckenbekämpfungsmittel studiert. Dazu wurden die Ontogenese, die Reproduktion und das Parasitierungsverhalten untersucht und die Schäden an *S. piceifrons* und deren Gelegen beurteilt. Natürliche in Mexiko auf *S. piceifrons* vorkommende Parasiten sind *Eutrombidium locustarum* (Trombidioidea), *Leptus* spec. A (Erythraeoidea) und *Charletonia* spec. A (Erythraeoidea).

E. locustarum besitzt, aufgrund einer Diapause im Deutonymphen-Stadium, einen langen Entwicklungszyklus (1 Jahr). Die Reproduktionsrate ist sehr hoch. Die parasitischen Larven sind Orthoptera-spezifisch, bei der Wirtsfindung aber wenig erfolgreich. Die Schädigung des Wirts durch die Milbenlarven, gemessen an den Protein- und Lipidverlusten und der Überlebensdauer, sind vernachlässigbar. Jedoch nimmt die Gelegegröße bei parasitierten *S. piceifrons*-Weibchen ab, zugunsten größerer Eier. Schäden an Heuschreckengelegen durch die Gefräßigkeit der räuberischen *E. locustarum*-Deutonymphen und -Adulti sind mit fünf Eiern je Individuum gegenüber einer Gelegegröße von 93 *S. piceifrons*-Eiern gering.

Leptus spec. A-Larven weisen ein hohes Wirtsfindungspotential und eine außerordentliche Wirtsspezifität für Acrididae auf. Der Entwicklungszyklus verläuft im Labor innerhalb von circa 20 Wochen. Die Reproduktionsrate von *Leptus* spec. A ist gering. Eine Parasitierung beeinflusst die Überlebensdauer des Wirts nicht. Schäden an Heuschreckengelegen sollten, aufgrund der epigäischen Lebensweise von *Leptus* spec. A-Deutonymphen und -Adulti, nicht auftreten.

Eine Laborzucht von *Charletonia* spec. A ließ sich nicht realisieren, somit waren keine Parasitierungsversuche möglich. Ein Schadpotential geht, wenn überhaupt, nur von den parasitischen Larven aus, da sich *Charletonia* spec. A-DN epigäisch verhielten.

Zusammenfassend belgen die Ergebnisse zur Pheromonbiologie von *S. piceifrons*, dass keines der identifizierten Pheromone als biologisches Heuschreckenbekämpfungsmittel im Rahmen einer integrierten Schädlingsbekämpfung geeignet ist. Auch die untersuchten ektoparasitischen Parasitengona erweisen sich aufgrund ihrer langen Ontogenese, dem minimalen Schadpotential und der Verzögerung zwischen dem Beginn der Parasit-Wirt Interaktion bis zum Schaden am Wirt als ungeeignet für eine kommerzielle Nutzung.

8. Literaturverzeichnis

- Åbro, A., (1982) The effects of parasitic water mite larvae (*Arrenurus* spp.) on Zygopteran imagoes (Odonata). *Journal of Invertebrate Pathology* 39, 373-381
- Aldrich, J. R., Rosi, M. C., Bin, F., (1995) Behavioral correlates for minor volatile compounds from stink bugs (Heteroptera, Pentatomidae). *Journal of Chemical Ecology* 21, 1907-1920
- Aldrich, J. R., Waite, G. K., Moore, C., Payne, J. A., Lusby, W. R., Kochansky, J. P., (1993) Male-Specific Volatiles from Nearctic and Australasian True Bugs (Heteroptera, Coreidae and Alydidae). *Journal of Chemical Ecology* 19, 2767-2781
- Amdam, G. V., Hartfelder, K., Norberg, K., Hagen, A., Omholt, S. W., (2004) Altered physiology in worker honey bees (Hymenoptera, Apidae) infested with the mite *Varroa destructor* (Acari, Varroidae): A factor in colony loss during overwintering? *Journal of Economic Entomology* 97, 741-747
- Amerasinghe, F. P., (1978) Pheromonal effects on sexual maturation, yellowing, and the vibration reaction in immature male desert locusts (*Schistocerca gregaria*). *Journal of Insect Physiology* 24, 309-314
- Aplin, R. T., Birch, M. C., (1970) Identification of odorous compounds from male Lepidoptera. *Experientia* 26, 1193-1194
- Arnqvist, G., Danielsson, I., (1999) Copulatory behaviour, genital morphology, and fertilization success in water striders. *Evolution* 53, 147-156
- Arrese, E. L., Soulages, J. L., (2010) Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. *Annual Reviews of Entomology* 55, 207-225
- Assad, Y. O. H., Hassanali, A., Torto, B., Mahamat, H., Bashir, N. H. H., El Bashir, S., (1997) Effects of fifth-instar volatiles on sexual maturation of adult desert locust *Schistocerca gregaria*. *Journal of Chemical Ecology* 23, 1373-1388
- Astacio, C., Landaverde, O. Y. R. A., (1988) La langosta voladora o chapulín *Schistocerca piceifrons* (Walker, 1870). Organismo Internacional Tegional de Sanidad Agropecuaria (OIRSA) y Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación (FAO). El Salvador, C.A.
- Attygalle, A. B., Wu, X. G., Ruzicka, J., Rao, S., Garcia, S., Herath, K., Meinwald, J., Maddison, D. R., Will, K. W., (2004) Defensive chemicals of two species of *Trachypachus* Motschulski. *Journal of Chemical Ecology* 30, 577-588

- Baker, G. T., (1996) Chemoreception in four species of water mites (Acari, Hydrachnida): Behavioural and morphological evidence. *Experimental and Applied Acarology* 20, 445-455
- Baker, T. C., (2008a) Balanced olfactory antagonism as a concept for understanding evolutionary shifts in moth sex pheromone blends. *Journal of Chemical Ecology* 34, 971-981
- Baker, T. C., (2008b) Use of pheromones in IPM. in: T. Radcliffe B. Hutchinson (Ed.), *Integrated Pest Management*, Cambridge University Press
- Baker, T. C., Heath, J. J., (2005) Pheromones: function and use in insect control. in: L. I. Gilbert, K. Iatro, S. S. Gill (Ed.), *Molecular Insect Science*, Elsevier
- Barrientos-Lozano L., Hunter, D. M., Ávila-Valdéz, J., García-Salazar, P., Horta-Vega, J. V., (2005) Control biológico de la langosta centroamericana (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker) (Orthoptera, Acrididae) en México. *Vedalia*, 12, 119-128
- Barrientos-Lozano, L., Cabrera, O. A., Bonilla, F. A., Poot Marínez, O., (1992) Manual técnico sobre la langosta voladora (*Schistocerca piceifrons piceifrons* Walker, 1870) y otros acridiídeos de centro américa y sureste de méxico. FAO/OIRSA, San Salvador
- Barrientos-Lozano, L., Hernández-Velázquez, V. M., Milner, R. J., Hunter, D. M., (2002) Advances in biological control of locusts and grasshoppers in Mexico. *Journal of Orthoptera Research* 11, 77-82
- Barrientos-Lozano, L., Hunter, D. M., Ávila-Valdéz, J., García-Salazar, P., (2007) Control biológico de la langosta centroamericana (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker) (Orthoptera, Acrididae). in: L. Barrientos-Lozano (Ed.), *Taller de sobre control biológico y manejo de la langosta centroamericana (Schistocerca piceifrons piceifrons, Walker)*, Congreso Nacional de Control Biológico, Merida, 103-115
- Beckage, N. E., Thompson, S. N., Federici, B. A., (1993) *Parasites and pathogens of insects, Volume 1: parasites*. Academic Press, California
- Belovsky, G. E., Branson, D., Chase, J., Barker, J., Hammond, G., (1997) Mites and nematode parasites of grasshoppers. in: *Grasshopper integrated pest management user handbook*, USDA/APHIS Technical Bulletin 1809. Washington, DC: US Department of Agriculture, 1-3

- Belozerov, V. N., (2008) Diapause and quiescence as two main kinds of dormancy and their significance in life cycles of mites and ticks (Chelicerata, Arachnida, Acari). Part 1: Acariformes. *Acarina* 16, 79-130
- Bestmann, H. J., Vostrowsky, O., Platz, H., (1977) Pheromone XII. Männchenduftstoffe von Noctuiden (Lepidoptera). *Experientia* 33, 874-875
- Birgersson, G., Schlyter, F., Löfqvist, J., Bergström, G., (1984) Quantitative variation of pheromone components in the spruce bark beetle *Ips typographus* from different attack phases. *Journal of Chemical Ecology* 10, 1029-1056
- Birkhead, T. R., Hunter, F. M., (1990) Mechanisms of sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution* 5, 48-52
- Bissoondath, C. J., Wiklund, C., (1997) Effect of male body size on sperm precedence in the polyandrous butterfly *Pieris napi* L. (Lepidoptera, Pieridae). *Behavioral Ecology* 8, 518-523
- Boatright, J., Negre, F., Chen, X., Kish, C. M., Wood, B., Peel, G., Orlova, I., Gang, D., Rhodes, D., Dudareva, N., (2004) Understanding in vivo benzenoid metabolism in petunia petal tissue. *Plant Physiology* 135, 1993-2011
- Boevé, J. L., Gfeller, H., Schlunegger, U. P., Francke, W., (1997) The secretion of the ventral glands in *Hoplocampa* sawfly larvae. *Biochemical Systematics and Ecology* 25, 195-201
- Boland, W., Ney, P., Jaenicke, L., Grassmann, G., (1983) A "Closed-Loop-Stripping" technique as a versatile tool for metabolic studies of volatiles. in: P. Schreier (Ed.), *Analysis of volatiles, methods, applications, Proceedings of international Workshop*, W. de Gruyter-Verlag, Berlin, 371-380
- Bolnick, D. I., (2006) Multi-species outcomes in a common model of sympatric speciation. *Journal of Theoretical Biology* 241, 734-744
- Boorman, E., Parker, G. A., (1976) Sperm (Ejaculate) Competition in *Drosophila melanogaster*, and reproductive value of females to males in relation to female age and mating status. *Ecological Entomology* 1, 145-155
- Bouaïchi, A., Simpson, S. J., Roessingh, P., (1996) The influence of environmental microstructure on the behavioural phase state and distribution of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology* 21, 247-256
- Bowen-Walker, P. L., Gunn, A., (2001) The effect of the ectoparasitic mite, *Varroa destructor* on adult worker honeybee (*Apis mellifera*) emergence weights, water,

- protein, carbohydrate, and lipid levels. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 101, 207-217
- Brand, J. M., Bracke, J. W., Britton, L. N., Markovetz, A. J., Barras, S. J., (1976) Bark beetle pheromones: Production of verbenone by a mycangial fungus of *Dendroctonus frontalis*. *Journal of Chemical Ecology* 2, 195-199
- Brand, J. M., Schultz, J., Barras, S. J., Edson, L. J., Payne, T. L., Hedden, R. L., (1977) Bark beetle pheromones enhancement of *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera, Scolytidae) aggregation pheromone by yeast metabolites in laboratory bioassays. *Journal of Chemical Ecology* 3, 657-666
- Branson, D. H., (2003) Effects of a parasite mite on life-history variation in two grasshopper species. *Evolutionary Ecology Research* 5, 397-409
- Brunnemann, U., (1996) Identifizierung und Synthese von Heuschreckenpheromonen. Dissertation, Universität Hamburg
- Byers, J. A., (1991) Pheromones and chemical ecology of locusts. *Biological Reviews* 66, 347-378
- Cabrera, O. A., (2003) Manual sobre biología, ecología y lucha antiacridiana contra la langosta voladora, *Shistocerca piceifrons* (Walker, 1870) en América Central. OIRSA, Nicaragua
- CESVY, (2009) <http://www.cesvy.org.mx/campanas/langosta.html> (Seite abgerufen: 22.08.2013)
- Chow, Y. S., (1997) Biology and life stages of *Charletonia taiwanensis* Tsai and Chow (Erythraeidae) in Taiwan. in: R. Mitchell, D. J. Horn, G. R. Needham, W. C. Welbourn (Ed.), *Acarology IX: Proceedings*, Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio
- Christensen, T. A., Itagaki, H., Teal, P. E. A., Jasensky, R. D., Tumlinson, J. H., Hildebrand, J. G., (1991) Innervation and neural regulation of the sex pheromone gland in female *Heliothis* moths. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88, 4971-4975
- Clark, J., Lange, A. B., (2000) The neural control of spermathecal contractions in the locust, *Locusta migratoria*. *Journal of Insect Physiology* 46, 191-201
- Clearwater, J. R., (1975) Pheromone metabolism in male *Pseudaletia separata* (Walk.) and *Mamestra configurata* (Walk.) (Lepidoptera, Noctuidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 50, 77-82

- Climate-Data.org: <http://de.climate-data.org/location/3576/> (Seite abgerufen:16.09.2013)
- Cognato, A. I., Seybold, S. J., Wood, D. L., Teale, S. A., (1997) A cladistic analysis of pheromone evolution in *Ips* bark beetles (Coleoptera, Scolytidae). *Evolution* 51, 313-318
- Cook, P. A., Harvey, I. F., Parker, G. A., (1997) Predicting variation in sperm precedence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 352, 771-780
- COPR, (1982) The locust and grasshopper agricultural manual. Centre for Overseas Pest Research, London, UK
- Davenport, A. P., Evans, P. D., (1984) Stress-induced changes in the octopamine levels of insect haemolymph. *Insect Biochemistry* 14, 135-143
- Davey, K. G., (1985) The female reproductive tract. in: G. A. Kerkut, L. I. Gilbert (Ed.), *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology Vol. 1 Embryogenesis and Reproduction*, Pergamon Press Ltd. Oxford, 15-36
- De Bruyne, M., Dicke, M., Tjallingii, W. F., (1991) Receptor cell responses in the anterior tarsi of *Phytoseiulus persimilis* to volatile kairomone components. *Experimental and Applied Acarology* 13, 53-58
- Despland, E., Collett, M., Simpson, S. J., (2000) Small-scale processes in desert locust swarm formation: how vegetation patterns influence gregarization. *Oikos* 88, 652-662
- Despland, E., Simpson, S. J., (2000) The role of food distribution and nutritional quality in behavioural phase change in the desert locust. *Animal Behaviour* 59, 643-652
- Dettloff, M., Kaiser, B., Wiesner, A., (2001) Localization of injected apolipoprotein III in vivo - new insights into the immune activation process directed by this protein. *Journal of Insect Physiology* 47, 789-797
- Dickens, J. C., (2006) Plant volatiles moderate response to aggregation pheromone in Colorado potato beetle. *Journal of Applied Entomology* 130, 26-31
- Dillon, R. J., Charnley, K., (2002) Mutualism between the desert locust *Schistocerca gregaria* and its gut microbiota. *Research in Microbiology* 153, 503-509
- Dillon, R. J., Vennard, C. T., Charnley, A. K., (2000) Pheromones - Exploitation of gut bacteria in the locust. *Nature* 403, 851

- Dillon, R. J., Vennard, C. T., Charnley, A. K., (2002) A Note: Gut bacteria produce components of a locust cohesion pheromone. *Journal of Applied Microbiology* 92, 759-763
- Dirsh, V. M., (1974) Genus *Schistocerca* (Acridomorpha, Insecta). W. Junk B.V., The Hague
- Dopman, E. B., Robbins, P. S., Seaman, A. (2010) Components of reproductive isolation between North American pheromone strains of the European corn borer. *Evolution* 64, 881-902
- Duffey, S. S., Underhill, E. W., Towers, G. H. N., (1974) Intermediates in Biosynthesis of HCN and benzaldehyde by a polydesmid millipede, *Harpaphe haydeniana* (Wood). *Comparative Biochemistry and Physiology* 47, 753-766
- Eberhard, W. G., (1996) Female control: Sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, New Jersey
- Edgar, J. A., Cockrum, P. A., Carrodus, B. B., (1979) Male scent-organ chemicals of the vine moth, *Phalaenoides glycinae* Lew (Agaristidae). *Experientia* 35, 861-862
- Edwards, J. P., Weaver, R. J., (2001) Endocrine interactions of insect parasites and pathogens. *Experimental Biology Reviews*, BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK
- Eggers, A. (1993) Die Entwicklung von 4 Arten der Gattung *Johnstoniana* (Prostigmata, Parasitengonae, Johnstonianidae) unter besonderer Berücksichtigung von Diapause und Parasitismus. Diplomarbeit, Universität Bremen
- Eickwort, G. C., (1983) Potential use of mites as biological control agents of leaf-feeding insects. in: M. A. Hoy, G. L. Cunningham, L. Knutson, *Biological Control of Pests by Mites*, University of California Special Publication 3304, 41-52
- Eleftherianos, I., Revenis, C., (2011) Role and importance of phenoloxidase in insect hemostasis. *Journal of Innate Immunity* 3, 28-33
- Erler, S., Ferenz, H. J., Moritz, R. F. A., Kaatz, H. H., (2010) Analysis of the mitochondrial genome of *Schistocerca gregaria gregaria* (Orthoptera, Acrididae). *Biological Journal of the Linnean Society* 99, 296-305

- Etschmann, M. M. W., Bluemke, W., Sell, D., Schrader, J., (2002) Biotechnological production of 2-phenylethanol. *Applied Microbiology and Biotechnology* 59, 1-8
- Etschmann, M. M. W., Schrader, J., (2006) An aqueous-organic two-phase bioprocess for efficient production of the natural aroma chemicals 2-phenylethanol and 2-phenylethylacetate with yeast. *Applied Microbiology and Biotechnology* 71, 440-443
- Farine, J. P., Bonnard, O., Brossut, R., Le Quère, J. L., (1992a) Chemistry of pheromonal and defensive secretions in the nymphs and the adults of *Dysdercus cingulatus* Fabr. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology* 18, 65-76
- Farine, J. P., Bonnard, O., Brossut, R., Le Quère, J. L., (1992b) Chemistry of defensive secretions in nymphs and adults of fire bug, *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera, Pyrrhocoridae). *Journal of Chemical Ecology* 18, 1673-1682
- Farine, J. P., Everaerts, C., Brossut, R., Le Quère, J. L., (1993) Defensive secretions of nymphs and adults of 5 species of Pyrrhocoridae (Insecta, Heteroptera). *Biochemical Systematics and Ecology* 21, 363-371
- Farine, J. P., Everaerts, C., Le Quère, J. L., Semon, E., Henry, R., Brossut, R., (1997) The defensive secretion of *Eurycotis floridana* (Dictyoptera, Blattidae, Polyzosteriinae): Chemical identification and evidence of an alarm function. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 27, 577-586
- Ferenz, H. J., (1989) Neue Wege der Heuschreckenbekämpfung – Beeinflussung der Gregarisierung von Wanderheuschrecken durch Pheromone. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 7, 141-145
- Ferenz, H. J., (1990) Locust pheromones-basic and applied aspects. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas (Fuera de serie)* 20, 29-37
- Ferenz, H. J., Seidelmann, K., (2003) Pheromones in relation to aggregation and reproduction in desert locusts. *Physiological Entomology* 28, 11-18
- Fisher, R. A., (1958) Sexual reproduction and sexual selection. in: R. A. Fisher, *The genetical theory of natural selection: A complete variorum edition*, Oxford University Press, Oxford 1999, 121-145
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R., (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse

- metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3, 294-299
- Fuzeau-Braesch, S., Genin, E., Jullien, R., Knowles, E., Papin, C., (1988) Composition and role of volatile substances in atmosphere surrounding two gregarious locusts, *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria*. *Journal of Chemical Ecology* 14, 1023-1033
- Gäde, G., Goldsworthy, G. J., (2003) Insect peptide hormones: a selective review of their physiology and potential application for pest control. *Pest Management Science* 59, 1063-1075
- Gardner, G. E., (2004) Morphological and histological aspects of the spermatheca as they relate to sperm organization in the grasshopper species *Schistocerca americana* and *Dissosteira carolina* (Orthoptera, Acrididae). Masterarbeit, North Carolina State University
- Garza, U. E., (2005) La langosta *Schistocerca piceifrons piceifrons* y su manejo en la Planicie Huasteca. *Campo Experimental Ébano*. Folleto Técnico 12
- Gauchat, C. A., (1972) A note on *Podapolipoides grassi* Berlese (Acarina, Podapolipidae), a parasite of *Chortoicetes terminifera* Walker, the Australian plague locust. *Australian Journal of Entomology* 11, 259
- Gerson, U., Smiley, R. L., (1990) Acarine biocontrol agents: An illustrated key and manual. Chapman and Hall, London
- Gerson, U., Weintraub, P.G., (2007) Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest Management Science* 63, 658-676
- González-Tokman, D. M., Córdoba-Aguilar, A., Forbes, M. R., (2012) Effect of juvenile hormone analog in a natural host-parasite system. *Evolutionary Ecology* 26, 1055-1066
- Gotham, S., Song, H., (2013) Non-swarming grasshoppers exhibit density-dependent phenotypic plasticity reminiscent of swarming locusts. *Journal of Insect Physiology* 59, 1151-1159
- Gries, G., Smirle, M. J., Leufvén, A., Miller, D. R., Borden, J. H., Whitney, H. S., (1990) Conversion of phenylalanine to toluene and 2-phenylethanol by the pine engraver *Ips pini* (Say) (Coleoptera, Scolytidae). *Experientia* 46, 329-331
- Grob, K., Zürcher, F., (1976) Stripping of trace organic substances from water, Equipment and procedure. *Journal of Chromatography* 117, 285-294

