

**Life History and Mating Behaviour
of the Scorpionfly
Panorpa alpina Rambur (Mecoptera):
Choice and Strategy**

With Remarks on the Methods of Causal Modeling

**Lebensgeschichte und Paarungsverhalten
der Skorpionsfliege
Panorpa alpina Rambur (Mecoptera):
Wahl und Strategie**

**Mit Anmerkungen zu den Methoden der kausalen
Modellierung**

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Gerhild Bornemann

aus

Melle

Bonn 2012

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Rheinischen-Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.

1. Gutachter: Prof. Dr. K. P. Sauer

2. Gutachter: Prof. Dr. W. Alt

Tag der Promotion: 17. 12. 2012

Erscheinungsjahr: 2013

Abstract

Zusammenfassung

Life history theory bases on the fundamental assumption that the behaviour of living things at any time of their lives aims at the maximisation of their reproductive success. The present thesis adopts this assumption, which is in accordance with the flexibility of the condition-dependent mating behaviour of scorpionfly males. Their mating strategy can be composed of two or three different tactics, one of which involves the energy consuming production of salivary secretions as nuptial gifts. The choice of the actual tactic is an adaptation of the behaviour to the current situation.

As the mating behaviour of the scorpionfly *Panorpa alpina* was yet unknown the study started with lifetime observations of test populations that were assigned to different nutrient regimes. They showed that this species is mainly diurnal and both sexes mate repeatedly. Besides, the results indicated that males and females are cryptically choosy and that females also exert precopulatory choice.

During observation only two of the known tactics of scorpionfly males were recorded. A mate choice experiment, in which differently nourished individuals were mated in all possible combinations, revealed that the males apply a third tactic, which has not been described before. For the analysis of the experimental data, in addition to conventional methods like ANOVA and ANCOVA, structural equation models have been used to compare different hypotheses about choice and strategy. Both kinds of methods unanimously produce the result that precopulatory and cryptic choice occur in males as well as females. Also both sexes behave strategically, i.e. they adjust their behaviour to their own body condition. It can be gathered from the results that male behaviour changes along a gradient of nutritional states. Behaviour ranges from indiscrimination shown by males of very low nutritional state and cryptic choice in the literal sense shown by males of average nutritional state, to the newly discovered tactic called adjusted paternal effort, which is shown by males of very good nutritional state. Such well nourished males the more reduce the volume of the salivary secretions that they produce and feed to the female during copulation, the better nourished the respective female is. This tactic is closely connected to the behaviour of the females that grow increasingly indiscriminate with increasing nutritional state. Moreover, when mating with well fed males, females generally are less restrictive. Thus, well fed males can expect a high pay off despite their reduced investment.

Die Theorie der Lebensgeschichte basiert auf der grundsätzlichen Annahme, dass das Verhalten von Lebewesen zu jedem Zeitpunkt ihres Lebens darauf ausgerichtet ist, den eigenen Reproduktionserfolg zu maximieren. Diese Annahme ist auch die Basis der vorliegenden Arbeit, da sie sich mit der bekannten Flexibilität des konditions-abhängigen Paarungsverhaltens von Skorpionsfliegenmännchen gut in Übereinstimmung bringen lässt. Ihre Paarungsstrategie kann sich aus bis zu drei verschiedenen Taktiken zusammensetzen, von denen eine die energieaufwändige Produktion von Sekreten als Paarungsgeschenk beinhaltet. Die Wahl der Taktik ist eine Anpassung des Verhaltens an die aktuelle Situation.

Da zum Paarungsverhalten der Skorpionsfliege *Panorpa alpina* noch keine Daten vorlagen, begann die Untersuchung mit Lebenszeitbeobachtungen von Versuchspopulationen unter verschiedenen Nahrungsbedingungen. Es zeigte sich, dass diese Art hauptsächlich bei Tage aktiv ist und beide Geschlechter sich mehrfach verpaaren. Die Ergebnisse lieferten außerdem Hinweise auf ein kryptisches Wahlverhalten bei Männchen und Weibchen, sowie präkopulatorische Wahl der Weibchen.

Während der Beobachtung wurden nur zwei der drei bei Skorpionsfliegenmännchen bekannten Paarungstaktiken festgestellt. In einem Partnerwahlexperiment, in dem verschieden ernährte Individuen in allen Kombinationen miteinander verpaart wurden, stellte sich jedoch heraus, dass die Männchen eine weitere, bislang noch nicht beschriebene Taktik anwenden. Bei der Auswertung des Experimentes kamen neben den üblichen Methoden wie ANOVA und ANCOVA auch Strukturmodelle zur Anwendung, mit denen verschiedene Hypothesen über Wahl und Strategie vergleichend überprüft werden konnten. Beide Verfahrensweisen führten übereinstimmend zu dem Ergebnis, dass sowohl Männchen wie auch Weibchen präkopulatorisch und kryptisch wählen. Außerdem verhalten sich beide Geschlechter strategisch, d.h. sie passen ihr Verhalten an ihren eigenen Zustand an. Aus den Ergebnissen lässt sich ableiten, dass sich das Verhalten der Männchen entlang eines Gradienten des Ernährungszustandes verändert. Die Spannweite reicht von Wahllosigkeit bei sehr schlecht ernährten Männchen, über kryptische Wahl im klassischen Sinne bei durchschnittlich ernährten Männchen, bis hin zu der bisher noch nicht beschriebenen Taktik, dem angepassten väterlichen Aufwand, bei sehr gut ernährten Männchen. Diese verringern das Volumen der von

The results indicate that the pay off of a specified behaviour depends strongly on the interplay of male and female behaviour. Therefore, it is important to include both sexes when studying choice mechanisms. As the behaviour of both sexes is governed by their own state and the state of the partner and as these are possibly both assessed by multiple cues, it is imperative to conduct detailed analyses to understand mating behaviour. With regard to that the methods of statistical modelling are beneficial because the flexible models allow applying more realistic model structures that can be tested statistically in addition to the tests addressing the explanatory value.

ihnen produzierten und den Weibchen präsentierten Geschenke umso mehr, je besser ernährt das Weibchen ist, mit dem sie sich paaren. Diese Taktik ist eng mit dem Verhalten der Weibchen verknüpft, bei denen der Grad der kryptischen Wählerischeit mit einer Verbesserung ihres Ernährungszustandes abnimmt. Zudem sind sie bei Zusammentreffen mit sehr gut ernährten Männchen generell weniger restriktiv, so dass ein sehr gut ernährtes Männchen trotz verringerter Investition eine hohe Auszahlung erwarten kann.

Die Auszahlung, die ein Verhalten einbringt, ist also stark von den Wechselwirkungen zwischen Männchen- und Weibchenverhalten bestimmt. Daher ist es wichtig, bei der Untersuchung von Wahlmechanismen beide Seiten mit einzubeziehen. Da das gezeigte Verhalten außerdem bei beiden Geschlechtern vom eigenen sowie dem Zustand des Partners abhängt, die möglicherweise beide anhand von mehreren Merkmalen eingeschätzt werden, sind detaillierte Analysen für das Verständnis des Wahlverhaltens unumgänglich. In dieser Hinsicht sind die Methoden der kausalen Modellierung vorteilhaft, weil die flexible Modellstruktur wirklichkeitsnähere Modellierungen erlaubt und sie, neben dem Erklärungswert der Variablen, auch die angenommene Kausalstruktur einer statistischen Überprüfung zugänglich machen.



"We shall pick up an existence by its frogs"

Charles Fort (1931): Lo!

Contents

Inhalt

Section I

Introduction

Einleitung

Chapter I

Theoretical Background

Theoretische Grundlagen

Life Histories and Lifetime Observations

Lebensgeschichten und Lebenszeitbeobachtungen..... 17

Research Questions

Fragestellungen..... 18

The Knowledge about *P. vulgaris* as Guideline
for the Work on the Life History of *P. alpina*

Das Wissen über *P. vulgaris* als Leitlinie

für die Arbeit über die Lebensgeschichte von *P. alpina*..... 19

Chapter II

An Introduction to Statistical Modeling

Einführung in die statistische Modellierung

Correlation

Korrelation..... 20

Path Analysis and Structural Equation Modeling:

Methods and Development in their historical Context

Pfadanalysen und Strukturmodelle:

Methoden und Entwicklung im historischen Kontext..... 21

Box 1: Path Analysis

Box 1: Pfadanalyse..... 23

Box 2: Structural Equation Modeling

Box 2: Strukturmodelle..... 27

Box 3: Directional Separation

Box 3: Direktionale Separation..... 30

Terminology

Terminologie..... 31

Causality

Kausalität..... 32

The Benefits of Statistical Modeling:

Examining Systems instead of Individual Processes

Die Vorteile statistischer Modellierung:

Untersuchung von Systemen an Stelle von isolierten Prozessen..... 33

Section II

Material and Methods
Material und Methoden

Chapter I

Test Animals
Versuchstiere

The Scorpionfly *Panorpa alpina* Rambur

Die Skorpionsfliege *Panorpa alpina* Rambur..... 39

Breeding Protocol

Zuchtprotokoll..... 40

Chapter II

Lifetime Observations

Lebenszeitbeobachtungen

Performance of Observations

Durchführung der Beobachtung..... 42

Data

Daten..... 43

Statistics

Statistik..... 45

Chapter III

Male Choice Experiment

Männchenwahlexperiment

Performance of the Experiment..... 46

Durchführung des Experiments

Data

Daten..... 48

Statistics

Statistik..... 48

Section III

Results

Ergebnisse

Part I

Lifetime Observations

Lebenszeitbeobachtungen

Chapter I

Working Hypotheses

Arbeitshypothesen

The Life History of *P. vulgaris* as a Model
for the Life History of *P. alpina*

Die Lebensgeschichte von *P. vulgaris* als Modell
für die Lebensgeschichte von *P. alpina*..... 53

Chapter II

Ethogram

Ethogramm

Description of the Mating Behaviour of *P. alpina*Beschreibung des Paarungsverhaltens von *P. alpina*..... 55Description of the Foraging Behaviour of *P. alpina*Nahrungssuche und Fressverhalten von *P. alpina*..... 57

Plate I: Illustrations

Tafel I: Illustrationen..... 59

Chapter III

Exploratory Analysis of Observational Data

Explorative Analyse der Beobachtungsdaten

Differences between Test Populations: Males

Unterschiede zwischen den Versuchspopulationen: Männchen..... 65

Differences between Test Populations: Females

Unterschiede zwischen den Versuchspopulationen: Weibchen..... 68

Relationships among Life History Traits

Zusammenhänge zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen..... 70

Chapter IV

Confirmatory Analysis of Observational Data

Konfirmatorisch Analyse der Beobachtungsdaten

Causal Model with Lifetime Measures: Males

Kausalmodell mit Lebenszeitmaßen: Männchen..... 85

Causal Model with Lifetime Measures: Females

Kausalmodell mit Lebenszeitmaßen: Weibchen..... 88

Causal Model with State Measures

Kausalmodell mit Zustandsmaßen..... 92

Chapter V

Conclusions I

Schlussfolgerungen I

Interpretation of the Exploratory Analysis: Males

Auswertung der explorativen Analyse: Männchen..... 94

Interpretation of the Confirmatory Analysis: Males

Auswertung der konfirmatorischen Analyse: Männchen..... 98

Interpretation of the Exploratory Analysis: Females

Auswertung der explorativen Analyse: Weibchen..... 101

Interpretation of the Confirmatory Analysis: Females

Auswertung der konfirmatorischen Analyse: Weibchen..... 102

Interpretation of the Confirmatory Analysis: State Measures

Auswertung der konfirmatorischen Analyse: Zustandsmaße..... 104

Limitations

Grenzen der Aussagefähigkeit..... 105

Summary: Life History	
Zusammenfassung: Lebensgeschichte.....	110
Remarks on Methods	
Bemerkungen zu den Methoden.....	112
Section III	
Results	
Ergebnisse	
Part II	
Male Choice Experiment	
Experiment zur Männchenwahl	
Chapter I	
Working Hypotheses	
Arbeitshypothesen	
Experimental Refinement of Observational Results	
Experimentelle Überprüfung der Beobachtungsergebnisse.....	115
Chapter II	
Expectations	
Erwartungen	
Basics	
Grundlegendes.....	117
Differences between the Mean Invested Volumes	
Unterschiede zwischen den mittleren investierten Volumina.....	118
Slope Differences in the Determination of the Invested Volume	
Steigungsunterschiede bei der Bestimmung des investierten Volumens.....	120
Influence of Female Age	
Einfluss des Alters der Weibchen.....	123
Strategic Behaviour	
Strategisches Verhalten.....	125
The Determination of Copulation Duration	
Die Bestimmung der Kopulationsdauer.....	126
Deviations from Expectations implicit in Group Structures	
In den Gruppenstrukturen implizite Abweichungen von den Erwartungen.....	127
Chapter III	
Outcome of the Experimental Treatment	
Wirkung der experimentellen Behandlung	
Nutritional State and Female Age	
Ernährungszustand und Weibchenalter.....	128
Chapter IV	
Conventional Analysis of Experimental Data	
Konventionelle Analyse der experimentellen Daten	
Determination of Male Investment	
Bestimmung der Männcheninvestition.....	131

Determination of Copulation Duration	
Bestimmung der Kopulationsdauer.....	142

Chapter V

Confirmatory Analysis of Experimental Data

Konfirmatorische Analyse der experimentellen Daten

Statistical Modeling with LISREL

Statistische Modellierung mit LISREL.....	155
-------------------------------------------	-----

Estimation with the maximum Number of free Parameters

Schätzung mit der maximalen Anzahl freier Parameter.....	156
----------------------------------------------------------	-----

Model Adaptation according to the Hypothesized Scenarios

Modellanpassung in Übereinstimmung mit den Ausgangshypothesen.....	158
--------------------------------------------------------------------	-----

Chapter VI

Timing of Choice

Zeitpunkt der Wahl

Conventional Analysis

Konventionelle Analyse.....	165
-----------------------------	-----

Determination of the Volume of the First Salivary Mass

Bestimmung des Volumens des ersten Sekretes.....	167
--------------------------------------------------	-----

Determination of the Volume of the Subsequent Salivary Masses

Bestimmung des Volumens der folgenden Sekrete.....	172
----------------------------------------------------	-----

Determination of Copulation Duration

Bestimmung der Kopulationsdauer.....	182
--------------------------------------	-----

Confirmatory Analysis

Konfirmatorische Analyse.....	189
-------------------------------	-----

Number of Unsuccessful Encounters

Anzahl nicht erfolgreicher Zusammentreffen.....	194
-------------------------------------------------	-----

Chapter VII

Conclusions II

Schlussfolgerungen II

Interpretation of the Conventional Analysis:

Determination of the Total Saliva Volume invested by Males

Auswertung der konventionellen Analyse:

Bestimmung des von den Männchen investierten Gesamtvolumens.....	195
------------------------------------------------------------------	-----

Interpretation of the Conventional Analysis:

Determination of Copulation Duration

Auswertung der konventionellen Analyse:

Bestimmung der Kopulationsdauer.....	199
--------------------------------------	-----

Interpretation of the Confirmatory Analysis

Auswertung der konfirmatorischen Analyse.....	200
-----------------------------------------------	-----

Splitted Male Investment: Timing of Choice

Zerlegung der Männcheninvestition: Zeitpunkt der Wahl.....	204
------------------------------------------------------------	-----

Summary

Zusammenfassung.....	210
----------------------	-----

Remarks on Methods: Random Experiments	
Bemerkungen zu den Methoden: Zufallsexperimente.....	213
Remarks on Methods: Explanatory Value and Structure	
Bemerkungen zu den Methoden: Erklärungswert und Struktur.....	216
Section IV	
Conclusions	
Diskussion	
Chapter I	
Theoretical Framework	
Der theoretische Rahmen	
Mate Choice	
Partnerwahl.....	223
The Role of Phenotypic Plasticity in the Evolution of Behaviour	
Die Rolle der phänotypischen Plastizität bei der Evolution des Verhaltens.....	227
Implications of Modularity on the Evolution of Behaviour	
Auswirkungen von Modularität auf die Evolution des Verhaltens.....	232
Chapter II	
Summary: Life History of <i>P. alpina</i>	
Zusammenfassung: Lebensgeschichte von <i>P. alpina</i>	
Foraging Behaviour	
Nahrungserwerb.....	236
Mating Behaviour	
Paarungsverhalten.....	237
Chapter III	
The Classification of the Results within the Prevailing Knowledge	
Die Einordnung der Ergebnisse in das vorhandene Wissen	
The Mating Systems of the Middle European Scorpionflies	
Die Paarungssysteme der mitteleuropäischen Skorpionsfliegen.....	251
An Attempted Reconstruction of the Evolution of Scorpionfly Mating Systems	
Eine versuchsweise Rekonstruktion der Evolution der Paarungssysteme der Skorpionsfliegen.....	257
Chapter IV	
Closing Remarks on Methodology	
Abschließende Bemerkungen zur Methodologie	
Why Methods developed for the Social Sciences are applicable to Problems in Organismal Biology	
Warum Methoden aus den Sozialwissenschaften auf Probleme in der Biologie übertragbar sind.....	263
Theory Maturation and the Necessity to find a Compromise between the Recording of Complexity and the Claims of Philosophy of Science	
Theorienreifung und die Notwendigkeit eines Kompromisses zwischen der Erfassung von Komplexität und den Forderungen der Wissenschaftsphilosophie.....	265

Chapter V

Résumé	
Resümee.....	268

Appendix / Anhang

A References	
A Literatur.....	275
B LISREL Syntax	
B LISREL Syntax.....	284
C Matlab Syntax	
C Matlab Syntax.....	296
D Acknowledgements	
D Danksagung.....	298

Section I
Introduction
Einleitung

Chapter I

Theoretical Background

Theoretische Grundlagen

“Why study life histories? Life histories lie at the heart of biology; no other field brings you closer to the underlying simplicities that unite and explain the diversity of living things and the complexities of their life cycles. Fascinating in themselves, life histories are also the keys to understanding related fields. Life history theory is needed to understand the action of natural selection, a central element of evolution, the only theory that makes sense of all of biology.”

STEPHEN C. STEARNS (1992): The evolution of life histories

Life Histories and Lifetime Observations

Lebensgeschichten und Lebenszeitbeobachtungen

Life history theory claims that the study of life histories should involve the examination of all organismal traits which contribute to the variation in the reproductive success of the individuals in a population (STEARNS 1992, 2000). This requires an extensive observation of populations that includes all stages of life. Selection is the outcome of processes that operate throughout the complete life span of an individual. Thus, studying life histories means to study the processes of selection in all their facets. Mating behaviour deserves particular attention being the point where sexual selection potentiates the effects of natural selection (SAUER 1996). Therefore, the species used in life history studies should be chosen with respect to both the measurability of traits that are subject to natural selection and the measurability of traits that are subject to sexual selection. The exploration of several species of the genus *Panorpa* has shown their suitability for life history studies combining an easily observable foraging behaviour with a resource-dependent mating behaviour that allows assessing choosiness and investment of both sexes (SAUER 2002).

A point that should also be carefully considered is the choice of a research method. Taking into account that life history research is concerned with all traits that influence the reproductive success of an individual during all of its life, lifetime observations have to be the method of

Die Theorie der Lebensgeschichte fordert bei der Erforschung von Lebensgeschichten alle Merkmale in Betracht zu ziehen, die zur Varianz im Reproduktionserfolg der Individuen einer Population beitragen (STEARNS 1992, 2000). Sie erfordert also eine umfassende Beobachtung von Populationen, die alle Lebensphasen einbezieht. Selektion ist das Ergebnis von Prozessen, die während der gesamten Lebensspanne eines Individuums ablaufen. Damit bedeutet die Erforschung von Lebensgeschichten eine Erforschung des Selektionsprozesses in all seinen Facetten. Dem Paarungsverhalten kommt dabei besondere Bedeutung zu, da hier das Wirken der sexuellen Selektion die Wirkung der natürlichen Selektion potenziert (SAUER 1996). Daher sollten die Arten, mit denen Lebensgeschichtsforschung betrieben wird, nach zwei Kriterien ausgewählt werden: die Messbarkeit von Merkmalen die unter der Einwirkung der natürlichen Selektion stehen und die Messbarkeit von Merkmalen, die unter Einwirkung der sexuellen Selektion stehen. Die Forschung an mehreren Arten der Gattung *Panorpa* hat deren Eignung zur Erforschung von Lebensgeschichten erwiesen. Sie vereinen ein leicht beobachtbares Verhalten beim Nahrungserwerb mit einem ressourcenabhängigen Paarungsverhalten, das erlaubt Wahlmechanismen und Investitionen beider Geschlechter zu erfassen (SAUER 2002).

Ein anderer wichtiger Punkt ist die

choice. The observation of a population over a complete life cycle gives the opportunity to learn about individual behaviour as well as dynamics within groups that both may be interrupted or disturbed by experimental treatments. Recording a wide range of traits allows a detailed analysis of relationships amongst these traits and, in addition, an assessment of their development over time. Thus, lifetime observations are able to deliver a sound insight into life histories and the complex process of selection and its outcome. This knowledge can then be used to design experiments considering various variables that may avoid misleading experimental results due to the influence of unknown factors (cf. e.g. HUNT et al. 2004).

Wahl der Methode. Zieht man dabei in Betracht, dass für die Lebensgeschichtsforschung alle Merkmale, die den Reproduktionserfolg beeinflussen, interessant sind, bieten sich Lebenszeitbeobachtungen geradezu an. Die Beobachtung einer Population über die gesamte Lebensspanne der Individuen ermöglicht die gleichzeitige Erfassung von individuellem Verhalten und Gruppendynamiken, die in einem Experiment unterbrochen oder gestört sein können. Wenn eine entsprechend große Anzahl Merkmale protokolliert wird, ist eine detaillierte Analyse der Beziehungen zwischen diesen Merkmalen möglich und außerdem eine Untersuchung ihrer zeitlichen Entwicklung. Lebenszeitbeobachtungen können also einen fundierten Einblick in die Lebensgeschichte und den Prozess der Selektion mit seinen Auswirkungen geben. Diese Erkenntnisse können bei der Planung von weitergehenden Experimenten helfen, da die Wahrscheinlichkeit von irreführenden Ergebnissen durch Einflüsse unbekannter Faktoren geringer wird (vgl. z.B. HUNT et al. 2004).

Research Questions

Fragestellungen

This thesis presents the results of observations and experiments with the species *Panorpa alpina*. *Panorpa alpina* is the last Middle European scorpionfly species the mating behaviour of which had not been studied so far. Its basal phylogenetic position within the Middle European taxon and the close relation to American *Panorpa* species (MISOF et al. 2000) render the life history of *P. alpina* particularly interesting for the reconstruction of the evolution of the mating behaviour of scorpionflies. Therefore, the first problem addressed in this study is the investigation and description of the life history and especially the mating behaviour of *P. alpina* and the classification of the results into the existing knowledge about other species of the genus.

The second problem addressed in this work deals with the fact that the analysis of life histories usually involves a great number of interrelated variables. The application of statistical modeling (path analysis and structural equation modeling) in addition to

In dieser Arbeit werden die Ergebnisse von Beobachtungen und Experimenten mit der Art *Panorpa alpina* dargestellt. *Panorpa alpina* ist die letzte der mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten, deren Paarungsverhalten bisher noch nicht erforscht worden ist. Ihre basale phylogenetische Stellung und enge Verwandtschaft zu den amerikanischen Skorpionsfliegenarten (MISOF et al. 2000) macht die Lebensgeschichte dieser Art besonders wichtig für die Rekonstruktion der evolutionären Entwicklung des Paarungsverhaltens innerhalb der Gattung *Panorpa*. Daher beschäftigt sich diese Arbeit mit der Untersuchung und Beschreibung der Lebensgeschichte von *P. alpina*, mit speziellem Augenmerk auf das Paarungsverhalten, und der Einordnung der Ergebnisse in das vorhandene Wissen über die anderen Arten der Gattung.

Ein weiteres Thema dieser Studie ist das Problem der statistischen Auswertung von Lebensgeschichtsdaten, die oft die Einbeziehung einer großen Zahl von

conventional statistical tests provides the base for a contribution to the recently spreading discussion of the benefits of these methods (see following chapter for details).

miteinander in Wechselwirkung stehenden Variablen erfordern. Die Anwendung von statistischer Modellierung (Pfadanalysen und Strukturmodelle) zusätzlich zur Verwendung von konventionellen statistischen Tests liefert einen Beitrag zur derzeitigen Diskussion über die Vorteile dieser Methoden (siehe nächstes Kapitel).

The Knowledge about *P. vulgaris* as Guideline for the Work on the Life History of *P. alpina*

Das Wissen über *P. vulgaris* als Leitlinie für die Arbeit über die Lebensgeschichte von *P. alpina*

Although the five Middle European scorpionfly species occur sympatric in some regions sharing the same habitat in general, on a small scale they prefer distinct monotoxes (SAUER 1970). The comparison of the life histories and mating systems of the four hitherto studied Middle European species unveils a similar contrast. There are general patterns of behaviour that are shared by all these species. But a closer examination reveals a dazzling array of differences in details. It could be expected that *P. alpina* shows the same general patterns of behaviour. Hence the extensively studied behaviour of *P. vulgaris* has been used as a model for the construction of working hypotheses about the behaviour of *P. alpina*. So the base for the planning of initial observations was the assumption of a condition-dependent mating behaviour of males that involves the delivery of nuptial gifts and the occurrence of mutual cryptic choice.

Obwohl die fünf mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten in einigen Gebieten sympatrisch auftreten und oberflächlich betrachtet das gleiche Habitat teilen, bevorzugen sie bei genauerem Hinsehen unterschiedliche Monotope (SAUER 1970). Der Vergleich der Lebensgeschichten und Paarungssysteme der vier bisher untersuchten mitteleuropäischen Arten offenbart ein ähnliches Muster. Es treten Verhaltensweisen auf, die alle Arten teilen, doch der genauere Blick zeigt eine erstaunliche Bandbreite von Unterschieden im Detail. Dieser Umstand ließ erwarten, dass *P. alpina* im Allgemeinen die gleichen Verhaltensweisen aufweist. Darum wurde das weitreichend erforschte Verhalten von *P. vulgaris* als Modell für das Aufstellen von Arbeitshypothesen genutzt. So bildeten zwei Annahmen die Grundlage für die Planung der ersten Beobachtungen: das Auftreten eines konditionsabhängigen Paarungsverhaltens der Männchen, das die Übergabe von Paarungsgeschenken beinhaltet, und das Auftreten von gegenseitigem kryptischen Wahlverhalten.

Chapter II

An Introduction to Statistical Modeling¹

Einführung in die statistische Modellierung¹

Correlation

Korrelation

In the terminology of statistics, correlation describes a mathematical association between at least two random variables. The term and the underlying formulas include no assumption of the direction of the association. Thus, strictly speaking, the test cannot be used to support hypotheses about causal relations between variables. In addition it can be deceptive because a correlation is equivalent to a total effect that may be the result of several effects (see figure 1). A correlation can be interpreted as a sum:

$$\begin{aligned} &\text{total effect} \\ &= \\ &\text{direct effect} \\ &+ \text{indirect effect} \\ &+ \text{effect due to common causation.} \end{aligned}$$

The summands cannot be distinguished without more profound analyses.

In der Sprache der Statistik beschreibt der Begriff Korrelation einen mathematischen Zusammenhang zwischen mindestens zwei Zufallsvariablen. Der Begriff und die dazugehörigen Gleichungen beinhalten keine Annahme über die Richtung dieses Zusammenhanges. Streng genommen kann ein solcher Test nicht verwendet werden, um Hypothesen über Kausalbeziehungen zu stützen. Hinzu kommt, dass Korrelationen zu falschen Schlüssen führen können, weil sie einen Effekt erfassen, der aus mehreren Teileffekten zusammengesetzt sein kann (siehe Abbildung 1). Eine Korrelation kann als Summe interpretiert werden:

$$\begin{aligned} &\text{Gesamtzusammenhang} \\ &= \\ &\text{direkter Zusammenhang} \\ &+ \text{indirekter Zusammenhang} \\ &+ \text{gemeinsame Ursachen.} \end{aligned}$$

Die Summanden können ohne weitergehende Analysen nicht unterschieden werden.

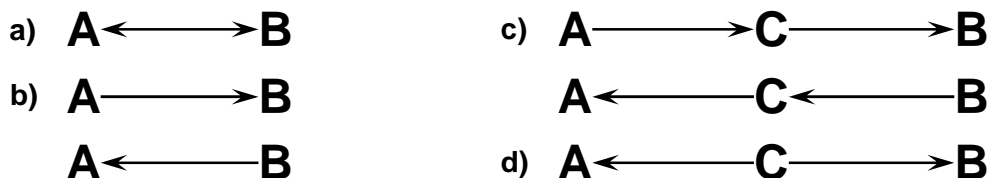


Figure 1: Possible causes of a correlation between the variables A and B.

- a) reciprocal interaction (unresolved relationship)
- b) direct effect
- c) indirect effect
- d) common causation

Abbildung 1: Mögliche Ursachen für eine Korrelation von A und B.

- a) reziproke Beziehung (Gesamtzusammenhang)
- b) direkter Zusammenhang
- c) indirekter Zusammenhang
- d) gemeinsame Ursache

¹This chapter is a résumé of information from / Dieses Kapitel ist eine Zusammenfassung von Informationen aus: SHIPLEY (2000a), BOLLEN (1989), GRACE (2006), PUGESEK et al. (2003), other sources are given in the text / andere Quellen sind im Text angegeben.

Path Analysis and Structural Equation Modeling: Methods and Development in their Historical Context

Pfadanalysen und Strukturmodelle: Methoden und ihre Entwicklung im historischen Kontext

"The ideal method of science is the study of the direct influence of one condition on another in experiments in which all other possible causes of variation are eliminated. Unfortunately, causes of variation often seem to be beyond control. In the biological sciences, especially, one often has to deal with a group of characteristics or conditions which are correlated because of a complex of interacting, uncontrollable, and often obscure causes. The degree of correlation between two variables can be calculated by well known methods, but when it is found it gives merely the resultant of all connecting paths of influence.

The present paper is an attempt to present a method of measuring the direct influence along each separate path in such a system and thus of finding the degree to which variation of a given effect is determined by each particular cause. The method depends on the combination of knowledge of the degrees of correlation among the variables in a system with such knowledge as may be possessed of the causal relations. In cases in which the causal relations are uncertain the method can be used to find the logical consequences of any particular hypothesis in regard to them. [...]"

SEWALL WRIGHT (1921): Correlation and causation

WRIGHT'S (1920) studies of the determination of the piebald patterns of guinea pigs led him to hypothesise the causal structure of the underlying process from observed correlations and assumptions derived from the theory of genetics. On the basis of such path diagrams as shown in figure 2, he developed his method of path coefficients to quantify the relative contribution of several predictor variables to the variation in one or more dependent variables. In contrast to multiple regression and multiple correlation the method provided the possibility to decompose bivariate correlations into their proportions due to direct and indirect effects and common causation.

In addition to this extension of existing statistical methods Wright was the first, who stated the fundamental insight that causal relations in a system of variables result in „logical consequences“. As an understanding of this insight is essential to the understanding of all methods described in this chapter, it should at this point be explained in detail. If we have got a system of variables as shown in figure 2, then the correlations and independences between the variables can be predicted from the assumed relationships. In this case the model implies that Y_1 , Y_2 , X_1 and X_2 should be independent of X_3 and X_4 . X_1 and X_2 and also X_3 and X_4 are assumed to be correlated due to

Während seiner Forschungsarbeit über die Determination von Farbmustern bei Meerschweinchen entdeckte WRIGHT (1920) eine Möglichkeit von beobachteten Korrelationen und theoretischen Annahmen auf Kausalzusammenhänge zu schließen. Auf der Basis von Pfaddiagrammen (Abbildung 2) entwickelte er seine Methode der Pfadkoeffizienten, um den relativen Beitrag von mehreren erklärenden Variablen zur Varianz einer oder mehrerer abhängiger Variablen bestimmen zu können. Im Gegensatz zu multipler Regression und multipler Korrelation bot Wrights Verfahren die Möglichkeit zwischen gemeinsamer Ursache, direkten und indirekten Effekten zu unterscheiden.

Zusätzlich zu dieser Erweiterung vorhandener statistischer Methoden war Wright der erste, der die fundamentale Erkenntnis festhielt, dass Kausalbeziehungen in einem System von Variablen bestimmte Muster erzeugen. Da das Verstehen dieses Grundsatzes wesentlich für das Verstehen aller später in diesem Kapitel beschriebenen Methoden ist, soll er an dieser Stelle ausführlich erklärt werden. Beispielhaft soll ein System angenommen werden, in dem die Variablen, wie in Abbildung 2 gezeigt, miteinander in Beziehung stehen. In einem solchen System können die Korrelationen und Unabhängigkeiten zwischen den Variablen anhand der Beziehungen der

unknown causes. X_1 and Y_2 should be correlated because of an indirect effect mediated by X_2 . For the same reason X_1 and X_2 should be correlated to a certain degree with Y_3 . A correlation of Y_1 and Y_2 can be predicted from their common cause X_2 . All other possible pairs of variables are connected by direct effects and should therefore be correlated. The example shows that causal relationships create patterns of correlations and independences and that these patterns can be qualitatively predicted with common sense. The quantification of the degrees of correlation implied by the model is possible with the help of equations, which mathematically describe the causal process. WRIGHT (1920, 1921) proposed to use this fact to check whether the correlations (i.e. the logical consequences) implied by the assumed causalities are consistent with the correlations found in the data. Formulas and procedure are given in Box 1.

Variablen untereinander vorausgesagt werden. In diesem Fall gibt das Modell vor, dass Y_1 , Y_2 , X_1 und X_2 unabhängig von X_3 und X_4 sein sollten. Für X_1 und X_2 sowie X_3 und X_4 wird angenommen, dass sie auf Grund unbekannter Ursachen korreliert sind. X_1 und Y_2 sollten korrelieren, weil sie über einen indirekten Effekt, vermittelt durch X_2 , miteinander verbunden sind. Aus dem gleichen Grund sollten X_1 und X_2 mit Y_3 korrelieren. Y_1 und Y_2 haben X_2 als gemeinsame Ursache, daher muss auch hier eine Korrelation angenommen werden. Sämtliche anderen möglichen Variablenpaare stehen in direktem Zusammenhang, daher sollten die Variablen dieser Paare korrelieren. Das Beispiel zeigt deutlich, dass Kausalbeziehungen in einem Datensatz Spuren aus Korrelationen und Unabhängigkeiten hinterlassen, die qualitativ allein mit gesundem Menschenverstand vorhergesagt werden können. Der Grad der Korrelation, der durch das Modell vorgegeben wird, lässt sich mit Hilfe von Gleichungen, die den Kausalprozess mathematisch beschreiben, quantifizieren. WRIGHT (1920, 1921) schlug vor diese Gleichungen zu nutzen, um zu überprüfen, ob die vorhergesagten Korrelationen mit denen übereinstimmen, die im Datensatz gefunden werden. Wrights Vorgehensweise ist in Box 1 beschrieben.

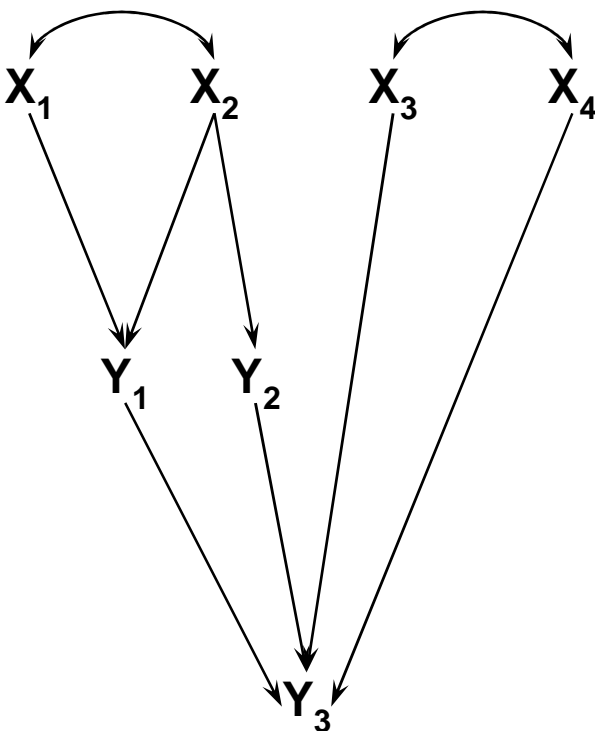


Figure 2: Path diagram. Double-headed arrows represent correlations (direction of relationship unknown). Single-headed arrows represent associations for which a direction is assumed (cause-effect relation). A path diagram is a pictorial representation of a system of simultaneous equations, which relates the sample correlations to the model parameters. It can be used to decompose correlations into direct and indirect effects and association due to common causation. The parameters quantifying the effects depicted by the single-headed arrows are called path coefficients.

Abbildung 2: Pfaddiagramm. Doppelpfeile stellen Korrelationen dar (Richtung des Zusammenhangs ist unbekannt). Einfache Pfeile stehen für Zusammenhänge, für die eine Richtung angenommen wird. Ein Pfaddiagramm ist eine bildliche Darstellung eines Systems simultaner Gleichungen, das einen Zusammenhang zwischen Stichprobenkorrelationen und Modellparametern herstellt. Es kann genutzt werden, um die Korrelationen in ihre Komponenten zu zerlegen. Die Parameter, die zu den einfachen Pfeilen gehören, heißen Pfadkoeffizienten.

Box 1: Path Analysis

WRIGHT (1920) defined a path coefficient as follows:

“The path coefficient, measuring the importance of a given path of influence from cause to effect, is defined as the ratio of the variability of the effect to be found when all causes are constant except the one in question, [...], to the total variability. Variability is measured by the standard deviation.”

$$p_{YX} = \frac{\sigma_{Y \cdot X}}{\sigma_Y}$$

p_{YX} : path coefficient for the influence of X on Y
 Y: dependent variable (effect)
 X: independent variable (cause)
 σ_Y : standard deviation of Y
 $\sigma_{Y \cdot X}$: standard deviation of Y due to X

The general rules to obtain the equations from a path diagram are summed up in the formulas given in table 1.1.

Table 1.1: Formulas for the evaluation of correlations using a path diagram (from Sokal & Rohlf 1995).

Box 1: Pfadanalyse

WRIGHT (1920) definierte den Pfadkoeffizienten als:

“Der Pfadkoeffizient, der die Gewichtung des Einflusses eines gegebenen Pfades von der Ursache zum Effekt misst, ist definiert als das Verhältnis der Variabilität des Effektes, die man findet, wenn alle Ursachen, außer der betrachteten, konstant gehalten werden, [...] zur Gesamtvariabilität. Variabilität wird über die Standardabweichung gemessen ”

p_{YX} : Pfadkoeffizient für den Einfluss von X auf Y
 Y: abhängige Variable (Effekt)
 X: unabhängige Variable (Ursache)
 σ_Y : Standardabweichung von Y
 $\sigma_{Y \cdot X}$: Standardabweichung von Y erzeugt von X

Die Regeln zur Aufstellung der Gleichungen anhand eines Pfaddiagramms, sind in Tabelle 1.1 zusammengefasst.

Tabelle 1.1: Formeln für die Zerlegung von Korrelationen mit Hilfe des Pfaddiagrammes (aus Sokal & Rohlf 1995).

	Correlation/Korrelation	Determination/Bestimmtheit
one dependent variable: eine abhängige Variable:		
a) independent causes unkorrelierte Ursachen	$r_{jY} = p_{Yj}$	$1 = \sum_i p^2_{Yi} + r^2_{UY}$
b) correlated causes korrelierte Ursachen	$r_{jY} = p_{Yj} + \sum_{i \neq j} r_{ij} p_{Yi}$	$1 = \sum_i p^2_{Yi} + 2 \sum_{ij} p_{Yi} p_{Yj} r_{ij} + r^2_{UY}$
c) chains Ketten	$r_{jY} = p_{Yj} = p_{Yi} p_{ij}$	
two dependent variables: zwei abhängige Variablen:		
d) independent causes unkorrelierte Ursachen	$r_{YZ} = \sum_i p_{Yi} p_{Zi}$	
e) correlated causes korrelierte Ursachen	$r_{YZ} = \sum_i p_{Yi} p_{Zi} + \sum_{ij} (p_{Yi} p_{Zj} + p_{Yj} p_{Zi}) r_{ij}$	
r: correlation coefficient	r: Korrelationskoeffizient	
\sum_i : summation over all i (1... k) causal variables	\sum_i : Summe über alle i (1... k) Kausalvariablen	
$\sum_{i \neq j}$: summation over all i (1... k) causal variables except j	$\sum_{i \neq j}$: Summe über alle i (1... k) Kausalvariablen außer j	
\sum_{ij} : summation over all pairs of causal variables X_i, X_j where $i < j, i (1...k - 1), j (i + 1...k)$	\sum_{ij} : Summe über alle Paare von Kausalvariablen X_i, X_j wo $i < j, i (1...k - 1), j (i + 1...k)$	

Box 1: continued

Independent causes: path coefficients equal correlation coefficients.

$$r_{1Y} = p_{Y1}$$

$$r_{2Y} = p_{Y2}$$

Determination of Y:

$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + r^2_{Ye} = 1$$

where e is an error variable.

Correlated causes: the equations are equal to the standardised normal equations of multiple regression. They lead directly to the general rule for finding the correlation between two variables: *the correlation between two variables is the sum of the products of the chains of path coefficients or correlations along all of the paths by which they are connected.*

$$r_{1Y} = p_{Y1} + r_{12}p_{Y2}$$

$$r_{2Y} = p_{Y2} + r_{12}p_{Y1}$$

Determination of Y:

$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + 2(p_{Y1}p_{Y2}r_{12}) + r^2_{Ye} = 1$$

Chain: the path coefficient for direct effects equals the correlation coefficient. *Indirect effects of more remote independent variables in the chain do not influence the strength of this connection.*

$$r_{2Y} = p_{Y2}$$

The correlation between X_1 and Y is due to an indirect effect. It is computed as the product of the constituent paths:

$$r_{1Y} = p_{21}p_{Y2}, \text{ with } p_{21} = r_{12}$$

Determination of Y:

$$p^2_{Y2} + r^2_{Ye} = 1$$

Common causation: *the path between the dependent variables contains at least one arrow that is followed reversely.*

$$r_{YZ} = p_{Y2} p_{Z2}$$

Determination of Y:

$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + r^2_{Ye} = 1$$

Correlated common causes: the degree of correlation contributes to the correlation of the dependent variables. It holds the rule that *a path must not contain more than one double-headed arrow.*

$$r_{YZ} = p_{Y2} p_{Z2} + p_{Y1} r_{12} p_{Z2} + p_{Y2} r_{23} p_{Z3}$$

Determination of Y:

$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + 2(p_{Y1}p_{Y2}r_{12}) + r^2_{Ye} = 1$$

Box 1: Fortsetzung

Unkorrelierte Ursachen: Pfadkoeffizienten sind gleich den Korrelationskoeffizienten.

$$r_{1Y} = p_{Y1}$$

$$r_{2Y} = p_{Y2}$$

Bestimmtheit von Y:

$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + r^2_{Ye} = 1$$

wobei e eine Fehlervariable ist.

Korrelierte Ursachen: die Gleichungen entsprechen den standardisierten Normalgleichungen der multiplen Regression. Sie führen zur Regel zur Berechnung der Korrelation zweier Variablen: *die Korrelation zweier Variablen ist die Summe der Produkte der Ketten von Pfadkoeffizienten oder Korrelationen entlang aller Pfade, die sie verbinden.*

$$r_{1Y} = p_{Y1} + r_{12}p_{Y2}$$

$$r_{2Y} = p_{Y2} + r_{12}p_{Y1}$$

Bestimmtheit von Y:

$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + 2(p_{Y1}p_{Y2}r_{12}) + r^2_{Ye} = 1$$

Kette: Pfadkoeffizienten für direkte Effekte sind gleich den Korrelationskoeffizienten. *Indirekte Effekte von weiter zurückliegenden Variablen beeinflussen die Stärke des Einflusses nicht.*

$$r_{2Y} = p_{Y2}$$

Die Korrelation von X_1 und Y beruht auf einem indirekten Effekt. Sie ist das Produkt der Einzelpfade:

$$r_{1Y} = p_{21}p_{Y2}, \text{ mit } p_{21} = r_{12}$$

Bestimmtheit von Y:

$$p^2_{Y2} + r^2_{Ye} = 1$$

Gemeinsame Ursache: *der Pfad zwischen den abhängigen Variablen enthält mindestens einen Pfeil, dem rückwärts zu folgen ist.*

$$r_{YZ} = p_{Y2} p_{Z2}$$

Bestimmtheit von Y:

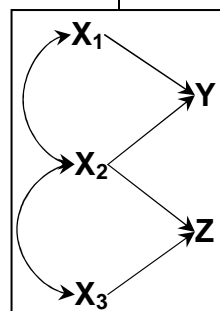
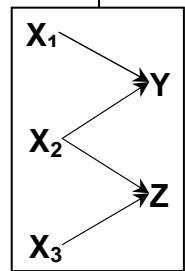
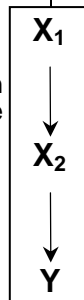
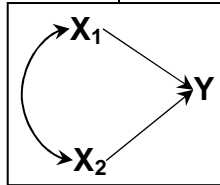
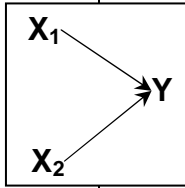
$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + r^2_{Ye} = 1$$

Korrelierte gemeinsame Ursachen: der Grad der Korrelation trägt zur Korrelation zwischen den abhängigen Variablen bei. Ein Pfad darf nicht mehr als einen Doppelpfeil enthalten.

$$r_{YZ} = p_{Y2} p_{Z2} + p_{Y1} r_{12} p_{Z2} + p_{Y2} r_{23} p_{Z3}$$

Bestimmtheit von Y:

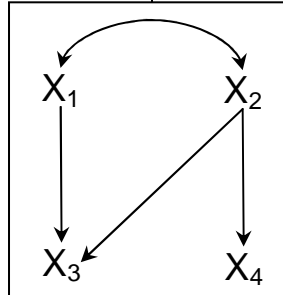
$$p^2_{Y1} + p^2_{Y2} + 2(p_{Y1}p_{Y2}r_{12}) + r^2_{Ye} = 1$$



Box 1: Worked Example

The first step to evaluate the correlations found in a data set is the creation of a path diagram, that depicts the assumed causal relationships. An example is given in the figure in the middle. Using the formulas given above the following equations can be set up:

$$\begin{aligned}
 r_{12} &= r_{12} \\
 r_{13} &= p_{31} + r_{12} p_{32} \\
 r_{14} &= r_{12} p_{42} \\
 r_{23} &= p_{32} + r_{12} p_{31} \\
 r_{24} &= p_{42} \\
 r_{34} &= p_{32} p_{42} + r_{12} p_{31} p_{42} \\
 p_{31}^2 + p_{32}^2 + 2(p_{31}p_{32}r_{12}) + r_{3e}^2 &= 1 \\
 p_{42}^2 + r_{3e}^2 &= 1
 \end{aligned}$$



WRIGHT (1920, 1921) proposed to solve the system of equations for the path coefficients. The advantage of this way of proceeding is that the method is applicable even without knowledge of the raw data. Also if some correlation coefficients are not available it is often possible to estimate the path coefficients. But if the raw data are available there is a more simple way to compute them. Following the definition path coefficients are analogous to standard regression coefficients. Both are calculated with all independent variables kept constant except the one in question. Thus p_{31} and p_{32} can be computed in a multiple regression of X_3 on X_1 and X_2 . With an exemplary data set we obtain:

$$p_{31} = 0.129 \text{ and } p_{32} = 0.748; p_{42} = r_{24}.$$

Now the correlations implied by the model can be calculated using the equations and compared to the correlations found in the data (table 1.2).

Table 1.2: Comparison of sample correlations with those predicted by the model. *differences are zero due to mathematical causes: triangular relationships always solve perfectly. $^+r_{ij} = p_{ij}$.

	sample correlation Stichprobenkorrelation	predicted correlation vorausgesagte Korrelation	difference Unterschied
r_{12}	0.489	0.489	0.00 ⁺
r_{13}	0.495	0.495	0.00*
r_{14}	0.528	0.383	0.15
r_{23}	0.811	0.811	0.00*
r_{24}	0.783	0.783	0.00 ⁺
r_{34}	0.903	0.635	0.27

Examining the difference corresponding to the correlation between X_1 and X_4 we find a sufficiently close match of sample and model correlation. At this point the assumed causality is supported. The model correlation for X_3 and X_4 deviates clearly from the actual correlation. This leads to the conclusion that the model is at least in the assumed determination of X_4 not correct or incomplete.

Box 1: Berechnungsbeispiel

Zur Zerlegung von Korrelationen muss als erstes ein Pfaddiagramm erstellt werden, das die angenommenen Kausalbeziehungen abbildet. Die Abbildung in der Mitte zeigt ein Beispiel. Die Anwendung der Formeln ergibt folgendes Gleichungssystem:

$$\begin{aligned}
 r_{12} &= r_{12} \\
 r_{13} &= p_{31} + r_{12} p_{32} \\
 r_{14} &= r_{12} p_{42} \\
 r_{23} &= p_{32} + r_{12} p_{31} \\
 r_{24} &= p_{42} \\
 r_{34} &= p_{32} p_{42} + r_{12} p_{31} p_{42} \\
 p_{31}^2 + p_{32}^2 + 2(p_{31}p_{32}r_{12}) + r_{3e}^2 &= 1 \\
 p_{42}^2 + r_{3e}^2 &= 1
 \end{aligned}$$

Nach WRIGHTS (1920, 1921) Vorgabe werden die Gleichungen nach den Pfadkoeffizienten gelöst. Ein Vorteil ist, dass dies auch möglich ist, wenn nur die Korrelationen vorliegen und diese müssen auch nicht alle bekannt sein, um das System zu lösen. Wenn Daten verfügbar sind, kann eine einfachere Methode angewandt werden. An der Definition kann man ablesen, dass Pfadkoeffizienten standardisierten Regressionskoeffizienten entsprechen. Beide werden unter Konstanzhaltung aller unabhängigen Variablen, außer der in Frage stehenden, berechnet. Die Berechnung von p_{31} und p_{32} kann daher durch Regression von X_3 auf X_1 und X_2 erfolgen. Mit einem beispielhaften Datensatz ergibt sich:

$$p_{31} = 0.129 \text{ und } p_{32} = 0.748; p_{42} = r_{24}.$$

Jetzt können die durch das Modell vorhergesagten Korrelationen anhand der Gleichungen berechnet werden (Tabelle 1.2).

Tabelle 1.2: Vergleich der Stichprobenkorrelationen mit den Modellkorrelationen. *kein Unterschied, weil Dreiecksbeziehungen immer perfekt lösen. $^+r_{ij} = p_{ij}$.

Für X_1 und X_4 findet sich eine geringe Abweichung der Korrelation im Modell von der in den Daten. An dieser Stelle wird die angenommene Kausalstruktur durch das Ergebnis gestützt. Die Korrelation, die das Modell für die Beziehung von X_3 und X_4 voraussagt, weicht stark von der Stichprobenkorrelation ab. Das heißt, dass das Modell zumindest in der Bestimmung von X_4 nicht korrekt oder unvollständig ist.

Although this finding appears to be spectacular with today's knowledge of causal modeling, Wright himself always viewed his method as an a posteriori description of an a priori assumed causal process (see e.g. WRIGHT 1934, 1954 for an outline of applications he proposed).

Wright's methodological work has been subject to vehement criticism mainly elicited by the philosophical view of causation that was predominant at that time (as the definition of causation is nowadays still a contentious issue the following chapter will be devoted to this subject). This and FISHER's (1925) introduction of his methodologically more complete statistical methods combined with the randomised experiment led to the fact that path analysis had widely been ignored even by biologists.

During the development of modern path analysis Wright's method has been independently rediscovered by social scientists. The main emphasis was then put on the possibility to test hypotheses about assumed causal processes. In the late 1960's and early 1970's many applications of the method in social and political sciences occurred. But the spread was limited by the lack of a general model applicable to any specific problems. This flaw was eliminated by the work of JÖRESKOG (e.g. 1970, 1973), KEESLING (1972) and WILEY (1973) who combined confirmatory factor analysis and path analysis to develop a practical general model (structural equation model/SEM). Their models mainly consisted of two parts: the latent variable model and the measurement model. Unlike Wright, who gathered systems of equations from a diagram, these authors presented formalised matrix expressions to describe the models so that they could easily be applied to individual problems. Another difference to the primary method of path analysis was the use of maximum likelihood estimation techniques for parameter estimation. This allowed an objective assessment of the discrepancies between the observed covariances and those predicted by the model and thus provided a way to test hypotheses on the level of the overall model.

Altogether structural equation models are a generalisation of several earlier statistical approaches. They consist of regression equations with less restrictive assumptions allowing measurement error in all variables. The principles of this approach demand a reorientation with regard to the method of approximation. Instead of minimising the residual differences between observed and predicted values, it is the

Obwohl diese Erkenntnis vor dem Hintergrund des heutigen Wissens über statistische Modellierung spektakulär erscheint, betrachtete Wright seine Methode immer als eine a posteriori Beschreibung eines a priori angenommenen Kausalprozesses (z.B. WRIGHT 1934, 1954 für eine Übersicht über die Anwendungen, die er vorschlug).

Wrights methodische Arbeit war Gegenstand heftiger Kritik, die sich hauptsächlich auf die damals vorherrschende philosophische Definition von Kausalität zurückführen lässt (da die Definition von Kausalität auch heute noch ein Streitfall ist, ist das folgende Kapitel diesem Gegenstand gewidmet). Dies und FISHERS (1925) Einführung seiner methodisch vollständigeren Verfahren von Zufallsexperiment und Analyse, führte dazu, dass die Pfadanalyse auch von Biologen weitgehend ignoriert wurde. Während der Entwicklung der modernen Pfadanalyse ist Wrights Methode von Sozialwissenschaftlern neu entdeckt worden. Das Hauptinteresse verlagerte sich aber zu den Möglichkeiten Hypothesen über Kausalprozesse zu testen. In den späten 1960er und frühen 1970er Jahren tauchten viele Anwendungen des Verfahrens in den Sozial- und Politikwissenschaften auf. Aber die Ausbreitung war durch das Fehlen eines allgemein anwendbaren Modells beschränkt. Dieses Problem lösten JÖRESKOG (z.B. 1970, 1973), KEESLING (1972) und WILEY (1973), die Faktorenanalyse und Pfadanalyse zu einem allgemeingültigen Modell, dem Strukturmodell, verschmolzen. Ihre Modelle bestanden hauptsächlich aus zwei Teilen: den Modellen aus latenten Konstrukten und den Maßmodellen. Die Autoren ersetzten Wrights aus Pfaddiagrammen abgeleiteten Gleichungen durch formalisierte Matrixausdrücke, die leicht auf verschiedene Fragestellungen angewandt werden konnten. Ein weiterer Unterschied zur ursprünglichen Pfadanalyse war die Einführung von Maximum Likelihood Verfahren zur Parameterschätzung. Sie erlaubten eine objektive Abschätzung der Diskrepanzen zwischen den beobachteten und den vom Modell vorhergesagten Kovarianzen. Damit war ein Weg gefunden, Hypothesen auf der Ebene des Gesamtmodelles zu testen.

Strukturmodelle sind eine Verallgemeinerung von früheren statistischen Ansätzen. Sie bestehen aus Regressionsgleichungen, denen weniger restriktive Annahmen zugrunde liegen. So lassen sie z.B. die Annahme eines Messfehlers auch bei abhängigen Variablen zu. Die Prinzipien der

Box 2: Structural Equation Modeling

In Box 1 path coefficients are obtained using the least squares technique. The method includes a subjective test of the agreement of the model with the data. SEM uses another starting point. The method bases on maximum likelihood techniques to minimise the differences between the observed and the predicted covariances. Thus making them accessible for statistical tests. The explanations provided here are oriented to an intuitive understanding, which is sufficient for the application using one of the several available SEM programs (for the mathematical background refer to BOLLEN 1989).

The first step is the same as in original path analysis: Hypothesise a causal structure from which a set of linear equations can be derived. An example is given in the middle. The model includes the error terms e_i and an unresolved relationship (example from SHIPLEY 2000a, modified). The equations following this model are given below. $\text{Cov}(X_i, X_j)$ means the population covariance of X_i and X_j . Since SEM usually uses centred variables (the mean of a variable is subtracted from each of the observations it contains) the means and intercepts of all variables are zero. Error terms follow a standard normal distribution.

$$X_2 = a_{21}X_1 + a_{22}e_2$$

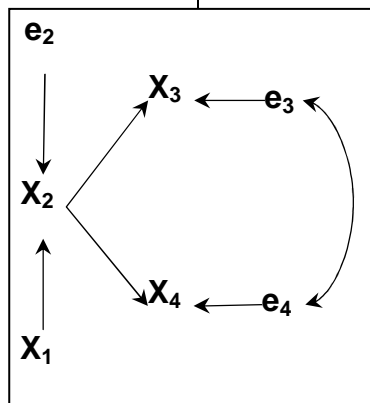
$$X_3 = a_{32}X_2 + a_{33}e_3$$

$$X_4 = a_{42}X_2 + a_{44}e_4$$

$$\text{Cov}(X_1, e_2) = \text{Cov}(X_1, e_3) = \text{Cov}(X_1, e_4)$$

$$= \text{Cov}(e_2, e_3) = \text{Cov}(e_2, e_4) = 0$$

$$\text{Cov}(e_3, e_4) = r_{34}$$



$$X_2 = a_{21}X_1 + a_{22}e_2$$

$$X_3 = a_{32}X_2 + a_{33}e_3$$

$$X_4 = a_{42}X_2 + a_{44}e_4$$

$$\text{Cov}(X_1, e_2) = \text{Cov}(X_1, e_3) = \text{Cov}(X_1, e_4)$$

$$= \text{Cov}(e_2, e_3) = \text{Cov}(e_2, e_4) = 0$$

$$\text{Cov}(e_3, e_4) = r_{34}$$

The equations allow to continue with the second step: the elaboration of formulas for the variances and covariances between each pair of variables using covariance algebra (see BOLLEN 1989 for an introduction), which includes the same rules that Wright stated. At this point only the formula for the covariance of X_1 and X_2 is given as an example:

$$\text{Cov}(X_1, X_2) = \text{Cov}(X_1, (a_{21}X_1 + a_{22}e_2))$$

$$= a_{21}\text{Cov}(X_1, X_1) + a_{22}\text{Cov}(X_1, e_2)$$

$$\text{since } \text{Cov}(X_1, e_2) = 0$$

$$\text{it follows } \text{Cov}(X_1, X_2) = a_{21}\text{Cov}(X_1, X_1)$$

On the basis of these equations the parameters

Box 2: Strukturmodelle

In Box 1 wurden die Pfadkoeffizienten mit der Methode der kleinsten Quadrate errechnet. Das Verfahren bietet einen subjektiven Test auf die Übereinstimmung des Modelles mit den Daten. Strukturmodellierung geht von einem anderen Startpunkt aus. Sie nutzt Maximum Likelihood Verfahren, um die Unterschiede zwischen den beobachteten und vorausgesagten Kovarianzen zu minimieren. So werden sie zugänglich für statistische Tests. Hier soll nur ein intuitives Verständnis der Methode vermittelt werden, der mathematische Hintergrund kann bei BOLLEN (1989) nachgelesen werden.

Der erste Schritt ist auch hier die Annahme einer Kausalstruktur, der ein Gleichungssystem zugrundeliegt. Ein Beispiel zeigt die Abbildung in der Mitte. Das Modell enthält die Fehlervariablen e_i und eine ungerichtete Beziehung (Bsp. aus SHIPLEY 2000a, verändert). Die dazugehörigen Gleichungen sind unten angegeben. $\text{Cov}(X_i, X_j)$ steht für die Populationskovarianz von X_i und X_j . Da gewöhnlich zentrierte Variablen zur Anwendung kommen (Subtraktion des Mittelwertes von allen Beobachtungen) sind Mittelwerte und Achsenabschnitte gleich null. Die Fehlervariablen folgen einer Standardnormalverteilung.

Mit den Gleichungen werden Formeln für die Varianzen und Kovarianzen aller Variablenpaare mit Hilfe von Kovarianzalgebra (siehe BOLLEN 1989 für eine Einführung) erstellt. Sie folgt den Regeln, die Wright beschrieb. An dieser Stelle soll nur die Gleichung für die Kovarianz von X_1 und X_2 beispielhaft angeführt werden:

$$\text{Cov}(X_1, X_2) = \text{Cov}(X_1, (a_{21}X_1 + a_{22}e_2))$$

$$= a_{21}\text{Cov}(X_1, X_1) + a_{22}\text{Cov}(X_1, e_2)$$

$$\text{da } \text{Cov}(X_1, e_2) = 0$$

$$\text{folgt } \text{Cov}(X_1, X_2) = a_{21}\text{Cov}(X_1, X_1)$$

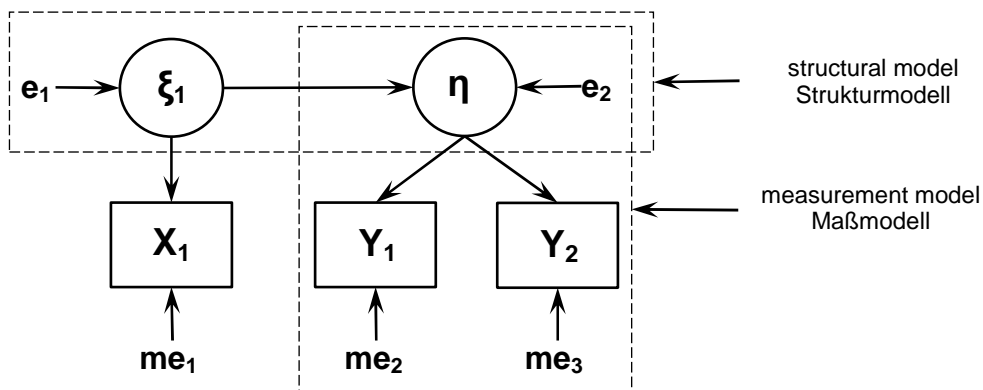
Dies sind die Gleichungen, mit denen die

Box 2: continued

can be estimated using maximum likelihood or related methods. The set of parameters which fits best maximises the likelihood function and at the same time minimises a function called maximum likelihood fitting function. If the observed data were generated by the assumed causal process the remaining differences are due to random sampling variation and the fitting function is asymptotically chi-squared distributed. The test of the causal model uses the null hypothesis of no difference between the observed and predicted covariances except random sampling variation. A sufficiently large probability leads to the conclusion that the model is consistent with the data.

Latent variables and measurement error

Scientists often have to deal with variables which cannot be measured directly. The figure below shows an exemplary path diagram in which two not measurable variables (so called latent variables, enclosed in circles) are indirectly measured by other variables (so called observed variables or indicators, enclosed in rectangles). The use of latent variables is based on the assumption that a not measurable or hypothetical latent variable determines one or more measurable variables. The construct that links the observed variables to the latent variable is called a measurement model.



Models with latent variables are advantageous in the case of imperfect correlation between the measured variable and the variable of theoretical interest because they provide the possibility to include measurement error (me_i). Ignoring measurement error increases the likelihood of incorrectly rejecting a correct model and leads to biased coefficients.

Box 2: Fortsetzung

Maximum Likelihood Schätzung der Parameter durchgeführt wird. Der passendste Satz von Parametern maximiert die Likelihood Funktion und minimiert die sog. Maximum Likelihood Anpassungsfunktion. Beruhen die beobachteten Daten auf dem Kausalprozess, sind die verbleibenden Unterschiede auf Zufallsvariation in der Stichprobe zurückzuführen und die Anpassungsfunktion folgt einer χ^2 -Verteilung. Der dazugehörige Test für die Anpassungsgüte geht von der Nullhypothese aus, dass das Kausalmodell zutreffend ist. Eine ausreichend große Wahrscheinlichkeit führt also zu der Annahme, dass das Modell mit den Daten übereinstimmt.

Latente Konstrukte und Messfehler

In der Wissenschaft tauchen viele Variablen auf, die nicht direkt gemessen werden können. Die Abbildung unten zeigt ein beispielhaftes Pfaddiagramm, in dem nicht messbare Variablen (sog. latente Konstrukte o. Variablen, dargestellt als Kreise) enthalten sind. Diese können durch andere Variablen (sog. beobachtete Variablen oder Indikatoren, dargestellt als Rechtecke) indirekt gemessen werden. Die Anwendung latenter Variablen fußt auf der Annahme, dass eine nicht messbare oder hypothetische latente Variable eine oder mehrere messbare Variable bestimmt. Das Konstrukt, das diese beobachteten Variablen mit der latenten Variable in Zusammenhang stellt heißt Maßmodell.

Modelle aus latenten Konstrukten sind vorteilhaft, wenn gemessene Variable und theoretisch interessante Variable nur schwach korrelieren, da sie die Möglichkeit bieten, den Messfehler (me_i) in das Modell mit einzubeziehen. Vernachlässigung des Messfehlers erhöht die Wahrscheinlichkeit ein Modell fälschlicherweise abzulehnen und führt außerdem zu verfälschten Koeffizienten.

difference between the sample covariances and the covariances predicted by the model that is minimised. The remaining difference forms the residuals (see Box 2 for an introductory explanation of the procedure, or PUGESEK & TOMER 1995).

A major drawback of structural equation modeling is the need for large sample sizes due to the asymptotic estimation methods which base on iteration. As biologists often have to deal with small samples, SHIPLEY (2000a, 2000b, 2003, 2004) proposed his method of directional separation (d-separation), which not only allows for small sample sizes but is also suitable for not normally distributed data and non-linear relationships. The method is based on so-called d-separation statements i.e. if the observed correlation patterns are determined by a specified causal structure, variables, which are not directly linked by a causal relationship, are under certain conditions independent of each other. Conditional independence can be tested using partial correlation tests and related procedures, which proceed exact probability levels. The combined probability of all independence statements gives the probability of the model (see Box 3).

All methods described above are not capable to discover causal relations. They are statistical tests, which show whether a priori assumed causal relationships subsumed in a model match the data (cf. e.g. MITCHELL 1992, GRACE & PUGESEK 1998). For the sake of completeness recently developed methods of hypothesis generation shall be mentioned (e.g. exploratory path analysis: SHIPLEY 2000a, 2002, 2003) but not discussed here.

Methode verlangen eine Neuorientierung hinsichtlich des Näherungsverfahrens. Anstatt die Abweichungen zwischen beobachteten und vorhergesagten Werten zu minimieren, erfolgt eine Minimierung der Abweichungen zwischen den beobachteten und den vorhergesagten Kovarianzen. Der verbleibende Unterschied bildet die Residuen (siehe Box 2 für eine Einführung in das Verfahren, oder auch PUGESEK & TOMER 1995).

Ein großer Nachteil dieser Strukturmodelle ist, dass sie große Stichproben erfordern, damit die asymptotischen Schätzverfahren zuverlässige Ergebnisse liefern. Da Biologen häufig nur auf kleine Stichproben zurückgreifen können, hat SHIPLEY (2000a, 2000b, 2003, 2004) seine Methode der direktionalen Separation entwickelt. Diese ist nicht nur zuverlässig bei kleinen Stichproben, sondern eignet sich auch zur Auswertung nicht normalverteilter Daten und nicht linearer Beziehungen. Sie basiert auf so genannten direktionalen Separationsaussagen, d.h. wenn das beobachtete Korrelationsmuster durch die angenommene Kausalstruktur hervorgerufen wird, sind Variablen, die nicht durch einen direkten Zusammenhang verbunden sind unter bestimmten Bedingungen voneinander unabhängig. Konditionelle Unabhängigkeit kann mit Tests auf partielle Korrelation und verwandten Verfahren nachgewiesen werden. Die kombinierte Wahrscheinlichkeit aller Unabhängigkeitsaussagen ergibt dann die Wahrscheinlichkeit des Modelles (siehe Box 3).

Alle beschriebenen Methoden sind nicht in der Lage kausale Beziehungen zu finden. Sie sind statistische Tests, die anzeigen, ob eine a priori angenommene Kausalstruktur mit den aufgenommenen Daten übereinstimmt (vergleiche z.B. MITCHELL 1992, GRACE & PUGESEK 1998). Der Vollständigkeit halber sollen hier noch in jüngerer Vergangenheit entwickelte Methoden zur Hypothesenbildung erwähnt, jedoch nicht beschrieben werden (z.B. explorative Pfadanalyse: SHIPLEY 2000a, 2002, 2003).

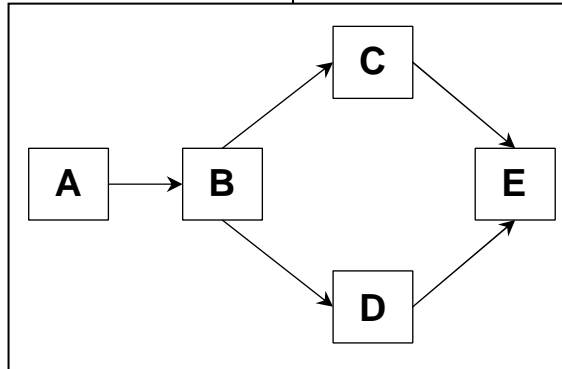
Box 3: Directional Separation

It has been shown above that causal structures leave patterns of correlation and independence between the variables in a data set. The method of d-separation directly uses this fact for model testing. The procedure should be explained with help of the path diagram in the middle. In the language of d-separation these diagrams are called directed graphs (example from SHIPLEY 2000a, modified).

At first the so called basis set has to be worked out. It is a set of statements that describes not the correlations but the independences between the variables in the model including those which only appear if other variables are held constant statistically. The statements can be found quite easily. It is only needed to list every pair of variables which are not

connected by an arrow and their parent variables (all variables from which an arrow points to one of the variables in the pair). The parent variables are the variables that are to be held constant to reach independence between the non-adjacent variables. The basis set corresponding to the exemplary model is shown in table 3.1.

Table 3.1: The basis set for the directed graph with the implied independences (so called d-separation statements, || means “independent of”, | means “conditioned on” = holding constant).



Box 3: Direktionale Separation

Kausalstrukturen hinterlassen Muster von Korrelationen und Unabhängigkeiten in den Variablen eines Datensatzes. D-Separation nutzt dies unmittelbar, um die Anpassungsgüte eines Modells zu testen. Das Verfahren soll mit Hilfe des in der Mitte abgebildeten Pfaddiagrammes erklärt werden. Im Zusammenhang mit d-Separation werden solche Diagramme Richtungsgraphen genannt (Beispiel aus SHIPLEY 2000a, verändert).

Zuerst muss der sog. Basissatz erstellt werden. Er besteht aus einer Reihe von Aussagen über die Unabhängigkeit jeweils zweier Variablen des Modelles, auch solcher, die nur erscheinen, wenn andere Variablen statistisch konstant gehalten werden. Die Aussagen werden leicht gefunden, indem die Variablenpaare aufgelistet werden, die nicht durch

Pfeile direkt miteinander verbunden sind. Zusätzlich werden alle Elternvariablen (Variablen, von denen ein Pfeil auf eine der Variablen des Paares zeigt) notiert. Werden diese Elternvariablen konstant gehalten, sollten die Variablen des Paares unabhängig voneinander sein. Der Basissatz für das Beispiel ist in Tabelle 3.1 aufgeführt.

Tabelle 3.1: Basissatz für den Richtungsgraphen, der die erwarteten Unabhängigkeiten auflistet (sog. d-Separationsaussagen, || bedeutet “unabhängig von”, | bedeutet “konstant gehalten”).

non-adjacent variables unverbundene Variablen	parent variables Elternvariablen	d-separation statements d-Separationsaussagen
A, C	B	A C B
A, D	B	A D B
A, E	C, D	A E CD
B, E	A, C, D	B E ACD
C, D	B	C D B

Each of the d-separation statements predicts an independence implied by the assumed causal structure. The next step is to check whether the corresponding partial correlations are zero. This can be done with all kinds of partial correlation tests that provide exact probability levels. The overall fit of the model can then be obtained with help of the composite probability using the formula:

$$C = -2 \sum_{i=1}^k \ln p_i$$

k: number of tests
p_i: significance level of the ith test

If all k independence statements are true this statistic will follow a chi-squared distribution with 2k degrees of freedom. The resulting probability value gives the probability that the model is correct.

Jede d-Separationsaussage sagt eine von der Kausalstruktur erzeugte Unabhängigkeit voraus, um die Vorhersagen zu überprüfen, muss getestet werden, ob die entsprechenden partiellen Korrelationen gleich null sind. Dies ist mit allen Tests möglich, die exakte Irrtumswahrscheinlichkeiten liefern. Die Anpassungsgüte des Modells kann mit Hilfe der kombinierten Irrtumswahrscheinlichkeit errechnet werden:

$$C = -2 \sum_{i=1}^k \ln p_i$$

k: Anzahl Tests
p_i: Irrtumswahrscheinlichkeit des i-ten Tests

Wenn alle Unabhängigkeitsaussagen zutreffen folgt diese Statistik einer Chi²-Verteilung mit 2k Freiheitsgraden. Die dazugehörige Wahrscheinlichkeit gibt an, mit welcher Wahrscheinlichkeit das Modell zutrifft.

Terminology

Terminologie

The existence of a broad range of terms describing structural equation modeling (SEM) and related methods is highly confusing for beginners. Therefore, a short explanation of frequently used terms should be given here. The differentiation of SEM from other multivariate methods is often made by contrasting the basic differences of the procedures. Common multivariate methods are referred to as being mainly *descriptive* and suitable for *exploratory* studies. SEM and related methods are referred to as *confirmatory* or *inferential* emphasising the possibility of tests of overall model fit with help of the covariance structures predicted by the model. Wright's method of path coefficients is often called (*Wrightian*) *path analysis*. *SEM* or *modern path analysis* describes the methods basing on maximum likelihood techniques which combine the *Wrightian* path analysis with factor analysis. This generic term includes the *LISREL model* (LInear Structural RELations) developed by Jöreskog with its own notation and computer software. Sometimes within SEM different types of models are distinguished. In this case the term (*modern*) *path analysis* describes models which contain only observed variables. Models that are used to compute *factor analyses* with maximum likelihood techniques are called *factor models*. Combined factor-path models are called *structural equation models* (sensu stricto) or *latent variable models*. Other terms used synonymous to SEM are *covariance methods*, *covariance structure analysis* or *analysis of moment structures*. Very general terms are *statistical* or *causal modeling*. These will be used throughout this study as an umbrella term for all confirmatory methods including methods like d-separation that do not base on maximum likelihood techniques.

Die große Zahl von Fachbegriffen, die im Zusammenhang mit Strukturmodellen und ähnlichen Modellen kursieren, ist für den Einsteiger verwirrend. Deswegen soll eine kurze Erklärung häufiger Begriffe gegeben werden. Die Abgrenzung von Strukturmodellen von anderen multivariaten Methoden wird oft anhand einer Gegenüberstellung der grundlegenden methodischen Unterschiede vorgenommen. Dabei werden konventionelle multivariate Methoden als hauptsächlich *beschreibend* und geeignet für *explorative* Untersuchungen bezeichnet; Strukturmodelle und ähnliche Methoden als *konfirmatorisch* oder *inferentiell*, um die Möglichkeit eines Tests der Anpassungsgüte des Gesamtmodells zu betonen. Wrights Methode der Pfadkoeffizienten wird (*Wright'sche*) *Pfadanalyse* genannt. *Strukturmodelle* oder *moderne Pfadanalyse* sind Bezeichnungen für Methoden, die auf Maximum Likelihood Verfahren basieren und Pfadanalyse mit Faktorenanalyse kombinieren. Unter diesen Oberbegriff fällt das *LISREL Modell* (Linear Structural RELations) mit seiner eigenen Notation und Software. Manchmal werden verschiedene Typen von Strukturmodellen unterschieden. Dann beschreibt der Begriff der (*modernen*) *Pfadanalyse* Modelle, die nur beobachtete Variablen enthalten. Modelle, die verwendet werden, um Faktorenanalysen mit Maximum Likelihood Techniken zu schätzen, heißen *Faktorenmodelle*. Kombinierte Faktor-Pfadmodelle werden als *Strukturmodelle* (sensu stricto) oder *Modelle mit latenten* oder *theoretischen Konstrukten* bezeichnet. Andere Synonyme für Strukturmodelle sind *Kausalanalyse*, *Strukturgleichungsanalyse*, *Kovarianz(struktur)analyse* oder *Simultangleichungsmodelle*. Sehr allgemeine Bezeichnungen sind *statistische* oder *kausale Modellierung*. Diese werden in dieser Arbeit als Oberbegriff für alle konfirmatorischen Verfahren, inklusive der Methoden, die nicht auf Maximum Likelihood Schätzung basieren, verwendet.

Causality

Kausalität

“[...] The idea of determination, in the sense of causes fixing beforehand the nature of the effect, is based upon the belief in an inherent necessity in the order of things. We have seen that no such necessity can be proved. Therefore, determination should be used only in the sense of an ability to predict with fair accuracy the value of an effect when the values of its principal causes are known. [...]

To contrast “causation“ and “correlation“ is unwarranted because causation is simply perfect correlation. [...] We therefore conclude that philosophically the basis of the method of path coefficients is faulty, [...]“

HENRY E. NILES (1922): Correlation, causation and Wright's theory of “path coefficients“

“[...] Prior knowledge of the causal relations is assumed as a prerequisite in the former case. Whether such knowledge is ever possible seems to be the subject of Niles' philosophical discussion of the nature of causation. [...] The failure to consider specifically the applications of the method, [...], seems to be based on what appears to the writer an untenable attitude toward causation and laws of nature as working scientific concepts. [...]“

SEWALL WRIGHT (1923): The theory of path coefficients: a reply to Niles' criticism

“[...] The greatest point of dispute between Wright and myself seems to be in regard to the nature of causation and correlation. [...]“

HENRY E. NILES (1923): The method of path coefficients: an answer to Wright

Wright's introduction of his method of path coefficients engendered a lively debate, that continues to this day (see e.g. HUMPHREYS 1986, DENIS & LEGERSKI 2006). As the exemplary quotations at the beginning show, the subject of the dispute were not methodological objections but the nature of causality. In the case of SEM even the name -containing the term "structural"- reveals the assumption of invariant causal relations governing a system. It will be argued below that the applied definition of causality does not influence the veracity of the results obtained by this methods. Even so the author wishes to present a general definition following mainly BOLLEN (1989), which is application-orientated and practicable:

Two variables are causally related if an association between them can be found while they are completely isolated from all other variables, and if this association has an invariant direction over a period of time.