- Groot, A. T., Estock, M. L., Horovitz, J. L., Hamilton, J., Santangelo, R. G., Schal, C., Gould, F., (2009) QTL analysis of sex pheromone blend differences between two closely related moths: Insights into divergence in biosynthetic pathways. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 39, 568-577
- Grunshaw, J. P., Guermouche, H., Guermouche, S., Jago, N. D., Jullien, R., Knowles, E., Perez, F., (1990) Chemical taxonomic studies of cuticular hydrocarbons in locusts of the *Schistocerca americana* complex (Acrididae, Cyrtacanthacridinae): chemical relationships between new world and old world species. *Journal of Chemical Ecology* 16, 2835-2858
- Gwynne, D. T., (1984) Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm competition. in: R. L. E. Smith (Ed.), *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, Academic Press, Orlando, 117-146
- Halkier, B. A., Møller, B. L., (1989) Biosynthesis of the cyanogenic glucoside dhurrin in seedlings of *Sorghum bicolor* (L.) Moench and partial purification of the enzyme system involved. *Plant Physiology* 90, 1552-1559
- Hall, D. R., Cork, A., Phythian, S. J., Chittamuru, S., Jayarama, B. K., Venkatesha, M. G., Sreedharan, K., Kumar, P. K. V., Seetharama, H. G., Naidu, R., (2006) Identification of components of male-produced pheromone of coffee white stemborer, *Xylotrechus quadripes*. *Journal of Chemical Ecology* 32, 195-219
- Hänel, H., (1983) Effect of JH III on the reproduction of *Varroa jacobsoni*. *Apidologie* 14, 137-142
- Hänel, H., Koeniger, N., (1986) Possible regulation of the reproduction of the honey bee mite *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata, Acari) by a host's hormone: Juvenile hormone III. *Journal of Insect Physiology* 32, 791-798
- Harvey, A. W., (1981) A reclassification of the *Schistocerca americana* complex (Orthoptera: Acrididae). *Acrida* 10, 61-77
- Harvey, A. W., (1982) Hybridization studies in the *Schistocerca americana* complex II. The Peruvian locust. *Biological Journal of the Linnean Society* 17, 217-223
- Harvey, A. W., (1983) *Schistocerca piceifrons* (Walker) (Orthoptera, Acrididae), the swarming locust of tropical America: a review. *Bulletin of Entomological Research* 73, 171-184
- Hassanali, A., Njagi, P. G. N., Bashir, M. O., (2005) Chemical ecology of locusts and related acridids. *Annual Review of Entomology* 50, 223-245

- Hawkes, F., Rzepka, J., Gontrand, G., (1987) The scent glands of the male South American locust *Schistocerca cancellata*, an electron microscope study. *Tissue and Cell* 19, 687-703
- Hernández-Velázquez, V. M., Berlanga-Padilla, A. M., Barrientos-Lozano, L., (2000) Vegetable and mineral oil formulations of *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* to control the Central American locust (*Schistocerca piceifrons piceifrons* Walker) (Orthoptera, Acrididae), *Journal of Orthoptera Research* 9, 223-227
- Hernández-Velázquez, V. M., Hunter, D. M., Barrientos-lozano, L., Lezama-Gutiérrez, R., Reyes-Villanueva, F., (2003) Susceptibility of *Schistocerca piceifrons* (Orthoptera, Acrididae) to *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* (Deuteromycotina, Hyphomycetes): Laboratory and Field Trials. *Journal of Orthoptera Research* 12, 89-92
- Higashi, M., Takimoto, G., Yamamura, N., (1999) Sympatric speciation by sexual selection. *Nature* 402, 523-526
- Howse, P. E., Stevens, I., Jones, O., (1998) Insect pheromones and their use in pest management. Chapman and Hall, London
- Huber, S. K., De León, L. F., Hendry, A. P., Bermingham, E., Podos, J., (2007) Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 274, 1709-1714
- Huggans, J. L., Blickenstaff, C. C., (1966) Parasites and Predators of Grasshoppers in Missouri. Missouri Agricultural Experimental Research Station, Research Bulletin 903
- Hunt, J., Charnley, A. K., (1981) Abundance and distribution of the gut flora of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Invertebrate Pathology* 38, 378-385
- Hunter, D. M., (2004) Advances in the control of locusts (Orthoptera : Acrididae) in eastern Australia: from crop protection to preventive control. *Australian Journal of Entomology* 43, 293-303
- Hunter-Jones, P., (1958) Laboratory studies on the inheritance of phase characters in locusts. *Anti-Locust Bulletin* 29, 1-32
- Hunter-Jones, P., (1960) Fertilization of eggs of the desert locust by spermatozoa from successive copulations. *Nature* 185, 336

- Hunter-Jones, P., (1966) Rearing and breeding locusts in the laboratory. Center for Overseas Pest Research Publication, London
- Husband, R. W., Husband, D. O., (2006) A new species of *Podapolipus* (Acari, Podapolipidae), ectoparasite of *Schistocerca alutacea* (Harris) (Orthoptera, Acrididae), from Florida, USA. International Journal of Acarology 32, 355-360
- Husband, R. W., Husband, P. S., Husband, D. O., (2008) Observations on synhospitality including records of three genera of Podapolipidae (Acari, Tarsonemina) parasitic on *Schistocerca nitens* (Thunberg) (Orthoptera, Acrididae) from California, USA. International Journal of Acarology 34, 71-83
- Husband, R. W., Wohltmann, A., (2011) A redescription of *Eutrombidium locustarum* (Walsh) (Acari, Microtrombidiidae) and a new North American *Podapolipoides* (Acari, Podapolipidae), parasites of *Schistocerca piceifrons* (Walker) (Orthoptera, Acrididae) from Yucatan, Mexico. International Journal of Acarology 37, 260-292
- Ivarsson, P., Birgersson, G., (1995) Regulation and biosynthesis of pheromone components in the double spined bark beetle *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae). Journal of Insect Physiology 41, 843-849
- Jacobson, M., Adler, V. E., Kishaba, A. N., Priesner, E., (1976) 2-Phenylethanol, a presumed sexual stimulant produced by male cabbage looper moth, *Trichoplusia ni*. Experientia 32, 964-966
- Jago, N. D., Antonious, A., Grunshaw, J. P., (1982) Further laboratory evidence for the separate species status of the South American locust (*Schistocerca cancellata* Serville) and the Central American locust (*Schistocerca piceifrons piceifrons* Walker) (Acrididae, Cyrtacanthacridinae). Journal of Natural History 16, 763-768
- James, D. G., Moore, C. J., Aldrich, J. R., (1994) Identification, synthesis, and bioactivity of a male-produced aggregation pheromone in assassin bug, *Pristhesancus plagipennis* (Hemiptera, Reduviidae). Journal of Chemical Ecology 20, 3281-3295
- Johansson, B. G., Jones, T. M., (2007) The role of chemical communication in mate choice. Biological Reviews 82, 265-289
- Jones, T. M., Hamilton, J. G. C., (1998) A role for pheromones in mate choice in a lekking sandfly. Animal Behaviour 56, 891-898

- Joyce, R. J. V., (1962) Report of the Desert locust survey: 1 June 1955 - 31 May 1961. Nairobi, East African common services organization
- Jurenka, R., (2004) Insect pheromone biosynthesis. in: S. Schulz (Ed.), The chemistry of pheromones and other semiochemicals I, Vol. 239, Springer-Verlag Berlin
- Kaatz, H. H., Ferenz, H. J., Langer, B., Moritz, R. F. A., (2007) Isolation and characterization of nine polymorphic microsatellite loci from the desert locust, *Schistocerca gregaria*. Molecular Ecology Notes 7, 1042-1044
- Kaulenas, M. S., (1992) Insect accessory reproductive structures: function, structure, and development. Zoophysiology 31, Springer-Verlag, Berlin
- Kegg (2013) Phenylalanine metabolism in *Saccharomyces cerevisiae*. <http://www.genome.jp/kegg/pathway/map/map00360.html> (Seite abgerufen: 23.08.2013)
- Kendall, M. D., (1972) Glandular epidermis on the tarsi of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. Acrida 1, 121–147
- Key, K. H. L., (1994) Host relations and distribution of the Australian species of *Eutrombidium* (Acarina, Microtrombidiidae), a parasite of grasshoppers. Australian Journal of Zoology 42, 363-370
- Kießling, A., (2004) Regulation der Biosynthese von Phenylacetonitril, einem Pheromon der männlichen Wüstenheuschrecke *Schistocerca gregaria* (Forskål). Diplomarbeit, Universität Halle
- Kießling, A., Seidelmann, K., (2006) Regulations-Mechanismen der Pheromon-Abgabe bei Männchen der Wüstenheuschrecke, *Schistocerca gregaria*. Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 15, 371-374
- Kondrashov, A. S., Kondrashov, F. A., (1999) Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. Nature 400, 351-354
- Kortet, R., Hedrick, A., (2005) The scent of dominance: female field crickets use odour to predict the outcome of male competition. Behavioral Ecology and Sociobiology 59, 77-83
- Kosal, E. F., Niedzlek-Feaver, M., (1997) Female preferences for large, heavy mates in *Schistocerca americana* (Orthoptera: Acrididae). Journal of Insect Behavior 10, 711-725

- Kosal, E. F., Niedzlek-Feaver, M., (2007) Parental size influence on offspring phenotype in *Schistocerca americana* (Orthoptera, Acrididae). *Journal of Orthoptera Research* 16, 51-55
- Lacey, E. S., Moreira, J. A., Millar, J. G., Hanks, L. M., (2008) A male-produced aggregation pheromone blend consisting of alkanediols, terpenoids, and an aromatic alcohol from the cerambycid beetle *Megacyllene caryae*. *Journal of Chemical Ecology* 34, 408-417
- LaMunyon, C. W., Eisner, T., (1993) Postcopulatory sexual selection in an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90, 4689-4692
- Landwirtschafts-, Fischerei- und Forstwirtschaftsministerium der australischen Regierung:
http://www.daff.gov.au/__data/assets/image/0019/147052/ctlifecycle.gif
- Lange, A. B., (2009) The female reproductive system and control of oviposition in *Locusta migratoria migratorioides*. *Canadian Journal of Zoology* 87, 649-661
- Lange, A. B., da Silva, R., (2007) Neural and hormonal control of muscular activity of the spermatheca in the locust, *Locusta migratoria*. *Peptides* 28, 174-184
- Latchininsky, A. V., (2013) Locusts and remote sensing: a review. *Journal of Applied Remote Sensing* 7, 1-32
- Lay, M., Zissler, D., Hartmann, R., (1999) Ultrastructural and functional aspects of the spermatheca of the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche and Fairmaire) (Orthoptera, Acrididae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 28, 349-361
- Leal, W. S., Ueda, Y., Ono, M., (1996) Attractant pheromone for male rice bug, *Leptocorisa chinensis*: Semiochemicals produced by both male and female. *Journal of Chemical Ecology* 22, 1429-1437
- Lecoq, M., (2005) Desert locust management: from ecology to anthropology. *Journal of Orthoptera Research* 14, 179-186
- Lecoq, M., (2010) Integrated pest management for locusts and grasshoppers: are alternatives to chemical pesticides credible? *Journal of Orthoptera Research* 19, 131-132
- Lehmann, T., (1993) Ectoparasites: Direct impact on host fitness. *Parasitology Today* 9, 8-13

- Leufvén, A., Bergström, G., Falsen, E., (1984) Interconversion of verbenols and verbenone by identified yeasts isolated from the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 10, 1349-1362
- Lewis, S. M., Austad, S. N., (1990) Sources of intraspecific variation in sperm precedence in red flour beetles. *American Naturalist* 135, 351-359
- Lewis, S. M., Austad, S. N., (1994) Sexual selection in flour beetles: the relationship between sperm precedence and male olfactory attractiveness. *Behavioral Ecology* 5, 219-224
- Löfstedt, C., Herrebut, W., Menken, S. J., (1991) Sex pheromones and their potential role in the evolution of reproductive isolation in small ermine moths (Yponomeutidae). *Chemoecology* 2, 20-28
- Loher, W., (1961) The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 153, 380-397
- Loher, W., (1990) Pheromones and phase transformation in locusts. in: R. F. Chapman, A. Joern (Ed.), *Biology of grasshoppers*, John Wiley and Sons, New York, 337-355
- Lomascolo, A., Asther, M., Navarro, D., Antona, C., Delattre, M., Lesage-Meessen, L., (2001) Shifting the biotransformation pathways of L-phenylalanine into benzaldehyde by *Trametes suaveolens* CBS 334.85 using HP20 resin. *Letters in Applied Microbiology* 32, 262-267
- Lomer, C. J., Bateman, R. P., Johnson, D. L., Langewald, J., Thomas, M., (2001) Biological control of locusts and grasshoppers. *Annual Reviews of Entomology* 46, 667-702
- Lomer, C. J., Langewald, J., (2001) What is the place of biological control in acridid integrated pest management? *Journal of Orthoptera Research* 10, 335-341
- Lovejoy, N. R., Mullen, S. P., Sword, G. A., Chapman, R. F., Harrison, R. G., (2006) Ancient trans-Atlantic flight explains locust biogeography: molecular phylogenetics of *Schistocerca*. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 273, 767-774
- Lowry, O. H., Rosebrough, N. J., Farr, A. L., Randall, R. J., (1951) Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry* 193, 265-275

- Loxdale, H. D., (2010) Rapid genetic changes in natural insect populations. *Ecological Entomology* 35, 155-164
- Luber, K., (1995) Untersuchungen zur chemischen Ökologie der Wüstenheuschrecke *Schistocerca gregaria* (Forskål). Dissertation, Universität Oldenburg
- Maeno, K., Tanaka, S., (2008) Maternal effects on progeny size, number and body color in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: Density- and reproductive cycle-dependent variation. *Journal of Insect Physiology* 54, 1072-1080
- Mahamat, H., Hassanali, A., Odongo, H., (2000) The role of different components of the pheromone emission of mature males of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera, Acrididae) in accelerating maturation of immature adults. *Insect Science and its Application*, 20, 1-5
- Mahamat, H., Hassanali, A., Odongo, H., Torto, B., El-Bashir, E. S., (1993) Studies on the maturation-accelerating pheromone of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera, Acrididae). *Chemoecology* 4, 159-164
- Małkol, J., Wohltmann, A., (2012a) An annotated checklist of terrestrial Parasitengona (Actinotrichida, Prostigmata) of the world, excluding Trombiculidae and Walchiidae. *Annales Zoologici* 62, 359-562
- Małkol, J., Wohltmann, A., (2012b) Corrections and additions to the checklist of terrestrial Parasitengona (Actinotrichida, Prostigmata) of the world, excluding Trombiculidae and Walchiidae. *Annales Zoologici* 63, 15-27
- McMurtry, J. A., (1982) The use of phytoseiids for biological control: progress and future prospects. in: M. A. Hoy (Ed.), *Recent advance in knowledge of the phytoseiidae*, University of California Special Publication 3284, 23-48
- Moore, A. J., (1988) Female preferences, male social status, and sexual selection in *Nauphoeta cinerea*. *Animal Behaviour* 36, 303-305
- Moore, A. J., (1994) Genetic Evidence for the Good Genes Process of Sexual Selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35, 235-241
- Moore, A. J., Breed, M. D., (1986) Mate assessment in a cockroach, *Nauphoeta cinerea*. *Animal Behaviour* 34, 1160-1165
- Moore, A. J., Gowaty, P. A., Moore, P. J. (2003) Females avoid manipulative males and live longer. *Journal of Evolutionary Biology* 16, 523-530
- Moore, P. J., Reagan-Wallin, N. L., Haynes, K. F., Moore, A. J., (1997) Odour conveys status on cockroaches. *Nature* 389, 25

- Mullen, L. M., Goldsworthy, G. J., (2003) Changes in lipophorins are related to the activation of phenoloxidase in the haemolymph of *Locusta migratoria* in response to injection of immunogens. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 33, 661-670
- Mullen, L. M., Lightfoot, M. E., Goldsworthy, G. J., (2004) Induced hyperlipaemia and immune challenge in locusts. *Journal of Insect Physiology* 50, 409-417
- Müller, H. J., (1992) *Dormanz bei Arthropoden*. Gustav Fischer Verlag Jena
- Murphy, C. F., Jepson, P. C., Croft, B. A., (1994) Database analysis of the toxicity of antilocus pesticides to non-target, beneficial invertebrates. *Crop Protection* 13, 413-420
- Nation, J. L. (1975) The sex pheromone blend of Caribbean fruit fly males: isolation, biological activity and partial chemical characterization. *Environmental Entomology* 4, 27-30
- Nation, J. L. (1991) Sex pheromone components of *Anastrepha suspense* and their role in mating behaviour. in: K. Kawasaki, O. Iwahashi, K. Y. Kaneshiro (Ed.), *Proceedings of the International Symposium on the Biology and Control of Fruit Flies*, Okinawa, Japan: Ginowan, 224-236
- Nation, J. L., (1990) Biology of pheromone release by male Caribbean fruit flies, *Anastrepha Suspensa* (Diptera, Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology* 16, 553-572
- Niassy, A., Torto, B., Njagi, P. G. N., Hassanali, A., Obeng-Ofori, D., Ayertey, J. N., (1999) Intra- and interspecific aggregation responses of *Locusta migratoria migratorioides* and *Schistocerca gregaria* and a comparison of their pheromone emissions. *Journal of Chemical Ecology* 25, 1029-1042
- Niedzlek-Feaver, M., (1995) Crepitation, pair formation, and female choice in *Chortophaga viridifasciata* (DeGeer) (Orthoptera, Acrididae). *Journal of Orthoptera Research* 4, 131-142
- Norris, M. J., (1954) Sexual maturation in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) with special reference to the effects of grouping. *Anti-Locust Bulletin* 18, 1-44
- Norris, M. J., (1964) Accelerating and inhibiting effects of crowding on sexual maturation in two species of locusts. *Nature* 203, 784-785
- Obeng-Ofori, D., Torto, B., Njagi, P. G. N., Hassanali, A., Amiani, H., (1994) Fecal volatiles as part of the aggregation pheromone complex of the desert locust,

- Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera, Acrididae). *Journal of Chemical Ecology* 20, 2077-2087
- Okelo, O., (1975) Mating and sperm migration in the female *Schistocerca vaga* Scudder, 1. The structure and innervation of the spermatheca. *Science of Biology Journal*, 144-153
- Okelo, O., (1979) Mechanisms of sperm release from the receptaculum seminis of *Schistocerca vaga* Scudder (Orthoptera, Acrididae). *International Journal of Invertebrate Reproduction* 1, 121-131
- Oonincx, D. G. A. B., van der Poel, A. F. B., (2011) Effects of diet on the chemical composition of migratory locusts (*Locusta migratoria*). *Zoo Biology* 30, 9-16
- Parker, G. A., (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews* 45, 525-567
- Pener, M. P., (1991) Locust phase polymorphism and its endocrine relations. *Advances in Insect Physiology* 23, 1-79
- Penn, D., Potts, W. K., (1998) Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 391-396
- Perić-Mataruga, V., Nenadović, V., Ivanović, J., (2006) Neurohormones in insect stress: A review. *Archives of Biological Sciences* 58, 1-12
- Pfadt, R. E., (1994) Field Guide to common western grasshoppers. Wyoming Agricultural Experiment Station Bulletin 912
- Phelan, P. L., Baker, T. C., (1986) Male-size-related courtship success and intersexual selection in the tobacco moth, *Ephestia elutella*. *Experientia* 42, 1291-1293
- Phillips, D. R., Loughton, B. G., (1981) Cuticle protein in adult *Locusta migratoria*. *Journal of Insect Physiology* 27, 475-483
- Pickford, R., Padgham, D. E., (1973) Spermatophore formation and sperm transfer in the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera, Acrididae). *Canadian Entomologist* 105, 613-618
- Pierce, A. M., Pierce, H. D., Oehlschlager, A. C., Borden J. H., (1990) 1-octen-3-ol, attractive semiochemical for foreign grain beetle, *Ahascerus advena* (Waltl) (Coleoptera, Cucujidae). *Journal of Chemical Ecology* 17, 567-580
- Poot-Pech, M. A., García-Ramírez, M. J., (2007) Ecología química de la langosta centroamericana. in: L. Barrientos-Lozano (Ed.), Taller de sobre control biológico y manejo de la langosta centroamericana (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker), Congreso Nacional de Control Biológico, Merida, 53-61

- Poot-Pech, M. A., Jasso-Argumedo, J., (2007) Aprovechamiento de la langosta centroamericana para uso alimenticio. in: L. Barrientos-Lozano (Ed.), Taller de sobre control biologico y manejo de la langosta centroamericana (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker), Congreso Nacional de Control Biológico, Merida, 186-194
- Poot-Pech, M. A., Marín-Correa, M. G., (2007) Biología, ecología y comportamiento de la langosta centroamericana. in: L. Barrientos-Lozano (Ed.), Taller de sobre control biologico y manejo de la langosta centroamericana (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker), Congreso Nacional de Control Biológico, Merida, 40-52
- Popov, G. B., (1958) Ecological studies on oviposition by swarms of the desert locust in Eastern Africa. *Anti-Locust Bulletin* 31
- Pureswaran, D. S., Gries, R., Borden, J. H., Pierce, H. D. Jr., (2000) Dynamics of pheromone production and communication in the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, and the pine engraver, *Ips pini* (Say) (Coleoptera, Scolytidae). *Chemoecology* 10, 153-168
- Putman, W. L., (1970) *Life history and behaviour of Balaustium putmani*. *Annals of the Entomological Society of America* 63, 76-81
- Quintanilla, A. G., (2007) La langosta en los textos mayas antiguos: libros de Chilam Balam y Códice Drésde. in: L. Barrientos-Lozano (Ed.), Taller de sobre control biologico y manejo de la langosta centroamericana (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker), Congreso Nacional de Control Biológico, Merida, 1-39
- Rafaeli, A., Gileadi, C., (1995) Modulation of the PBAN-stimulated pheromonotropic activity in *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 25, 827-834
- Rafaeli, A., Gileadi, C., Hirashima, A., (1999) Identification of novel synthetic octopamine receptor agonists which inhibit moth sex pheromone production. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 65, 194-204
- Rafaeli, A., Zakharova, T., Lapsker, Z., Jurenka, R. A., (2003) The identification of an age- and female-specific putative PBAN membrane-receptor protein in pheromone glands of *Helicoverpa armigera*: possible up-regulation by Juvenile Hormone. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 33, 371-380
- Rai, M. M., Hassanali, A., Saini, R. K., Odongo, H., Kahoro, H., (1997) Identification of components of the oviposition aggregation pheromone of the gregarious

- desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål). Journal of Insect Physiology 43, 83-87
- Raina, A. K., (1993) Neuroendocrine control of sex pheromone biosynthesis in Lepidoptera. Annual Reviews of Entomology 38, 329-349
- Reddy, G. V. P., Guerrero, A., (2010) New pheromones and insect control strategies. in: G. Litwack (Ed.), Vitamins and Hormones 83: Pheromones, Elsevier Inc. Academic Press, 493-519
- Reim, T., (2009) Pheromonphysiologie bei *Schistocerca gregaria* (Forskål 1775): Isolierung und Charakterisierung des Phenylacetonitril-Biosynthese-Aktivierenden Neuropeptids bei männlichen *Schistocerca gregaria* und Untersuchungen von Pheromonen zur sexuellen Diskriminierung der Weibchen. Diplomarbeit, Universität Halle
- Richards, M. J., Mangoury, M. A. E., (1968) Further experiments on the effects of social factors on the rate of sexual maturation in the desert locust. Nature 219, 865-866
- Rickli, M., Diehl, P. A., Guerin, P. M., (1994) Cuticle alkanes of honeybee larvae mediate arrestment of bee parasite *Varroa jacobsoni*. Journal of Chemical Ecology 20, 2437-2453
- Robacker, D. C., Hart, W. G., (1985) (Z)-3-nonenol, (Z,Z)-3,6-nonadienol and (S,S)-(-)-epianastrephin - male produced pheromones of the Mexican fruit fly. Entomologia Experimentalis et Applicata 39, 103-108
- Rocca, J. R., Nation, J. L., Strekowski, L., Battiste, M. A., (1992) Comparison of volatiles emitted by male Caribbean and Mexican fruit flies. Journal of Chemical Ecology 18, 223-244
- Rochat, D., Meillour, P. N.-L., Esteban-Duran, J. R., Malosse, C., Perthuis, B., Morin, J.-P., Descoins, C., (2000) Identification of pheromone synergists in American palm weevil, *Rhynchophorus palmarum*, and attraction of related *Dynamis borassi*. Journal of Chemical Ecology 26, 155-188
- Rodríguez, N., Salgado, M. J., Cortés, S., Domínguez, M. J., (2012) Antimicrobial activity of D-3-phenyllactic acid produced by fed-batch process against *Salmonella enterica*. Food Control 25, 274-284
- Roelofs, W. L., Brown, R. L., (1982) Pheromones and evolutionary relationships of Tortricidae. Annual Reviews of Ecology and Systematics 13, 395-422

- Roelofs, W. L., Liu, W., Hao, G., Jiao, H., Rooney, A., Linn, C., (2002) Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes. *Proceedings of the National Academy of the United States of America* 99, 13621-13626
- Roessingh, P., Simpson, S. J., James, S. (1993) Analysis of phase-related changes in behavior of desert locust nymphs. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 252, 43-49
- Rolff, J., (1999) Parasitism increases offspring size in a damselfly: experimental evidence for parasite-mediated maternal effects. *Animal Behaviour* 58, 1105-1108
- Romeis, B. (1968) *Mikroskopische Technik*. Urban und Schwarzenberg, München
- Rosen, D., Huffaker, C. B., (1983) An overview of desired attributes of effective biological control agents, with particular emphasis on mites. in: M. A. Hoy, G. L. Cunningham, L. Knutson (Ed.), *Biological Control of Pests by Mites*, University of California Special Publication 3304, 2-11
- Sáenz-de-Cabezón, I. F. J., Zalom, F. G., López-Olgún, J., (2010) A review of recent patents on macroorganisms as biological control agents. *Recent Patents on Biotechnology* 4, 48-64
- Saini, R. K., Rai, M. M., Hassanali, A., Wawiye, J., Odongo, H., (1995) Semiochemicals from froth of egg pods attract ovipositing female *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology* 41, 711-716
- Sasa, M., (1961) Biology of Chiggers. *Annual Reviews of Entomology* 6, 221-244
- Sasa, M., Tanaka, H., Ueno, Y., Miura, A., (1957) Notes on the unengorged larvae of *Trombicula scutellaris* and *Trombicula akamushi*, with special references to the mechanisms of cluster formation and reaction to carbon dioxide expired by the hosts. *Japanese journal of experimental medicine* 27, 31-43
- Sbrenna, G., Sbrenna-Micciarelli, A., (1980) Ultrastructure and morphogenesis of the abdominal integumental gland of *Schistocerca gregaria* Forsk. (Orthoptera, Acrididae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 9, 1-14
- Schlyter, F., Birgersson, G., Byers, J. A., Löfqvist, J., Bergström, G., (1987) Field response of spruce bark beetle, *Ips typographus*, to aggregation pheromone candidates. *Journal of Chemical Ecology* 13, 701-716
- Schmidt, G. H., Albütz, R., (2002) Sexual maturation and yellow coloration of adult males in the gregarious desert locust, *Schistocerca gregaria*, in relation to volatiles emitted (Caelifera, Acrididae). *Entomologia Generalis* 26, 121-141

- Schöbel, K., (2005) Untersuchungen zur funktionellen Morphologie der Kopulation und zur Rolle der männlichen akzessorischen Drüsen bei der Spermienübertragung der Wüstenheuschrecke, *Schistocerca gregaria* (Forskål). Diplomarbeit, Universität Halle
- Schwab, W., Schreier, P., (2002) Enzymic formation of flavor volatiles from lipids. in: T. M. Kuo, H. W. Gardner (Ed.), *Lipid Biotechnology*, CRC Press, New York, 328-358
- Seidelmann, K., (2006) The courtship-inhibiting pheromone is ignored by female-deprived gregarious desert locust males. *Biology Letters* 2, 525-527
- Seidelmann, K., Ferenz, H. J., (2002) Courtship inhibition pheromone in desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology* 48, 991-996
- Seidelmann, K., Luber, K., Ferenz, H. J., (2000) Analysis of release and role of benzyl cyanide in male desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Chemical Ecology* 26, 1897-1910
- Seidelmann, K., Warnstorff, K., (2001) Ein kombiniertes Y-T-Olfaktometer für Biotests mit großen Insekten. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 13, 403-408
- Seidelmann, K., Warnstorff, K., Ferenz, H. J., (2005) Phenylacetonitrile is a male specific repellent in gregarious desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Chemoecology* 15, 37-43
- Seidelmann, K., Weinert, H., Ferenz, H. J., (2003) Wings and legs are production sites for the desert locust courtship-inhibition pheromone, phenylacetonitrile. *Journal of Insect Physiology* 49, 1125-1133
- Servín, C. C., (2009) Ficha técnica *Schistocerca piceifrons piceifrons* Walker langosta centroamericana. Sistema Nacional de Vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria
- Severin, H. C., (1944) The grasshopper mite *Eutrombidium trigonum* (Hermann), an important enemy of grasshoppers. Agricultural Experiment Station, South Dakota State College
- Shelly, T. E., Dewire, A. L. M., (1994) Chemically mediated mating success in male oriental fruit-flies (Diptera, Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87, 375-382
- Shorey, H. H., (1973) Behavioral responses to insect pheromones. *Annual Reviews of Entomology* 18, 349-380

- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., Flook, P., (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* 87, 651-701
- Simpson, S. J., McCaffery, A. R., Hägele, B. F., (1999) A behavioural analysis of phase change in the desert locust. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74, 461-480
- Smith T. R., Capinera J. L., (2005) Host preferences and habitat associations of some Florida grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Environmental Entomology* 34, 210-224
- Smith, B. P., (1988) Host-parasite interaction and impact of larval water mites on insects. *Annual Reviews of Entomology* 33, 487-507
- Smith, B. P., McIver, S. B., (1984) Factors influencing host selection and successful parasitism of *Aedes* spp. mosquitoes by *Arrenurus* spp. mites. *Canadian Journal of Zoology*, 62, 1114-1120
- Song, H., (2004) On the origin of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera, Acrididae, Cyrtacanthacridinae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271, 1641-1648
- Song, H., (2005) Phylogenetic perspectives on the evolution of locust phase polyphenism. *Journal of Orthoptera Research* 14, 235-245
- Song, H., (2011) Density-dependent phase polyphenism in nonmodel locusts: a minireview. *Psyche*, 1-16
- Song, H., Moulton, M. J., Hiatt, K. D., Whiting, M. F., (2013) Uncovering historical signature of mitochondrial DNA hidden in the nuclear genome: the biogeography of *Schistocerca* revisited. *Cladistics*, 1-20
- Song, H., Wenzel, J. W., (2008) Phylogeny of bird-grasshopper subfamily Cyrtacanthacridinae (Orthoptera, Acrididae) and the evolution of locust phase polyphenism. *Cladistics* 23: 1-28
- Sorci, G., Clobert, J., (1995) Effects of maternal parasite load on offspring life-history traits in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Journal of Evolutionary Biology* 8, 711-723
- Sorci, G., Massot, M., Colbert, J., (1994) Maternal parasite load increases spring speed and philopatry in female offspring of the common lizard. *American Naturalist* 144, 153-164

- Squitier, J. M., (1996) American grasshopper, *Schistocerca americana* (Drury) (Insecta, Orthoptera, Acrididae). Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida
- Stahr, C., (2008) Untersuchungen zur Pheromonphysiologie bei männlichen *Schistocerca americana* (Drury 1773).Diplomarbeit, Universität Halle
- Stahr, C., Svatoš, A., Seidelmann, K., (2013) Chemical Identification, Emission Pattern and Function of Male-Specific Pheromones Released by a Rarely Swarming Locust, *Schistocerca americana*. Journal of Chemical Ecology 39, 15-27
- Staples, J. K., Krall, B. S., Bartelt, R. J., Whitman, D. W., (2002) Chemical defense in the plant bug *Lopidea robiniae* (Uhler). Journal of Chemical Ecology 28, 601-615
- Stark, D., Münch, T., Sonnenleitner, B., Marison, I., von Stockar, U., (2002) Extractive bioconversion of 2-phenylethanol from L-phenylalanine by *Saccharomyces cerevisiae*. Biotechnology Progress 18, 514-523
- Stower, W. J., Popov, G. B., Greathead, D. J., (1958) Oviposition behaviour and egg mortality of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) on the coast of Eritrea. Anti-Locust Bulletin 30
- Strand, M. R., (2008) The insect cellular immune response. Insect Science 15, 1-14
- Strong, L., (1970) Epidermis and pheromone production in males of the desert locust. Nature 228, 285-286
- Sword, G. A., (2003) To be or not to be a locust? A comparative analysis of behavioural phase change in nymphs of *Schistocerca americana* and *Schistocerca gregaria*. Journal of Insect Physiology 49, 709-717
- Sword, G. A., Lecoq, M., Simpson, S. J., (2010) Phase polyphenism and preventative locust management. Journal of Insect Physiology 56, 949-957
- Symonds, M. R. E., Elgar, M. A., (2004) The mode of pheromone evolution: evidence from bark beetles. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 271, 839-846
- Symonds, M. R. E., Elgar, M. A., (2008) The evolution of pheromone diversity. Trends in Ecology and Evolution 23, 220-228
- Symonds, M. R. E., Moussalli, A., Elgar, M. A., (2009) The evolution of sex pheromones in an ecologically diverse genus of flies. Biological Journal of the Linnean Society 97, 594-603

- Symonds, M. R. E., Wertheim, B., (2005) The mode of evolution of aggregation pheromones in *Drosophila* species. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1253-1263
- Tanaka, S., Maeno, K., (2010) A review of maternal and embryonic control of phase-dependent progeny characteristics in the desert locust. *Journal of Insect Physiology* 56, 911-918
- Teal, P. E. A., Abernathy, R. L., Nachman, R. J., Fang, N., Meredith, J. A., Tumlinson, J. H., (1996) Pheromone biosynthesis activating neuropeptides: function and chemistry. *Peptides* 17,337-344
- Teal, P. E. A., Meredith, J. A., Gomez-Simuta, Y., (1999) Isolation and identification of terpenoid sex pheromone components from extracts of hemolymph of males of the Caribbean fruit fly. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 42, 225-232
- Thacker, J. R. M. (2002) An introduction to arthropod pest control, Cambridge University Press, Cambridge
- Theuerkorn, K., (2011) Pheromonperzeption am Abdomen weiblicher *S. americana*. Bachelorarbeit, Universität Halle
- Thomas, J. G., (1970) Probable pheromone secreting cells in epidermis of mature males of *Schistocerca gregaria* Forskal (Orthoptera, Acrididae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London Series A-General Entomology* 45, 125-135
- Thornhill, R., (1983) Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist* 122, 765-788
- Thornhill, R., (1992) Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese scorpionfly (*Panorpa japonica*, Mecoptera). *Behavioral Ecology* 3, 277-283
- Tillman, J. A., Seybold, S. J., Jurenka, R. A., Blomquist, G. J., (1999) Insect pheromones—an overview of biosynthesis and endocrine regulation. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 29, 481-514
- Torto, B., Obengofori, D., Njagi, P. G. N., Hassanali, A., Amiani, H., (1994) Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.) *Journal of Chemical Ecology* 20, 1749-1762
- Tòth, M., Löfstedt, C., Blair, B. W., Cabello, T., Farag, A. I., Hansson, B. S., Kovalev, B. G., Maini, S., Nesterov, E. A., Pajor, I., Sazonov, A. P., Shamshev, I. V.,

- Subchev, M., Szöcs, G., (1992) Attraction of male turnip moths *Agrotis segetum* (Lepidoptera, Noctuidae) to sex pheromone components and their mixtures at 11 sites in Europe, Asia, and Africa. *Journal of Chemical Ecology* 18, 1337-1347
- Tousson, E., El-Atrash, A., (2010) Neuroanatomical, immunocytochemical and electrophysiological studies on cercal sensory receptors in the female locust. *Journal of American Science* 6, 16-23
- Tousson, E., Hustert, R., (2006) External sensilla of the locust abdomen provide the central nervous system with an interganglionic network. *Cell and Tissue Research* 325, 151-162
- Uvarov, B. P., (1977) Grasshoppers and locusts: A handbook of general acridology, Volume 2: Behaviour, ecology, biogeography population dynamics. Centre for Overseas Pest Research, Cambridge, UK
- van der Valk, H. C. H. G., Niassy, A., Bèye, A. B., (1999) Does grasshopper control create grasshopper problems? -Monitoring side-effects of fenitrothion applications in the western Sahel. *Crop Protection* 18, 139-149
- Veerman, A., (1992) Diapause in phytoseiid mites: a review. *Experimental and Applied Acarology* 14, 1-60
- Ward, P. I., (1998) A possible explanation for cryptic female choice in the yellow dung fly, *Scathophaga stercoraria* (L.). *Ethology* 104, 97-110
- Warnstorff, K., Dörfel, H., (1998) Ein Programm zur Kontingenztafel- und Kontrastanalyse. *Zeitschrift für Agrarinformatik* 6, 38-42
- Watanabe, S., Hayashi, K., Yagi, K., Asai, T., MacTavish, H., Picone, J., Turnbull, C., Watanabe, N., (2002) Biogenesis of 2-phenylethanol in rose flowers: Incorporation of [²H₈]L-Phenylalanine into 2-Phenylethanol and its β-D-glucopyranoside during the flower opening of *Rosa* 'Hoh-Jun' and *Rosa damascene* Mill. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry* 66, 943-947
- Weatherston, J., Percy, J. E., (1976) The biosynthesis of phenethyl alcohol in the male bertha armyworm *Mamestra configurata*. *Insect Biochemistry* 6, 413-417
- Welbourn, W. C., (1983) Potential use of trombidoid and erythraeoid mites as biological control agents of insect pests. M. A. Hoy, G. L. Cunningham, L. Knutson, *Biological Control of Pests by Mites*, University of California Special Publication 3304, 103-140

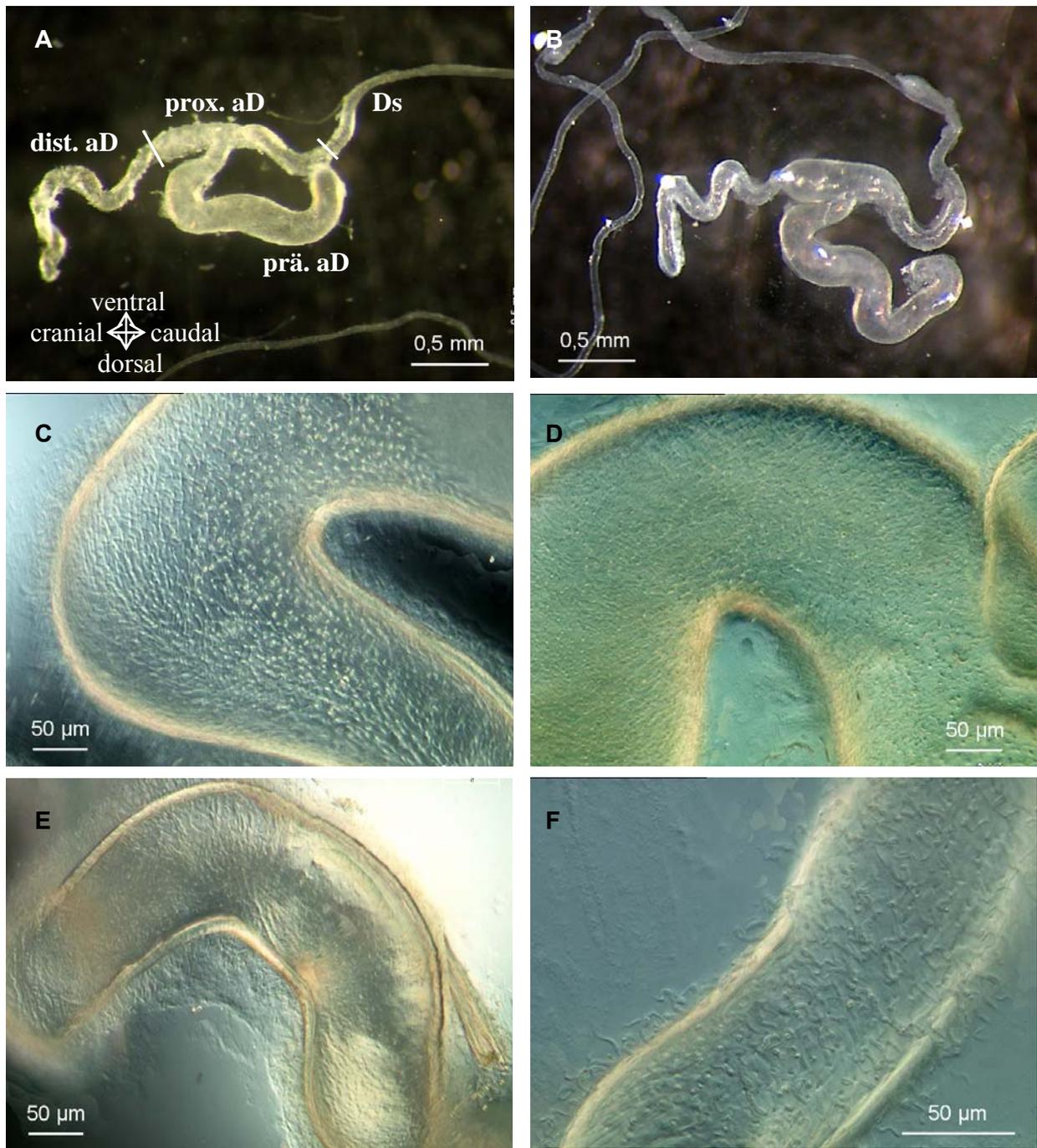
- Welbourn, W. C., (1991) Phylogenetic studies of the terrestrial Parasitengona. in: F. Dusbabek, V. Bukva (Ed.), Modern Acarology, Vol.2., Academia, Prague and SPB Academic publishing bv, The Hague, 163-170
- Wendt, F. E., Olomski, R., Leimann, J., Wohltmann, A., (1992) Parasitism, life cycle and phenology of *Leptus trimaculatus* (Hermann, 1804) (Acari, Parasitengonae, Erythraeidae) including a description of the larva. *Acarologia* 33, 55-68
- Whitman, D. W., (1990) Grasshopper chemical communication. in: R. F. Chapman, A. Joern (Ed.), Biology of grasshoppers, John Wiley and Sons, New York, 357-392
- Williams, T., Arredondo-Bernal, H. C., Rodríguez-del-Bosque, L. A., (2013) Biological pest control in Mexico. *Annual Reviews of Entomology* 58, 119-140
- Witzgall, P., Kirsch, P., Cork, A., (2010) Sex pheromones and their impact on pest management. *Journal of Chemical Ecology* 36, 80-100
- Wohltmann, A., (1993) Untersuchungen zur Biologie und zum Lebenszyklus terrestrischer Parasitengonae unter besonderer Berücksichtigung phylogenetischer Abwandlungen. Dissertation, Universität Bremen
- Wohltmann, A., (1995) On the life cycle of two *Leptus* species with remarks on the diversity of life cycle strategies within the genus *Leptus* Latreille (Prostigmata, Parasitengonae, Erythraeoidea). in: D. Kropczynska, J. Boczek, A. Tomczyk (Ed.), The Acari: Physiological and ecological aspects of acari-host relationships, Oficyna DABOR, Warszawa, 447-454
- Wohltmann, A., (1996) On the life cycle and parasitism of *Johnstoniana errans* (Johnston) 1852 (Acari, Prostigmata, Parasitengonae). *Acarologia* 37, 201-209
- Wohltmann, A., (1998) Water vapor uptake and drought resistance in immobile instars of Parasitengona (Acari, Prostigmata). *Canadian Journal of Zoology* 76, 1741-1754
- Wohltmann, A., (1999) Life history evolution in Parasitengonae (Acari, Prostigmata): constraints on number and size of offspring. in: J. Bruin, L. P. S. van der Geest, M. Sabelis (Ed.), Evolution and Ecology of Acari. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Niederlande, 137-148
- Wohltmann, A., (2000) The evolution of life histories in Parasitengona (Acari, Prostigmata). *Acarologia* 41, 145-204
- Wohltmann, A., Gabryś, G., Małkol, J., (2007) 6. Acari: Terrestrische Parasitengona inhabiting transient biotopes. in: R. Gerecke (Ed.), Chelicerata: Araneae, Acari I, Süßwasserfauna von Mitteleuropa 7/2-1