Despite the close link of the methods to causality it must not be forgotten that they are not tools to derive causal relations from data

Wrights Einführung seiner Methode der Pfadkoeffizienten entzündete eine lebhaftete Debatte, die bis heute noch nicht abgeschlossen ist (siehe z.B. HUMPHREYS 1986, DENIS & LEGERSKI 2006). Wie die vorangestellten Zitate zeigen, waren nicht methodische Einwände Streitpunkt, sondern die Natur der Kausalität. Im Falle von Strukturmodellen weist sogar der Name -der den Begriff "Struktur" beinhaltet- auf die Annahme von unveränderlichen Kausalbeziehungen hin, die ein System bestimmen. Obgleich die Definition der Kausalität, die den Modellen zugrunde gelegt wird, nicht ihre Aussagefähigkeit beeinflusst (siehe unten), soll an dieser Stelle eine praxisorientierte und anwendungsbezogene Definition gegeben werden, die weitgehend mit der von BOLLEN (1989) vorgeschlagenen übereinstimmt:

Zwei Variablen sind kausal verknüpft, wenn zwischen ihnen ein Zusammenhang gefunden werden kann, während sie vollständig von allen anderen Variablen isoliert sind, und wenn dieser Zusammenhang über einen Zeitraum eine unveränderliche Richtung aufweist.

but tools to test hypotheses. Considered in this way they follow the logic of POPPER'S (1969) deductive methodology of the substantiation of hypotheses. From a causal model conclusions in the form of expected correlations and independences between the variables are deduced and then examined statistically for their agreement with the data. If an agreement is found the hypothesis about the causal structure is supported. If the conclusions clearly deviate from the patterns found in the data the hypothesis is falsified and has to be rejected. Popper explicitly states that the way a theory is created is insignificant as long as the completed hypothesis is checked systematically. This leads to the conclusion that the understanding of causality underlying the hypothesised causal model does not restrict the veracity of the methods even if the meaning of causation is reduced to the capability to predict the value of one variable with help of the values of other variables.

Trotz der engen Verbindung zwischen Verfahren und Kausalität darf nicht vergessen werden, dass sie nicht Werkzeug zum Auffinden kausaler Beziehungen sind, sondern Werkzeug zur Überprüfung von Hypothesen. In dieser Weise betrachtet folgen sie der Logik von POPPER'S (1969) deduktiver Methode für die Überprüfung von Hypothesen. Aus dem Kausalmodell werden Schlüsse in Form von Korrelationen und Unabhängigkeiten der Variablen gezogen, die statistisch auf ihre Übereinstimmung mit den Daten geprüft werden. Wird eine Übereinstimmung gefunden, stützt diese die Hypothese über die Kausalstruktur. Weichen die Schlüsse stark von den Mustern in den Daten ab, muss die Hypothese als falsifiziert betrachtet werden. Popper betont, dass die Art, wie eine Theorie aufgestellt wird, unwesentlich ist, solange die resultierende Hypothese systematisch überprüft wird. Das lässt den Schluss zu, dass die Definition von Kausalität, die dem Modell zugrunde liegt, dessen Aussagekraft nicht beeinflusst. Auch dann nicht, wenn die Bedeutung von Kausalität auf die Möglichkeit, den Wert einer Variable mit Hilfe der Werte anderer Variablen vorauszusagen, reduziert wird.

The Benefits of Statistical Modeling: Examining Systems instead of Individual Processes

Die Vorteile statistischer Modellierung: Untersuchung von Systemen an Stelle von isolierten Prozessen

"It is my opinion, after some years of careful consideration, that potentially they [the methods of statistical modeling] represent the means to a revolutionary change in scientific inquiry; one that allows us to ask questions of interacting systems that we have not been able to ask before."

JAMES B. GRACE (2006): Structural equation modeling and natural systems

There are many multivariate methods, such as regression models, principle components and cluster analysis, canonical correlations and MANOVA, that are widely known and frequently used in ecology and evolutionary biology. The application of these procedures to complex natural systems is restricted by two of their characteristics. First, basing on generic fixed models, their capacity to describe complex systems of relationships is

Die Nutzung vieler multivariater Methoden, wie Regressionsmodellen, Hauptkomponentenanalysen und MANOVA, ist in Ökologie und Evolutionsbiologie weit verbreitet. Die Anwendung dieser Verfahren auf komplexe natürliche Systeme wird durch zwei Eigenschaften beschränkt. Erstens basieren sie auf festgelegten Schemata, wodurch ihre Kapazität zur Beschreibung komplexer Systeme begrenzt ist. Zweitens

very limited. Second, they are only capable of estimation and test of individual parameters with a focus on the explanation of the greatest possible portion of variance in variables. As mentioned above, statistical modeling bases on a generalisation of linear models and by now includes a variety of statistical methods that are commonly used. Such statistical models can be used in a descriptive way as they provide the possibility to compute and test individual parameters. But with the focus changed from the description of net effects to the evaluation of networks of relationships they are less restrictive than common statistics. Models do not need to have a fixed form, thus allowing to involve much more theoretical content and making more complex systems available to statistical testing. Parameters are estimated simultaneously within their context allowing for the decomposition of effects and providing the relative strengths of individual influences in a more confident way. In addition, the available confirmatory tests of model fit enable the researcher to compare hypotheses on the level of the overall model and work out which causal structure matches the data best (see MITCHELL 1992 for a short or GRACE 2006 for a detailed discussion).

The listed features of statistical modeling along with the possibility to include measurement error (see e.g. PUGESEK & TOMER 1995) indicate that its usage in organismal biology may prove to be advantageous. Organisms are complex systems of various interrelated traits. Thus, it is difficult to establish proof of causal relationships between traits when organisms were the experimental units -even if a randomised experiment was carried out (see e.g. SHIPLEY 1999, 2000a for a detailed discussion). This is a point where statistical modeling can contribute to the quality of results.

The benefits of lifetime observations with regard to studies of life history have already been discussed in chapter I. This way to study life history patterns is characterised by a high degree of complexity. Resulting data sets contain a great number of variables and the specified problems often imply complex networks of relationships. Using conventional statistical methods to test such systems means to divide the network into fragments taken out of context and to rely on correlations, which are often misleading. This leads to another argument for the application of statistical modeling. The examination of systems as a whole replaces theory construction basing on the rather fragmented

sind sie nur in der Lage, Parameter einzeln und im Hinblick auf den größtmöglichen Erklärungswert zu schätzen. Wie schon dargestellt, beruhen Strukturmodelle auf einer Verallgemeinerung linearer Modelle und schließen inzwischen viele häufig angewandte Verfahren ein. Sie bieten auch die Möglichkeit, einzelne Parameter zu schätzen und zu testen. Aber durch den Wechsel von der Beschreibung der Nettoeffekte zur Evaluation von Beziehungsgeflechten, sind sie weit flexibler als konventionelle Methoden. Die Modelle haben keine festgelegte Form und machen so komplexere Systeme und damit auch komplexere Hypothesen zugänglich für die statistische Überprüfung. Alle Parameter werden simultan und damit in ihrem Kontext geschätzt, gleichzeitig werden die Gesamtzusammenhänge in ihre Komponenten zerlegt, wodurch die Schätzung des Einflusses einzelner Variablen zuverlässiger wird. Zusätzlich ermöglichen die Tests auf die Anpassungsgüte eines Modells den Vergleich von Hypothesen auf der Ebene des Gesamtmodells und helfen so zu entscheiden, welcher Kausalzusammenhang die Datenstruktur am besten wiedergibt (siehe MITCHELL 1992 für eine kurze oder GRACE 2006 für eine umfassende Darstellung).

Die aufgezeigten Merkmale statistischer Modellierung, zusammen mit der Möglichkeit Messfehler in allen Variablen einzubeziehen (siehe z.B. PUGESEK & TOMER 1995), sprechen für die Eignung dieser Verfahren für die organismische Biologie. Organismen sind komplexe Systeme, die sich aus vielen miteinander in Wechselbeziehung stehenden Merkmalen zusammensetzen. Das erschwert den Nachweis kausaler Beziehungen in Experimenten, in denen Organismen die experimentelle Einheit sind -selbst wenn es Zufallsexperimente sind (siehe z.B. SHIPLEY 1999, 2000a für eine umfassende Darstellung). Dies ist ein wichtiger Punkt, an dem kausale Modelle einen Beitrag zur Qualität von Ergebnissen leisten können.

Die Eignung von Lebenszeitbeobachtungen bei der Erforschung von Lebensgeschichten ist bereits im ersten Kapitel dargelegt worden. Solche Beobachtungen ergeben große Datensätze und die Fragestellung führt häufig zu komplexen Systemen von Beziehungen zwischen den Variablen. Der Gebrauch konventioneller statistischer Methoden zur Analyse solcherer Systeme bedeutet, das Geflecht der Beziehungen zu zerreißen und die einzelnen Teile aus ihrem Kontext

representation given by less flexible statistical methods with theory construction basing on models that provide a more adequate representation of system behaviour. With regard to organisms this means not to reduce individuals to a few isolated traits but to consider individuals as systems capable of a variety of responses that depend on several variables (see e.g. FOCARDI & TINELLI 1996).

herausgelöst zu untersuchen, und oft auch sich auf Korrelationen zu verlassen, die irreführend sein können. Hieraus lässt sich ein weiteres Argument für die Verwendung statistischer Modellierung ableiten. Die Untersuchung von Systemen als eine Einheit ersetzt die Theorienbildung auf der Grundlage von bruchstückhaften Darstellungen mit Hilfe wenig flexibler Methoden, durch eine Theorienbildung, die auf Modellen beruht, die eine zuverlässigere Darstellung der Beziehungen innerhalb des Systems liefern. In Bezug auf Organismen bedeutet das, Individuen nicht auf wenige isolierte Merkmale zu reduzieren, sondern sie als Systeme zu betrachten, die zu einem weiten Spektrum von Reaktionen auf vielerlei Reize befähigt sind (siehe z.B. FOCARDI & TINELLI 1996).

Section II

Material and Methods

Material und Methoden

Chapter I

Test Animals

Versuchstiere

The Scorpionfly *Panorpa alpina* Rambur

Die Skorpionsfliege *Panorpa alpina* Rambur

Panorpa alpina Rambur belongs to the order of Mecoptera and within this order to the family of Panorpidae (scorpionflies). The appearance of the genus *Panorpa* in Europe is limited to less than 20 species (WILLMANN 1977). The Panorpidae owe their name "scorpionflies" to the morphology of the male genital segment which is looking very like the abdomen of scorpions. The distal abdominal segments are bent upwards and at the end occurs a pair of gonostyles that form robust claspers. In several families within the Mecoptera appear two tergite projections situated medial on the dorsal side of the third and fourth abdominal segment. These projections are called notal and postnotal organ, or simplifying just notal organ. Within the Middle European species they shape a clamp-like structure that is used to take hold of one of the female's forewings during copulations (GRELL 1942, KALTENBACH 1978, THORNHILL & SAUER 1991). Like several other species the males of *P. alpina* are expected to use pheromones in addition to optical signals while calling (THORNHILL 1979, 1992, AUMANN & SAUER 1999, AUMANN 2000). The attractants are produced in a glandular epithelium which is located in the genital pouch. The pouch can be everted for emission and then becomes visible between the gonostyles (GRELL 1942, THORNHILL 1973).

P. alpina mainly occurs in regions of suboceanic or subcontinental climate in Middle and Eastern Europe. As already mentioned in section I the five Middle European species are, though sympatric, adapted to distinct monotypes. *P. alpina* prefers moist, cool and shady habitats with temperatures between 13 and 18°C, high humidity and weak light intensity. Therefore it is often found in thick herb layers that are shadowed by trees or bushes and located near water. The populations appear once a

Panorpa alpina Rambur gehört zur Ordnung der Mecoptera und innerhalb dieser Ordnung zu der Familie der Panorpidae (Skorpionsfliegen). Die Gattung *Panorpa* ist in Europa auf weniger als 20 Arten beschränkt (WILLMANN 1977). Die Panorpiden verdanken ihren Namen "Skorpionsfliegen" der Morphologie des männlichen Genitalsegmentes, das eine große Ähnlichkeit mit dem Abdomen der Skorpione aufweist. Die distalen Abdominalsegmente sind aufwärts gebogen, an ihrem Ende findet sich ein Paar Gonostylen, die eine kräftige Zange bilden. In einigen Familien innerhalb der Mecoptera tragen die Männchen zwei Tergitfortsätze auf der Dorsalseite des dritten und vierten Abdominalsegmentes. Sie werden Notal- und Postnotalorgan, oder vereinfacht nur Notalorgan, genannt. Bei den mitteleuropäischen Arten formen sie eine klammerartige Struktur, die dazu dient, während der Kopulation einen Vorderflügel des Weibchens zu ergreifen (GRELL 1942, KALTENBACH 1978, THORNHILL & SAUER 1991). Die Männchen einiger Arten nutzen zusätzlich zu optischen Signalen nachweislich Pheromone um Paarungspartnerinnen anzulocken (THORNHILL 1979, 1992, AUMANN & SAUER 1999, AUMANN 2000). Die Duftstoffe werden in einem drüsigen Epithel produziert, das sich in der Genitaltasche befindet. Die Genitaltasche wird für die Freisetzung des Duftes ausgestülpt und so zwischen den Gonostylen sichtbar (GRELL 1942, THORNHILL 1973). Die ausgestülpte Genitaltasche ist bei balzenden Männchen von *P. alpina* deutlich erkennbar, vermutlich setzen sie auch Pheromone frei, der experimentelle Nachweis fehlt jedoch bisher noch.

P. alpina ist hauptsächlich in Regionen Mittel- und Osteuropas verbreitet, in denen subozeanisches oder subkontinentales Klima herrscht. Wie bereits in der

year (one generation) in spring (April-June). Maximum numbers of individuals are found in May or June dependent of the geographic position. Therewith *P. alpina* shows the earliest appearance and is the only monovoltine species of all Middle European scorpionflies (SAUER 1970). The European scorpionflies are scavengers feeding mainly on arthropode carrion. As the occurrence of dead arthropodes is unpredictable in time and space, food is assumed to be the most influential limiting factor in scorpionfly life histories. Their mating behaviour is strongly condition-dependent. Males hand over food or hardening secretions produced in the salivary gland to the females during mating (MERCIER 1915, STEINER 1930, ISSIKI 1933, BYERS & THORNHILL 1983, SAUER et al. 1998).

Einleitung angesprochen, sind die fünf mitteleuropäischen Arten zwar sympatrisch, aber an verschiedene Monotope adaptiert. *P. alpina* bevorzugt feucht-kühle, schattige Habitats mit Temperaturen zwischen 13 und 18°C und schwacher Lichtintensität. Daher findet man sie häufig in gewässernahen dichten Krautschichten, die von Bäumen oder Büschen beschattet werden. Das Auftreten ist auf eine Generation pro Jahr beschränkt und dauert von April bis Juni. Die höchsten Populationsdichten finden sich, je nach geographischer Lage, im Mai oder Juni. Damit ist *P. alpina* die Art mit dem frühesten Schlupfzeitpunkt und außerdem die einzige monovoltine unter den mitteleuropäischen Skorpionsfliegen (SAUER 1970). Alle europäischen Skorpionsfliegen sind Aasfresser und ernähren sich hauptsächlich von toten Arthropoden. Da die Verteilung dieser Nahrung räumlich und zeitlich unvorhersagbar ist, wird der Zugang zu Futter als der hauptsächlich limitierende Faktor in der Lebensgeschichte von Skorpionsfliegen betrachtet. Ihr Paarungsverhalten ist stark konditionsabhängig. Die Männchen übergeben den Weibchen während der Paarung Futterstücke oder aushärtende Sekrete der Speicheldrüse (MERCIER 1915, STEINER 1930, ISSIKI 1933, BYERS & THORNHILL 1983, SAUER et al. 1998).

Breeding Protocol

Zuchtprotokoll

All individuals used in the observations and experiments were F1 offspring from field-caught adults gathered at a sample site near Freiburg i. Br. and a sample site in Bonn (Melbtal). They were bred using a standard breeding protocol (see SAUER 1970, 1977, THORNHILL & SAUER 1992) in plastic boxes (10 cm x 10 cm x 7 cm) containing moist paper tissues and peat-filled Petri dishes for egg-laying. The raising of the larvae was carried out at a temperature of 18°C on moist paper tissues with food (segments of *Tenebrio molitor*) ad libitum and a maximum density of 20 individuals per Petri dish (diameter 12 cm). Reaching the third larval instar, the larvae were transferred to soil-filled plastic cylinders (diameter 40 cm, depth 1m)

Alle verwendeten Individuen waren F1 Nachkommen von im Freiland gefangenen Tieren. Diese stammten von einem Fangplatz in Freiburg i. Br. und einem weiteren in Bonn (Melbtal). Die Zucht erfolgte nach einem standardisierten Zuchtprotokoll (siehe SAUER 1970, 1977, THORNHILL & SAUER 1992) in Plastikbehältern (10cm x 10cm x 7cm), die mit feuchtem Zellstoff ausgelegt waren. Zur Eiablage standen den Weibchen torfgefüllte Petrischalen zur Verfügung. Die Larven wurden bei einer Temperatur von 18°C auf feuchtem Zellstoff in Petrischalen (Durchmesser 12cm) mit einer maximalen Dichte von 20 Individuen pro Schale aufgezogen. Als Nahrung erhielten sie Mehlwurmsegmente (*Tenebrio molitor*) ad

placed outdoors. Animals were collected and weighed at emergence.

libitum. Mit dem Erreichen des dritten Larvalstadiums wurden sie in mit Erde befüllte Plastikzylinder (Durchmesser 40cm, Tiefe 1m), die im Freien in den Boden eingesenkt waren, überführt. Alle Tiere wurden direkt nach dem Schlupf gewogen.

Chapter II

Lifetime Observations

Lebenszeitbeobachtungen

Performance of Observations

Durchführung der Beobachtung

The first observation was realised from April 28th to June 1st 2003, from April 21nd to June 9th 2005 a replicate was made. The observed populations were held in large enclosures (150cm x 70cm x 70cm) containing four cut tendrils from blackberry (*Rubus fruticosus*) and moist tissues. In 2003 the enclosures were set up outdoors in a cool shady place. In 2005 observation took place in a climate chamber (18°C during 18 hours light phase, 16°C during 6 hours dark phase). Both observations were carried out with two separate test populations which were assigned to different nutrient regimes. One of the populations received six one-segment pieces of last instar mealworms (*Tenebrio molitor*) per day (high nutrient population = HN population), the other five (low nutrient population = LN population). These baits were pinned on the leaves of the blackberries. Each population consisted of 15 males and 15 females that were individually marked to facilitate identification. As long as emergence continued dead individuals were substituted. Daily observations were made with a duration of at least six hours up to twelve hours when long copulations occurred. In 2003 the time window of observations was shifted from one day to the next due to three defined starting times (5:00 am, 11:00 am, 5:00 pm). In addition, observations through five 24-h periods were made to determine the timing of mating activity. Throughout the replicate observations were made daily at the time of highest activity. Beyond observation time, females were individually transferred to plastic boxes (10cm x 10cm x 7cm) fitted out with moist tissues and peat-filled Petri dishes for egg-laying. Eggs were collected and counted daily. Males were placed in small plastic tubes which were, too, fitted out with moist tissues. Both sexes did not receive food during this time. Every day before the start of the observations, animals were weighed to

Die erste Beobachtung dauerte vom 28. April bis zum 1. Juni 2003. Eine weitere wurde im Zeitraum vom 21. April bis zum 9. Juni 2005 durchgeführt. Die beobachteten Populationen wurden in großen Plexiglas-käfigen gehalten (150cm x 70cm x 70cm). Diese waren mit Brombeerranken (*Rubus fruticosus*) und feuchtem Zellstoff ausgestattet. Im Jahr 2003 waren die Käfige an einem kühlen und schattigem Platz im Freien aufgestellt. 2005 fanden die Beobachtungen in einer Klimakammer statt (18°C während der 18 Stunden dauernden Hellphase, 16°C während der 6 Stunden dauernden Dunkelphase). Beide Beobachtungen umfassten zwei getrennte Versuchspopulationen, die unter verschiedenen Nahrungsverfügbarkeiten gehalten wurden. Eine Population erhielt täglich sechs Segmente des letzten Larvenstadiums von *Tenebrio molitor* (high nutrient population = HN-Population), die Nahrungsmenge der anderen Population betrug täglich fünf Segmente (low nutrient population = LN-Population). Die Segmente wurden mit Nadeln einzeln auf den Brombeerblättern festgesteckt. Jede Population bestand aus 15 Männchen und 15 Weibchen, die individuell markiert waren. Solange der Schlupf anhielt wurden verstorbene Tiere ersetzt. Die tägliche Beobachtungsdauer betrug mindestens sechs und dauerte bis zu zwölf Stunden, wenn lange Kopulationen vorkamen. 2003 wurde das Zeitfenster der Beobachtungen täglich gewechselt, die gewählten Anfangszeiten waren 5:00, 11:00 und 17:00 Uhr. Zusätzlich wurden die Tiere fünfmal über einen Zeitraum von 24 Stunden ununterbrochen beobachtet. Während des Replikates 2005 wurde der Beobachtungszeitraum auf die Zeit der größten Aktivität abgestimmt. Außerhalb der Beobachtungszeiten wurden die Weibchen in Plastikbehältern der Größe 10cm x 10cm x 7cm

the nearest 0.1 mg. After death individuals were frozen for later dissection. The wings of dead individuals were cut off, fixed on paper with adhesive film and then measured to the nearest 0.1mm with 10-times magnification.

During the second observation 2005 salivary masses were photographed using a Pentax MX-50 with a Sigma lens (macro, 105mm, 1:2.8). Photos were made in fixed setting (1:1) and therefore with fixed distance to get all images in the same scale. For the estimation of the volume of the salivary masses height and diameter were measured on the prints (format 9x13, 16-times magnified) to the nearest 0.1mm. The volume was calculated using the formula for cylindrical objects.

gehalten, die mit feuchtem Zellstoff und einer torfgefüllten Petrischale für die Eiablage ausgestattet waren. Die Eier wurden täglich abgesammelt und gezählt. Die Männchen wurden in kleine Drosophilaröhrchen gesetzt, die ebenfalls mit feuchtem Zellstoff versehen waren. Beide Geschlechter erhielten während dieser Zeit kein Futter. Jeden Tag vor Beginn der Beobachtungen wurden alle Individuen mit einer Genauigkeit von 0.1 mg gewogen. Verstorbene Tiere wurden zunächst eingefroren, später wurde das vordere Flügelpaar abpräpariert, mit Klebefolie auf Papier fixiert und unter zehnfacher Vergrößerung mit einer Genauigkeit von 0.1mm vermessen.

Während der zweiten Beobachtung im Jahr 2005 wurden die Sekrete mit einer Pentax MX-50 und einem Sigma Objektiv (makro, 105mm, 1:2.8) fotografiert. Die Fotos wurden in der 1:1 Einstellung des Objektivs und damit in konstantem Abstand gemacht, so dass alle Sekrettropfen im gleichen Maßstab abgebildet wurden. Für die Schätzung des Volumens der Sekrettropfen wurden Höhe und Durchmesser unter 16-facher Vergrößerung mit einer Genauigkeit von 0.1mm auf den Abzügen (9cm x 13cm) gemessen. Das Volumen wurde dann über die Zylinderformel errechnet.

Data

Daten

With regard to the nature of the resulting data two fundamental definitions should be given first to facilitate the distinction of variables in the results section:

- (1) **State measures** of variables are the values of the variables at a point in time e.g. the day a copulation took place. Thus, many refer to a pair of individuals that mated, like the duration of a single copulation or the amount of saliva handed over in that copulation.
- (2) **Lifetime measures** of variables are the means or sums of the variables calculated over the complete life span of a single individual.

Protooled state measures are

- **copulation duration:** male reproductive success, measured as the duration of an individual copulation in minutes.

Auf Grund der Datenstruktur sollen an dieser Stelle zwei Definitionen eingeführt werden, die die Unterscheidung der Variablen im Ergebnisteil erleichtern:

- a) **Zustandsmaße** von Variablen sind die Werte der Variablen zu einem bestimmten Zeitpunkt, z.B. am Tag einer Kopulation. Daher beziehen sie sich oft auf zwei Individuen, die sich verpaart haben, wie die Dauer der einzelnen Kopulationen und die Menge Sekret, die in dieser Kopulation übergeben worden ist.
- b) **Lebenszeitmaße** von Variablen sind die über die gesamte Lebensspanne eines einzelnen Individuums gerechneten Mittelwerte oder Summen der Variablen.

Protokollierte Zustandsmaße sind

- **Kopulationsdauer:** Reproduktionserfolg der Männchen, gemessen als

- **volume:** male investment, measured as the sum of the volumes of all salivary masses produced by a male during a specified copulation.
- **condition:** nutritional state, recorded as the residuals of the regression of weight in milligrams at the day of interest on body size measured as the average lengths of the left and right forewing in millimetres (THORNHILL & SAUER 1992).
- **age:** number of days elapsed since emergence.

Protooled lifetime measures are

- **life span:** viability, measured as the time from emergence to death in days.
- **fighting prowess:** competitiveness, it was recorded which individuals were involved in fights for prey items including the outcome of the interactions. Fighting prowess was then calculated as the number of fights won divided by the number of fights in which an individual was involved.
- **finding ability:** a second measure for competitiveness, the number of hitherto unexploited food items found by an individual was recorded. Finding ability was then calculated as the number of food items found by an individual.
- **condition:** nutritional state, recorded as the residuals of the regression of the mean of the daily recorded weights on body size (see above).
- **number of salivary masses:** male investment, sum of all salivary masses a male produced in its lifetime or, for females, the sum of all salivary masses a female received in its lifetime.
- **time spent on calling:** second measure for male investment, sum of all calling periods measured in minutes. A male was supposed to be calling when the pheromonal gland was everted.
- **copulation duration:** reproductive success of males, measured as sum of the durations of all copulations an individual had in its lifetime measured in minutes.
- **fecundity:** reproductive success of females, number of eggs laid in lifetime.
- **number of copulations:** second measure of reproductive success of males and females, measured as the

Dauer einer Kopulation in Minuten.

- **Volumen der Sekrete:** Investition der Männchen, gemessen als die Summe der Volumina aller während einer Kopulation vom Männchen produzierten Sekrete.
- **Kondition:** Ernährungszustand, abgeschätzt über die Residuen der Regression des Gewichtes in Milligramm zum in Frage stehenden Zeitpunkt auf die Körpergröße, gemessen als mittlere Länge der vorderen Flügel in Millimetern (THORNHILL & SAUER 1992).
- **Alter:** Anzahl der seit dem Schlupf vergangenen Tage.

Protokollierte Lebenszeitmaße sind

- **Lebensdauer:** Überlebensfähigkeit, gemessen als Zeitspanne vom Schlupf bis zum Tod in Tagen.
- **Kampfstärke:** Konkurrenzfähigkeit, Individuen, die an aggressiven Interaktionen um Nahrung beteiligt waren und die Ausgänge der Interaktionen wurden notiert. Die Kampfstärke wurde dann als der Anteil der gewonnenen Kämpfe an der Gesamtzahl Kämpfe, die ein Individuum bestritten hat, errechnet.
- **Findevermögen:** zweites Maß für Konkurrenzfähigkeit, die Anzahl der bis dahin ungenutzten Futterstücke, die ein Individuum gefunden hat.
- **Kondition:** Ernährungszustand, abgeschätzt über die Residuen der Regression des Mittelwertes der täglich aufgenommenen Gewichte auf die Körpergröße (s.o.).
- **Anzahl Sekrete:** Investition der Männchen, die Summe aller Sekrete, die ein Männchen in seinem Leben produziert hat; für die Weibchen ist es die Summe aller Sekrete, die ein Weibchen in seinem Leben erhalten hat.
- **Balzdauer:** zweites Maß für die Investition der Männchen, die Summe aller Balzperioden eines Männchens in Minuten. Ein Männchen wurde als balzend betrachtet, wenn die Pheromondrüse ausgestülpt war.
- **Kopulationsdauer:** Reproduktionserfolg der Männchen, die Summe der Dauern (in Minuten) aller Kopulationen, die ein Individuum eingegangen ist.
- **Fekundität:** Reproduktionserfolg der Weibchen, Anzahl der in der gesamten Lebensspanne gelegten Eier.
- **Anzahl Kopulationen:** zweites Maß

number of all copulations an individual had in its lifetime.

The proportions of sexually active individuals were in 2003: of 18 HN males 14 called, 12 mated; of 15 LN males 9 called and 6 mated; of 18 HN females 13 mated and laid eggs; of 18 LN females 11 mated and 6 laid eggs. In 2005 a total of 41 copulations in the HN population and 13 in the LN population have been observed. In the HN population 2005 56 copulations have been recorded and for 14 of them the invested volume could be completely measured. Of 18 HN males 11 called and 9 mated; of 16 HN females 14 mated and 10 laid eggs. In the LN population 10 of 16 copulations were allotted to one male. Consequently, the data were not included in the analyses.

In the correlation tests and confirmatory analyses the lifetime measures of finding ability, the number of salivary masses, the time spent on calling, copulation duration, the number of copulations and fecundity are divided by the life span of the corresponding individuals.

For the lifetime measurement of male investment by the number of salivary masses two alternatives are possible: the number of all salivary masses a male produced in its lifetime or the number of salivary masses it produced during copulations. As these measures are highly correlated (HN 2005: $r = 0.987$, $p < 0.001$; HN 2003: $r = 0.838$, $p = 0.001$; LN 2003: $r = 0.978$, $p = 0.001$) and consequently the results of statistical tests are very similar, only the test statistics for the total number of salivary masses are given.

für den Reproduktionserfolg von Männchen und Weibchen, gemessen als die Anzahl aller Kopulationen, die ein Individuum in seinem Leben eingegangen ist.

Die Anteile der sexuell aktiven Individuen betragen 2003: von 18 HN-Männchen balzten 14, kopulierten 12; von 15 LN-Männchen balzten 9 und kopulierten 6; von 18 HN-Weibchen kopulierten 13, diese legten auch Eier; von 18 LN-Weibchen kopulierten 11 und 6 legten Eier. In dem Jahr konnten in der HN-Population 41 und in der LN-Population 13 Kopulationen beobachtet werden. In der HN-Population von 2005 wurden 56 Kopulationen protokolliert, für 14 von diesen konnte das Volumen aller produzierten Sekrettropfen vollständig gemessen werden. Von 18 HN-Männchen balzten 11 und 9 verpaarten sich; von 16 HN-Weibchen verpaarten sich 14 und 10 legten Eier. In der LN-Population entfielen von 16 Kopulationen 10 auf ein Männchen, daher wurden die Daten nicht in die Auswertung mit einbezogen.

Für die Korrelationstests und konfirmatorischen Analysen sind die Lebenszeitmaße des Findevermögens, der Anzahl Sekrettropfen, der Balzdauer, der Kopulationsdauer, der Anzahl Kopulationen und der Fekundität durch die Lebensdauer der entsprechenden Individuen dividiert worden.

Das Lebenszeitmaß für die Investition der Männchen gemessen als die Anzahl produzierter Sekrete kann auf zwei Arten erfasst werden: als die Anzahl der insgesamt im Leben produzierten Sekrete oder die Anzahl der während der Kopulationen produzierten Sekrete. Da diese Maße in hohem Grade korrelieren (HN 2005: $r = 0.987$, $p < 0.001$; HN 2003: $r = 0.838$, $p = 0.001$; LN 2003: $r = 0.978$, $p = 0.001$) und daher alle Testergebnisse sehr ähnlich sind, werden nur die Ergebnisse für die Gesamtzahl Sekrete angegeben.

Statistics

Statistik

Means, standard deviations, correlations, Chi-squared tests or Fisher tests, Mann-Whitney U tests and t-tests have been computed with SPSS 12.0. The coefficients for the path analyses (see chapter II on page 20 and Box 1 on page 23) were calculated

Mittelwerte, Standardabweichungen, Korrelationen, Chi²-Tests oder Fisher Tests, Mann-Whitney U Tests und t-Tests sind mit SPSS 12.0 berechnet worden. Die Koeffizienten für die Pfadanalysen (siehe Kapitel 2 auf Seite 20 und Box 1 auf Seite 23) wurden mit der

using the SPSS 12.0 multiple regression procedure. The d-separation tests were carried out using d-graph, which is included in the Causal Toolbox software developed by SHIPLEY (2000a). The chosen significance level is $\alpha = 0.05$, values significant at the 0.1 level are also labelled.

Prozedur für multiple Regressionen in SPSS 12.0 geschätzt. Die d-Separationstests wurden mit d-graph ausgeführt, einer Software, die in der von SHIPLEY (2000a) zur Verfügung gestellten Causal Toolbox enthalten ist. Als Signifikanzniveau wurde $\alpha = 0.05$ gewählt, zusätzlich wurden Werte, die auf dem Niveau von 0.1 signifikant sind, gekennzeichnet.

Chapter III

Male Choice Experiment

Männchenwahlexperiment

Performance of the Experiment

Durchführung des Experiments

The experiment was carried out in spring 2006 in a climate chamber (18°C during 18 hours light phase, 16°C during 6 hours dark phase). Individuals have been marked and assigned to different nutrient regimes forming three groups of males and two groups of females. The amount of food an individual received was adapted to its body size. On average males and females assigned to the high nutrient regime (HN) got one segment of a last instar mealworm (*Tenebrio molitor*) every second day. Males and females which belonged to the low nutrient group (LN) got one segment about every sixth day. The males assigned to the medium nutrient regime (MN) were fed with a segment every fourth day on an average. In *P. alpina* both sexes reach maturity within 7-12 days after emergence. Thus, individuals were brought together in enclosures (70cm x 30cm x 30cm, max. 8 males and 10 females) for mating after the 8th day after emergence (see figure 3). Every individual was allowed to copulate once; mated ones were frozen immediately. All individuals were weighed to the nearest 0.1 mg before the start of the experiment. The volume of salivary masses was estimated as described in chapter II with the difference that not prints were measured but jpeg images using ImageJ, the unit of measurement for the volume is cubic pixel. Beyond observation time individuals of both sexes were held as described for males in chapter II.

Das Experiment wurde im Frühjahr 2006 in einer Klimakammer (18°C während 18 Stunden Hellphase, 16°C während 6 Stunden Dunkelphase) durchgeführt. Die Individuen wurden markiert und verschiedenen Ernährungsgruppen zugeteilt, von denen es für die Männchen drei und die Weibchen zwei gab. Die Nahrungsmenge, die ein Individuum erhielt war der Körpergröße angepasst. Im Mittel erhielten Männchen und Weibchen, die der Gruppe der gut ernährten Tiere zugeteilt waren (*high nutrient regime* = HN), jeden zweiten Tag ein Segment eines Mehlwurmes (*Tenebrio molitor*). Männchen und Weibchen, die der Gruppe der schlecht ernährten Tiere angehörten (*low nutrient regime* = LN), erhielten etwa an jedem sechsten Tag ein Segment. Die Männchen in der mittleren Ernährungsgruppe (*medium nutrient regime* = MN) wurden etwa jeden vierten Tag mit einem Segment gefüttert. Da bei *P. alpina* beide Geschlechter nach sieben bis zwölf Tagen geschlechtsreif werden, wurden die Tiere nach dem achten Lebenstag zur Verpaarung in Glaskäfigen (70cm x 30cm x 30cm, max. acht Männchen und zehn Weibchen) zusammengebracht (siehe Abbildung 3). Jedes Individuum war für nur eine Kopulation zugelassen, verpaarte Tiere wurden sofort eingefroren. Alle Individuen wurden vor Versuchsbeginn mit einer Genauigkeit von 0.1mg gewogen. Das Volumen der Sekretröpfchen wurde, wie in Kapitel 2 beschrieben, abgeschätzt. Der einzige Unterschied bestand darin, dass diesmal nicht die Abzüge, sondern die digitalisierten Bilder (jpeg) vermessen wurden. Dies geschah mit der Software ImageJ. Die Maßeinheit für das Volumen ist Kubikpixel. Außerhalb der Beobachtungszeit wurden die Individuen beider Geschlechter gehalten, wie in Kapitel II für die Männchen beschrieben.

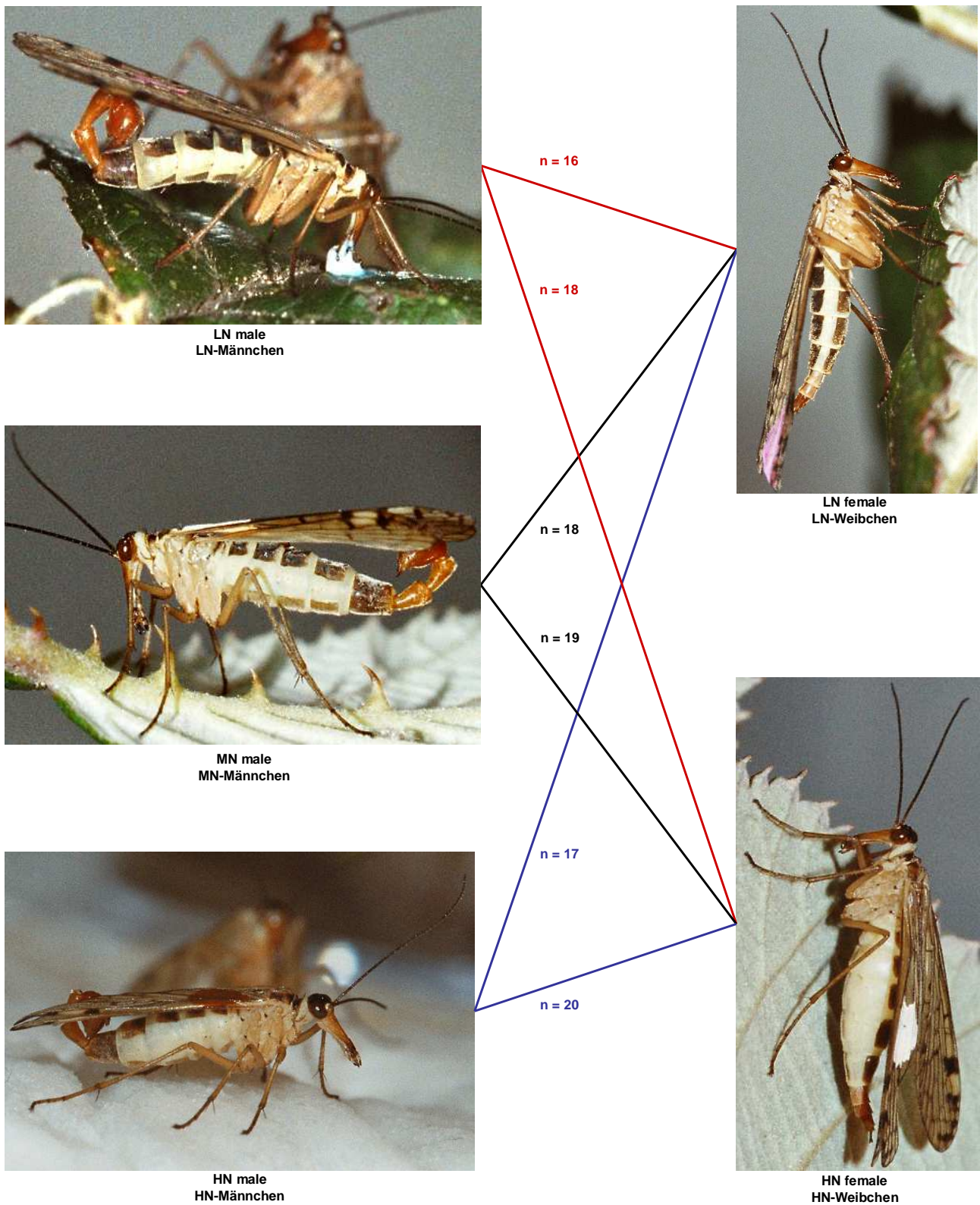


Figure 3: Experimental design of the male choice experiment. Males and females of the different nutrient regimes were mated in all possible combinations. The number of matings in the six resulting groups are given with the corresponding connectors. HN = high nutrient, MN = medium nutrient, LN = low nutrient regime.

Abbildung 3: Versuchsaufbau des Männchenwahlexperimentes. Männchen und Weibchen der verschiedenen Ernährungsgruppen wurden in allen möglichen Kombinationen verpaart. Die Anzahl der innerhalb dieser sechs Gruppen erfassten Kopulationen ist an den entsprechenden Verbindungslinien angegeben. HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

Data

Daten

The protocol of the experiment comprehended the following items:

- individuals participating in copulations including their **group membership**
- **copulation duration** measured in minutes
- **age** measured in days
- weight measured in milligrams: the body **condition** at the day of copulation was computed as the residuals of the regression of weight on body size (average length of left and right forewing, see above)
- **volume** of the salivary secretions invested by the male estimated with help of photographs.

In addition to weight data females were dissected and the number of mature eggs in the abdomen counted. More than 90% of the LN females had no mature eggs while more than 90% of the HN females had more than 20 mature eggs in their abdomen.

Das Versuchsprotokoll erfasste die folgenden Punkte:

- verpaarte Individuen inklusive deren **Gruppenzugehörigkeit**
- **Kopulationsdauer** gemessen in Minuten
- **Alter** gemessen in Tagen
- **Gewicht** der Tiere in Milligramm, aus dem die Kondition am Tag der Kopulation in Form der Residuen der Regression des Gewichtes auf die Körpergröße (mittlere Länge der Vorderflügel, siehe oben) errechnet wurde
- **Volumen** der vom Männchen investierten Sekrete, nach der Schätzung mit Hilfe der Fotos.

Zusätzlich zu den Gewichtsdaten, wurde die Fekundität der Weibchen überprüft. Dazu wurden diese präpariert und die Zahl der reifen Eier im Abdomen notiert. Mehr als 90% der schlecht ernährten Weibchen hatten keine reifen Eier, mehr als 90% der gut ernährten Weibchen wiesen mehr als 20 Eier im Abdomen auf.

Statistics

Statistik

The ANOVA and ANCOVA analyses have been carried out with the R program version 2.4.1. For the post hoc tests (Student-Newman-Keuls) SPSS 12.0 has been used. The tests on multivariate skewness and kurtosis have been programmed in MATLAB 7.0 using the formulas of MARDIA (1985) and MARDIA & FOSTER (1983) as given by BOLLEN (1989). The corresponding scripts are printed in appendix C. Structural equation models have been computed with the LISREL 8.72 multigroup procedure using the iterative Maximum Likelihood method (Robust Maximum Likelihood) for parameter estimation and the Normal Theory Weighted Least Squares Chi-square statistics for model fit evaluation (JÖRESKOG & SÖRBOM 1996 or see BOLLEN 1989). As additional model fit

Die ANOVA und ANCOVA Analysen sind mit dem Programm R, Version 2.4.1 durchgeführt worden. Für die post hoc Tests (Student-Newman-Keuls) ist SPSS 12.0 verwendet worden. Die Tests auf multivariate Kurtosis und Schiefe sind in MATLAB 7.0 unter Verwendung der Formeln von MARDIA (1985) und MARDIA & FOSTER (1983) wie angegeben in BOLLEN (1989) programmiert worden. Das dazu gehörige Skript ist in Appendix C abgedruckt. Die Strukturmodelle sind mit dem LISREL 8.72 Multigruppen-Verfahren berechnet worden, für die Schätzung der Parameter wurde die iterative Maximum-Likelihood Methode (robustes Maximum Likelihood) eingesetzt, für die Abschätzung der Anpassungsgüte der Modelle die Normal Theory Weighted Least Squares Chi-square

indices CAIC and RMSEA have been chosen (AKAIKE 1987, BOZDOGAN 1987 or see KELLOWAY 1998; STEIGER 1990, BROWNE & CUDECK 1993 or see SHIPLEY 2000a). Model comparison has been done basing on Chi-square differences as described by SHIPLEY (2000a). Examples for the LISREL syntax are given in appendix B.

Statistik (JÖRESKOG & SÖRBOM 1996 oder siehe BOLLEN 1989). Als zusätzliche Maße für die Anpassungsgüte sind das CAIC und der RMSEA angegeben (AKAIKE 1987, BOZDOGAN 1987 oder siehe KELLOWAY 1998; STEIGER 1990, BROWNE & CUDECK 1993 oder siehe SHIPLEY 2000a). Modellvergleiche basieren auf Chi²-Unterschieden, wie von SHIPLEY (2000a) beschrieben. Beispiele für die LISREL Syntax sind in Appendix B gegeben.

Section III

Results

Ergebnisse

Part I

Lifetime Observations

Lebenszeitbeobachtungen

Chapter I

Working Hypotheses

Arbeitshypothesen

The Life History of *P. vulgaris* as a Model for the Life History of *P. alpina*

Die Lebensgeschichte von *P. vulgaris* als Modell für die Lebensgeschichte von *P. alpina*

As already mentioned in the introduction, the observations were planned using the knowledge about the life history of *P. vulgaris*. Therefore, a short overview of the facts should be given here.

The foraging behaviour of *P. vulgaris* can be subdivided into different categories. On the one hand a variation in the individual capability to find food that leads to a kind of exploitation competition, on the other hand aggressive interactions around food occur being a kind of interference competition have been described. The competitiveness of individuals has significant influence on the nutritional state (body condition) (STEINER 1930, BOCKWINKEL & SAUER 1994, SAUER et al. 1998). The nutritional state, in turn, has great influence on viability and reproductive success. In females, fecundity depends directly on body condition; in males body condition and reproductive success are connected via the condition-dependent mating behaviour (BOCKWINKEL & SAUER 1994). This is on the one hand the time a male spends on calling, which increases with increasing condition and on the other hand the kind and amount of mating effort in the form of nuptial gifts. Males of *P. vulgaris* pursue a mating strategy within which three tactics can be distinguished. The first tactic is to simply mate without further investment. The second tactic includes the handing over of a prey item to the female and is therefore more costly for the male but leads to longer copulations. The third tactic includes the secretion and delivery of salivary masses. It requires a good nutritional state due to the high expenditure of energy and leads to the longest copulations. The presentation of nuptial gifts enhances copulation duration because females do not terminate copulations while feeding on the gifts

Wie in der Einleitung bereits erwähnt, basierte die Versuchsplanung auf den Kenntnissen über die Lebensgeschichte von *P. vulgaris*. Daher soll hier ein kurzer Überblick gegeben werden.

Das Nahrungssuchverhalten von *P. vulgaris* kann in verschiedene Kategorien eingeteilt werden. Einerseits führt die Variabilität in der individuellen Fähigkeit Nahrung zu finden zu Ausbeutungskonkurrenz, andererseits führen aggressive Auseinandersetzungen um Futterstücke zu Inferenzkonkurrenz zwischen den Individuen. Die Konkurrenzfähigkeit hat bedeutenden Einfluss auf den Ernährungszustand (STEINER 1930, BOCKWINKEL & SAUER 1994, SAUER et al. 1998). Der Ernährungszustand wiederum bestimmt sehr stark Überlebensfähigkeit und Reproduktionserfolg. Bei den Weibchen ist die Fekundität direkt abhängig vom Ernährungszustand; bei den Männchen besteht eine indirekte Abhängigkeit, die über das energieaufwändige Paarungsverhalten vermittelt wird (BOCKWINKEL & SAUER 1994). Dies äußert sich einerseits in mit der Kondition steigenden Balzzeiten und andererseits in Größe und Art des Paarungsaufwandes in Form von Paarungsgeschenken. Die Männchen verfolgen eine Paarungsstrategie innerhalb der drei Taktiken unterschieden werden können. Die erste Taktik ist die Kopulation ohne weitere Investition. Die zweite beinhaltet die Übergabe eines Futterstückes an das Weibchen. Sie ist damit energieaufwändiger, führt aber auch zu längeren Kopulationen. Bei der dritten Taktik wird statt Futter Sekret übergeben. Die Produktion von Sekret ist nur unter Einsatz von viel Energie möglich und erfordert einen guten Ernährungszustand, resultiert aber auch in den längsten Kopulationen. Das Anbieten von

(BOCKWINKEL & SAUER 1994, SAUER et al. 1998). As sperm transfer is continuous in *P. vulgaris* and fertilisation of mature eggs functions according to the fair raffle principle copulation duration is a measure of the pay off a male gains in a copulation (SAUER et al. 1990, 1997, 1998, 1999). Thus, by varying copulation duration depending on the tactic females assign bigger proportions of their expected offspring to males with higher condition. The number of salivary masses males are able to produce also increases with increasing condition. SAUER et al. (1998) and ENGELS & SAUER (2006a) could show that the salivary masses are honest indicators for male quality. This provides females another possibility to prefer high quality males by granting longer copulations to males that deliver more salivary masses (cryptic female choice sensu THORNHILL 1983; SAUER et al. 1999). The facts given above make clear that the salivary masses of *P. vulgaris* are a form of mating effort. ENGELS & SAUER (2006b) showed that these nutrient-rich gifts are also a form of parental effort. Due to their high mating investment males are also choosy. They adjust the number of salivary secretions according to female fecundity (SAUER 1996, SINDERN 1996, SAUER et al. 1998).

Males apply the mating tactics alternatively depending on their nutritional state. In populations assigned to a high nutrient regime males offer most frequently salivary masses. Under more restricted food conditions the frequencies of copulations with food and without gifts increase due to the lower average body condition of the individuals (BOCKWINKEL & SAUER 1994).

According to the results presented above the statistical analysis was mainly oriented to find and check the influence of food availability on the nutritional state of individuals and the condition dependence of mating behaviour and reproductive success. The statistical results are preceded by a description of the observed behaviour.

Paarungsgeschenken steigert die Kopulationsdauer, weil die Weibchen die Kopulationen nicht beenden, so lange sie daran fressen (BOCKWINKEL & SAUER 1994, SAUER et al. 1998). Trotz des promiskuitiven Verhaltens beider Geschlechter ist die Kopulationsdauer ein Maß für die Auszahlung, die ein Männchen durch eine Kopulation gewinnt, da die Spermienübertragung kontinuierlich erfolgt und die Befruchtung der Eier nach dem Prinzip der ehrlichen Lotterie funktioniert (SAUER et al. 1990, 1997, 1998, 1999). Für die Weibchen bedeutet die Anpassung der Kopulationsdauer an die Taktik, dass ein größerer Anteil ihrer Nachkommen von Männchen in gutem Ernährungszustand abstammt. Mit steigendem Ernährungszustand steigt auch die Menge des Sekretes, die ein Männchen produzieren und tropfenweise an das Weibchen übergeben kann. SAUER et al. (1998) und ENGELS & SAUER (2006a) konnten zeigen, dass die Sekretmenge ein ehrlicher Indikator für die Qualität eines Männchens ist. Dies gibt den Weibchen eine weitere Möglichkeit gute Männchen zu bevorzugen, indem sie die Dauer einer Kopulation an die Anzahl der übergebenen Sekrettropfen anpassen (kryptische Weibchenwahl sensu THORNHILL 1983; SAUER et al. 1999). Anhand dieses Verhaltens können die Sekrete eindeutig als Paarungsaufwand definiert werden. ENGELS & SAUER (2006b) konnten nachweisen, dass die nährstoffreichen Geschenke gleichzeitig als elterliche Investition betrachtet werden müssen. Die hohen Kosten, die mit einer Kopulation verbunden sind, führen auch zu einem Wahlverhalten der Männchen. Sie richten sich mit der produzierten Sekretmenge nach der Fekundität der Weibchen (SAUER 1996, SINDERN 1996, SAUER et al. 1998).

Die Männchen verwenden die beschriebenen Paarungstaktiken alternativ in Abhängigkeit von ihrem Ernährungszustand. In Populationen, denen vergleichsweise viel Nahrung zur Verfügung steht, ist die Übergabe von Sekreten am häufigsten. Mit abnehmender Nahrungsverfügbarkeit steigt der Anteil von Kopulationen mit Futterübergabe und ohne Geschenke (BOCKWINKEL & SAUER 1994).

In Anlehnung an die hier aufgeführten Fakten, ist die Analyse der Beobachtungsdaten auf die Überprüfung des Einflusses der Nahrungsverfügbarkeit auf den Ernährungszustand und die Energieabhängigkeit des Paarungsverhaltens und des Reproduktionserfolges ausgerichtet. Der Auswertung ist eine Verhaltensbeschreibung vorangestellt.

Chapter II

Ethogram

Ethogramm

Description of the Mating Behaviour of *P. alpina*

Beschreibung des Paarungsverhaltens von *P. alpina*

The emergence takes place from the end of April to the middle of May. The sex ratio is slightly biased to females (1:1.2 on an average). Both sexes get sexually mature within approximately ten days. Males then perform a courtship display quite similar to those of other *Panorpa*-species (SAUER & HENSLE 1977, ENGQVIST & SAUER 2003b). When calling, males curve their abdomen upwards, carry out rhythmical wing movements, abduct their cerci and evert the pheromonal gland (GRELL 1942). While doing so they prefer standing on the abaxial side of the leaf and if not disturbed stay in one place for hours.

In the course of the observations males initiated copulations using two distinct mating tactics. In about 90% of the interactions males secreted a salivary mass, which was glued to the substrate. In the remaining cases they offered a prey item to the female. Some copulations with prey were prolonged by producing salivary masses. Although some males were able to initiate copulations with prey all paired males in the test populations produced salivary secretions at some time in their life. Males that never secreted saliva did not find mates.

At the time a female approaches, males start to move their abdomen rhythmical up and down in a rapid succession accompanied by vibrating wing movements and usually immediately start to secrete saliva if they do not present prey or a salivary mass produced earlier. Females often react with the same movements of the abdomen and wings, often trying to make contact between their rostrum and the flexible pleural region of the males' abdomen, then orienting themselves parallel to the male. The pair of them now often circles the gift facing it; the female trying to feed on it; the male trying to initiate the copulation. This pairing prelude can take a few minutes or hours. In the

Der Schlupf dauert etwa von Ende April bis Mitte Mai. Das Geschlechterverhältnis ist leicht zu den Weibchen hin verschoben (im Mittel 1:1.2). Beide Geschlechter werden innerhalb von circa zehn Tagen geschlechtsreif. Die Männchen zeigen dann ein Balzverhalten, das dem anderer Arten sehr ähnlich ist (SAUER & HENSLE 1977, ENGQVIST & SAUER 2003b). Während der Balz biegen die Männchen ihr Abdomen aufwärts, bewegen die Flügel rhythmisch auf und nieder, spreizen die Cerci ab und stülpen die Pheromondrüse aus (GRELL 1942). Sie bevorzugen dafür Standorte auf der Blattunterseite, werden sie nicht gestört, verbleiben sie für Stunden an einem Platz.

Im Verlauf der Beobachtungen leiteten die Männchen Kopulationen mit Hilfe von zwei unterschiedlichen Taktiken ein. In etwa 90% der Fälle produzierten sie Speichelsekrete, die auf das Blatt geklebt wurden. In den übrigen Fällen boten sie dem Weibchen ein Futterstück an. Einige dieser Futterkopulationen wurden durch Sekrete verlängert. Obwohl manche Männchen Kopulationen mit Futter einleiten konnten, haben alle verpaarten Männchen irgendwann Sekrete produziert. Männchen, die keine Sekrete anbieten konnten, fanden keine Paarungspartner.

Wenn sich ein Weibchen nähert, fangen die Männchen an ihr Abdomen in schneller Folge rhythmisch auf und ab zu bewegen und gleichzeitig vibrierende Flügelbewegungen auszuführen. Gewöhnlich beginnen sie dann sofort mit der Sekretproduktion, wenn sie nicht Futter oder einen Tropfen, den sie früher produziert haben, anbieten. Die Weibchen reagieren mit den gleichen Flügel- und Abdomenbewegungen, wobei sie anfangs oft versuchen mit ihrem Rostrum die Pleuren der Männchen zu erreichen. Danach halten sie sich parallel zum Männchen. Das Paar wendet sich dem

course of it females often retreat and finally leave. It also happens that males drive away aggressively the female (fighting behaviour will be described below). About 70% of the observed interactions did not lead to copulations and males ate the gift during further calling. If males are willing to mate, they bend their abdomen downwards and lift up their wings to open the notal organ, with which they can take hold of the anterior edge of one of the female's wings to secure copulations. When they have managed to grasp one wing, genitalia are connected by use of the males' genital claspers. The grip of the two structures leads to a very robust bonding. During copulations pairs stand in the V-formation typical to scorpionflies and males successively produce between one and seven salivary masses. In contrast to other *Panorpa*-species, males hold up their slightly spread wings for the entire duration of the copulations. When the first gift is nearly eaten the female starts to fight against the male using its hindlegs to try to pull off the grip of the claspers. Now the male often starts to produce more saliva. When the salivary mass is completed it turns the female round so that it faces the new gift. The female stops fighting until this gift is also nearly finished. Then it starts fighting again. These actions continue until the male does not offer any more saliva. The female finally starts to move around thus pulling itself free from the male's grip. All observed copulations were terminated by the female when the prey item or salivary mass was eaten and the male did not offer more gifts. The duration of copulations varied from 10 min to 735 min and individuals of both sexes mated up to 10 times. Mating mainly occurred by day with a peak around midday. Many copulations were continued far into the night. During 24h observations male courtship and initiation of copulations could also be observed by night.

Sekrettropfen zu und umkreist diesen häufig, während das Männchen versucht die Kopulation einzuleiten und das Weibchen schon beginnt, am Geschenk zu fressen. Dieses Paarungsvorspiel kann einige Minuten bis hin zu mehreren Stunden dauern. Oft wehren die Weibchen ab und ziehen sich schließlich zurück. Es kommt auch vor, dass die Männchen die Weibchen vertreiben (Kampfverhalten wird unten beschrieben). Ungefähr 70% der beobachteten Interaktionen führten zu keiner Kopulation, die Männchen fraßen das Paarungsgeschenk im Laufe der weiteren Balz. Sind die Männchen paarungswillig, wölben sie den Rücken nach oben und heben die Flügel, um das Notalorgan zu öffnen. Mit diesem können sie die Vorderkante eines vorderen Flügels des Weibchens ergreifen, um die Paarungsstellung zu sichern. Sitzt ein Flügel im Griff des Notalorganes, leitet das Männchen die Kopulation ein, indem es mit Hilfe seiner Genitalzange das Körperende des Weibchens umfasst. Der Griff beider Strukturen ergibt eine sehr feste Verbindung der Paarungspartner und führt zu der für Skorpionsfliegen typischen V-förmigen Paarungsstellung. Während der Kopulation übergibt ein Männchen zwischen einem und sieben Sekrettropfen. Im Gegensatz zu anderen Skorpionsfliegenarten, halten die Männchen während der gesamten Kopulation die leicht gespreizten Flügel in die Höhe. Ist das Paarungsgeschenk nahezu aufgefressen, beginnt das Weibchen mit seiner Gegenwehr. Dabei versucht es mit seinem hinteren Beinpaar den Griff des Männchens abzustreifen. Meist produziert das Männchen daraufhin einen weiteren Tropfen Sekret und dreht das Weibchen zu diesem, sobald es ihn vollendet hat. Das Weibchen stellt den Kampf sofort ein, bis auch dieses Geschenk aufgebraucht ist. So geht es weiter bis das Männchen keine neuen Sekrettropfen mehr übergibt. Dann entzieht sich das Weibchen dem Männchen, wobei es nicht nur mit den Beinen tritt, sondern sich durch heftiges Bewegen dem Griff regelrecht entwindet. Alle Kopulationen wurden auf diese Weise von den Weibchen beendet. Die Kopulationsdauer variierte zwischen 10 und 735 Minuten und die Individuen beider Geschlechter verpaarten sich bis zu zehnmal. Die Paarungsaktivität fand hauptsächlich bei Tage, mit einer Häufung um die Mittagszeit, statt. Viele Kopulationen zogen sich bis tief in die Nacht hin. In den 24 Stundenbeobachtungen konnte auch nächtliche Balz und Paarung beobachtet werden.

Description of the Foraging Behaviour of *P. alpina*

Nahrungssuche und Fressverhalten von *P. alpina*

Food seeking and fighting was restricted to daytime hours. Seeking behaviour is characterised by undirected movement of individuals. While moving, plants and ground are scanned probably with help of the eyes and antennae which are used to touch the surface in an alternate order. Food items once occupied by an individual appear to be more conspicuous than others. It could be shown that individuals need less time to find an occupied bait than to find an unoccupied one (BORNEMANN 2004, unpublished). Thus, feeding individuals are soon approached by others and have to defend their prey. Threatening behaviour is very similar to courtship. Both sexes show the abdomen and wing movements described in the context of mating in the previous paragraph while circling around each other. Males even evert their pheromonal glands and abduct their cerci. At this point the interaction is often terminated by one of the opponents who retreats without further fighting. If not, fighting continues with mutual strikes of the abdomen and is continued until one of the participants gives up. The winner goes on to display threat gestures for a few minutes and then starts to feed.

The capability to find food is well developed within the species. During observations individuals found about 90% of the available food items. Differences between the sexes could not be detected. In the case of fighting prowess the reverse is true, females are usually in an inferior position when fighting against males although they are bigger and heavier (BORNEMANN 2004, unpublished). This chapter is illustrated in plate I.

Futtersuche und Kampf kamen nur in den Tagesstunden vor. Das Suchverhalten ist charakterisiert durch ungerichtete Bewegung der Individuen. Für die laufend ausgeführte Suche auf Boden und Pflanzen nutzen sie wahrscheinlich ihre Augen und Antennen, die alternierend den Untergrund abtasten. Futterstücke, die von einem Tier genutzt werden, scheinen dabei auffälliger zu sein als ungenutzte. Es konnte gezeigt werden, dass die Tiere weniger Zeit brauchen ein besetztes Futterstück zu finden als ein unbesetztes (BORNEMANN 2004, unpubliziert). Fressende Individuen werden daher bald von anderen gestört und müssen ihre Beute verteidigen. Das Drohverhalten ist dem Balzverhalten sehr ähnlich. Beide Geschlechter zeigen die Abdomen- und Flügelbewegungen, die bereits beschrieben wurden, während sie das Futter umkreisen. Die Männchen spreizen sogar ihre Cerci ab und stülpen die Pheromondrüse aus. Zu diesem Zeitpunkt beendet häufig einer der Opponenten die Auseinandersetzung und zieht sich zurück. Ist das nicht der Fall, wird der Kampf mit heftigen gegenseitigen Abdomenhieben fortgesetzt bis sich ein Tier geschlagen gibt. Der Sieger fährt noch einige Minuten fort, Drohgesten zu zeigen, um dann zu fressen.

Die Fähigkeit (ungenutzte) Futterstücke zu finden ist bei dieser Art gut ausgeprägt. Im Verlauf der Beobachtungen fanden die Tiere etwa 90% der ausgelegten Köder. Unterschiede zwischen den Geschlechtern konnten nicht festgestellt werden. In Bezug auf die Kampfstärke ist das Gegenteil der Fall. Die Weibchen sind den Männchen gewöhnlich unterlegen, obwohl sie größer und schwerer sind (BORNEMANN 2004, nicht publiziert). Illustrationen zu diesem Kapitel finden sich in Tafel I.

Plate I

Tafel I

Illustrations

Illustrationen

Page 60

Photograph 1: Calling male with salivary mass, notal organ and the everted pheromonal gland can be seen.

Photograph 2: Female.

Photograph 3: Male, wing maculation.

Photograph 4: Male defending food against female.

Photograph 5: Copulation, typical V-formation.

Page 61

Photographs 6 and 7: Calling male, showing the typical wing movement.

Photograph 8: Pairing prelude, female trying to reach the males' pleural region with its rostrum.

Photograph 9: Pairing prelude, male starting to produce a salivary mass.

Photograph 10: Pairing prelude, pair circling the salivary mass, male opening notal organ.

Photograph 11: Copulation, specific wing pose of males.

Photographs 12 and 13: Termination of copulation, female pulls itself free.

Page 62

Figure I.1: Diurnal calling activity (number of calling males observed during time interval corrected for frequency of observation of the interval). Result of 24h-observations 2003.

Figure I.2: Diurnal mating activity (number of initialised copulations during time interval corrected for frequency of observation of the interval). Result of 24h-observations 2003.

Figure I.3: Frequencies of mating tactics.

Page 63

Figure I.4: Number of copulations and number of unsuccessful mating preludes (trials).

Figure I.5: Number of mates for females (top) and males (bottom).

Figure I.6: Duration of individual copulations.

Page 64

Figure I.7: Life histories of two males and two females from the high nutrient population 2005.

Seite 60

Foto 1: Balzendes Männchen mit Sekretröpfen, zu erkennen sind Notalorgan und die ausgestülpte Pheromondrüse.

Foto 2: Weibchen.

Foto 3: Männchen, Flügelmusterung.

Foto 4: Männchen bei Verteidigung von Futter gegen Weibchen.

Foto 5: Kopulation, typische V-Stellung.

Seite 61

Fotos 6 und 7: Balzendes Männchen, typische Flügelmusterung.

Foto 8: Paarungseinleitung, Weibchen bei dem Versuch die Pleuren des Männchens mit dem Rostrum zu erreichen.

Foto 9: Paarungseinleitung, Männchen bei der Produktion eines Sekretröpfens.

Foto 10: Paarungseinleitung, Paar beim Umkreisen des Sekretröpfens, Männchen mit geöffnetem Notalorgan.

Foto 11: Kopulation, spezielle Flügelmusterung der Männchen.

Fotos 12 und 13: Beenden der Kopulation durch das Weibchen.

Seite 62

Abbildung I.1: Balzaktivität im Tagesverlauf (Anzahl balzender Männchen im Zeitintervall korrigiert für die Beobachtungshäufigkeit dieses Intervalles). Ergebnis der 24-Stunden-Beobachtung 2003.

Abbildung I.2: Paarungsaktivität im Tagesverlauf (Anzahl balzender Männchen im Zeitintervall korrigiert für die Beobachtungshäufigkeit dieses Intervalles). Ergebnis der 24-Stunden-Beobachtungen 2003.

Abbildung I.3: Häufigkeit der Paarungstaktiken.

Seite 63

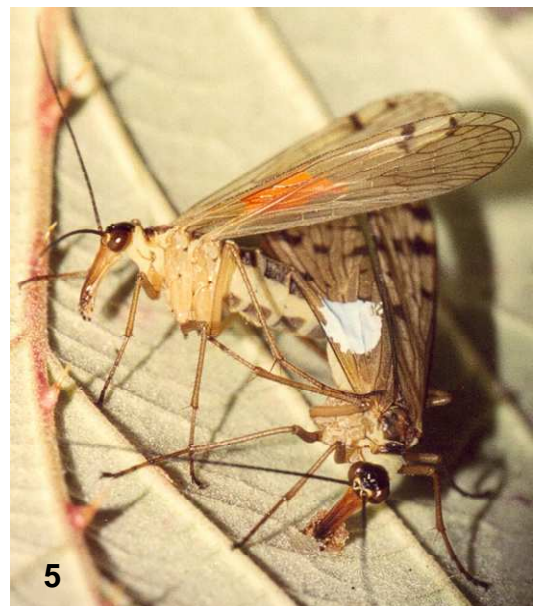
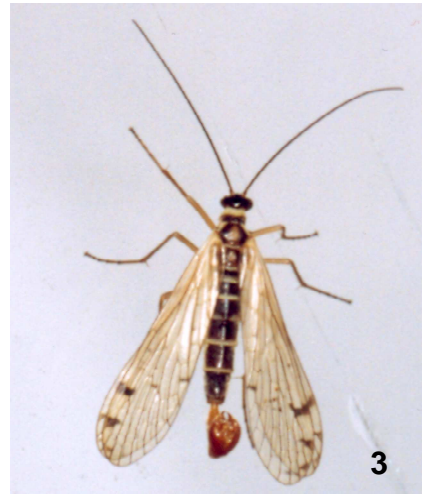
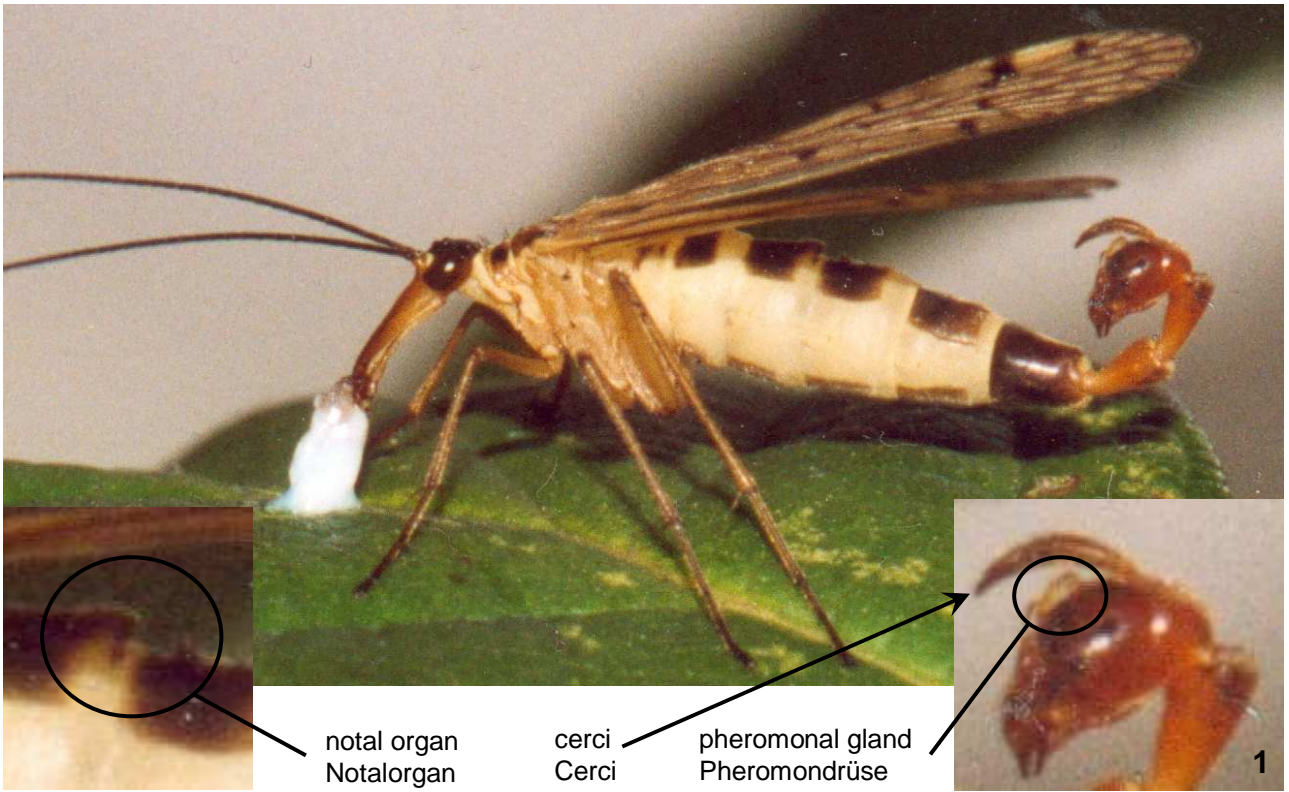
Abbildung I.4: Anzahl Kopulationen und Anzahl nicht erfolgreicher Paarungseinleitungen (Versuche).

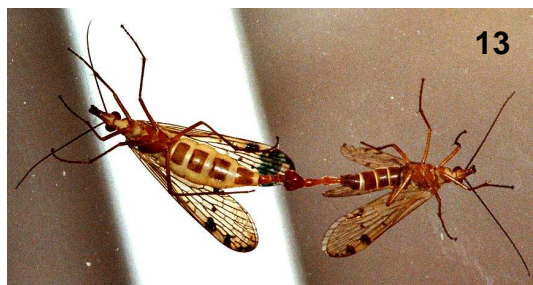
Abbildung I.5: Anzahl Paarungspartner für Weibchen (oben) und Männchen (unten)

Abbildung I.6: Kopulationsdauern.

Seite 64

Abbildung I.7: Lebensläufe von zwei Männchen und zwei Weibchen aus der gut ernährten Population 2005.





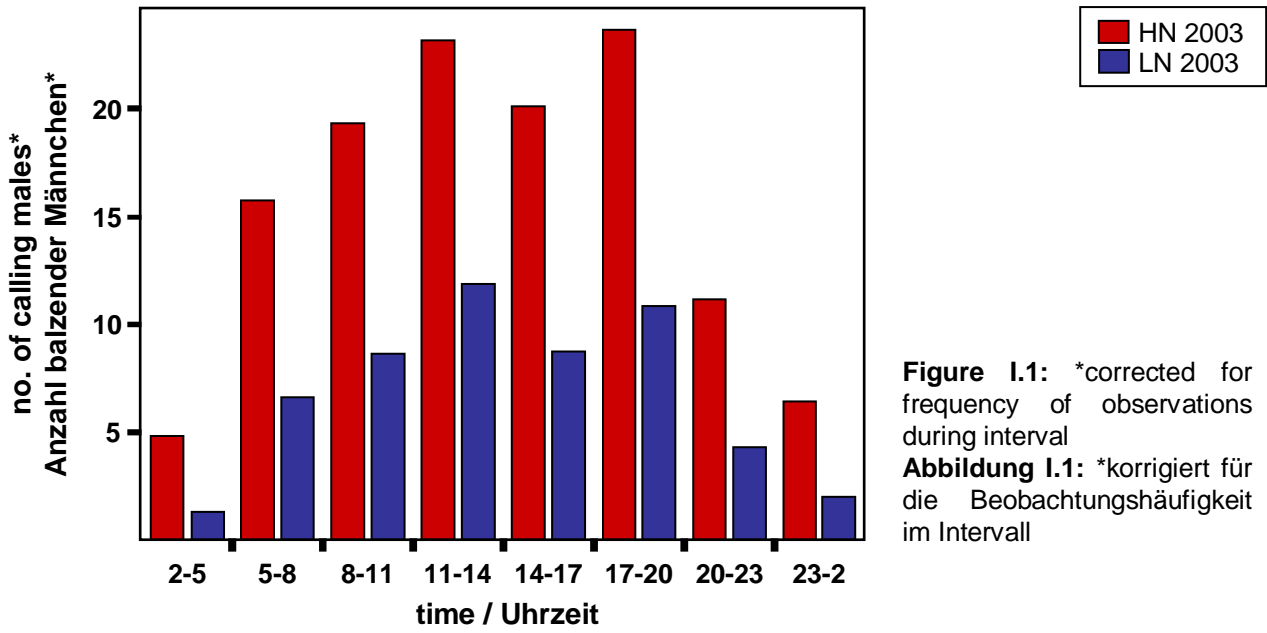


Figure I.1: *corrected for frequency of observations during interval
Abbildung I.1: *korrigiert für die Beobachtungshäufigkeit im Intervall

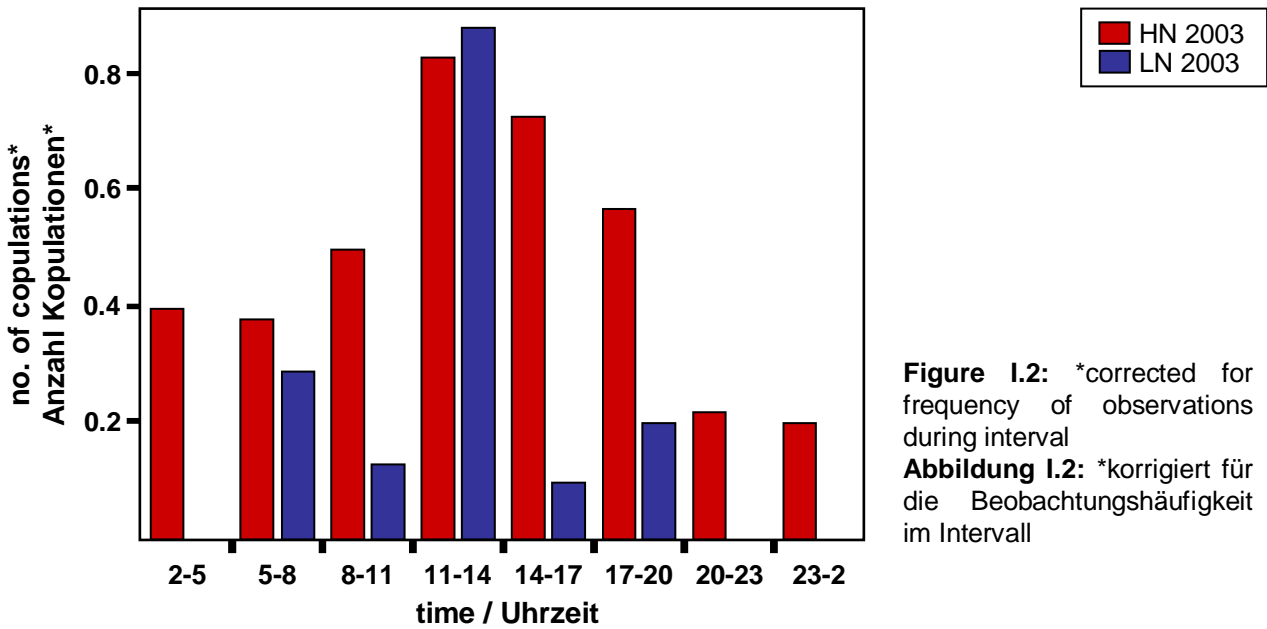


Figure I.2: *corrected for frequency of observations during interval
Abbildung I.2: *korrigiert für die Beobachtungshäufigkeit im Intervall

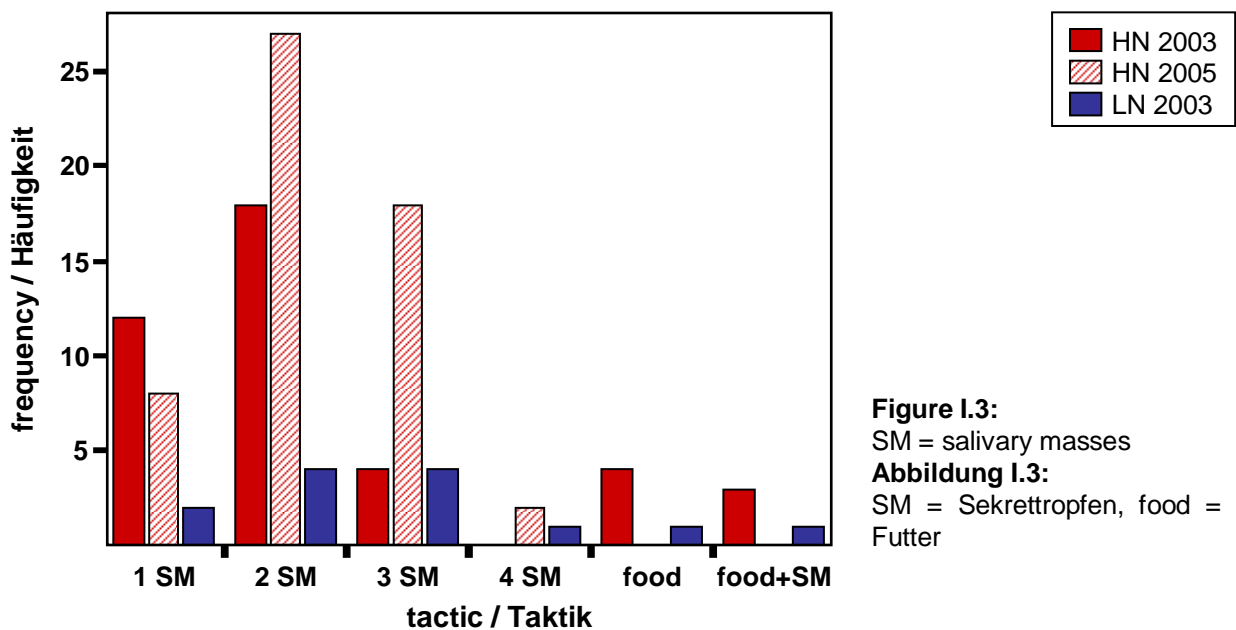


Figure I.3:
 SM = salivary masses
Abbildung I.3:
 SM = Sekretropfen, food = Futter

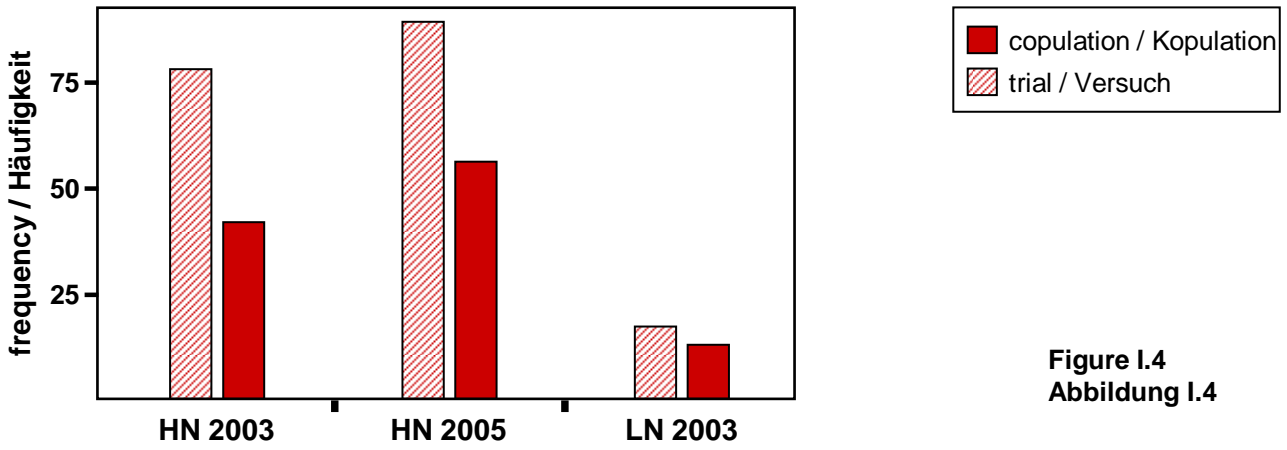


Figure I.4
Abbildung I.4

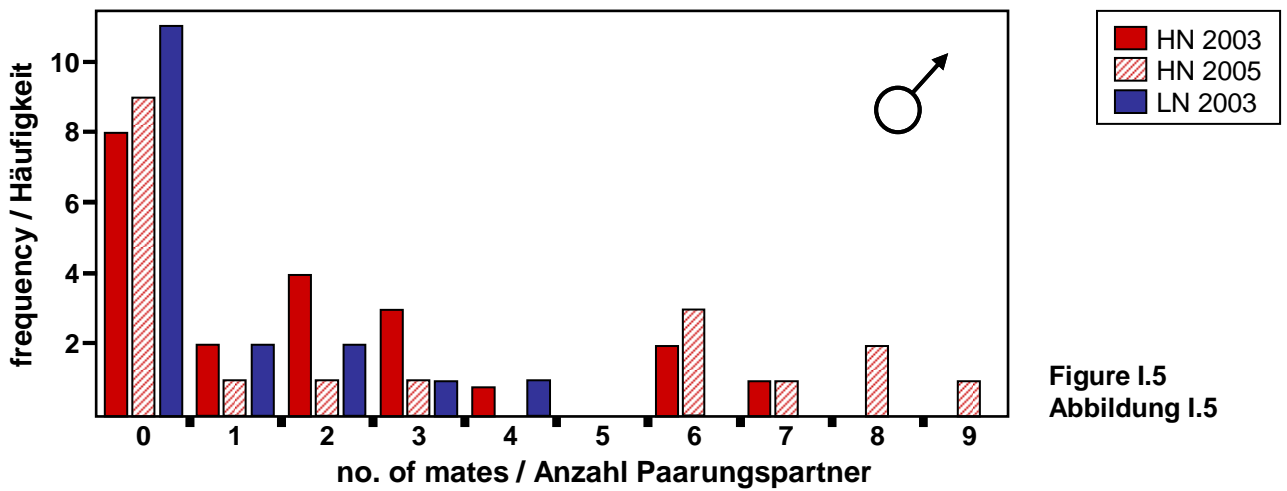
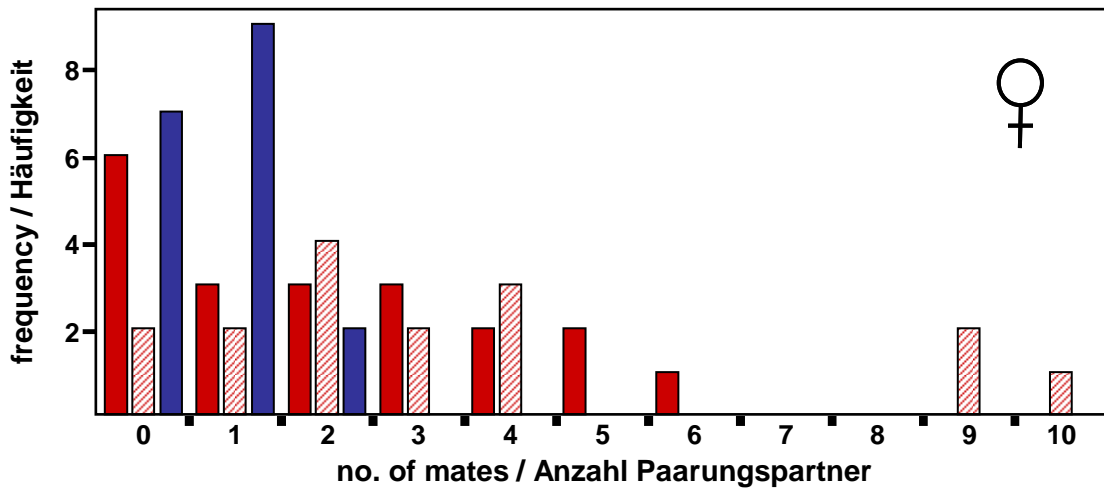


Figure I.5
Abbildung I.5

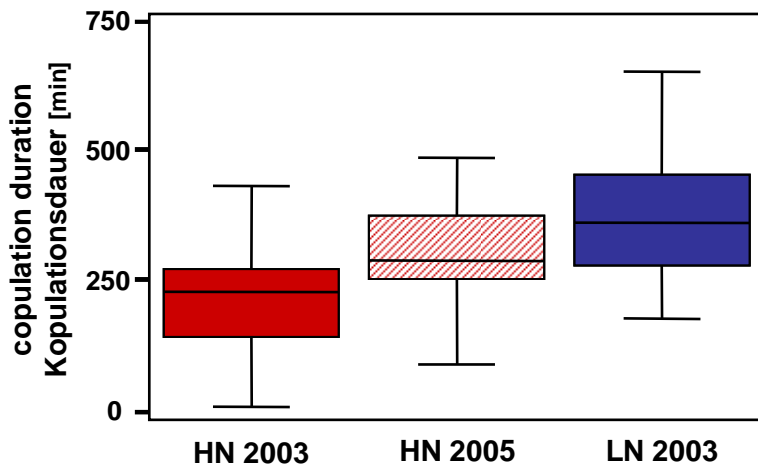
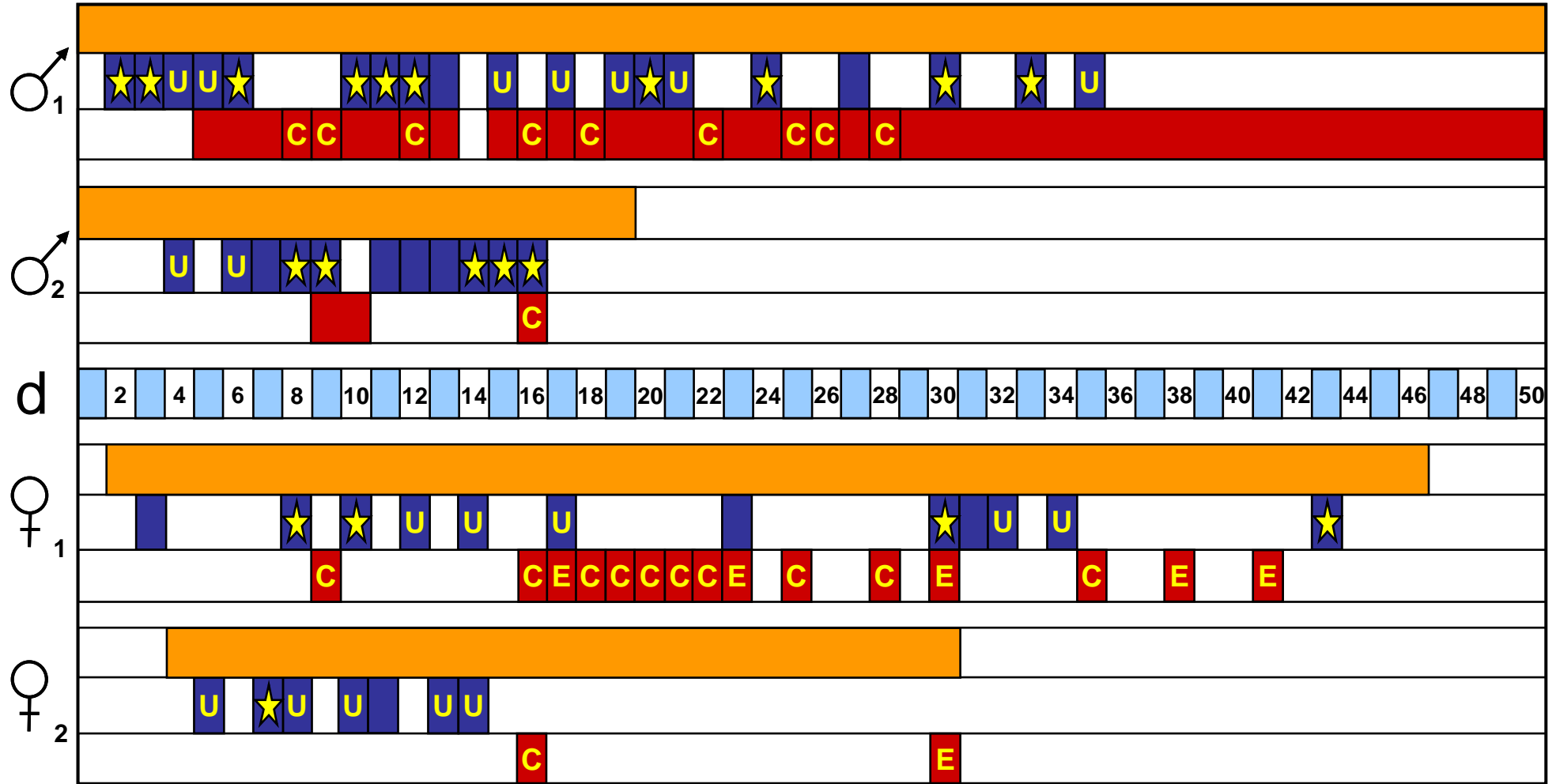


Figure I.6
Abbildung I.6



- | | | |
|--------------------------------------------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------------------|
| U feeding on unoccupied bait / fressen an ungenutztem Köder | C calling / Balz | Orange life span / Lebensdauer |
| Blue feeding on used bait / fressen an altem Köder | C copulation / Kopulation | d day of observation / Beobachtungstag |
| Star feeding after fight / fressen nach Eroberung | E egg laying / Gelege | |

Figure I.7
Abbildung I.7

Chapter III

Exploratory Analysis of Observational Data Explorative Analyse der Beobachtungsdaten

Differences between Test Populations: Males

Unterschiede zwischen den Versuchspopulationen: Männchen

The males in the two test populations assigned to different nutrient regimes during the observation 2003 showed no significant differences in the average body condition (HN: 1.13 ± 3.89 , $n = 18$; LN: -1.36 ± 4.52 , $n = 15$; $t = 1.697$, $p = 0.10$). Table 1 gives the test statistics for the comparisons of seven lifetime measures between the populations of 2003. In addition the means and standard deviations for the HN population of 2005 are given, but not included in the tests. This representation only considers males that called or mated, respectively. Sexually active males did not differ significantly in their lifetime body condition, their number of mates, the lifetime number of salivary masses they produced and their lifetime copulation duration. Differences could only be found in the average time spent on calling and the life span. An examination of the proportions of sexually active males shows more pronounced differences between the populations. In the LN population, a smaller percentage of the males called and mated (see figure 4a, b). Within the populations males that mated were in much better condition than males that did not mate (HN 2005: mean rank [mated] = 13.4, $n = 10$; mean rank [not mated] = 4.6, $n = 8$; $U = 1.0$, $p < 0.001$; HN 2003: mean rank [mated] = 10.5, $n = 12$; mean rank [not mated] = 2.5, $n = 4$; $U = 0.0$, $p = 0.001$; LN 2003: mean rank [mated] = 9.0, $n = 6$; mean rank [not mated] = 4.0, $n = 6$; $U = 3.0$, $p < 0.05$).

Copulations with food as nuptial gift were very rare. During the observation 2005 none could be observed. In 2003 there were no differences between the populations in the relative frequencies of the observed mating tactics (see figure 5).

Die Männchen der zwei unter verschiedenen Nahrungsverfügbarkeiten gehaltenen Versuchspopulationen, die 2003 beobachtet wurden, waren in nicht signifikant unterschiedlichem Ernährungszustand (HN: 1.13 ± 3.89 , $n = 18$; LN: -1.36 ± 4.52 , $n = 15$; $t = 1.697$, $p = 0.10$). Tabelle 1 zeigt die Teststatistik der Vergleiche von sieben Lebenszeitmaßen zwischen den Populationen von 2003. Die Mittelwerte für die HN-Population 2005 sind ebenfalls angegeben, aber nicht in die Tests mit einbezogen worden. Die Darstellung berücksichtigt nur Männchen, die gebalzt bzw. kopuliert haben. Bei diesen gab es keine signifikanten Unterschiede im Ernährungszustand, der Lebenszeitanzahl produzierter Sekretropfen und der Lebenszeitkopulationsdauer. Unterschiede konnten nur in Lebenszeitbalzdauer und Lebensdauer festgestellt werden. Die Betrachtung der Anteile sexuell aktiver Männchen ergibt deutlichere Unterschiede. In der LN-Population hat ein geringerer Anteil der Männchen gebalzt und kopuliert (siehe Abbildung 4a, b). Innerhalb der Populationen waren die Männchen, die kopuliert haben, in deutlich besserem Ernährungszustand als solche, die nicht kopuliert haben (HN 2005: mittlerer Rang [verpaart] = 13.4, $n = 10$; mittlerer Rang [unverpaart] = 4.6, $n = 8$; $U = 1.0$, $p < 0.001$; HN 2003: mittlerer Rang [verpaart] = 10.5, $n = 12$; mittlerer Rang [unverpaart] = 2.5, $n = 4$; $U = 0.0$, $p = 0.001$; LN 2003: mittlerer Rang [verpaart] = 9.0, $n = 6$; mittlerer Rang [unverpaart] = 4.0, $n = 6$; $U = 3.0$, $p < 0.05$).

Kopulationen mit Futter als Paarungsgeschenk traten nur selten auf. In der Beobachtung im Jahr 2005 kamen sie gar nicht vor. Zwischen den Populationen von 2003 gab es keine Unterschiede in der relativen Häufigkeit der angewendeten Taktiken (siehe Abbildung 5).

Table 1: Means \pm SD of seven male life history traits. The means of the HN and LN population observed 2003 have been compared with Mann-Whitney U or t-tests. All traits are given in lifetime measure. ¹of all males that called. ²of all males that mated.

Tabelle 1: Mittelwerte \pm SD von sieben Lebensgeschichtsmerkmalen der Männchen. Die Mittelwerte der HN- und LN-Population von 2003 sind mit Mann-Whitney U oder T-Tests verglichen worden. Alle Merkmale sind im Lebenszeitmaß angegeben. ¹aller Männchen, die balzten. ²aller Männchen, die sich verpaarten.

	HN 2005	HN 2003	LN 2003	
body condition² Kondition²	3.14 \pm 1.86 n = 9	3.43 \pm 2.06 n = 12	2.57 \pm 2.99 n = 6	t = 0.719 p > 0.10
calling duration¹ Balzdauer¹	5275 \pm 3396 n = 11	4861 \pm 2287 n = 14	2347 \pm 1555 n = 9	t = 2.886 p < 0.01
no. of mates² Anzahl Paarungspartner²	5.89 \pm 2.71 n = 9	3.42 \pm 1.93 n = 12	2.17 \pm 1.17 n = 6	U = 22.000 p > 0.10
no. of sal. masses² Anzahl Sekrettropfen²	14.89 \pm 5.80 n = 9	10.42 \pm 4.68 n = 12	6.67 \pm 2.94 n = 6	t = 1.779 p < 0.10
copulation duration² Kopulationsdauer²	1817 \pm 991 n = 9	829 \pm 530 n = 12	834 \pm 563 n = 6	t = -0.019 p > 0.10
life span² Lebensdauer²	45.22 \pm 11.71 n = 9	34.00 \pm 5.08 n = 12	27.33 \pm 1.86 n = 6	t = 3.072 p < 0.01

Page 67:

Figure 4a: Percentage of males that called/did not call in the three test populations. Chi-squared test for differences between the HN and LN population 2003: $X^2 = 7.57$, $df = 1$, $p < 0.01$.

Figure 4b: Percentage of males that mated/did not mate in the three test populations. Chi-squared test for differences between the HN and LN population 2003: $X^2 = 14.65$, $df = 1$, $p < 0.01$.

Figure 5: Frequencies of the two observed mating tactics in the test populations from 2003. Fisher's exact test for differences: $p > 0.10$. SM = salivary mass.

Seite 67:

Abbildung 4a: Prozentualer Anteil der Männchen, die in den drei Versuchspopulationen gebalzt/nicht gebalzt haben. Chi²-Test auf Unterschiede zwischen der HN- und LN-Population 2003: $X^2 = 7.57$, $df = 1$, $p < 0.01$.

Abbildung 4b: Prozentualer Anteil der Männchen, die sich in den drei Versuchspopulationen verpaart/nicht verpaart haben. Chi²-Test auf Unterschiede zwischen der HN- und LN-Population 2003: $X^2 = 14.65$, $df = 1$, $p < 0.01$.

Abbildung 5: Häufigkeiten der zwei beobachteten Paarungstaktiken in den Versuchspopulationen 2003. Fishers exakter Test auf Unterschiede: $p > 0.10$.

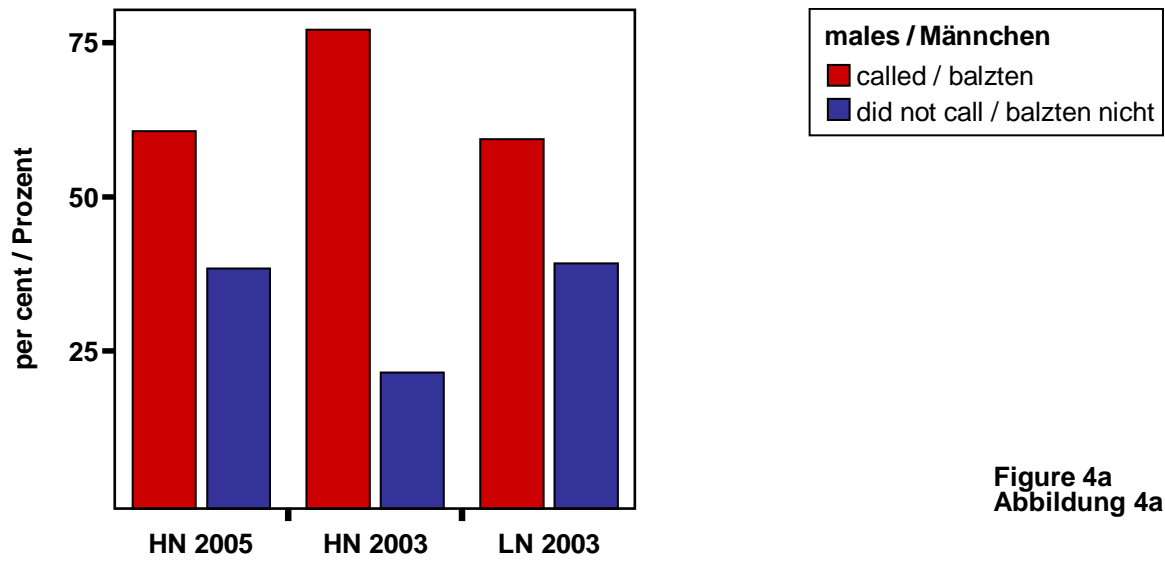


Figure 4a
Abbildung 4a

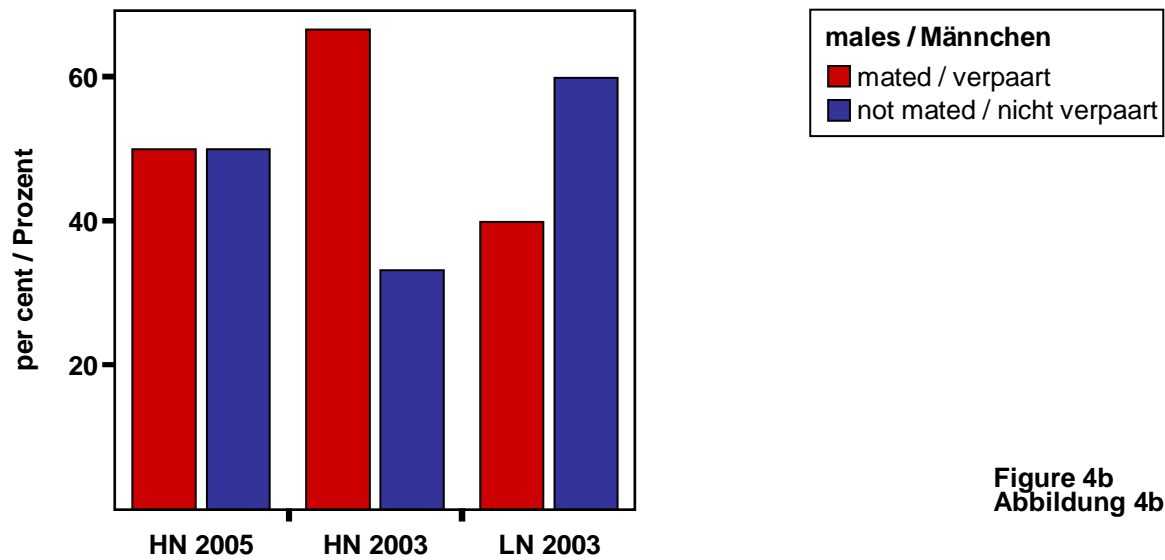


Figure 4b
Abbildung 4b

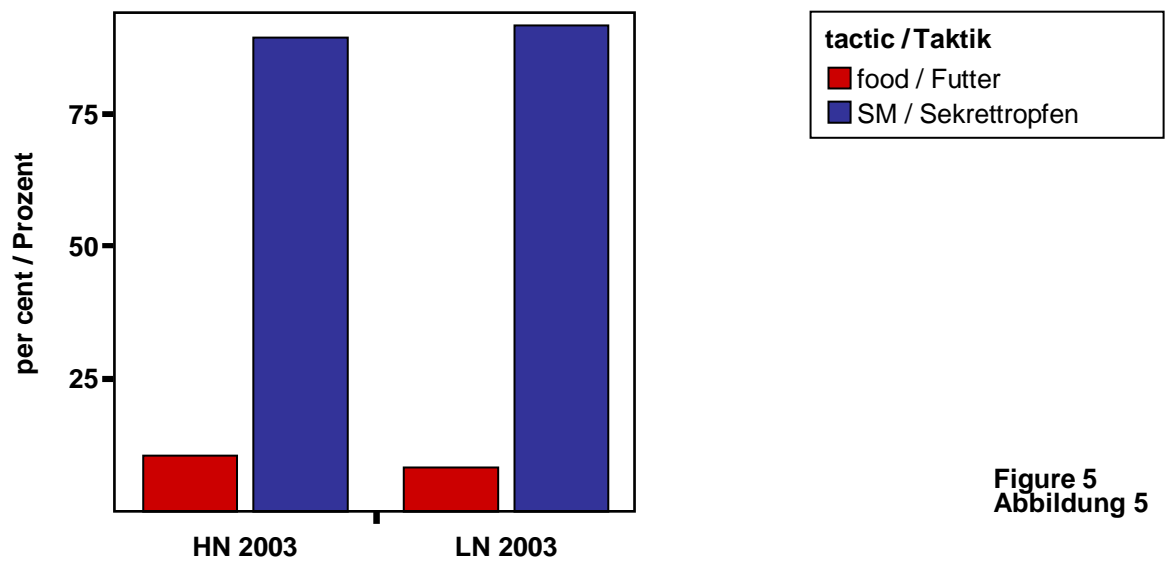


Figure 5
Abbildung 5

Differences between Test Populations: Females

Unterschiede zwischen den Versuchspopulationen: Weibchen

As it was the case with males, the females' average nutritional state did not differ significantly between the test populations 2003 (HN: 1.02 ± 6.62 , $n = 18$; LN: -1.08 ± 4.00 , $n = 15$; $t = 1.158$, $p > 0.10$). Comparing life history traits only of the sexually active females it shows that the LN females laid insignificantly less eggs than the HN females but had a significantly lower condition, a shorter life span, mated less often and got less salivary masses during their lifetime (see table 2). The percentage of females that mated was in the LN population as high as in the HN population. The difference between the proportions of females that laid eggs was significant (see figure 6a, b).

Wie bei den Männchen, gab es keinen Unterschied im mittleren Ernährungszustand der Weibchen der beiden Testpopulationen 2003 (HN: 1.02 ± 6.62 , $n = 18$; LN: -1.08 ± 4.00 , $n = 15$; $t = 1.158$, $p > 0.10$). Der Vergleich von Lebensgeschichtsmerkmalen nur der sexuell aktiven Weibchen zeigt, dass die Weibchen in der schlechter ernährten Population nicht signifikant weniger Eier legten als die in der besser ernährten, aber in signifikant schlechterem Ernährungszustand waren, kürzer lebten, weniger Paarungspartner hatten und in ihrer Lebenszeit weniger Sekretröpfchen erhielten (siehe Tabelle 2). Der prozentuale Anteil Weibchen, die sich verpaarten war in der LN-Population nicht geringer als in der HN-Population. Der Unterschied zwischen den Anteilen legender Weibchen war signifikant (siehe Abbildung 6a, b).

Page 69

Table 2: Means \pm SD of female life history traits. The means of the HN and LN population observed 2003 have been compared with Mann-Whitney U or t-tests. All traits are given in lifetime measure. ¹of all females that laid eggs; ²of all females that mated.

Figure 6a: Percentage of females that mated/did not mate in the three test populations. Chi-squared test for differences between the HN and LN population 2003: $X^2 = 1.070$, $df = 1$, $p > 0.10$.

Figure 6b: Percentage of females that laid eggs/did not lay eggs in the three test populations. Chi-squared test for differences between the HN and LN population 2003: $X^2 = 24.502$, $df = 1$, $p < 0.001$.

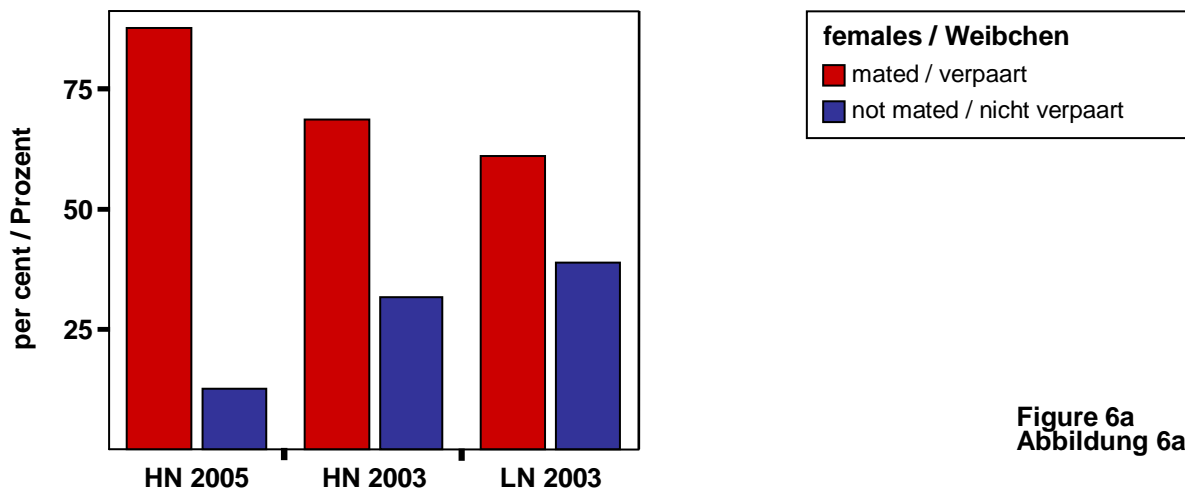
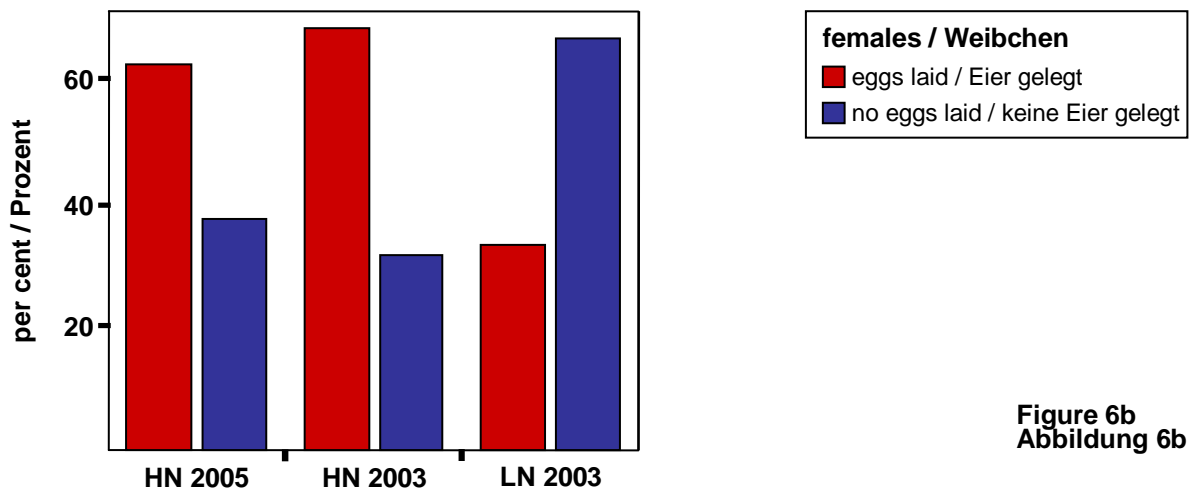
Seite 69

Tabelle 2: Mittelwerte \pm SD von Lebensgeschichtsmerkmalen der Weibchen. Die Mittelwerte der HN- und LN-Population von 2003 sind mit Mann-Whitney U oder T-Tests verglichen worden. Alle Merkmale sind im Lebenszeitmaß angegeben. ¹aller Weibchen, die Eier legten; ²aller Weibchen, die sich verpaarten.

Abbildung 6a: Prozentualer Anteil der Weibchen, die sich in den drei Versuchspopulationen verpaart/nicht verpaart haben. Chi²-Test auf Unterschiede zwischen der HN- und LN-Population 2003: $X^2 = 1.070$, $df = 1$, $p > 0.10$.

Abbildung 6b: Prozentualer Anteil der Weibchen, die in den drei Versuchspopulationen Eier gelegt/keine Eier gelegt haben. Chi²-Test auf Unterschiede zwischen der HN- und LN-Population 2003: $X^2 = 24.502$, $df = 1$, $p < 0.001$.

Table 2 Tabelle 2	HN 2005	HN 2003	LN 2003	
body condition ¹ Kondition ¹	1.66 ± 2.21 n = 10	4.94 ± 3.39 n = 13	1.05 ± 1.28 n = 6	t = 2.459 p < 0.05
no. of eggs ¹ Anzahl Eier ¹	53.90 ± 43.15 n = 10	54.62 ± 22.64 n = 13	35.00 ± 12.08 n = 5	t = 1.817 p < 0.10
no. of sal. masses ¹ Anzahl Sekrettropfen ¹	10.50 ± 6.64 n = 10	4.92 ± 2.87 n = 13	1.83 ± 1.47 n = 6	t = 2.464 p < 0.05
life span ¹ Lebensdauer ¹	36.40 ± 12.33 n = 10	34.62 ± 4.94 n = 13	28.83 ± 4.88 n = 6	t = 2.380 p < 0.05
no. of mates ² Anzahl Paarungspartner ²	4.00 ± 3.06 n = 14	3.15 ± 1.57 n = 13	1.18 ± 0.40 n = 11	U = 16.000 p < 0.01
copulation duration ² Kopulationsdauer ²	1238 ± 970 n = 14	765 ± 253 n = 13	455 ± 197 n = 11	t = 3.308 p < 0.05

Figure 6a
Abbildung 6aFigure 6b
Abbildung 6b

Relationships between Life History Traits

Zusammenhänge zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen

The correlations amongst the lifetime measures of chosen life history traits of males and females from the three observed populations are given in figures 8a, b, c and 9a, b, c on the following pages. Especially in males it can be seen that most of these traits are intercorrelated to a high degree.

In this analysis the number of salivary masses a male produced in its lifetime is used as a measure of its investment in reproduction. This is possible because the differences between the individuals in number are bigger than the differences in size of the salivary secretions. For the state measure the reverse is true. The differences in size exceed the differences in number (see figure 7). Thus, the following analysis involves only data of copulations in the population from 2005 for which the volume of all delivered salivary masses could be measured. Figure 10 shows the relationships amongst the state measures of the nutritional state of males and females, female age, the volume invested and the duration of copulations. Further explanations will be given in the following chapter.

Die Korrelationen zwischen den Lebenszeitmaßen einiger Lebensgeschichtsmerkmale von Männchen und Weibchen der drei Versuchspopulationen sind auf den folgenden Seiten in den Abbildungen 8a, b, c und 9a, b, c dargestellt. Besonders bei den Männchen fällt auf, dass es sehr starke Wechselwirkungen zwischen diesen Merkmalen gibt.

In dieser Analyse wird die Anzahl der Sekrettropfen, die ein Männchen im Laufe seines Lebens produziert hat, als Maß für seine Investition in die Reproduktion verwendet. Dies ist nur möglich, weil die interindividuellen Unterschiede in der Anzahl die Unterschiede in der Größe der Tropfen übertreffen. Umgekehrt liegt der Fall bei der Anzahl der produzierten Sekrete als Zustandsmaß. Hier übersteigt die Größenvariabilität die Variabilität der Zahl der Sekrete (siehe Abbildung 7). Daher fließen in die nachfolgende Analyse nur die Daten der 2005 beobachteten Kopulationen ein, bei denen das Volumen aller Sekrettropfen gemessen werden konnte. Abbildung 10 zeigt die Zusammenhänge zwischen den Zustandsmaßen für den Ernährungszustand von Männchen und Weibchen, dem Alter der Weibchen, dem investierten Volumen und der Kopulationsdauer. Genauere Erläuterungen folgen im nächsten Kapitel.

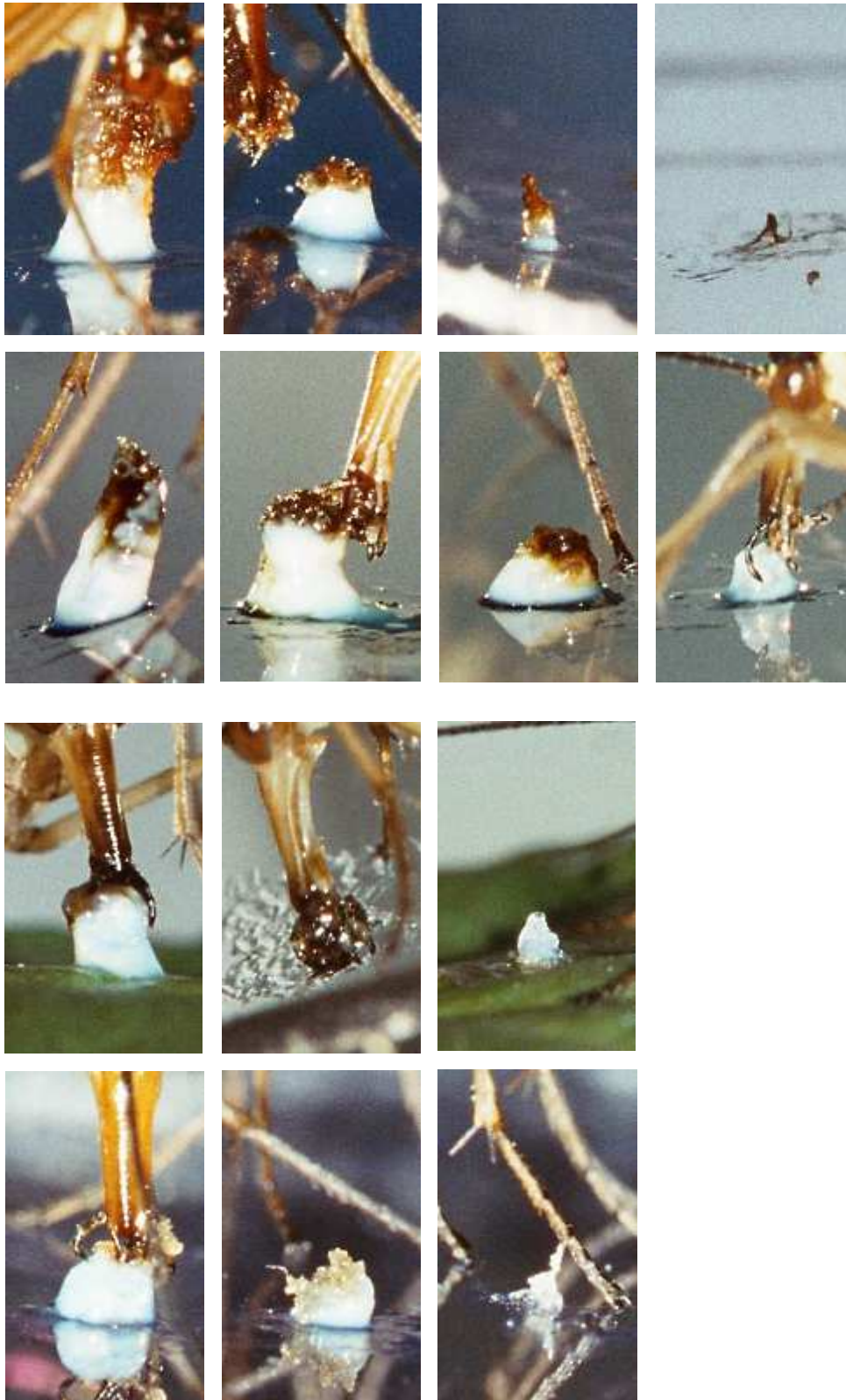
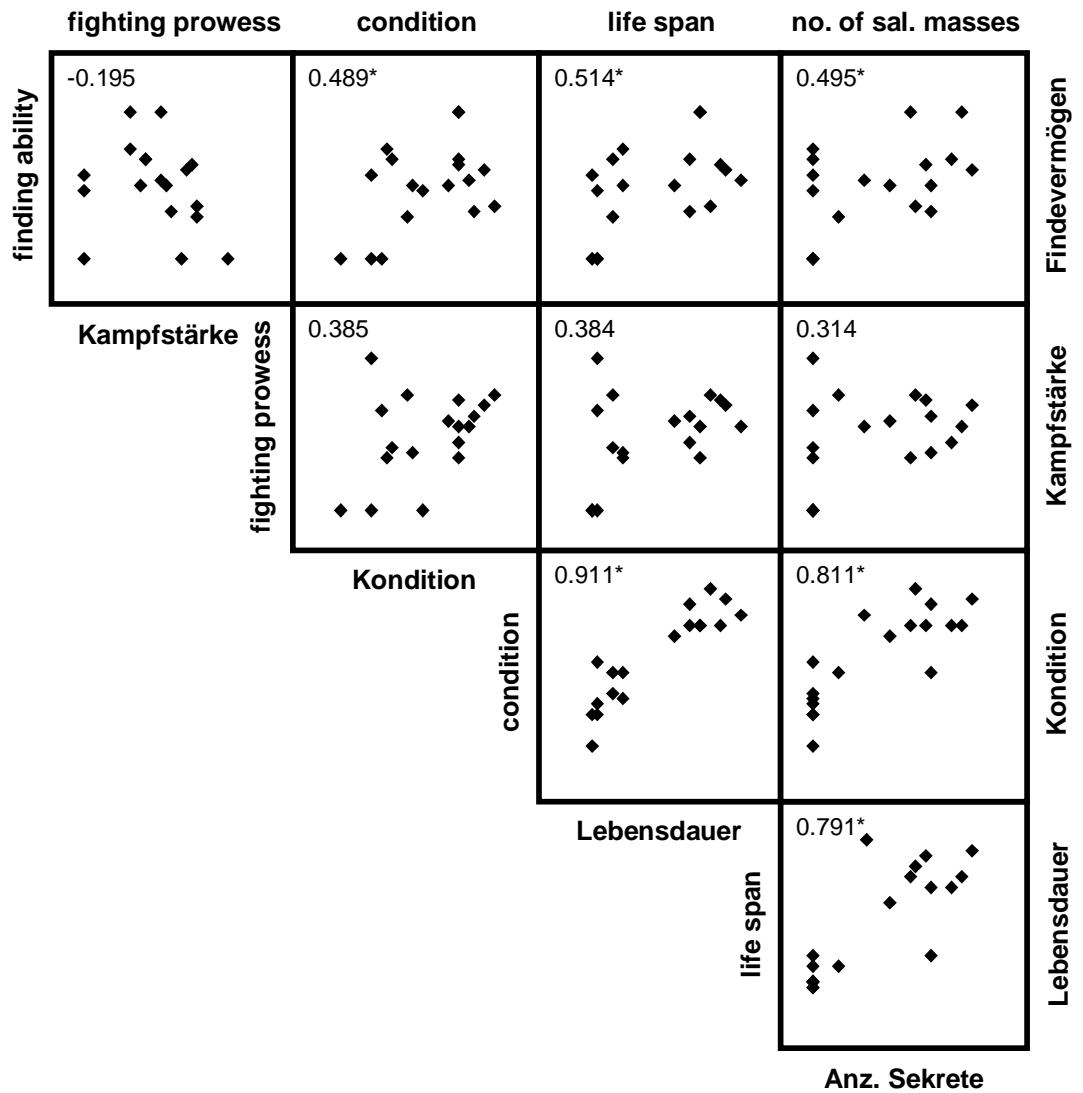


Figure 7: Size variability in salivary masses. Each row shows the salivary masses, which males produced during individual copulations. First and second row: HN males; third and fourth row: LN males.

Abbildung 7: Größenvariabilität der Sekretropfen. Jede Reihe zeigt die Sekretropfen, die ein Männchen während einer Kopulation produziert hat. Erste und zweite Reihe: HN-Männchen; dritte und vierte Reihe: LN-Männchen.

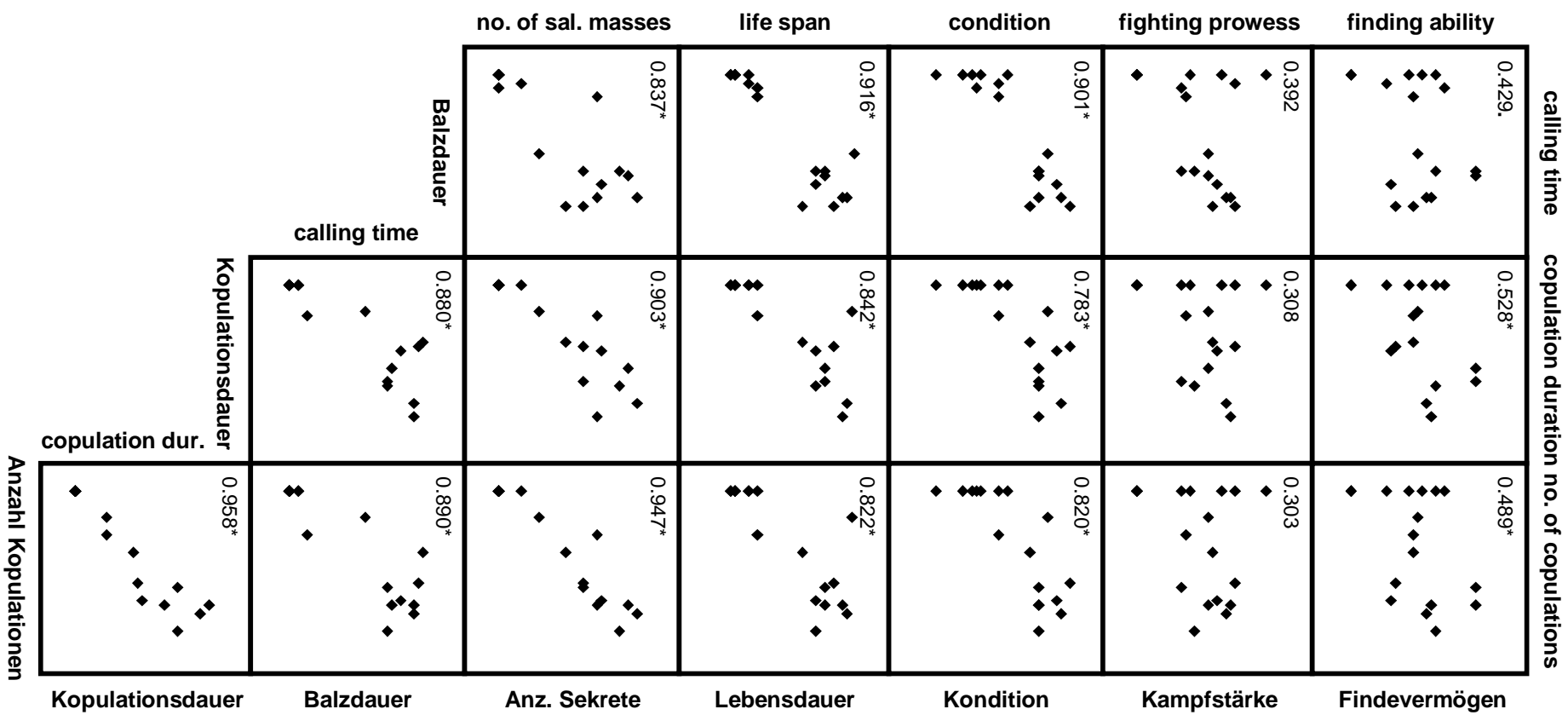


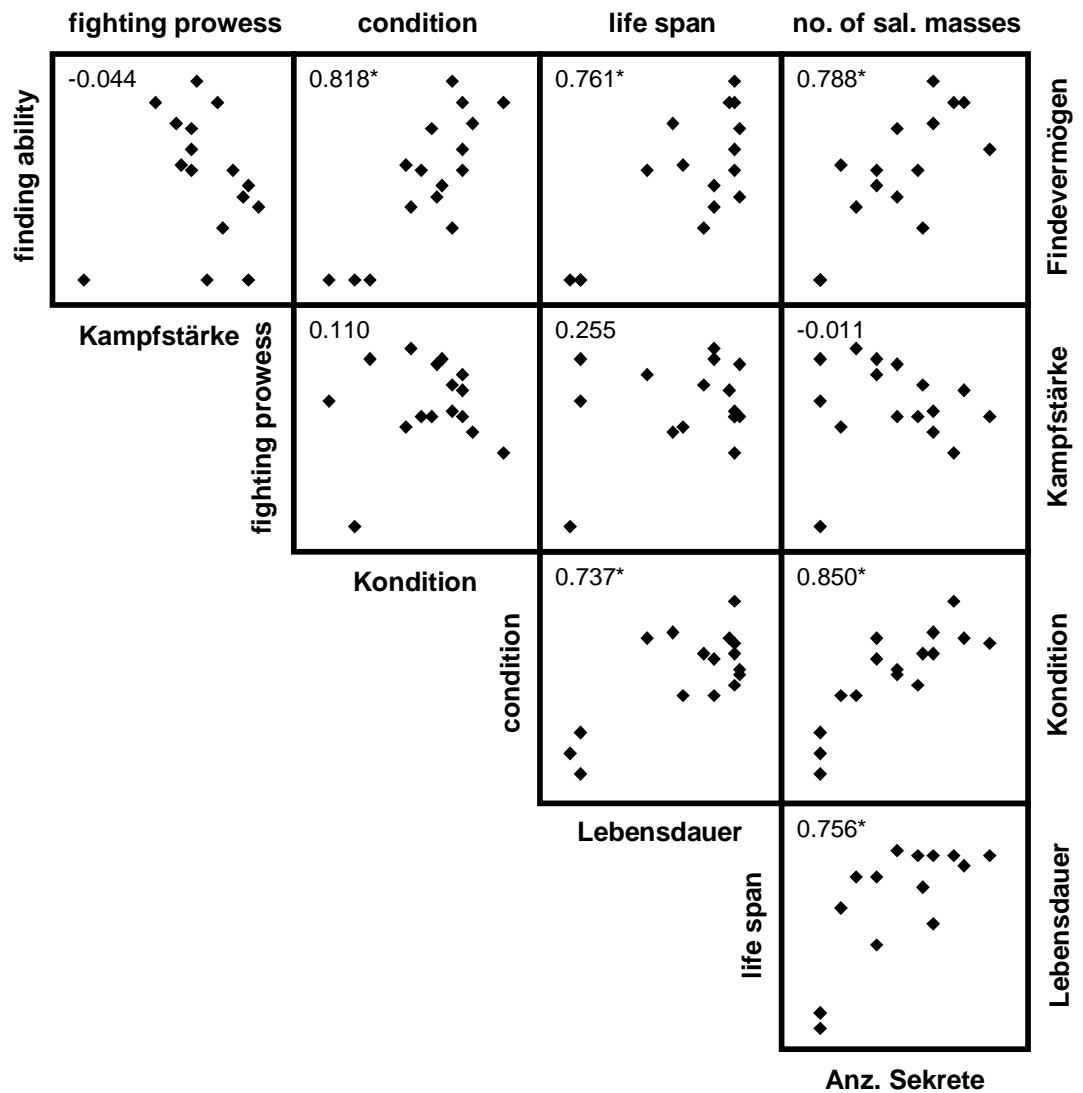
Pages 72 and 73

Figure 8a: Scatterplot matrix depicting the correlations amongst life history traits in their **lifetime measures** for **HN males 2005**. Pearson product moment correlation coefficients are given. * = significant on the 0.05 level; . = significant on 0.1 level; n = 18. Sal. masses = salivary masses.

Seite 72 und 73

Abbildung 8a: Streudiagrammmatrix mit der Darstellung der Korrelationen zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen in ihrem **Lebenszeitmaß** für die **HN-Männchen 2005**. Gegeben sind die Pearson Produkt Moment Korrelationskoeffizienten. * = signifikant auf dem 0.05 Niveau; . = signifikant auf dem 0.1 Niveau; n = 18. Anz. = Anzahl.



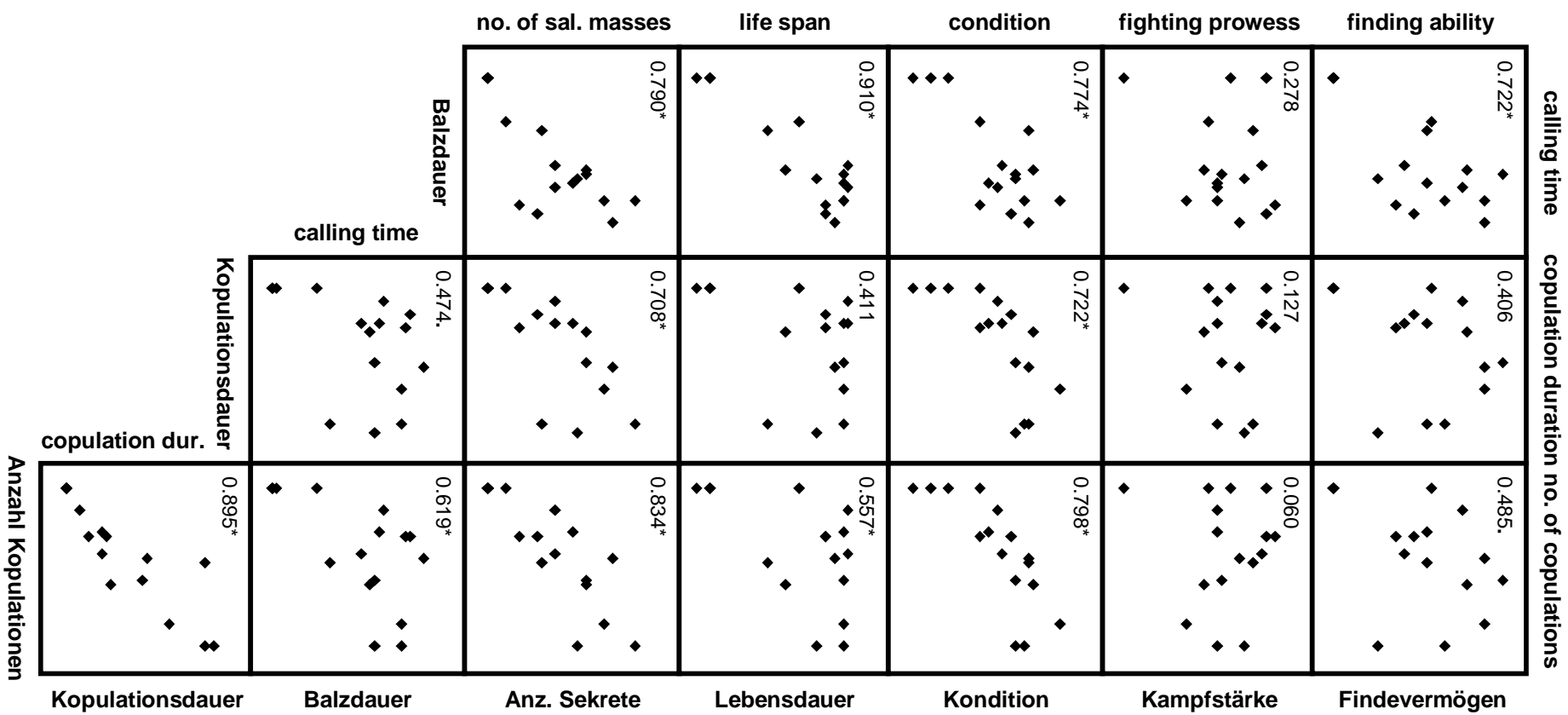


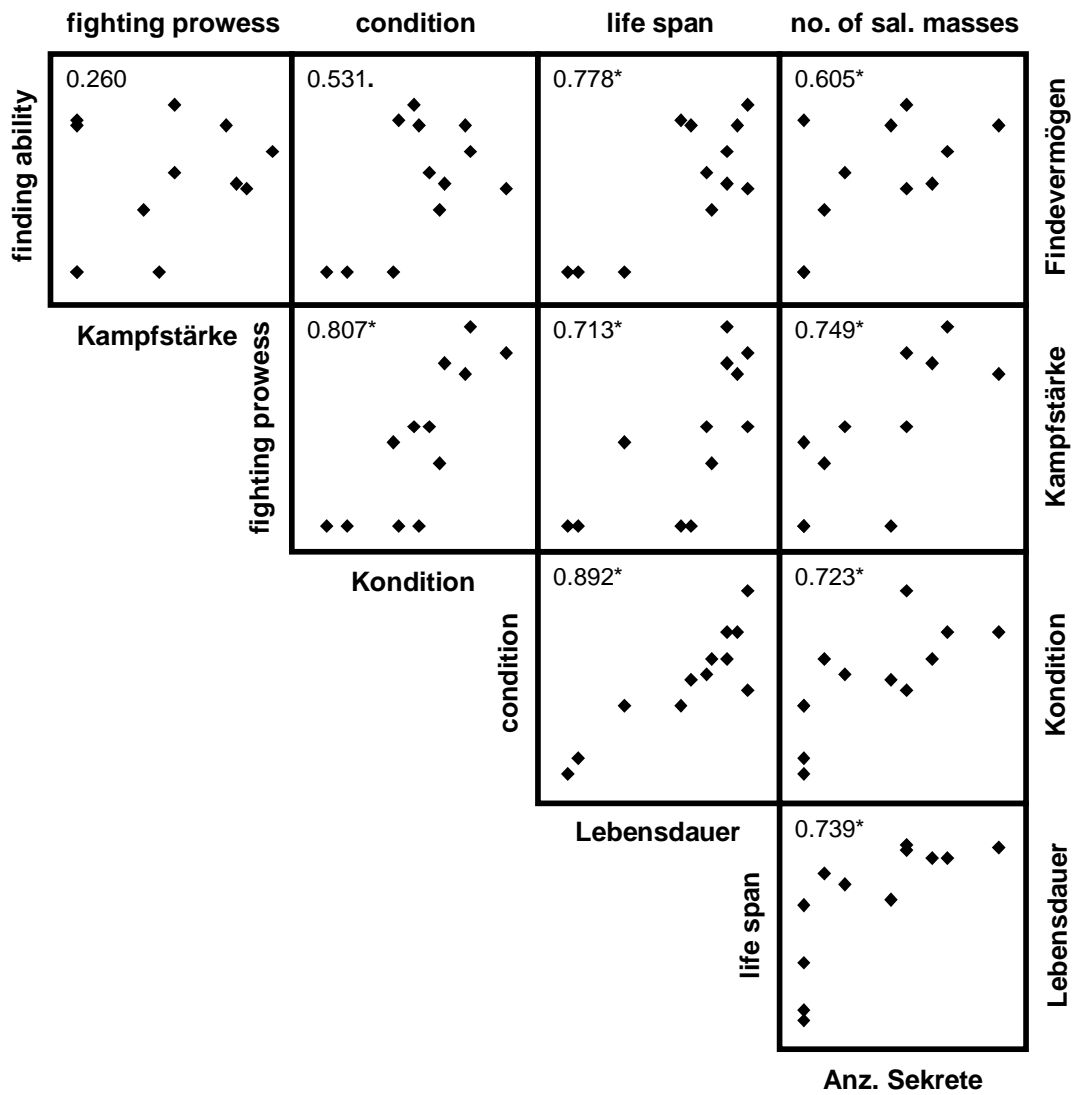
Pages 74 and 75

Figure 8b: Scatterplot matrix depicting the correlations amongst life history traits in their **lifetime measures** for **HN males 2003**. Pearson product moment correlation coefficients are given. * = significant on the 0.05 level; . = significant on 0.1 level; n = 16. Sal. masses = salivary masses.

Seite 74 und 75

Abbildung 8b: Streudiagrammatrix mit der Darstellung der Korrelationen zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen in ihrem **Lebenszeitmaß** für die **HN-Männchen 2003**. Gegeben sind die Pearson Produkt Moment Korrelationskoeffizienten. * = signifikant auf dem 0.05 Niveau; . = signifikant auf dem 0.1 Niveau; n = 16. Anz. = Anzahl.



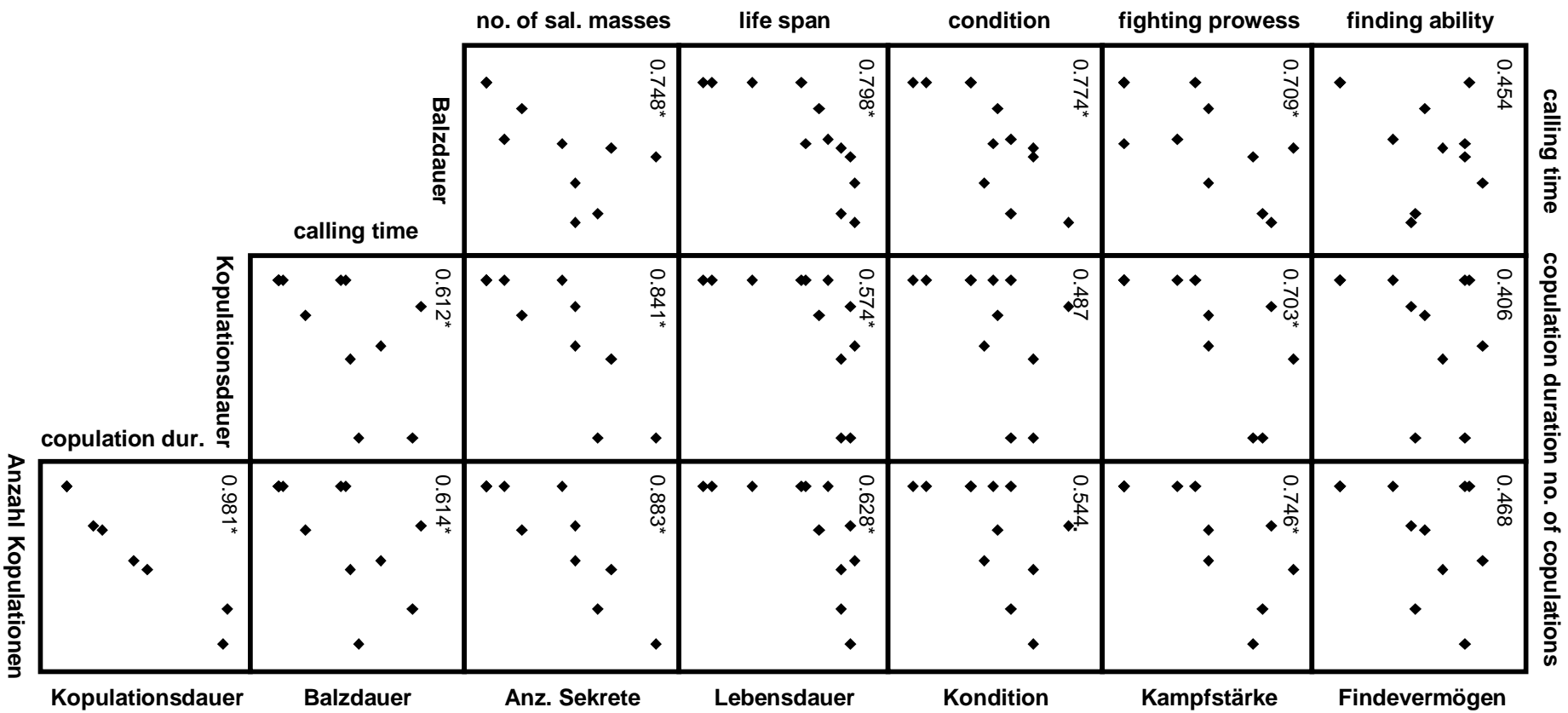


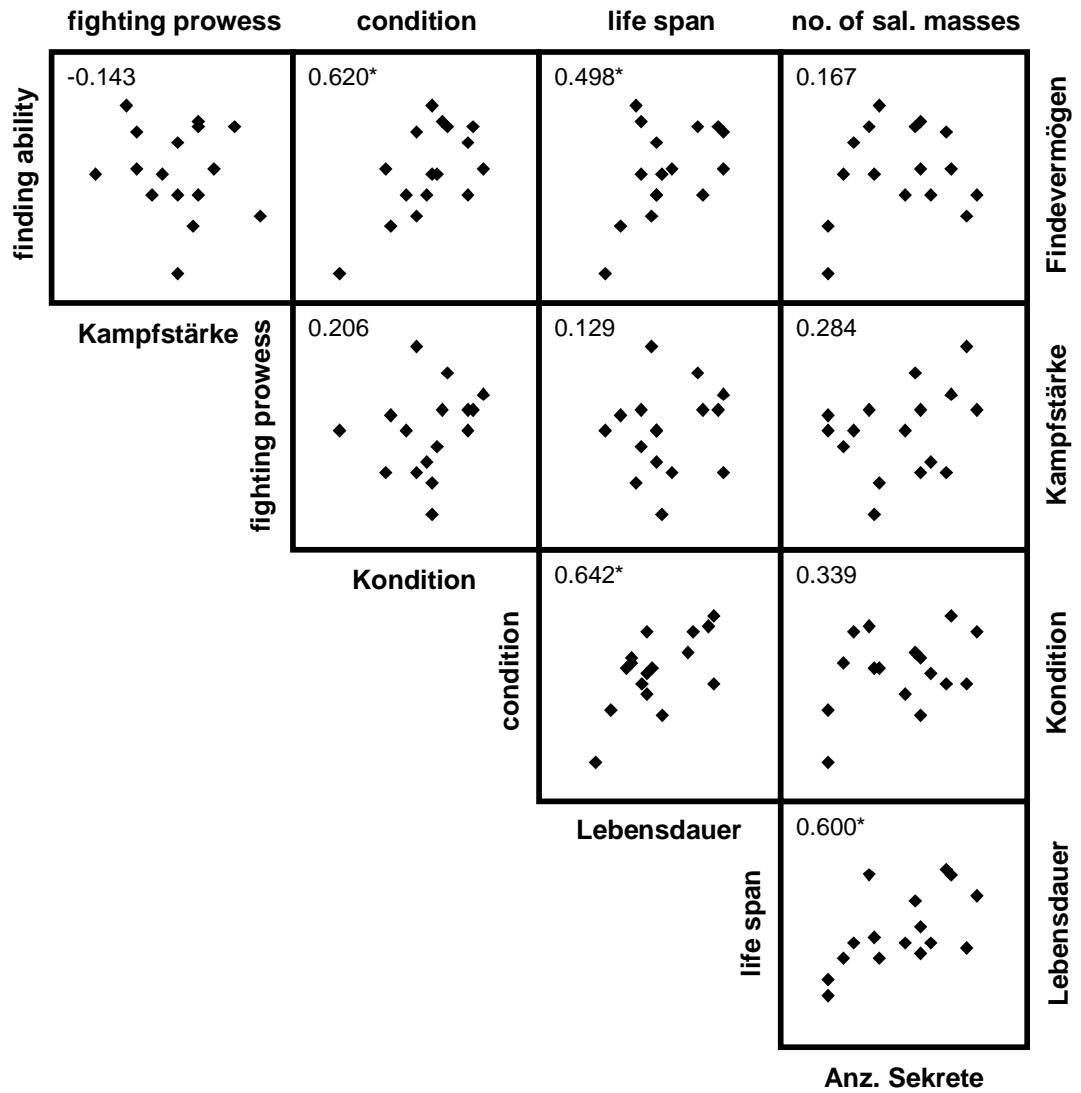
Pages 76 and 77:

Figure 8c: Scatterplot matrix depicting the correlations amongst life history traits in their **lifetime measures** for **LN males 2003**. Pearson product moment correlation coefficients are given. * = significant on the 0.05 level; . = significant on 0.1 level; n = 12. Sal. masses = salivary masses.

Seite 76 und 77

Abbildung 8c: Streudiagrammatrix mit der Darstellung der Korrelationen zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen in ihrem **Lebenszeitmaß** für die **LN-Männchen 2003**. Gegeben sind die Pearson Produkt Moment Korrelationskoeffizienten. * = signifikant auf dem 0.05 Niveau; . = signifikant auf dem 0.1 Niveau; n = 12. Anz. = Anzahl.



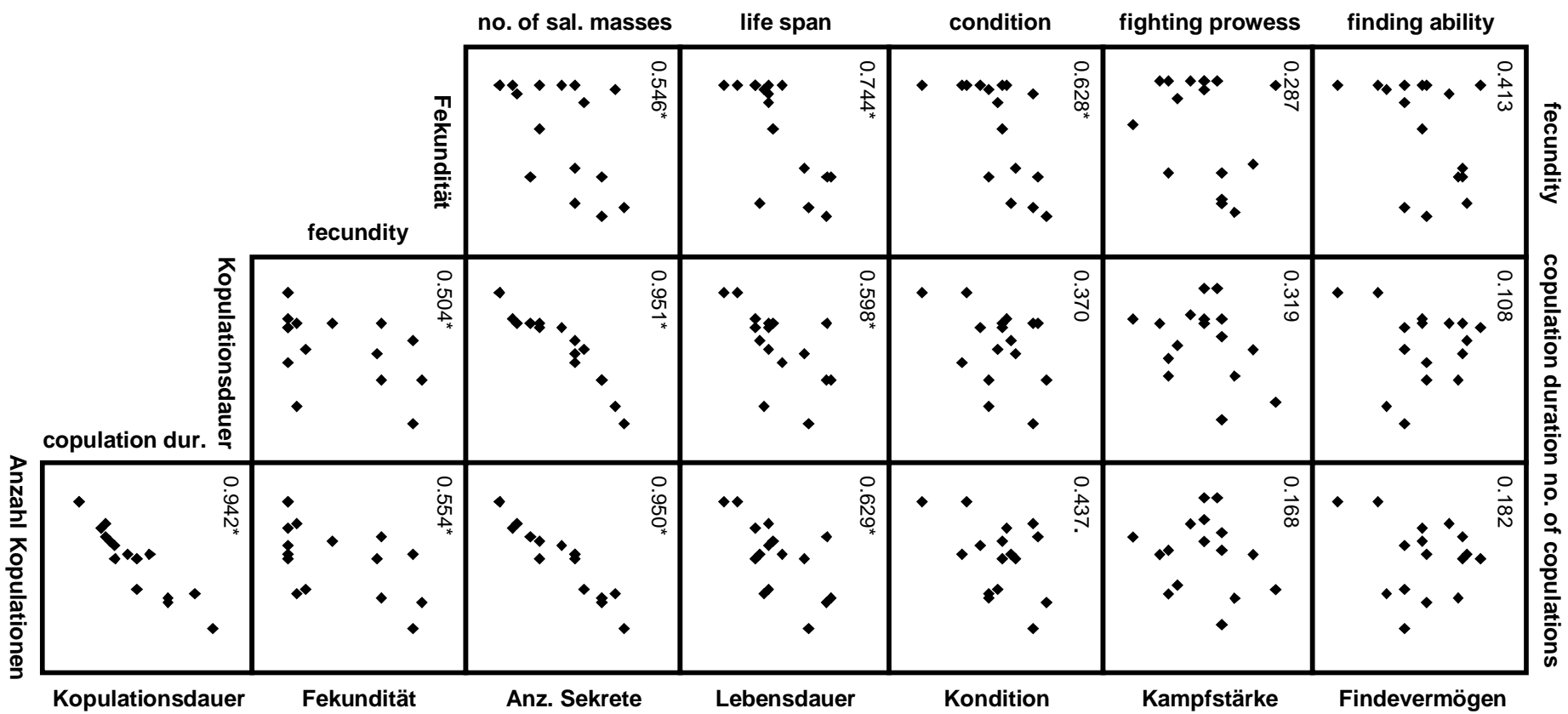


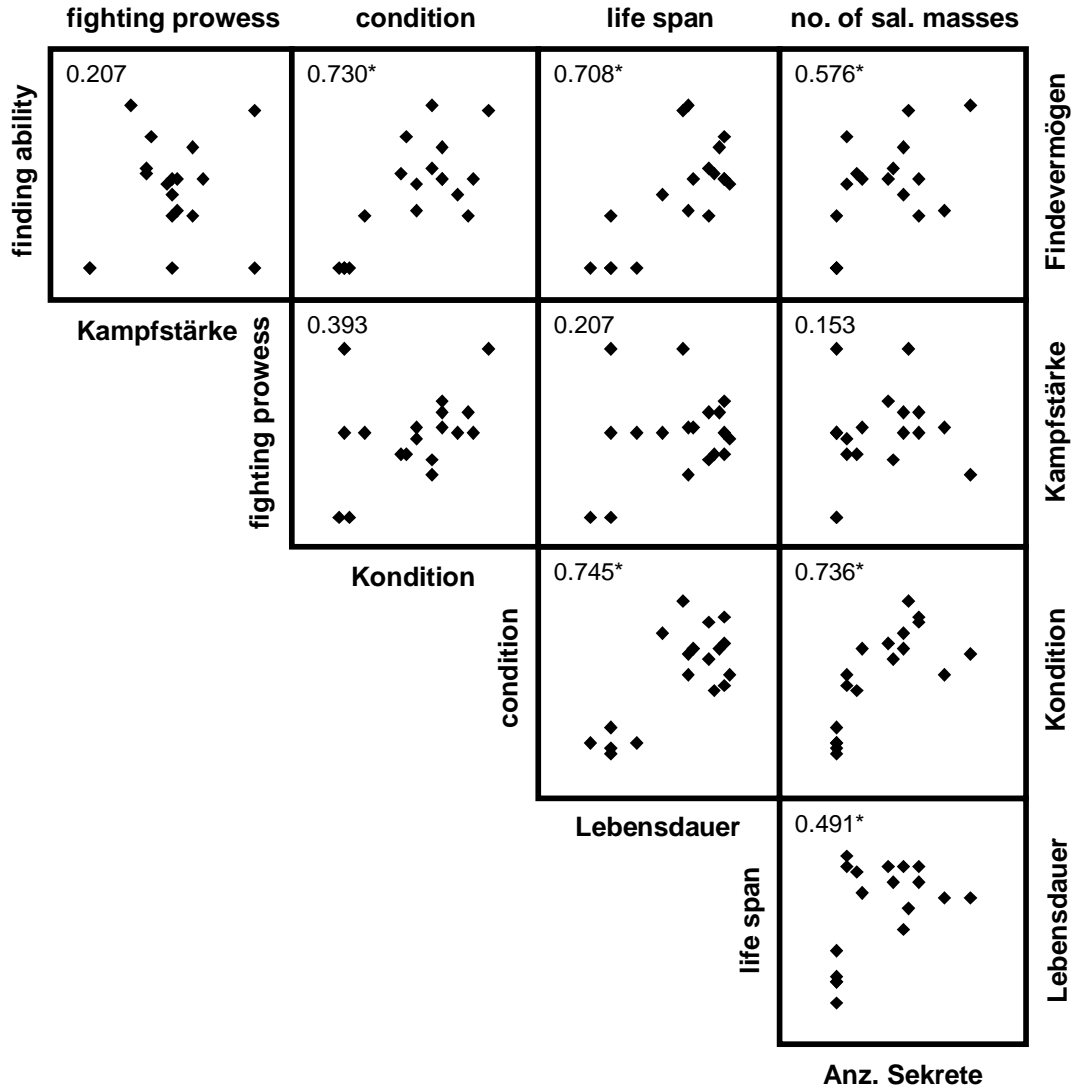
Pages 78 and 79

Figure 9a: Scatterplot matrix depicting the correlations amongst life history traits in their **lifetime measures** for **HN females 2005**. Pearson product moment correlation coefficients are given. * = significant on the 0.05 level; . = significant on 0.1 level; n = 16. Sal. masses = salivary masses.

Seite 78 und 79

Abbildung 9a: Streudiagrammatrix mit der Darstellung der Korrelationen zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen in ihrem **Lebenszeitmaß** für die **HN-Weibchen 2005**. Gegeben sind die Pearson Produkt Moment Korrelationskoeffizienten. * = signifikant auf dem 0.05 Niveau; . = signifikant auf dem 0.1 Niveau; n = 16. Anz. = Anzahl.