- Wohltmann, A., Małkol, J., (2009) A redescription of *Allothrombium meridionale* Berlese, 1910 (Acari, Trombidiformes, Trombidioidea) with characteristics of all active instars and notes on taxonomy, biology and developmental malformations. *Annales Zoologici (Warszawa)* 59, 397-413
- Wohltmann, A., Wendt, F.-E., Waubke, M., (1996) The life cycle and parasitism of the European grasshopper mite *Eutrombidium trigonum* (Hermann 1804) (Prostigmata, Parasitengonae, Microthrombidiidae), a potential agent for biological control of grasshoppers (Saltatoria). *Experimental and Applied Acarology* 20, 545-561
- Wood, W. F., Palmer, T. M., Stanton, M. L., (2002) A comparison of volatiles in mandibular glands from three *Crematogaster* ant symbionts of the whistling thorn acacia. *Biochemical Systematics and Ecology* 30, 217-222
- Wood, W. F., Palmer, T. M., Stanton, M. L., (2006) Volatiles in the mandibular gland of *Tetraponera penzigi*: A plant ant of the whistling thorn acacia. *Biochemical Systematics and Ecology* 34, 536-538
- Yourth, C. P., Forbes, M. R., Smith, B. P., (2002) Immune expression in a damselfly is related to time of season, not to fluctuating asymmetry or host size. *Ecological Entomology* 27, 123-128
- Zala, S. M., Potts, W. K., Penn, D. J., (2004) Scent-marking displays provide honest signals of health and infection. *Behavioral Ecology* 15, 338-344
- Zhang, Z.-Q., (1998) Biology and ecology of trombidiid mites (Acari, Trombidioidea). *Experimental and Applied Acarology* 22, 139-155
- Zhang, Z.-Q., Fan, Q.-H., Pesic, V., Smit, H., Bochkov, A. V., Khaustov, A. A., Baker, A., Wohltmann, A., Wen, T.-H., Amrine, J. W., Beron, P., Lin, J.-Z., Gabryś, G., Husband, R., (2011). Order Trombidiformes Reuter, 1909. in: Z.-Q. Zhang (Ed.) *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, 3148, 129-138
- Zhu, J., Cossé, A. A., Obrycki, J. J., Boo, K. S., Baker, T. C., (1999) Olfactory reactions of the twelve-spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata* and the green lacewing, *Chrysoperla carnea* to semiochemicals released from their prey and host plant: Electroantennogram and behavioral responses. *Journal of Chemical Ecology* 25, 1163-1177
- Zöllner, N., Kirsch, K., (1962) Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen natürlichen Lipoiden (allen bekannten

Plasmalipoiden) gemeinsamen Sulphosphovanillin-Reaktion. Zeitschrift für die gesamte experimentelle Medizin 135, 545-561

Bildtafeln

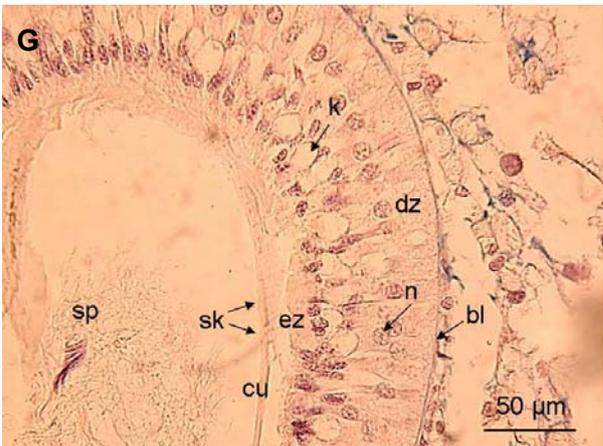
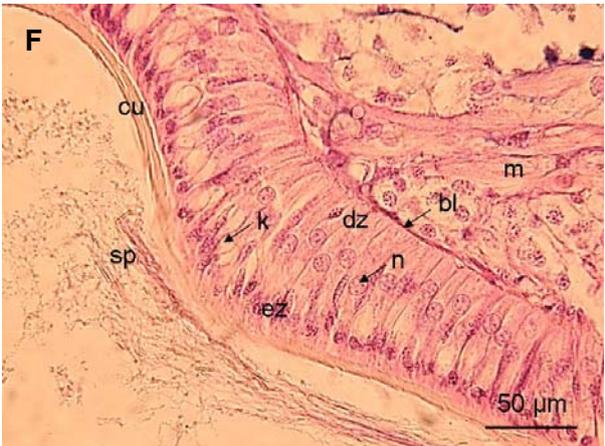
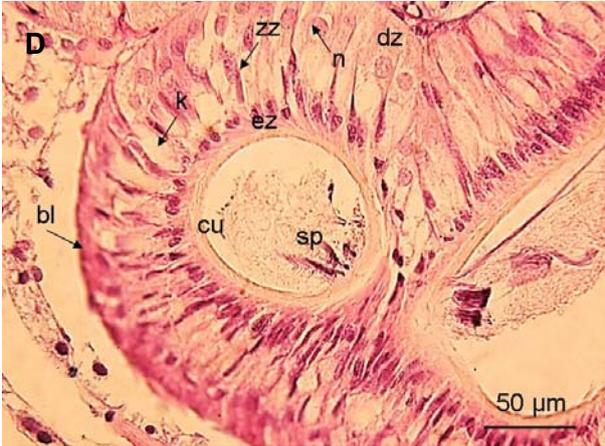
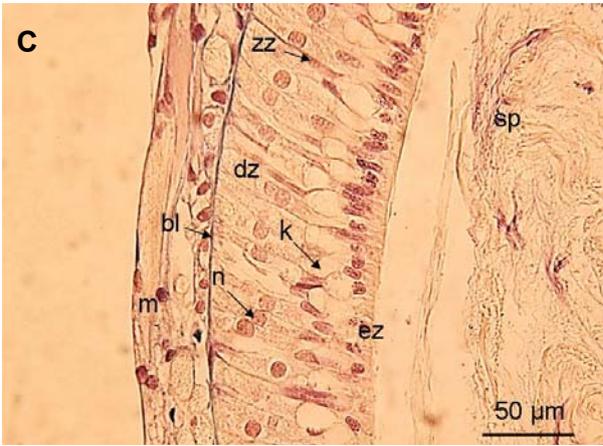
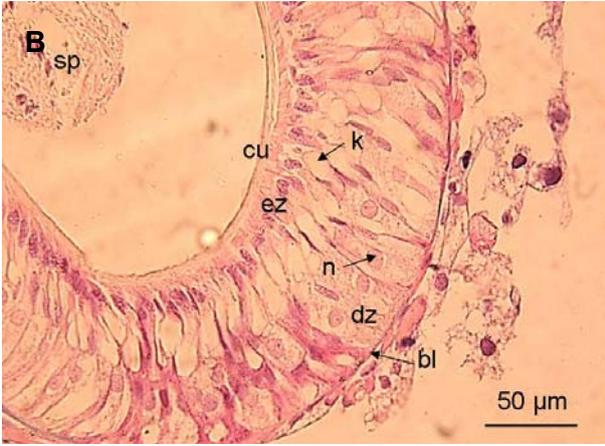
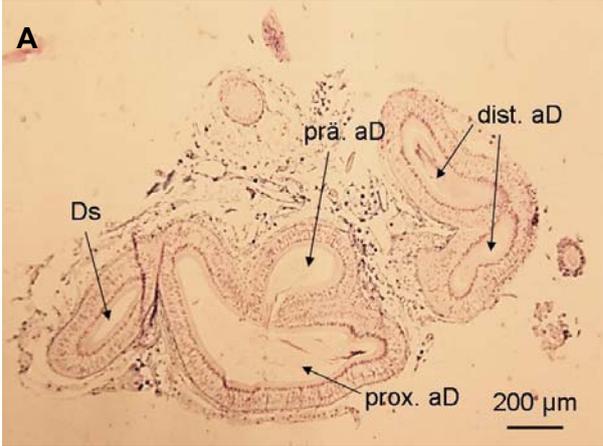
Bildtafel 1-1



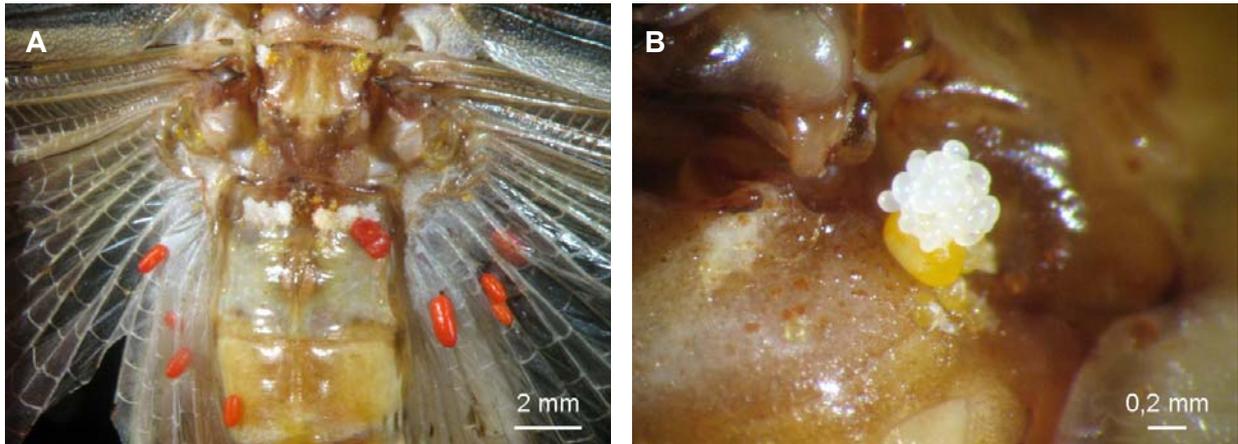
Bildtafel 1-1: KOH-behandelte Spermatheke von adulten *S. piceifrons* (linke Spalte) und *S. americana* (rechte Spalte): Übersichtsdarstellung (A, B); lichtmikroskopische Aufnahmen (Differentialinterferenzkontrast; Automontage, Synchrosopy; Schärfentieferweiterung) eines Ausschnittes des präapikalen (C, D) und distalen apikalen Diverticulum mit Sekretkanälen (E, F); Ds: Ductus seminalis; dist. aD: distales apikales Diverticulum; prä. aD: präapikales Diverticulum; prox. aD: proximales apikales Diverticulum

Bildtafel 1-2: lichtmikroskopische Aufnahmen einer Spermathek von adulten *S. piceifrons* (linke Spalte) und *S. americana* (rechte Spalte); sagittal; Hämalan-Eosin-Färbung; Übersichtsdarstellung (A); Spermathekenwand des proximalen apikalen (B, C), distalen apikalen (D, E) und präapikalen Diverticulums (F, G); bl: Basallamina; cu: Cuticula; Ds: Ductus seminalis; dist. aD: distales apikales Diverticulum; dz: Drüsenzelle; ez: Epithelzelle; k: Kavität; m: Muskelschicht; n: Nukleolus; prä. aD: präapikales Diverticulum; prox. aD: proximales apikales Diverticulum; sk: Sekretkanal; sp: Spermien; zz: Zwischenzelle

Bildtafel 1-2

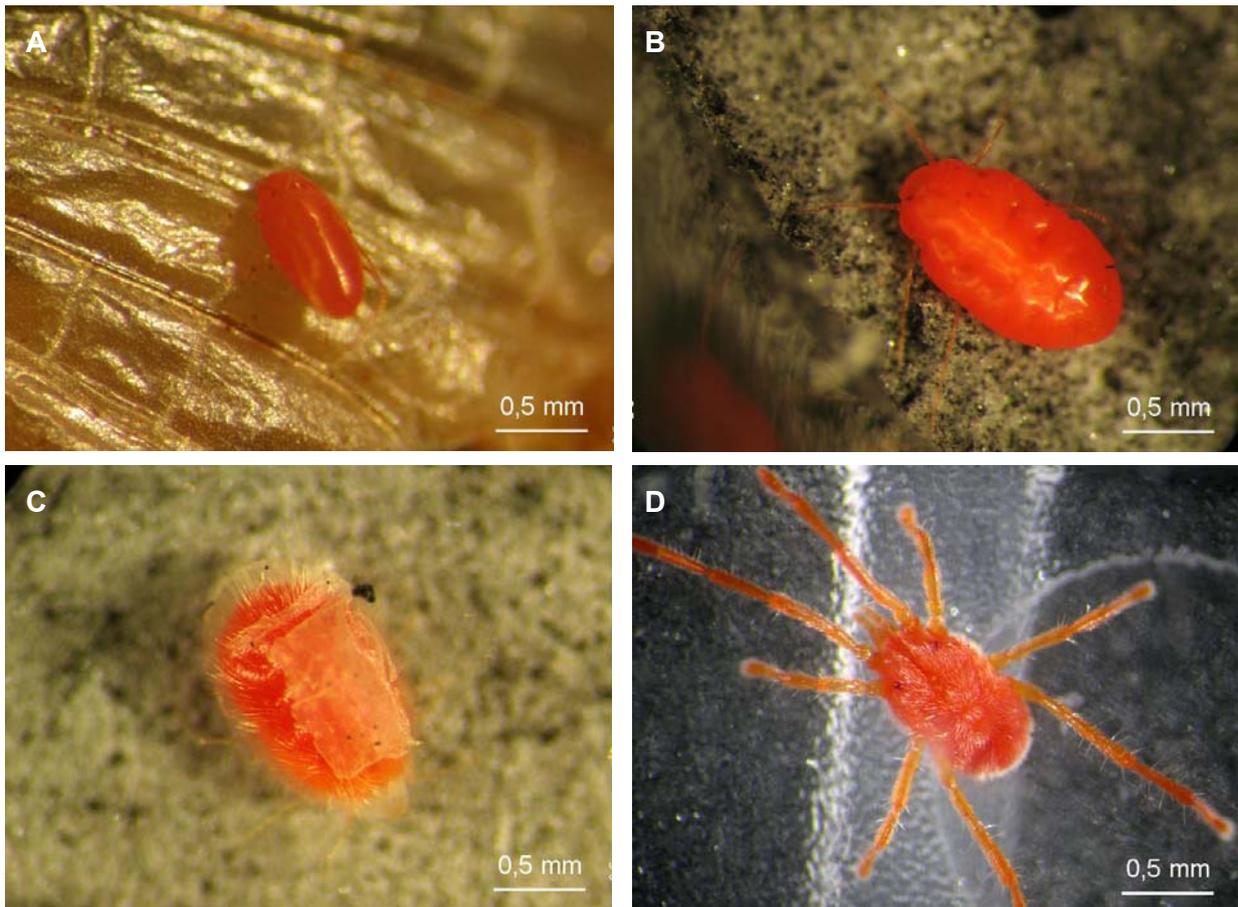


Bildtafel 2



Bildtafel 2: Parasitierung eines *S. piceifrons*-Weibchens aus Mexiko (September 2009; dorsale Aufsicht auf den Thorax und die beiden ersten Abdomensegmente) durch *E. locustarum*-Larven (rot) und *Podapolipoides yucatanensis*-Adulti (gelb) mit Eiern (weiss) (A, B)

Bildtafel 3



Bildtafel 3: Ontogenesestadien von *Charletonia* spec. A: parasitierende Larve an *S. piceifrons*-Hinterflügel (A); voll gesaugte postparasitische Larve (B); PN mit abgehobener Larvenhaut (C); mobile DN (D)

Bildtafel 4-1



Bildtafel 4-1: Ontogenesestadien von *Leptus* spec. A: Adulti mit Eiern (24 – 48 h nach der Eiablage) (A); orangefarbene späte Prälarven in ihren aufgeplatzten Eihüllen bzw. ohne Eihüllen mit sichtbaren roten Augenanlagen (B); präparasitische Larven (C); an *S. piceifrons*-Vorderflügel parasitierende Larve (D); *S. piceifrons*-Larve (2 oder 3 Larvenstadium) mit parasitierenden *Leptus* spec. A-Larven (E); voll gesaugte postparasitische Larven nach selbständiger Ablösung vom Wirt (F)

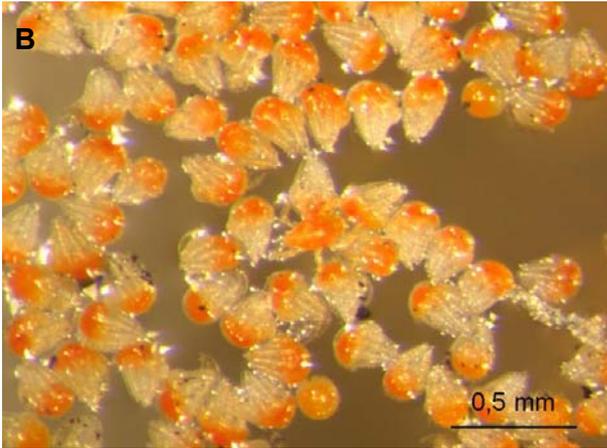
Bildtafel 4-2



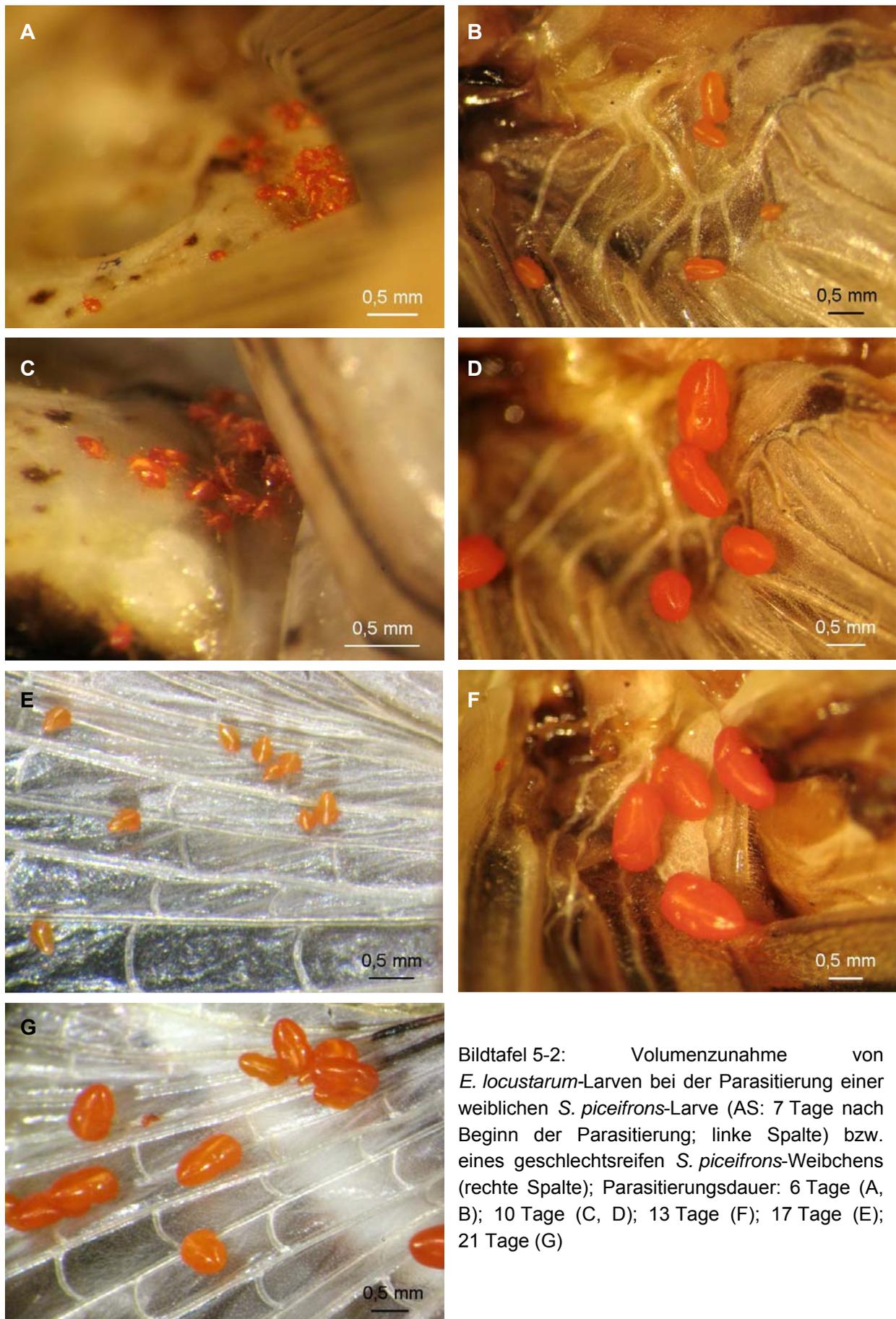
Bildtafel 4-2: Ontogenesestadien von *Leptus* spec. A: PN mit leicht abgehobener und transversal aufgerissener Larvenhaut (G); DN bei der Nahrungsaufnahme am Heuschreckenei (H); immobile TN (I)

Bildtafel 5-1: Ontogenesestadien von *E. locustarum*: Gelege (24 – 48 h nach der Eiablage) (A); Prälarven (spätes Stadium) (B); präparasitische Larve (C); voll gesaugte postparasitische Larve nach selbstständiger Ablösung vom Wirt (D); PN mit Beinanlagen (E); DN nach Nahrungsaufnahme (F); TN mit Beinanlagen (G); Adultus (H)

Bildtafel 5-1



Bildtafel 5-2



Bildtafel 5-2: Volumenzunahme von *E. locustarum*-Larven bei der Parasitierung einer weiblichen *S. piceifrons*-Larve (AS: 7 Tage nach Beginn der Parasitierung; linke Spalte) bzw. eines geschlechtsreifen *S. piceifrons*-Weibchens (rechte Spalte); Parasitierungsdauer: 6 Tage (A, B); 10 Tage (C, D); 13 Tage (F); 17 Tage (E); 21 Tage (G)

Anhang

Tabellen

Tab. A.4.1: Beeinflussung der Pheromonemission von adulten *S. piceifrons*-Männchen durch das Geschlechterverhältnis und die Populationsdichte; Wilcoxon-Test

Design	z-2-Okten-1-ol			z-3-Nonen-1-ol		
	Z	p	n	Z	p	n
1♂+1♀	-1,778	0,075	14	-2,970	0,003	13
2♂+1♀	-1,244	0,214	11	-2,981	0,003	12
3♂+1♀	-0,457	0,647	20	-3,472	0,001	20
4♂+1♀	-1,274	0,203	16	-2,272	0,023	16
4♂	-1,153	0,249	16	-3,206	0,001	16
1♂+3♀	-0,943	0,345	8	-2,521	0,012	8
2♂+2♀	-1,342	0,180	7	-2,366	0,018	7