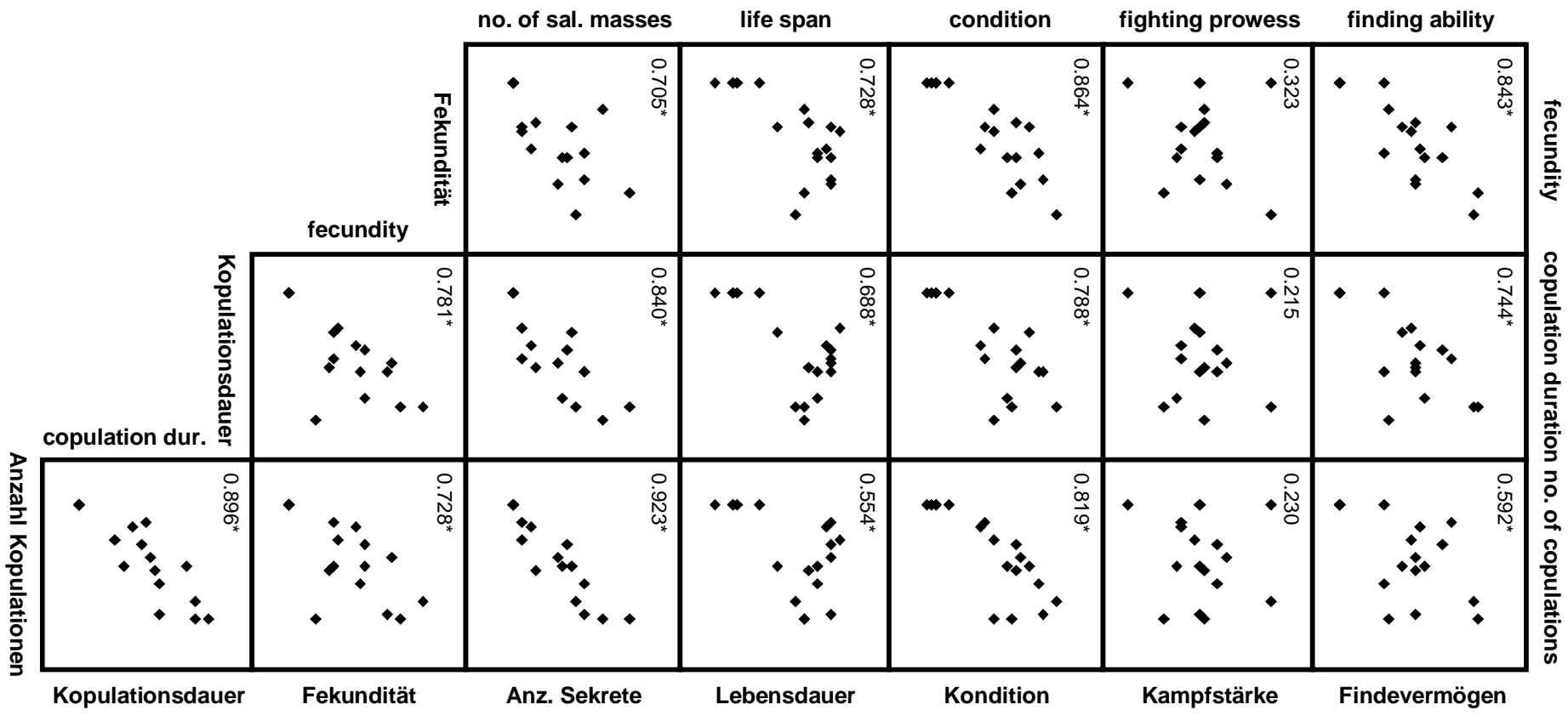


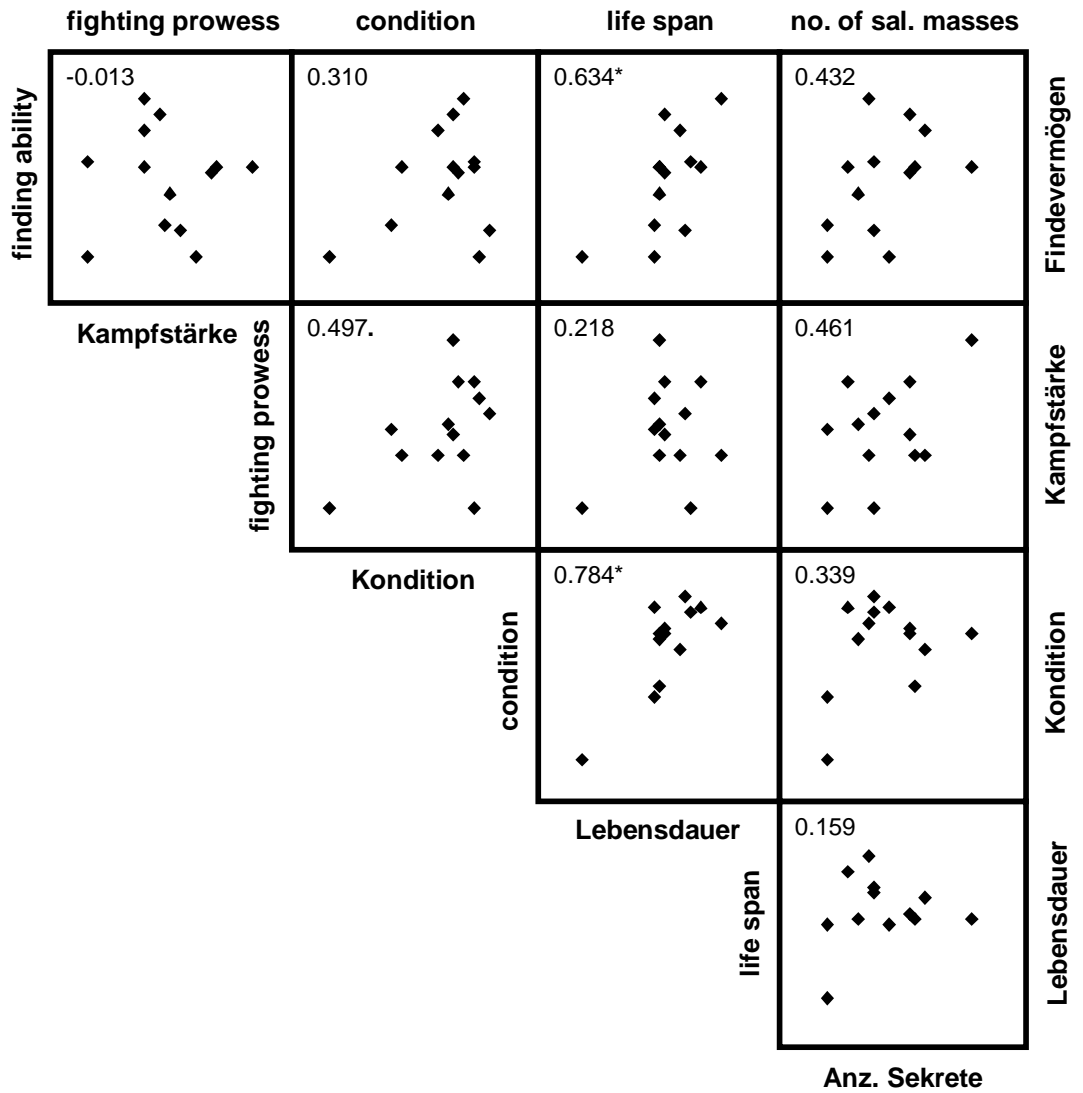
Pages 80 and 81

Figure 9b: Scatterplot matrix depicting the correlations amongst life history traits in their **lifetime measures** for **HN females 2003**. Pearson product moment correlation coefficients are given. * = significant on the 0.05 level; . = significant on 0.1 level; n = 18. Sal. masses = salivary masses.

Seite 80 und 81

Abbildung 9b: Streudiagrammatrix mit der Darstellung der Korrelationen zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen in ihrem **Lebenszeitmaß** für die **HN-Weibchen 2003**. Gegeben sind die Pearson Produkt Moment Korrelationskoeffizienten. * = signifikant auf dem 0.05 Niveau; . = signifikant auf dem 0.1 Niveau; n = 18. Anz. = Anzahl.



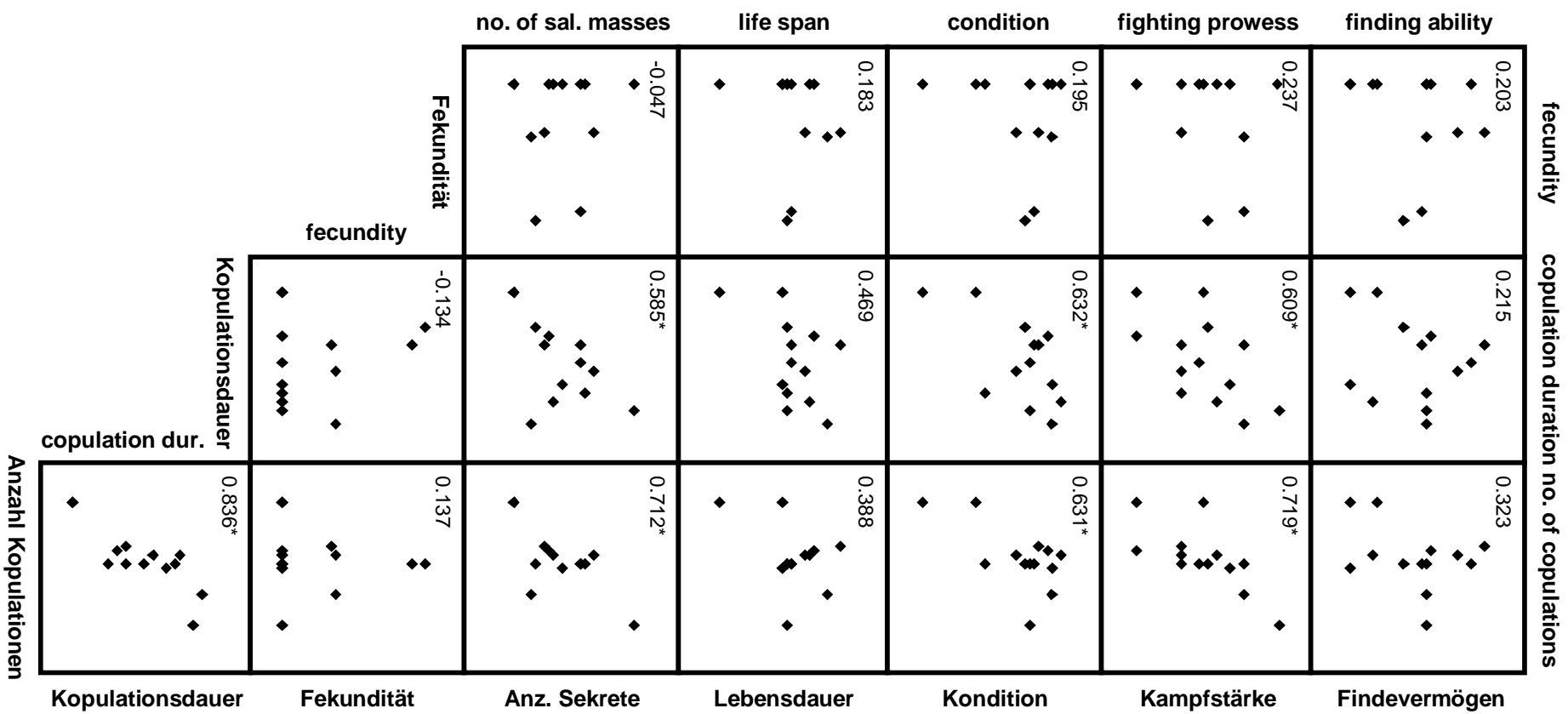


Pages 82 and 83

Figure 9c: Scatterplot matrix depicting the correlations amongst life history traits in their **lifetime measures** for **LN females 2003**. Pearson product moment correlation coefficients are given. * = significant on the 0.05 level; . = significant on 0.1 level; n = 13. Sal. masses = salivary masses.

Seite 82 und 83

Abbildung 9c: Streudiagrammatrix mit der Darstellung der Korrelationen zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen in ihrem **Lebenszeitmaß** für die **LN-Weibchen 2003**. Gegeben sind die Pearson Produkt Moment Korrelationskoeffizienten. * = signifikant auf dem 0.05 Niveau; . = signifikant auf dem 0.1 Niveau; n = 13. Anz. = Anzahl.



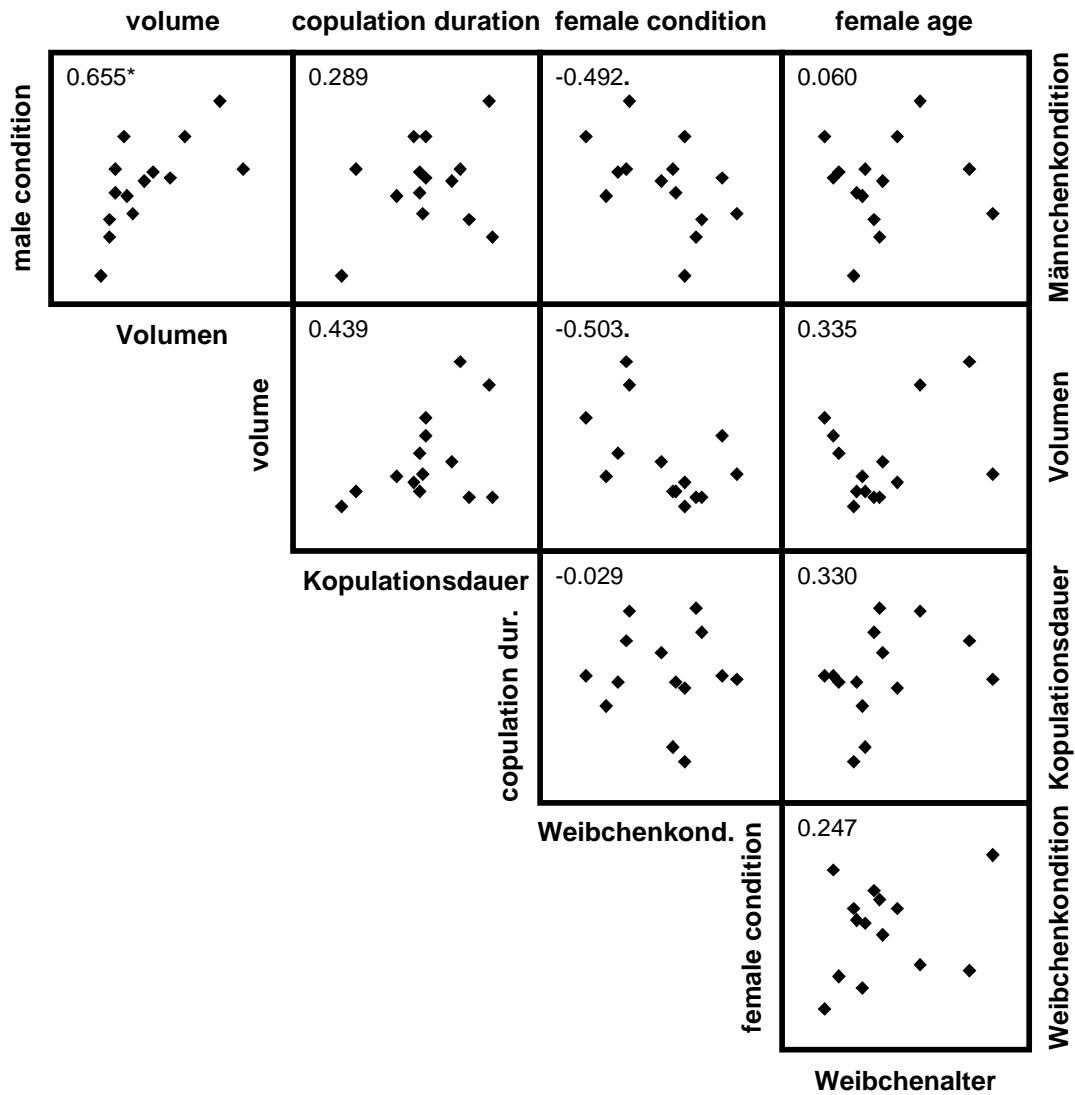


Figure 10: Scatterplot matrix depicting the correlations amongst life history traits in their **state measures**. Data only from the **observation 2005**, during which the volumes of the salivary masses were measured. Pearson product moment correlation coefficients are given. * = significant on the 0.05 level; . = significant on 0.1 level; n = 14.

Abbildung 10: Streudiagrammmatrix mit der Darstellung der Korrelationen zwischen Lebensgeschichtsmerkmalen in ihrem **Zustandsmaß**. Verwendet wurden nur Daten aus der **Beobachtung 2005**, während der das Volumen der Sekrete erfasst wurde. Gegeben sind die Pearson Produkt Moment Korrelationskoeffizienten. * = signifikant auf dem 0.05 Niveau; . = signifikant auf dem 0.1 Niveau; n = 14.

Chapter IV

Confirmatory Analysis of Observational Data

Konfirmatorische Analyse der Beobachtungsdaten

Causal Model with Lifetime Measures: Males

Kausalmodell mit Lebenszeitmaßen: Männchen

Considering the correlations given in the previous chapter with regard to the information about *P. vulgaris*, some of them are expected others are not. Now, causal modeling can be used to check whether a causal process derived from theory may create such a pattern of relationships. The model will include a great number of parameters to be estimated basing on samples of small size. Thus the method of choice for this model and all models calculated in this chapter is a Wrightian path analysis combined with a d-separation test for overall model fit.

According to theory the first thing to do for male scorpionflies in their lives is to gather as much energy as possible. It suggests itself that an individual's competitiveness in foraging should influence its nutritional state. The nutritional state is assumed to be the central factor determining male behaviour. It is supposed to govern the energy allocation into survival and mating effort. Two different kinds of mating effort can be distinguished: the time spent on calling and the number of salivary masses produced in lifetime. A relationship between calling time and the number of copulations a male had in its life and another between the number of salivary masses produced and copulation duration indirectly connects the nutritional state to male reproductive success. It is also assumed that the number of copulations influences the number of salivary masses and copulation duration. A pictorial representation of the assumed causal processes is given in figure 11. In this model the nutritional state is a common cause of the lifetime measures of mating effort and survival. Thus, correlations among these variables are assumed to be due to common causation. The results of the statistical analysis are given in tables 3 and 4.

Betrachtet man die zuvor gegebenen Korrelationen, waren einige dieser Zusammenhänge aufgrund der Ausgangshypothesen zu erwarten, andere nicht. Mit kausaler Modellierung kann überprüft werden, ob ein aus der Theorie hergeleiteter Kausalprozess ein solches Beziehungsmuster erzeugt. Da das Modell viele zu schätzende Parameter enthält und die Stichproben klein sind, ist die Wright'sche Pfadanalyse kombiniert mit dem d-Separationstest die Methode der Wahl für dieses und alle in diesem Kapitel aufgeführten Modelle.

Nach der zu Grunde gelegten Theorie, ist es für männliche Skorpionsfliegen zunächst wichtig Energie zu sammeln. Es ist nahe liegend anzunehmen, dass die Konkurrenzfähigkeit bei der Nahrungssuche den Ernährungszustand beeinflusst. Vom Ernährungszustand kann angenommen werden, dass er bestimmender Faktor für das Verhalten ist, weil die Energieallokation in Überleben und Paarungsaufwand von der vorhandenen Energie abhängt. Dabei können zwei Formen des Paarungsaufwandes unterschieden werden: die Zeit, die in Balz investiert wird und die Anzahl Sekrete, die produziert wird. Ein Zusammenhang zwischen Balzdauer und Anzahl erlangter Kopulationen und zwischen Sekretzahl und Kopulationsdauer verbindet den Ernährungszustand indirekt mit dem Reproduktionserfolg. Es wird außerdem berücksichtigt, dass die Zahl der Kopulationen, die ein Männchen in seinem Leben eingehen kann, die Zahl der Sekrete und die Kopulationsdauer beeinflusst (Abbildung 11). In diesem Modell ist der Ernährungszustand gemeinsame Ursache der Lebenszeitmaße des Paarungsaufwandes und des Überlebens. Dies liefert eine mögliche Erklärung für deren Korrelationen untereinander. Die statistischen Ergebnisse sind in den Tabellen 3 und 4 angegeben.

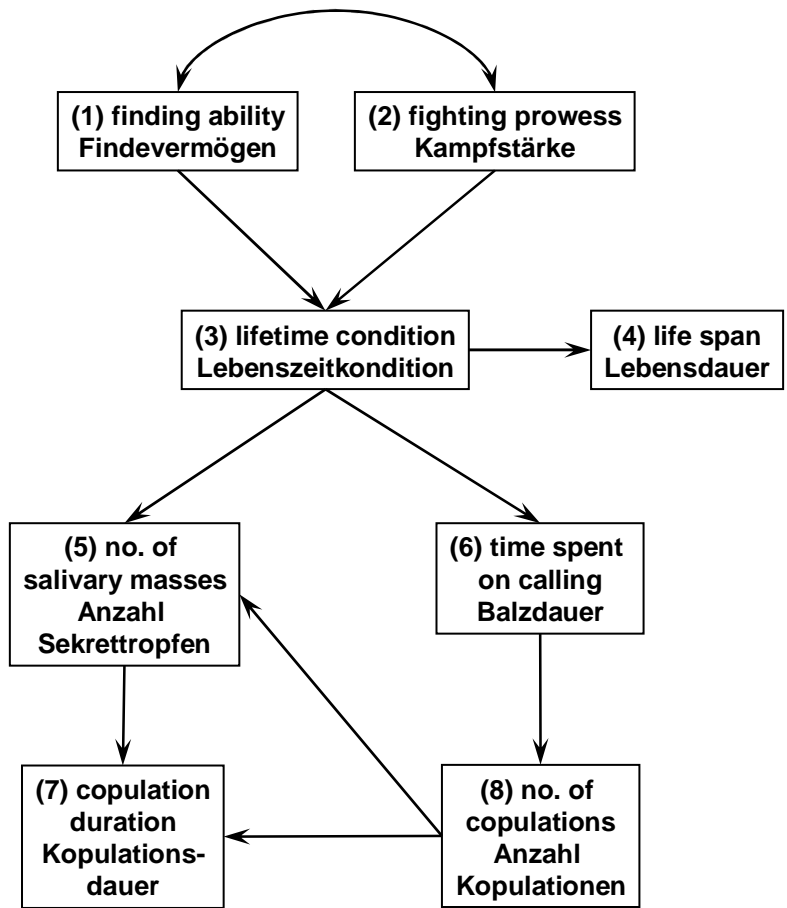


Figure 11: Assumed causal relationships amongst the **lifetime measures** of eight **male** life history traits. The numbers given with variable names correspond to the markings of the coefficients and d-separation statements in the following tables.

Abbildung 11: Hypothetische Kausalzusammenhänge zwischen **Lebenszeitmaßen** von acht Lebensgeschichtsmerkmalen der **Männchen**. Die mit den Variablennamen zusammen angegebene Nummerierung bezieht sich auf die Bezeichnungen der Koeffizienten und d-Separationsaussagen in den folgenden Tabellen.

Page 87

Table 3: Path coefficients for the three test populations corresponding to the model in figure 11. The relationships described by the coefficients are marked using the numbers given with the variable names in figure 11. Significance levels: * = 0.05; . = 0.1.

Table 4: Basis set and Chi-squared statistics corresponding to the model in figure 10. The d-separation statements are marked using the numbers given with the variable names in figure 11. Significant partial correlations are given bold. Significance levels: * = 0.05; . = 0.1. MHN = males high nutrient, MLN = males low nutrient population.

Seite 87

Tabelle 3: Pfadkoeffizienten für die drei Testpopulationen zu dem Modell in Abbildung 11. Die zu den Koeffizienten gehörenden Kausalbeziehungen sind mit Hilfe der Nummerierung der Variablen in Abbildung 11 bezeichnet. Signifikanzniveaus: * = 0.05; . = 0.1.

Table 4: Basissatz und Chi²-Statistik zu dem Modell in Abbildung 11. Die d-Separationsaussagen sind mit Hilfe der Nummerierung der Variablen in Abbildung 11 bezeichnet. Signifikante partielle Korrelationen sind fett gekennzeichnet. Signifikanzniveaus: * = 0.05; . = 0.1. MHN = Männchen gut ernährte, MLN = Männchen schlecht ernährte Population.

Table 3
Tabelle 3

	1 → 3	2 → 3	3 → 4	3 → 5	3 → 6	5 → 7	6 → 8	8 → 5	8 → 7
MHN 05	0.586 *	0.499 *	0.911 *	0.108	0.901 *	-0.036	0.890 *	0.859 *	0.992 *
MHN 03	0.825 *	0.146	0.737 *	0.509 *	0.774 *	-0.125	0.619 *	0.428 .	0.999 *
MLN 03	0.345 .	0.718 *	0.892 *	0.344 *	0.774 *	-0.115	0.614 *	0.696 *	1.083 *

Table 4
Tabelle 4

d-separation statements d-Separationsaussagen	MHN 05 ρ	MHN 03 ρ	MLN 03 ρ
1 4 3	0.201	0.413	0.803 *
1 5 3 8	0.082	0.699 *	0.280
1 6 3	-0.027	0.248	0.070
1 7 5 8	0.283	0.081	-0.297
1 8 6	0.239	0.066	0.288
2 4 3	0.087	0.258	-0.030
2 5 3 8	0.067	-0.208	0.228
2 6 3	0.113	0.306	0.224
2 7 5 8	0.084	0.147	-0.047
2 8 6	-0.109	-0.145	0.535 .
3 7 1 2 5 8	-0.092	0.115	0.182
3 8 1 2 6	0.043	0.769 *	-0.570 .
4 5 3 8	-0.050	0.464 .	-0.062
4 6 3	0.532 *	0.794 *	0.376
4 7 3 5 8	0.540 *	-0.248	-0.195
4 8 3 6	-0.031	-0.128	0.298
5 6 3 8	-0.189	0.460 .	0.256
6 7 3 5 8	0.339	-0.233	0.372
X²	30.04	72.47	42.01
df	36	36	36
p	0.747	0.000	0.227

Causal Model with Lifetime Measures: Females

Kausalmodell mit Lebenszeitmaßen: Weibchen

Unlike males for the females several different causal models are conceivable. Two of them should be presented here. Both models have in common the determination of the nutritional state through the lifetime measures of competitiveness in foraging and the sole determination of survival and fecundity through the nutritional state. Variations are feasible in the relationships amongst the lifetime measures of mating benefit and reproductive success. The first possibility is a direct influence of the nutritional state on the number of copulations in lifetime and the number of salivary masses received. The number of salivary masses in turn regulates the copulation duration thus mediating an indirect influence of the nutritional state on this variable. The number of copulations influences both the number of salivary masses and copulation duration (see figure 12a). A second plausible model assumes the influence of the number of copulations on the number of salivary masses but not that of the nutritional state on the number of salivary masses. Instead, the number of salivary masses exerts an influence on the nutritional state and, together with the number of copulations, on copulation duration (see figure 12b). The statistics corresponding to the models are given in tables 4 and 5.

Im Unterschied zu den Männchen sind für die Weibchen mehrere Kausalmodelle denkbar. Zwei von ihnen sollen hier aufgeführt werden. Beide Modelle haben die Bestimmung des Ernährungszustandes durch die Lebenszeitmaße der Konkurrenzfähigkeit bei der Nahrungssuche gemeinsam. Gleich bleibt auch die alleinige Bestimmung der Überlebensfähigkeit und der Fekundität durch den Ernährungszustand. Die möglichen Unterschiede liegen in den Beziehungen zwischen den Lebenszeitmaßen des Paarungsgewinnes und –erfolges. Die erste Möglichkeit beinhaltet einen direkten Einfluss des Ernährungszustandes auf die Anzahl der Kopulationen und die Anzahl der erhaltenen Sekrete. Die Anzahl Sekrete wiederum reguliert die Kopulationsdauer und vermittelt so eine indirekte Verbindung zwischen dieser Variable und dem Ernährungszustand. Die Zahl der Kopulationen beeinflusst auch hier Sekretzahl und Kopulationsdauer (siehe Abbildung 12a). Ein zweites plausibles Modell nimmt keinen Einfluss des Ernährungszustandes auf die Anzahl der Sekrete an, sondern nur den Einfluss der Anzahl Kopulationen auf die Anzahl Sekrete. Diese wiederum beeinflusst den Ernährungszustand und gemeinsam mit der Zahl der Kopulationen die Kopulationsdauer (siehe Abbildung 12b). Die statistischen Ergebnisse sind in den Tabellen 4 und 5 aufgeführt.

Page 90

Figure 12a, b: Two possible sets of assumed causal relationships amongst the **lifetime measures** of eight **female** life history traits. The numbers given with variable names correspond to the markings of the coefficients and d-separation statements in the following tables.

Tables 5a, b: Path coefficients for the three test populations corresponding to the models in figure 12. The relationships described by the coefficients are marked using the numbers given with the variable names in figure 12. Significance levels: * = 0.05; . = 0.1. FHN = females high nutrient population, FLN = females low nutrient population.

Page 91

Table 6: Basis sets and Chi-squared statistics corresponding to the models in figure 12. The partial correlation coefficients are marked with the letters used to distinguish the models in figure 12. The d-separation statements are marked using the numbers given with the variable names in figure 12. Significant partial correlations are given bold. Significance levels: * = 0.05; . = 0.1. FHN = females high nutrient population, FLN = females low nutrient population.

Seite 90

Abbildung 12a, b: Zwei hypothetische Kausalmodelle für die Beziehungen zwischen **Lebenszeitmaßen** von acht Lebensgeschichtsmerkmalen der **Weibchen**. Die mit den Variablennamen zusammen angegebene Nummerierung bezieht sich auf die Bezeichnungen der Koeffizienten und d-Separationsaussagen in den folgenden Tabellen.

Tabelle 5a, b: Pfadkoeffizienten für die drei Testpopulationen zu den Modellen in Abbildung 12. Die zu den Koeffizienten gehörenden Kausalbeziehungen sind mit Hilfe der Nummerierung der Variablen in Abbildung 12 bezeichnet. Signifikanzniveaus: *=0.05; .=0.1. FHN = Weibchen gut ernährte, FLN = Weibchen schlecht ernährte Population.

Seite 91

Tabelle 6: Basissätze und Chi²-Statistik zu den Modellen in Abbildung 12. Die partiellen Korrelationskoeffizienten sind mit den Buchstaben bezeichnet, die in Abbildung 12 zur Unterscheidung der Modelle verwendet werden. Die d-Separationsaussagen sind mit Hilfe der Nummerierung der Variablen in Abbildung 12 bezeichnet. Signifikante partielle Korrelationen sind fett gekennzeichnet. Signifikanzniveaus: *=0.05; .=0.1. FHN = Weibchen gut ernährte, FLN = Weibchen schlecht ernährte Population.

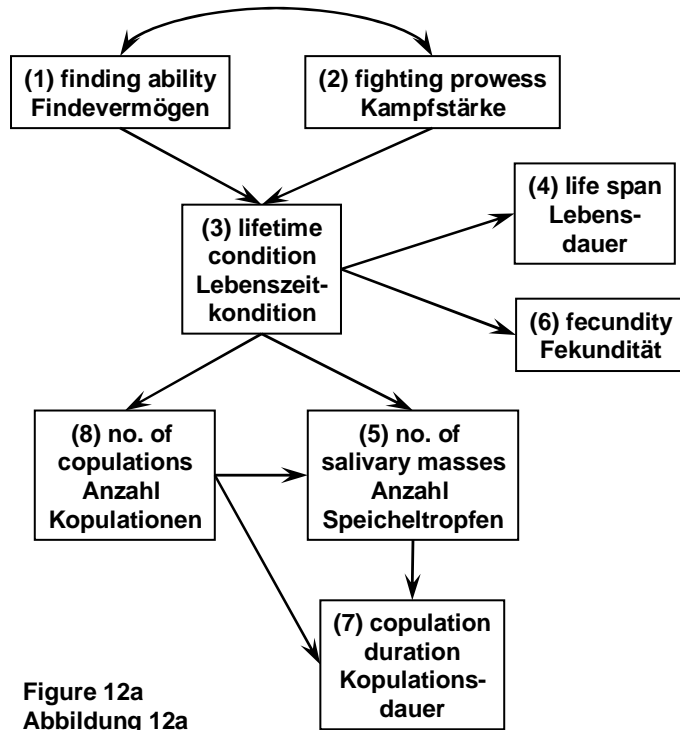


Figure 12a
Abbildung 12a

Table 5a
Tabelle 5a

	FHN 05	FHN 03	FLN 03
1 → 3	0.663*	0.678*	0.316
2 → 3	0.300	0.252	0.501.
3 → 4	0.642*	0.745*	0.784*
3 → 5	-0.094	-0.062	-0.182
3 → 6	0.628*	0.864*	0.195
3 → 8	0.437.	0.819*	0.631*
5 → 7	0.570*	0.086	-0.020
8 → 5	0.991*	0.974*	0.826*
8 → 7	0.401	0.816*	0.851*

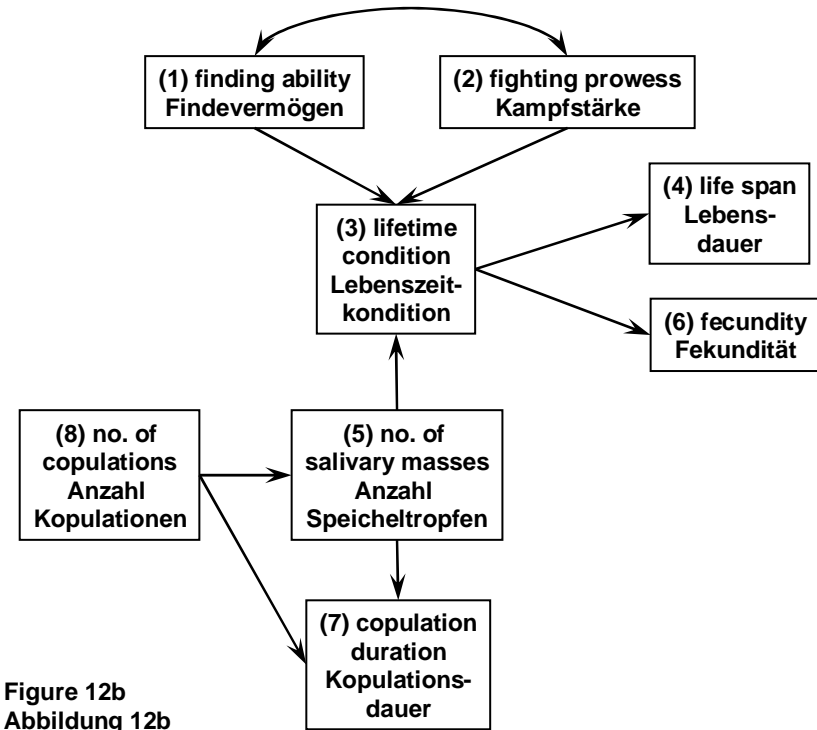


Figure 12b
Abbildung 12b

Table 5b
Tabelle 5b

	FHN 05	FHN 03	FLN 03
1 → 3	0.629*	0.416*	0.337
2 → 3	0.249	0.236	0.523
3 → 4	0.642*	0.745*	0.784*
3 → 6	0.628*	0.864*	0.195
5 → 3	0.163	0.460*	-0.047
5 → 7	0.570*	0.086	-0.020
8 → 5	0.950*	0.923*	0.712*
8 → 7	0.401	0.816*	0.851*

Table 6
Tabelle 6

d-separation statements d-Sparationsaussagen	FHN 2005		FHN 2003		FLN 2003	
	ρ_a	ρ_b	ρ_a	ρ_b	ρ_a	ρ_b
1 4 3	0.171	0.171	0.349	0.349	0.672 *	0.672 *
1 5 3 8	0.286		0.085		0.435	
1 5 8		0.025		0.032		0.363
1 6 3	0.044	0.044	0.600 *	0.600 *	0.166	0.166
1 7 5 8	-0.247	-0.247	0.576 *	0.576 *	-0.010	-0.010
1 8		0.175		0.615 *		0.267
1 8 3	-0.140		0.028		0.091	
2 4 3	-0.005	-0.005	-0.139	-0.139	-0.319	-0.319
2 5 3 8	0.401		-0.131		-0.207	
2 5 8		0.334		-0.151		-0.209
2 6 3	0.208	0.208	-0.035	-0.035	0.164	0.164
2 7 5 8	0.318	0.318	0.012	0.012	-0.122	-0.122
2 8		0.192		0.231		0.750 *
2 8 3	0.115		-0.174		0.648 *	
3 7 1 2 5 8	0.037	0.037	-0.165	-0.165	0.206	0.206
3 8 1 2 5		0.652 *		0.455 .		0.487
4 5 3 8	0.217	0.217	-0.065	-0.065	0.028	0.028
4 6 3	0.570 *	0.570 *	0.252	0.252	0.050	0.050
4 7 3 5 8	0.027	0.027	0.504 .	0.504 .	0.248	0.248
4 8 3	0.498 .	0.498 .	-0.113	-0.113	-0.277	-0.277
5 6 3 8	0.252	0.252	0.162	0.162	-0.127	-0.127
6 7 3 5 8	-0.132	-0.132	0.357	0.357	-0.480	-0.480
6 8 3	0.397	0.397	0.121	0.121	-0.047	-0.047
X²	37.0	44.1	41.4	57.3	36.3	45.6
df	36	38	36	38	36	38
p	0.421	0.229	0.245	0.023	0.454	0.185

Causal Model with State Measures

Kausalmodell mit Zustandsmaßen

After examining the causal relations among the lifetime measures the data of the 14 copulations for which the volume of the produced salivary secretions was completely measured are left. The corresponding model includes a chain of connections from the state measure of male condition to that of the invested volume to that of the duration of the copulations. In addition the state measures of female condition and female age are assumed to have an influence on the volume invested. The model is shown in figure 13 with the path coefficients given beneath the arrows. The corresponding basis set and Chi-squared statistic are given in table 7.

Nachdem die Kausalbeziehungen zwischen den Lebenszeitmaßen untersucht sind, bleiben die Daten zu den 14 Kopulationen für die das Volumen der produzierten Sekrettropfen vollständig gemessen wurde. Das dazugehörige Modell enthält eine Beziehungskette vom Zustandsmaß der Männchenkondition zu dem des investierten Volumens zu dem der Kopulationsdauer. Zusätzlich wird ein Einfluss der Zustandsmaße der Weibchenkondition und des Alters der Weibchen auf das produzierte Volumen angenommen. Abbildung 13 zeigt das Modell, die Pfadkoeffizienten sind neben den entsprechenden Pfeilen angegeben. Die Ergebnisse des d-Separationstestes und der Basissatz finden sich in Tabelle 7.

Page 93

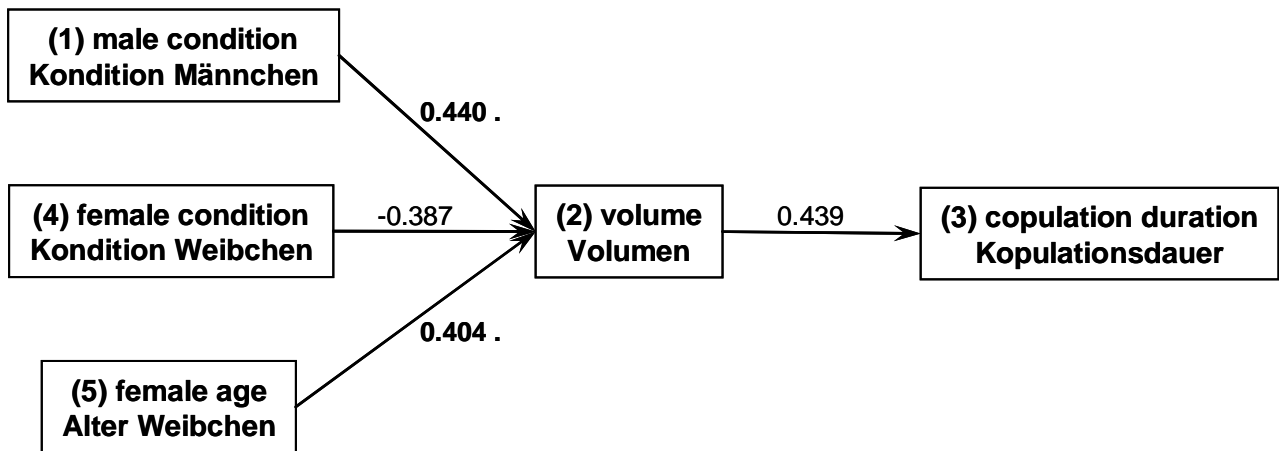
Figure 13: Assumed causal relationships amongst **state measures**. The numbers given with variable names correspond to the markings of the d-separation statements in table 7. Path coefficients are given beneath the arrows. Significant relationships are given bold. Significance levels: * = 0.05; . = 0.1.

Table 7: Basis set and Chi squared statistics corresponding to the model in figure 13. The d-separation statements are marked using the numbers given with the variable names in figure 13. Significant partial correlations are given bold. Significance levels: * = 0.05; . = 0.1.

Seite 93

Abbildung 13: Hypothetische Kausalzusammenhänge zwischen **Zustandsmaßen**. Die mit den Variablennamen angegebene Nummerierung bezieht sich auf die d-Separationsaussagen in Tabelle 7. Die Pfadkoeffizienten sind neben den Pfeilen angegeben. Signifikante Beziehungen sind fett gekennzeichnet. Signifikanzniveau: * = 0.05; . = 0.1.

Tabelle 7: Basissatz und Chi²-Statistik zu dem Modell in Abbildung 13. Die d-Separationsaussagen sind mit Hilfe der Nummerierung der Variablen in Abbildung 13 bezeichnet. Signifikante partielle Korrelationen sind fett gekennzeichnet. Signifikanzniveau: * = 0.05; . = 0.1.

Figure 13
Abbildung 13Table 7
Tabelle 7

d-separation statements					
d-Separationsaussagen					
				ρ	
1		3		2	0,001
1		4			-0,492
1		5			0,060
3		4		2	0,249
3		5		2	0,216
4		5			0,247
<hr/>					
X²					10,63
df					12
p					0,561

Chapter V

Conclusions I

Schlussfolgerungen I

Interpretation of the Exploratory Analysis: Males

Auswertung der explorativen Analyse: Männchen

Considering the stated knowledge of *P. vulgaris* it was to be expected to find basic differences in the mating behaviour of males between the populations of 2003, which were assigned to different nutrient regimes. While the lack of a difference between the mean nutritional states also occurred in lifetime observations of other species with the same design and can be explained with the energy consuming mating investment and the influence of larval nutrition leveling out the differences caused by nutrient availability (e.g. SINDERN 1996, GERHARDS 1999), the lack of a difference between the frequencies of the mating tactics points out a clear discrepancy in the mating systems of these species. In *P. vulgaris* copulations with food (and either no gift) can be viewed as an energy saving alternative to copulations with salivary secretions (SINDERN 1996). The females seem to show no strict premating choosiness, as males can initiate copulations before handing over a gift (SINDERN 1996, SAUER et al. 1998). This is not true for *P. alpina*, females do not allow copulations before the males have presented a gift. Thus males are restricted in the choice of their mating tactics, presenting no gift does not work, presenting food does seldom work. Taking additionally into account that food copulations have been prolonged by salivary masses and that males, which had a lower nutritional state and therefore were not able to produce salivary secretions did not find any mates, it seems to be clear that the presentation of food is no alternative tactic. The occasional occurrence of food copulations seems to be a matter of seizing the opportunity on the part of males when a female approaches while they are feeding (cf. ENGQVIST & SAUER 2003b). If the male is in an adequate nutritional state females accept the offer of food instead of saliva.

The assumption of premating female

Auf der Grundlage der einführend beschriebenen Fakten über *P. vulgaris* war zu erwarten, dass deutliche Differenzen zwischen den Verhaltensmustern der Männchen aus den zwei Versuchspopulationen von 2003 zu finden wären. Bei *P. vulgaris* trat in Beobachtungen von Populationen, die bei unterschiedlichen Nahrungsverfügbarkeiten gehalten wurden, ebenfalls kein Unterschied zwischen dem mittleren Ernährungszustand der Tiere auf. Dieser Umstand ist bereits durch den großen Energieaufwand für die Reproduktion und den Einfluss der Ernährung im Larvenstadium erklärt worden, der die durch das Nahrungsangebot verursachten Abweichungen verwischt (z.B. SINDERN 1996, GERHARDS 1999). Das Fehlen eines Unterschiedes zwischen den relativen Häufigkeiten der angewendeten Paarungstaktiken deutet jedoch auf eine wesentliche Verschiedenheit der Paarungssysteme der beiden Arten hin. Im Verhalten von *P. vulgaris* stellen Kopulationen mit der Übergabe von Futter (und in höherem Maße die ohne Geschenkübergabe) eine energiesparende Alternative zu den Kopulationen mit Sekreten dar (SINDERN 1996). Die Weibchen scheinen in dieser Hinsicht keine strenge präkopulatorische Wahl zu treffen, was den Männchen ermöglicht, Kopulationen vor der Übergabe eines Geschenkes einzuleiten (SINDERN 1996, SAUER et al. 1998). Dies trifft für *P. alpina* nicht zu, hier erlauben die Weibchen die Kopulation nicht bevor das Männchen ein Geschenk angeboten hat. So sind die Männchen in der Wahl ihrer Taktik eingeschränkt, kein Geschenk zu übergeben führt nicht zum Erfolg, Futter übergeben selten. Zieht man zusätzlich in Betracht, dass Futterkopulationen durch Sekrete verlängert wurden und dass Männchen, die wegen ihres schlechten Ernährungszustandes nicht in der Lage waren Sekret zu produzieren, keine

choice that forces males to exceed a condition threshold (figure 14) before matings, delivers an explanation for the results of the comparisons of the lifetime measures. If only males that are relatively well nourished obtain copulations there is no pronounced difference between the mean nutritional states of mated males in the compared populations to be expected. If all mated males are in a similar condition the same is true for the number of salivary masses, which is assumed to be condition-dependent, and the copulation duration, which is assumed to be dependent on the number of salivary masses.

The time the males of the LN population spent on calling and their life spans were on an average shorter than those of the HN males. This seems to be the point where the trade off between the time a male needs for foraging and the time it can invest into reproduction becomes visible. Due to the smaller number of available food items LN males had to invest more time in foraging and accordingly were only able to call over shorter periods than HN males. Another trade off affects the energy allocation into reproduction and viability. It seems that the investment of LN males, which was nearly as high as that of HN males, did lead to an earlier death of the individuals. Despite of them being in similar condition.

These findings leave two questions to be answered. The first is why the difference in the time spent on calling is not accompanied by a difference in the number of mates males could achieve. To find an explanation the percentages of sexually active males have to be taken into consideration. In the LN population fewer males called and even fewer mated, while the percentage of females which mated did not differ between populations. This means that in the LN population fewer males competed for the same number of females wherefore they could gather the same number of mates with less investment. The second question is how LN males were able to gain the same number of mates although they lived significantly shorter than HN males. This may also be due to the lower pressure of competition but it is just as possible that there are dissimilarities in the behaviour of males or females that cannot be captured with lifetime measures.

The results of the correlation tests will be discussed together with those of the confirmatory analyses in the following paragraph.

Paarungspartner fanden, ist klar, dass das Anbieten von Futter keine alternative Taktik ist. Das sporadische Auftreten von Futterkopulationen scheint vielmehr das Ergreifen einer Gelegenheit seitens der Männchen zu sein, wenn sie am Futter zufällig mit einem Weibchen zusammentreffen (vgl. ENGQVIST & SAUER 2003b). Ist das Männchen in einem ausreichend guten Ernährungszustand, akzeptiert das Weibchen das Angebot von Futter an Stelle von Sekret.

Die Annahme präkopulatorischer Weibchenwahl, die die Männchen zwingt vor der Verpaarung eine Konditionsschwelle (siehe Abbildung 14) zu überschreiten, liefert eine Erklärung für die Ergebnisse der Mittelwertvergleiche zwischen den Lebenszeitmaßen. Wenn nur Männchen, die in vergleichsweise gutem Ernährungszustand sind, Kopulationen eingehen können, ist kein großer Konditionsunterschied zwischen den verpaarten Männchen zu erwarten. Und wenn alle verpaarten Männchen in ähnlichem Ernährungszustand sind, gilt das gleiche für die Anzahl der Sekrete, die ja laut der gegebenen Grundannahme konditionsabhängig ist. Die gleiche Argumentation lässt sich auf die Kopulationsdauer anwenden, die als abhängig von der Anzahl der produzierten Sekrete betrachtet wird.

Die Zeit, die Männchen aus der LN-Population mit balzen verbracht haben und deren Lebensspanne war im Durchschnitt kürzer als die der HN-Männchen. Dies scheint der Punkt zu sein, wo der Kompromiss zwischen der Zeit, die ein Männchen zur Nahrungssuche braucht und der Zeit, die es in Reproduktion investieren kann, zu Tage tritt. Da den LN-Männchen weniger Futterstücke zur Verfügung standen, ist anzunehmen, dass sie mehr Zeit auf die Futtersuche verwenden mussten und so weniger Zeit zum Balzen hatten. Ein anderer Kompromiss steuert die Energieallokation in Reproduktion und Überleben. Es scheint, dass die Investition der LN-Männchen, die nahezu genauso groß war wie die der HN-Männchen, zu einem früheren Tod geführt hat, obwohl diese in ähnlichem Ernährungszustand waren.

Diese Schlüsse lassen noch zwei Fragen offen. Die erste ist, warum der Unterschied in der durchschnittlichen Balzdauer nicht auch zu einem Unterschied in der Partnerzahl geführt hat. Um eine Erklärung zu finden muss der Prozentsatz der sexuell aktiven Männchen in den Populationen hinzugezogen werden. In der LN-Population balzten weniger Männchen und noch weniger verpaarten sich. Der

Prozentsatz der Weibchen, die sich verpaarten, war hingegen in beiden Populationen gleich. Das heißt, dass in der LN-Population weniger Männchen um die gleiche Zahl Weibchen konkurrierten, weswegen sie vielleicht die gleiche Anzahl Kopulationen mit weniger Aufwand erreichen konnten. Die zweite Frage ist, wie sie dies trotz ihrer kürzeren Lebensspanne schafften. Dies kann möglicherweise auch dem geringeren Konkurrenzdruck zugeschrieben werden, aber es ist nicht auszuschließen, dass es Unterschiede im Verhalten der Tiere in den beiden Populationen gab, die nicht mit Lebenszeitmaßen erfasst werden können.

Die Ergebnisse der Korrelationstests werden im nächsten Abschnitt zusammen mit denen der konfirmatorischen Analyse ausgewertet.

Page 97

Figure 14: Histogram showing the condition threshold, that males have to exceed before females accept them as mates. Condition = lifetime measure.

Seite 97

Abbildung 14: Histogramm, das die Konditionsschwelle zeigt, die Männchen überschreiten müssen, bevor sie von den Weibchen als Paarungspartner akzeptiert werden. Kondition = Lebenszeitmaß.

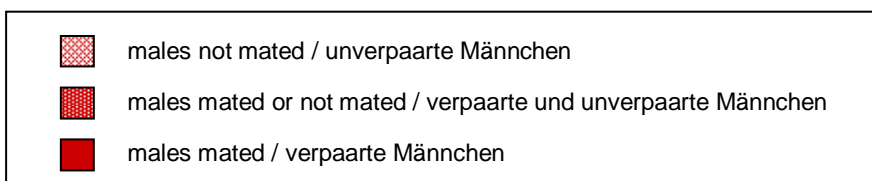
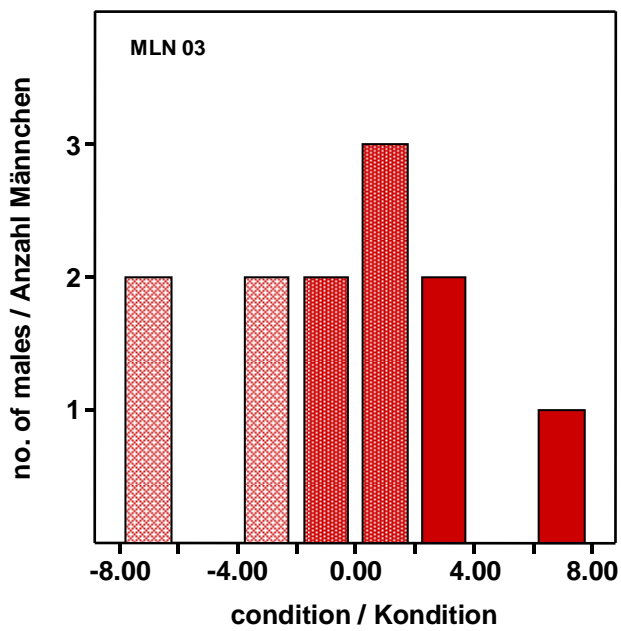
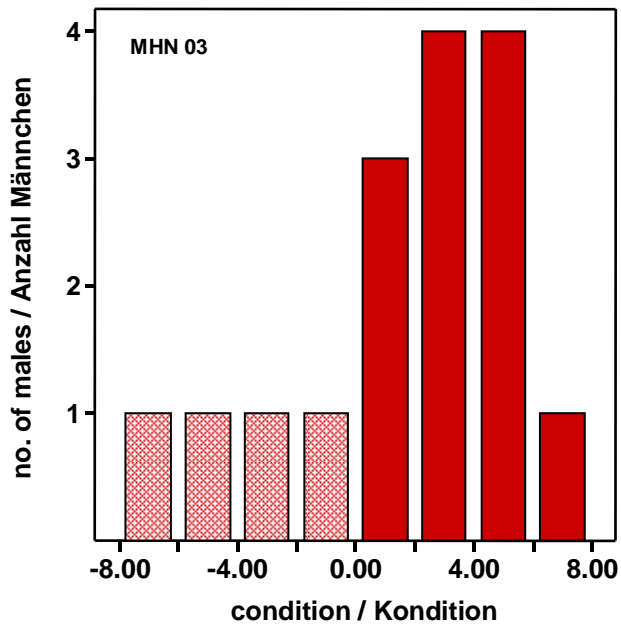


Figure 14
Abbildung 14

Interpretation of the Confirmatory Analysis: Males

Auswertung der konfirmatorischen Analyse: Männchen

To understand the interpretation of the results of the confirmatory analysis it is important to bear in mind that in this analyses the lifetime measures of male investment, calling behaviour and reproductive success are corrected for the life span of the individuals.

The correlations support the assumed influences of

- male foraging behaviour on condition
- male condition on number of salivary masses, time spent on calling and life span
- number of salivary masses on copulation duration
- time spent on calling on number of copulations a male had in its life.

The fact that nearly all lifetime measures are intercorrelated, especially with those of male investment and reproductive success, although they are corrected for life span, only makes sense if all relationships are considered to be parts of one network, which includes connections of the variables due to indirect effects and common causation. This network is given in the form of the path model in figure 11 on page 86. The results of the corresponding d-separation tests for the three observed populations show that the assumed causal relationships do not fully explain the patterns of correlations in the data. The correlations among life span and the lifetime measures of male investment, and those between condition and the measures of reproductive success, cannot be attributed to the common causation by condition and indirect effects alone. Setting up alternative models would mean including more direct effects, but with careful consideration, it does not make sense to presume e.g. effects like an influence of life span on the number of salivary masses or the number of copulations. Rather, the correlations left after conditioning on the parent variables give an indication of the existence of an additional factor that functions as a common cause (see figure 15, cf. SCHEINER et al. 2000). This hypothetical factor could be a measure of male quality other than condition that, due to the lack of precise information, should be named here as genetic quality in general.

Most of the path coefficients are in this case equal to the correlation coefficients and thus also support the assumptions given above. The computation of the determination

Für das Verständnis der Auswertung der Ergebnisse der konfirmatorischen Analyse ist es wichtig sich noch einmal zu vergegenwärtigen, dass für diese Analyse die Lebenszeitmaße der Investition der Männchen, des Balzverhaltens und des Reproduktionserfolges für die Lebensspanne der Individuen korrigiert worden sind.

Die Korrelationen unterstützen die angenommenen Einflüsse

- des Nahrungssuchverhaltens auf die Kondition
- der Kondition auf die Anzahl der produzierten Sekrete, die Balzdauer und das Überleben
- der Anzahl der Sekrete auf die Kopulationsdauer
- der Balzdauer auf die Anzahl der Kopulationen, die ein Männchen in seinem Leben eingehen konnte.

Die Tatsache, dass nahezu alle Lebenszeitmaße ebenso korrelieren, besonders mit der Männcheninvestition und dem Reproduktionserfolg, obwohl sie für die Lebensspanne korrigiert sind, ergibt nur einen Sinn, wenn alle Beziehungen zwischen den Variablen als Teile eines Beziehungsgeflechtes betrachtet werden, das Zusammenhänge zwischen den Variablen über indirekte Effekte und gemeinsame Ursachen vermittelt. Dieses Beziehungsgeflecht ist in dem Modell in Abbildung 11 auf Seite 86 dargestellt. Die Ergebnisse der d-zugehörigen d-Separationstests für die drei beobachteten Populationen zeigen, dass die angenommenen Kausalbeziehungen die Korrelationsmuster in den Daten nicht vollständig erklären. Die Korrelationen zwischen der Lebensspanne und den Lebenszeitmaßen der Männcheninvestition, und zwischen Kondition und den Maßen für den Reproduktionserfolg, kann nicht allein indirekten Effekten und der gemeinsamen Verursachung durch die Kondition zugeschrieben werden. Das Aufstellen alternativer Modelle würde bedeuten, mehr direkte Zusammenhänge einzuführen. Aber nach genauer Abwägung ergibt es keinen Sinn, Einflüsse wie z.B. der Lebensspanne auf die Anzahl der Sekrete oder die Anzahl der Kopulationen anzunehmen. Vielmehr weisen die nach der Konditionierung auf die Elternvariablen verbliebenen Korrelationen auf die Existenz eines zusätzlichen Faktors hin, der neben der Kondition als gemeinsame

of male condition by finding ability and fighting prowess in one model reveals some differences. It seems that the importance of fighting prowess increases with decreasing food availability. The determination of the number of salivary masses by both condition and the number of copulations mainly diminishes the influence of condition. The determination of copulation duration by both the number of salivary masses and the number of copulations reduces the effect of the number of salivary masses to zero. This indicates a strong influence of pre-mating female choice mechanisms that conceals the influence of cryptic female choice mechanisms when lifetime measures are involved.

Ursache auf die Variablen einwirkt (siehe Abbildung 15, vgl. SCHEINER et al. 2000). Dieser hypothetische Faktor könnte ein weiteres Maß für die Männchenqualität sein, das im Angesicht des Fehlens genauerer Informationen vorerst als allgemeine genetische Qualität bezeichnet werden soll.

Die meisten Pfadkoeffizienten in diesem Model sind gleich den Korrelationskoeffizienten und unterstützen so ebenfalls die oben genannten Annahmen. Die Bestimmung der Männchenkondition durch Findevermögen und Kampfstärke in einem Modell zeigt einige Unterschiede. Die Ergebnisse erwecken den Eindruck, dass die Kampfstärke mit abnehmender Nahrungsverfügbarkeit an Bedeutung gewinnt. Die gemeinsame Bestimmung der Anzahl Sekrete durch Kondition und die Anzahl Kopulationen verringert hauptsächlich den Anteil, den die Kondition daran hat. Die gemeinsame Bestimmung der Kopulationsdauer durch Sekretzahl und Anzahl Kopulationen reduziert den Einfluss der Sekretzahl auf null. Dies weist darauf hin, dass präkopulatorische Weibchenwahlmechanismen einen starken Einfluss haben und den Einfluss kryptischer Weibchenwahlmechanismen verdecken, wenn Lebenszeitmaße verwendet werden.

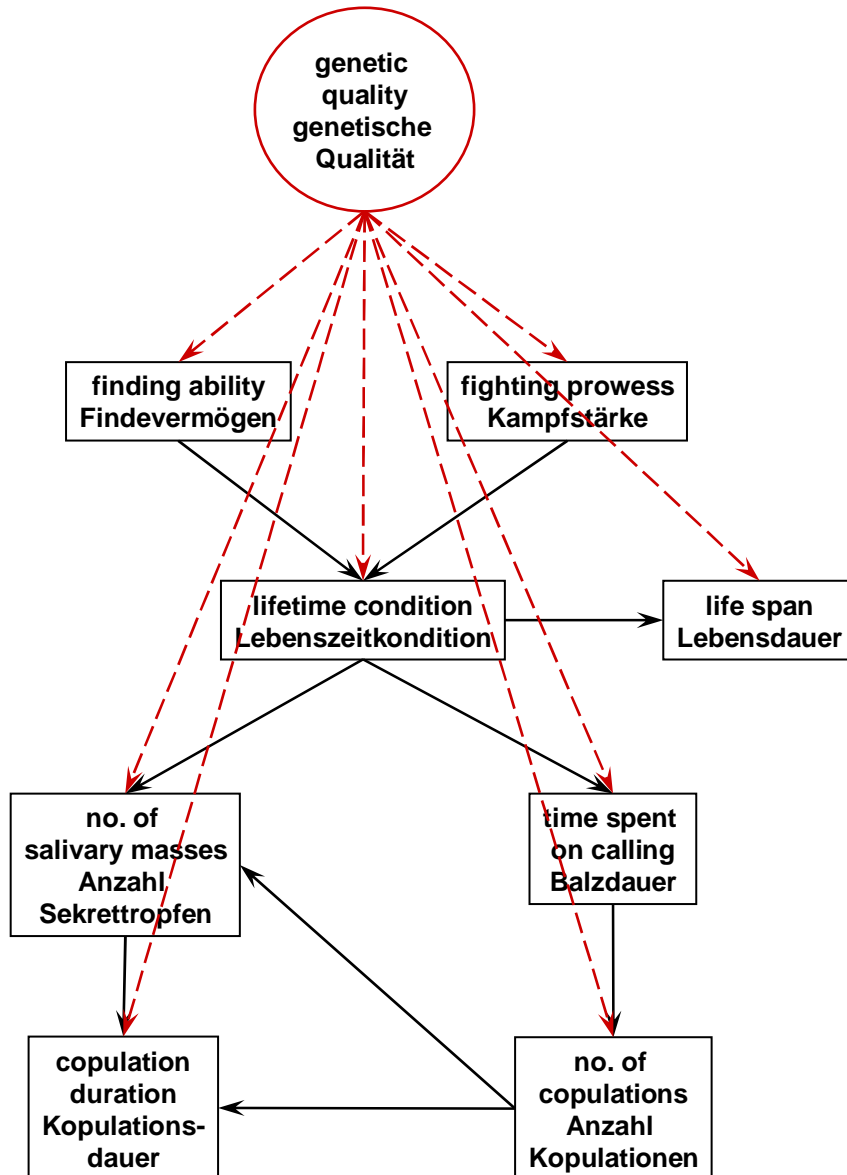


Figure 15: Causal model with lifetime measures for males involving a hypothetical variable that sums up the influences of all hereditary factors.

Abbildung 15: Kausalmodell mit Lebenszeitmaßen für die Männchen, das eine hypothetische Variable als zusammenfassendes Maß für erbliche Faktoren enthält.

Interpretation of the Exploratory Analysis: Females

Auswertung der explorativen Analyse: Weibchen

The females in the test populations 2003 were not different in their mean nutritional states. The lack of a difference can be explained in parallel to males. The investment in egg-laying and the variability of condition within the populations may cancel out deviations. The other investigated means of lifetime measures were significantly different except the number of eggs laid. Though fecund LN females were in lower condition, some of them managed to lay a high number of eggs but, like males, at the cost of their life spans. Thus, females also seem to be subject to the trade off between energy allocation in reproduction and energy allocation in survival. On the basis of the hypotheses about males given above, the remaining differences found between the means of lifetime measures, can be easily explained. The LN females had fewer copulations than the HN females. Seeing that in the LN population nearly the same number of females was ready to mate but fewer males were in adequate condition than in the HN population it is obvious that LN females had to compete harder for mates. Consequently they also received fewer salivary masses and achieved a lower lifetime copulation duration. This does not exclude the possibility of males being also choosy and so refusing to mate or investing less in copulations with females in bad condition (c.f. GWYNNE & SIMMONS 1990).

Die Weibchen in den Versuchspopulationen von 2003 waren nicht in signifikant unterschiedlichem Ernährungszustand. Das Fehlen des Unterschiedes kann im Einklang mit der für die Männchen gegebenen Begründung erklärt werden. Die Investition in die Produktion von Eiern und auch die große Variabilität in der Kondition innerhalb der Populationen kann die Abweichungen verwässern. Die übrigen untersuchten Mittelwerte von Lebenszeitmaßen erwiesen sich, abgesehen von der Eizahl, als signifikant verschieden. Obwohl also die fekunden LN-Weibchen in schlechterem Ernährungszustand waren, schafften es einige von ihnen dennoch eine große Zahl von Eiern zu legen. Dies jedoch, wie schon für die Männchen erläutert, auf Kosten ihrer Lebensspanne. So scheinen auch die Weibchen dem Zwang zu dem Kompromiss zwischen der Energieallokation in die Reproduktion und der in das Überleben zu unterliegen. Die restlichen Mittelwertunterschiede können mit Hilfe der oben für die Männchen aufgestellten Hypothesen leicht gedeutet werden. Die LN-Weibchen gingen weniger Kopulationen ein als die HN-Weibchen. Zieht man in Betracht, dass in der LN-Population fast die gleiche Anzahl paarungsbereiter Weibchen einer viel geringeren Zahl von Männchen, die in ausreichender Kondition waren, als in der HN-Population gegenüberstanden, ist es augenscheinlich, dass die LN-Weibchen mehr um Paarungspartner konkurrieren mussten. Infolgedessen erhielten sie auch weniger Sekrete und erreichten eine geringere Kopulationsdauer. Dies schließt nicht die Möglichkeit aus, dass die Männchen ebenfalls wählerisch sind und gegenüber schlechter ernährten Weibchen Kopulationen verweigern oder weniger in sie investieren (vgl. GWYNNE & SIMMONS 1990).

Interpretation of the Confirmatory Analysis: Females

Auswertung der konfirmatorischen Analyse: Weibchen

The interpretation of the correlations found among the lifetime measures of female life history traits is more complicated than it was the case for male traits. The underlying theory allows presuming a clear direction of the relationships amongst male life history traits thus leading to one possible model. Within females several alternatives are thinkable. Especially the determination and exertion of influence of the nutritional state cannot be captured in one model (see the paragraph about the limitations for explanation). The models depicted in figures 12a and b on page 90 are built to clearly distinguish between two feasible possibilities. Model a assumes males to exert pre-mating and cryptical choice these being included into the model by the direct relationships connecting female condition to the number of copulations and the number of salivary masses received. In this case the salivary masses are pure mating effort. In contrast to that model b assumes that males are not at all choosy but besides their function as mating effort salivary masses are also expected to be a form of parental investment. Thus, the number of salivary masses received by a female is assumed to have an influence on its condition. While the correlations among the traits in question generally support both hypotheses the results of the d-separation test show that model a fits the data better. This does not necessarily mean that model b is completely false. What is more, a closer look on the partial correlations left after conditioning on the parent variables suggests that a mixture of the presumed mechanisms would explain the patterns of correlations best. The assumption of the relationships shown in figure 16 could e.g. explain the degree of partial correlation between condition and the number of copulations in model b but it is impossible to apply the tests on that kind of model (again see the paragraph about the limitations). Finally it should be noted that in females also an additional factor of general genetic quality could be hypothesised despite the indication for it is not as pronounced as in males.

The path coefficients show with regard to female condition the same trend as in males, the influence of fighting prowess increases with decreasing food availability. The number of salivary masses and the copulation duration a female received in its

Die Auswertung der Korrelationen zwischen den Lebenszeitmaßen von Lebensgeschichtsmerkmalen der Weibchen ist schwieriger als es bei den Männchen der Fall war. Die zugrundegelegte Theorie erlaubt für die Männchen die Annahme von Beziehungen mit eindeutiger Richtung und führt so zu nur einem denkbaren Modell. Bei den Weibchen sind verschiedene Alternativen möglich. Besonders die Bestimmung und Auswirkung des Ernährungszustandes kann nicht in einem Modell erfasst werden (siehe folgenden Abschnitt). Die Modelle in den Abbildungen 12a und b auf Seite 90 sind so aufgebaut, dass sie zwei scharf voneinander abgegrenzte Mechanismen der Überprüfung zugänglich machen. Modell a geht davon aus, dass die Männchen sowohl präkopulatorisch wie auch kryptisch wählen. Diese Annahme ist in das Modell als direkter Einfluss der Weibchenkondition auf die Anzahl der Paarungen und die Anzahl der Sekrete, die ein Weibchen erhält, eingegangen. Nach dieser Sichtweise sind die Sekrete reiner Paarungsaufwand. Im Gegensatz dazu geht Modell b davon aus, dass die Männchen nicht wählen, aber die Sekrete neben ihrer Funktion als Paarungsaufwand auch als elterlicher Aufwand fungieren. Daher wird angenommen, dass die Anzahl der erhaltenen Sekretröpfchen einen Einfluss auf die Kondition der Weibchen hat. Während die Korrelationen zwischen den betrachteten Merkmalen beide Hypothesen stützen, zeigen die Ergebnisse des d-Separationstests, dass Modell a die Korrelationsmuster in den Daten besser erklärt. Das heißt nicht notwendigerweise, dass alle Annahmen in Modell b falsch sind. Ein genauer Blick auf die nach Konditionierung verbleibenden partiellen Korrelationen lässt erkennen, dass eine Mischung der beiden Mechanismen die Korrelationen wahrscheinlich am besten erklären würde. Die Annahme eines Beziehungsgeflechtes wie in Abbildung 16 dargestellt, könnte die partielle Korrelation zwischen der Kondition und der Anzahl der Sekrete in Modell b erklären. Aber wie schon oben erwähnt, ist der Test auf diese Kausalstruktur nicht anwendbar. Zuletzt muss noch erwähnt werden, dass auch bei den Weibchen ein hypothetischer Faktor der allgemeinen genetischen Qualität als möglich erachtet werden muss. Auch wenn die Hinweise nicht so ausgeprägt sind wie bei

life seem to depend mainly on the number of copulations it achieved. Thus, the female models also indicate a strong influence of pre-mating choice mechanisms.

den Männchen.

Die Pfadkoeffizienten zeigen in Bezug auf die Bestimmung der Kondition die gleiche Tendenz wie bei den Männchen. Der Einfluss der Kampfstärke nimmt mit abnehmender Nahrungsverfügbarkeit zu. Die Anzahl Sekrete wie auch die Kopulationsdauer, die ein Weibchen in seinem Leben erlangt hat, scheinen hauptsächlich von der Anzahl der Kopulationen abzuhängen, die es eingegangen ist. Somit weisen auch die Weibchenmodelle auf einen starken Einfluss präkopulatorischer Wahlmechanismen hin.

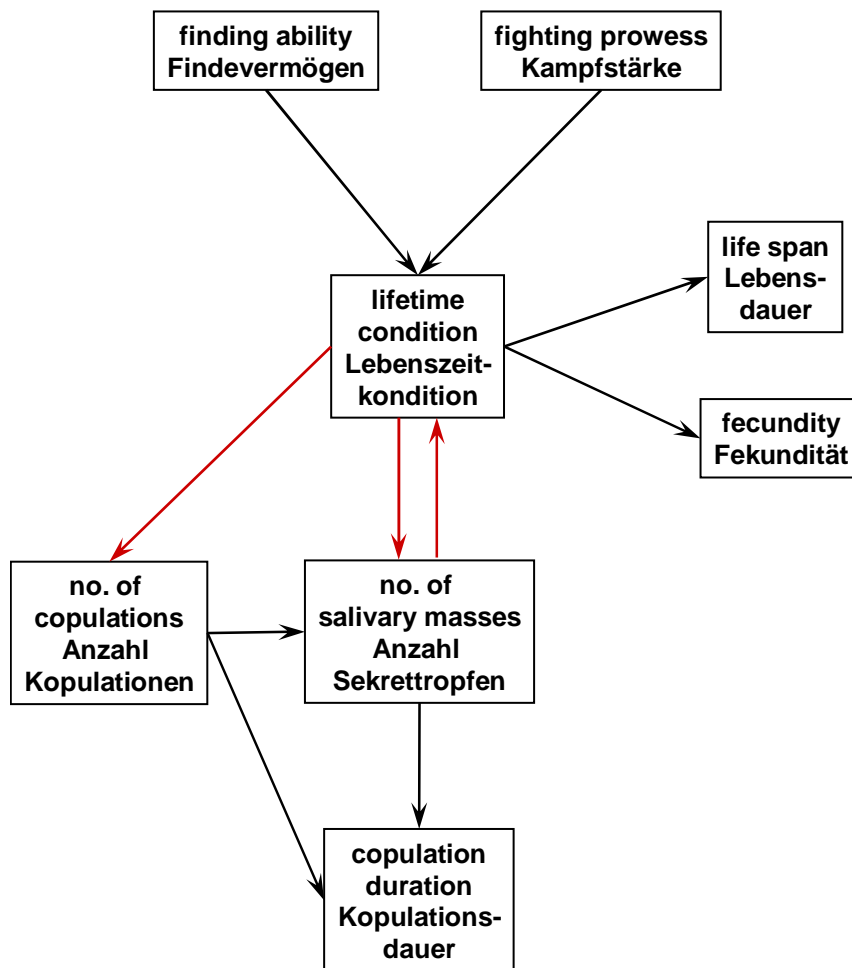


Figure 16: Hypothetical causal model for the lifetime measures of female life history traits that cannot be tested with the available data and methods.

Abbildung 16: Hypothetisches Kausalmodell für die Lebenszeitmaße der Lebensgeschichtsmerkmale der Weibchen. Es ist nicht möglich dieses Modell ist mit den verfügbaren Daten und Methoden zu überprüfen.

Interpretation of the Confirmatory Analysis: State Measures

Auswertung der konfirmatorischen Analyse: Zustandsmaße

The model given on page 93 is mainly designed to examine the determination of male investment. It includes the assumption of male condition determining the invested volume and also males adjusting their investment due to the state of the female. The overall model fit supports the assumed relationships while the path coefficients indicate only weak connections between the variables. As sample size is small and the partial correlations computed for the d-separation test do not indicate the existence of other relationships this model should be taken as a clue that male investment is not alone determined by male condition. With regard to cryptic female choice a significant influence of the invested volume on copulation duration has been expected. With that not found this model delivers only weak support for the assumption of females being cryptically choosy. The negative correlation between male and female condition implies two possible kinds of premating choice: badly nourished females are choosy and well nourished ones are not choosy and the same holds for males. Both would lead to matings of individuals that strongly deviate in their condition.

Das auf Seite 93 abgebildete Modell ist hauptsächlich darauf ausgelegt die Bestimmung der Männcheninvestition zu untersuchen. Es geht von der Annahme aus, dass das investierte Volumen einerseits vom Ernährungszustand der Männchen bestimmt wird, diese ihre Investition aber auch am Zustand des Weibchens orientieren. Die Anpassungsgüte des Modelles unterstützt die Hypothese, die der Kausalstruktur zugrunde liegt. Die Pfadkoeffizienten allerdings weisen nur schwache Zusammenhänge zwischen den Variablen aus. Da die Stichprobe klein ist und die für den d-Separationstest berechneten partiellen Korrelationen keinen Hinweis auf weitere Kausalbeziehungen geben, kann dieses Modell als Anhaltspunkt dafür gelten, dass die Investition eines Männchens nicht allein von seiner Kondition bestimmt wird. Zur Bestätigung der Erwartung eines kryptischen Wahlverhaltens der Weibchen hätte ein signifikanter Einfluss des Volumens auf die Kopulationsdauer gefunden werden müssen. Da dies nicht der Fall ist, liefert dieses Modell nur schwache Unterstützung für die Hypothese. Ein interessanter Punkt ist die negative Korrelation zwischen den Ernährungszuständen der sich paarenden Tiere. Sie lässt vermuten, dass präkopulatorische Wahlmechanismen wirken. Wenn nur schlecht ernährte Weibchen wählerisch sind, gut ernährte hingegen nicht, bzw. schlecht ernährte Männchen wählerisch sind und gut ernährte nicht, würde dies zu Verpaarungen von Individuen führen, die in ihrem Ernährungszustand stark voneinander abweichen.

Limitations

Grenzen der Aussagefähigkeit

In the same way as trade offs govern the behaviour of individuals they govern the procedure of observations. The most elementary trade off is the one between the number of individuals observed and the potential level of observational error. Due to the restricted number of individuals one person can observe at the same time and constraints given by e.g. the size of the enclosures, all statistical tests base on comparatively small sample sizes. Consequently, I had to relinquish the advantage of simultaneous maximum likelihood estimation in favour of non iterative methods which deliver more reliable results with small sample sizes. But even so, it is to be mentioned that the reliability of the results is limited owing to the low power of all applied statistical tests when used with small sample sizes.

Another subject that has to be discussed is the problematic nature of lifetime measures. They are not means or sums in the conventional statistical sense which base on data corresponding to independent observations recorded within a population but base on observations corresponding to only one individual. The use of lifetime measures has advantages and disadvantages. As the outstanding feature of lifetime measures can be regarded that they provide a measure for the total amount of investment and pay off an individual had in its life, thus enabling the researcher to draw up a total cost-benefit balance sheet. Their major drawback lies in the nature of summaries in general. To sum up observations to lifetime measures means not to take into account the different states of an individual at different times. Therefore causal models involving lifetime measures have to be handled with special care. As indicated in the interpretation of the female model it is impossible to include non recursive relationships (feedback loops) in such analyses. That would be a breach of the underlying assumption that non recursive models are a representation of a functional equilibrium, that is to say, they should represent a time slice cut out of an ongoing process in which the reciprocal effects are not time lagged (see SHIPLEY 2000a for details with regard to d-separation tests, WRIGHT 1960 for path analysis and SCHAUBROECK 1990 for structural equation models). The best approximation of the life history would

In der gleichen Weise wie Kompromisse das Verhalten von Tieren steuern, beeinflussen sie auch das Verfahren bei Beobachtungen. Der elementarste Kompromiss ist der zwischen der Anzahl der beobachteten Individuen und der Beobachtungsunschärfe. Da eine Person nur eine begrenzte Anzahl von Tieren zur gleichen Zeit beobachten kann, basieren die statistischen Tests auf einer vergleichsweise kleinen Stichprobe. Daher musste ich die Vorteile einer simultanen Maximum Likelihood Schätzung zu Gunsten von nicht iterativen Methoden, die bei kleinen Stichproben zuverlässigere Ergebnisse liefern, aufgeben. Aber es muss angemerkt werden, dass auch die Genauigkeit der angewandten Tests mit der Stichprobengröße abnimmt und die Aussagekraft damit begrenzt ist.

Ein anderes wichtiges Thema, das hier angesprochen werden muss, ist die problematische Natur von Lebenszeitmaßen. Diese sind nicht Mittelwerte oder Summen im eigentlichen statistischen Sinne, die auf unabhängigen Beobachtungen innerhalb einer Population beruhen, sondern basieren auf Beobachtungen an nur einem Individuum. Der Gebrauch dieser Maße hat genauso Vorwie auch Nachteile. Als das herausragendste Merkmal von Lebenszeitmaßen kann betrachtet werden, dass sie ein Gesamtmaß der Investition und der Auszahlung eines Individuums liefern und den Forscher somit in die Lage versetzen, eine Kosten-Nutzen-Gesamtbilanz zu ziehen. Ihr hauptsächlichster Nachteil liegt in der Natur von zusammenfassenden Daten im Allgemeinen. Beobachtungen zu Lebenszeitmaßen zusammenzufassen, bedeutet die verschiedenen Zustände eines Individuums zu verschiedenen Zeiten nicht in Betracht zu ziehen. Deswegen müssen auch Kausalmodelle, die auf Lebenszeitdaten beruhen mit besonderer Vorsicht behandelt werden. Wie schon bei der Auswertung des Weibchenmodelles angedeutet, ist es nicht möglich nicht rekursive Beziehungen (Rückkopplungen) in solche Analysen einzubeziehen. Das wäre ein Bruch der zugrunde liegenden Annahme, dass nicht rekursive Modelle eine Darstellung eines funktionellen Gleichgewichtes sind, d.h. sie sollten eine Momentaufnahme eines laufendes Prozesses sein, in dem die Wechselwirkung zwischen den Variablen nicht zeitverzögert ist (siehe

probably give a so-called cyclical recursive model as shown in figure 17 which involves state measures as well as lifetime measures (see summary for explanation). But with the available data sample sizes are not adequate for the calculation of such a model.

The results of the confirmatory analyses partly deliver only weak support of the models leading to the conclusion that the assumed causal processes are not always sufficient to explain the observed patterns. The deviances from the expected values have been used to set up new hypotheses about the causal effects governing the system. So, confirmatory methods have been used in an exploratory way. This, together with the fact that the mode of sperm transfer and competition is assumed to be same as in *P. vulgaris* without having been checked yet, means that the description of the life history of *P. alpina* in the following summary is for the most part hypothetical and has to be validated. At this point it can only be clearly stated that *P. alpina* scorpionflies are mainly active during daytime hours and both sexes are promiscuitive. The mating behaviour is in general similar to that of other Middle European scorpionfly species. Males portion the amount of produced saliva into up to seven salivary masses, which are successively given to the female. Copulations with food items occur rarely and are not applied as alternative tactic.

SHIPLEY 2000a für genauere Informationen in Bezug auf den d-Separationstest, WRIGHT 1960 für Pfadanalysen und SCHAUBROECK 1990 für Strukturmodelle). Die beste Näherung an die Prozesse der Lebensgeschichte gäbe ein sogenanntes zyklisches rekursives Modell, das sowohl Lebenszeit- als auch Zustandsmaße einbezieht wie es in Abbildung 17 gezeigt ist (siehe Zusammenfassung für weitere Erklärungen). Die vorliegenden Daten bieten jedoch keine ausreichenden Stichproben zur Berechnung eines solchen Modelles.

Die Ergebnisse der konfirmatorischen Analysen liefern teilweise nur eine schwache Unterstützung der Modelle, somit muss angenommen werden, dass die vermuteten Kausalprozesse die beobachteten Muster nicht immer ausreichend erklären. Die Abweichungen von den Erwartungswerten sind verwendet worden, um neue Hypothesen über die Kausalbeziehungen, die das System steuern, aufzustellen. Die konfirmatorischen Verfahren sind also hier explorativ genutzt worden. Dies, zusammen mit dem rein hypothetischen Modus von Spermientransfer und –konkurrenz nach dem Vorbild von *P. vulgaris*, bedeutet, dass die Beschreibung der Lebensgeschichte von *P. alpina* in der folgenden Zusammenfassung größtenteils hypothetisch ist und somit noch zu überprüfen bleibt. An dieser Stelle kann nur eindeutig festgestellt werden, dass die Individuen der betrachteten Art hauptsächlich in den Tagesstunden aktiv und beide Geschlechter promiskuitiv sind. Das Paarungsverhalten ähnelt im Allgemeinen dem der anderen mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten. Die Männchen unterteilen das produzierte Sekret in bis zu sieben Tropfen und übergeben diese nacheinander den Weibchen. Kopulationen, bei denen Futterstücke übergeben werden, sind sehr selten und können nicht als Alternativtaktik gelten.

Pages 108 and 109

Figure 17: Hypothetical total model of the life history of *P. alpina* involving state measures and lifetime measures (enclosed in red rectangles). To enhance clarity the nutritional state, age, fecundity etc. of an individual are summed up in the variable “quality”; the quality of pheromones, size of first salivary mass, vigour of the male etc. are summed up in the variable “calling quality”. The hypothesised variable “genetic quality” is left out. The vertical arrow on the righthand side shows the chronological sequence for male 1 and female 1: t_0 = period between emergence and first copulation, t_1 = day of first copulation, t_2 = period between first and second copulation, t_3 = day of second copulation. All possible relationships are included, even those that are not included in the reduced models in the results section.

Seite 108 und 109

Abbildung 17: Hypothetisches Gesamtmodell der Lebensgeschichte von *P. alpina* unter Verwendung von Zustandsmaßen und Lebenszeitmaßen (gekennzeichnet durch rote Rechtecke). Zur Verbesserung der Übersichtlichkeit sind Ernährungszustand, Alter, Fekundität usw. eines Individuums in der Variablen „Qualität“ zusammengefasst; Pheromonqualität, Größe des ersten Sekretropfens, Vitalität des Männchens usw. sind in der Variablen „Balzqualität“ zusammengefasst. Die hypothetisierte Variable „genetische Qualität“ ist nicht berücksichtigt. Der senkrechte Pfeil auf der rechten Seite stellt den Zeitablauf für Männchen 1 und Weibchen 1 dar: t_0 = Zeit zwischen Schlupf und erster Kopulation, t_1 = Tag der ersten Kopulation, t_2 = Zeit zwischen erster und zweiter Kopulation, t_3 = Tag der zweiten Kopulation. In dieses Modell sind alle denkbaren Kausalbeziehungen eingeflossen, auch solche, die in den reduzierten Modellen des Ergebnisteiles nicht aufgeführt sind.

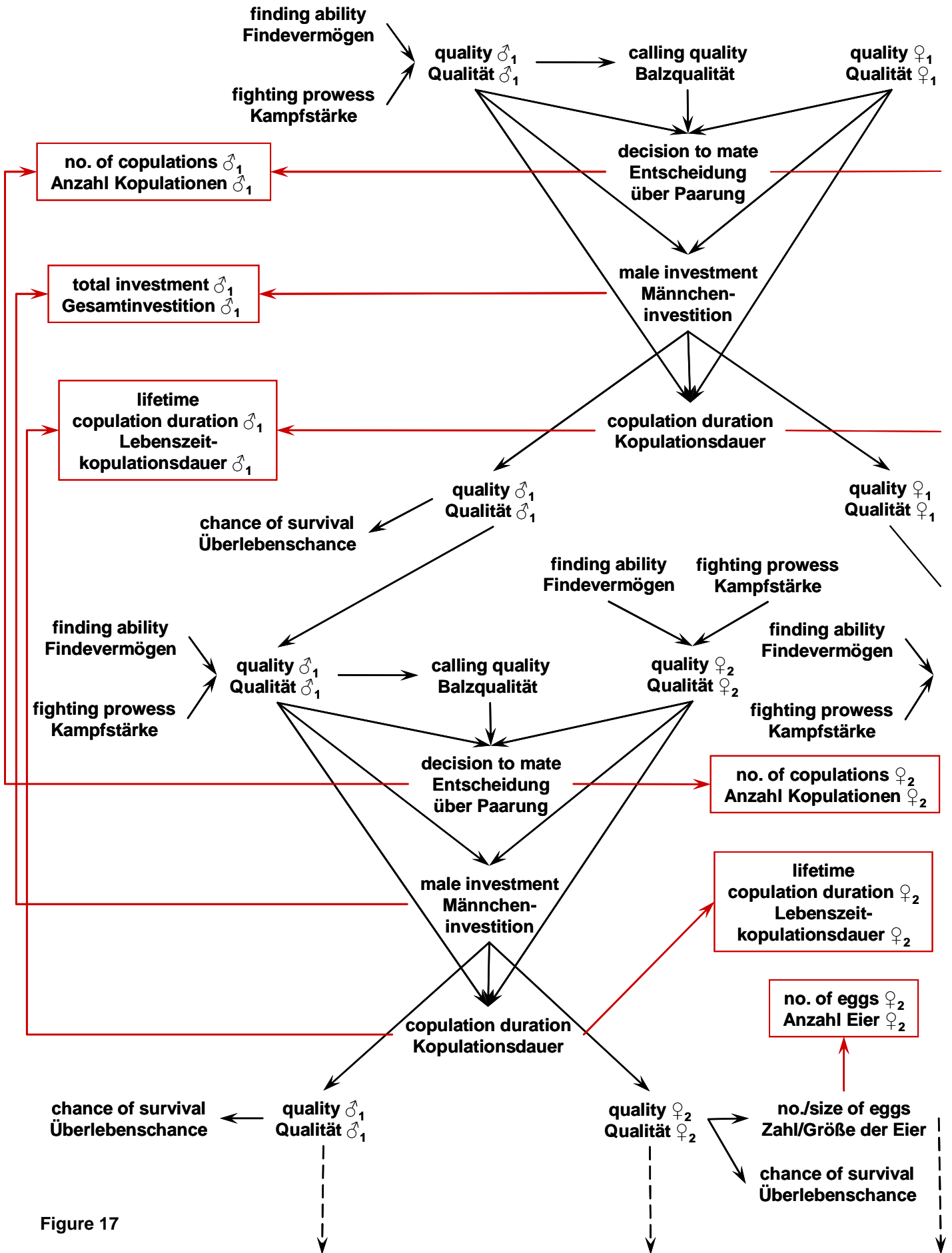
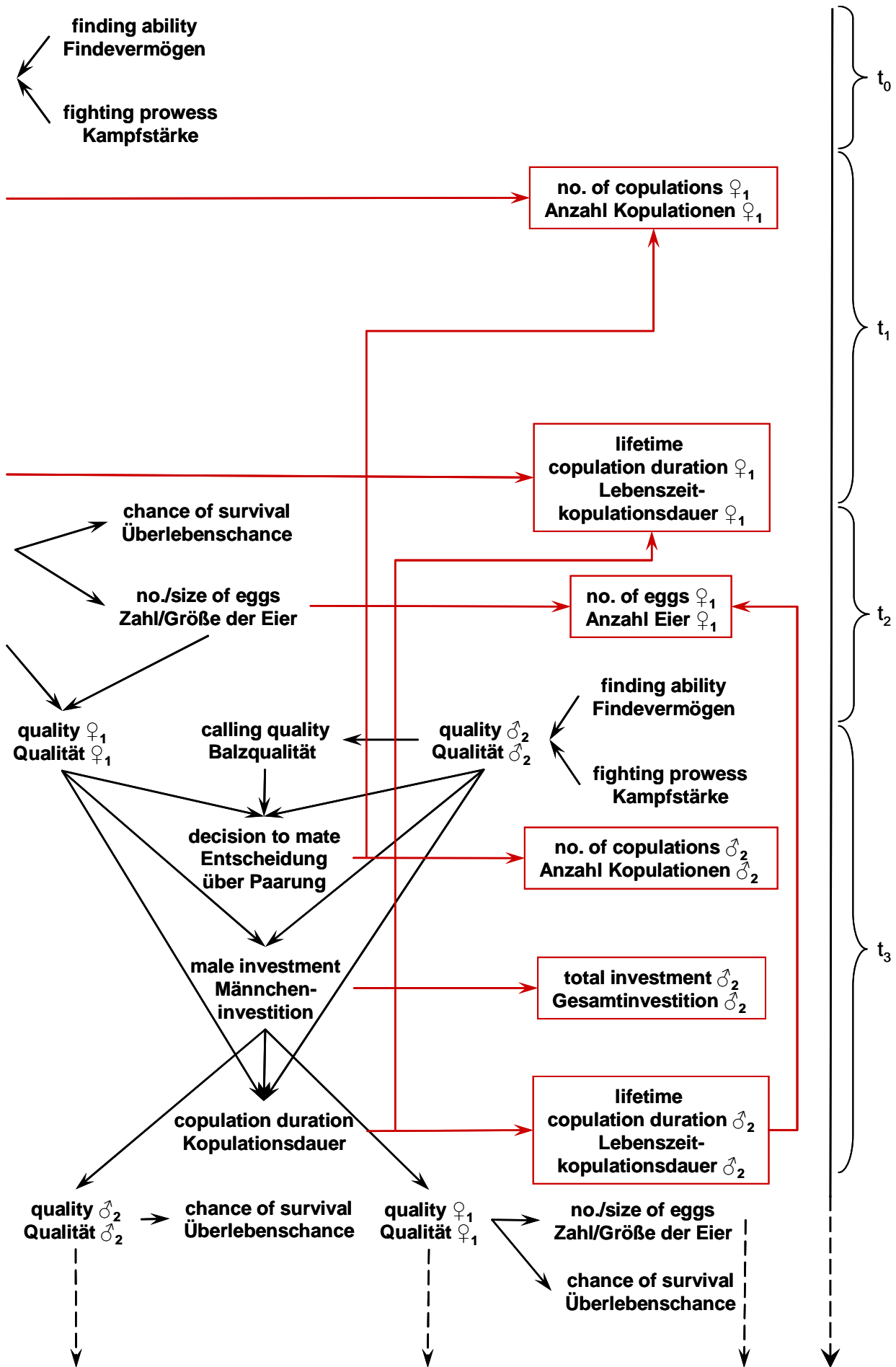


Figure 17



Summary: Life History

Zusammenfassung: Lebensgeschichte

Altogether the life history of *P. alpina* scorpionflies may run like this:

After emergence both males and females are bound to get food in the first place. Depending on the environmental conditions their capabilities to find or fight for food determine their foraging success with varying strength. The most successful males are able to gather adequate energy resources for saliva secretion within less than one week's time and then start their first calling period. Other males will follow and some will starve before getting sexually mature. Females feed on prey during the first and second week until they start to mate and thus are able to live mainly on the nuptial gifts they receive during copulations. Since in this species both sexes are promiscuous males alternate in periods of sexual activity and foraging and females alternate in periods of sexual activity and egg-laying usually followed by foraging behaviour.

When a male is adequately nourished it seeks a suitable place on the abaxial side of a leaf and begins the courtship display. Females are attracted by the emitted pheromones and while approaching further encouraged by the optical signalling. The following pairing prelude is a complex process of mutual assessment that can end up with either a copulation or separation. At this point I assume that both sexes exert pre-mating as well as cryptical choice. Thus, the process of assessment continues throughout the whole duration of the copulation and the pay off of the involved individuals may depend on several factors. When two individuals of different sex meet the female's decision to accept the mate is directed by the quality of the pheromones, the size of the presented salivary mass and perhaps the vigour of the male. The male's decision is influenced by the nutritional state of the female and its anticipated fecundity. In addition their decisions are affected by the condition of the individuals themselves. If the pair of them comes up to copulate the duration of the copulation is determined by both. The copulation duration that a female grants a male complies with the amount of received saliva but its own nutritional state and that of the male may cause variation in the time that the female is willing to wait for additional gifts. On the part of the male this means that it can exert influence on

Fasst man alle Ergebnisse zusammen, entsteht folgendes Bild der Lebensgeschichte von *P. alpina*:

Nach dem Schlupf müssen Männchen wie Weibchen als erstes Nahrung finden. Der Erfolg der Nahrungssuche wird je nach den herrschenden Umweltbedingungen unterschiedlich stark von den Fähigkeiten Futter zu finden und zu erkämpfen bestimmt. Die erfolgreichsten Männchen können innerhalb von weniger als einer Woche ausreichend Energiereserven zur Produktion von Sekret sammeln und beginnen dann ihre erste Balzperiode. Andere Männchen folgen nach, einige andere werden vor Erreichen der Geschlechtsreife verhungern. Die Weibchen sind hauptsächlich während der ersten zwei Wochen auf Beutestücke angewiesen. Danach treten sie in die Paarungsperiode ein und sind in der Lage sich zum größten Teil von den Paarungsgeschenken zu ernähren, die sie von den Männchen erhalten. Da bei dieser Art beide Geschlechter promiskuitiv sind, wechseln sich bei den Männchen Perioden sexueller Aktivität mit Perioden der Nahrungssuche ab. Bei den Weibchen werden die Perioden sexueller Aktivität von Legeperioden abgelöst, auf die gewöhnlich eine Periode der Nahrungssuche folgt.

Wenn ein Männchen genügend Nahrung gefunden hat, sucht es sich einen geeigneten Platz auf der Unterseite eines Blattes und beginnt zu rufen. Die Weibchen werden von den freigesetzten Pheromonen angelockt und bei der Annäherung durch die optischen Signale weiter ermutigt. Die folgende Paarungseinleitung ist ein komplexer Prozess der gegenseitigen Einschätzung, der sowohl mit einer Kopulation wie auch der Trennung der Individuen enden kann. An dieser Stelle setze ich voraus, dass beide Geschlechter präkopulatorisch und kryptisch wählen. Das bedeutet, dass der Prozess der gegenseitigen Einschätzung über die gesamte Dauer einer Kopulation anhält und die Auszahlung, die die beteiligten Individuen erhalten, von diversen Faktoren beeinflusst werden kann. Wenn zwei Individuen unterschiedlichen Geschlechtes einander treffen, wird die Entscheidung zur Kopulation bei dem Weibchen durch die Qualität der Pheromone, die Größe des dargebotenen Sekretropfens und vielleicht auch die Vitalität des Männchens geleitet. Die Männchen

copulation duration in several ways. Chiefly it can adapt the volume of the salivary masses to the quality of the female but it may also be capable of increasing the duration of copulations in other ways e.g. strategically dividing up the presented amount of saliva banking on the female's willingness to wait for another gift and its own capability to hold it. All these possibilities are not only ruled by the state of the female but also by the state of the male.

As the determination of the pay off of individual copulations is already complex the determination of the lifetime reproductive success is more complicated being influenced by the varying states of individuals at different times and the effects of trade offs governing the behaviour. The most influential trade off with regard to mating behaviour may be the mode of the energy allocation into reproduction and survival. For males every single copulation is a reason to assess their own and the females' states again and thus to adapt their decisions to the actual situation. Sometimes it may be more beneficial to maximise their investment and risk an early death and sometimes it may be more beneficial to save energy for further copulations. For the females adapting their behaviour to every single copulation means to optimise the proportion of high quality individuals in their offspring. In their case the trade off works in the decision how to portion the available energy into egg production and survival. Several factors may determine the behaviour achieving the highest pay off for the females. The decision between producing and laying the maximum number of eggs and then die or saving energy for more clutches and having their offspring sired by a greater variety of males can be expected to play a crucial role.

The given hypothetical life history of *P. alpina* scorpionflies is summed up in figure 17. With regard to the complexity of the assumed relationships it is possible to draw a conclusion, which is very important for the experimental refinement of the results of the observations:

It cannot be assumed that the individuals of a population –even under constant environmental conditions- all behave the same way; it can not even be assumed that single individuals show a uniform behaviour during their lives.

treffen ihre Entscheidung anhand des Ernährungszustandes des Weibchens und dessen erwartbarer Fekundität. Zusätzlich richtet sich die Entscheidung beider auch nach dem eigenen Zustand. Wenn das Paar eine Kopulation eingeht, wird die Kopulationsdauer von beiden bestimmt. Die Kopulationsdauer, die ein Weibchen einem Männchen zugesteht, orientiert sich stark an der übergebenen Sekretmenge, aber der eigene Ernährungszustand und der des Männchens kann eine Varianz in der Zeit, die ein Weibchen bereit ist auf das nächste Geschenk zu warten, erzeugen. Für das Männchen bieten sich so mehrere Möglichkeiten die Kopulationsdauer zu beeinflussen. Die wichtigste ist die Anpassung der produzierten Sekretmenge auf die Qualität des Weibchens. Andere Wege sind jedoch auch denkbar, so z.B. eine strategische Einteilung der Sekretmenge, die die Bereitschaft des Weibchens, auf weitere Tropfen zu warten oder die Fähigkeit des Männchens das Weibchen festzuhalten, ausnutzt. Bei allen genannten Möglichkeiten ist der Zustand des Weibchens nicht das einzige Regulativ, der Zustand des Männchens selbst ist auch ein bestimmender Faktor.

Macht die obige Beschreibung schon deutlich, dass die Bestimmung der Auszahlung einzelner Kopulationen sehr komplex ist, trifft dies umso mehr auf den Lebenszeitreproduktionserfolg zu. Dieser setzt sich aus einzelnen Paarungen zusammen, in denen unterschiedliche Zustände der Individuen an verschiedenen Zeitpunkten ihres Lebens und damit unterschiedliche Kompromisslösungen auf das Verhalten einwirken. Es ist anzunehmen, dass die Kompromissbildung bei der Energieallokation in Reproduktion und Überleben die stärksten Auswirkungen auf das Verhalten hat. Für die Männchen ist jede einzelne Paarung Anlass den eigenen Zustand und den der Partnerin erneut einzuschätzen und ihre Entscheidungen der aktuellen Situation anzupassen. In manchen Situationen mag es nutzbringender sein, Energie für zukünftige Verpaarungen aufzusparen, in anderen die Investition zu maximieren und einen frühen Tod zu riskieren. Die situationsbezogene Anpassung des Paarungsverhaltens bedeutet für die Weibchen den Anteil von Individuen hoher Qualität in ihrer Nachkommenschaft zu erhöhen. In ihrem Fall kommt der Kompromiss bei der Frage zum tragen, wieviel Energie in Eier und wieviel Energie in das weitere Überleben investiert wird. Wahrscheinlich wird das Verhalten, das zur

maximalen Auszahlung für die Weibchen führt, durch eine Vielzahl von Faktoren bestimmt. Die Entscheidung zwischen der einmaligen Produktion der maximalen Zahl Eier und dem damit verbundenen Risiko eines frühen Todes und dem Einsparen von Energie für spätere Gelege, verbunden mit einer höheren Varianz in der Abstammung der Nachkommen, spielt dabei sicherlich eine wichtige Rolle.

Die hier aufgezeichnete hypothetische Lebensgeschichte der Skorpionsfliege *P. alpina* ist in Abbildung 17 bildlich dargestellt. Mit Blick auf die Komplexität des angenommenen Beziehungsgeflechtes, ist es möglich einen letzten Schluss aus den Beobachtungsergebnissen zu ziehen, der für die experimentelle Verfeinerung der Erkenntnisse grundlegend ist:

Es kann nicht davon ausgegangen werden, dass die Individuen einer Population ein einheitliches Verhalten zeigen, selbst wenn die Umweltbedingungen konstant sind; es muss vielmehr davon ausgegangen werden, dass sogar einzelne Individuen je nach Situation verschiedene Verhaltensweisen anwenden.

Remarks on Methods

Bemerkungen zu den Methoden

The present data are a good example for the correlational patterns that indirect effects and common causation can produce in data sets. Several bivariate correlations are spurious and thus describe no direct relationships between the corresponding traits. In this regard the application of causal models proved to be useful. Resolving the network of relationships into its components provided more detailed and more reliable results.

Die vorliegenden Daten sind ein gutes Beispiel für die korrelativen Muster, die indirekte Effekte und gemeinsame Ursachen in Datensätzen hervorbringen können. Einige der bivariaten Korrelationen sind irreführend, da sie keine direkten Zusammenhänge der entsprechenden Merkmale beschreiben. In dieser Hinsicht war die Anwendung der kausalen Modellierung sehr nutzbringend. Die Auflösung des Beziehungsnetzes in seine Komponenten lieferte detailliertere und verlässlichere Ergebnisse.

Section III

Results

Ergebnisse

Part II

Male Choice Experiment

Experiment zur Männchenwahl

Chapter I

Working Hypotheses

Arbeitshypothesen

Experimental Refinement of Observational Results

Experimentelle Überprüfung der Beobachtungsergebnisse

In the first part of this section a hypothetical model of the life history of *P. alpina* was drawn from the results of observations. The second part is dedicated to the experimental check of a fragment of the total model in figure 17 on pages 108 and 109. The fragment in question deals with the behaviour of males and females during copulations (see figure 18). The model assumes the volume of saliva invested to be an indicator of the male's behaviour, which is determined by the quality of the male itself measured as its body condition and the quality of the female measured as its body condition and age. Putting this into biological terms it means to assume that males behave cryptically choosy as well as strategically by adapting the amount of saliva to the female's and their own quality (a clear definition of the terms is given in the general conclusions). It is also assumed that all included measures of quality and the invested volume have an influence on the duration of the copulation. Thus, it is supposed that both, males and females exert influence on the course of the copulation due to their quality-dependent vigour and willingness, respectively. The assumed adaptation of copulation duration to the invested amount of saliva by the female means that females are also expected to behave cryptically choosy as well as strategically.

Im ersten Teil dieses Abschnittes ist von den Ergebnissen der Beobachtungen auf ein hypothetisches Modell der Lebensgeschichte von *P. alpina* geschlossen worden. Dieser zweite Teil ist der experimentellen Untersuchung eines Ausschnittes aus dem Gesamtmodell in Abbildung 17 auf den Seiten 108 und 109 gewidmet. Der betrachtete Ausschnitt behandelt das Verhalten von Männchen und Weibchen während der Kopulation (siehe Abbildung 18). Dem Modell liegt die Annahme zugrunde, dass das investierte Sekretvolumen ein Indikator für das Verhalten des Männchens ist und durch die Qualität des Männchens, gemessen als sein Ernährungszustand, und die Qualität des Weibchens, gemessen als Ernährungszustand und Alter, bestimmt wird. Übertragen in die Sprache der Biologie bedeutet dies anzunehmen, dass sich die Männchen sowohl kryptisch wählerisch als auch strategisch verhalten, d.h. sie passen das übergebene Volumen der Qualität des Weibchens und ihrer eigenen Qualität an (eine genaue Begriffsdefinition wird in der allgemeinen Diskussion gegeben). Eine weitere Annahme geht davon aus, dass alle einbezogenen Qualitätsmaße und das investierte Volumen einen Einfluss auf die Dauer der Kopulation haben. Es wird also davon ausgegangen, dass Männchen wie Weibchen Einfluss auf den Verlauf der Kopulation nehmen, dessen Auswirkung durch die qualitätsabhängige Vitalität bzw. Duldsamkeit determiniert wird. Die vermutete Anpassung der gewährten Kopulationsdauer an das investierte Volumen durch das Weibchen bedeutet, dass auch bei den Weibchen sowohl kryptische Wählerlichkeit als auch strategisches Verhalten erwartet wird.

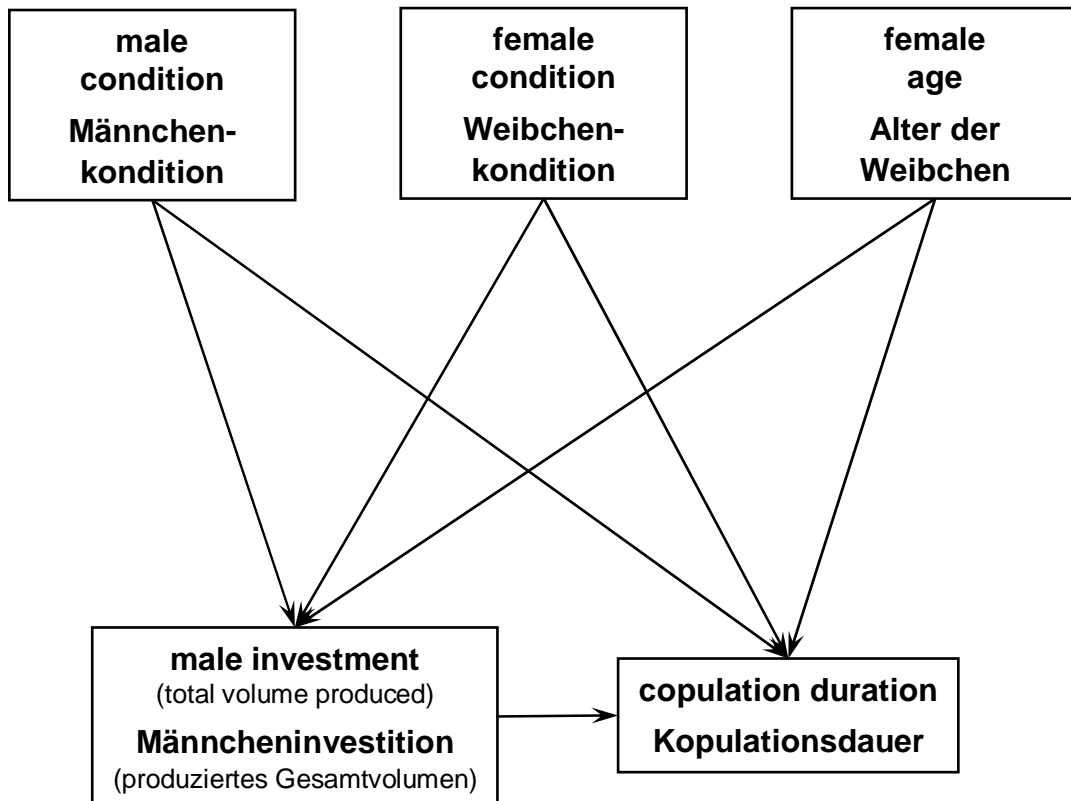


Figure 18: Causal model underlying the experiment. It is assumed that both sexes behave cryptically choosy and strategically. See text for further explanations.

Abbildung 18: Kausalmodell, das dem Experiment zugrunde liegt. Es wird angenommen, dass sich beide Geschlechter kryptisch wählerisch und strategisch verhalten. Siehe Text für weitere Erklärungen.

Chapter II

Expectations

Erwartungen

Basics

Grundlegendes

As the model in figure 18 suggests choosiness is in this case viewed as interplay between the sexes, in which the behaviour of one depends on the behaviour of the other. Although the main focus of this part of the study is the behaviour of males female behaviour therefore has to be taken into account in the formulation of expectations and the interpretation of results (cf. e.g. EBERHARD 1996, WARD 2000, JENNIONS & PETRIE 2000 in review).

Strategic behaviour means that individuals adapt their behaviour to some of their own traits. The experiment bases on the assumption that in *P. alpina* scorpionflies the nutritional state is one of these traits. If choice behaviour varies with the condition of an individual it is to be reckoned that effects differ between the six experimental groups. With regard to statistical results this means that in some groups significant effects can be expected, in some zero effects and in some may be found weak effects because they are compound groups, which include individuals showing different behaviours. Thus, what is to be expected are not significant results in any case but patterns of significant and not significant results throughout the experimental groups.

Wie das Modell in Abbildung 18 andeutet, wird Wählerischeit in diesem Fall als ein Wechselspiel zwischen den Geschlechtern betrachtet, in dem das Verhalten des einen vom Verhalten des anderen abhängt. Obwohl der Hauptaugenmerk dieses Teiles der Arbeit auf dem Verhalten der Männchen liegt, darf daher das Verhalten der Weibchen bei der Formulierung von Erwartungen und der Auswertung der Ergebnisse nicht außer Acht gelassen werden (vgl. z.B. EBERHARD 1996, WARD 2000, JENNIONS & PETRIE 2000 in Review).

Strategisches Verhalten bedeutet, dass Individuen ihr Verhalten eigenen Merkmalen anpassen. Das Experiment basiert auf der Annahme, dass bei der Skorpionsfliege *P. alpina* der Ernährungszustand ein solches Merkmal ist. Wenn das Wahlverhalten sich mit der Kondition eines Individuums verändert, sind variierende Effekte in den sechs Versuchsgruppen erwartbar. Hinsichtlich der statistischen Ergebnisse bedeutet dies, dass in einigen Gruppen signifikante Effekte zu erwarten sind, in anderen keinerlei Effekte und in einigen treten möglicherweise schwache Effekte auf, weil sie aus Individuen, die verschiedene Verhaltensweisen zeigen, zusammengesetzt sind. Es sind also nicht in jedem Fall signifikante Ergebnisse zu erwarten, sondern Muster von signifikanten und nicht signifikanten Ergebnissen.

Differences between the Mean Invested Volumes

Unterschiede zwischen den mittleren investierten Volumina

The experimental design allows analyses of the resulting data with regard to two points of view. The first is to examine the differences between the average amounts of saliva males produced in the different groups. The second, to check whether the strength of the influences of the quality indicators on this amount differs between groups. For the formulation of clear expectations for the differences of the mean total volume of salivary masses handed over during a copulation it is necessary to make some restricting assumptions. Under the general assumptions that

(a) salivary masses function as mating effort and/or paternal effort,
 (b) the males of the three nutrient groups all meet females of the same quality and
 (c) males do not behave strategically,
 the additional assumption of different degrees of choosiness would lead to varying discrepancies between group means. If males were not choosy they would always invest the maximum amount of saliva they can produce. Therefore, in this case it is to be expected that the differences between the mean volumes mirror the differences between the mean nutritional states in the groups (see figure 19 I). If males were strictly choosy there would be found zero differences as the quality of the female would determine the invested volume (see figure 19 III). But it is more reasonable to expect that in the case of choosy males both the condition of the males and the quality of the females have an influence on the volume of the invested saliva thus leading to an intermediate pattern (see figure 19 II). The same is true if adjusted paternal effort is assumed. This form of male choosiness shall at this point be shortly defined as paternal effort, which is negatively correlated with female quality (further explanations are given in the general conclusions).

Adopting another perspective with the general assumptions that

(a) salivary masses function as mating effort and/or paternal effort and
 (b) males of the same quality meet females of the two nutrient groups,
 would lead to the patterns of differences in the mean invested volume between groups shown in figure 20 IA-III A. Increasing choosiness of males would reduce the positive influence of male condition and

Der Versuchsaufbau lässt eine Analyse der Daten unter zwei Gesichtspunkten zu. Zum einen können die Unterschiede zwischen den mittleren in den Versuchgruppen produzierten Sekretmengen untersucht werden. Zum anderen ist es möglich, die Stärke der Einflüsse der Qualitätsindikatoren auf dieses investierte Volumen in den verschiedenen Gruppen zu vergleichen. Für die Formulierung klarer Erwartungen, in Bezug auf den Vergleich der mittleren während einer Kopulation übergebenen Sekretvolumina, ist es notwendig einige einschränkende Annahmen zu machen. Mit den grundlegenden Annahmen, dass

(a) Sekrete als Paarungsaufwand oder auch väterlicher Aufwand fungieren,
 (b) die Männchen der drei Ernährungsgruppen alle auf Weibchen der gleichen Qualität treffen und
 (c) die Männchen sich nicht strategisch verhalten,

würde die zusätzliche Annahme verschiedener Grade der Wählerlichkeit zu variierenden Differenzen zwischen den Gruppenmittelwerten führen. Wenn die Männchen nicht wählerisch wären, würden sie immer soviel Sekret übergeben, wie sie in der Lage sind zu produzieren. In diesem Fall wäre zu erwarten, dass die Mittelwertunterschiede die Konditionsunterschiede zwischen den Gruppen widerspiegeln (siehe Abbildung 19 I). Wären die Männchen sehr wählerisch, dürften keine Unterschiede zwischen den Gruppenmittelwerten zu finden sein, da dann das investierte Volumen von der Qualität der Weibchen bestimmt würde (siehe Abbildung 19 III). Es ist allerdings nahe liegend anzunehmen, dass im Falle wählerischer Männchen sowohl die Kondition der Männchen als auch die Kondition der Weibchen Einfluss auf das produzierte Volumen nehmen und es zu einer Mischung beider beschriebenen Muster käme (siehe Abbildung 19 II). Das gleiche trifft auch für das Auftreten einer anderen Form der Wählerlichkeit zu, die hier angepasster väterlichen Aufwand genannt werden und kurz als negativ mit der Weibchenqualität korrelierter väterlicher Aufwand definiert werden soll (weitere Ausführungen in der allgemeinen Diskussion).

Wird grundlegend angenommen, dass
 (a) Sekrettropfen als Paarungsaufwand oder auch väterlicher Aufwand fungieren und

strengthen the positive influence of female condition hence increasing the differences between group means. The assumption of increasing adjusted paternal effort would for the same reason cause an increasing difference but with males investing more in females of low condition (see figure 20 IA-IC). The remaining graphics in figure 20 show the expected patterns if both behaviours would occur together.

(b) Männchen gleicher Qualität auf die Weibchen der beiden Ernährungsgruppen stoßen, ergäben sich die Muster der Gruppenunterschiede im mittleren investierten Volumen wie sie in Abbildung 20 IA-IIIa dargestellt sind. Eine zunehmende Wählerlichkeit der Männchen reduzierte den positiven Einfluss der Männchenkondition und stärkte den positiven Einfluss der Weibchenkondition und vergrößerte so die Diskrepanz zwischen den Gruppenmittelwerten. Die Annahme eines zunehmenden Auftretens angepassten väterlichen Aufwands würde aus den gleichen Gründen zu einer größer werdenden Diskrepanz zwischen den Mittelwerten führen, mit dem Unterschied, dass die Männchen in diesem Fall mehr in die Weibchen geringerer Qualität investierten (siehe Abbildung 20 IA-IC). Die übrigen Graphiken in Abbildung 20 zeigen die zu erwartenden Muster, wenn beide genannten Verhaltenweisen zusammen aufträten.

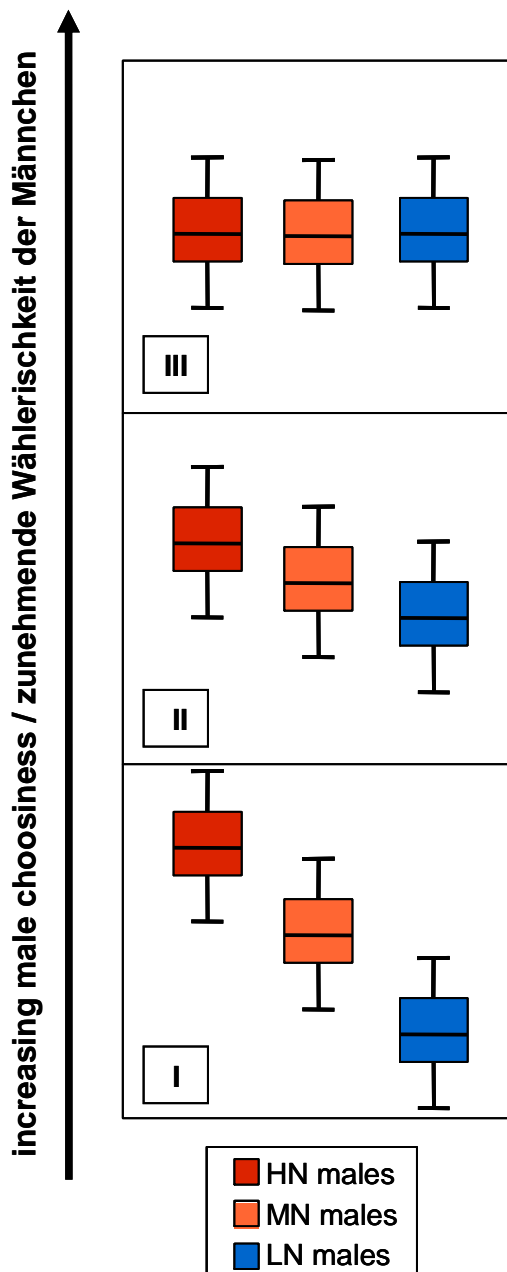


Figure 19: Expected patterns of the differences between the **mean saliva volumes invested during copulations** throughout the three male nutrient groups **assuming different degrees of male choosiness**. Assumptions adopted: salivary masses are mating/paternal effort; males of the three nutrient groups meet females of same quality; no strategic male behaviour. With an increase of male choosiness the positive influence of male condition on the volume diminishes while the influence of female condition increases. Thus leading to a decrease of the discrepancies between the mean volumes caused by the differing mean nutritional states in the male groups. HN = high nutrient, MN = medium nutrient, LN = low nutrient.

Abbildung 19: Erwartete Muster der Unterschiede zwischen den **mittleren im Laufe einer Kopulation investierten Sekretvolumina** in den drei Ernährungsgruppen der Männchen **unter der Annahme von verschiedenen Graden der Männchenwählerlichkeit**. Geltende Annahmen: Sekrete sind Paarungs-/väterlicher Aufwand; Männchen der drei Ernährungsgruppen treffen auf Weibchen gleicher Qualität; kein strategisches Verhalten der Männchen. Mit einer Zunahme der Wählerlichkeit schwindet der positive Einfluss der Männchenkondition auf das Volumen, während der positive Einfluss der Weibchenkondition zunimmt. Es kommt zu einer Abnahme der Unterschiede zwischen den mittleren Volumina, die durch die abweichenden mittleren Ernährungszustände der Männchen in den Gruppen verursacht werden. HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

Slope Differences in the Determination of the Invested Volume

Steigungsunterschiede bei der Bestimmung des investierten Volumens

Corresponding to the patterns of the mean differences of the invested volume caused by an assumed gradient of male choosiness a pattern of slope differences depicting the varying strength of the influences of male and female condition on the volume can be set up (figure 21). The only general assumption that has to be made for this is that salivary masses function as mating effort and/or paternal effort. As has already been mentioned above male condition would have a strong positive influence on the total saliva volume produced during a copulation if males were not choosy. The strengths of the influence would approximate to zero with increasing choosiness of males. At the same time the strengths of the influence of female condition would increase to a positive value (see figure 21 IA-III A). If males were applying adjusted paternal effort, the influence of male condition would show the same development with an increase in the expression of this behaviour. But the effect of female condition would shift from zero to a negative value (see figure 21 IA-IC). The remaining graphics in figure 21 show again the intermediate patterns in the case of the joint occurrence of both behaviours.

Wie für die Mittelwertunterschiede in den investierten Volumina, die sich mit einem hypothetisierten Gradienten der Wählerisckheit der Männchen verändern, kann ein solches Muster auch für die sich ändernden Steigungen erstellt werden, die die Stärke der Einflüsse von Männchen- und Weibchenkondition abbilden (Abbildung 21). Die einzige grundlegende Annahme, die dafür nötig ist, ist die Funktion der Sekrete als Paarungsaufwand oder auch väterlicher Aufwand. Oben wurde schon erwähnt, dass die Männchenkondition einen starken positiven Einfluss auf das produzierte Volumen hätte, wenn die Männchen nicht wählerisch wären. Die Stärke dieses Zusammenhanges würde sich mit steigender Wählerisckheit null annähern. Gleichzeitig würde die Stärke des Einflusses der Weibchenkondition von null auf einen positiven Wert ansteigen (siehe Abbildung 21 IA-III A). Wenn die Männchen ein Verhalten angepassten väterlichen Aufwandes zeigten, würde mit zunehmender Ausprägung dieses Verhaltens in Bezug auf die Männchenkondition die gleiche Entwicklung stattfinden. Der Effekt der Weibchenkondition würde sich hingegen von null auf einen negativen Wert verändern (siehe Abbildung 21 IA-IC). Die verbleibenden Graphiken in Abbildung 21 zeigen wiederum die Übergangsmuster im Falle des gemeinsamen Auftretens beider Verhaltensweisen.

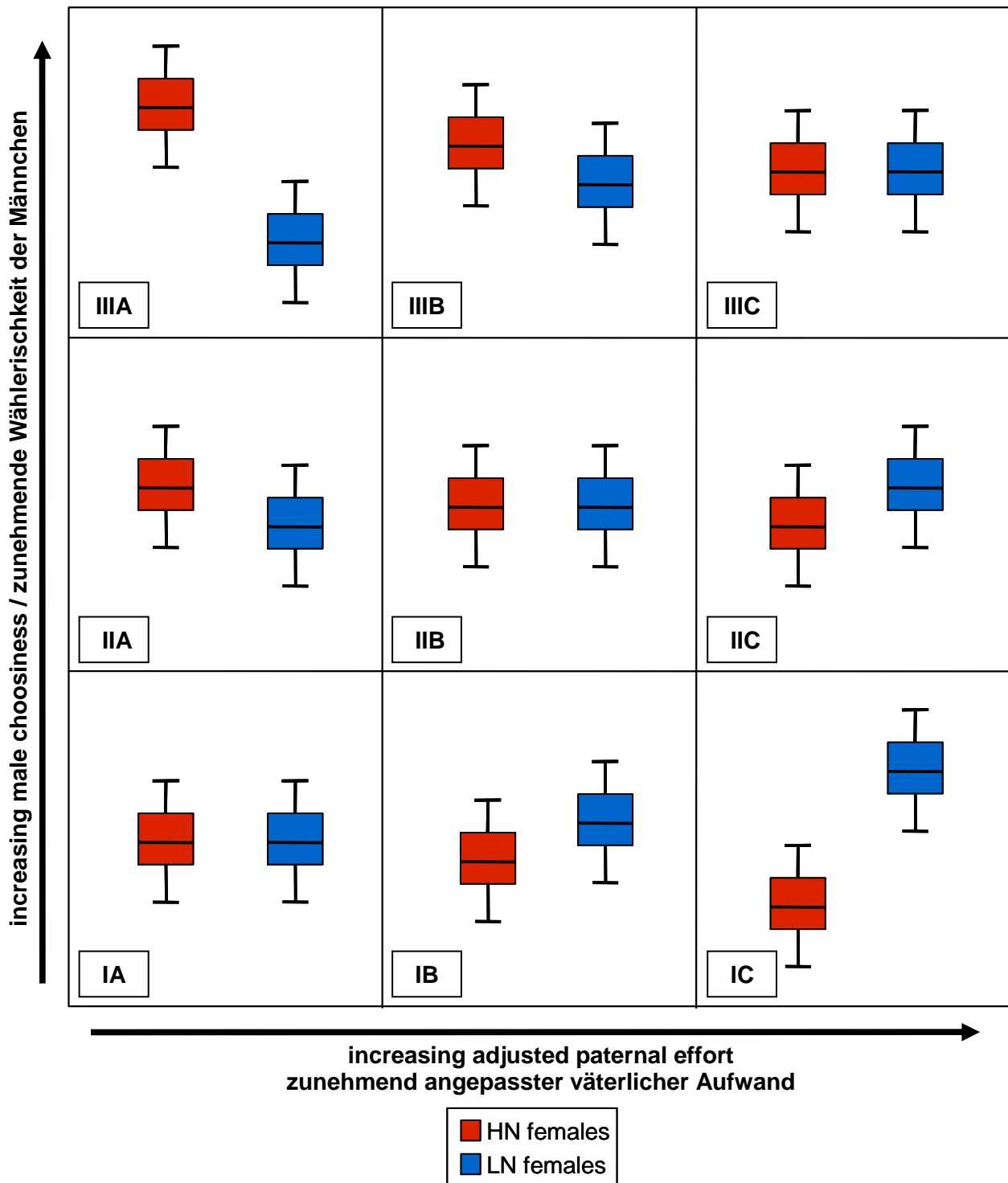


Figure 20: Expected patterns of the **differences between the mean saliva volumes invested during copulations** throughout the two female nutrient groups **assuming different degrees of male choosiness**. Assumptions: salivary masses are mating/paternal effort; females of the two nutrient groups meet males of same quality. With an increase in the degree of male choosiness the positive influence of male condition on the volume diminishes; the influence of female condition increases. Thus leading to an increase of the discrepancies between the mean volumes caused by the differing mean nutritional states in the female groups.

Abbildung 20: Erwartete Muster der Unterschiede zwischen den **mittleren in einer Kopulation investierten Sekretvolumina** in den zwei Ernährungsgruppen der Weibchen **unter Annahme verschiedener Grade der Männchenwählerlichkeit**. Annahmen: Sekrete sind Paarungs-/väterlicher Aufwand; Weibchen der zwei Ernährungsgruppen treffen auf Männchen gleicher Qualität. Mit zunehmender Männchenwählerlichkeit wird der Einfluss der Männchenkondition auf das Volumen kleiner, der der Weibchenkondition größer. Durch die abweichenden mittleren Konditionen der Weibchen kommt es zu zunehmenden Unterschieden zwischen den mittleren Volumina.

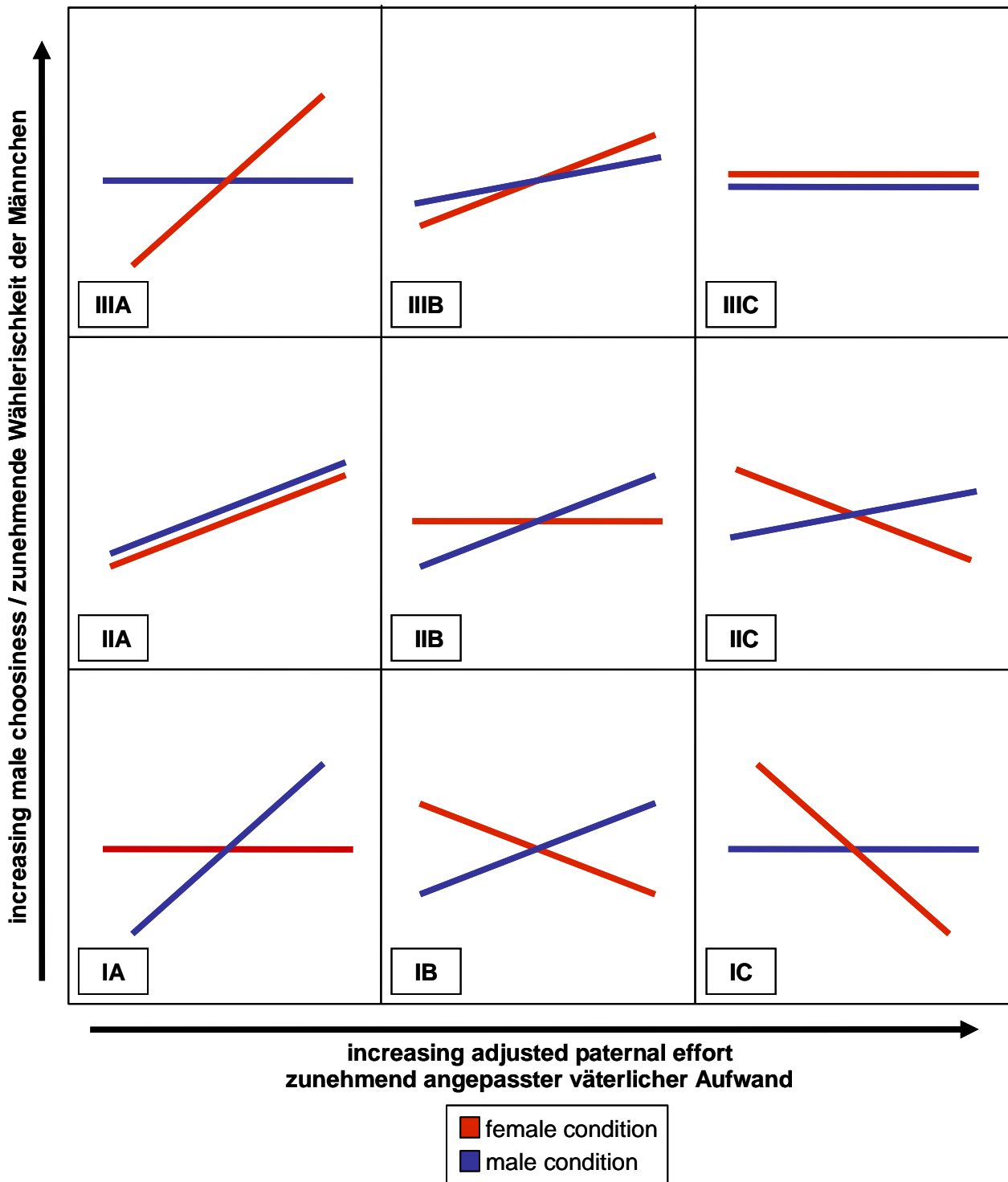


Figure 21: Expected patterns of **slope differences** corresponding to the influences of male and female condition on the invested volume **assuming different degrees of male choosiness**. Assumption: salivary masses are mating/paternal effort. With an increase in the degree of male choosiness the positive influence of male condition on the volume diminishes; the influence of female condition increases to a positive value in the case of male choosiness and to a negative value in the case of adjusted paternal effort.

Abbildung 21: Erwartete Muster der **Steigungsunterschiede** in Bezug auf die Einflüsse von Männchen- und Weibchencondition auf das investierte Volumen **unter Annahme verschiedener Grade der Männchenwählerlichkeit**. Annahme: Sekrete sind Paarungs-/väterlicher Aufwand. Mit zunehmender Wählerlichkeit wird der Einfluss der Männchencondition auf das Volumen kleiner, der der Weibchencondition verändert sich im Falle von Männchenwählerlichkeit ins positive, im Falle von angepasstem väterlichen Aufwand ins negative.

Influence of Female Age

Einfluss des Alters der Weibchen

Basing on the findings in part I of this section the age of the females is included in the analysis. As there are, due to the experimental design, no regular differences in age between female groups, female age can not be directly related to changes in the discrepancies between the mean volumes. But it is possible to set up a scenario about the expected slopes as done above for the individuals' nutritional states. Figure 22 includes two possible ways of male choosiness: males prefer older females (graphics IA-III A) and males prefer younger females (graphics IA-IC). Again, the intermediate patterns are also given.

Aufgrund der Ergebnisse im ersten Teil dieses Abschnittes wird das Alter der Weibchen in die Analyse einbezogen. Da es durch den Aufbau des Experimentes keine regulären Unterschiede zwischen den Weibchengruppen gibt, kann das Alter der Weibchen nicht direkt in Bezug zu den Unterschieden in den mittleren Volumina gebracht werden. Aber es ist möglich, ein Szenario in Bezug auf die zu erwartenden Steigungen zu erstellen, wie es für die Ernährungszustände der Individuen gemacht worden ist. Abbildung 22 zeigt zwei denkbare Varianten männlicher Wählerischkeit: die Männchen bevorzugen ältere Weibchen (Diagramme IA-III A) und die Männchen bevorzugen jüngere Weibchen (Diagramme IA-IC). Auch hier sind zusätzlich die Übergangsmuster gegeben.

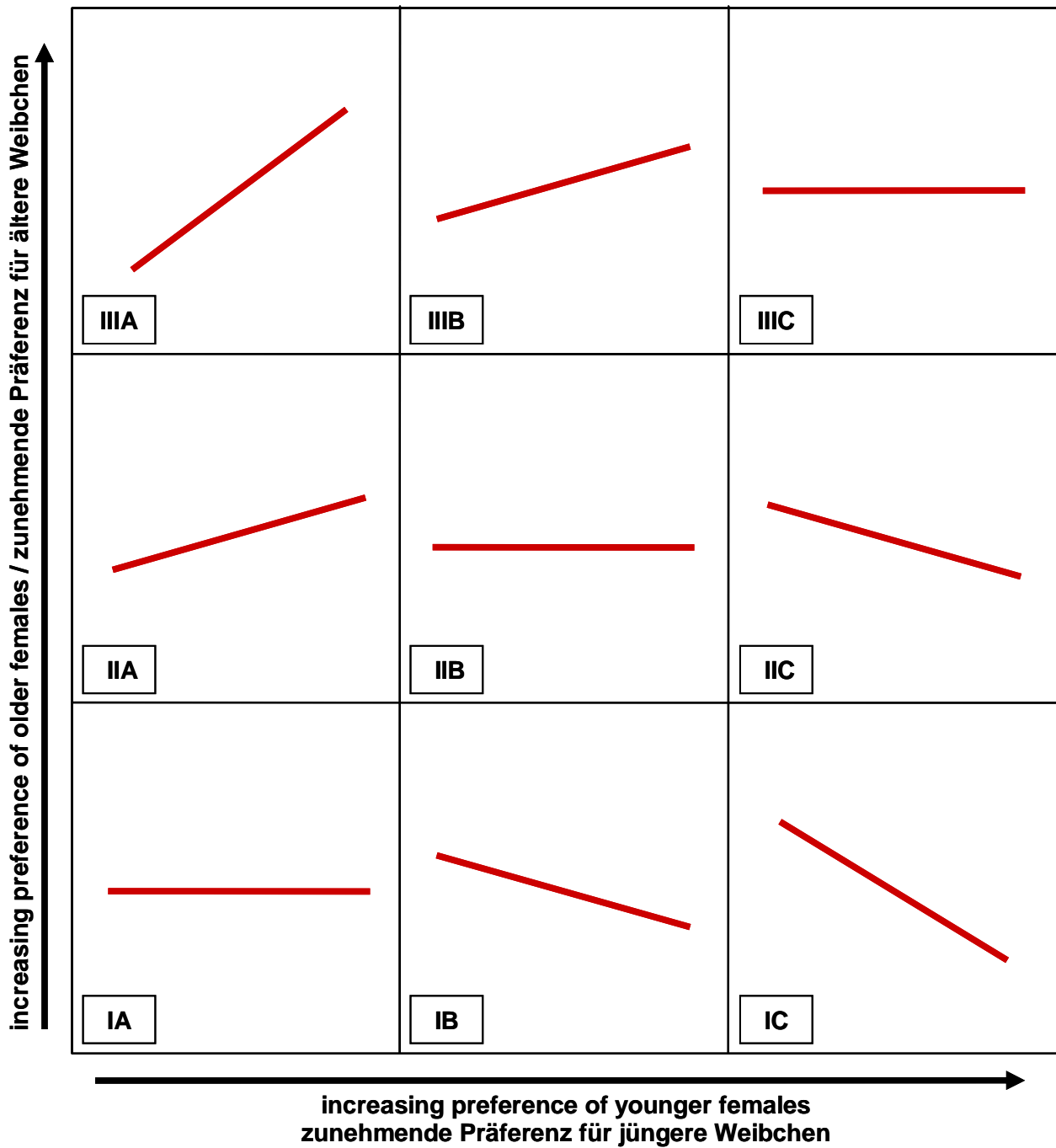


Figure 22: Expected patterns of **slope differences** corresponding to the influence of female age on the invested volume **assuming different degrees of male choosiness**. Assumption: salivary masses are mating/paternal effort.

Abbildung 22: Erwartete Muster der **Steigungsunterschiede** in Bezug auf den Einfluss des Alters der Weibchen auf das investierte Volumen **unter Annahme verschiedener Grade der Männchenwählerlichkeit**. Annahme: Sekrete sind Paarungs-/väterlicher Aufwand.

Strategic Behaviour

Strategisches Verhalten

So far strategic behaviour of males has not been taken into account or even excluded by the assumptions made. Generally, the occurrence of strategic behaviour would simply mean finding differing patterns in the experimental groups. Three possible patterns of behaviour shall be given here to deliver a starting point for the interpretation of the statistical results. All of them are derived from the theory that males, the resources of which are limited, are subject to trade-offs between the investment in current and future reproduction or the investment in reproduction and survival (STEARNS 1992, PARKER 1998, see also ENGVIST & SAUER 2001).

- The higher the quality of a male the choosier it is. Basing on the assumption that low quality males gain the highest reproductive success by maximising their investment at every opportunity while high quality males can afford to wait for high quality females due to their higher life expectancy.
- The lower the quality of a male the choosier it is. Basing on the assumption that low quality males should save energy for future copulations while high quality males do not need to do this.
- Males of very low and males of very high quality are not choosy; males of medium quality are choosy. Basing on the assumption that low quality males, due to their low life expectancy, maximise their investment at every opportunity; medium quality males save energy for future copulations with better females and high quality males do not need to do this.

At this point it is important to bear in mind that male choosiness can show as a positive as well as a negative relationship between female quality and the volume invested.

Bis hierher ist strategisches Verhalten der Männchen nicht in Betracht gezogen oder sogar durch einschränkende Annahmen ausgeschlossen worden. Ganz allgemein bedeutete das Auftreten strategischen Verhaltens einfach das Auffinden verschiedener Muster in den Versuchsgruppen. Drei denkbare Verhaltensmuster sollen hier als Ausgangsbasis für die Auswertung der statistischen Ergebnisse aufgeführt werden. Sie alle basieren auf der Annahme, dass Männchen, deren Ressourcen begrenzt sind, bei der Investition in gegenwärtige und zukünftige Reproduktion oder bei der Investition in Reproduktion und Überleben Kompromisse eingehen müssen (STEARNS 1992, PARKER 1998, see also ENGVIST & SAUER 2001).

- Je höher die Qualität eines Männchens, desto wählerischer ist es. Dieses Szenario beruht auf der Annahme, dass Männchen geringer Qualität den höchsten Reproduktionserfolg erlangen, indem sie ihre Investition bei jeder Gelegenheit maximieren, während Männchen hoher Qualität es sich aufgrund ihrer höheren Lebenserwartung leisten können auf Weibchen hoher Qualität zu warten.
- Je geringer die Qualität eines Männchens, desto wählerischer ist es. Dies basiert auf der Annahme, dass Männchen geringer Qualität Energie für zukünftige Kopulationen einsparen, während Männchen hoher Qualität dies nicht zu berücksichtigen brauchen.
- Männchen sehr geringer und Männchen sehr hoher Qualität sind nicht wählerisch; Männchen mittlerer Qualität sind wählerisch. Ein solches Muster wäre unter der Annahme zu erwarten, dass Männchen geringer Qualität aufgrund ihrer niedrigen Lebenserwartung ihre Investition bei jeder Gelegenheit maximieren; Männchen mittlerer Qualität Energie für zukünftige Kopulationen mit besseren Weibchen einsparen, während Männchen hoher Qualität dies nicht zu berücksichtigen brauchen.

Hier sei noch einmal darauf hingewiesen, dass sich die Wählerlichkeit der Männchen,

sowohl als positiver wie auch als negativer Zusammenhang zwischen Sekretvolumen und Weibchenqualität äußern kann.

The Determination of Copulation Duration

Die Bestimmung der Kopulationsdauer

One of the most important general assumptions with regard to the mating systems of the Middle European scorpionflies is the determination of the duration of copulations by the amount of saliva delivered by the male. This view includes the expectation that females terminate copulations when no further gifts are produced by the male (cryptic female choice) while the males try to hold their mates with their gripping organs as long as possible. Thus, it is possible that this conflict of interests between the sexes may not only depend on the amount of saliva but also on the strength of the individuals involved, which can exert influence in the way that stronger males may be able to hold females longer than weaker ones or, the other way round, stronger females may be able to escape the males' grip earlier as weaker individuals of the same sex. Therefore different hypotheses can be adopted:

- copulation duration is only determined by the amount saliva handed over
- one or both sexes influence the duration of the copulations depending on their strengths (for which the body condition is taken as a measure)

In terms of statistical results the single determination by saliva volume would lead to the same mean differences in copulation duration amongst the groups as found for the invested volume. A direct influence of the individuals' conditions would in some cases cause deviations from these patterns. But the better way to check is the use of the slopes estimating the strengths of the influences whereby the female's influence is assumed to be negative and the male's positive.

Eine der wichtigsten generellen Annahmen hinsichtlich der Paarungssysteme der mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten ist die Bestimmung der Kopulationsdauer durch die Menge des vom Männchen übergebenen Sekretes. Diese Sichtweise beinhaltet die Erwartung, dass die Weibchen die Kopulationen beenden, wenn keine weiteren Geschenke folgen (kryptische Weibchenwahl), während die Männchen versuchen ihre Partnerin so lange wie möglich mit ihren Greiforganen festzuhalten. Daher ist es durchaus möglich, dass dieser Interessenskonflikt zwischen den Geschlechtern nicht nur von der angebotenen Sekretmenge abhängt, sondern auch von der Kraft der beteiligten Individuen. Deren Einflussnahme kann darin bestehen, dass stärkere Männchen in der Lage sind, die Kopulationsdauer mehr zu verlängern als schwache; oder stärkere Weibchen eher in der Lage sind die Kopulationen zu beenden als schwächere Individuen des gleichen Geschlechtes. Deswegen sollen hier verschiedene Hypothesen aufgestellt werden:

- die Kopulationsdauer wird allein vom Sekretvolumen bestimmt
- ein oder beide Geschlechter beeinflussen die Kopulationsdauer abhängig von ihrer Kraft (für die die Kondition als Maß betrachtet wird)

In Bezug auf die statistischen Ergebnisse ließe eine alleinige Bestimmung der Kopulationsdauer durch die Sekretmenge die gleichen Mittelwertunterschiede zwischen den Gruppen erwarten, wie sie für das Volumen gefunden wurden. Ein direkter Einfluss der Kondition der Individuen verursachte in einigen Fällen bestimmte Abweichungen von diesen Mustern. Aber der bessere Weg zur Überprüfung ist die Betrachtung der Steigungen, die die Stärke der Einflüsse abschätzen, wobei der weibliche Einfluss als negativ und der männliche als positiv angenommen wird.

Deviations from Expectations implicit in Group Structures

In den Gruppenstrukturen implizite Abweichungen von den Erwartungen

Some problems may occur in those experimental groups in which high nutrient females are involved i.e. individuals that have been fed ad libitum. When choosy males meet such females they will invest the maximum amount of saliva or the investment will be adjusted paternal effort and so negatively associated with female condition. Thus, with regard to the expected slopes, the invested volume in groups containing choosy males might be determined only by male condition if high nutrient females are encountered.

In den experimentellen Gruppen, in die gut ernährte Weibchen einbezogen sind –d.h. Individuen, die ad libitum gefüttert wurden– können leicht Abweichungen von den Voraussagen auftreten. Wenn Männchen auf solche Weibchen treffen, werden sie entweder maximal investieren oder die Investition wird als angepasster väterlicher Aufwand an der Weibchenqualität ausgerichtet. Daher wird bei der Betrachtung der Steigungen angenommen, dass auch in wählerischen Gruppen das investierte Volumen allein durch die Kondition der Männchen bestimmt sein kann, wenn gut ernährte Weibchen beteiligt sind.

Chapter III

Outcome of the Experimental Treatment Wirkung der experimentellen Behandlung

Nutritional State and Female Age Ernährungszustand und Weibchenalter

The three different nutrient regimes males were randomly assigned to, resulted in male groups with clearly differing mean conditions, which are shown in figure 23. The mean conditions of the two female groups were also clearly different and are depicted in figure 24. The age of the females at the day of copulation was quite regularly distributed throughout the groups (see figure 25).

Die drei Ernährungsgruppen, denen die Männchen zufällig zugeteilt wurden, ergaben Männchengruppen, die sich in ihrer mittleren Kondition klar unterscheiden (siehe Abbildung 23). Die mittlere Kondition in den beiden Weibchengruppen unterschied sich ebenfalls deutlich (siehe Abbildung 24). Das Alter der Weibchen am Tag der Kopulation war über alle Gruppen recht gleichmäßig verteilt (siehe Abbildung 25).

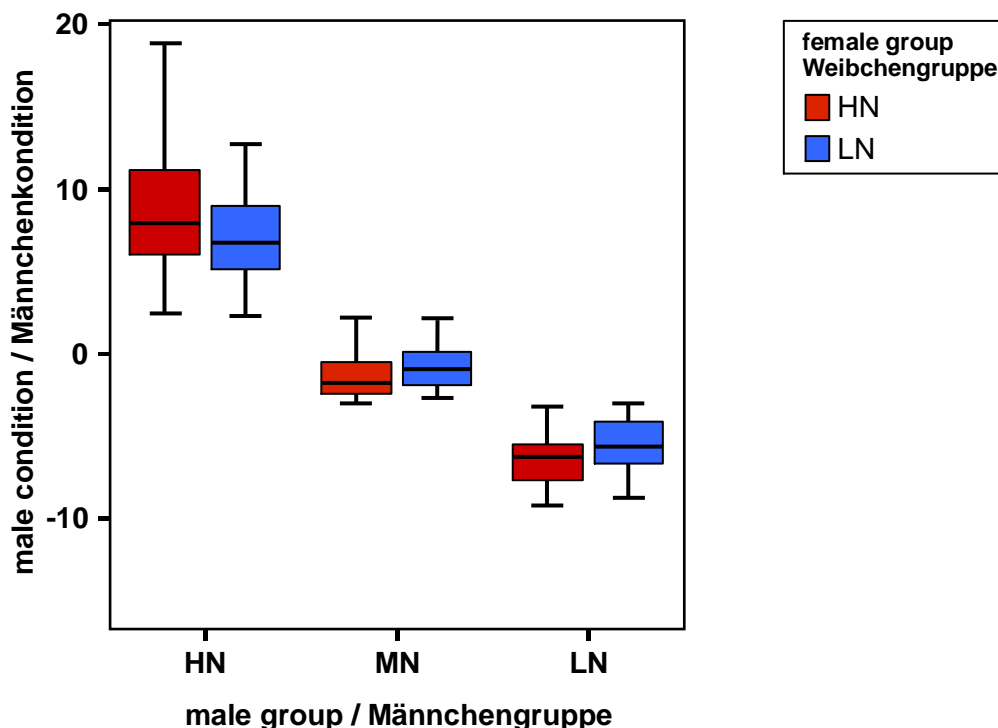


Figure 23: Distribution of male body condition in the three male nutrient groups (high = HN, medium = MN, low = LN) split into the subgroups of males paired with high nutrient (HN) females and males paired with low nutrient (LN) females.

Abbildung 23: Verteilung der Männchenkondition in den drei Ernährungsgruppen der Männchen (gut ernährt = HN, mittel ernährt = MN, schlecht ernährt = LN) aufgeteilt nach Männchen, die mit gut ernährten (HN) Weibchen verpaart wurden und solchen, die mit schlecht ernährten (LN) Weibchen verpaart wurden.

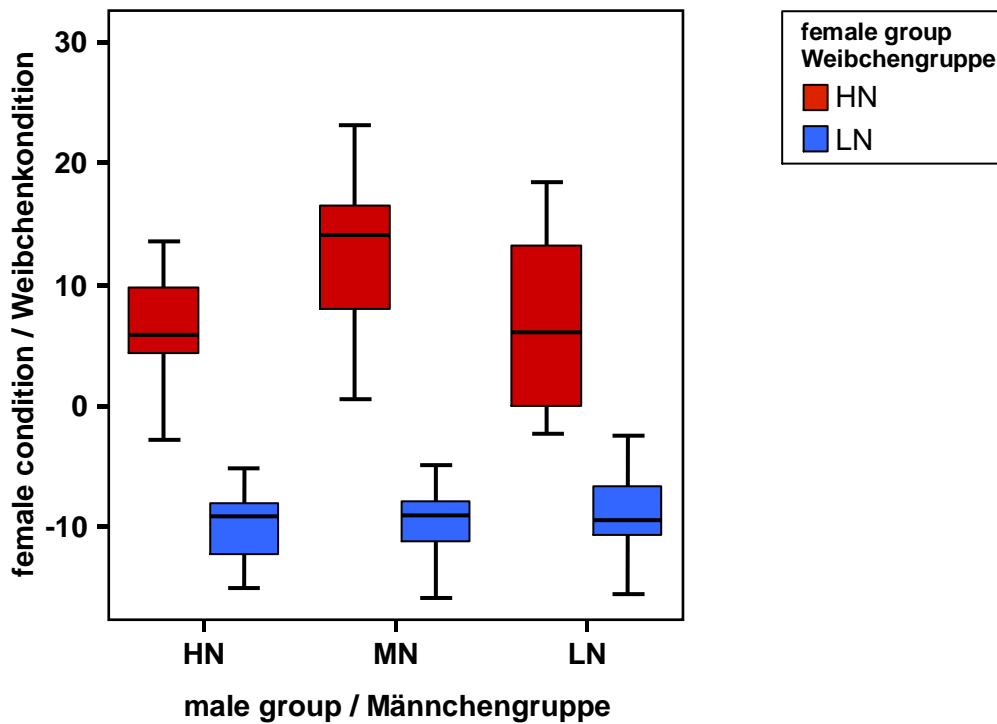


Figure 24: Distribution of body condition in the two female nutrient groups (high = HN, low = LN) split into the subgroups of females paired with high nutrient (HN) males, medium nutrient (MN) males and low nutrient (LN) males.

Abbildung 24: Verteilung der Kondition in den zwei Ernährungsgruppen der Weibchen (gut ernährt = HN, schlecht ernährt = LN) aufgeteilt nach Weibchen, die mit gut ernährten (HN), mittel ernährten (MN) und schlecht ernährten (LN) Männchen verpaart wurden.

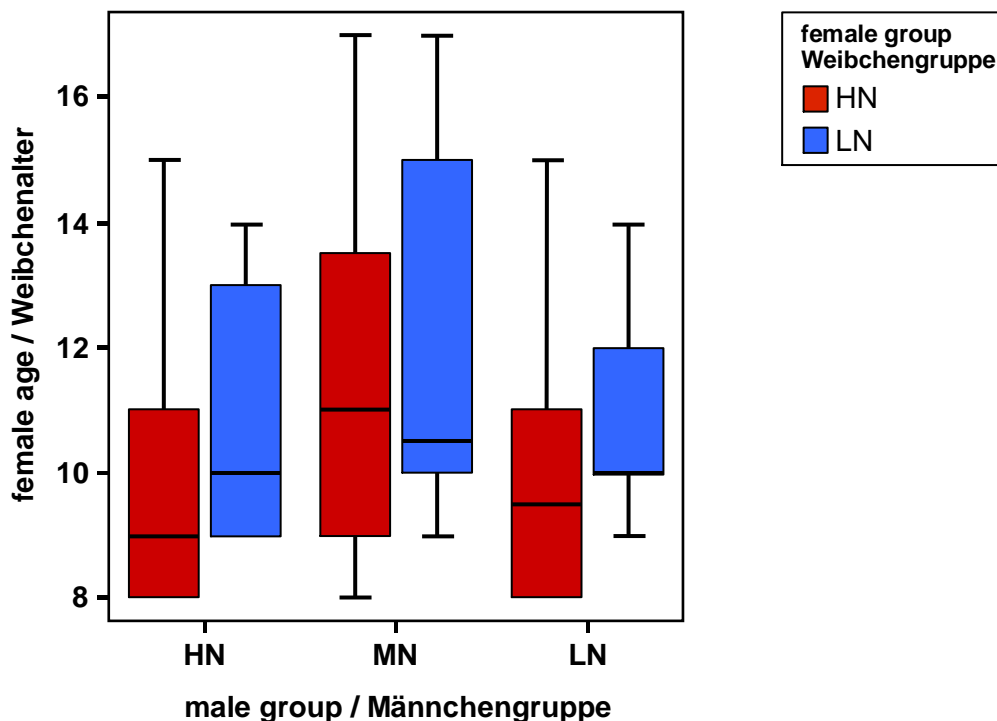


Figure 25: Distribution of female age in the two female nutrient groups (high = HN, low = LN) split into the subgroups of females paired with high nutrient (HN) males, medium nutrient (MN) males and low nutrient (LN) males.

Abbildung 25: Verteilung des Weibchenalters in den zwei Ernährungsgruppen der Weibchen (gut ernährt = HN, schlecht ernährt = LN) aufgeteilt nach Weibchen, die mit gut ernährten (HN), mittel ernährten (MN) und schlecht ernährten (LN) Männchen verpaart wurden.

In table 8 the correlations between the measured traits are given. In some groups correlations between variables exist that are included in the ANCOVA models as independent variables. Therefore a certain degree of collinearity must be considered in the interpretation of the statistical results.

In Tabelle 8 sind die Korrelationen zwischen den gemessenen Merkmalen angegeben. In einigen Gruppen treten Korrelationen zwischen Variablen auf, die in den ANCOVA Modellen als unabhängige Variablen verwendet werden. Daher ist ein gewisser Grad von Kollinearität bei der Interpretation der statistischen Ergebnisse zu berücksichtigen.

Table 8: Pearson correlations among the measured traits. HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Tabelle 8: Pearson Korrelationen zwischen den gemessenen Merkmalen. HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

		male condition Männchen- kondition	female condition Weibchen- kondition	female age Weibchen- alter	volume Volumen
female condition Weibchenkondition	HNHN	-0.280			
	HNLN	0.154			
	MNHN	-0.215			
	MNLN	-0.077			
	LNHN	-0.061			
	LNLN	0.545*			
female age Weibchenalter	HNHN	-0.005	0.348		
	HNLN	0.026	0.563*		
	MNHN	0.121	0.435		
	MNLN	-0.178	0.672*		
	LNHN	-0.074	0.641*		
	LNLN	0.064	0.244		
volume Volumen	HNHN	0.103	0.010	0.083	
	HNLN	0.643*	-0.195	-0.297	
	MNHN	0.456*	0.051	0.320	
	MNLN	0.208	-0.033	-0.464	
	LNHN	0.292	0.272	0.260	
	LNLN	-0.051	0.269	-0.039	
duration Dauer	HNHN	-0.049	0.148	0.018	0.383
	HNLN	0.271	-0.109	-0.241	0.290
	MNHN	-0.044	0.046	0.190	0.158
	MNLN	-0.095	0.285	-0.243	0.709*
	LNHN	0.044	0.367	0.622*	0.470*
	LNLN	0.382	0.027	-0.107	0.323

Chapter IV

Conventional Analysis of Experimental Data

Konventionelle Analyse der experimentellen Daten

Determination of Male Investment

Bestimmung der Männcheninvestition

For the analysis of the data with conventional linear models the model given in the first chapter has to be split in two. The part that deals with the determination of the male investment is given in figure 26.

Für die Analyse der Daten mit konventionellen linearen Modellen muss das Modell aus dem ersten Kapitel in zwei Teile zerlegt werden. Der Teil, der sich mit der Bestimmung der Männcheninvestition beschäftigt ist in Abbildung 26 wiedergegeben.

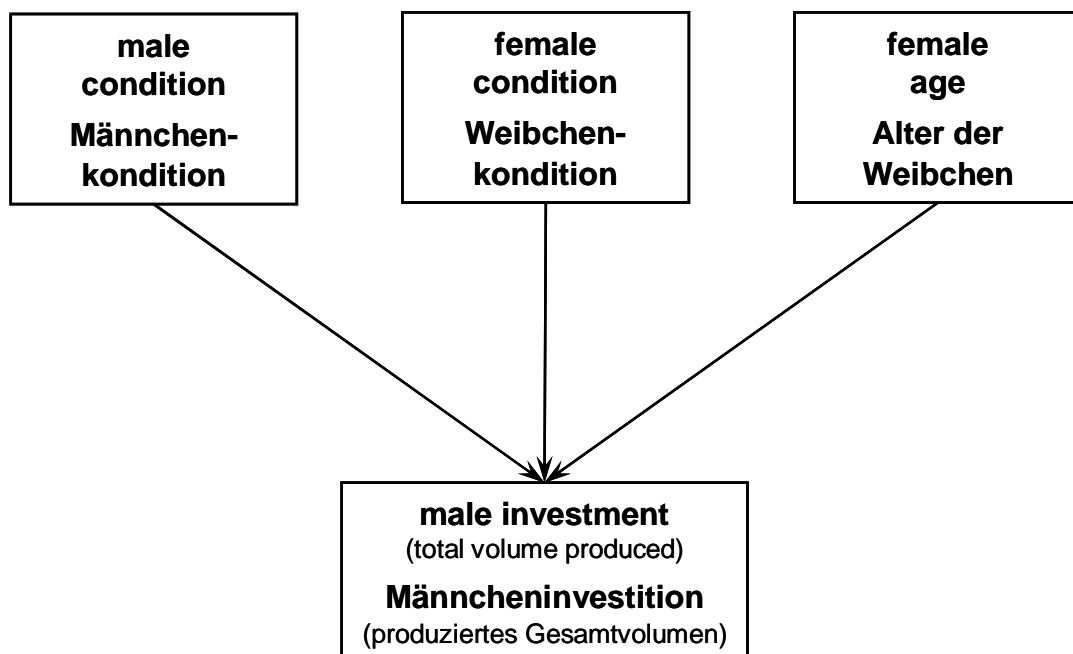


Figure 26: Determination of total male investment during a copulation by male and female traits, which are assumed to be signs of the individuals' quality.

Abbildung 26: Bestimmung der Gesamtinvestition des Männchens während einer Kopulation durch Merkmale von Männchen und Weibchen, von denen angenommen wird, dass sie Anzeiger für die Qualität der Individuen sind.

As strategic behaviour and choosiness of males is expected to occur, the different combinations of paired individuals of the distinct nutrient groups are treated as six independent experimental groups. The distributions of the total volumes handed over during copulations in these groups are given in figure 27.

Da das Auftreten von wählerischem und strategischem Verhalten seitens der Männchen erwartet wird, werden die verschiedenen Kombinationen verpaarter Individuen aus den abgegrenzten Ernährungsgruppen als sechs unabhängige Gruppen behandelt. Die Verteilung der während der Kopulationen in diesen Gruppen übergebenen Volumina ist in Abbildung 27 dargestellt.

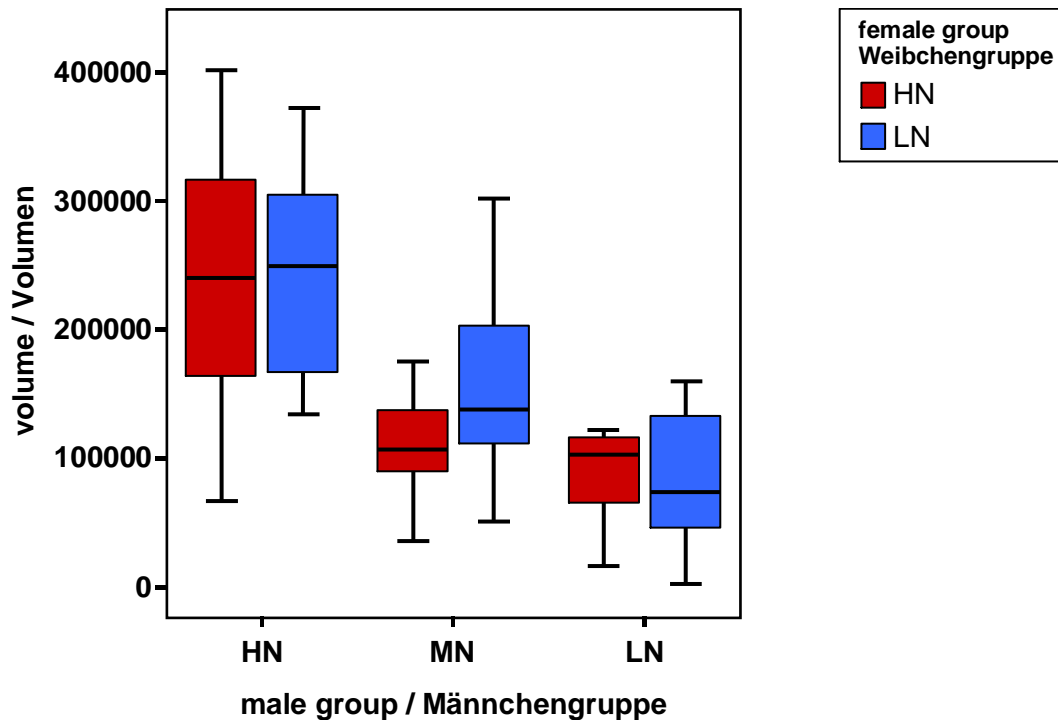


Figure 27: Distributions of total volumes of saliva secretions produced during copulations throughout the six experimental groups (HN = high nutrient, MN = medium nutrient, LN = low nutrient). Unit of measurement: cubic pixel.