Tab. A.4.2: Mann-Whitney-Test (Bonferroni korrigiert) zum Nachweis einer pheromonotropen Wirkung von Peptidextrakten aus dem Nervengewebe adulter *S. piceifrons*-Weibchen und Männchen bei geschlechtsreifen *S. piceifrons*-Männchen; Kontrollgruppe (n = 51): Injektion von Insektenringern

Extrakt		PEA			z-3-Nonen-1-ol		
		Z	p	n	Z	p	n
OG	♀	-1,046	1,000	8	-0,934	1,000	8
	♂	-2,058	0,240	15	-0,775	1,000	15
UG	♀	-1,806	0,426	8	-3,203	0,006	8
	♂	-1,529	0,756	12	-1,569	0,702	13
TG	♀	-2,556	0,066	8	-3,203	0,006	8
	♂	-2,260	0,144	17	-4,116	0,001	17
PSO	♀	-0,396	1,000	7	-1,294	1,000	7
	♂	-0,303	1,000	19	-1,487	0,822	19
PNM	♀	-0,370	1,000	4	-1,456	0,876	4
	♂	-0,700	1,000	11	-1,608	0,648	10
AG	♀	-1,814	0,420	4	-1,092	1,000	4
	♂	-1,760	0,468	12	-0,134	1,000	11

Tab. A.4.3: Mann-Whitney-Test (Bonferroni korrigiert) zum Nachweis der Substanzklasse des pheromonotropen Faktors durch Proteinase K-Verdau von Extrakten aus dem Nervengewebe adulter *S. piceifrons*-Männchen; Behandlung der Extrakte mit Proteinase K, dem Reaktionspuffer oder Inkubation bei 95 °C; Kontrollgruppe (n = 29): Injektion von Insektenring

Extrakt		PEA			z-3-Nonen-1-ol		
		Z	p	n	Z	p	n
OG	Rohextrakt	-1,609	0,432	7	-1,567	0,468	7
	Proteinase K	-0,362	1,000	6	-1,235	0,868	7
	Puffer	-0,229	1,000	8	-1,698	0,356	8
	95 °C	-0,731	1,000	5	-1,097	1,000	5
UG	Rohextrakt	-0,368	1,000	3	-0,760	1,000	3
	Proteinase K	-1,195	0,928	4	-2,496	0,052	4
	Puffer	-0,062	1,000	7	-3,478	0,004	7
	95 °C	-0,715	1,000	6	-3,573	< 0,001	7
TG	Rohextrakt	-1,848	0,260	8	-3,400	0,004	8
	Proteinase K	0,000	1,000	6	-1,097	1,000	5
	Puffer	-1,475	0,560	8	-1,235	0,868	7
	95 °C	-0,344	1,000	8	-1,445	0,592	7
PSO	Rohextrakt	-0,458	1,000	8	-0,858	1,000	8
	Proteinase K	-0,641	1,000	8	-0,858	1,000	8
	Puffer	-0,045	1,000	6	-2,141	0,128	6
	95 °C	-0,462	1,000	8	-2,168	0,120	8

Tab. A.4.4: Gegenüberstellung der Länge und des Durchmessers einzelner Abschnitte der Spermathek verschiedener *Schistocerca*-Arten

			<i>S. piceifrons</i>	<i>S. americana</i>	<i>S. gregaria</i>	Kruskal-Wallis	
			(n = 4)	(n = 3)	(n = 3)	Test (FG = 2)	
			MW ± SE	MW ± SE	MW ± SE	χ ²	p
		(mm)	(mm)	(mm)			
präapikales Diverticulum	Länge	1,64 ± 0,17	1,83 ± 0,25	1,08 ± 0,18	5,064	0,080	
	∅	0,24 ± 0,01	0,24 ± 0,01	0,18 ± 0,03	3,870	0,144	
apikales Diverticulum	proximal	Länge	0,89 ± 0,14	0,93 ± 0,08	0,77 ± 0,17	1,216	0,544
		∅	0,18 ± 0,02	0,23 ± 0,01	0,16 ± 0,02	4,926	0,085
	distal	Länge	1,34 ± 0,12	1,98 ± 0,43	1,30 ± 0,09	5,540	0,063
		∅	0,13 ± 0,00	0,13 ± 0,01	0,10 ± 0,02	3,102	0,212
Ductus seminalis	Länge	12,45 ± 1,29 [#]	10,83 [*]	10,43 ± 0,40 [#]	-	-	
	∅	0,05 ± 0,00 [#]	0,05	0,05 ± 0,00 [#]	-	-	

* n = 1; [#] n = 2

Tab. A.4.5: *Leptus* spec. A-Larvenbefall (%) spezifischer Körperregionen larvaler und adulter Acrididae (je n = 1)

Anheftungs- stelle	<i>S. americana</i>		<i>S. gregaria</i>		<i>S. piceifrons</i>		<i>L. migratoria</i>		gesamt	
	larval	adult	larval	adult	larval	adult	larval	adult	larval	adult
Antenne	-	11	-	-	-	14	-	-	-	7
Mundwerkzeug	-	-	-	-	-	14	-	-	-	4
Thorax	-	-	-	25	-	-	-	-	-	4
Coxen	25	-	60	-	60	29	100	13	52	11
Femora	-	-	-	-	-	14	-	13	-	7
Tibien	13	-	20	-	-	-	-	-	10	-
Tarsen	13	-	-	-	-	-	-	-	5	-
Vorderflügel	-	44	-	-	-	14	-	38	-	29
Hinterflügel	-	44	-	25	-	14	-	13	-	25
Tymphanal- organ	-	-	-	-	-	-	-	13	-	4
Abdomen	50	-	20	50	40	-	-	13	33	11

Tab. A.4.7: *E. locustarum*-Larvenbefall (%) spezifischer Körperregionen weiblicher larvaler (n = 9) und adulter *S. piceifrons* (n = 18) im Laborversuch

Körperteil	Anheftungsrate bei adulten Wirten (%)				Anheftungsrate bei larvalen Wirten (%)			
	MW ± SE	\bar{x} ; IQR	min	max	MW ± SE	\bar{x} ; IQR	min	max
Kopf	0,2 ± 0,2	0,0; 0,0	0,0	2,5	-	-	0,0	0,0
Halsschild	1,2 ± 0,5	0,0; 1,3	0,0	7,3	3,4 ± 0,9	3,0; 5,3	0,0	7,6
Thorax	1,5 ± 1,0	0,0; 0,0	0,0	16,7	48,8 ± 6,8	45,5; 42,7	26,3	77,2
Hinter- flügel	55,9 ± 4,4	56,8; 21,9	22,2	100,0	1,0 ± 0,5	0,0; 2,4	0,0	3,8
Vorder- flügel	39,2 ± 3,6	40,9; 16,5	0,0	61,1	3,1 ± 1,0	2,5; 5,7	0,0	8,1
Coxen	1,5 ± 0,9	0,0; 1,4	0,0	16,7	2,2 ± 1,1	1,4; 2,5	0,0	10,4
Femora + Tibien	0,4 ± 0,2	0,0; 0,0	0,0	3,0	18,0 ± 3,4	18,9; 19,5	1,0	29,3
Tarsen	0,1 ± 0,1	0,0; 0,0	0,0	1,5	0,5 ± 0,5	0,0; 0,0	0,0	4,6
Tympanal- organ	-	-	0,0	0,0	0,2 ± 0,2	0,0; 0,0	0,0	1,4
Abdomen	-	-	0,0	0,0	22,9 ± 4,6	18,9; 23,3	6,3	48,0

Tab. A.4.6: Individueller Parasitenbefall mit *E. locustarum*-Larven im Parasitierungsversuch und Überlebensdauer der Acrididae-Wirte; Laborbefunde

Wirt			applizierte Milben- Larven (n)	Parasitier- ungserfolg (%)	Parasiten am toten Wirt (n)	Tod des Wirts nach Milben- Applikation (d)
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	18	11,1	2	12
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	30	60,0	0	86
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	86	51,2	44	4
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	160	38,8	62	4
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	136	39,7	0	69
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	158	34,8	49	8
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	174	60,3	92	9
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	145	24,8	11	7
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	144	45,8	13	11
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	140	57,1	57	8
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	99	19,2	0	35
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	171	47,4	42	15
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	129	81,4	19	5
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	135	52,6	66	3
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	162	63,6	65	18
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	174	61,5	106	13
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	191	42,4	72	5
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	166 [#]	18,7 [#]	18	19
<i>S. piceifrons</i>	♀	Adultus	155 [#]	19,4 [#]	29	15
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve	226	46,9	n.v.	13
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve*	65	23,1	n.v.	6
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve	164	68,3	53	3
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve*	133	78,9	20	34
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve	134	49,3	54	4
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve	131	56,5	n.v.	4
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve*	123	59,3	0	38
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve*	142	56,3	16	5
<i>S. piceifrons</i>	♀	Larve*	175	45,1	3	40
<i>S. piceifrons</i>	♂	Adultus	139	44,6	0	64
<i>S. gregaria</i>	♀	Adultus	133	63,2	55	10
<i>L. migratoria</i>	♀	Adultus	97	27,8	13	8

[#]keine direkte Applikation der *E. locustarum* Larven; * erfolgreiche Häutung zum adulten Wirt; n.v. Angaben nicht vorhanden, da toter Wirt stark zersetzt war

Abbildungen

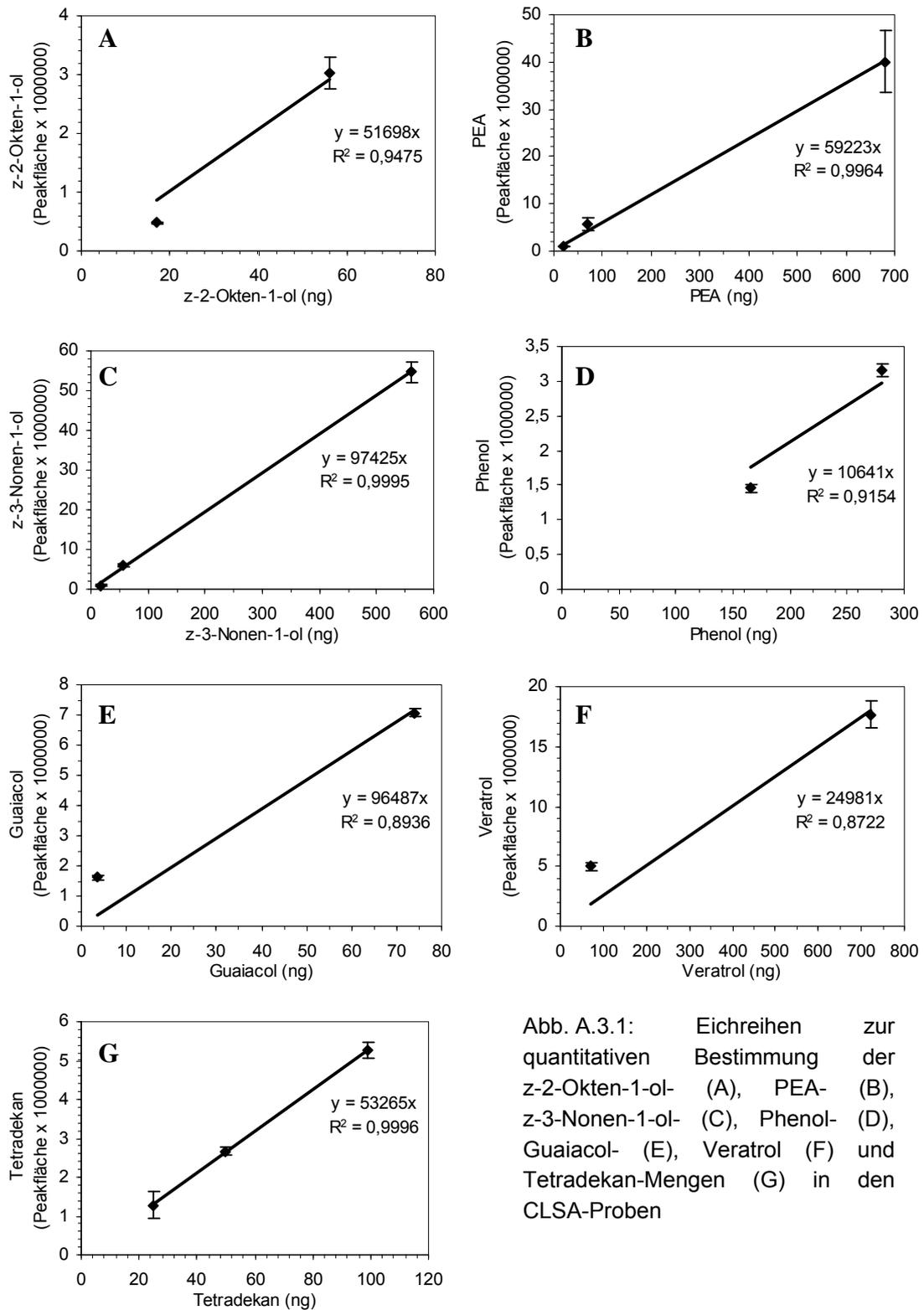


Abb. A.3.1: Eichreihen zur quantitativen Bestimmung der z-2-Okten-1-ol- (A), PEA- (B), z-3-Nonen-1-ol- (C), Phenol- (D), Guaiacol- (E), Veratrol (F) und Tetradekan-Mengen (G) in den CLSA-Proben

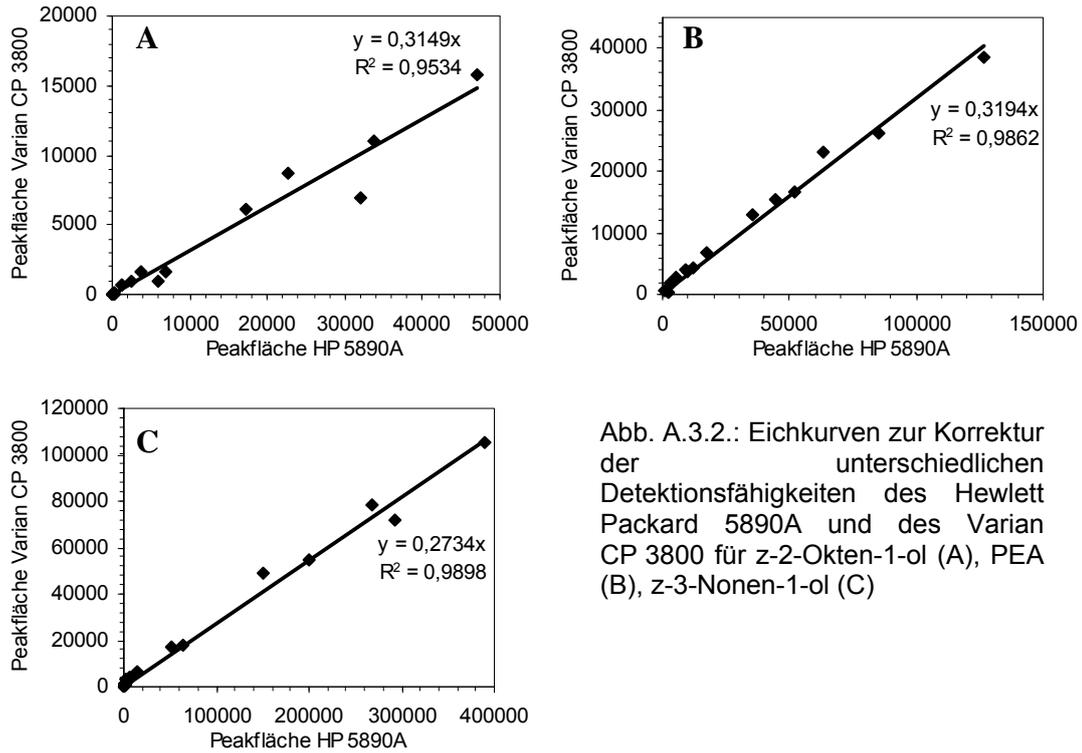


Abb. A.3.2.: Eichkurven zur Korrektur der unterschiedlichen Detektionsfähigkeiten des Hewlett Packard 5890A und des Varian CP 3800 für z-2-Okten-1-ol (A), PEA (B), z-3-Nonen-1-ol (C)

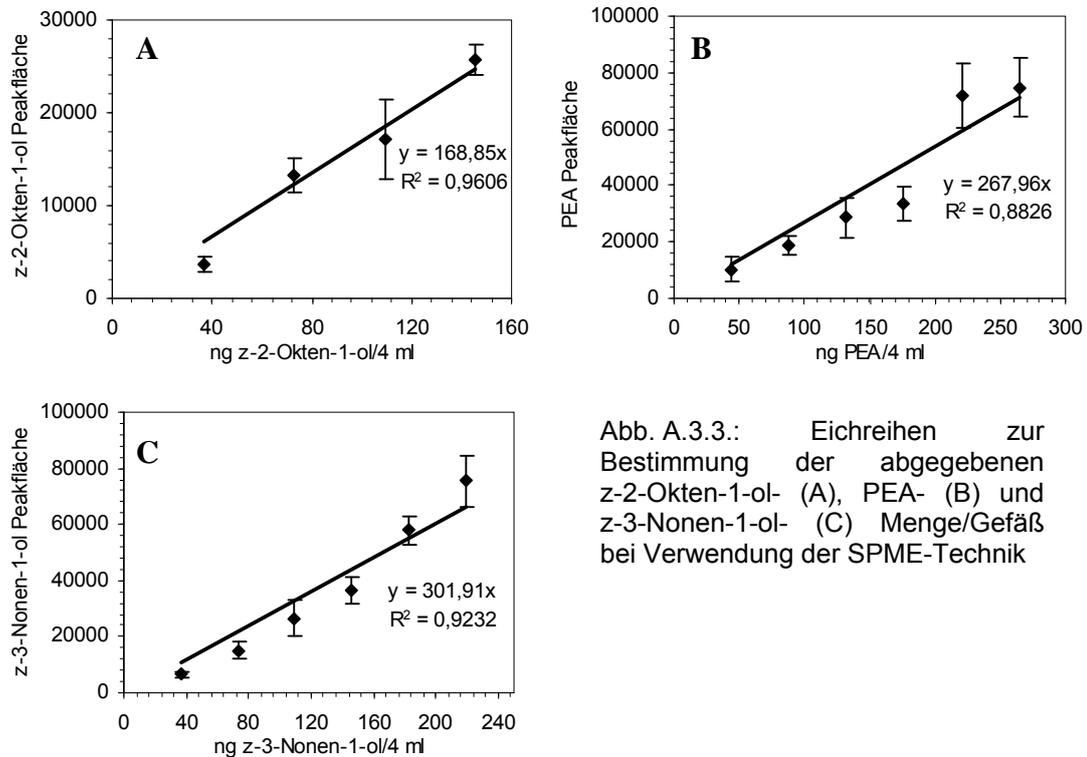


Abb. A.3.3.: Eichreihen zur Bestimmung der abgegebenen z-2-Okten-1-ol- (A), PEA- (B) und z-3-Nonen-1-ol- (C) Menge/Gefäß bei Verwendung der SPME-Technik

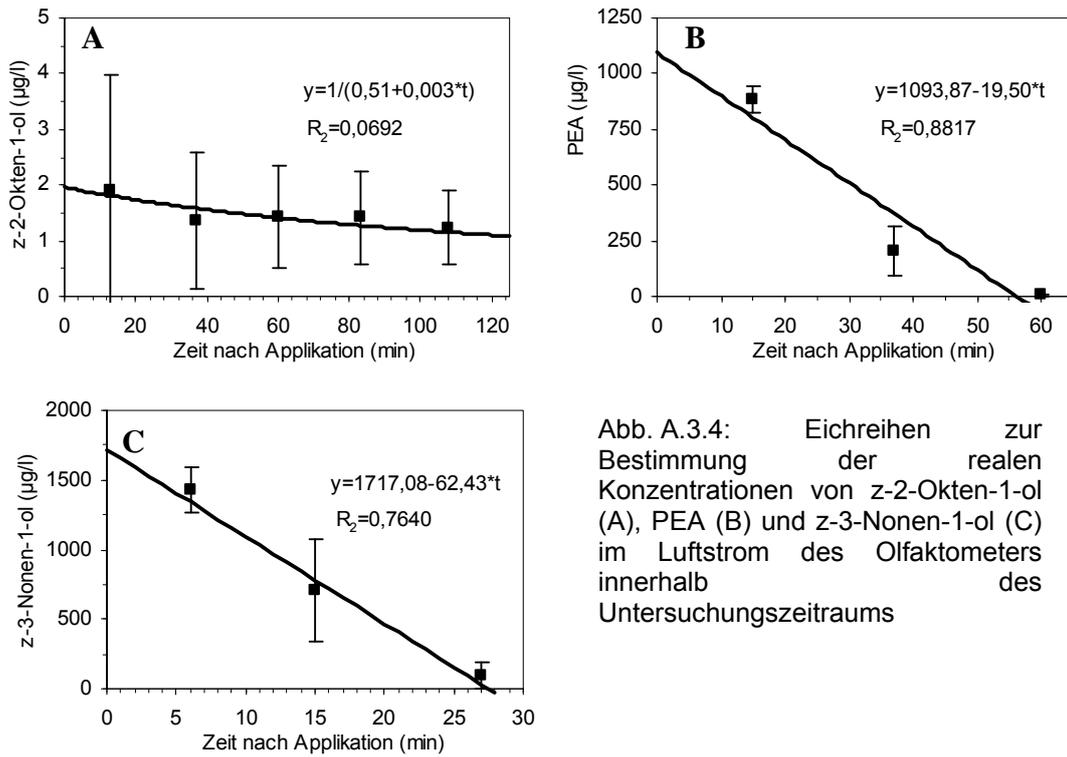


Abb. A.3.4: Eichreihen zur Bestimmung der realen Konzentrationen von z-2-Okten-1-ol (A), PEA (B) und z-3-Nonen-1-ol (C) im Luftstrom des Olfaktometers innerhalb des Untersuchungszeitraums