Abbildung 27: Verteilung der Gesamtvolumina der Sekrete, die während einer Kopulation in den verschiedenen Gruppen produziert wurden (HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt). Maßeinheit: Kubikpixel.

The volume as the dependent variable has been transformed with the natural logarithm to get a better approximation of a normal distribution.

For the analysis of mean differences a first model (ANOVA) that only includes the groups as random factor has been computed (see table 9a). In the second model (ANCOVA) the three independent variables female age and the condition of females and males are added as covariates. The first order interactions between the covariates and the group factor provide the information for the analysis of the slopes (see table 9b).

The results of the ANOVA show that the factor experimental groups explains a significant portion of the variance in the

Das Volumen als abhängige Variable ist mit dem natürlichen Logarithmus transformiert worden, um eine bessere Näherung an eine Normalverteilung zu erreichen.

Für die Untersuchung der Mittelwertunterschiede sind in einem ersten Modell (ANOVA) die Gruppen als Zufallsfaktor in das Modell einbezogen worden (siehe Tabelle 9a). In einem zweiten Modell (ANCOVA) sind zusätzlich die drei unabhängigen Variablen Männchenkondition sowie Alter und Kondition der Weibchen als Kovariaten in die Berechnung eingegangen. Die Interaktionen ersten Grades zwischen dem Gruppenfaktor und den Kovariaten liefern die Information für die Analyse der Steigungen (siehe Tabelle 9b).

volume that males invest into a female. Figure 28 represents the group means with their standard errors graphically. The deviations from the mean of the reference group (= HN males mated with LN females) of the four groups that involve medium and low nutrient males are significant. The figure also shows the results of the S-N-K post hoc procedure that assigns groups with means that do not differ on the 0.05 significance level to subsets. The pattern formed by the means indicates that they are mainly influenced by male condition when male nutrient groups are compared (cf. figure 19 on page 119). The comparison within male groups shows that HN males invest the same amount of saliva in HN and LN females; MN males invest more and LN males invest less in LN females these differences being not significant. The directions of the differences suggest choosiness by means of adjusted paternal effort and adjusted mating effort, respectively (cf. figure 20 on page 121).

With regard to the strength of the influences of the single covariates on the volume invested by males during copulations the ANCOVA model identifies some significant deviations from the reference value. To represent these slope differences graphically groupwise regressions of the volume on each time only two of the three covariates were calculated. In a second step the resulting residuals were regressed on the covariate left out of the first regression. The influences of male and female condition on the volume are given together in figures 29a-f. The influence of female age is represented in figure 30a-f. In both figures the regression lines are labeled with the standardised regression coefficients and the corresponding significance values. The patterns created by the regression lines indicate choosiness of LN and MN males (compare figure 21 on page 122 and figure 22 on page 124). In the groups, in which these males met LN females, the invested volume is mainly determined by female condition. For the LN males a weak negative trend in the influence of male condition on the volume can be stated. As expected in encounters with HN females there is only an influence of male condition on the volume invested. In opposite to the indications given by the mean differences the slopes do not indicate the occurrence of adjusted paternal effort in the group of MN males. In both groups of HN males a weak negative influence of female condition on male investment is provided, that could be caused by adjusted paternal effort. In matings with

Das Ergebnis der ANOVA zeigt, dass der Faktor experimentelle Gruppe einen signifikanten Anteil der Varianz in dem von den Männchen investierten Volumen erklärt. Abbildung 28 stellt die Gruppenmittelwerte mit ihren Standardfehlern dar. Die Abweichungen der Mittelwerte der vier Gruppen, die MN- und LN-Männchen enthalten, vom Mittelwert der Referenzgruppe (= HN-Männchen und HN-Weibchen) sind signifikant. Die Abbildung zeigt zusätzlich das Ergebnis eines S-N-K post hoc Tests, der Gruppen mit Mittelwerten, die sich auf einem Signifikanzniveau von 0.05 nicht unterscheiden, zu Untergruppen zusammenfasst. Das von den Mittelwerten geformte Muster weist beim Vergleich zwischen den Ernährungsgruppen der Männchen auf einen Einfluss der Männchenkondition hin (vgl. Abbildung 19 auf Seite 119). Der Vergleich innerhalb der Ernährungsgruppen der Männchen zeigt, dass HN-Männchen in etwa gleich viel in HN- und LN-Weibchen investieren, MN-Männchen geben LN-Weibchen eher mehr und LN-Männchen geben LN-Weibchen eher weniger, wobei die beiden letztgenannten Unterschiede nicht signifikant sind. Diese entgegengesetzten Unterschiede weisen auf Wählerischkeit anhand angepassten väterlichen Aufwands bzw. auf Wählerischkeit anhand angepassten Paarungsaufwandes hin (vergleiche Abbildung 20 auf Seite 121).

Hinsichtlich der Strenge des Einflusses der einzelnen Kovariaten auf das während der Kopulationen von den Männchen produzierte Volumen weist das Modell einige signifikante Abweichungen von den Referenzwerten aus. Um diese Steigungsunterschiede grafisch darzustellen, sind Regressionen des Volumens auf jeweils zwei der drei Kovariaten gerechnet worden. In einem zweiten Schritt sind die so erhaltenen Residuen jeweils auf die aus der ersten Berechnung herausgelassene Kovariate regressiert worden. Der Einfluss von Männchen- und Weibchenkondition ist zusammen in Abbildung 29a-f dargestellt. In Abbildung 30a-f findet sich die Darstellung des Einflusses des Alters der Weibchen. In beiden Abbildungen sind die Regressionslinien mit ihren Koeffizienten und den dazugehörigen Signifikanzen eingetragen. Die Muster, die die Regressionslinien erkennen lassen, weisen auf wählerisches Verhalten der LN- und MN-Männchen hin (vgl. Abbildung 21 auf Seite 122 und Abbildung 22 auf Seite 124). In den Gruppen, in denen diese Männchen mit LN-Weibchen zusammentrafen, bestimmt die Kondition der

HN females the influence of male condition is also weak while it is strong in matings with LN females.

In matings with HN females female age shows a tendency to weakly influence male investment positively while in matings with LN females its influence is negative.

Weibchen hauptsächlich das investierte Volumen, bei den LN-Männchen ist ein schwacher negativer Trend beim Einfluss der Männchenkondition auf das Volumen erkennbar. Bei Paarungen mit HN-Weibchen zeigt sich wie erwartet nur ein Einfluss der Männchenkondition. Im Gegensatz zu den Mittelwertunterschieden gibt es also hier keinen Hinweis auf angepassten väterlichen Aufwand in der Gruppe der MN-Männchen. Bei den HN-Männchen findet sich in beiden Gruppen ein schwacher Trend zu einer negativen Beeinflussung des Volumens durch die Weibchenkondition, der durch angepassten väterlichen Aufwand erzeugt werden könnte. In Paarungen mit HN-Weibchen ist auch der Einfluss der Männchenkondition nur gering, während er in Paarungen mit LN-Weibchen sehr stark ist. In Paarungen mit HN-Weibchen hat deren Alter einen schwach positiven Einfluss auf die Männcheninvestition, in Paarungen mit LN-Weibchen ist dieser Einfluss negativ.

Page 135

Table 9: Results of the ANOVA and ANCOVA analyses corresponding to the model in figure 26 (determination of invested volume). Intercepts and slopes (= interactions group:covariates) are given as the deviations from the reference value (in italics). Significance codes: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : significance levels of reference values and deviations; p_2 : significance levels of interactions (F-test).

- a) ANOVA (test on differences between the mean volumes invested in the single groups; in this case: intercepts = means)
- b) ANCOVA (test on differences between groups in the strength of the influence the covariates have on the invested volume)

Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 135

Tabelle 9: ANOVA- und ANCOVA-Ergebnisse zu dem Modell in Abbildung 26 (Bestimmung des investierten Volumens). Achsenabschnitte und Steigungen (= Interaktionen Gruppe:Kovariaten) sind als Abweichungen vom Referenzwert (kursiv) angegeben. Signifikanzen: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : Signifikanzniveaus der Referenzwerte und Abweichungen; p_2 : Signifikanzniveaus der Interaktionen (F-Test).

- a) ANOVA (Test auf Unterschiede im mittleren investierten Volumen zwischen den Gruppen, Achsenabschnitte = Mittelwerte)
- b) ANCOVA (Test auf Unterschiede zwischen den Gruppen in der Strenge des Einflusses der Kovariaten auf das investierte Volumen)

Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Table 9
Tabelle 9

a)	Estimate	SE	t	p ₁	b)	Estimate	SE	t	p ₁	p ₂ (df = 5)
intercepts/Achsenabschnitte										
HNHN	12.355	0.137	89.881	***	HNHN	12.032	0.580	20.745	***	
HNLN	0.008	0.203	0.038		HNLN	0.149	1.481	0.100		
MNHN	-0.741	0.197	-3.761	***	MNHN	-0.656	0.796	-0.823		
MNLN	-0.529	1.200	-2.649	**	MNLN	2.316	1.351	1.714	.	
LNHN	-0.960	1.200	-4.805	***	LNHN	-0.635	0.921	-0.690		
LNLN	-1.248	0.206	-6.052	***	LNLN	3.690	1.304	2.829	**	
slopes/Steigungen										
male condition/Männchenkondition										
HNHN					HNHN	0.024	0.033	0.730		F = 1.3 p > 0.100
HNLN					HNLN	0.043	0.055	0.780		
MNHN					MNHN	0.115	0.096	1.198		
MNLN					MNLN	0.001	0.099	0.012		
LNHN					LNHN	0.105	0.057	1.858	.	
LNLN					LNLN	-0.113	0.107	-1.062		
female condition/Weibchenkondition										
HNHN					HNHN	-0.018	0.024	-0.749		F = 2.8 p < 0.050
HNLN					HNLN	0.003	0.053	0.049		
MNHN					MNHN	0.019	0.031	0.607		
MNLN					MNLN	0.094	0.065	1.453		
LNHN					LNHN	0.020	0.036	0.553		
LNLN					LNLN	0.182	0.053	3.456	***	
female age/Alter der Weibchen										
HNHN					HNHN	0.026	0.054	0.474		F = 4.0 p < 0.010
HNLN					HNLN	-0.065	0.103	-0.634		
MNHN					MNHN	0.011	0.074	0.149		
MNLN					MNLN	-0.177	0.084	-2.100	*	
LNHN					LNHN	0.059	0.091	0.653		
LNLN					LNLN	-0.364	0.107	-3.395	**	
residual standard error: 0.5452, df = 84										
multiple R-squared: 0.5932, adjusted R-squared: 0.4818										
F _{23,84} = 5.325, p = 6.85e-09										
residual standard error: 0.6147, df = 102										
multiple R-squared: 0.3720, adjusted R-squared: 0.3412										
F _{5,102} = 12.09, p = 3.351e-09										

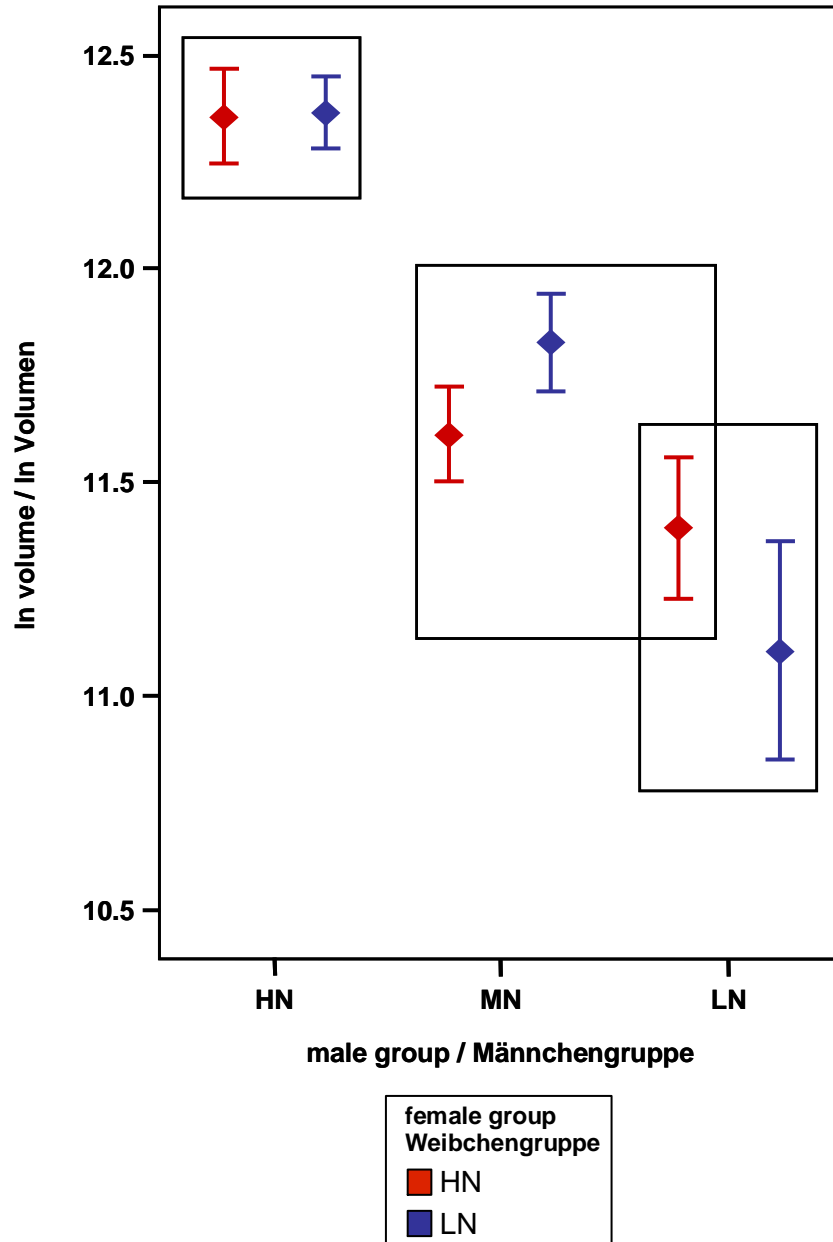


Figure 28: Means \pm SE of the volumes produced in the experimental groups. Boxes show subsets given by the S-N-K test on the significance level of 0.05. HN = high nutrient, MN = medium nutrient, LN = low nutrient.

Abbildung 28: Mittelwerte \pm SE der übergebenen Volumina in den experimentellen Gruppen. Die Rahmen umschließen die Untergruppen, die vom S-N-K Test auf einem Signifikanzniveau von 0.05 gebildet werden. HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

Pages 138 and 139

Figure 29a-f: Influence of **male and female condition on the invested volume** in the six experimental groups. The volume is represented by the residuals of the regression of the volume on female age and male and female condition, respectively. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Pages 140 and 141

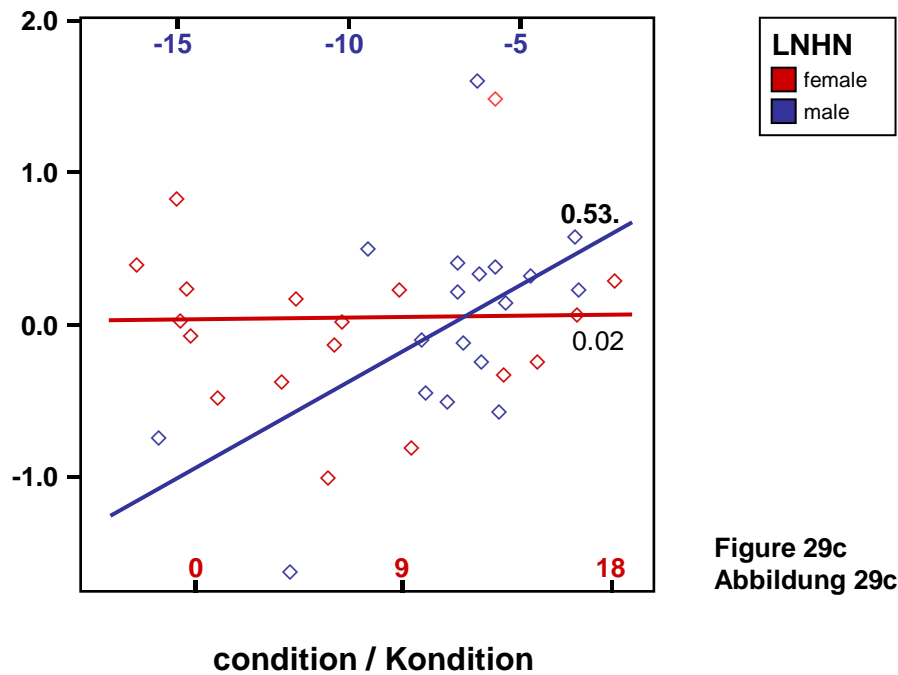
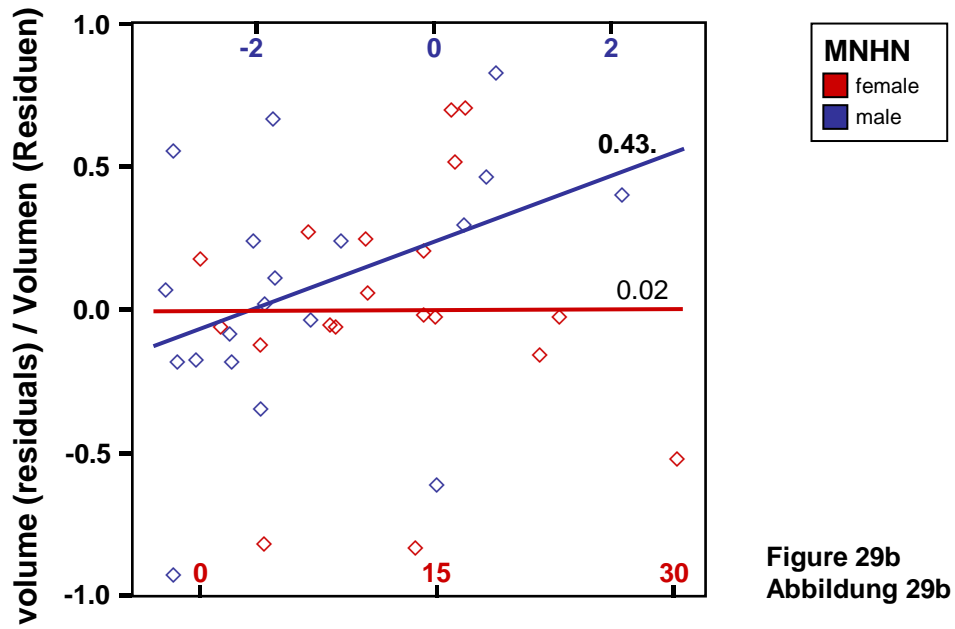
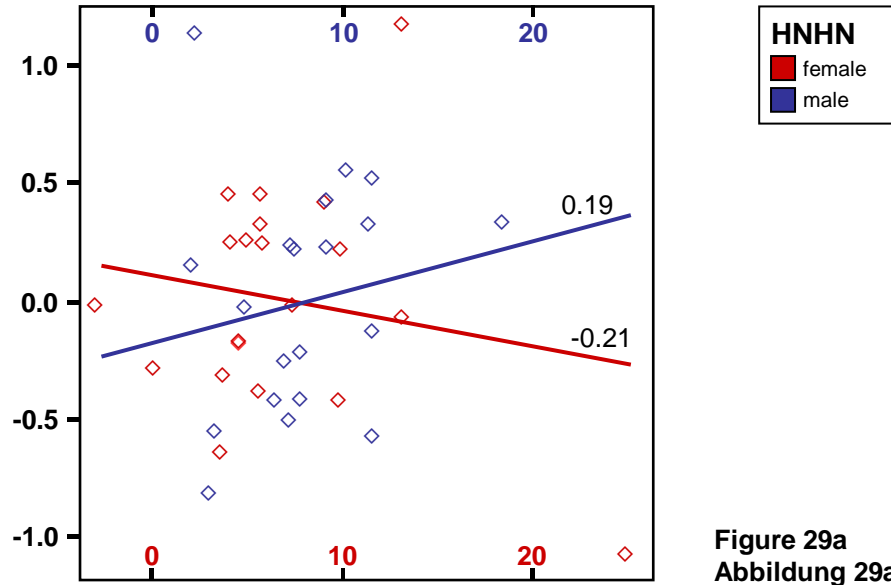
Figure 30a-f: Influence of **female age on the invested volume** in the six experimental groups. The volume is represented by the residuals of the regression of the volume on male and female condition. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 138 und 139

Abbildung 29a-f: Einfluss von **Männchen- und Weibchencondition auf das investierte Volumen** in den sechs experimentellen Gruppen. Das Volumen ist durch die Residuen der Regression des Volumens auf das Alter der Weibchen und die Männchen- bzw. Weibchencondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Seite 140 und 141

Abbildung 30a-f: Einfluss des **Alters der Weibchen auf das investierte Volumen** in den sechs experimentellen Gruppen. Das Volumen ist durch die Residuen der Regression des Volumens auf Männchen- und Weibchencondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.



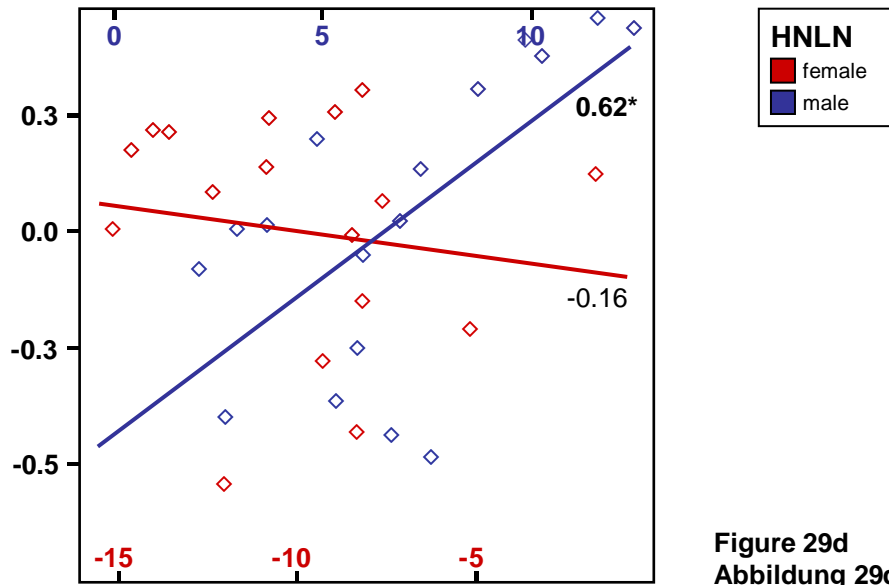


Figure 29d
 Abbildung 29d

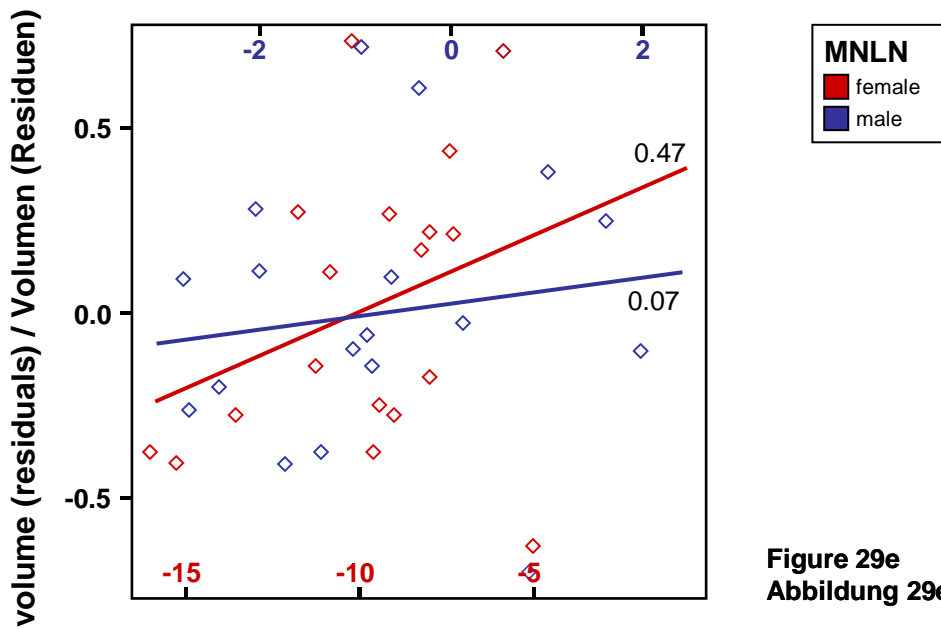


Figure 29e
 Abbildung 29e

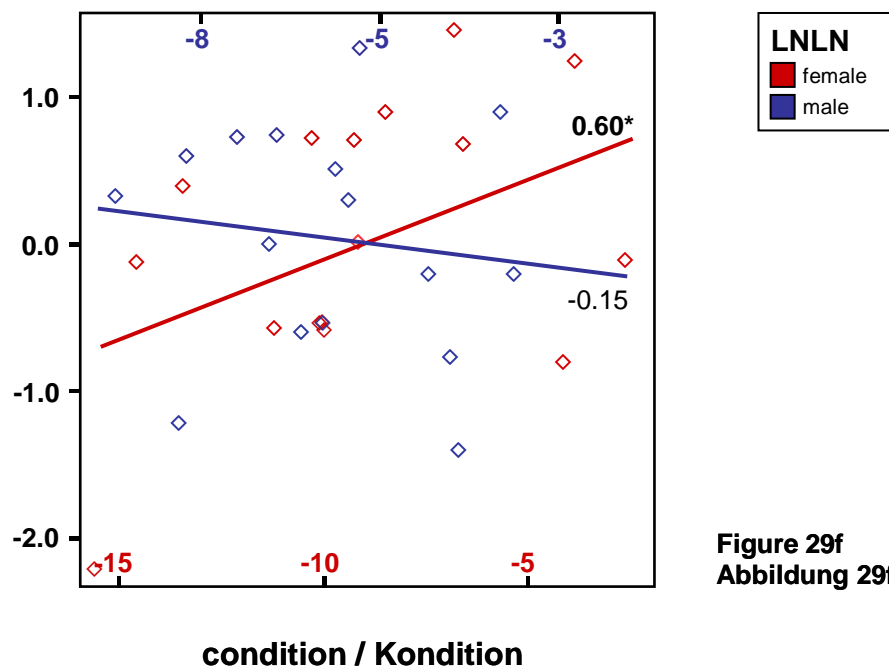


Figure 29f
 Abbildung 29f

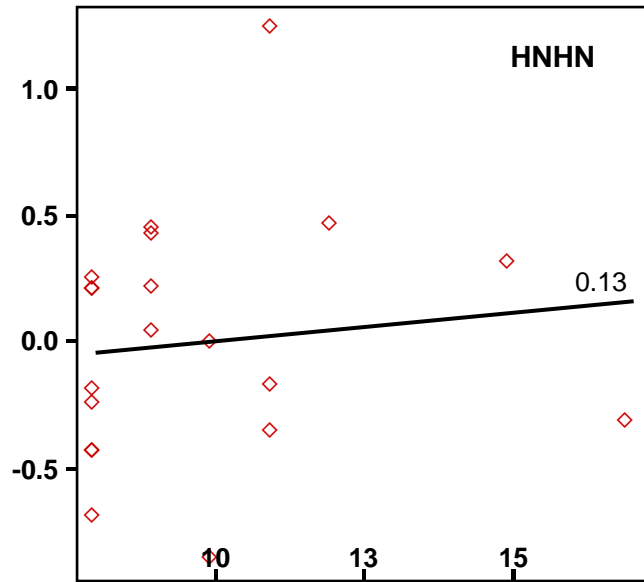


Figure 30a
Abbildung 30a

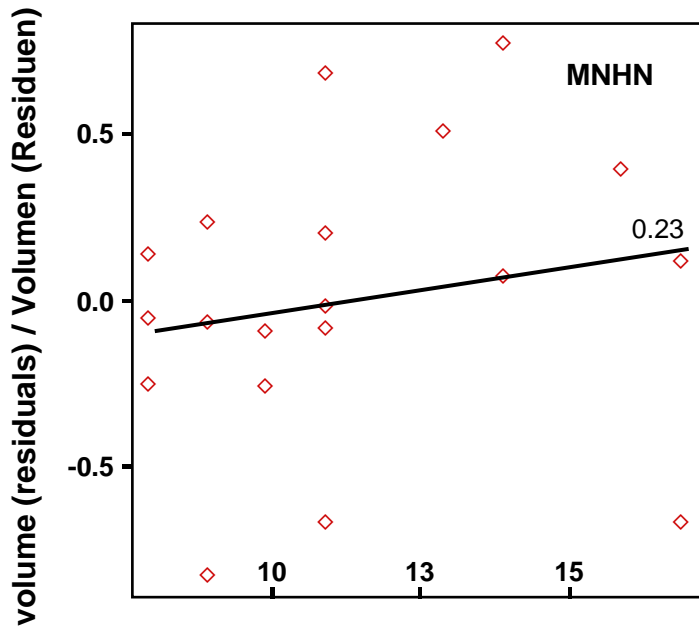


Figure 30b
Abbildung 30b

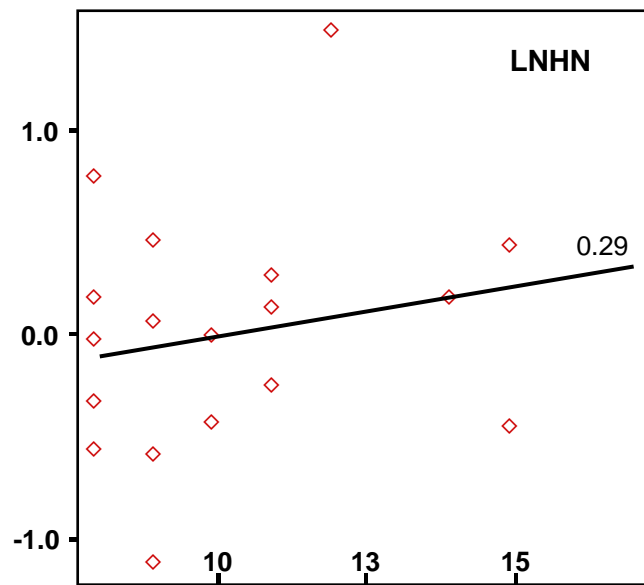


Figure 30c
Abbildung 30c

age of female / Alter des Weibchens

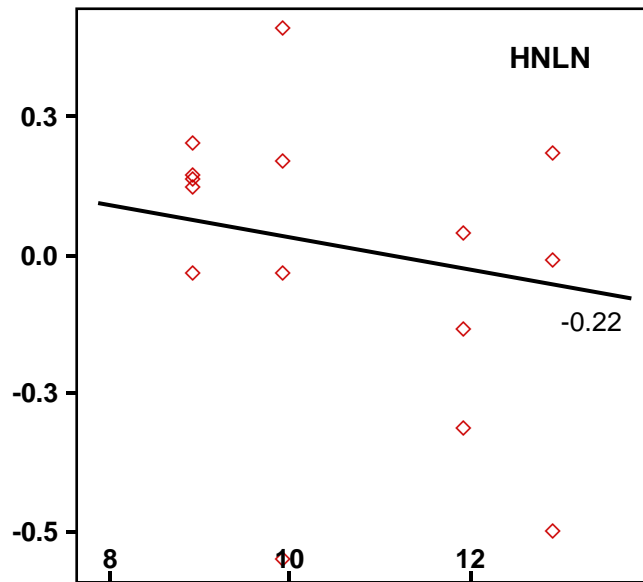


Figure 30d
Abbildung 30d

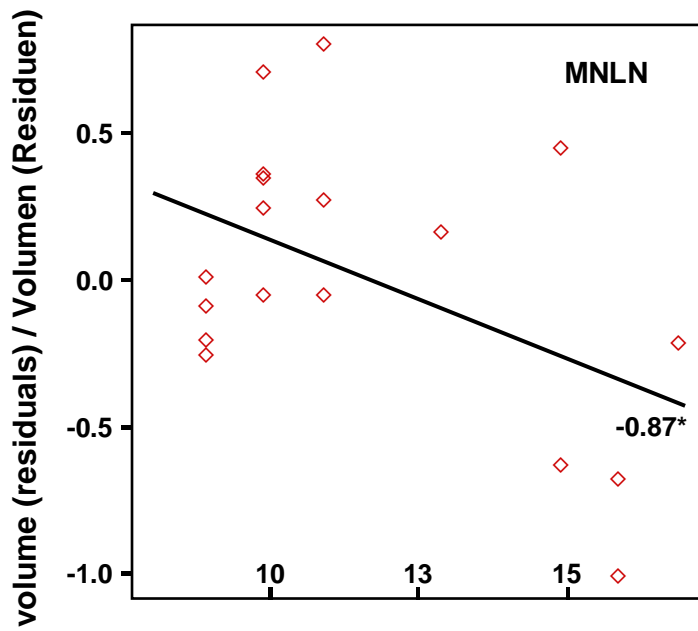


Figure 30e
Abbildung 30e

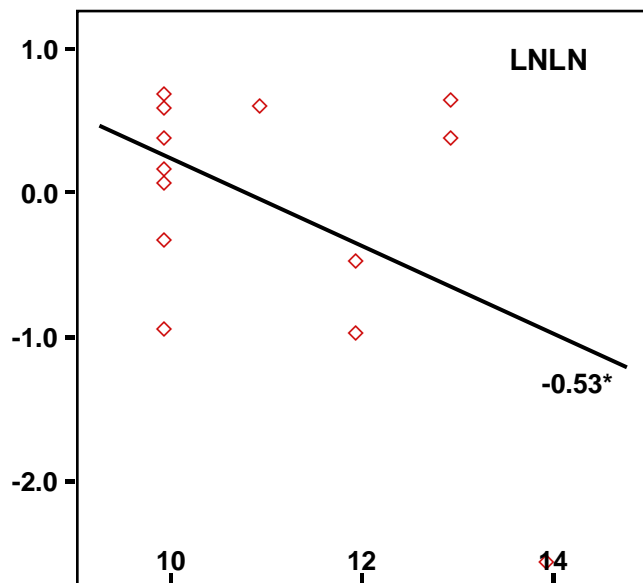


Figure 30f
Abbildung 30f

age of female / Alter des Weibchens

Determination of Copulation Duration

Bestimmung der Kopulationsdauer

For the investigation of the determination of copulation duration the second part of the model in figure 18 as given in figure 31 is to be analysed.

Für die Untersuchung des Zustandekommens der Kopulationsdauer wird der zweite Teil des Modelles in Abbildung 18 hinzugezogen, wie er in Abbildung 31 gezeigt ist.

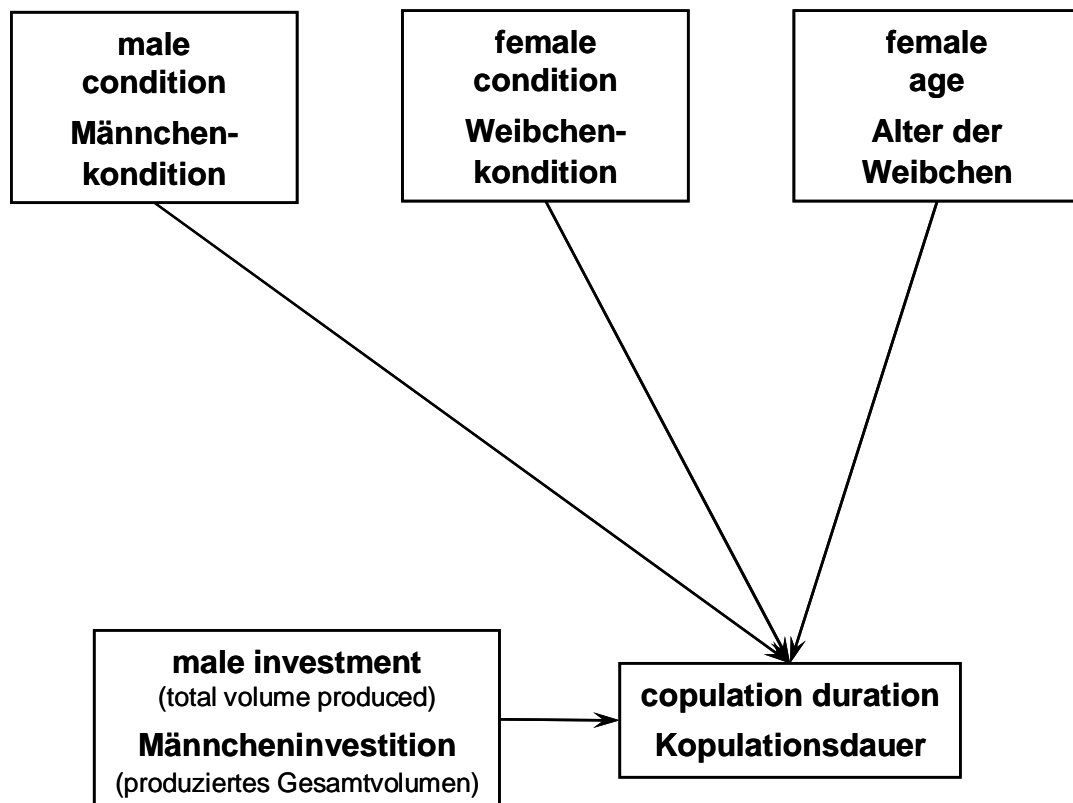


Figure 31: Determination of copulation duration by male and female traits, which are assumed to be signs of the individuals' quality.

Abbildung 31: Bestimmung der Kopulationsdauer durch Merkmale von Männchen und Weibchen, von denen angenommen wird, dass sie Anzeiger für die Qualität der Individuen sind.

The distributions of the total durations of the copulations throughout the experimental groups are given in figure 32.

Die Verteilungen der unbearbeiteten Kopulationsdauern in den experimentellen Gruppen sind in Abbildung 32 dargestellt.

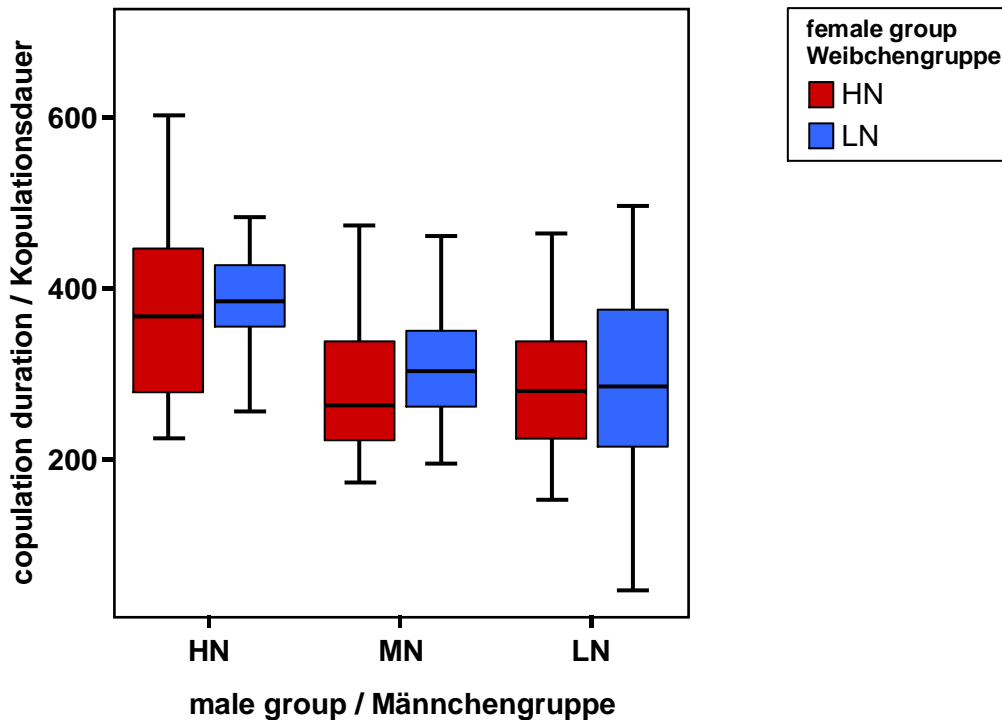


Figure 32: Distributions of total durations of copulations throughout the six experimental groups (LN = low nutrient, MN = medium nutrient, HN = high nutrient). Unit of measurement: minutes.

Abbildung 32: Verteilung der unbearbeiteten Kopulationsdauern in den verschiedenen Gruppen (HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt). Maßeinheit: Minuten.

The analysis of the model concerning the determination of copulation duration given in figure 31 follows the same procedure as the preceding analysis. The dependent variable copulation duration is square root transformed. Table 10 shows the results of ANOVA and ANCOVA. The tables are followed by the graphical representations of the means and the slopes which describe the strengths of the influences of the covariates on copulation duration (figures 33 and 34-36).

Bei der Auswertung des Modelles in Abbildung 31, das die Bestimmung der Kopulationsdauer beschreibt, wurde genauso verfahren wie in der vorangegangenen Analyse. Die abhängige Variable Kopulationsdauer ist wurzeltransformiert. Tabelle 10 zeigt die Ergebnisse von ANOVA und ANCOVA. Auf die Tabelle folgen die grafischen Darstellungen der Mittelwerte und der Steigungen, die die Stärke der Zusammenhänge zwischen den Kovariaten und der Kopulationsdauer beschreiben (Abbildungen 33 und 34-36).

Page 145

Table 10: Results corresponding to the model in figure 31 (determination of copulation duration). Intercepts and slopes (= interactions group:covariates) are given as the deviations from the reference value (in italics). Significance codes: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : significance levels of reference values and deviations; p_2 : significance levels of interactions (F-test).

- a) ANOVA (test on differences between the mean copulation durations in the single groups; in this case: intercepts = means)
- b) ANCOVA (test on differences between groups in the strength of the influence the covariates have on the duration of copulations)

Groups: HHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 145

Tabelle 10: Ergebnisse zu dem Modell in Abbildung 31 (Bestimmung der Kopulationsdauer). Achsenabschnitte und Steigungen (= Interaktionen Gruppe:Kovariaten) sind als die Abweichungen vom Referenzwert (kursiv) angegeben. Signifikanzen: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : Signifikanzniveaus der Referenzwerte und Abweichungen; p_2 : Signifikanzniveaus der Interaktionen (F-Test).

- a) ANOVA (Test auf Unterschiede in der mittleren Kopulationsdauer zwischen den Gruppen, hier: Achsenabschnitt = Mittelwert)
- b) ANCOVA (Test auf Unterschiede in der Strenge des Einflusses der Kovariaten auf die Kopulationsdauer zwischen den Gruppen)

Gruppen: HHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Table 10
Tabelle 10

a)	Estimate	SE	t	p ₁	b)	Estimate	SE	t	p ₁	p ₂ (df=5)	
Intercepts/Achsenabschnitte					intercepts/Achsenabschnitte						
<i>HNHN</i>	19.398	0.751	25.841	***	<i>HNHN</i>	17.360	3.398	5.108	***		
HNLN	0.113	1.107	0.102		HNLN	4.551	8.755	0.520			
MNHN	-2.220	1.076	-2.064	*	MNHN	-3.682	4.713	-0.781			
MNLN	-2.113	1.091	-1.937	.	MNLN	11.200	10.130	1.106			
LNHN	-2.485	1.091	-2.278	*	LNHN	-7.386	5.296	-1.394			
LNLN	-2.427	1.126	-2.156	*	LNLN	0.384	7.707	0.050			
					slopes/Steigungen						
					male condition/Männchenkondition						
					<i>HNHN</i>	-0.008	0.185	-0.048	}	F = 1.7 p = 0.129	
					HNLN	0.221	0.394	0.562			
					MNHN	-0.242	0.589	-0.411			
					MNLN	-0.571	0.559	-1.023			
					LNHN	0.009	0.329	0.028			
					LNLN	1.581	0.613	2.578	*		
					female condition/Weibchenkondition						
					<i>HNHN</i>	0.071	0.135	0.525	}	F = 2.3 p = 0.052	
					HNLN	-0.041	0.300	-0.136			
					MNHN	-0.119	0.173	-0.686			
					MNLN	0.869	0.392	2.214			*
					LNHN	-0.103	0.201	-0.515			
					LNLN	-0.667	0.311	-2.142	*		
					female age/Alter der Weibchen						
					<i>HNHN</i>	-0.080	0.303	-0.265	}	F = 1.2 p = 0.339	
					HNLN	-0.267	0.589	-0.453			
					MNHN	0.320	0.417	0.767			
					MNLN	-0.582	0.537	-1.084			
					LNHN	0.695	0.509	1.365			
					LNLN	-0.040	0.603	-0.066			
					volume/Volumen						
					<i>HNHN</i>	9.2e-06	5.5e-06	1.663	}	F = 1.5 p = 0.192	
					HNLN	-8.2e-06	1.5e-05	-0.535			
					MNHN	-8.4e-07	1.5e-05	-0.055			
					MNLN	2.4e-05	1.5e-05	1.619			
					LNHN	-1.8e-06	9.7e-06	-0.186			
					LNLN	3.6e-05	1.7e-05	2.056	*		
residual standard error: 3.357, df = 102 multiple R-Squared: 0.1065, adjusted R-squared: 0.06274 F _{5,102} = 2.433, p = 0.0398					residual standard error: 3.038, df = 78 multiple R-squared: 0.4403, adjusted R-squared: 0.2322 F _{29,78} = 2.116, p = 0.004793						

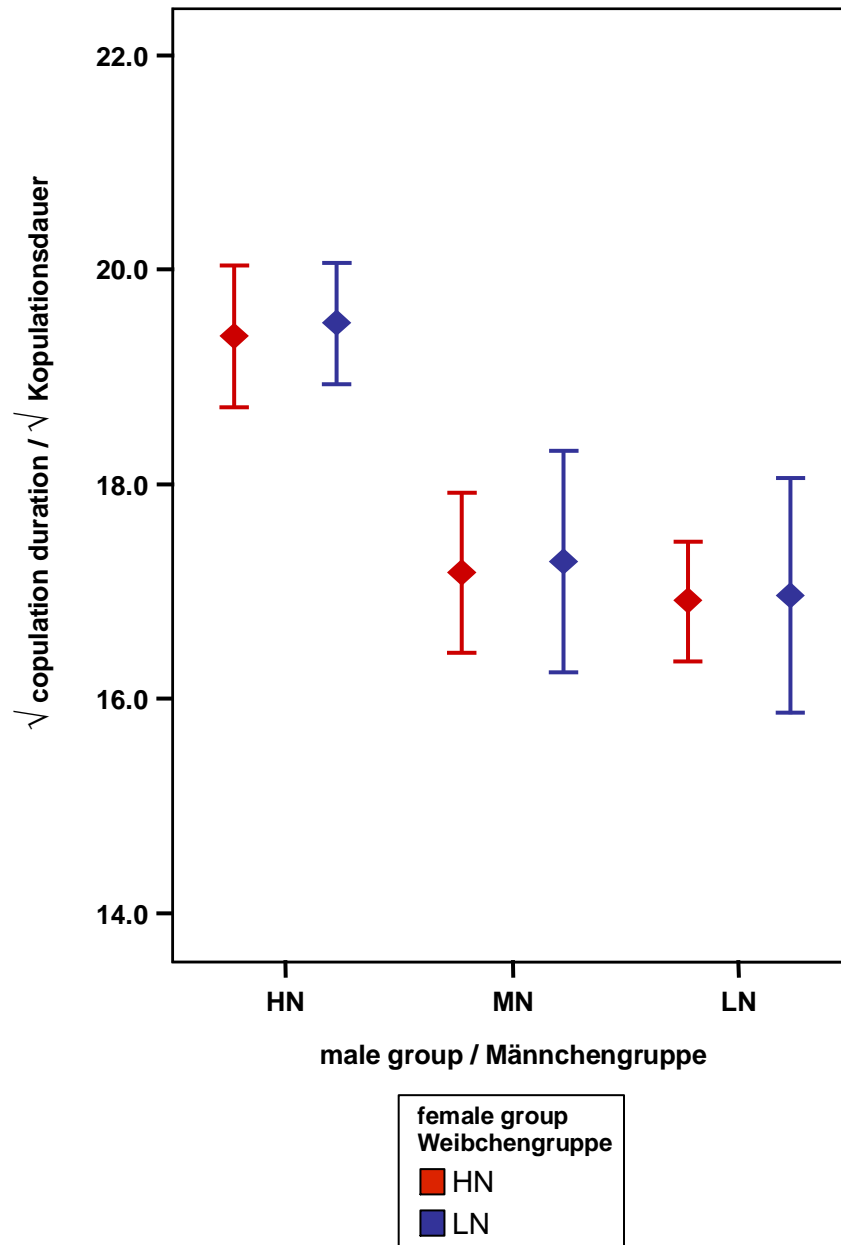


Figure 33: Means \pm SE of copulation durations in the experimental groups. The S-N-K test does not provide significant differences on the level of 0.05. HN = high nutrient, MN = medium nutrient, LN = low nutrient.

Abbildung 33: Mittelwerte \pm SE der Kopulationsdauern in den experimentellen Gruppen. Der S-N-K Test weist keine signifikanten Unterschiede auf einem Niveau von 0.05 aus. HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

Pages 148 and 149

Figure 34a-f: Influence of **male and female condition on copulation duration** in the six experimental groups. The duration of copulations is represented by the residuals of the regression of the copulation duration on female age, volume and male and female condition, respectively. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Pages 150 and 151

Figure 35a-f: Influence of **female age on copulation duration** in the six experimental groups. The duration of the copulations is represented by the residuals of the regression of the copulation duration on volume, male and female condition. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Pages 152 and 153

Figure 36a-f: Influence of the **invested volume on copulation duration** in the six experimental groups. The duration of the copulations is represented by the residuals of the regression of copulation duration on volume, male and female condition. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 148 und 149

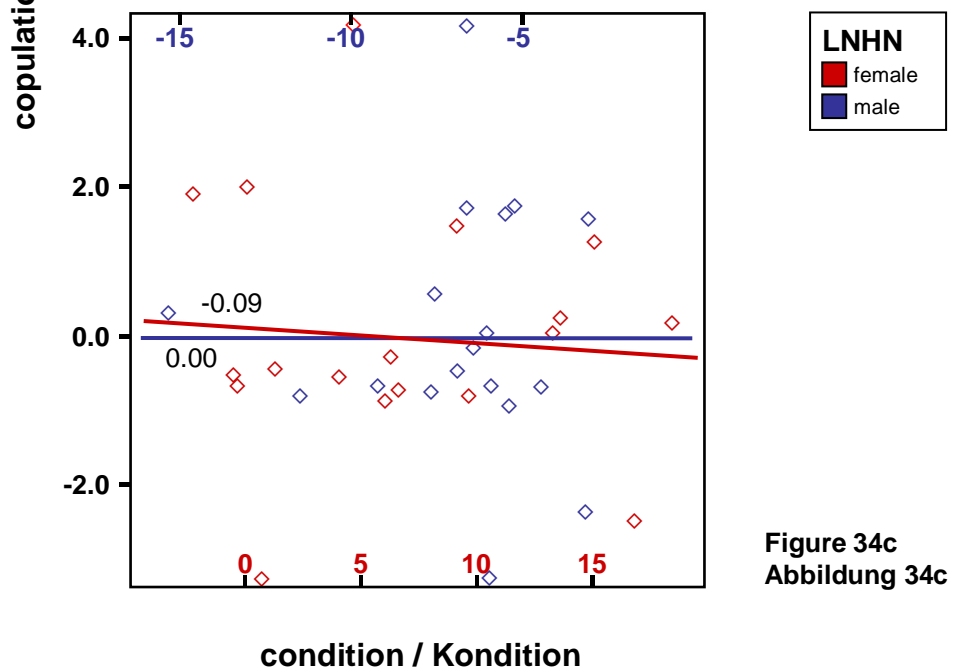
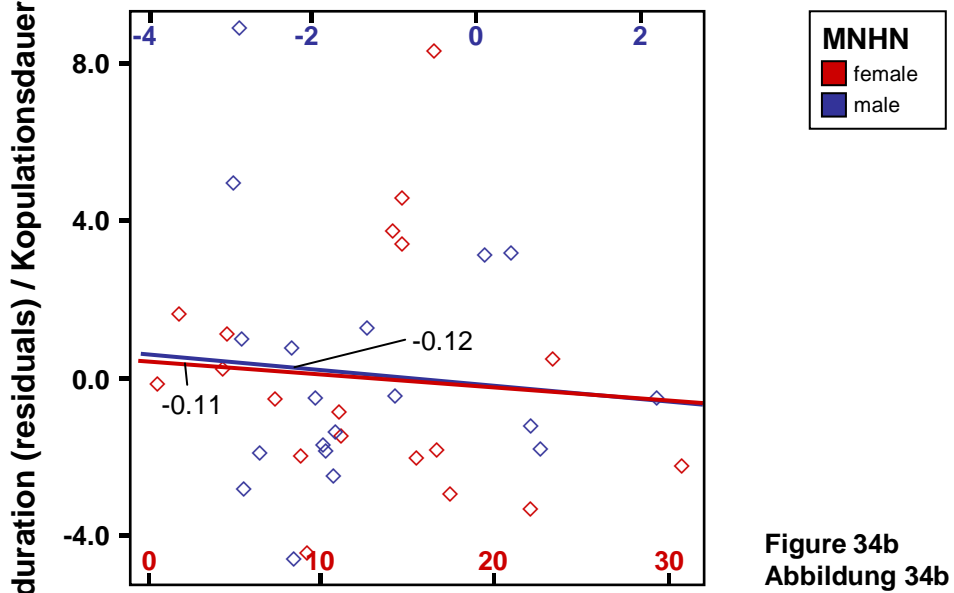
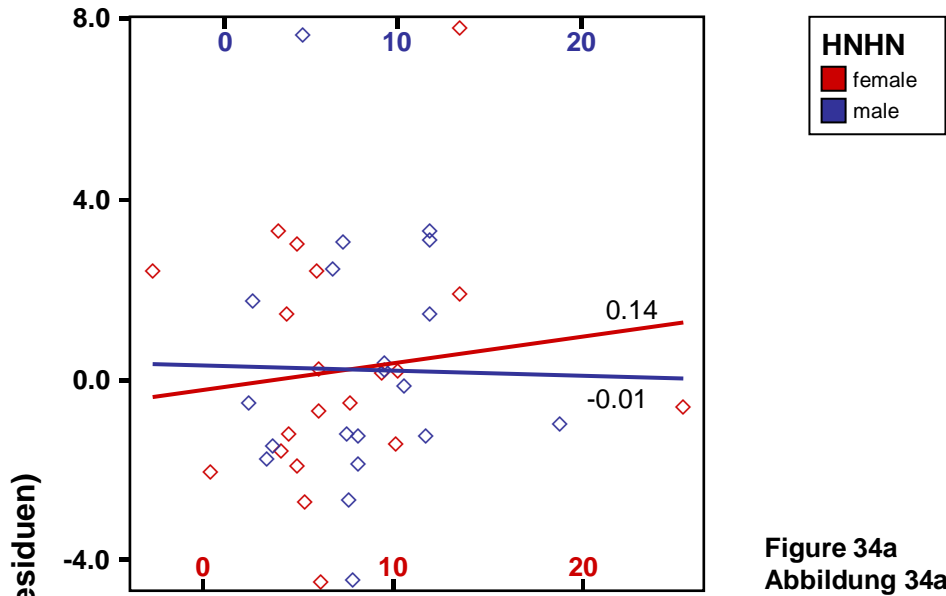
Abbildung 34a-f: Einfluss von **Männchen- und Weibchenkondition auf die Kopulationsdauer** in den sechs experimentellen Gruppen. Die Dauer der Kopulationen ist durch die Residuen der Regression der Kopulationsdauer auf das Alter der Weibchen, Volumen und die Männchen- bzw. Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Seite 150 und 151

Abbildung 35a-f: Einfluss des **Alters der Weibchen auf die Kopulationsdauer** in den sechs experimentellen Gruppen. Die Dauer der Kopulationen ist durch die Residuen der Regression der Kopulationsdauer auf Volumen, Männchen- und Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Seite 152 und 153

Abbildung 36a-f: Einfluss des **investierten Volumens auf die Kopulationsdauer** in den sechs experimentellen Gruppen. Die Dauer der Kopulationen ist durch die Residuen der Regression der Kopulationsdauer auf Volumen, Männchen- und Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.



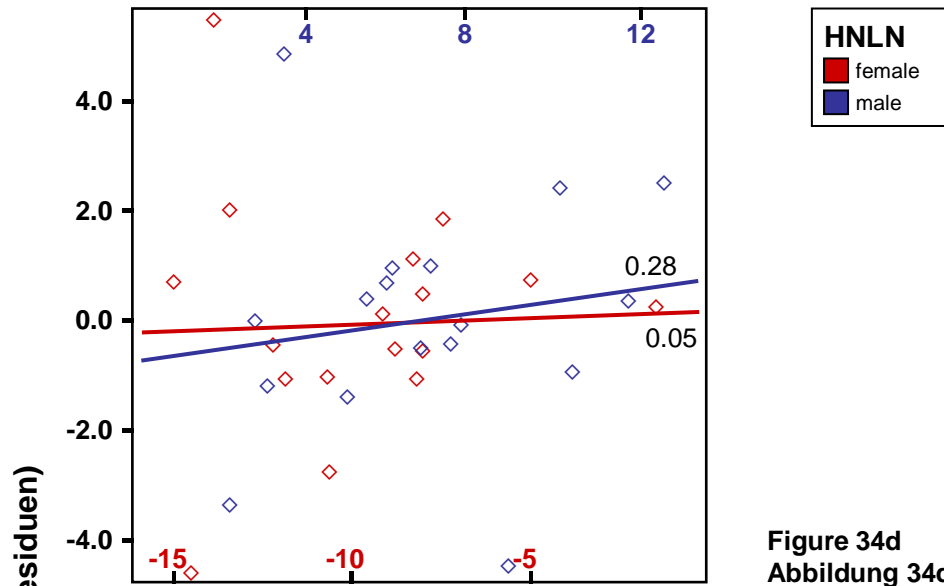


Figure 34d
 Abbildung 34d

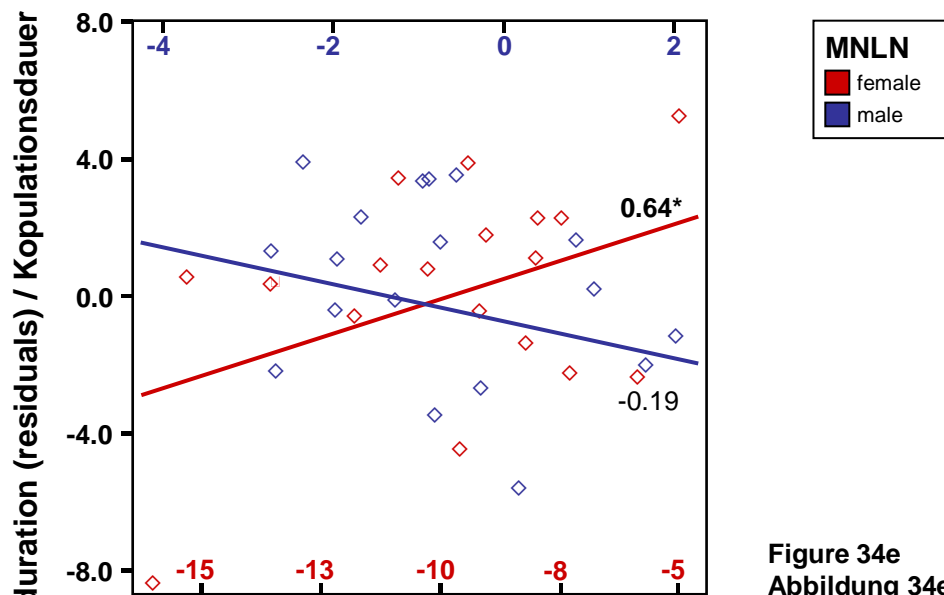


Figure 34e
 Abbildung 34e

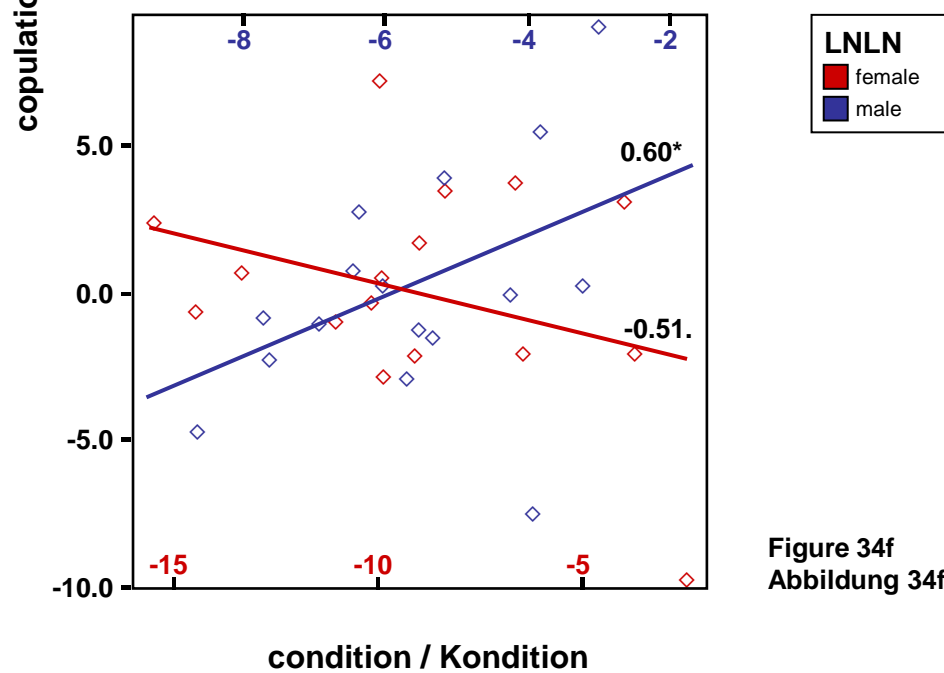


Figure 34f
 Abbildung 34f

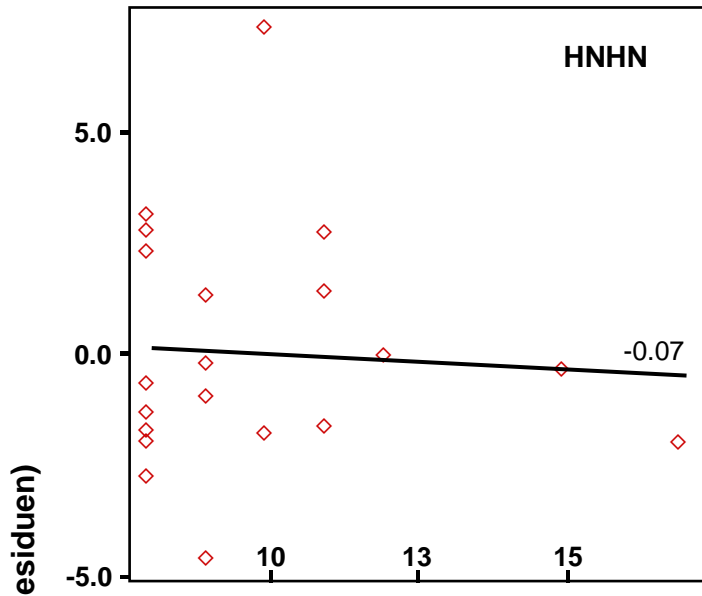


Figure 35a
Abbildung 35a

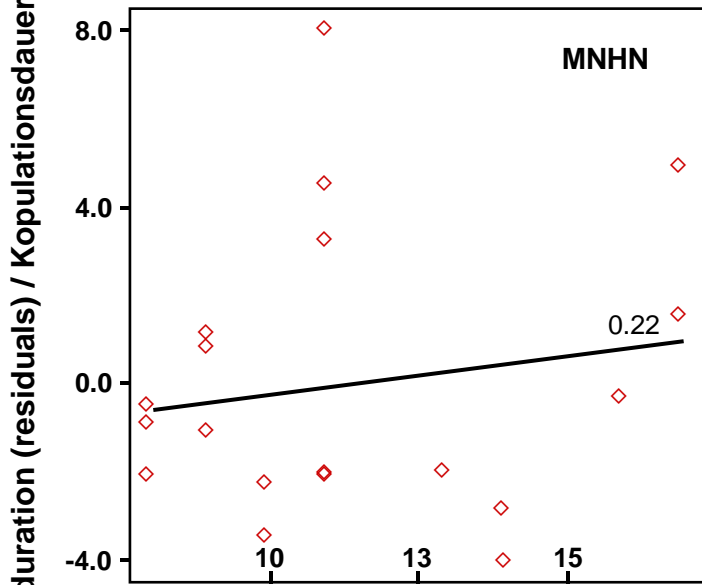


Figure 35b
Abbildung 35b

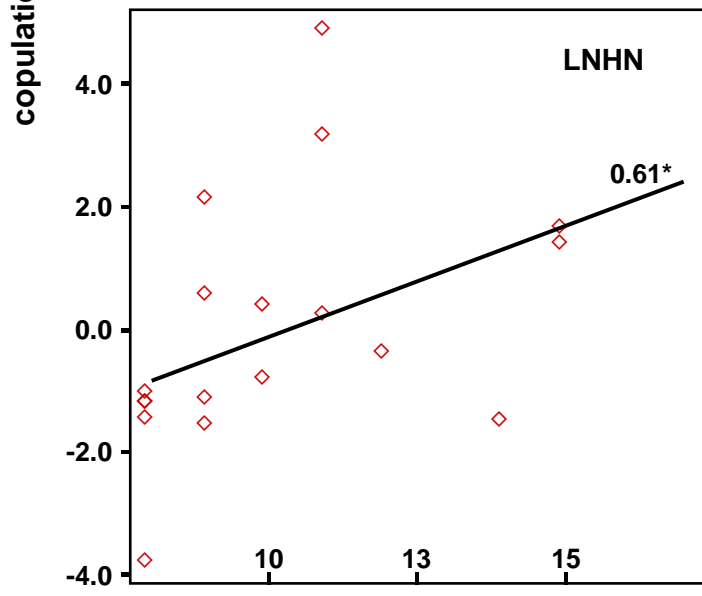


Figure 35c
Abbildung 35c

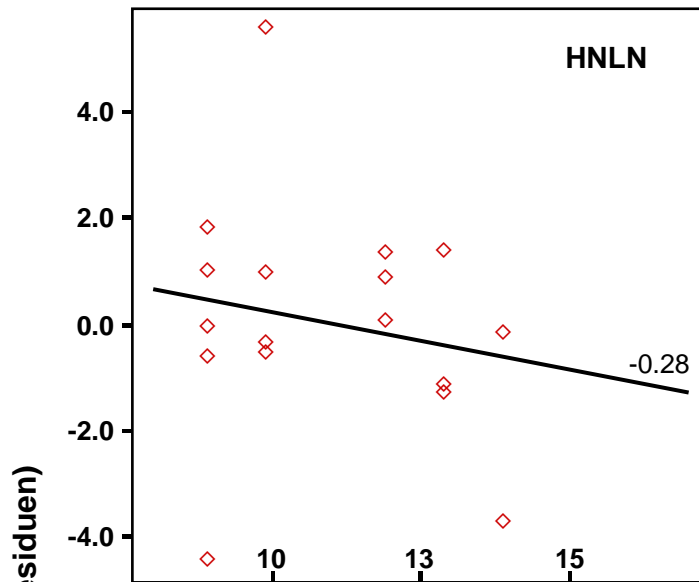


Figure 35d
Abbildung 35d

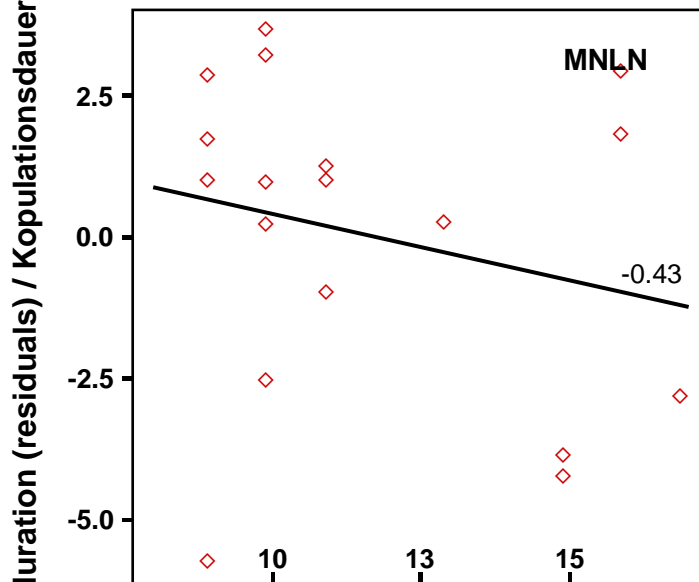


Figure 35e
Abbildung 35e

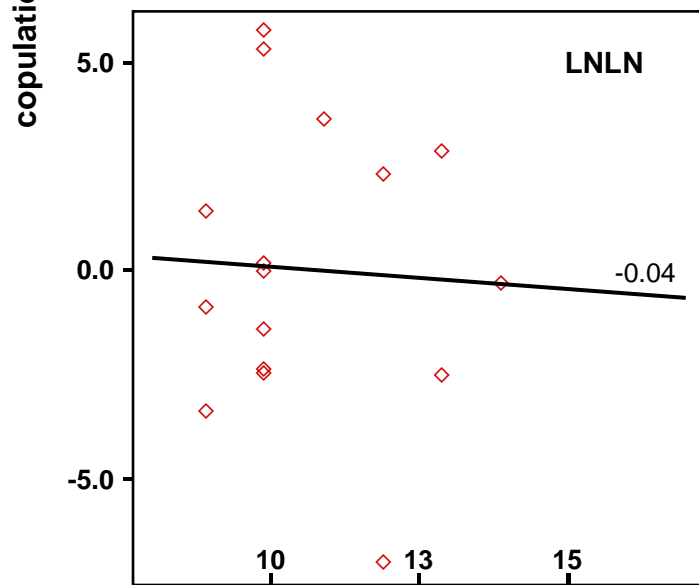


Figure 35f
Abbildung 35f

age of female / Alter des Weibchens

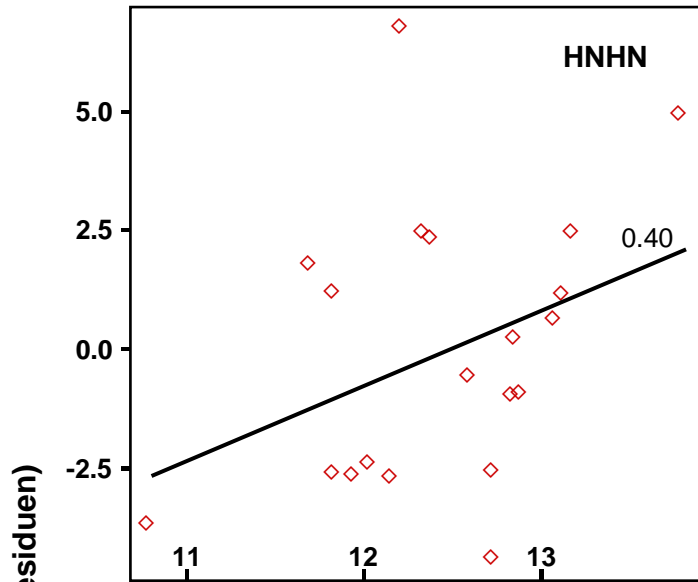


Figure 36a
Abbildung 36a

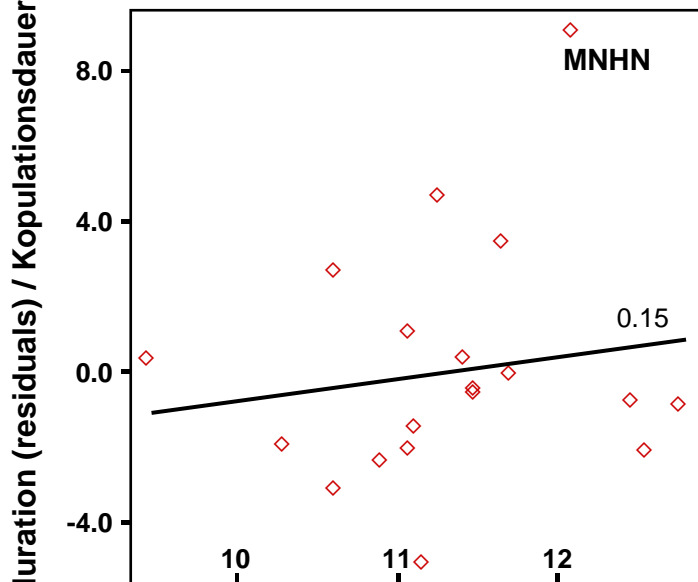


Figure 36b
Abbildung 36b

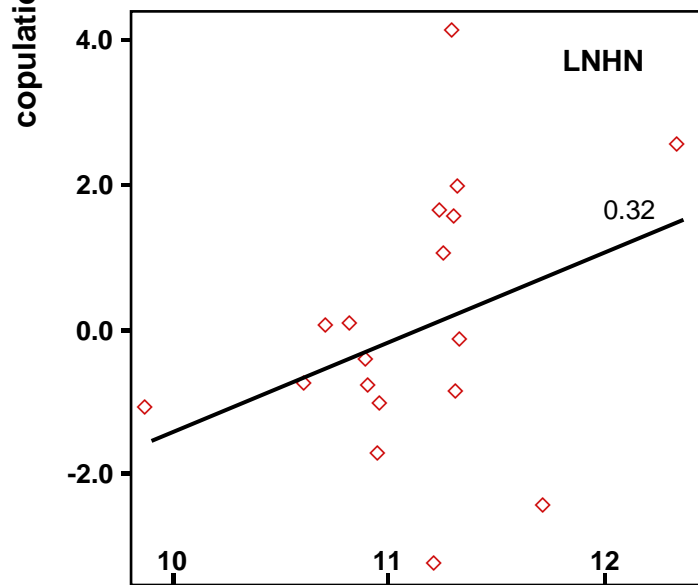


Figure 36c
Abbildung 36c

volume / Volumen

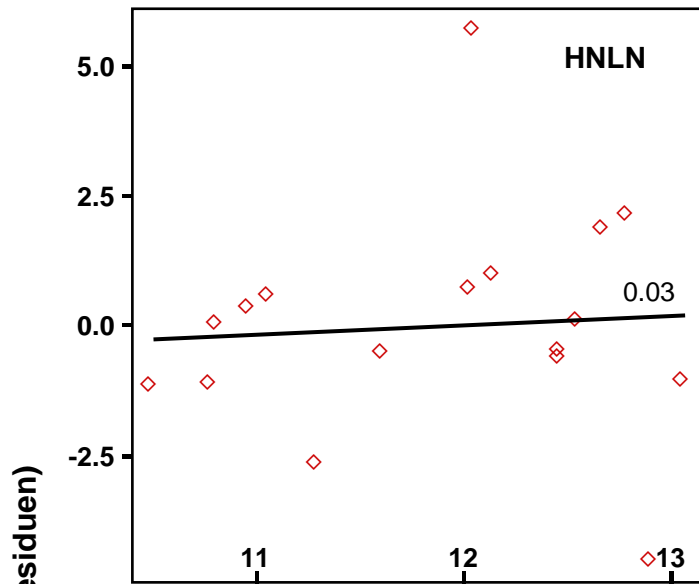


Figure 36d
Abbildung 36d

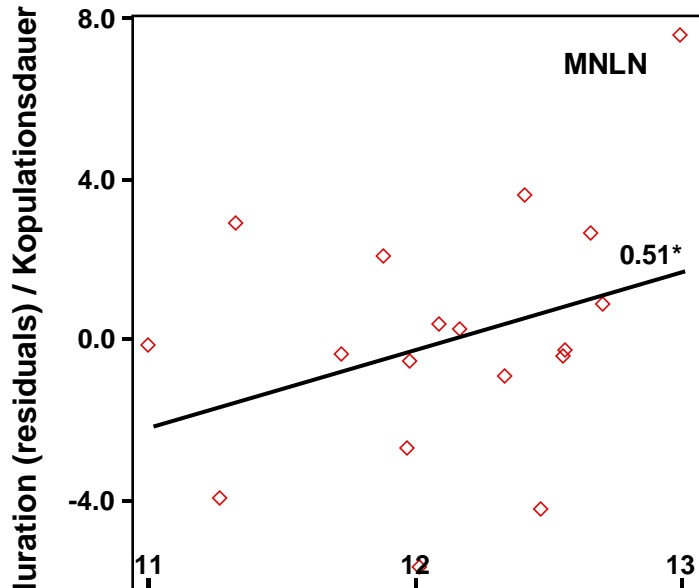


Figure 36e
Abbildung 36e

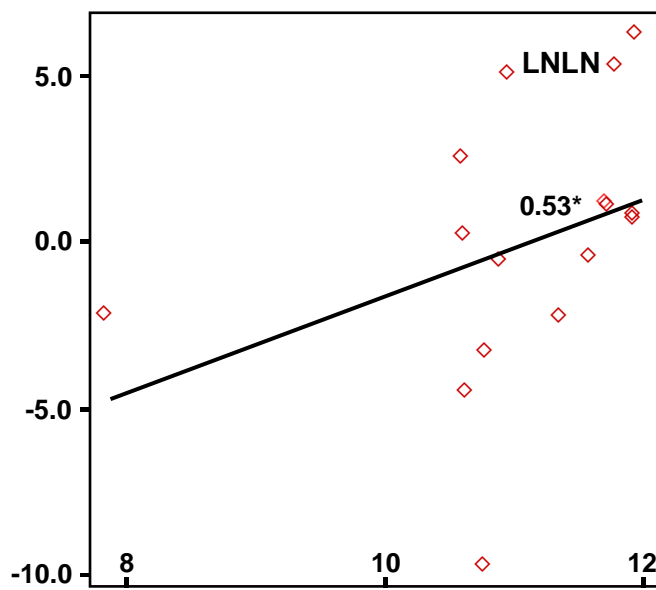


Figure 36f
Abbildung 36f

volume / Volumen

Both the ANOVA and the ANCOVA procedure show that the portion of explained variance in copulation duration due to the included variables is considerably low. The ANOVA procedure gives significant differences in the mean durations of copulations between the reference group (= HN males and HN females) and the groups involving MN and LN males. The S-N-K post hoc test, though, does not provide significant differences. The pattern of the mean copulation durations roughly follows the pattern of the mean invested volumes. The influence of the volume on copulation duration is generally positive but the estimates are significant in only two groups, which both involve LN females. There are no unique patterns the regression lines form with regard to the influence of male and female condition and female age. Only in the group of LN males meeting LN females the expected pattern of a positive effect of male condition combined with a negative effect of female condition occurs.

Sowohl die ANOVA wie auch die ANCOVA zeigen, dass die eingeführten Variablen nur einen geringen Anteil der Varianz in der Kopulationsdauer erklären. Die ANOVA weist für die mittleren Kopulationsdauern in den Gruppen der MN- und LN-Männchen signifikante Abweichungen vom Referenzwert (= HN-Männchen und HN-Weibchen) aus. Der S-N-K post hoc Test findet hingegen keine Gruppenunterschiede. Das von den Mittelwerten gebildete Muster folgt grob dem der mittleren übergebenen Volumina. Der Einfluss des Volumens auf die Kopulationsdauer ist in allen Gruppen positiv, aber nur in zwei Gruppen signifikant. Bei diesen Gruppen handelt es sich um solche, in denen LN-Weibchen verpaart wurden. Die Regressionslinien formen in Bezug auf die Bestimmung der Kopulationsdauer durch die Kondition der Männchen und Weibchen und das Alter der Weibchen kein einheitliches Muster. Nur in der Gruppe, in der LN-Männchen mit LN-Weibchen verpaart wurden, findet sich der erwartete positive Effekt der Männchenkondition zusammen mit einem negativen Effekt der Weibchenkondition.

Chapter V

Confirmatory Analysis of Experimental Data

Konfirmatorische Analyse der experimentellen Daten

Statistical Modeling with LISREL

Statistische Modellierung mit LISREL

The confirmatory analysis will be carried out in the form of a multigroup LISREL model which allows the simultaneous estimation of all parameters of the complete model given in figure 18. For such analyses the endogenous variables have to be multivariate normal. The results of the tests on multivariate skewness and multivariate kurtosis are given in table 11.

Die konfirmatorische Analyse wird in Form eines Multigruppen LISREL Modelles durchgeführt, das erlaubt sämtliche Parameter des vollständigen Modelles in Abbildung 18 simultan zu schätzen. Für diese Art der Analyse sollten die endogenen Variablen multivariat normalverteilt sein. Die Ergebnisse von Tests auf multivariate Schiefe und multivariate Kurtosis sind in Tabelle 11 aufgeführt.

Table 11: Results of the tests on multivariate skewness and kurtosis (MARDIA 1985 and MARDIA & FOSTER 1983, as given in BOLLEN 1989) for all experimental groups, number of variables: 2.

Tabelle 11: Ergebnisse der Tests auf multivariate Schiefe und Kurtosis (MARDIA 1985 und MARDIA & FOSTER 1983, wie beschrieben von BOLLEN 1989) für alle sechs Versuchsgruppen, Anzahl Variablen: 2.

	Skewness Schiefe				Kurtosis Kurtosis		
	$H_0: \beta_{1,p} = 0$				$H_0: \beta_{2,p} = p(p+2),$		
	where p is the number of variables						
	N	$b_{1,p}$	$W(b_{1,p})$	p_1	$b_{2,p}$	$W(b_{2,p})$	p_2
HNHN	20	1.84	0.88	0.188	9.24	1.23	0.110
HNLN	17	1.00	-0.22	0.588	6.78	0.08	0.470
MNHN	19	4.81	2.73	0.003	11.38	1.86	0.031
MNLN	18	0.64	-0.69	0.755	6.41	-0.23	0.592
LNHN	18	6.66	3.24	0.001	12.61	2.09	0.018
LNLN	16	1.18	-0.09	0.536	6.52	-0.05	0.520

In the groups of MN and LN males paired with HN females skewness and kurtosis are significant. Following SHIPLEY (2000a) tests involving variances and covariances as in SEM are more sensitive to kurtosis than to skewness. There is no uniform transformation to reduce kurtosis that could be applied to the data of all groups. Thus, as all data sets are put together in one model and homogeneity should be given, the analysis has been done using the untransformed variables accepting that the breach of the normality assumption might cause inaccuracy in the parameter estimates and model fit statistics.

Kurtosis und Schiefe sind in den Gruppen der MN- und LN-Männchen, die mit HN-Weibchen verpaart wurden, signifikant. Den Angaben von SHIPLEY (2000a) zufolge reagieren Tests, die auf Varianzen und Kovarianzen beruhen, empfindlicher auf Kurtosis als auf Schiefe. Es gibt keine einheitliche Transformation, die auf alle Gruppen zur Reduzierung der Kurtosis angewendet werden könnte. Da aber alle Gruppen in einem Modell vereint werden, wurde, um die Homogenität der Daten zu gewährleisten, auf jegliche Transformation verzichtet und damit mögliche Ungenauigkeiten in Parameterschätzung und Anpassungsgüte akzeptiert.

Estimation with the Maximum Number of free Parameters

Schätzung mit der maximalen Anzahl freier Parameter

As mentioned above the model used for the simultaneous estimation of the parameters is a LISREL multigroup model. Due to identification problems (see KELLOWAY 1998 or SHIPLEY 2000 for a short introduction to the subject) it has been reduced to a modern path model, in which measurement errors have not been included. Means and intercepts have been left out of the model because the sample sizes are not sufficient for a reliable estimation of these additional parameters. For the comparison with the results of the R models in the first computation of the SEM model all parameters describing relationships have been estimated. The resulting parameter estimates are given in table 12 together with the estimates drawn from the ANCOVA results. In the table the within group standardised LISREL estimates, which correspond to the standardised ANCOVA estimates, are given together with the common metric standardised LISREL estimates, which are more suitable for the comparison between groups (JÖRESKOG & SÖRBOM 1996).

Wie oben schon erwähnt, wurde für die simultane Schätzung der Parameter ein multigruppen LISREL Modell verwendet. Wegen Identifikationsproblemen (siehe KELLOWAY 1998 oder SHIPLEY 2000 für eine kurze Einführung zu diesem Thema) ist das Modell zu einem modernen Pfadmodell reduziert worden, in dem Messfehler nicht berücksichtigt werden. Mittelwerte und Achsenabschnitte wurden nicht in die Berechnung einbezogen, weil die Stichprobengrößen für eine zuverlässige Schätzung dieser zusätzlichen Parameter nicht ausreichen. Für den Vergleich mit den Ergebnissen der R Modelle sind in einem ersten Durchlauf alle Parameter, die Beziehungen zwischen den Variablen beschreiben, errechnet worden. Die erhaltenen Parameterschätzer sind zusammen mit den aus den ANCOVA Ergebnissen errechneten Schätzern in Tabelle 12 aufgeführt. In der Tabelle sind die innerhalb einer Gruppe standardisierten LISREL Schätzer, die den standardisierten ANCOVA Schätzern entsprechen, zusammen mit den auf eine einheitliche Skala standardisierten LISREL Schätzern gegeben. Diese sind für einen Vergleich der Gruppen besser geeignet (JÖRESKOG & SÖRBOM 1996).

Table 12: Comparison of the standardised parameter estimates resulting from the SEM and R analyses of the model in figure 18. In the SEM columns the within group standardised solution is given first, the common metric solution is given underneath. Significant values are given bold. Significance levels: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females. → = influence, ♀ = female condition, ♂ = male condition, ♀age = female age, vol = volume invested, dur = copulation duration.

Table 12: Vergleich der standardisierten Parameterschätzer aus den SEM und R Analysen des Modelles in Abbildung 18. In den SEM-Spalten ist die innerhalb der Gruppe standardisierte Lösung als erstes aufgeführt, darunter die einheitlich skalierte Lösung. Signifikante Werte sind fett gedruckt. Signifikanzniveaus: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen. → = beeinflusst, ♀ = Weibchenkondition, ♂ = Männchenkondition, ♀age = Alter der Weibchen, vol = investiertes Volumen, dur = Kopulationsdauer.

	♂→vol		♀→vol		♀age→vol		vol→dur		♂→dur		♀→dur		♀age→dur	
	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA
HNHN	0.11	0.19	0.01	-0.21	0.08	0.13	0.39*	0.40	-0.05	-0.01	0.15	0.14	-0.07	-0.07
	0.10		0.02		0.11		0.27*		-0.03		0.14		-0.07	
HNLN	0.66*	0.62*	-0.17	-0.16	-0.21	-0.22	0.08	0.03	0.23	0.28	-0.01	0.05	-0.22	-0.28
	0.52*		-0.24		-0.25		0.06		0.15		-0.01		-0.22	
MNHN	0.44*	0.43.	0.04	0.02	0.26	0.23	0.17	0.15	-0.16	-0.12	-0.08	-0.11	0.19	0.22
	0.53*		0.02		0.14		0.26		-0.30		-0.06		0.16	
MNLN	0.11	0.07	0.51*	0.47	-0.79*	-0.87*	0.60*	0.51*	-0.24*	-0.19	0.52*	0.64*	-0.35	-0.43
	0.15		0.69*		-0.51*		0.95*		-0.54*		1.13*		-0.36	
LNHN	0.31*	0.53.	0.18	0.02	0.16	0.29	0.35*	0.32	-0.02	0.00	-0.12	-0.09	0.60*	0.61*
	0.34*		0.18		0.20		0.20*		-0.01		-0.07		0.42*	
LNLN	-0.29*	-0.15	0.46.	0.60*	-0.13	-0.53*	0.48*	0.53*	0.66*	0.60*	-0.45	-0.51.	-0.02	-0.04
	-0.28*		0.40.		-0.12		0.97*		1.25*		-0.79		-0.04	

Model Adaptation according to the Hypothesised Scenarios

Modellanpassung in Übereinstimmung mit den Ausgangshypothesen

In LISREL models there are different possibilities to set parameter constraints. In general the assumption of two variables having no relationship is one of them because it means not more than fixing the value of the corresponding estimate to zero. In multigroup models it is also possible to set constraints across groups what means to add the assumption that these parameters have the same value in the groups involved.

At the beginning of this section hypotheses about the determination of the invested volume were elaborated. Table 13 gives the constraints that were set according to the hypotheses and assigns abbreviations that will be used to label the corresponding models in the following tables. The results of the model tests are given in tables 14 to 16. Explanations will be given in the following text. In the analyses the age of the females is included as control variable on which no constraints have been set.

LISREL Modelle bieten mehrere Möglichkeiten die Berechnung von Parametern einzuschränken. Schon die Annahme, dass zwischen zwei Variablen keine Beziehung besteht, ist eine solche Einschränkung. Denn dies bedeutet nichts anderes als vorauszusetzen, dass der Wert des entsprechenden Schätzers null beträgt. In Multigruppen Modellen ist es außerdem möglich, Parameterschätzer gleichzusetzen, das heißt anzunehmen, dass diese Parameter in den beteiligten Gruppen den gleichen Wert haben.

Am Beginn dieses Abschnittes sind Hypothesen über die Bestimmung des investierten Volumens aufgestellt worden. Tabelle 13 zeigt wie die zu den Hypothesen gehörigen Einschränkungen in verschiedenen Modellen umgesetzt wurden und ordnet diesen Abkürzungen zu, die in den folgenden Tabellen verwendet werden, um die Modelle zu kennzeichnen. Die Ergebnisse der Modellprüfung finden sich schließlich in den Tabellen 14 bis 16. Erklärungen werden im folgenden Text gegeben. In die Analysen wurde das Alter der Weibchen als Kontrollvariable mit einbezogen, die Schätzung der entsprechenden Parameter aber nicht eingeschränkt.

Page 159

Table 13: Constraints set in the multigroup LISREL models according to the hypotheses on the determination of the invested volume. Parameter estimates that are not mentioned are unconstrained and thus estimated freely. The assigned abbreviations will be used in the following tables. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females. → = influence, ♀ = female condition, ♂ = male condition.

Seite 159

Tabelle 13: Einschränkungen, die entsprechend der Hypothesen über die Bestimmung des investierten Volumens in den LISREL Multigruppen Modellen verwendet werden. Parameterschätzer, die nicht erwähnt werden unterliegen keinen Einschränkungen und wurden frei geschätzt. Die zugeordneten Abkürzungen werden in den folgenden Tabellen weiter verwendet. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen. → = beeinflusst, ♀ = Weibchenkondition, ♂ = Männchenkondition.

Table 13
Tabelle 13

assumption made for volume invested Annahme über investiertes Volumen	constraints Einschränkungen	in model in Modell
males in high condition are choosy	♂ → volume = 0 in HNLN ♀ → volume = 0 in HNHN, MNHN, LNHN, MNLN, LNLN	A
Männchen in hoher Kondition sind wählerisch	♂ → Volumen = 0 in HNLN ♀ → Volumen = 0 in HNHN, MNHN, LNHN, MNLN, LNLN	
males in low condition are choosy	♂ → volume = 0 in MNLN, LNLN ♀ → volume = 0 in HNHN, MNHN, LNHN, HNLN	B
Männchen in geringer Kondition sind wählerisch	♂ → Volumen = 0 in MNLN, LNLN ♀ → Volumen = 0 in HNHN, MNHN, LNHN, HNLN	
males in medium condition are choosy	♂ → volume = 0 in MNLN ♀ → volume = 0 in HNHN, MNHN, LNHN, HNLN, LNLN	C
Männchen in mittlerer Kondition sind wählerisch	♂ → Volumen = 0 in MNLN ♀ → Volumen = 0 in HNHN, MNHN, LNHN, HNLN, LNLN	

The hypotheses on the determination of the volume invested by males have been translated into constraints as follows: For experimental groups in which the males are considered to be choosy the parameter describing the relationship between the males' condition and the invested volume has been fixed to zero while the same parameter for the females' condition is estimated. For experimental groups in which males are considered to be not choosy it is done vice versa. Male condition is assumed to have an influence on the volume while the parameter describing the relationship between female condition and volume is fixed to zero. For groups in which males met HN females a sole influence of male condition on volume is assumed because in these choosy individuals would also maximise their investment.

The LISREL program has a built-in check on the admissibility of the iteratively estimated parameters (see JÖRESKOG & SÖRBOM 1996). Non-admissibility simply means that parameters adopt values they cannot have e.g. negative error variances. This often occurs when the model fits the data badly. The program provides a variety of tests for the model fit. To evaluate the fit of the different models the Maximum Likelihood Chi-square statistic (basing on the normal theory weighted least squares chi-square, see JÖRESKOG & SÖRBOM 1996), the CAIC (Consistent Akaike Information Criterion, AKAIKE 1987, BOZDOGAN 1987; see KELLOWAY 1998) and the RMSEA (Root Mean Square Error of Approximation, STEIGER 1990, BROWNE & CUDECK 1993; see SHIPLEY 2000a) have been chosen. The Maximum Likelihood statistic has been explained in the introduction, therefore at this point shall only be revised that the corresponding test of approximate fit bases on the null hypothesis that the model is correct. Thus, models that achieve p-values lower than the chosen significance level have to be rejected. In this study p-values that exceed 0.1 are considered as a considerable fit. The RMSEA is another measure of approximate fit. BROWNE and CUDECK (1993) recommend that the value of the RMSEA should be lower or equal to 0.05. The corresponding test in LISREL adopts this rule as null hypothesis. The CAIC at last is a parsimonious fit index. It is not expected to have a specified value and therefore can only be used to compare competing models. The model accomplishing the smallest CAIC is then considered to be the best one.

The first row in table 14 gives the fit statistics for the completely unconstrained

Die Hypothesen über die Bestimmung des von den Männchen investierten Volumens sind wie folgt in Modelleinschränkungen umgesetzt worden: In experimentellen Gruppen, in denen die Männchen als wählerisch betrachtet werden, ist der Parameter, der die Beziehung zwischen der Männchenkondition und dem Volumen beschreibt, auf null gesetzt, während der entsprechende Parameter für die Weibchenkondition frei geschätzt wird. In Gruppen, in denen die Männchen als nicht wählerisch betrachtet werden, ist in umgekehrter Weise verfahren worden. Es wird angenommen, dass die Männchenkondition einen Einfluss auf das Volumen hat, während der Parameter, der die Beziehung zwischen Weibchenkondition und Volumen beschreibt auf null gesetzt ist. In den Gruppen, in denen die Männchen auf HN-Weibchen trafen, wird ein alleiniger Einfluss der Männchenkondition auf das Volumen angenommen, da hier auch wählerische Individuen immer maximal investieren.

Bei der Schätzung von Modellen mit LISREL führt das Programm automatisch einen Test auf die Zulässigkeit der iterativ geschätzten Parameter durch (siehe JÖRESKOG & SÖRBOM 1996). Nicht zulässige Parameter sind z.B. negative Fehlervarianzen. Solche nicht zulässigen Werte treten häufig auf, wenn Modell und Daten nur sehr schlecht zueinander passen. Das Programm berechnet eine Vielzahl von Tests auf die Anpassungsgüte des Modelles. Zur Abschätzung der Güte der verschiedenen Modelle sind die Maximum Likelihood Chi²-Statistik (basierend auf dem normal theory weighted least squares Chi², siehe JÖRESKOG & SÖRBOM 1996), das CAIC (Consistent Akaike Information Criterion, AKAIKE 1987, BOZDOGAN 1987; siehe KELLOWAY 1998) und der RMSEA (Root Mean Square Error of Approximation, STEIGER 1990, BROWNE & CUDECK 1993; siehe SHIPLEY 2000a) verwendet worden. Die Maximum Likelihood Statistik ist in der Einleitung erklärt worden, so dass an dieser Stelle nur noch einmal daran erinnert werden soll, dass der dazugehörige Test auf die angenäherte Anpassungsgüte auf der Null Hypothese beruht, dass das Modell korrekt ist. Daher müssen Modelle, die einen p-Wert unter dem gewählten Signifikanzniveau aufweisen, abgelehnt werden. In diesem Falle werden p-Werte, die 0.1 überschreiten als ausreichende Anpassungsgüte betrachtet. Der RMSEA ist ein weiteres Maß für die angenäherte Anpassungsgüte. BROWNE und CUDECK (1993) empfehlen, dass dieser

model, the parameter estimates of which have been given in table 12. It is followed by the statistics of a model, in which all relationships between male and female condition and male investment are fixed to zero. This fully constrained model is needed for comparison tests that will be explained later. The squared multiple correlations, which are the measures for the proportion of explained variance in an endogenous variable provided by LISREL are given in table 16.

Testwert kleiner oder gleich 0.05 sein sollte. Der entsprechende Test in LISREL verwendet diese Empfehlung als Null Hypothese. Das CAIC schließlich ist ein parsimonischer Anpassungsindex. Es nimmt keine Werte in einem spezifizierten Bereich an, sondern kann nur zum Vergleich alternativer Modelle genutzt werden. Das Modell, für das das CAIC den kleineren Wert ausweist, wird als das bessere betrachtet.

Die erste Zeile in Tabelle 14 zeigt die Anpassungsgüte für das frei geschätzte Modell, dessen Parameterschätzer in Tabelle 12 aufgeführt sind. Darauf folgt die Statistik für ein Modell, in dem alle Beziehungen zwischen Männchen- und Weibchenkondition und dem investierten Volumen auf null gesetzt sind. Dieses maximal eingeschränkte Modell wird für Vergleichstests gebraucht, die später erklärt werden. Die quadrierten multiplen Korrelationen, die LISREL als Maß für den Anteil der erklärten Varianz der endogenen Variablen ausgibt, sind in Tabelle 16 aufgeführt.

Table 14: Model fit of the multigroup models describing the different hypotheses drawn about the determination of the invested volume. For the explanation of abbreviations and the corresponding constraints see table 13. For further explanations see text.

Tabelle 14: Anpassungsgüte der Multigruppen Modelle, die die verschiedenen Hypothesen beschreiben, die über die Bestimmung des investierten Volumens aufgestellt wurden. Die Bedeutung der Abkürzungen und die in den Modellen eingesetzten Parameter-einschränkungen können Tabelle 13 entnommen werden. Weitere Erklärungen im Text.

model/Modell	CAIC	RMSEA	p_{RMSEA}	X^2	df	p
unconstrained / uneingeschränkt	442.28	0.000	0.76	10.43	14	0.73
fully constrained / max. eingeschränkt	392.93	0.086	0.35	29.27	26	0.30
A	421.17	0.100	0.32	23.43	20	0.27
B	410.54	0.000	0.91	12.79	20	0.89
C	411.54	0.000	0.87	13.79	20	0.84

The given fit measures provide the means for a first model evaluation. As all models have a chi-squared p-value higher than 0.1 none has to be rejected. Judged by the chi-squared statistics the models B and C provide the best fit values.

Models that are nested within in each other can be compared with a test on significant differences in their chi-squared statistics. In the case of SEM a model is nested within another when it contains less parameter constraints than the original model. Releasing constraints causes a decrease in the number of degrees of freedom and a change in the chi-squared value. The difference in the chi-squared statistics is asymptotically distributed as a chi-squared variate with a number of degrees of freedom equal to the difference between the numbers of degrees of freedom of the nested models (see SHIPLEY 2000a). For the behalf of a test like this the fully constrained model that is given in table 14 has been calculated. In this model all parameters describing relationships between male and female condition and volume have been fixed to zero. Therefore, using the test to compare the fully constrained model with models A to C and the unconstrained model means to check whether the freed parameters are significantly different from zero. As this test series contains 4 tests the significance level has to be adjusted to 0.0125. The results of the procedure are given in table 15. Compared to the fully constrained model only model B provides a significant difference in the chi-squared statistics on the chosen significance level. This model also provides the best model fit and is widely in agreement with the results of the ANCOVA and the pattern that the parameters form in the unconstrained model. Model C, however, reaches nearly the same fit.

Die angegebenen Maße für die Anpassungsgüte ermöglichen eine erste Modell-evaluation. Da alle Modelle einen χ^2 p-Wert über 0.1 aufweisen muss keines zurückgewiesen werden. Die Modelle B und C erreichen, gemessen an der χ^2 -Statistik, die besten Anpassungswerte.

Modelle, die ineinander verschachtelt sind (*nested models*), können mit einem Test auf einen signifikanten Unterschied in ihren χ^2 -Statistiken verglichen werden. Im Falle des SEM sind Modelle verschachtelt, wenn eins weniger Parametereinschränkungen enthält als das andere. Das Entfernen von Einschränkungen verursacht eine Abnahme der Zahl der Freiheitsgrade und eine Veränderung des χ^2 -Wertes. Die Änderung in der χ^2 -Statistik ist asymptotisch wie eine χ^2 -Variate mit einer Anzahl Freiheitsgraden verteilt, die der Differenz der Freiheitsgrade der zu vergleichenden Modelle entspricht (siehe SHIPLEY 2000a). Um einen solchen Test durchzuführen, ist das maximal eingeschränkte Modell berechnet worden. In diesem sind alle Parameter, die Beziehungen zwischen der Kondition der Männchen und Weibchen und dem Volumen beschreiben, gleich null gesetzt. Daher bedeutet die Anwendung des Tests für einen Vergleich des maximal eingeschränkten Modelles mit den Modellen A bis C und dem uneingeschränkten Modell zu überprüfen, ob die freigesetzten Parameter sich signifikant von null unterscheiden. Die Testreihe enthält vier Tests, darum wird das Signifikanzniveau auf 0.0125 korrigiert. Die Ergebnisse sind in Tabelle 15 aufgeführt. Im Vergleich zum maximal eingeschränkten Modell verbessert sich nur bei Modell B die χ^2 -Statistik so stark, dass der Unterschied auf dem gewählten Niveau signifikant ist. Dieses Modell liefert auch die beste Anpassungsgüte und stimmt mit den Ergebnissen der ANCOVA und dem Muster der Parameter aus dem uneingeschränkten Modell am weitesten überein. Modell C erreicht jedoch nahezu den gleichen Wert.

Table 15: Results of the comparison tests. Δ = difference between fully constrained model and model in question. Significance level: $0.05 : 4 = 0.0125$.

Tabelle 15: Ergebnisse der Vergleichstests. Δ = Differenz zwischen maximal eingeschränktem Modell und Vergleichsmodell. Signifikanzniveau: $0.05 : 4 = 0.0125$.

model/Modell	X ²	df	ΔX^2	Δdf	p
fully constrained / max. eingeschränkt	29.27	26			
unconstrained / uneingeschränkt	10.43	14	18.84	12	0.093
A	23.43	20	5.84	6	0.441
B	12.79	20	16.48	6	0.011
C	13.79	20	15.48	6	0.017

Table 16 shows the proportions of explained variance of the total variance (Squared Multiple Correlations, SMC) in the two endogenous variables volume invested and copulation duration. At this point shall be recorded that in many groups the dependent variables are badly explained. In accordance with the results of the tests on model fit in the group of HN males meeting LN females the SMC for volume decreases when male choosiness is assumed. In the group of MN males mated with LN females the volume SMC decreases when the males are assumed to be not choosy. The same is the case for LN males with LN females (model A).

In Tabelle 16 sind die Anteile der erklärten Varianz (Squared Multiple Correlations, SMC) an der Gesamtvarianz der endogenen Variablen aufgeführt. An dieser Stelle soll festgehalten werden, dass diese in vielen Gruppen sehr gering sind. In Übereinstimmung mit den Tests auf die Anpassungsgüte steht, dass in der Gruppe der HN-Männchen, die mit LN-Weibchen verpaart wurden, der SMC für das Volumen abnimmt, wenn angenommen wird, dass die Männchen wählerisch sind. In der Gruppe der MN-Männchen, die auf LN-Weibchen trafen, nimmt der Volumen-SMC ab, wenn die Männchen als nicht wählerisch betrachtet werden. Das gleiche ist der Fall für die LN-Männchen, die mit LN-Weibchen kopulierten (Modell A).

Table 16: Squared multiple correlations for the different scenarios. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Tabelle 16: Quadrierte multiple Korrelationen für die verschiedenen Szenarien. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

model Modell	HNHN	HNLN	MNHN	MNLN	LNHN	LNLN	endogenous variable endogene Variable
unconstrained / uneingeschränkt	0.02 0.18	0.55 0.14	0.26 0.09	0.35 0.70	0.20 0.50	0.16 0.39	volume / Volumen duration / Dauer
fully constrained / max. eingeschränkt	0.01 0.18	0.09 0.12	0.10 0.12	0.22 0.66	0.07 0.50	0.00 0.47	volume / Volumen duration / Dauer
A	0.02 0.18	0.09 0.12	0.26 0.09	0.22 0.64	0.18 0.51	0.00 0.46	volume / Volumen duration / Dauer
B	0.02 0.18	0.52 0.14	0.26 0.09	0.36 0.72	0.18 0.51	0.10 0.46	volume / Volumen duration / Dauer
C	0.02 0.18	0.52 0.14	0.26 0.09	0.36 0.49	0.18 0.51	0.00 0.46	volume / Volumen duration / Dauer

Chapter VI

Timing of Choice

Zeitpunkt der Wahl

Conventional Analysis

Konventionelle Analyse

The males of the Middle European scorpionflies deliver the first salivary mass at different points in time. *P. vulgaris* and *P. communis* males hand over the first mass very shortly before or even after the initiation of copulations while the males of the other species including *P. alpina* have to present the first gift before females allow them to copulate. For *P. germanica* and *P. alpina* where males produce several gifts this means that choosiness by the amount of saliva can take place before or during copulation. This chapter presents an additional analysis in which the investment of males is divided into the first salivary mass produced during the pairing prelude and the subsequent salivary masses produced during copulation. As in the previous chapters the data are first analysed using ANCOVA models the graphical representations of which are given together with the tables containing the results of the statistical tests. Table 17 shows the corresponding correlation matrix.

Die Männchen der mitteleuropäischen Skorpionsfliegen übergeben das erste Sekret zu verschiedenen Zeitpunkten. Die Männchen von *P. vulgaris* und *P. communis* tun dies sehr kurz vor oder nach der Einleitung der Kopulation, die Männchen der anderen Arten einschließlich *P. alpina* produzieren das erste Geschenk im Verlauf der Paarungseinleitung. Für *P. alpina* und *P. germanica*, deren Männchen mehrere Sekrete in einer Kopulation übergeben, bedeutet dies, dass Wählerischeit anhand der Sekretmenge sowohl vor wie auch während der Kopulation stattfinden kann. Dieses Kapitel enthält eine zusätzliche Analyse, bei der zwischen dem ersten Sekret, das während der Paarungseinleitung sezerniert wird, und den folgenden Sekreten, die im Laufe der Kopulation übergeben werden, unterschieden wird. Wie in den vorangegangenen Kapiteln werden die Daten zunächst mittels ANCOVA Modellen untersucht. Die grafischen Darstellungen der Modelle gehen den Tabellen mit den Ergebnissen der Tests voraus. Tabelle 17 zeigt die entsprechende Korrelationsmatrix.

Table 17: Correlation matrix of the variables used in the following analyses. Bold with *: correlations significant on the 0.05 level. Vol. = volume, sub = subsequent, SM = salivary mass. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Tabelle 17: Korrelationsmatrix der in den folgenden Analysen verwendeten Variablen. Fett mit *: auf dem 0.05 Niveau signifikante Korrelationen. Vol. = Volumen, ff. = folgende. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

		male condition	female condition	female age	vol. 1. SM	vol. sub. SM
		Männchen-kondition	Weibchen-kondition	Weibchen-alter	Volumen 1. Sekret	Volumen ff. Sekrete
female condition Weibchenkondition	HNHN	-0.280				
	HNLN	0.154				
	MNHN	-0.215				
	MNLN	-0.077				
	LNHN	-0.061				
	LNLN	0.545*				
female age Weibchenalter	HNHN	-0.005	0.348			
	HNLN	0.026	0.563*			
	MNHN	0.121	0.435			
	MNLN	-0.178	0.672*			
	LNHN	-0.074	0.641*			
	LNLN	0.064	0.244			
vol. 1. SM Vol. 1. Sekret	HNHN	0.306	-0.028	0.211		
	HNLN	0.268	-0.098	-0.433		
	MNHN	0.110	-0.164	-0.006		
	MNLN	0.344	-0.127	-0.272		
	LNHN	0.345	0.301	0.388		
	LNLN	0.004	0.448	-0.067		
vol. sub. SM Vol. ff. Sekrete	HNHN	-0.019	0.022	0.001	0.131	
	HNLN	0.678*	-0.159	0.021	-0.115	
	MNHN	0.434	0.130	0.342	-0.088	
	MNLN	0.087	0.014	-0.389	-0.023	
	LNHN	0.220	0.215	0.157	0.563*	
	LNLN	-0.080	0.063	-0.009	0.468	
duration Dauer	HNHN	-0.049	0.148	0.018	0.093	0.398
	HNLN	0.271	-0.109	-0.241	0.028	0.347
	MNHN	-0.044	0.046	0.190	-0.333	0.320
	MNLN	-0.095	0.285	-0.243	-0.091	0.791*
	LNHN	0.044	0.367	0.622*	0.410	0.426
	LNLN	0.382	0.027	-0.107	-0.067	0.544*

Determination of the Volume of the First Salivary Mass

Bestimmung des Volumens des ersten Sekretropfens

If males assess the quality of the female before copulation, choosy individuals might adjust the volume of the first salivary mass to it, thus exerting a kind of premating choice. Premating choice in females with regard to the volume of the gift presented can only be the decision between acceptance and rejection of the partner and therefore cannot be detected with the procedure used here. The model tested in the ANCOVA is given in figure 37.

Wenn die Männchen die Qualität der Weibchen vor der Kopulation abschätzen, könnten wählerische Individuen das Volumen des ersten Sekretes an diese anpassen und so eine Form der präkopulatorischen Wahl anwenden. Präkopulatorische Wahl anhand des Volumens des ersten Geschenkes kann bei den Weibchen nur eine Entscheidung zwischen Akzeptanz und Abweisung des Partners sein und wird daher von dem hier verwendeten Verfahren nicht erfasst. Das getestete Modell ist in Abbildung 37 dargestellt.

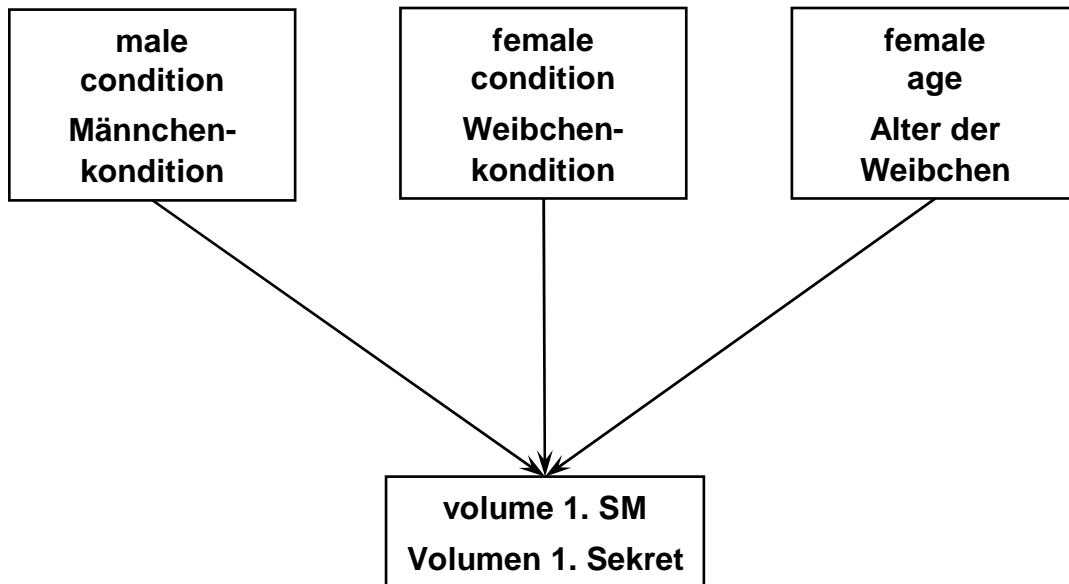


Figure 37: Determination of the volume of the first salivary mass by male and female traits, which are assumed to be signs of the individuals' quality.

Abbildung 37: Bestimmung des Volumens des ersten Sekretes durch Merkmale von Männchen und Weibchen, von denen angenommen wird, dass sie Anzeiger für die Qualität der Individuen sind.

Figure 38 shows the distributions of the original volumes of the salivary masses produced first for each of the experimental groups. For the ANCOVA the dependent variable has been transformed with the natural logarithm to reduce skewness.

Abbildung 38 zeigt die Verteilungen der unveränderten Volumina des ersten Sekrete für die einzelnen Gruppen. Für die ANCOVA ist die abhängige Variable mit dem natürlichen Logarithmus transformiert worden, um die Schiefe zu reduzieren.

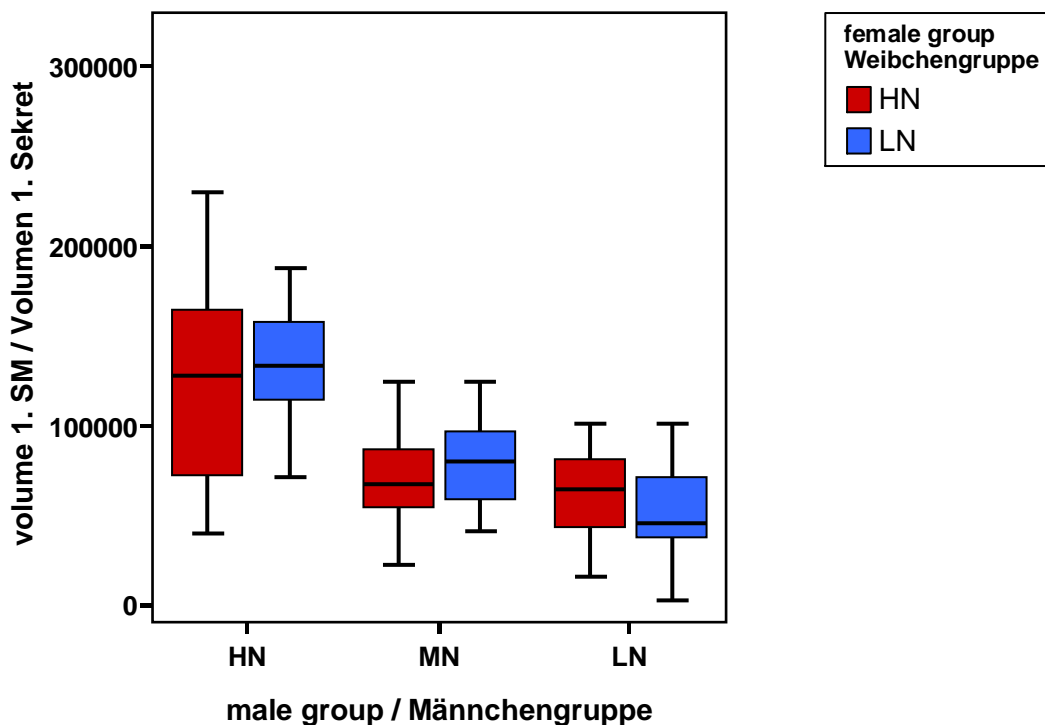


Figure 38: Distributions of the volumes of the salivary masses produced first by males throughout the six experimental groups. Unit of measurement: cubic pixel. SM = salivary mass, HN = high nutrient regime, MN = medium nutrient regime, LN = low nutrient regime.

Abbildung 38: Verteilungen der Volumina der vor der Kopulation produzierten Sekrete in den sechs experimentellen Gruppen. Maßeinheit: Kubikpixel. HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

The differences between the mean volumes of the first salivary mass have been investigated using a simple ANOVA model that involves the groups as random factor (see table 18a). Post hoc the S-N-K test has been used to detect significant differences between the means of all groups (see figure 39). For the computation of the ANCOVA male and female condition and female age have been added as covariates together with the corresponding group:covariate interactions (see table 18b). The estimated slopes and the standardised regression coefficients are given together with the results of the analysis of the volume of the subsequent salivary masses in figures 43-44.

Zur Untersuchung der Unterschiede zwischen den für die einzelnen Gruppen gemittelten Volumina der ersten Sekretropfen ist eine einfache ANOVA gerechnet worden, die nur die Gruppen als Zufallsfaktor einbezieht (siehe Tabelle 18a). Post hoc fand der S-N-K Test Anwendung, um signifikante Unterschiede zwischen allen Gruppen zu erfassen (siehe Abbildung 39). Für die Berechnung der ANCOVA sind die Kondition der Männchen und Weibchen und das Alter der Weibchen als Kovariaten und die dazugehörigen Gruppe:Kovariate Interaktionen in das Modell aufgenommen worden (siehe Tabelle 18b). Die graphische Darstellung der geschätzten Steigungen und der standardisierten Regressionskoeffizienten ist mit den Ergebnissen der Analyse des Volumens der folgenden Sekrete in den Abbildungen 43-44 zusammengefasst.

Page 170

Table 18: Results of the ANOVA and ANCOVA analyses corresponding to the model in figure 37 (determination of the volume of the salivary mass presented first by males). Intercepts and slopes (=interactions group:covariates) are given as the deviations from the reference value (in italics). Significance codes: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : significance values of reference values and deviations, p_2 : significance values of interactions (F-Test).

- ANOVA (test on differences between the mean volumes produced in the single groups; in this case: intercepts = means)
- ANCOVA (test on differences between groups in the strength of the influence the covariates have on the volume)

Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 170

Tabelle 18: ANOVA- und ANCOVA-Ergebnisse zu dem Modell in Abbildung 37 (Bestimmung des Volumens des ersten Sekretropfens). Achsenabschnitte und Steigungen (=Interaktionen Gruppe:Kovariaten) sind als die Abweichungen vom Referenzwert (kursiv) angegeben. Signifikanzniveaus: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : Signifikanzen der Referenzwerte und Abweichungen; p_2 : Signifikanzen der Interaktionen (F-Test).

- ANOVA (Test auf Unterschiede zwischen den Gruppen im mittleren Volumen; hier: Achsenabschnitte = Mittelwerte)
- ANCOVA (Test auf Unterschiede zwischen den Gruppen in der Stärke des Einflusses der Kovariaten auf das Volumen)

Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Table 18
Tabelle 18

a)	Estimate	SE	t	p ₁	b)	Estimate	SE	t	p ₁	p ₂ (df = 5)
intercepts/Achsenabschnitte					intercepts/Achsenabschnitte					
<i>HNHN</i>	11.641	0.119	98.148	***	<i>HNHN</i>	10.995	0.511	21.532	***	
HNLN	0.160	0.175	0.916		HNLN	2.140	1.307	1.637		
MNHN	-0.551	0.170	-3.242	**	MNHN	0.138	0.702	0.197		
MNLN	-0.410	1.172	-2.378	*	MNLN	1.038	1.190	0.872		
LNHN	-0.689	1.172	-3.998	***	LNHN	-0.590	0.812	-0.727		
LNLN	-0.974	0.178	-5.472	***	LNLN	3.771	1.149	3.282	**	
					slopes/Steigungen					
					male condition/Männchenkondition					
					<i>HNHN</i>	0.032	0.029	1.116		F = 0.9 p > 0.100
					HNLN	-0.015	0.049	-0.301		
					MNHN	-0.004	0.085	-0.048		
					MNLN	0.028	0.088	0.315		
					LNHN	0.048	0.050	0.962		
					LNLN	-0.148	0.094	-1.572		
					female condition/Weibchenkondition					
					<i>HNHN</i>	-0.001	0.021	-0.043		F = 3.5 p < 0.010
					HNLN	0.025	0.047	0.539		
					MNHN	-0.004	0.027	-0.162		
					MNLN	0.021	0.057	0.366		
					LNHN	0.000	0.032	0.007		
					LNLN	0.175	0.046	3.777	***	
					female age/Alter der Weibchen					
					<i>HNHN</i>	0.039	0.048	0.814		F = 3.8 p < 0.010
					HNLN	-0.149	0.091	-1.642		
					MNHN	-0.033	0.065	-0.513		
					MNLN	-0.087	0.074	-1.174		
					LNHN	0.068	0.080	0.856		
					LNLN	-0.335	0.095	-3.538	***	
residual standard error: 0.5304, df = 102 multiple R-squared: 0.3542, adjusted R-squared: 0.3225 F _{5,102} = 11.19, p = 1.305e-08					residual standard error: 0.4802, df = 84 multiple R-squared: 0.5640, adjusted R-squared: 0.4446 F _{23,84} = 4.725, p = 7.571e-08					

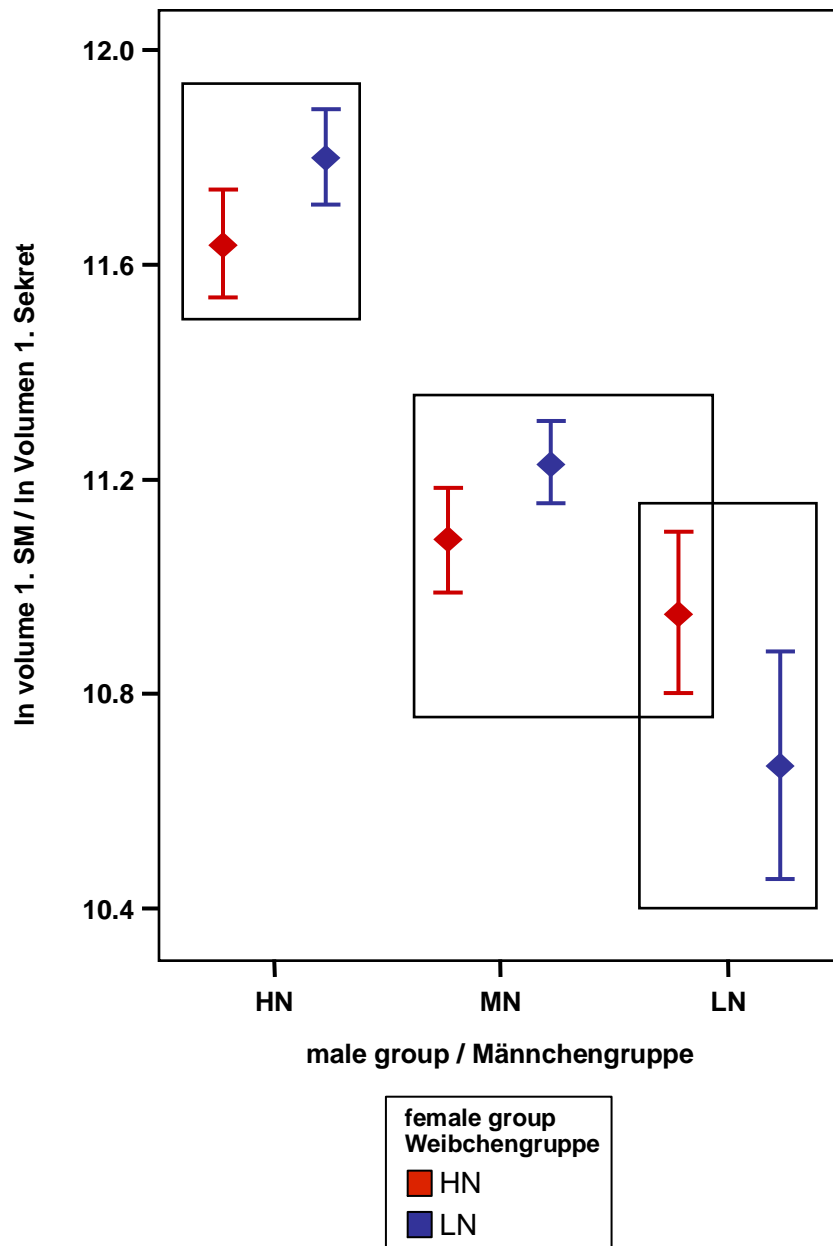


Figure 39: Means \pm SE of the volumes of the salivary masses produced first by males in the experimental groups. Boxes show subsets given by the S-N-K test on the significance level of 0.05. SM = salivary mass, HN = high nutrient regime, MN = medium nutrient regime, LN = low nutrient regime.

Abbildung 39: Mittelwerte \pm SE der Volumina des ersten von den Männchen produzierten Sekrettröpfens in den experimentellen Gruppen. Die Rahmen umschließen die Untergruppen, die vom S-N-K Test auf einem Signifikanzniveau von 0.05 gebildet werden. HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

In both ANOVA and ANCOVA nearly the same proportion of variance in the volume of the salivary mass produced first by males is explained as in the analysis including the total volume. The pattern formed by the means is also consistent indicating an influence of male condition while there are no significant differences between the mean volumes of first salivary masses that males of the same nutrient level produced for females in low and high condition. With regard to the interactions this analysis points toward a stronger influence of female quality as it was the case when the total investment was used as dependent variable. Despite of this the pattern formed by the slopes differs. The standardised regression coefficients and their significance values will be given and discussed together with the estimates of the LISREL model.

Sowohl in der ANOVA wie auch in der ANCOVA ist das Volumen des ersten Sekretes ebenso gut erklärt wie in den Analysen, die das Gesamtvolumen betrafen. Das Muster der Mittelwerte stimmt auch weitgehend überein und weist auf einen Einfluss der Männchenkondition hin, während sich die mittleren Volumina des ersten Sekretes, den Männchen aus der gleichen Ernährungsgruppe an HN- und LN-Weibchen übergeben, sich nicht signifikant unterscheiden. Hinsichtlich der Interaktionen übertrifft der Einfluss der Weibchenqualität den der Männchenkondition, wie es auch schon bei der Analyse des Gesamtvolumens der Fall war. Das Steigungsmuster ist jedoch unterschiedlich. Die standardisierten Regressionskoeffizienten werden zusammen mit den Schätzern aus dem LISREL Modell nochmals gegeben und diskutiert.

Determination of the Volume of the Subsequent Salivary Masses

Bestimmung des Volumens der folgenden Sekrete

The analysis of the determination of the volume of the salivary masses that males deliver during copulations follows the same procedure as that applied in the previous paragraph. The assumed causal structure is given in figure 40. The distributions of the unchanged volumes of the subsequent salivary masses in the six groups are given in figure 41. For the linear models the volume as dependent variable has been transformed with the natural logarithm. Table 19 presents the results of the ANOVA and ANCOVA models. Figure 42 shows the mean volumes together with the results of the S-N-K test. This is followed by the summary graphical representation of the slopes and the corresponding regression coefficients estimated in this and the previous analysis (figures 43-44).

Bei der Untersuchung der Bestimmung des Volumens der Sekrete, die die Männchen während der Kopulation produzierten, fanden die gleichen Verfahren wie im vorangegangenen Abschnitt Anwendung. Die angenommene Kausalstruktur ist in Abbildung 40, die Verteilungen der unveränderten Volumina in den einzelnen Gruppen in Abbildung 41 dargestellt. Für die linearen Modelle ist das Volumen der folgenden Sekrete als abhängige Variable mit dem natürlichen Logarithmus transformiert worden. Tabelle 19 enthält die Ergebnisse von ANOVA und ANCOVA gefolgt von Abbildung 42, die die Gruppenmittelwerte zusammen mit dem Ergebnis des S-N-K Tests zeigt. Darauf folgt die zusammenfassende Darstellung der in dieser und in der vorangegangenen Analyse geschätzten Steigungen zusammen mit den standardisierten Regressionskoeffizienten (Abbildungen 43-44).

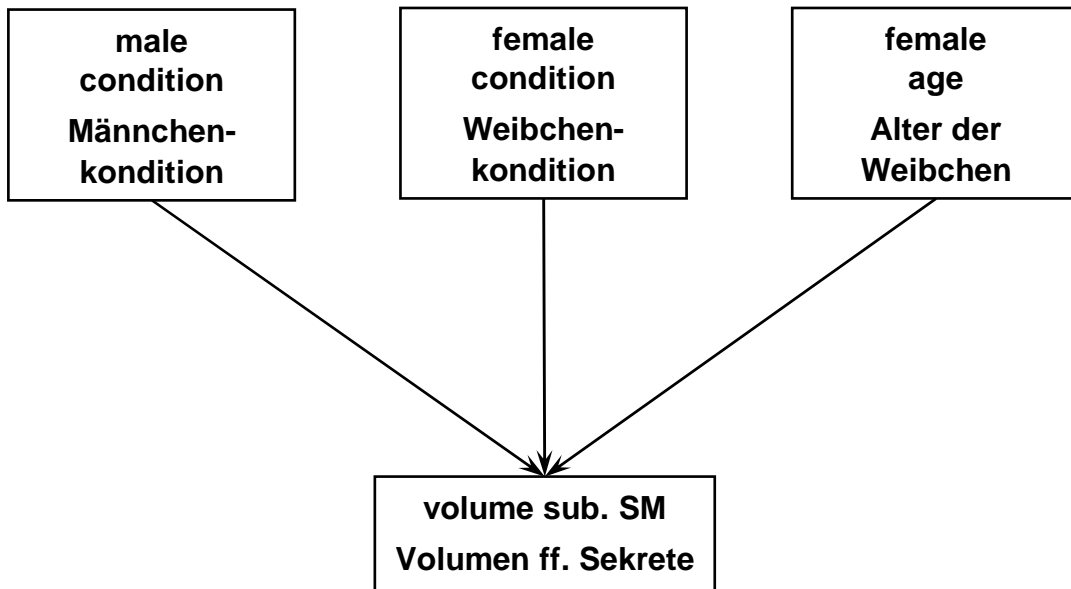


Figure 40: Determination of the volume of the subsequent salivary masses produced during copulation by male and female traits, which are assumed to be signs of the individuals' quality.

Abbildung 40: Bestimmung der folgenden Sekrete, die das Männchen während der Kopulation produziert, durch Merkmale von Männchen und Weibchen, von denen angenommen wird, dass sie Anzeiger für die Qualität der Individuen sind.

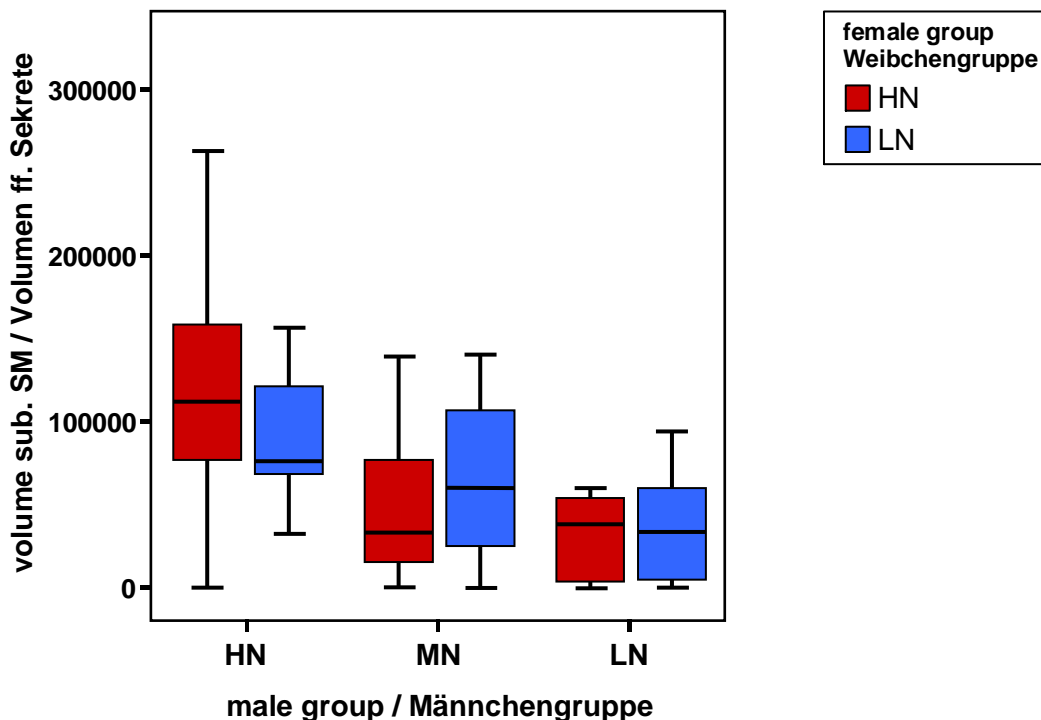


Figure 41: Distributions of the volumes of the subsequent salivary masses produced during copulation throughout the six experimental groups. Unit of measurement: cubic pixel. SM = salivary mass, sub. = subsequent, HN = high nutrient regime, MN = medium nutrient regime, LN = low nutrient regime.

Abbildung 41: Verteilung der Volumina der folgenden Sekrete, die während einer Kopulation in den verschiedenen Gruppen produziert wurden. Maßeinheit: Kubikpixel. ff. = folgende, HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

Page 175

Table 19: Results of the ANOVA and ANCOVA analyses corresponding to the model in figure 40 (determination of the volume of the subsequent salivary masses produced during copulation). Intercepts and slopes (=interactions group:covariates) are given as the deviations from the reference value (in italics). Significance codes: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : significance values of reference values and deviations; p_2 : significance values of interactions (F-test).

- a) ANOVA (test on differences between the mean volumes of the subsequent salivary masses in the single groups; in this case: intercepts = means)
- b) ANCOVA (test on differences between groups in the strength of the influence the covariates have on the volume of the subsequent salivary masses)

Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 175

Tabelle 19: ANOVA- und ANCOVA-Ergebnisse zu dem Modell in Abbildung 40 (Bestimmung des Volumens der folgenden Sekrete, die während der Kopulation produziert worden sind). Achsenabschnitte und Steigungen (=Interaktionen Gruppe:Kovariaten) sind als Abweichungen von den Referenzwerten (kursiv) angegeben. Signifikanzen: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : Signifikanzen der Referenzwerte und Abweichungen; p_2 : Signifikanzen der Interaktionen (F-Test).

- a) ANOVA (Test auf Unterschiede zwischen den Gruppen im mittleren Volumen der folgenden Sekrete, hier: Achsenabschnitte = Mittelwerte)
- b) ANCOVA (Test auf Unterschiede zwischen den Gruppen in der Stärke des Einflusses der Kovariaten auf das Volumen der folgenden Sekrete)

Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Table 19
Tabelle 19

a)	Estimate	SE	t	p ₁	b)	Estimate	SE	t	p ₁	p ₂ (df = 5)	
intercepts/Achsenabschnitte					intercepts/Achsenabschnitte						
<i>HNHN</i>	10.567	0.860	12.294	***	<i>HNHN</i>	9.721	3.905	2.490	*		
HNLN	0.837	1.268	0.660		HNLN	0.165	9.992	0.016			
MNHN	-1.591	1.231	-1.292		MNHN	-3.406	5.363	-0.635			
MNLN	-1.261	1.249	-1.010		MNLN	18.876	9.095	2.075	*		
LNHN	-2.418	1.249	-1.936	.	LNHN	9.742	6.203	1.571			
LNLN	-2.207	1.289	-1.712	.	LNLN	11.635	8.782	1.325			
					slopes/Steigungen						
					male condition/Männchenkondition						
					<i>HNHN</i>	-0.060	0.222	-0.271		F = 1.6 p > 0.100	
					HNLN	0.171	0.374	0.457			
					MNHN	0.822	0.648	1.267			
					MNLN	-0.500	0.669	-0.748			
					LNHN	0.906	0.381	2.375	*		
					LNLN	0.027	0.718	0.037			
					female condition/Weibchenkondition						
					<i>HNHN</i>	-0.335	0.163	-2.054	*	F = 1.6 p > 0.100	
					HNLN	0.289	0.356	0.811			
					MNHN	0.439	0.209	2.097	*		
					MNLN	0.976	0.435	2.243	*		
					LNHN	0.426	0.241	1.769	.		
					LNLN	0.494	0.354	1.396			
					female age/Alter der Weibchen						
					<i>HNHN</i>	0.381	0.365	1.045		F = 2.3 p < 0.050	
					HNLN	-0.354	0.693	-0.510			
					MNHN	-0.174	0.496	-0.351			
					MNLN	-1.536	0.568	-2.706	**		
					LNHN	-0.979	0.611	-0.603			
					LNLN	-1.474	0.723	-2.038	*		
residual standard error: 3.844, df = 102 multiple R-squared: 0.0871, adjusted R-squared: 0.0424 F _{5,102} = 1.947, p = 0.09297					residual standard error: 3.671, df = 84 multiple R-squared: 0.3145, adjusted R-squared: 0.1268 F _{23,84} = 1.675, p = 0.04673						

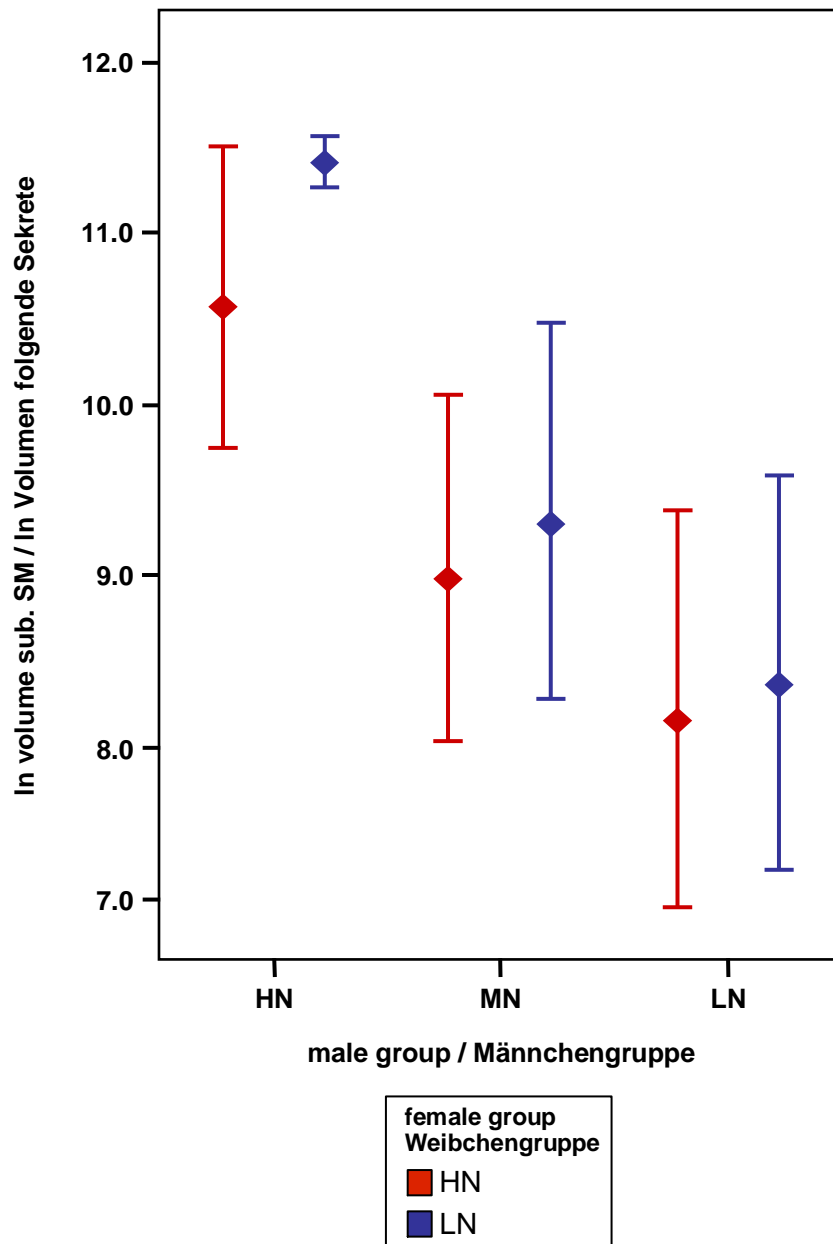


Figure 42: Means \pm SE of the volumes of the subsequent salivary masses produced during copulation in the experimental groups. There is no Box because the S-N-K test provides no significant differences on the level of 0.05. SM = salivary mass, sub. = subsequent, HN = high nutrient regime, MN = medium nutrient regime, LN = low nutrient regime.

Abbildung 42: Mittelwerte \pm SE der Volumina der folgenden Sekrete, die während der Kopulation in den experimentellen Gruppen übergeben wurden. Der Rahmen umschließt alle Gruppen, weil der S-N-K Test keine auf dem Niveau von 0.05 signifikanten Unterschiede ausweist. HN = gut ernährt, MN = mittel ernährt, LN = schlecht ernährt.

Pages 178 and 179

Figure 43a-I: Influence of male and female condition on the volume of the first salivary mass (a-f) and the volume of subsequent salivary masses (g-l) in the six experimental groups. The volumes are represented by the residuals of the regression of the corresponding volume on female age and male and female condition, respectively. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Pages 180 and 181

Figure 44a-I: Influence of female age on the volume of the first (a-f) and the subsequent salivary masses (g-l) in the six experimental groups. The volumes are represented by the residuals of the regression of the corresponding volume on male and female condition. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 178 und 179

Abbildung 43a-I: Einfluss von Männchen- und Weibchenkondition auf das Volumen des ersten Sekretes (a-f) und das Volumen der folgenden Sekrete (g-l) in den sechs experimentellen Gruppen. Die Volumina sind durch die Residuen der Regression des entsprechenden Volumens auf das Alter der Weibchen und die Männchen- bzw. Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Seite 180 und 181

Abbildung 44a-I: Einfluss des Alters der Weibchen auf das Volumen des ersten (a-f) und der folgenden Sekrete (g-l) in den sechs experimentellen Gruppen. Die Volumina sind durch die Residuen der Regression des entsprechenden Volumens auf Männchen- und Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

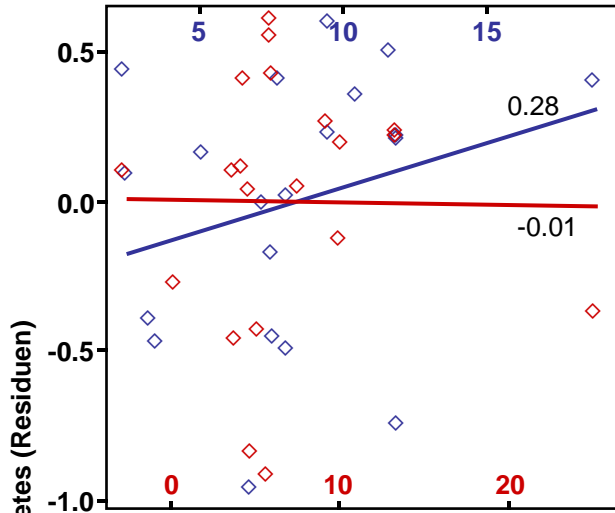


Figure 43a: HNHN
Abbildung 43a: HNHN

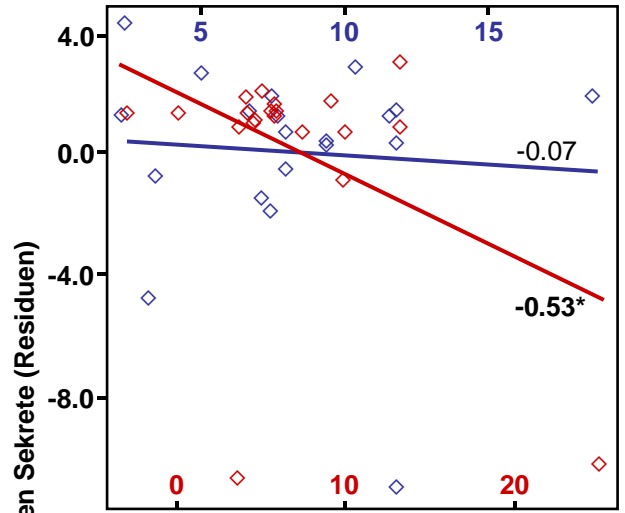


Figure 43g: HNHN
Abbildung 43g: HNHN

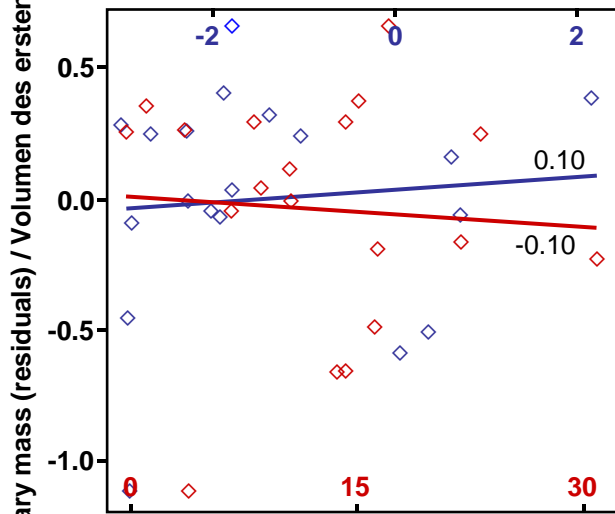


Figure 43b: MNHN
Abbildung 43b: MNHN

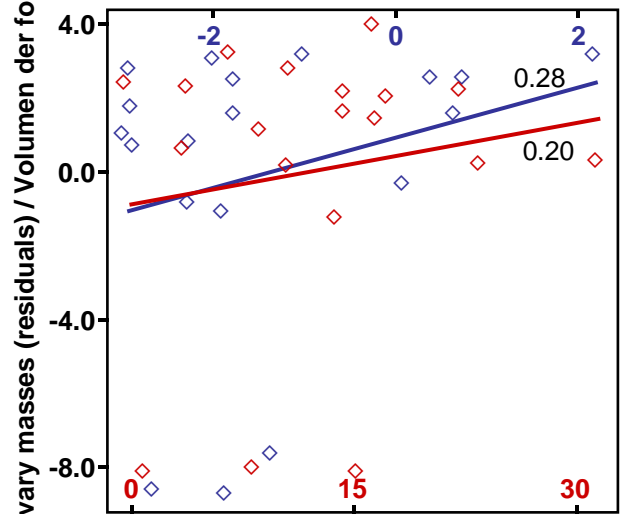


Figure 43h: MNHN
Abbildung 43h: MNHN

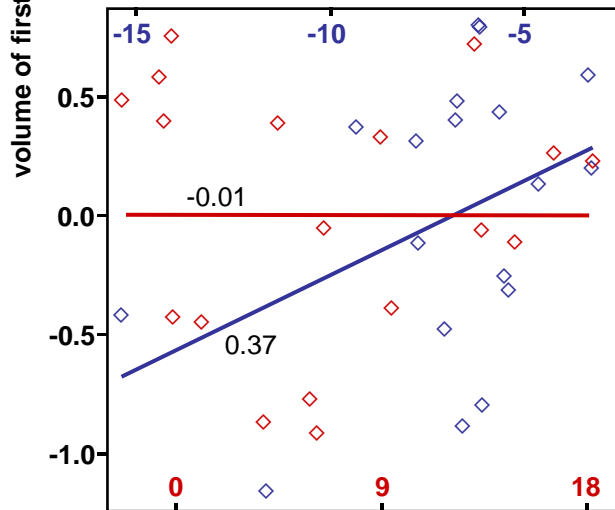


Figure 43c: LNHN
Abbildung 43c: LNHN

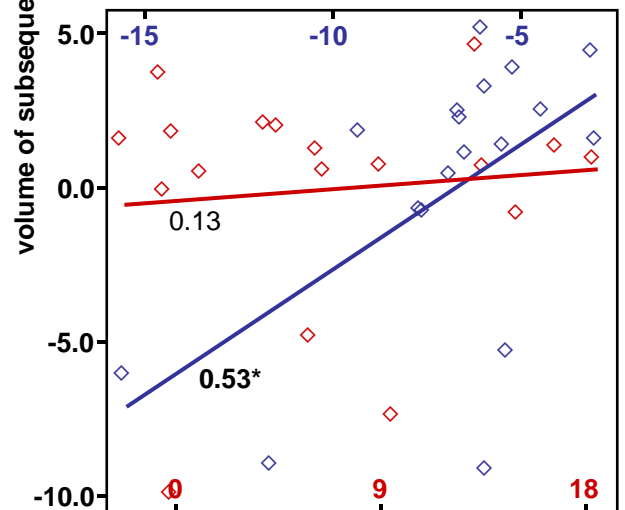


Figure 43i: LNHN
Abbildung 43i: LNHN

x-axis / x-Achse:

■ female condition (bottom) / Weibchenkondition (unten)
■ male condition (top) / Männchenkondition (oben)

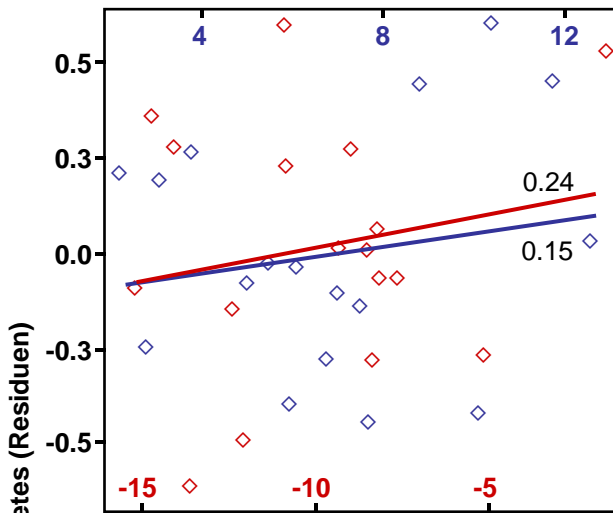


Figure 43d: HNLN
Abbildung 43d: HNLN

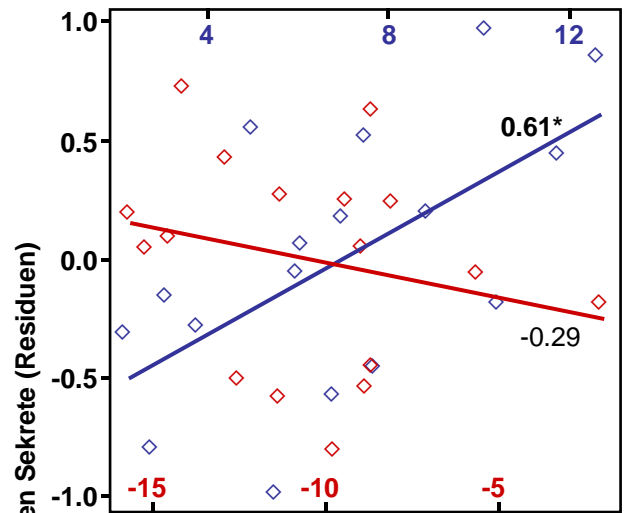


Figure 43j: HNLN
Abbildung 43j: HNLN

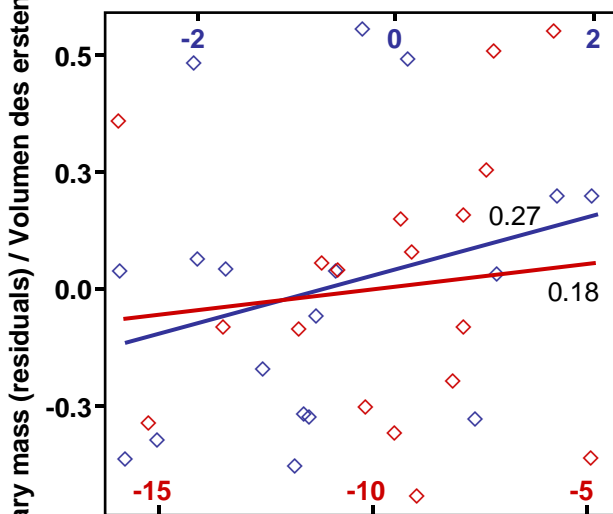


Figure 43e: MNLN
Abbildung 43e: MNLN

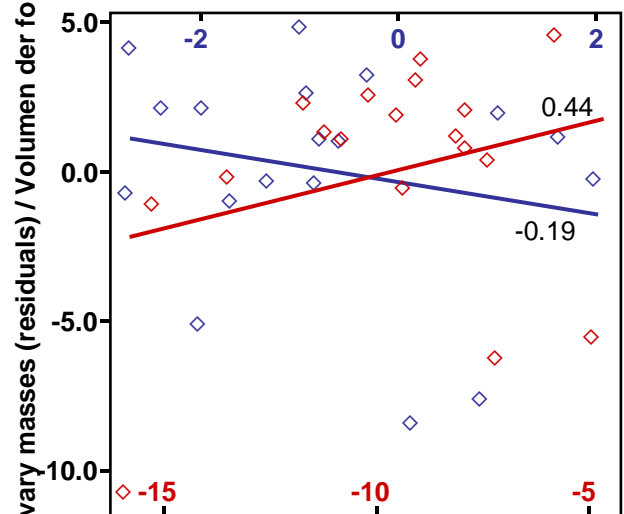


Figure 43k: MNLN
Abbildung 43k: MNLN

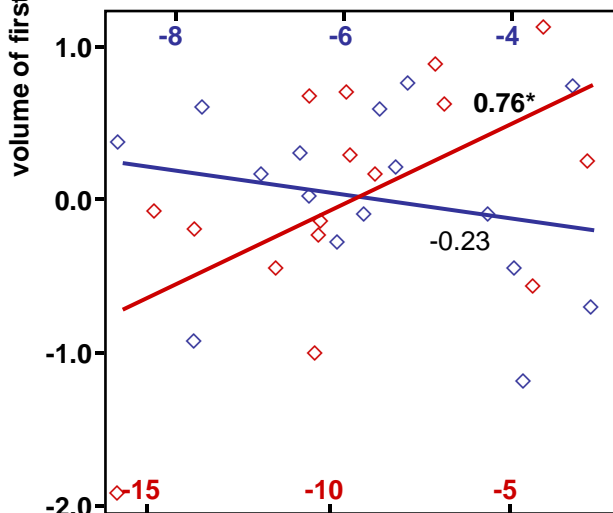


Figure 43f: LNLN
Abbildung 43f: LNLN

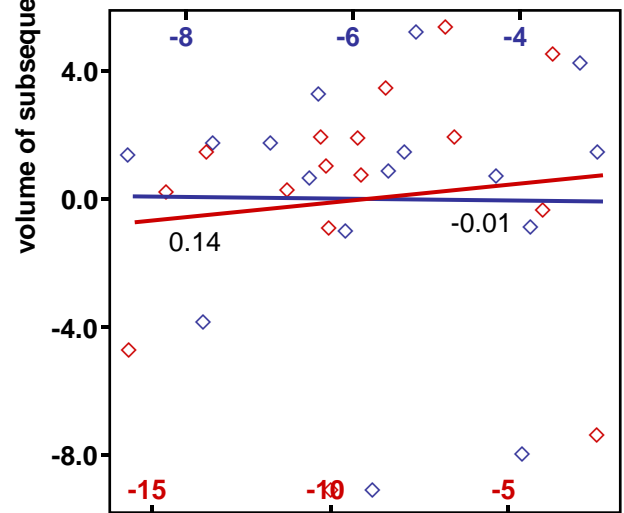


Figure 43l: LNLN
Abbildung 43l: LNLN

x-axis / x-Achse:

■ female condition (bottom) / Weibchenkondition (unten)
■ male condition (top) / Männchenkondition (oben)