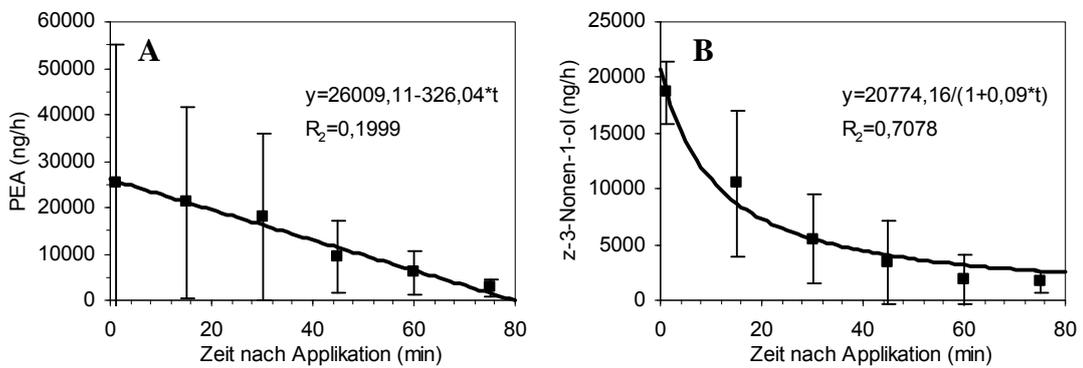
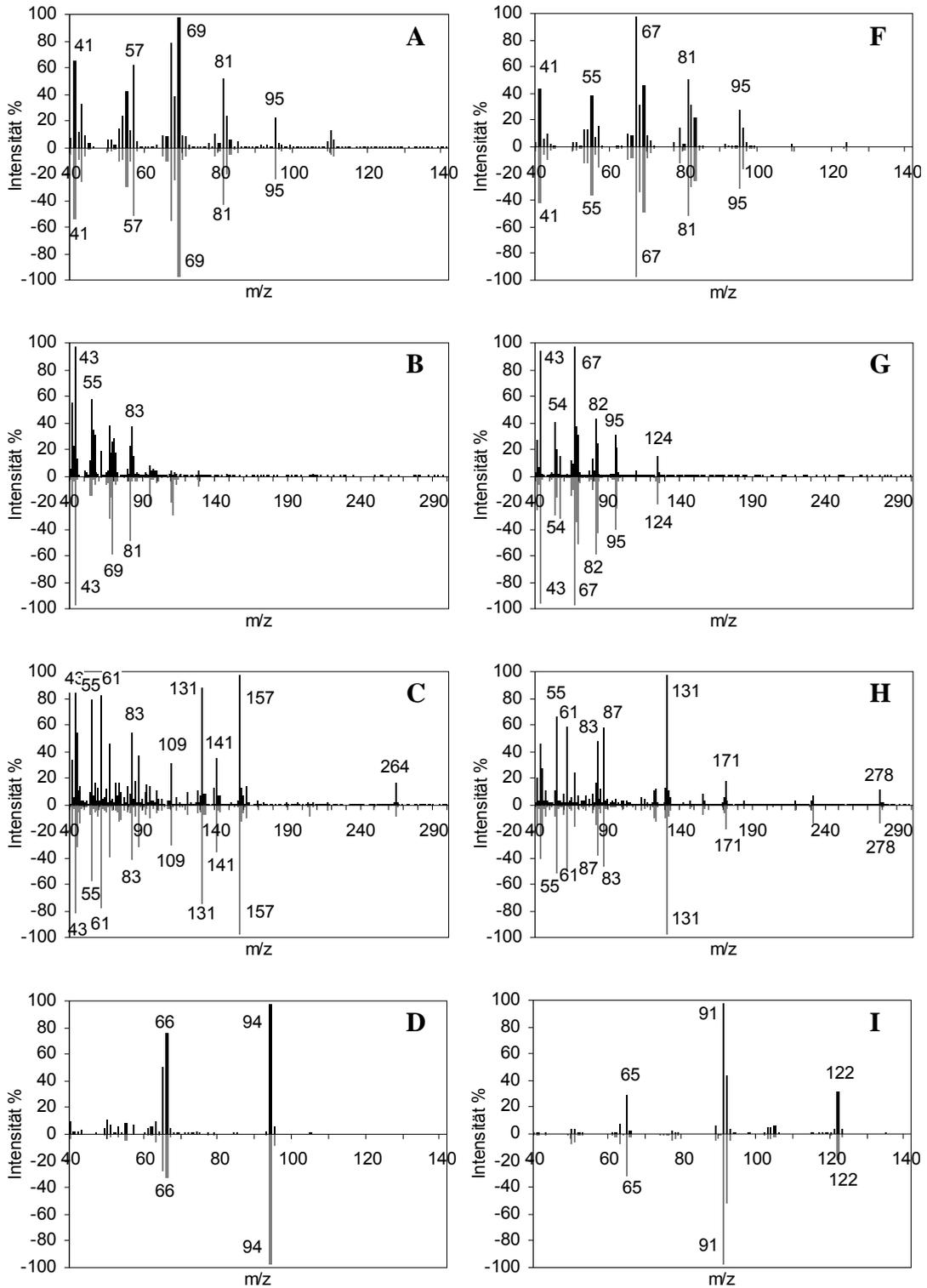


Abb. A.3.5: Abdampfrate von PEA (A) und z-3-Nonen-1-ol (B) von der Körperoberfläche adulter *S. piceifrons*-Weibchen



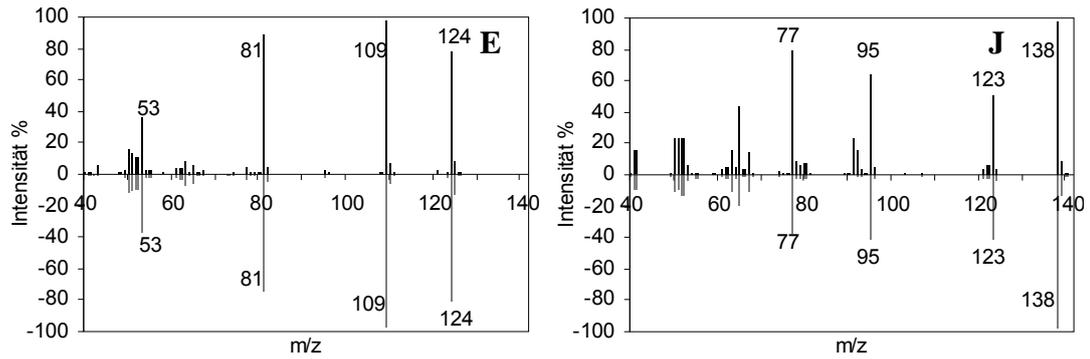


Abb. A.4.1: Vergleich der EI-Massenspektren der tierischen Probe (positive Intensität, schwarz) und der Reinsubstanzen (negative Intensität, grau); z-2-Okten-1-ol (A), z-2-Okten-1-ol-methylester (B), z-2,3-Dimethylthiookten-1-ol-methylester (C), Phenol (D), Guaiacol (E), z-3-Nonen-1-ol (F), z-3-Nonen-1-ol-methylester (G), z-3,4-Dimethylthiononen-1-ol-methylester (H), PEA (I), Veratrol (J)

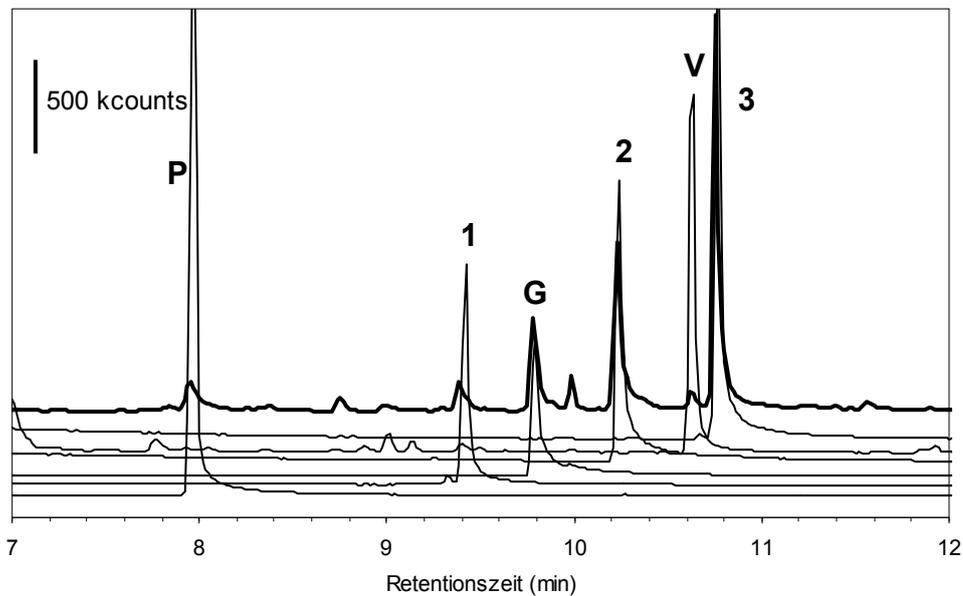


Abb. A.4.2: normalisiertes Totalionenchromatogramm von adulten Männchen (CLSA-Probe von 6 gregären Individuen; dicke Linie) im Vergleich mit Reinsubstanzen (dünne Linien); z-2-Okten-1-ol (1), PEA (2), z-3-Nonen-1-ol (3), Phenol (P), Guaiacol (G), Veratrol (V)

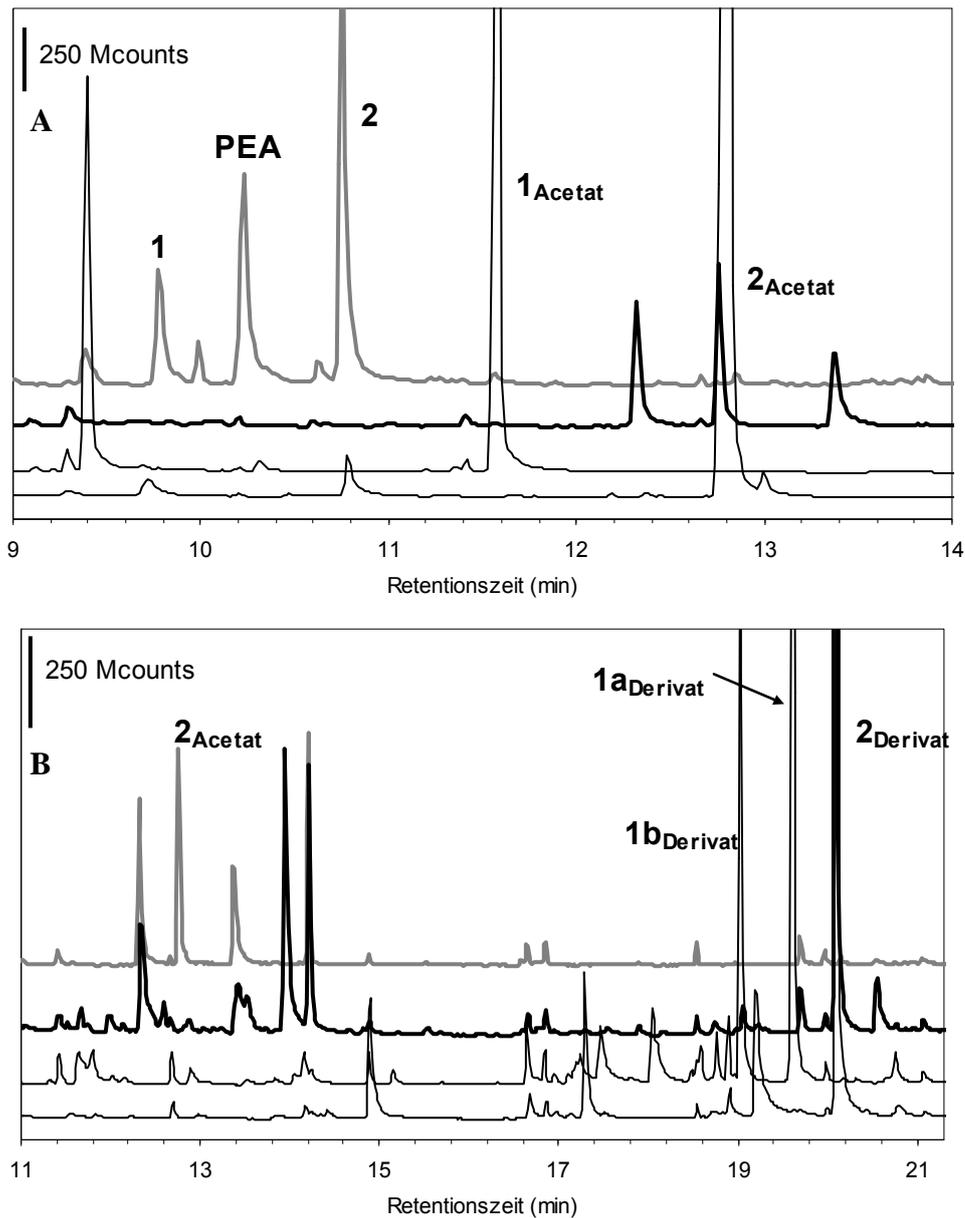


Abb. A.4.3: normalisiertes Totalionenchromatogramm einer CLSA-Probe von geschlechtsreifen gregären *S. piceifrons*-Männchen vor (dicke graue Linie) und nach der Acetylierung (dicke schwarze Linie) (A) bzw. nach der Acetylierung (dicke graue Linie) und nach anschließender DMDS-Derivatisierung (dicke schwarze Linie) (B); im Vergleich die acetylierten und derivatisierten Reinsubstanzen (dünne schwarze Linie); z-2-Okten-1-ol (1), z-3-Nonen-1-ol (2), z-2-Okten-1-ol-methylester (1_{Acetat}), z-2,3-Dimethylthiookten-1-ol-methylester ($1a_{\text{Derivat}}$), z-2,3-Dimethylthiookten-1-ol ($1b_{\text{Derivat}}$), z-3-Nonen-1-ol-methylester (2_{Acetat}), z-3,4-Dimethylthiononen-1-ol-methylester (2_{Derivat})

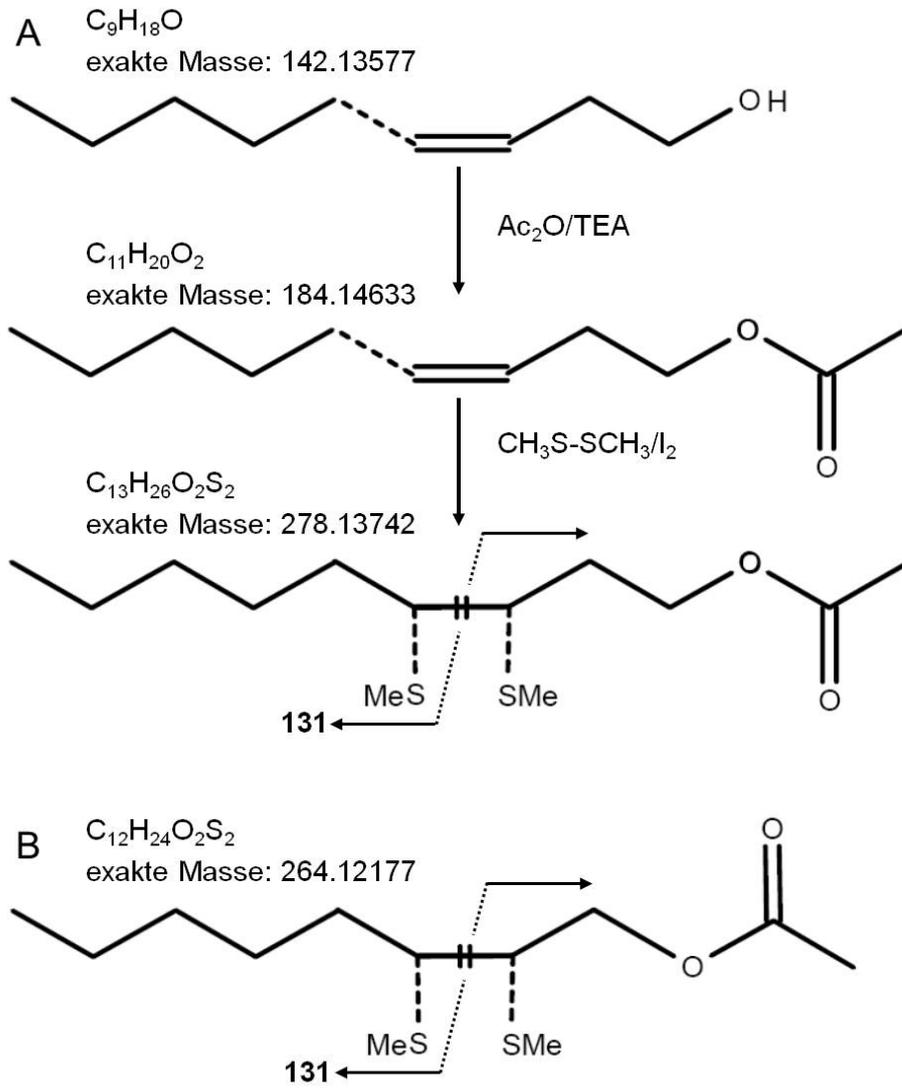


Abb. A.4.4: Addukte der Acetylierung und Derivatisierung von z-3-Nonen-1-ol (A) und z-2-Okten-1-ol (B)

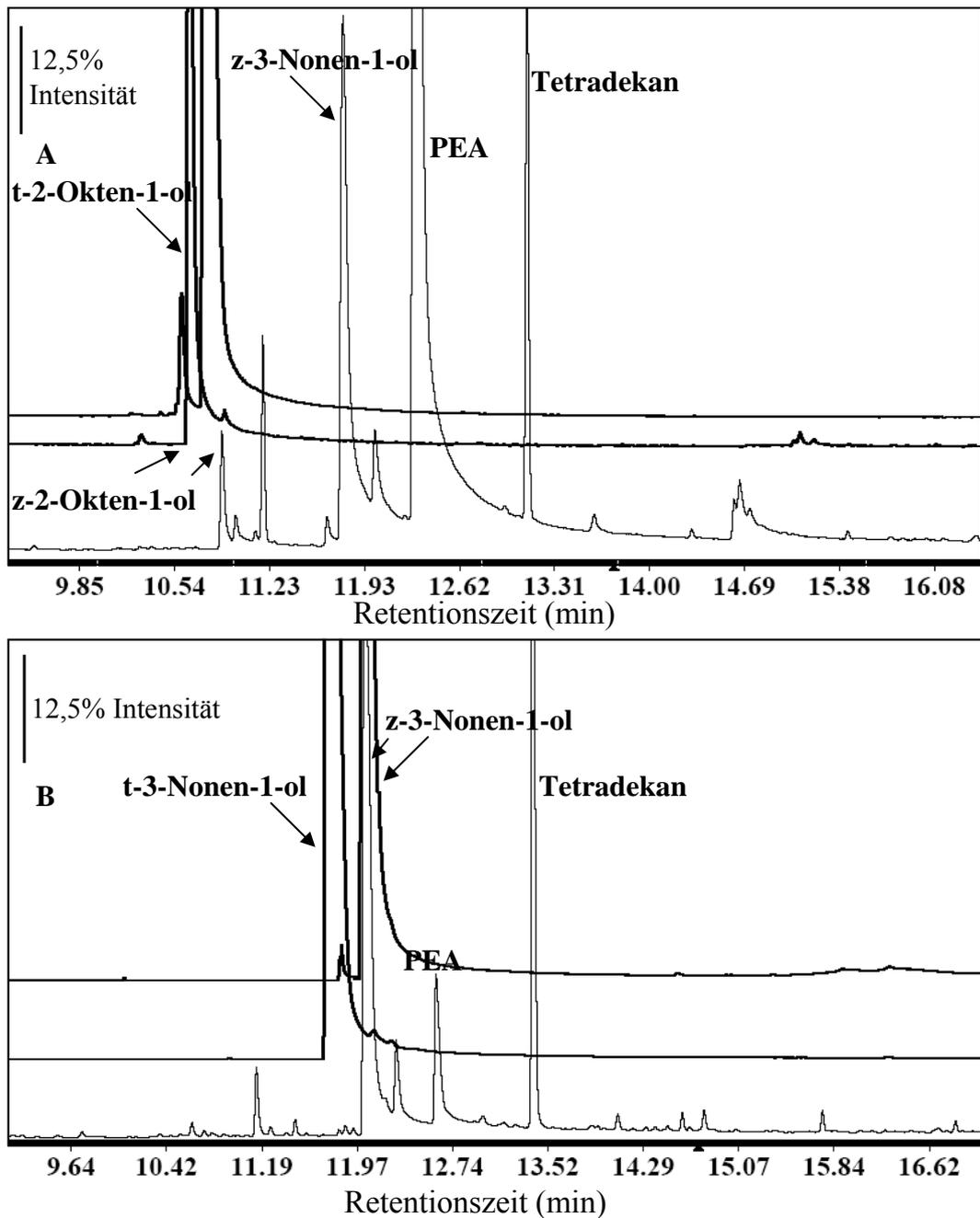


Abb. A.4.5: normalisiertes Totalionenchromatogramm einer CLSA-Probe von geschlechtsreifen gregären *S. piceifrons*-Männchen im Vergleich mit beiden Isomeren der Reinsubstanz 2-Okten-1-ol (A) und 3-Nonen-1-ol (B)

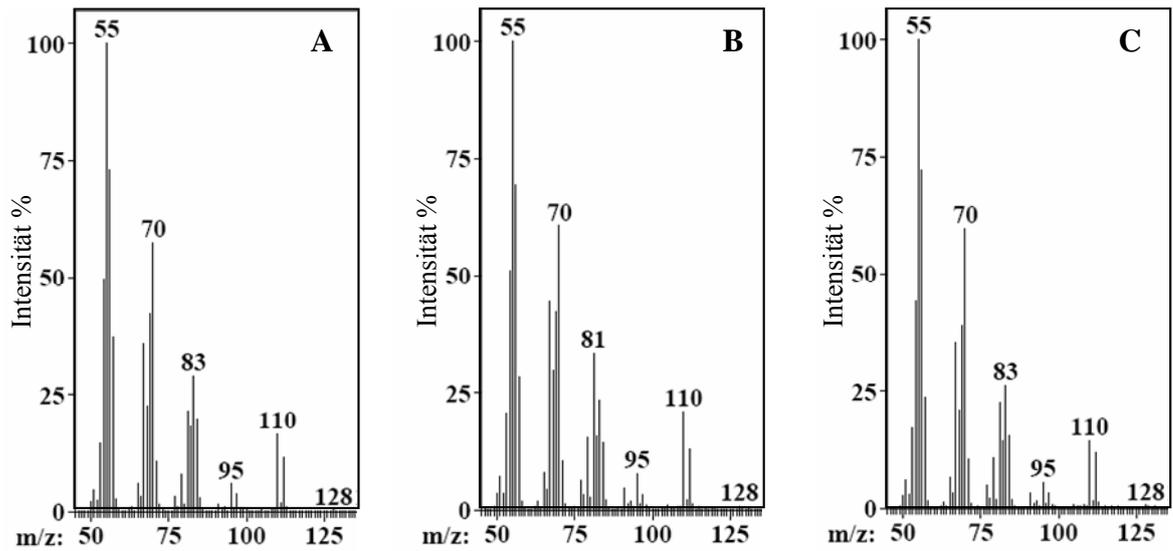


Abb. A.4.6: Vergleich des EI-Massenspektrums der tierischen Probe (B) mit dem cis- (A) / trans- (C) Isomer von 2-Okten-1-ol

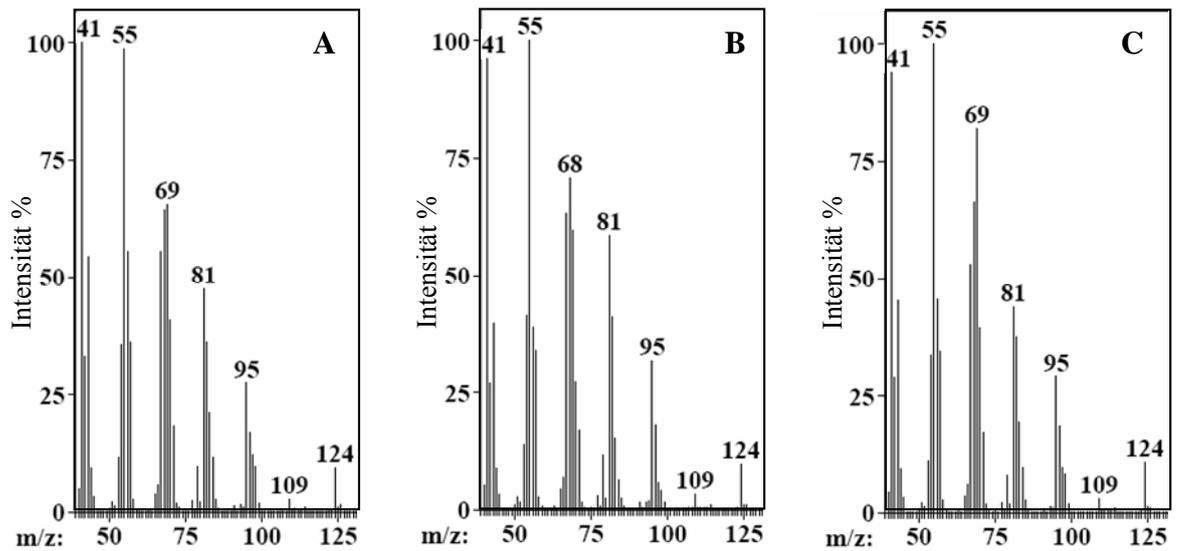


Abb. A.4.7: Vergleich des EI-Massenspektrums der tierischen Probe (B) mit dem cis- (A) / trans- (C) Isomer von 3-Nonen-1-ol

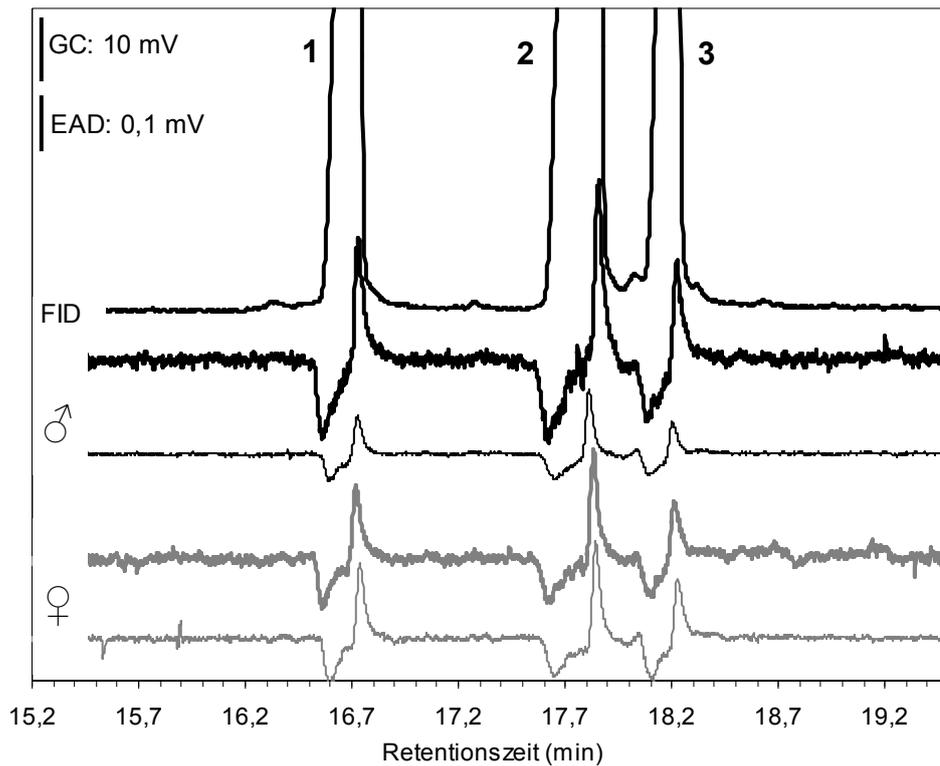


Abb. A.4.8: GC-EAD: Reaktion von subadulten (dünne Linie) und adulten (dicke Linie) *S. piceifrons*-Weibchen- und Männchenantennen auf die Reinsubstanzen z-2-Okten-1-ol (1), PEA (2) und z-3-Nonen-1-ol (3)

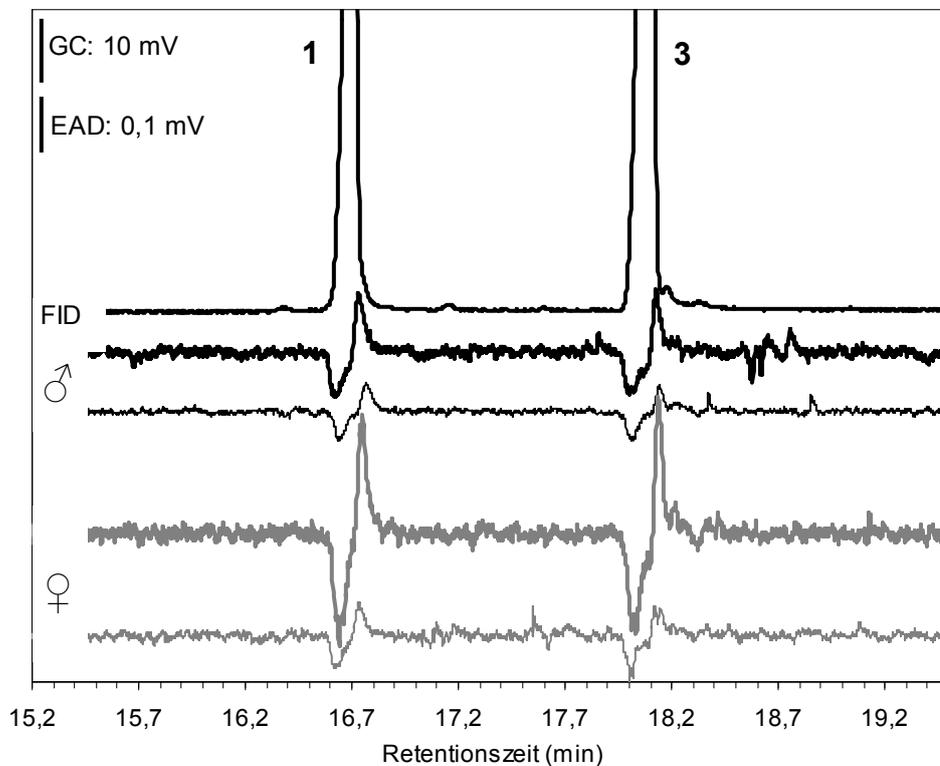


Abb. A.4.9: GC-EAD: Reaktion von subadulten (dünne Linie) und adulten (dicke Linie) *S. piceifrons*-Weibchen- und Männchenantennen auf die Reinsubstanzen t-2-Okten-1-ol (1) und t-3-Nonen-1-ol (3)

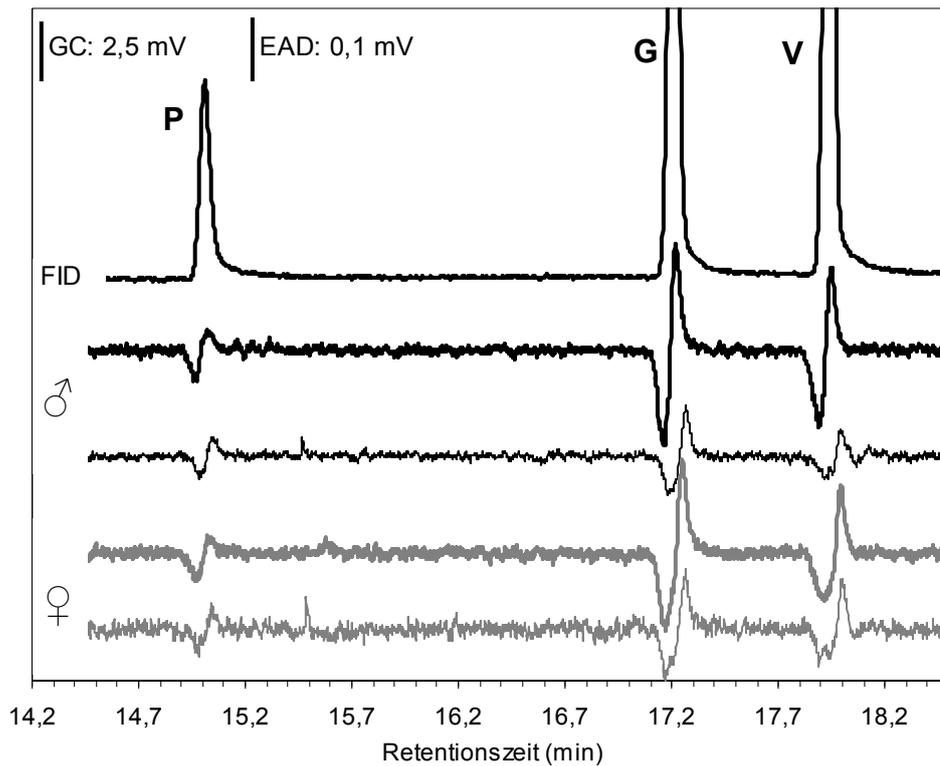


Abb. A.4.10: GC-EAD: Reaktion von subadulten (dünne Linie) und adulten (dicke Linie) *S. piceifrons*-Weibchen- und Männchenantennen auf die Reinsubstanzen Phenol (P), Guaiacol (G) und Veratrol (V)

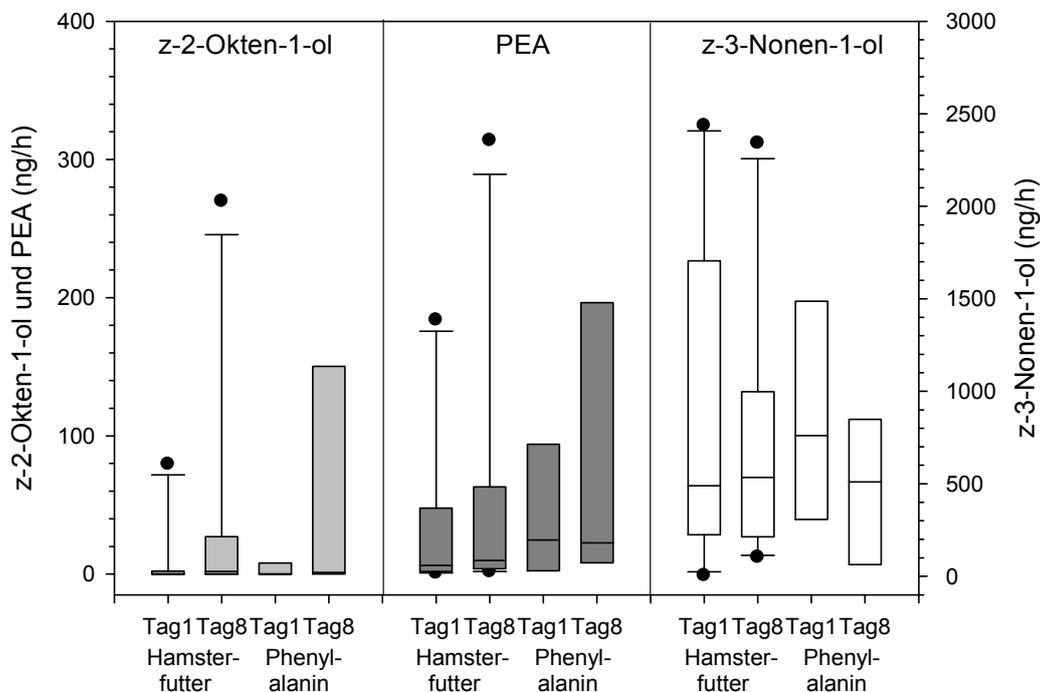


Abb. A.4.11: Einfluss einer 7-tägigen zusätzlichen Fütterung mit Hamsterfütterung oder Phenylalanin auf die Pheromonemission geschlechtsreifer *S. piceifrons*-Männchen

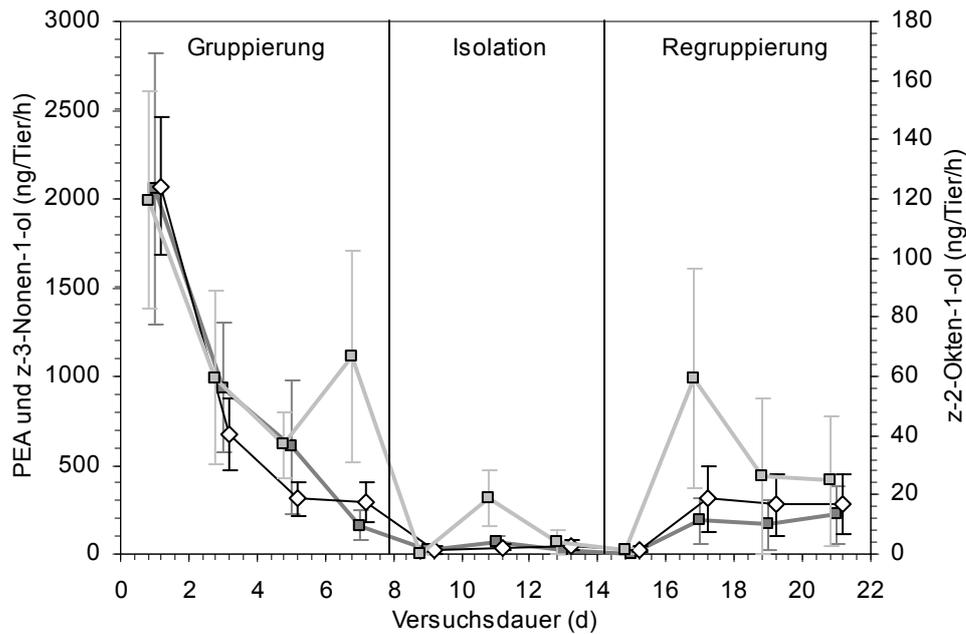


Abb. A.4.12: Änderung der Pheromonemission adulter *S. piceifrons*-Männchen in der CLSA infolge einer Gruppierung in reinen Männchengruppen, Isolation und anschließender 7-tägiger Regruppierung in Männchengruppen; hellgrau: z-2-Okten-1-ol, dunkelgrau: PEA, schwarze Linie, weiße Rauten: z-3-Nonen-1-ol

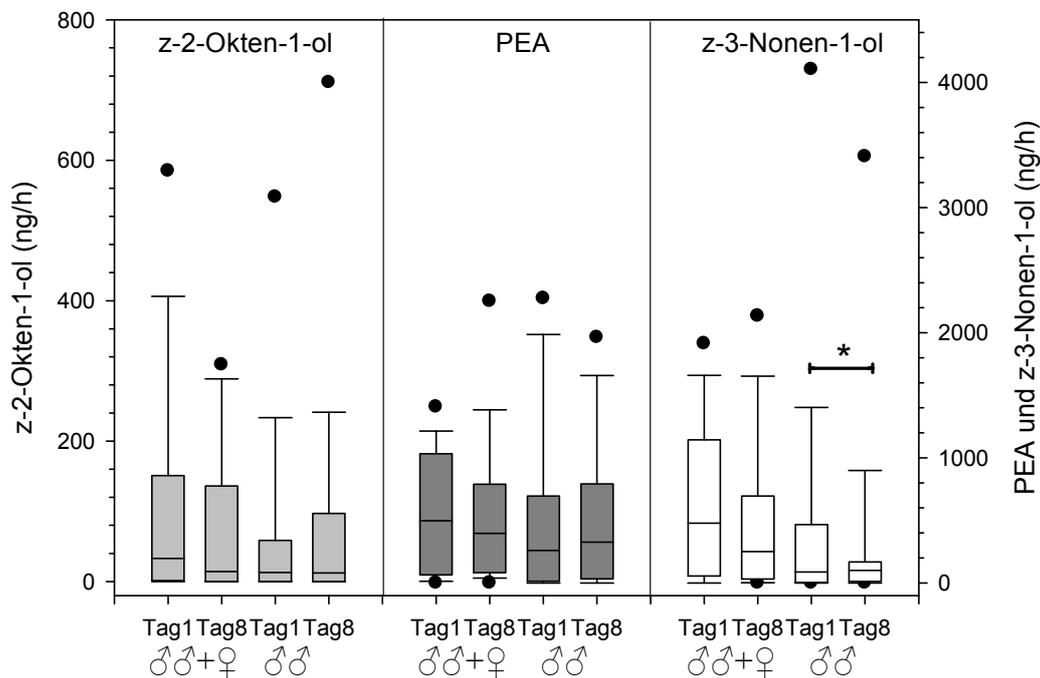


Abb. A.4.13: Einfluss der Gruppierung von *S. piceifrons*-Männchen mit oder ohne adulte *S. piceifrons*-Weibchen auf die Pheromonemission der Männchen

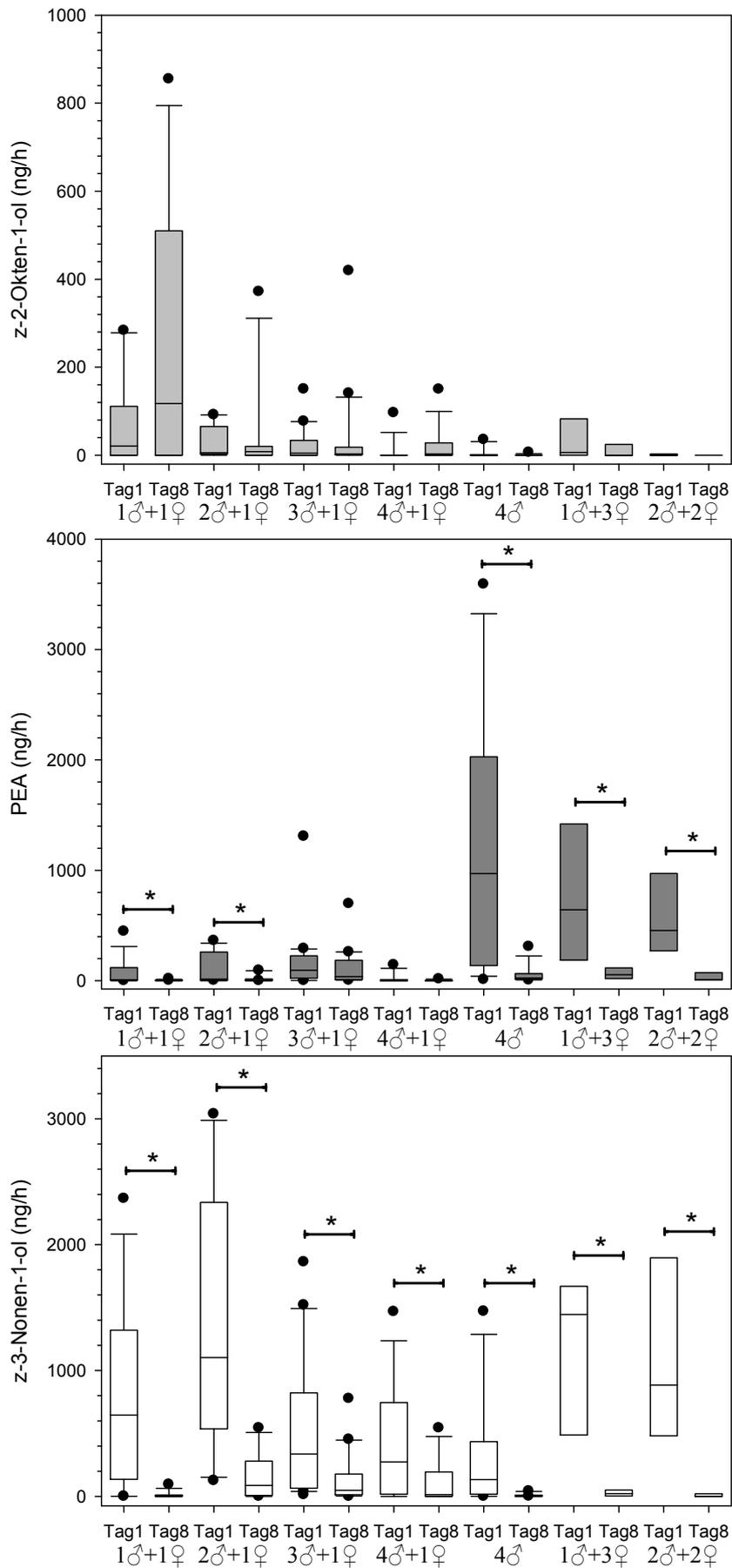


Abb. A.4.14: Einfluss von Geschlechterverhältnis und Populationsdichte auf die Pheromonemission adulter *S. piceifrons* Männchen

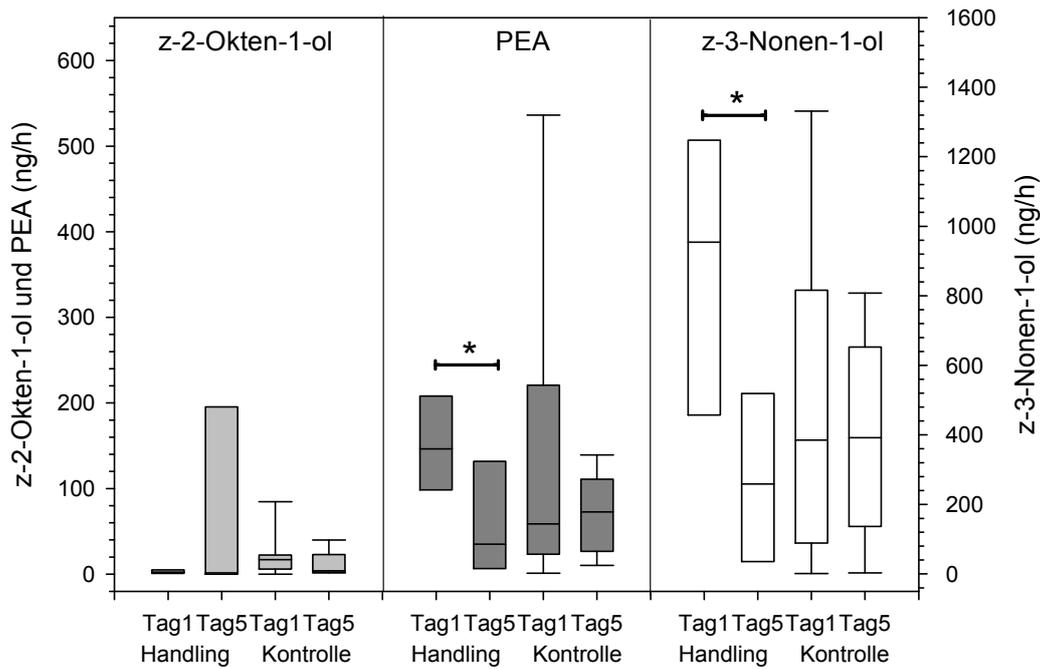


Abb. A.4.15: Einfluss von Stress durch Berührungen auf die Pheromonemission geschlechtsreifer gregärer *S. piceifrons*-Männchen

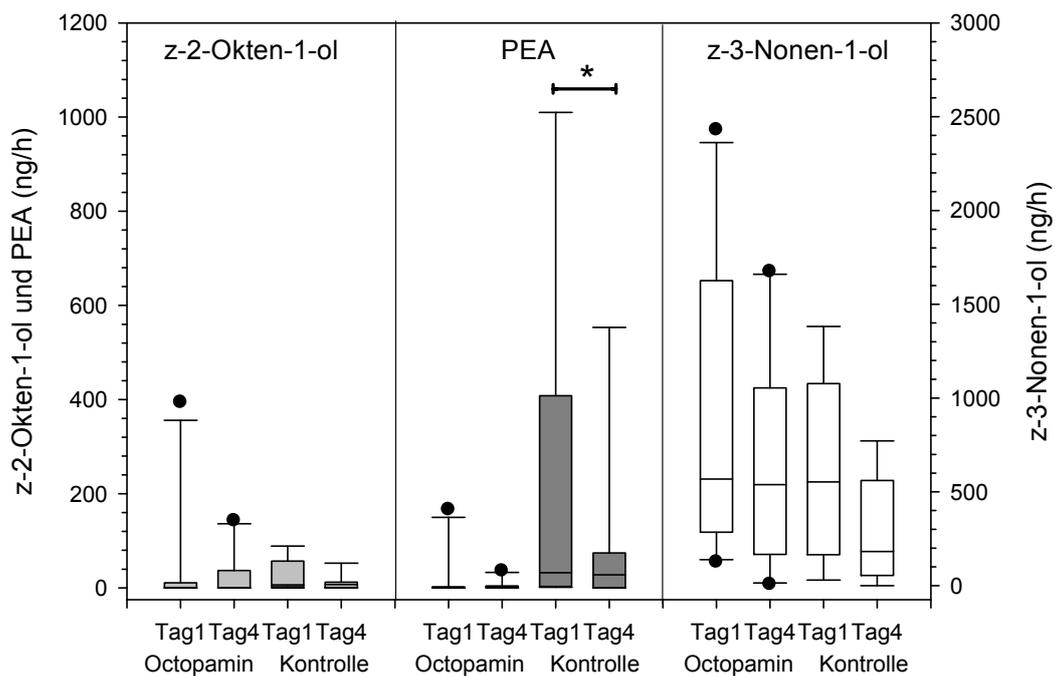


Abb. A.4.16: Wirkung von Octopamin-Injektionen (2 x 50 ng in Ringer) auf die Pheromonemission geschlechtsreifer gregärer *S. piceifrons*-Männchen

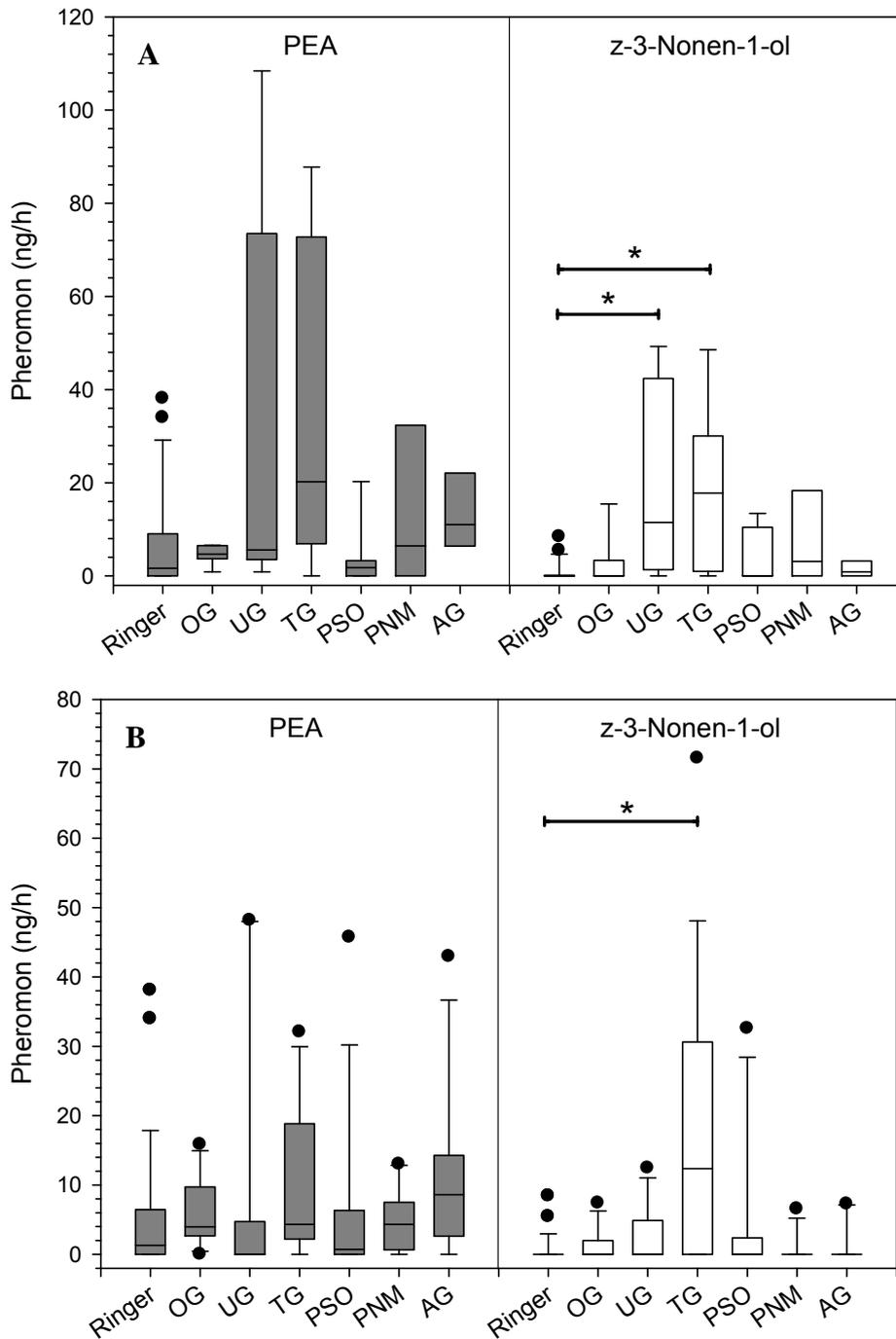


Abb. A.4.17: pheromotropische Wirkung von Peptidextrakten aus dem Nervengewebe adulter gregärer *S. piceifrons*-Weibchen (A) und Männchen (B) bei geschlechtsreifen isolierten *S. piceifrons*-Männchen; Kontrolle: Injektion des Lösungsmittels (Insektenringer)

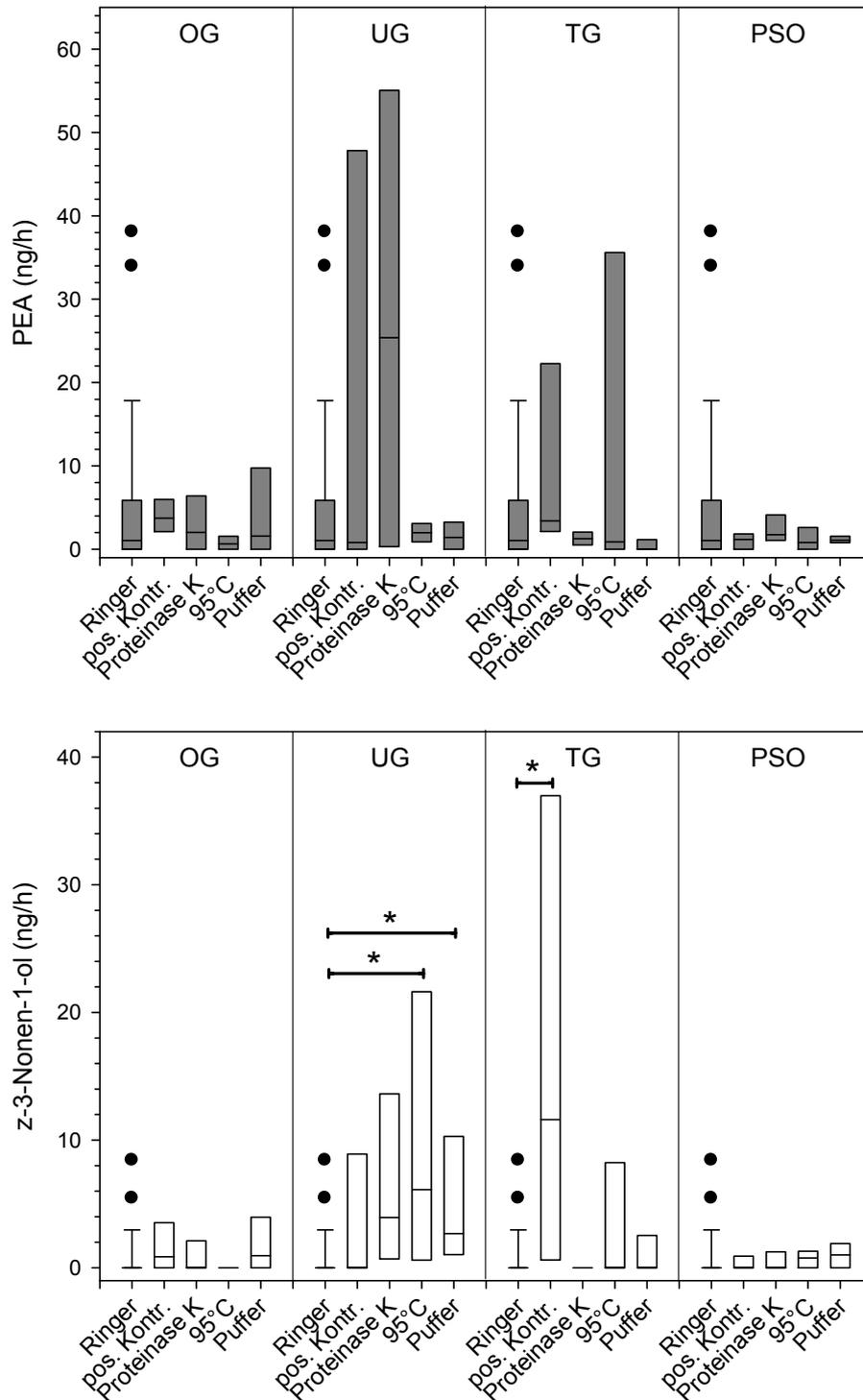


Abb. A.4.18: Beeinflussung der PEA- und z-3-Nonen-1-ol-Emission geschlechtsreifer isolierter *S. piceifrons*-Männchen durch Injektion von Nervengewebeextrakten: unbehandelt (pos. Kontr.), Inkubation mit Proteinase K, Reaktionspuffer (Puffer) oder bei 95 °C; Kontrolle: Injektion des Lösungsmittels (Insektenringer)

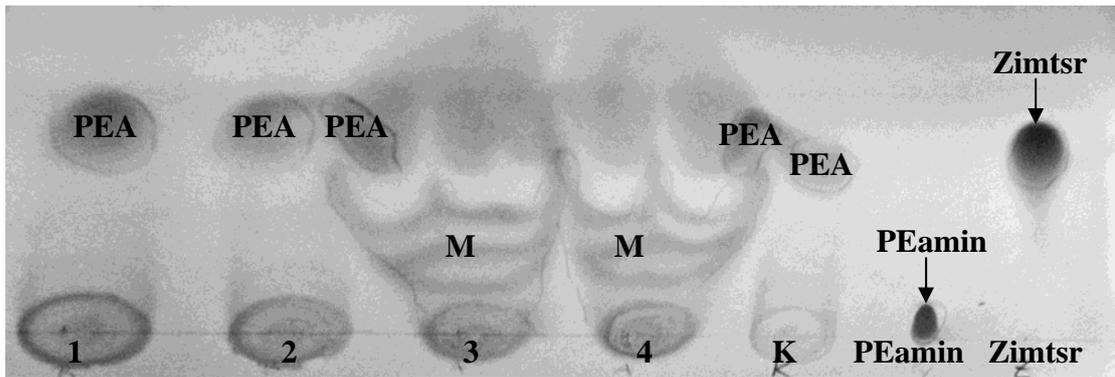


Abb. A.4.19: Dünnschichtplatte zum Nachweis der *in vitro* Biosynthese von PEA aus ^{14}C -Phenylalanin durch die Tibien und Femora der vorderen und mittleren Laufbeine (1, 2) und des Abdomens (3, 4) geschlechtsreifer *S. piceifrons*-Männchen; K: Kontrolle (Inkubationsmedium und PEA); PEamin: Phenylethylamin, Zimtsr.: Zimtsäure, M: mittlere Banden

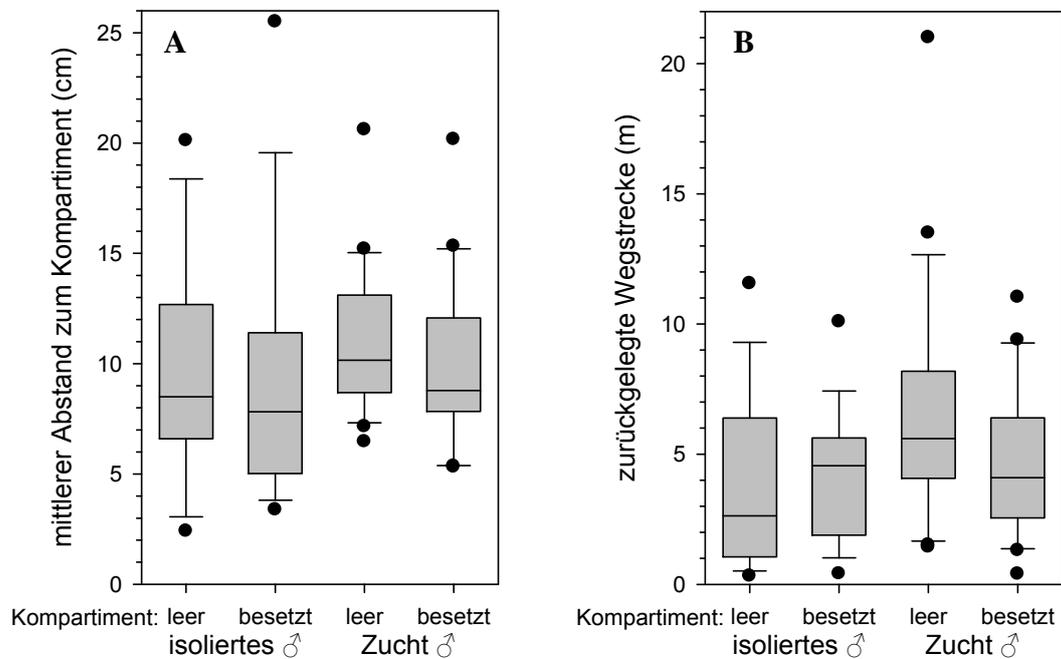


Abb. A.4.20: Verhalten adulter isolierter *S. piceifrons*-Männchen und Männchen aus dem Zuchtkäfig gegenüber einer Heuschreckengruppe; Meidung oder Attraktion dargestellt als mittlerer Abstand zur Gruppe im Kompartiment(A); lokomotorische Aktivität als zurückgelegte Wegstrecke in der Arena (B)

Danksagung

Prof. Dr. Hans-Jörg Ferenz danke ich für die gewährten Freiheiten bei der Ausgestaltung dieses interessanten und vielschichtigen Projektes und die selbstverständliche Nutzung aller Laborgeräte und Räumlichkeiten in seiner Arbeitsgruppe.

Bei Dr. Karsten Seidelmann möchte ich mich für seine Unterstützung in allen technischen und statistischen Fragen bedanken. Seine konstruktive Kritik und Diskussionsbereitschaft waren von unschätzbarem Wert.

Für die geduldige Einweisung, die zahlreichen praktischen Tipps zur Zucht und dem Umgang mit den Milben und der unermüdlichen Bereitschaft über aktuelle Erfolge und Probleme zu diskutieren danke ich Dr. Andreas Wohltmann.

Dipl.-Biol. Heike Weinert, Sigrid Hertel und Eva-Marie Schladitz danke ich sowohl für eine angenehme und freundschaftliche Arbeitsatmosphäre, die technische Unterstützung als auch die Hilfe bei Laborarbeiten und der schweißtreibenden Zucht der Heuschrecken.

Den beiden Arbeitsgruppen Entwicklungsbiologie und Verhaltensbiologie bedanke ich mich für die gute Zusammenarbeit und die Bereitstellung von Mikroskopen und Kamera-Equipment.

Vielen Dank auch nach Mexiko an Mario Poot-Pech für Insider Informationen zur Biologie von *S. piceifrons* und das Sammeln parasitierter Heuschrecken.

Für die schnelle und freundliche Durchführung der gaschromatographischen Analysen möchte ich mich bei Dr. Peter Lindemann und Dr. Aleš Svatoš bedanken. Die Synthese von t-3-Nonen-1-ol und z-2-Okten-1-ol zur Analyse der Stereoisomerie hat freundlicher Weise Prof. Dr. Rene Csuk durchgeführt. Einen herzlichen Dank möchte ich auch an Dr. Reinhard Gerlach richten, der nicht nur mich sondern auch die Heuschrecken freundlich in der Strahlenklinik empfangen hat. Für die Hilfe beim Exkurs in die Heuschrecken-Genetik möchte ich mich bei Prof. Dr. Hannes Kaatz und Dr. Silvio Erler bedanken.

Ein großer Dank gebührt auch meinen Freunden, die durch motivierende Worte sowie zahlreiche Kommentare und Anregungen zum Manuskript zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Mein letzter, aber sehr großer Dank gilt meiner Familie, die stets an mich glaubte und mich während der letzten Jahre uneingeschränkt mit all ihrer Liebe und Geduld unterstützt hat.

Vielen Dank!

Lebenslauf

Persönliche Informationen

Name: Christiane Stahr
Geburtsdatum: 18.06.1983
Geburtsort: Halle (Saale)
Adresse: Holbeinstraße 10
06118 Halle (Saale)

Schulbildung

07/1990 - 06/1994 Grundschule in Halle (Saale)
07/1994 - 06/2003 Johann-Gottfried Herder Gymnasium, Halle (Saale)
Abschluß: Abitur

Studium

10/2003 - 01/2009 Studium der Biologie an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Diplomarbeit: „Untersuchungen zur Pheromonphysiologie bei männlichen *Schistocerca americana* (Drury 1773)“
Abschluss: Diplom-Biologin
05/2009 - heute Promotionsstudium an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg; Naturwissenschaftliche Fakultät I; Institut für Biologie; Abteilung Tierphysiologie

Beruflicher Werdegang

05/2009 - 05/2013 wissenschaftliche Mitarbeiterin an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg; Naturwissenschaftliche Fakultät I; Institut für Biologie; Abteilung Tierphysiologie

Halle (Saale), den

Christiane Stahr

Eigenständigkeitserklärung

Hiermit versichere ich eidesstattlich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfasst und keine anderen als die im Text angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Textstellen, die aus verwendeten Werken wörtlich oder inhaltlich übernommen wurden, sind als solche kenntlich gemacht.

Weiterhin erkläre ich, dass diese Arbeit von mir bisher weder an der Naturwissenschaftlichen Fakultät I - Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg noch einer anderen wissenschaftlichen Einrichtung zum Zweck der Promotion vorgelegt wurde.

Ich habe mich bisher weder an dieser noch an einer anderen Universität um einen Doktorgrad beworben.

Halle (Saale), den

Christiane Stahr