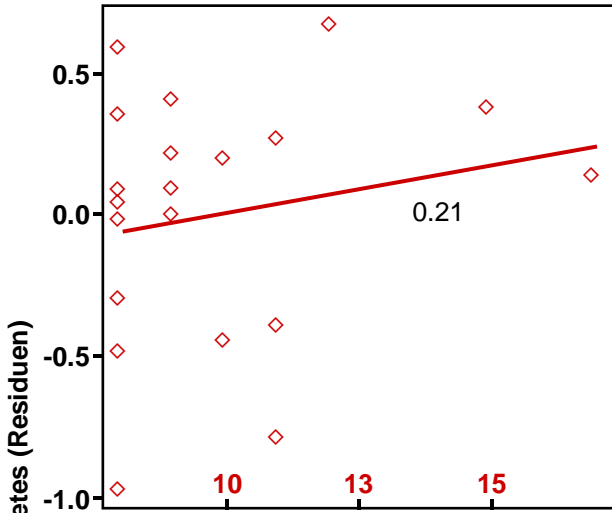


Figure 44a: HNHN
Abbildung 44a: HNHN

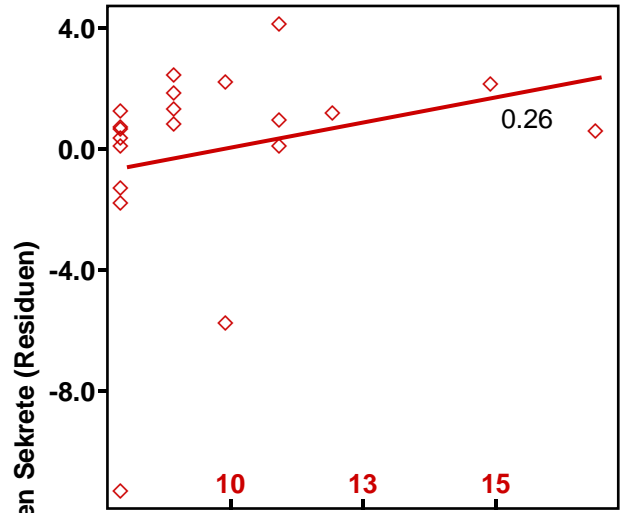


Figure 44g: HNHN
Abbildung 44g: HNHN

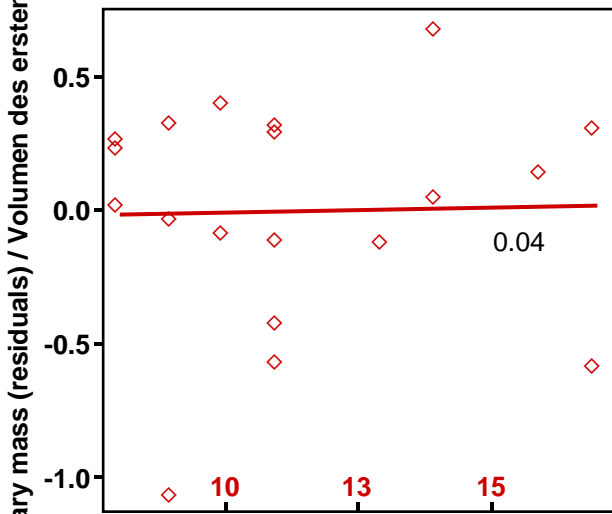


Figure 44b: MNHN
Abbildung 44b: MNHN

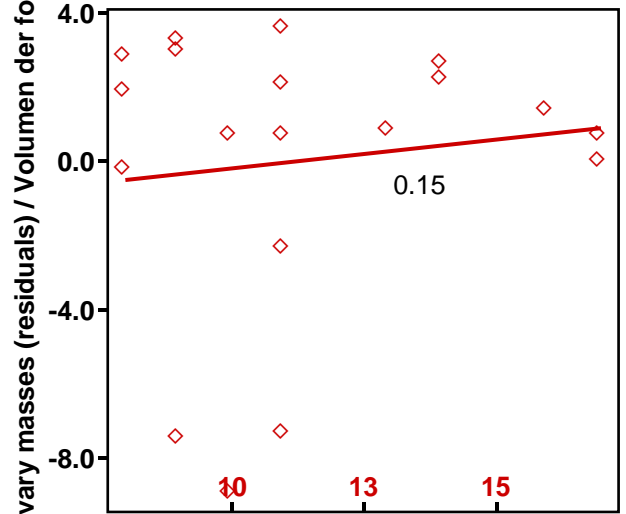


Figure 44h: MNHN
Abbildung 44h: MNHN

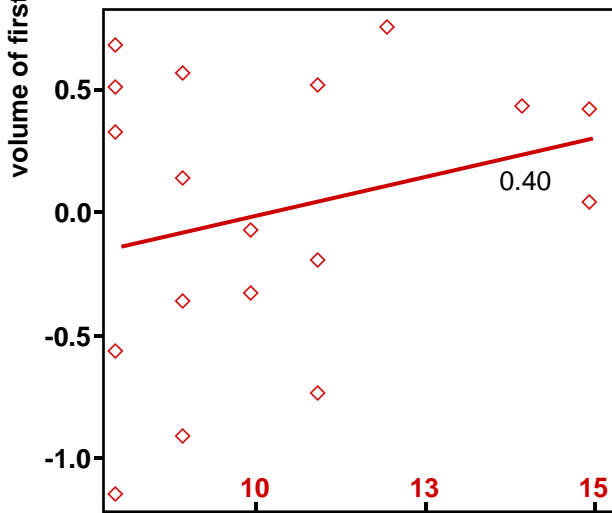


Figure 44c: LNHN
Abbildung 44c: LNHN

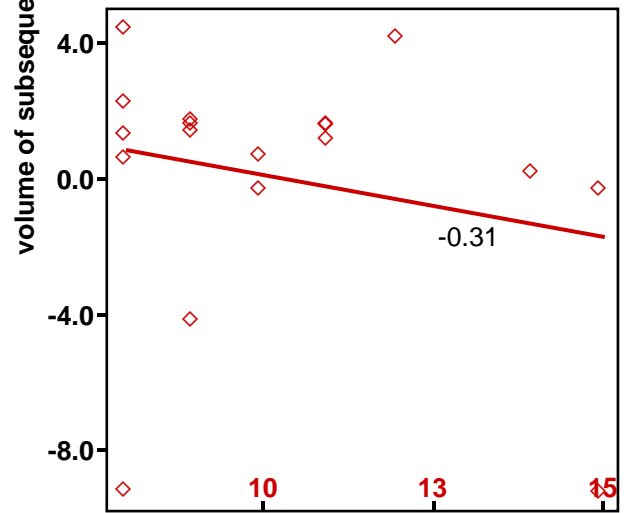


Figure 44i: LNHN
Abbildung 44i: LNHN

x-axis / x-Achse:
■ female age / Alter der Weibchen

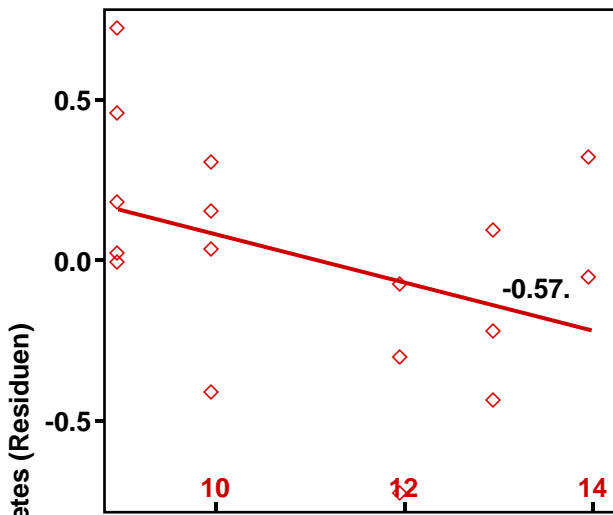


Figure 44d: HNLN
Abbildung 44d: HNLN

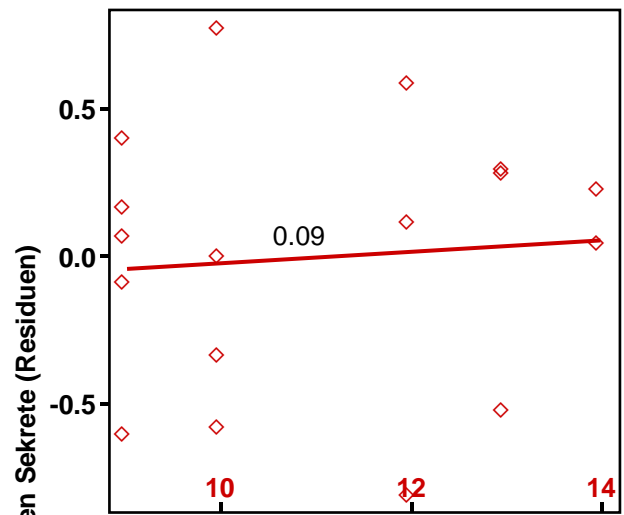


Figure 44j: HNLN
Abbildung 44j: HNLN

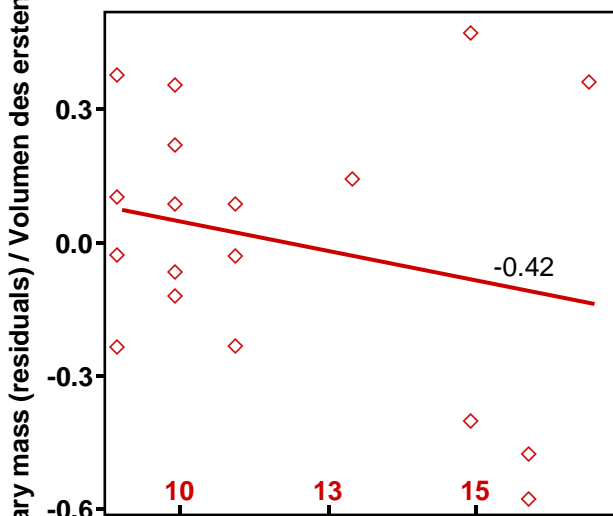


Figure 44e: MNLN
Abbildung 44e: MNLN

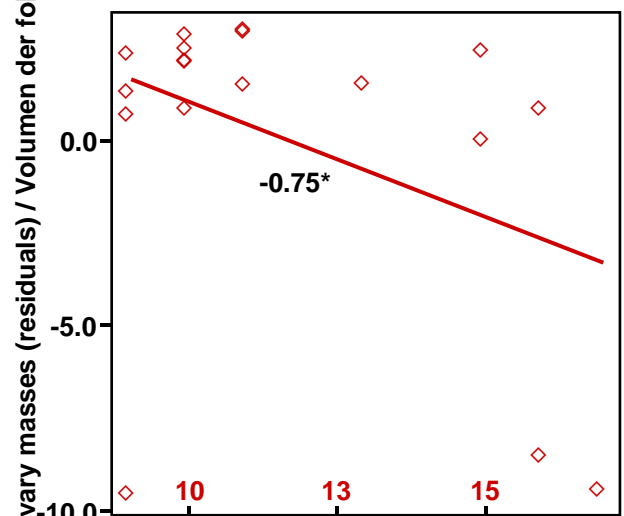


Figure 44k: MNLN
Abbildung 44k: MNLN

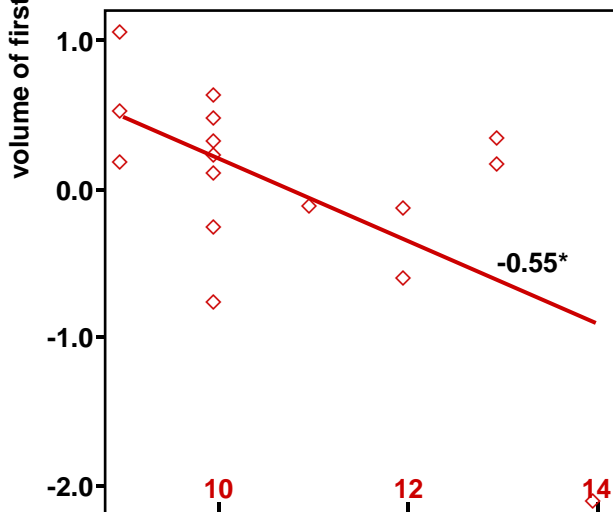


Figure 44f: LNLN
Abbildung 44f: LNLN

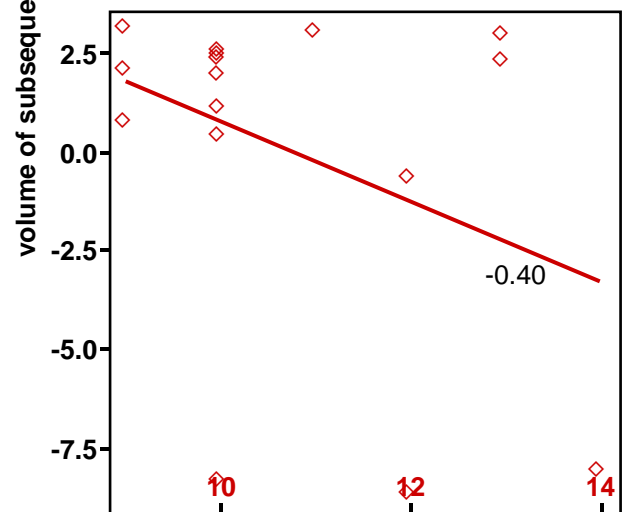


Figure 44i: LNLN
Abbildung 44i: LNLN

x-axis / x-Achse:
■ female age / Alter der Weibchen

The model involving the volume of the subsequent salivary masses delivered by males during copulation provides in both cases –the ANOVA and the ANCOVA- only a low coefficient of determination. Post hoc the S-N-K test resulted in no significant differences in the mean volume between groups while the pattern also implies an influence of male condition. Despite the low portion of explained variance the ANCOVA shows that there are significant deviations of slopes within the interactions. The pattern of the slopes will be discussed altogether with the results of the LISREL analysis.

Das Modell, das die folgenden Sekrete, die während der Kopulation von den Männchen übergeben wurden, einbezieht, weist sowohl in ANOVA wie auch ANCOVA einen geringen Wert für das Bestimmtheitsmaß aus. Der post hoc angewandte S-N-K Test findet keine signifikanten Unterschiede im mittleren Volumen zwischen den Gruppen, das von den Mittelwerten geformte Muster weist jedoch auf einen Einfluss der Männchenkondition hin. Trotz des geringen Anteils erklärter Varianz liefert die ANCOVA signifikante Abweichungen zwischen den Steigungen, die in den Interaktionstermen berechnet werden. Das Muster der Steigungen wird zusammengefasst mit den Ergebnissen der LISREL Analyse ausgewertet.

Determination of Copulation Duration

Bestimmung der Kopulationsdauer

The determination of the duration of copulations has already been examined. At this point the ANCOVA analysis will be repeated with the investment of males divided into the first salivary mass produced before the initiation of mating and the subsequent salivary masses produced during mating to check whether they differentiate in their influences. The ANOVA is not included because it does not change. Here also the square root transformed copulation duration is used to reduce skewness. The underlying causal structure is depicted in figure 45 followed by the results of the ANCOVA in table 20 and the graphical representations of the estimated slopes in figures 46-48.

Die Bestimmung der Dauer der Kopulationen ist bereits untersucht worden. An dieser Stelle wird die ANCOVA mit der in erstes Sekret und folgende Sekrete eingeteilten Männcheninvestition erneut berechnet, um zu überprüfen, ob sie sich in ihren Einflüssen unterscheiden. Die ANOVA wird nicht einbezogen, da sie sich nicht von der ersten unterscheidet. Auch hier wird die wurzeltransformierte Kopulationsdauer verwendet, um die Schiefe der Variable zu reduzieren. Die unterliegende Kausalstruktur ist in Abbildung 45 dargestellt und wird gefolgt von den Ergebnissen der ANCOVA in Tabelle 20 und den Darstellungen der errechneten Steigungen in den Abbildungen 46-48.

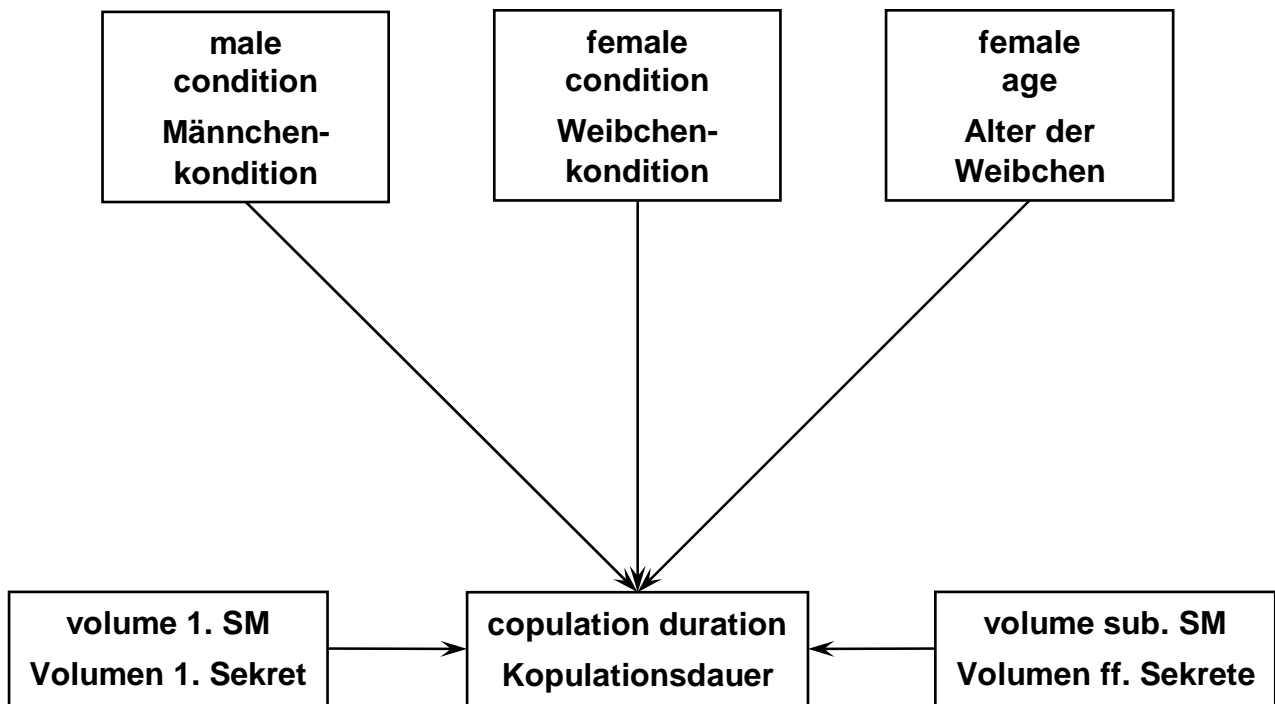


Figure 45: Determination of copulation duration by male and female traits, which are assumed to be signs of the individuals' quality. Male investment is split into the volume of the first salivary mass produced before copulation and the subsequent salivary masses produced during copulation. sub. = subsequent.

Abbildung 45: Bestimmung der Kopulationsdauer durch Merkmale von Männchen und Weibchen, von denen angenommen wird, dass sie Anzeiger der Qualität der Individuen sind. Die Investition der Männchen ist in das Volumen des ersten Sekretes, das vor der Kopulation produziert wird, und das Volumen der folgenden Sekrete, die während der Kopulation produziert werden, eingeteilt. ff. = folgende.

Page 184

Table 20: Results of the ANCOVA analysis corresponding to the model in figure 45 (determination of the copulation duration with male investment divided into first and subsequent salivary masses). Intercepts and slopes (=interactions group:covariates) are given as the deviations from the reference value (in italics). Significance codes: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : significance values of reference values and deviations; p_2 : significance values of interactions (F-test).

Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 184

Tabelle 20: ANCOVA-Ergebnisse zu dem Modell in Abbildung 45 (Bestimmung der Kopulationsdauer mit in Volumen des ersten Sekretes und Volumen der folgenden Sekrete eingeteilter Männcheninvestition). Achsenabschnitte und Steigungen (=Interaktionen Gruppe:Kovariaten) sind als Abweichungen von den Referenzwerten (kursiv) angegeben. Signifikanzen: *** = 0.001, ** = 0.01, * = 0.05, . = 0.1; p_1 : Signifikanzen der Referenzwerte und Abweichungen; p_2 : Signifikanzen der Interaktionen (F-Test).

Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Table 20
Tabelle 20

	Estimate	SE	t	p ₁	p ₂ (df = 5)		Estimate	SE	t	p ₁	p ₂ (df = 5)
intercepts/Achsenabschnitte						slopes/Steigungen					
<i>HNHN</i>	17.470	3.212	5.439	***		female age/Alter der Weibchen					
<i>HNLN</i>	8.066	9.132	0.883			<i>HNHN</i>	-0.056	0.291	-0.191		F = 1.6 p > 0.100
<i>MNHN</i>	-0.524	4.748	-0.110			<i>HNLN</i>	-0.484	0.595	-0.813		
<i>MNLN</i>	15.700	9.822	1.598			<i>MNHN</i>	0.274	0.398	0.690		
<i>LNHN</i>	-7.285	5.020	-1.451			<i>MNLN</i>	-0.647	0.509	-1.270		
<i>LNLN</i>	8.025	7.839	1.024			<i>LNHN</i>	0.725	0.499	1.453		
						<i>LNLN</i>	-0.360	0.582	-0.619		
slopes/Steigungen						first salivary mass/erster Sekrettropfen					
male condition/Männchenkondition						<i>HNHN</i>	3.7e-6	1.4e-5	0.255		F = 0.7 p > 0.100
<i>HNHN</i>	0.012	0.182	0.068		F = 1.1 p > 0.100	<i>HNLN</i>	-1.1e-5	2.2e-5	-0.495		
<i>HNLN</i>	0.124	0.383	0.324			<i>MNHN</i>	-4.2e-5	3.1e-5	-1.360		
<i>MNHN</i>	-0.383	0.561	-0.682			<i>MNLN</i>	-2.8e-5	3.5e-5	-0.795		
<i>MNLN</i>	-0.297	0.550	-0.541			<i>LNHN</i>	-6.8e-6	2.9e-5	-0.233		
<i>LNHN</i>	0.018	0.321	0.056			<i>LNLN</i>	-5.4e-5	4.2e-5	-1.291		
<i>LNLN</i>	1.191	0.597	1.997	*			subsequent salivary masses/folgende Sekrettropfen				
female condition/Weibchenkondition						<i>HNHN</i>	1.0e-5	6.0e-6	1.738	.	F = 2.9 p < 0.050
<i>HNHN</i>	0.070	0.127	0.547		<i>HNLN</i>	-2.4e-7	1.8e-5	-0.014			
<i>HNLN</i>	-0.041	0.296	0.138		<i>MNHN</i>	8.3e-6	1.5e-5	0.538			
<i>MNHN</i>	-0.154	0.164	-0.940		<i>MNLN</i>	2.9e-5	1.5e-5	1.959	.		
<i>MNLN</i>	0.845	0.370	2.287	*	<i>LNHN</i>	4.7e-7	1.2e-5	0.038			
<i>LNHN</i>	-0.104	0.189	-0.552		<i>LNLN</i>	8.7e-5	2.6e-5	3.352	**		
<i>LNLN</i>	-0.275	0.329	-0.837			residual standard error: 2.862, df = 72 multiple R-squared: 0.5417, adjusted R-squared: 0.3189 F _{35,72} = 2.431, p = 0.0007					

Page 186

Figure 46a-f: Influence of **male and female condition on copulation duration** in the six experimental groups. The duration of copulations is represented by the residuals of the regression of the copulation duration on female age, volume of first and subsequent salivary masses and male and female condition, respectively. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Page 187

Figure 47a-f: Influence of **female age on copulation duration** in the six experimental groups. The duration of the copulations is represented by the residuals of the regression of the copulation duration on volume of first and subsequent salivary masses, male and female condition. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Page 188

Figure 48a-f: Influence of the **volume of the first and the subsequent salivary masses on copulation duration** in the six experimental groups. The duration of the copulations is represented by the residuals of the regression of copulation duration on the volume of the first salivary mass and the subsequent salivary masses, respectively and male and female condition. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Seite 186

Abbildung 46a-f: Einfluss von **Männchen- und Weibchenkondition auf die Kopulationsdauer** in den sechs experimentellen Gruppen. Die Dauer der Kopulationen ist durch die Residuen der Regression der Kopulationsdauer auf das Alter der Weibchen, des Volumens des ersten und der folgenden Sekrete und die Männchen- bzw. Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Seite 187

Abbildung 47a-f: Einfluss des **Alters der Weibchen auf die Kopulationsdauer** in den sechs experimentellen Gruppen. Die Dauer der Kopulationen ist durch die Residuen der Regression der Kopulationsdauer auf das Volumen des ersten und der folgenden Sekrete, die Männchen- und Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Seite 188

Abbildung 48a-f: Einfluss des **Volumens des ersten Sekretes und der folgenden Sekrete auf die Kopulationsdauer** in den sechs experimentellen Gruppen. Die Dauer der Kopulationen ist durch die Residuen der Regression der Kopulationsdauer auf das Volumen des ersten Sekretes bzw. der folgenden Sekrete und der Männchen- und Weibchenkondition repräsentiert. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

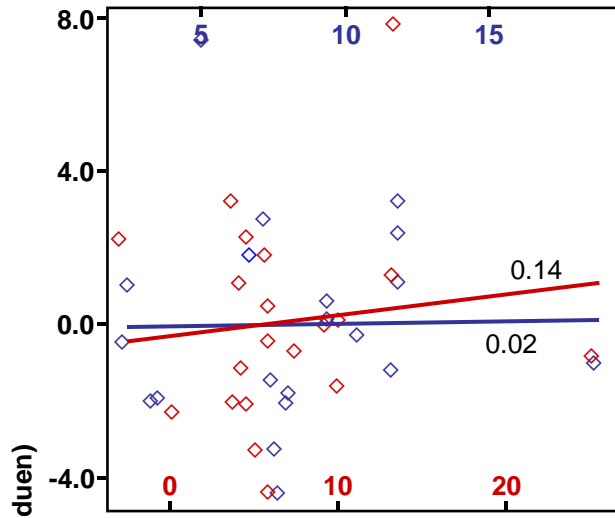


Figure 46a: HNHN
Abbildung 46a: HNHN

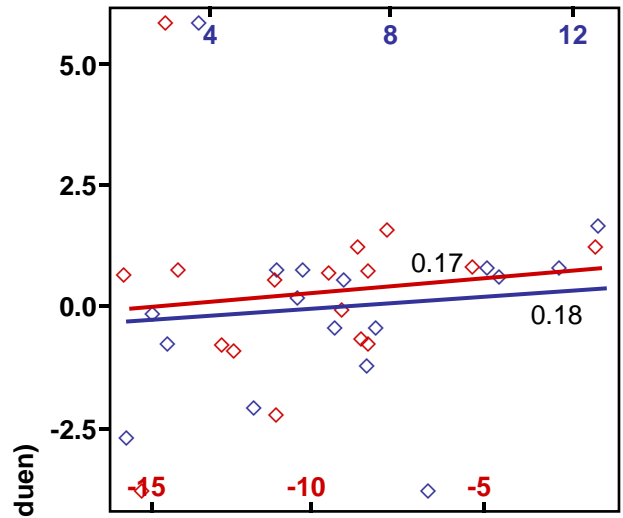


Figure 46d: HNLN
Abbildung 46d: HNLN

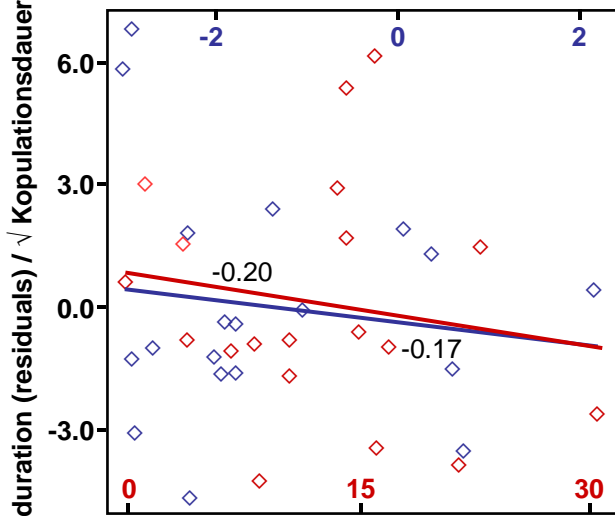


Figure 46b: MNHN
Abbildung 46b: MNHN

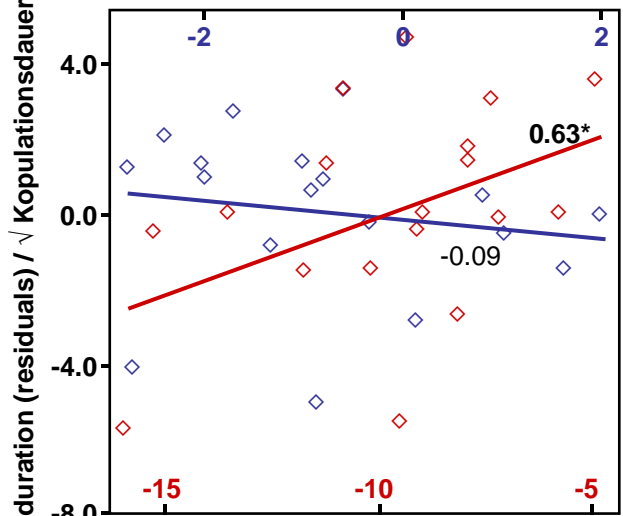


Figure 46e: MNLN
Abbildung 46e: MNLN

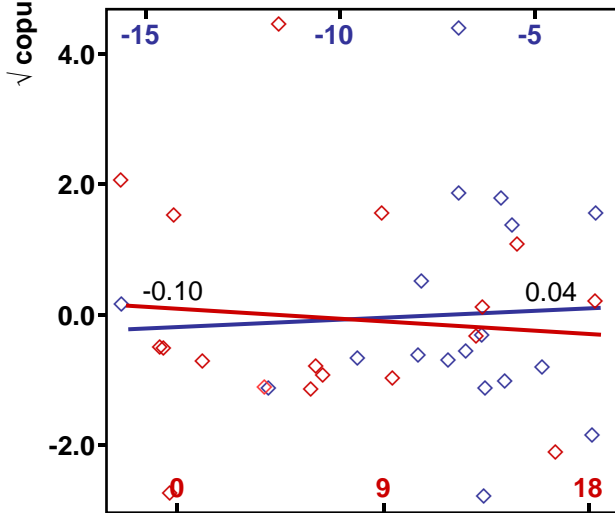


Figure 46c: LNHN
Abbildung 46c: LNHN

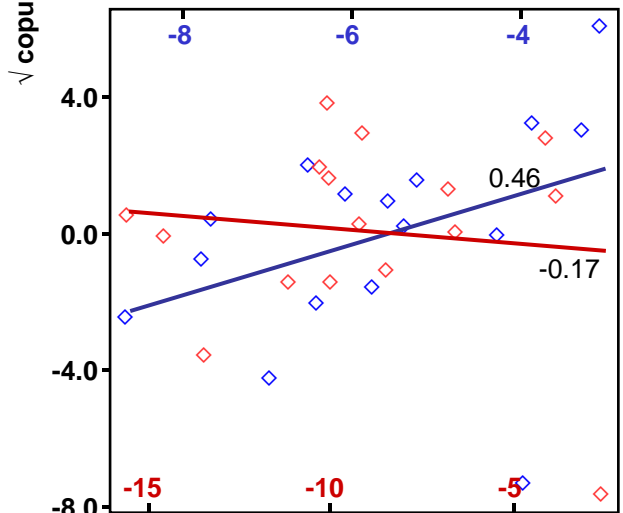


Figure 46f: LNLN
Abbildung 46f: LNLN

x-axis / x-Achse:

■ female condition (bottom) / Weibchenkondition (unten)
■ male condition (top) / Männchenkondition (oben)

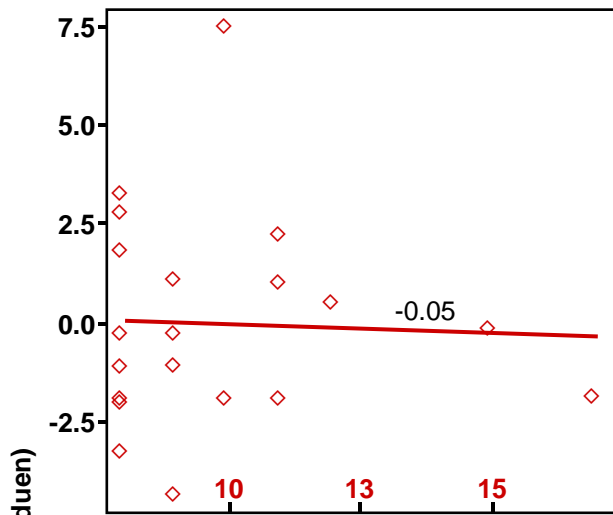


Figure 47a: HNHN
Abbildung 47a: HNHN

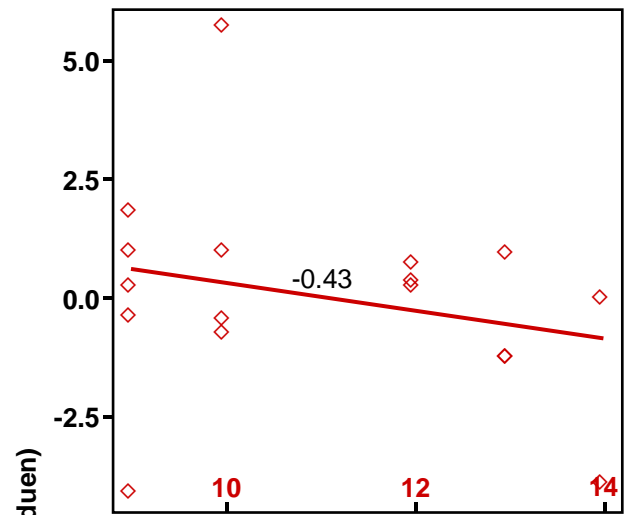


Figure 47d: HNLN
Abbildung 47d: HNLN

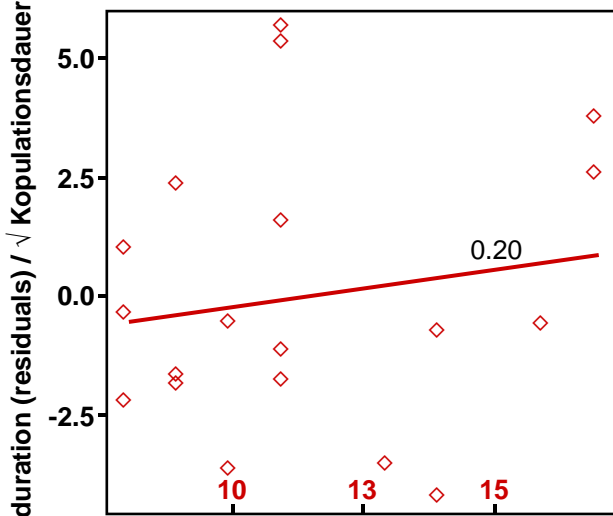


Figure 47b: MNHN
Abbildung 47b: MNHN

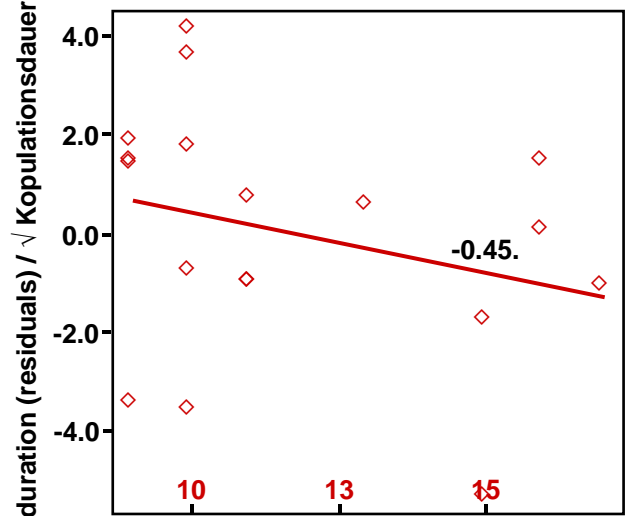


Figure 47e: MNLN
Abbildung 47e: MNLN

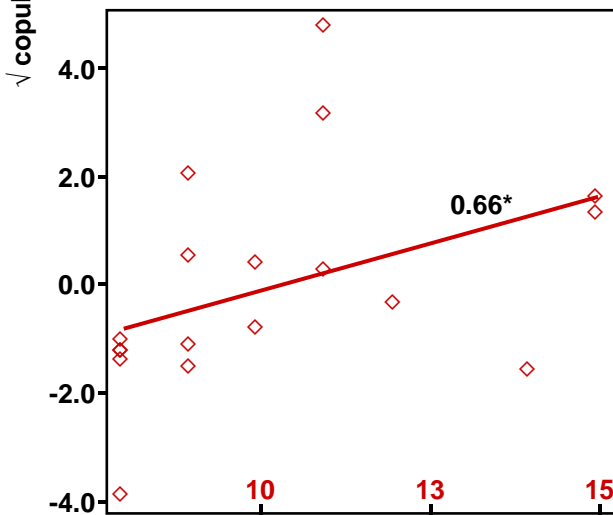


Figure 47c: LNHN
Abbildung 47c: LNHN

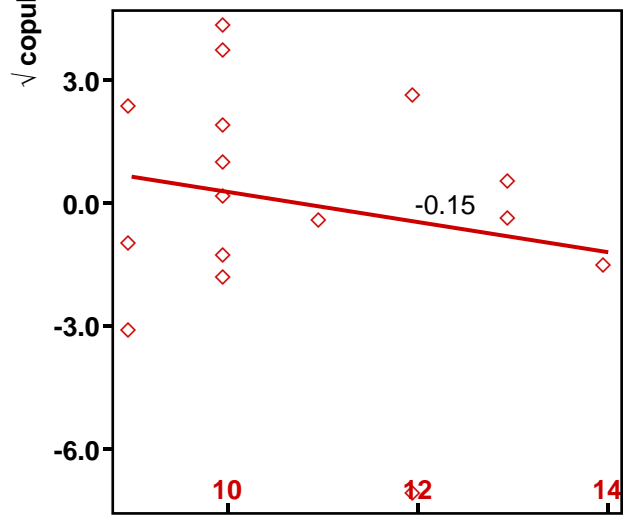


Figure 47f: LNLN
Abbildung 47f: LNLN

x-axis / x-Achse:
■ female age / Alter der Weibchen

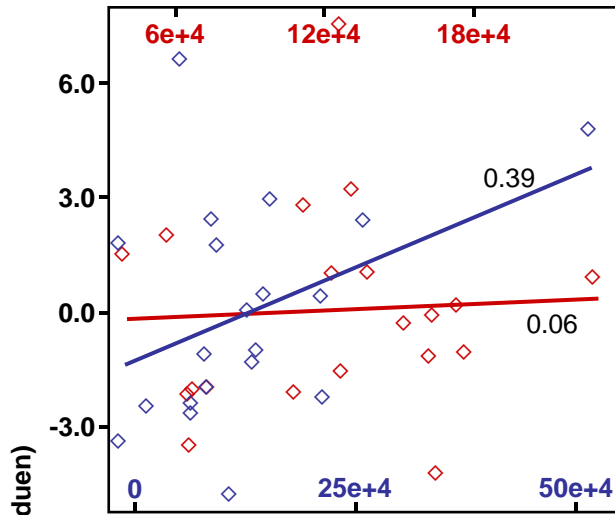


Figure 48a: HNHN
Abbildung 48a: HNHN

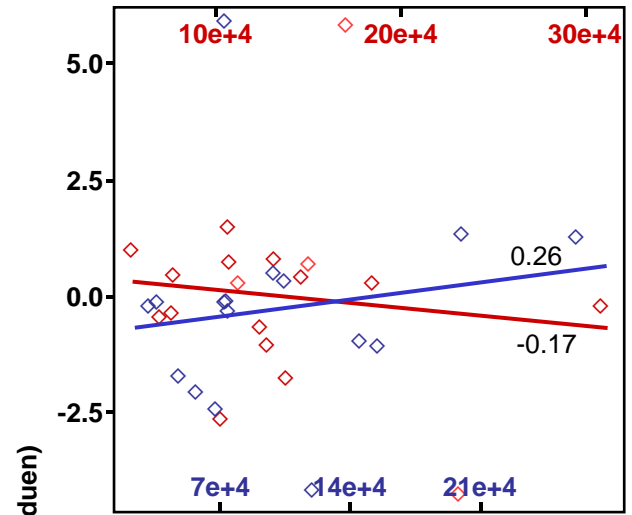


Figure 48d: HNLN
Abbildung 48d: HNLN

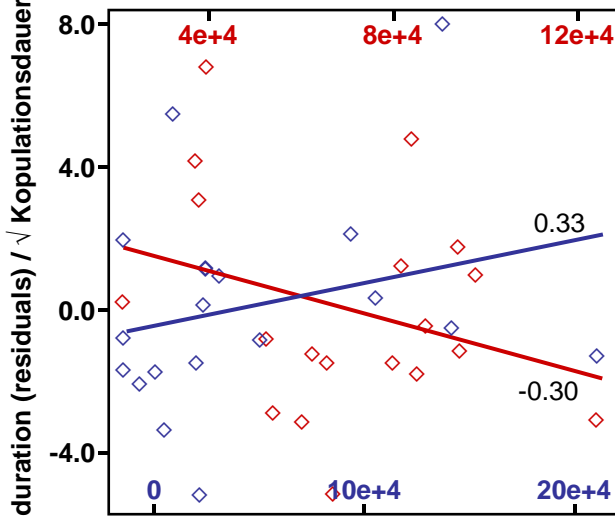


Figure 48b: MNHN
Abbildung 48b: MNHN

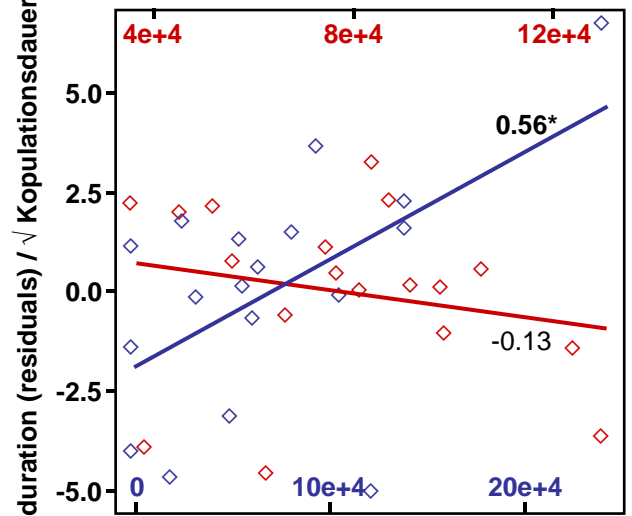


Figure 48e: MNLN
Abbildung 48e: MNLN

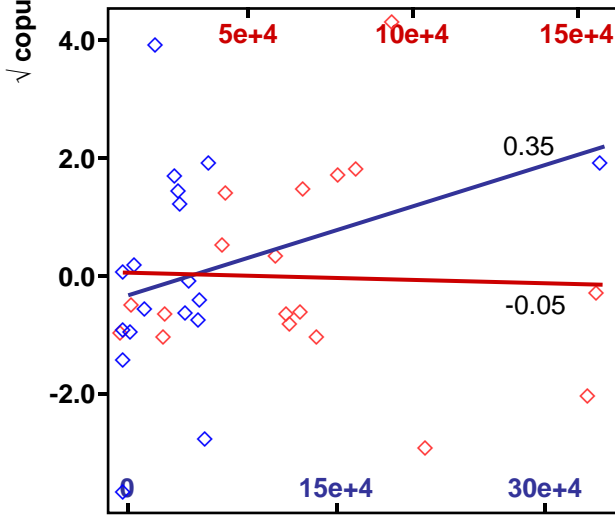


Figure 48c: LNHN
Abbildung 48c: LNHN

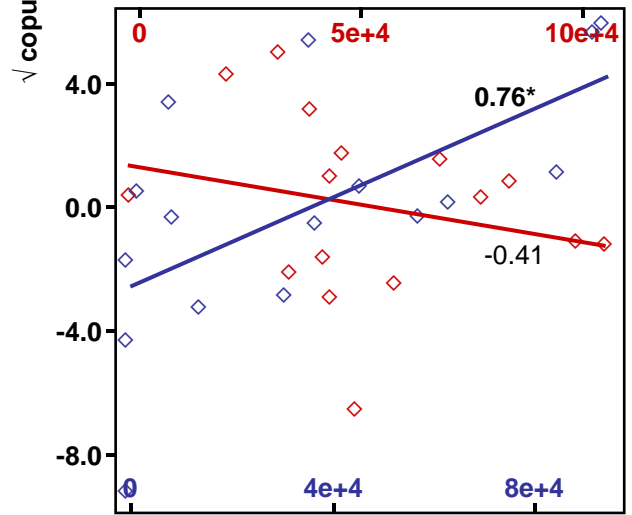


Figure 48f: LNLN
Abbildung 48f: LNLN

x-axis / x-Achse:

■ first salivary mass (top) / erstes Sekret (oben)
■ subsequent salivary masses (bottom) / folgende Sekrete (unten)

The division of male investment into the two components, volume produced before and volume produced during copulation enhances the explanatory value of the ANCOVA model capturing the determination of copulation duration. The only significant interaction is that involving the volume of the subsequent salivary masses delivered by males after the initiation of mating. The influence is positive in all groups. The influence of the volume of the first salivary mass tends to be negative. Further discussion of the slope pattern will be given in the following paragraph.

Die Teilung der Männcheninvestition in die beiden Komponenten Volumen, das vor der Kopulation und Volumen, das während der Kopulation produziert wurde, verbessert den Erklärungswert des ANCOVA Modells. Die einzige signifikante Interaktion ist die, welche das Volumen der folgenden, während der Kopulation übergebenen Sekrete, einbezieht. Der Einfluss ist in allen Gruppen positiv. Der Einfluss des Volumens des ersten Sekretes ist hingegen tendenziell negativ. Die weitere Auswertung des Steigungsmusters folgt im nächsten Abschnitt.

Confirmatory Analysis

Konfirmatorische Analyse

In the confirmatory analysis the three models used for the exploratory analyses can be assembled into one (see figure 49). For the computation of the LISREL model the dependent variables remained untransformed, as correction for skew increased kurtosis to a high degree in some variables and no unique transformation to reduce kurtosis in all groups could be found. The multivariate measures of skew and kurtosis are given in table 21.

In der konfirmatorischen Analyse können die drei in der explorativen Analysen verwendeten Modelle zusammen geführt werden (siehe Abbildung 49). Für die Berechnung des LISREL Modells blieben die abhängigen Variablen untransformiert, weil die Korrektur der Schiefe in einigen Gruppen zu einer starken Zunahme der Kurtosis führt und keine einheitliche Transformation zur Reduktion der Kurtosis in allen Gruppen gefunden werden konnte. Die Maße für multivariate Schiefe und Kurtosis sind in Tabelle 21 angegeben.

Table 21: Results of the tests on multivariate skewness and kurtosis (MARDIA 1985 and MARDIA & FOSTER 1983, as given in BOLLEN 1989) for all experimental groups, number of variables: 3.

Tabelle 21: Ergebnisse der Tests auf multivariate Schiefe und Kurtosis (MARDIA 1985 und MARDIA & FOSTER 1983, wie beschrieben von BOLLEN 1989) für alle sechs Versuchsgruppen, Anzahl Variablen: 3.

	Skewness Schiefe				Kurtosis Kurtosis			
	N	$b_{1,p}$	$W(b_{1,p})$	p_1	$b_{2,p}$	$W(b_{2,p})$	p_2	
		$H_0: \beta_{1,p} = 0$				$H_0: \beta_{2,p} = p(p+2),$		
		where p is the number of variables						
HNHN	20	4.79	1.28	0.100	15.82	1.06	0.145	
HNLN	17	4.20	0.55	0.291	14.37	0.64	0.261	
MNHN	19	4.10	0.76	0.244	14.39	0.60	0.275	
MNLN	18	3.57	0.30	0.380	13.31	0.20	0.422	
LNHN	18	11.17	3.48	0.000	20.13	1.99	0.023	
LNLN	16	4.26	0.44	0.331	12.57	-0.03	0.488	

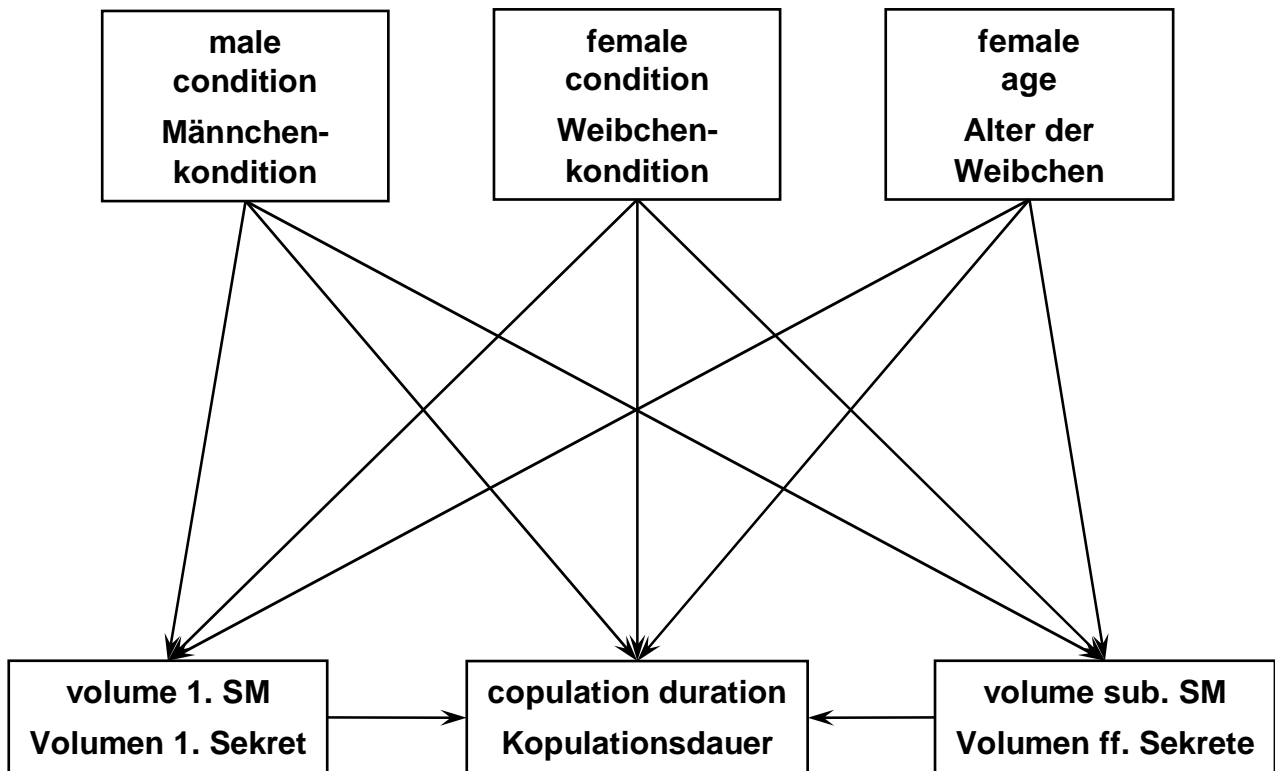


Figure 49: Extended path model for the LISREL analysis. The males' investment is split into the volume of the first salivary secretion produced before copulation and the volume of secretions produced subsequently during copulation. sub. = subsequent, SM = salivary mass.

Abbildung 49: Erweitertes Pfadmodell für die LISREL Analyse. Die Männcheninvestition ist eingeteilt in das Volumen des ersten Sekretes, das vor der Kopulation produziert wird, und das Volumen der folgenden Sekrete, die während der Kopulation produziert werden. ff. = folgende.

The analysis is carried out using the same settings as in the above described model involving the total investment of males summed up in one variable. The analysis is confined to one model to gather the full set of path coefficients and does not include the testing of alternative hypotheses which would definitely mean to abuse the small data set. The resulting path coefficients are given in table 22 together with the standardised regression coefficients from the ANCOVA models. The squared multiple correlations corresponding to this LISREL model are given in table 23.

Die Berechnung dieses Modells erfolgte mit den gleichen Einstellungen wie das vorangegangene LISREL Modell, in dem die Investition der Männchen als eine Variable behandelt wurde. Die Analyse beschränkt sich auf ein Modell, um Schätzer der Pfadkoeffizienten zu erhalten, und verzichtet auf das Testen von alternativen Hypothesen, was diesen kleinen Datensatz endgültig überstrapazieren würde. Die Pfadkoeffizienten sind zusammen mit den standardisierten Regressionskoeffizienten aus den ANCOVA Modellen in Tabelle 22 aufgeführt. Die quadrierten multiplen Korrelationen zu diesem LISREL Modell folgen in Tabelle 23.

Table 22: Comparison of the standardised parameter estimates resulting from the SEM and R analyses of the model in figure 49. In the SEM columns the within group standardised solution is given first, the common metric solution is given underneath.

Significant values are given bold. Significance codes: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females. → = influence, 1. SM = volume of first salivary mass, sub. SM = volume of subsequent salivary masses, ♀ = female condition, ♂ = male condition, ♀age = female age, dur = copulation duration.

Tabelle 22: Vergleich der standardisierten Parameterschätzer aus den SEM und R Analysen des Modelles in Abbildung 49. In den SEM-Spalten ist die innerhalb der Gruppe standardisierte Lösung als erstes aufgeführt, darunter die einheitlich skalierte Lösung. Signifikante Werte sind fett gedruckt. Signifikanzen: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen. → = beeinflusst, ♀ = Weibchenkondition, ♂ = Männchenkondition, 1.SM = erstes Sekret, sub. SM = folgende Sekrete, ♀age = Alter der Weibchen, dur = Kopulationsdauer.

	♂→1. SM		♂→sub. SM		♀→1. SM		♀→sub. SM		♀age→1. SM		♀age→sub. SM	
	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA
HNHN	0.30.	0.28	-0.01	-0.07	-0.02	-0.01	0.02	-0.53*	0.22	0.21	-0.01	0.26
	0.26.		-0.01		-0.02		0.03		0.27		-0.01	
HNLN	0.26	0.15	0.61*	0.61*	0.16	0.24	-0.37.	-0.29	-0.53*	-0.57.	0.21	0.09
	0.32		0.45*		0.36		-0.48.		-0.99*		0.23	
MNHN	0.06	0.10	0.44*	0.28	-0.18	-0.10	0.12	0.20	0.06	0.04	0.24	0.15
	0.07		0.59*		-0.08		0.06		0.03		0.15	
MNLN	0.31	0.27	0.00	-0.19	0.08	0.18	0.50*	0.44	-0.27	-0.42	-0.73*	-0.75*
	0.34		-0.01		0.09		0.78*		-0.14		-0.54*	
LNHN	0.37*	0.37	0.24*	0.53*	0.10	-0.01	0.20	0.13	0.35	0.40	0.05	-0.31
	0.34*		0.23*		0.08		0.18		0.35		0.05	
LNLN	-0.35*	-0.23	-0.17	-0.01	0.68*	0.76*	0.16	0.14	-0.21	-0.55*	-0.04	-0.40
	-0.39*		-0.12		0.68*		0.11		-0.22		-0.03	

	♂→dur		♀→dur		♀age→dur		1. SM→dur		sub. SM→dur	
	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA
HNHN	-0.02	0.02	0.15	0.14	-0.05	-0.05	0.06	0.06	0.39*	0.39
	-0.01		0.14		-0.05		0.05		0.25*	
HNLN	0.14	0.18	0.11	0.17	-0.37	-0.43	-0.12	-0.17	0.29.	0.26
	0.09		0.12		-0.35		-0.06		0.25.	
MNHN	-0.22	-0.17	-0.17	-0.20	0.17	0.20	-0.31.	-0.30	0.35	0.33
	-0.39		-0.12		0.14		-0.46.		0.46	
MNLN	-0.16	-0.09	0.51*	0.63*	-0.38*	-0.45.	-0.06	-0.13	0.64*	0.56*
	-0.34		1.08*		-0.38*		-0.11		0.88*	
LNHN	0.01	0.04	-0.12	-0.10	0.64*	0.66*	0.00	-0.05	0.35*	0.35
	0.00		-0.07		0.44*		0.00		0.22*	
LNLN	0.44*	0.46	-0.07	-0.17	-0.13	-0.15	-0.38*	-0.30	0.70*	0.76*
	0.93*		-0.13		-0.26		-0.72*		1.96*	

The model yields the following fit statistics: $X^2 = 21.57$, $df = 20$, $p = 0.36$; $RMSEA = 0.068$, $p = 0.42$. The squared multiple correlations are on an average slightly higher than in the model involving male investment as one variable.

Zu dem Modell gehören die folgenden Maße der Anpassungsgüte: $X^2 = 21.57$, $df = 20$, $p = 0.36$; $RMSEA = 0.068$, $p = 0.42$. Die quadrierten multiplen Korrelationen sind im Durchschnitt etwas höher als beim Modell, in dem die Männcheninvestition in einer Variablen zusammengefasst ist.

Table 23: Squared multiple correlations corresponding to the model in figure 49. SM = salivary mass, sub = subsequent, SM = sal. mass.

Tabelle 23: Quadrierte multiple Korrelationen zu dem Modell in Abbildung 49. ff = folgende.

SMC	volume 1. SM Volumen 1. Sekret	volume sub. SM Volumen ff. Sekrete	copulation duration Kopulationsdauer
HNHN	0.14	0.00	0.18
HNLN	0.28	0.46	0.20
MNHN	0.04	0.26	0.25
MNLN	0.15	0.29	0.78
LNHN	0.31	0.11	0.51
LNLN	0.37	0.03	0.72

Following the earlier findings described in the previous chapters, HN males are not choosy and thus the invested volume is determined by the males' condition. In the present analysis where male investment is split, the influence male condition has on the volume produced concentrates on the subsequent salivary secretions produced during copulation in the group of HN males and LN females. In the group of HN males and HN females a weak influence of male condition on the volume of the first salivary mass is found. In both groups female condition did not affect the volume of the first salivary mass and the effect on the volume of the subsequent salivary masses is negative (the heavy deviation between the SEM and ANCOVA estimate in the first group is caused by transformation and non-transformation respectively). Basing on the results of the former analysis MN and LN males can be considered choosy. In the groups of these males in which they were mated with HN females, males were expected to maximise their investment. According to this, in these groups the total investment was affected by male condition. With the

Den früheren Ergebnissen, die in den vorangegangenen Kapiteln beschrieben wurden, zu Folge sind HN-Männchen nicht wählerisch und das investierte Volumen wird von der Männchenkondition bestimmt. In dieser Analyse, in der die Männcheninvestition aufgeteilt ist, konzentriert sich der Einfluss der Kondition bei den mit LN-Weibchen verpaarten HN-Männchen auf die folgenden Sekrete, die während der Kopulation produziert wurden. In der Gruppe, in der HN-Tiere beider Geschlechter aufeinander trafen, findet sich ein schwacher Einfluss auf das erste Sekret. In beiden Gruppen beeinflusst die Kondition der Weibchen das Volumen des ersten Sekretes nicht. Der Einfluss auf das Volumen der folgenden Sekrete ist in beiden Gruppen negativ (der große Unterschied zwischen den Schätzern aus ANCOVA und SEM in der ersten Gruppe wird durch Transformation bzw. das Unterlassen der Transformation verursacht). Aufgrund der Ergebnisse der vorherigen Analyse sind MN- und LN-Männchen als wählerisch eingeschätzt worden. Dennoch wurde in den Gruppen, in denen sich diese mit HN-Weibchen

investment split in the case of males from the medium nutrient regime the effect is found in the relationship between their condition and the subsequent salivary masses. In the case of males from the low nutrient regime both variables measuring investment have an effect. In both groups female condition does not influence male investment. Considering finally the groups of MN males and LN males paired with LN females, in which male choosiness is supposed to show in an effect of female condition on male investment this assumption proved to be true in both. But there is a difference in the measure of investment that is affected. In the group of MN males female condition has an influence on the volume of the subsequent salivary masses and in the group of the LN males it influences the volume of the first salivary mass. It is remarkable that in the group of MN males male condition has a positive influence on the volume of the first salivary mass and in the LN male group this influence is negative.

As it was in the former analysis female age tends to affect male investment negatively when females are badly nourished. With regard to the determination of copulation duration by male and female condition this analysis also provides no patterns that are in accordance with the starting hypotheses. The decomposition of the effect the invested volume has on copulation duration lead to an interesting result. The volume of the first salivary mass tends to have a negative effect. Thus, the positive effect of the subsequent salivary masses is more pronounced than the positive effect of the total volume. Especially the common metric solution shows a pattern in the determination of copulation duration by the volume of the subsequent salivary masses. In the groups of MN and LN males that mated with LN females the strengths of the relationship is considerably higher than in the remaining groups.

verpaarten, ein Effekt der Männchenkondition erwartet, weil wählerische Männchen in einer solchen Situation ihre Investition maximieren. Der Zusammenhang spiegelt sich auch bei Verwendung der in ihre Komponenten zerlegten Investition wider. Im Falle der Männchen, die bei mittlerer Nahrungsverfügbarkeit gehalten wurden, beeinflusst deren Kondition das Volumen der folgenden Sekrete, im Falle der LN-Männchen haben beide Maße der Investition Einfluss. In beiden Gruppen besteht keine Abhängigkeit zwischen Volumen und Ernährungszustand der Weibchen. Betrachtet man schließlich die Gruppen der LN- und MN-Männchen, die mit LN-Weibchen verpaart wurden, in denen sich die Wählerischkeit der Männchen durch einen Einfluss der Weibchenkondition auf die Gesamtinvestition zeigte, finden sich auch in der erneuten Analyse Effekte der Weibchenkondition. Diese beziehen sich jedoch auf unterschiedliche Maße der Investition. Bei den MN-Männchen ist das Volumen der folgenden Sekrete abhängig von der Kondition der Weibchen, während bei den LN-Männchen das Volumen des ersten Sekretes vom Ernährungszustand der Weibchen beeinflusst wird. Zu bemerken bleibt, dass in der Gruppe der MN-Männchen die Männchenkondition einen positiven Einfluss auf das Volumen des ersten Sekrets hat und dieser in der Gruppe der LN-Männchen negativ ist.

Übereinstimmend mit der vorigen Analyse zeichnet sich eine Abhängigkeit der Männcheninvestition vom Alter der Weibchen ab, wenn diese in schlechtem Ernährungszustand sind. Hinsichtlich der Bestimmung der Kopulationsdauer durch Männchen- und Weibchenkondition liefert auch dieses Modell kein Muster, das mit den Ausgangshypothesen übereinstimmt. Die Zerlegung des Effektes des investierten Volumens auf die Kopulationsdauer, führte hingegen zu einem interessanten Ergebnis. Das Volumen des ersten Sekretes beeinflusst die Dauer eher negativ, der positive Effekt der folgenden Sekrete tritt stärker hervor, als bei Betrachtung der Investition als Ganzes. Besonders die einheitlich skalierte Lösung zeigt ein Muster in der Bestimmung der Kopulationsdauer durch die folgenden Sekrete. In den Gruppen der MN- und LN-Männchen, die sich mit LN-Weibchen verpaarten, ist der Zusammenhang strenger als in den übrigen Gruppen.

Number of Unsuccessful Encounters

Anzahl nicht erfolgreicher Zusammentreffen

The number of encounters of males and females that were followed by the mating prelude including the production of a salivary mass by the male but not copulation, delivers a rough measure of the degree of premating choosiness in the different groups. Which sex however finally refused to copulate can only be subsumed.

Die Anzahl der Zusammentreffen von Männchen und Weibchen, die zwar zu Beginn der Paarungseinleitung zur Produktion eines Sekretes aber nicht zur Kopulation führten, ist ein ungefähres Maß für den Grad präkopulatorischer Wählerischeit innerhalb der Gruppen. Welches Geschlecht letztendlich nicht auf die Kopulation einging bleibt jedoch Gegenstand von Mutmaßungen.

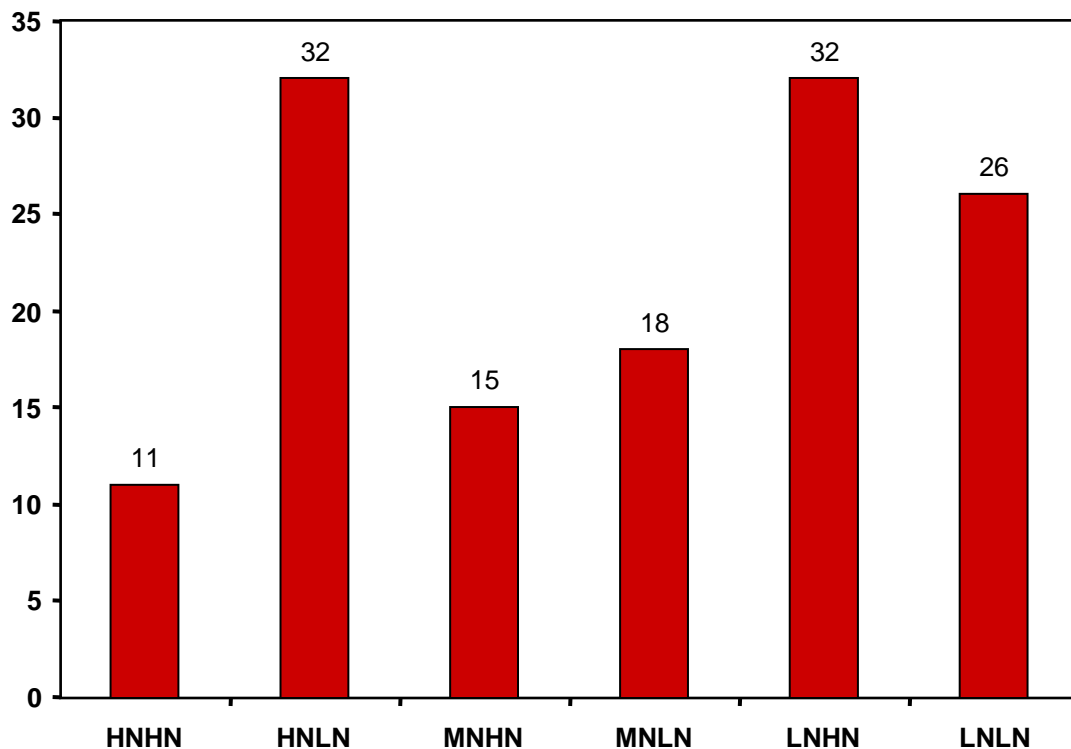


Figure 50: Number of unsuccessful encounters of individuals of different sex that lead to the production of a salivary mass but not copulation. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females.

Abbildung 50: Anzahl der Zusammentreffen von Individuen unterschiedlichen Geschlechts, die zur Produktion eines Sekretes aber nicht zur Einleitung einer Kopulation führten. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen.

Chapter VI

Conclusions II

Schlussfolgerungen II

Interpretation of the Conventional Analysis: Determination of the Total Saliva Volume invested by Males

Auswertung der konventionellen Analyse: Bestimmung des von den Männchen investierten Gesamtvolumens

For the computation of the R models the initial model (figure 18, page 116) had to be split into two parts describing separately the determination of the volume males invested into a copulation and the determination of the duration of this copulation.

The analysis of the mean volumes invested in the six experimental groups showed that the pattern formed by the means follows the pattern formed by the mean male conditions in these groups. This result supports the hypothesis that the nutritional state limits the males' ability to produce salivary masses.

The regression lines estimated with help of the ANCOVA procedure create a pattern that corresponds to the expected pattern for choosiness of males, which are restricted in their energy resources. In the groups involving LN and MN males mated with LN females the invested volume is influenced by the females' condition. In the remaining groups the volume is determined by male condition. The only exception is the group of HN males meeting HN females, in which both traits exert no significant influence. At this point shall be repeated that the expectation of an influence of male condition on volume in groups containing choosy males based on the assumption that these males maximise their investment when they copulate with females of very high quality. If this additional assumption were true the mean volumes invested in LN and HN females by choosy males in the same condition had to be different (see figure 51A). The present results only allow speculations about the reasons for the lack of these differences. In the case of the LN males the mean volume invested in LN females is lower than the mean volume invested in HN females. The insignificance of this difference may be due to the small sample

Für die Berechnung der R Modelle musste das Ausgangsmodell (Abbildung 18, Seite 116) in zwei Teile aufgespalten werden, die einzeln die Bestimmung des von den Männchen in einer Kopulation investierten Volumens und die Bestimmung der Kopulationsdauer beschreiben.

Die Analyse der mittleren investierten Volumina in den sechs experimentellen Gruppen ergab, dass das von den Mittelwerten geformte Muster weitgehend dem von den mittleren Männchenbedingungen geformten entspricht. Dieses Ergebnis stützt die Hypothese, dass der Ernährungszustand der Männchen ihre Fähigkeit Sekret zu produzieren begrenzt.

Die mit Hilfe der ANCOVA geschätzten Regressionsgeraden weisen ein Muster auf, das mit der Annahme von Wählerlichkeit bei Männchen, die in ihren Ressourcen limitiert sind, übereinstimmt. In den Gruppen der MN- und LN-Männchen, die mit LN-Weibchen verpaart wurden, beeinflusst der Ernährungszustand der Weibchen das investierte Volumen. In den übrigen Gruppen ist der Ernährungszustand der Männchen der bestimmende Faktor. Eine Ausnahme bildet die Gruppe der HN-Männchen und HN-Weibchen, in der beide Merkmale ohne signifikanten Einfluss sind. Hier sei noch einmal darauf hingewiesen, dass die Erwartung eines Einflusses der Männchenkondition auf das investierte Volumen in Gruppen, in denen wählerische Männchen mit HN-Weibchen zusammentrafen, auf der Überlegung beruhten, dass in diesem Fall die Männchen immer maximal investieren. Wenn diese zusätzliche Annahme zuträfe, müsste dies Unterschiede zwischen den mittleren investierten Volumina erzeugen, die Männchen gleichen Ernährungszustandes in HN- und LN-Weibchen investieren (siehe

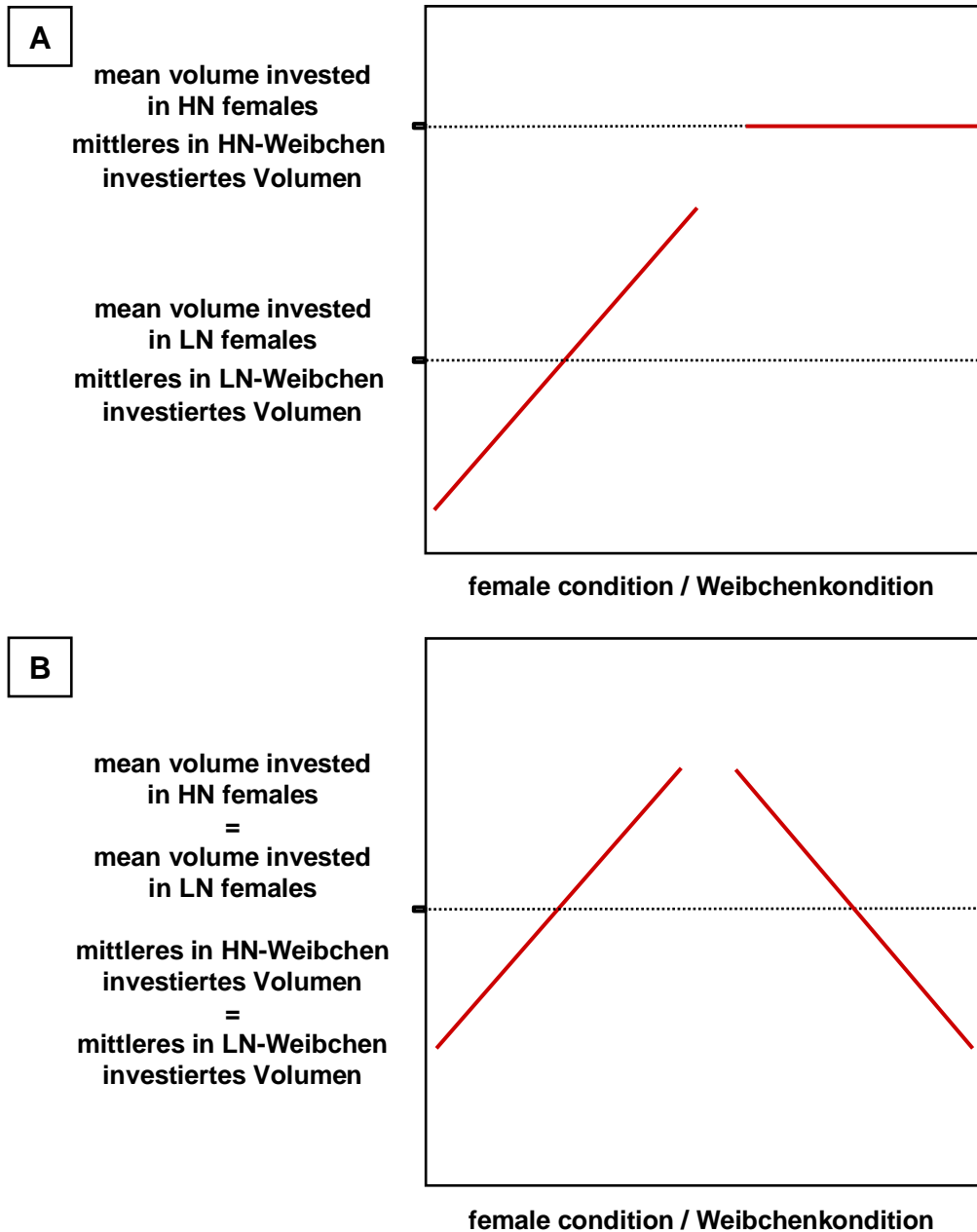


Figure 51: A Choosy males in the same nutritional state maximise their investment when female condition exceeds a certain value leading to a difference between the mean volumes invested in high nutrient (HN) and low nutrient (LN) females. Red: regression lines.

B Choosy males in the same nutritional state invest less the better a female is when female condition exceeds a certain value. This scenario leads to equality of the mean volumes invested in high nutrient females (HN) and low nutrient females (LN). Red: regression lines.

Abbildung 51: A Wählerische Männchen in gleichem Ernährungszustand maximieren ihre Investition, wenn der Ernährungszustand der Weibchen einen bestimmten Wert übersteigt. Dies führt zu einem Unterschied zwischen den mittleren Volumina, die an schlecht ernährte (LN) und gut ernährte (HN) Weibchen übergeben werden. Rot: Regressionsgeraden.

B Wählerische Männchen gleichen Ernährungszustands investieren umso weniger je besser ein Weibchen ist, wenn der Ernährungszustand der Weibchen einen bestimmten Wert übersteigt. Dieses Szenario lässt gleiche Mittelwerte für die Volumina erwarten, die in gut ernährte (HN) und schlecht ernährte (LN) Weibchen investiert werden. Rot: Regressionsgeraden.

size. In the case of the MN males the mean invested volumes show the opposite tendency. Even if this non-significant difference is due to unknown causes, it is to be expected that MN males invest at least the same amount of saliva in HN and LN females. Thus, in the subgroup of MN males the assumption of choosy males maximising their investment when mating with good quality females does not hold. A possible explanation for the deviation from the expectations provides the assumption that choosy males also differ in their behaviours dependent on their nutritional states: LN males maximise their investment for HN females while adapting the amount of saliva when meeting LN females (corresponding to figure 51A). Males in medium nutritional state invest the less in HN females the better they are and their investment in LN females increases with female quality and might even exceed the amount invested in HN females (corresponding to figure 51B). This scenario assumes that saliva secretions are mating effort/paternal effort in LN males and that the amount of saliva increases with female condition until it reaches a maximum. The dependency of the invested volume of female condition is therefore not linear but creates an S-shaped curve. For the MN males the same is true until a threshold is reached. When female condition exceeds this point male behaviour changes to adjusted paternal effort, males now reduce their investment with increasing female quality.

Although this quite complex scenario can be used to explain the unexpected patterns produced by the means it is also possible that the deviations are caused by unknown factors that influence the volume males invested. One example is the age of the females that has been introduced into the model as a control variable. In the groups involving LN and MN males which are viewed as choosy with regard to female condition the age of the LN females has an influence on the volume. The older a female, the less it receives. But this relationship cannot be used to explain the lacking differences because it should increase them.

These problems will be further discussed in the interpretation of the results of the analysis of the timing of choice. At this stage of the investigation the conclusion can be drawn that the occurrence of male choosiness depends on their nutritional state, males thus combine strategic with cryptical choosy behaviour. Males in medium and low condition, which can be viewed as limited in

Abbildung 51A). Über die Gründe, warum diese Unterschiede nicht auftreten, kann auf Grundlage der Ergebnisse nur spekuliert werden. Bei den LN-Männchen ist das mittlere in LN-Weibchen investierte Volumen geringer als das im Mittel in HN-Weibchen investierte Volumen. Dass diese Differenz nicht signifikant ist, mag auf die geringe Stichprobengröße zurückzuführen sein. Bei den Männchen im mittleren Ernährungszustand findet sich allerdings ein Trend in die entgegengesetzte Richtung. Selbst wenn dieser nicht signifikante Unterschied unbekanntem Ursachen zugeschrieben wird, muss davon ausgegangen werden, dass hier in HN- und LN-Weibchen im Mittel zumindest gleich viel investiert worden ist. Damit ist die Annahme einer maximalen Investition in HN-Weibchen nicht mehr haltbar. Eine mögliche Erklärung für eine solche Abweichung liefert die Annahme, dass es auch Verhaltensunterschiede innerhalb der Gruppe der wählerischen Männchen gibt, die auf den unterschiedlichen Ernährungszuständen beruhen: LN-Männchen investieren maximal in HN-Weibchen, während sie bei schlecht ernährten Partnerinnen die investierte Sekretmenge an deren Kondition ausrichten (entsprechend Abbildung 51A). Männchen in mittlerem Ernährungszustand hingegen übergeben, wenn die Qualität des Weibchens eine bestimmte Schwelle übersteigt, umso weniger je besser das Weibchen ist. Ihre Investition in schlechtere Weibchen steigt in Abhängigkeit von der Weibchenqualität und übersteigt möglicherweise die in gute (entsprechend Abbildung 51B). Dieses Szenario nimmt also für die LN-Männchen an, dass die Sekrete Paarungsaufwand und/oder väterlicher Aufwand sind und die übergebene Menge sich in Abhängigkeit von der Weibchenqualität einem Maximum nähert, die Abhängigkeit somit nicht linear ist, sondern einer Sättigungskurve entspricht. Für die MN-Männchen gilt bis zu einem gewissen Wert der Weibchenkondition das gleiche, an diesem Punkt investieren die Männchen maximal. Wenn dieser Wert überschritten wird, wechselt das Verhalten der Männchen zu einer Form des angepassten väterlichen Aufwandes. Sie maximieren ihre Investition nicht mehr, sondern reduzieren sie mit steigender Weibchenqualität.

Auch wenn dieses Szenario eine mögliche Erklärung für die unerwarteten Ergebnisse liefert ist es genauso möglich, dass andere, unbekanntere Merkmale Einfluss auf das investierte Volumen nehmen und somit die Mittelwerte beeinflussen. Ein

their resources, discriminate between females in different nutritional states. Besides, the nutritional state is not the only quality indicator used by males. When they meet females in low condition the age of the females also matters.

Beispiel für ein solches Merkmal ist das Alter der Weibchen, das als Kontrollvariable in die Analyse eingeflossen ist. In den als wählerisch angesprochenen Gruppen der LN- und MN-Männchen hat das Alter der LN-Weibchen einen Einfluss auf die übergebene Sekretmenge. Je älter ein LN-Weibchen ist, desto weniger erhält es. Diese Beziehung kann jedoch nicht zur Erklärung der fehlenden Mittelwertunterschiede herangezogen werden, weil sie diese verstärken müsste.

Eine weitergehende Klärung der offenen Fragen wird anhand der Ergebnisse der zusätzlichen Analyse zum Zeitpunkt der Wahl versucht. Zunächst festgehalten werden kann, dass Wahlverhalten bei den Männchen in Abhängigkeit von ihrem Ernährungszustand auftritt, sie also strategisches und kryptisch wählerisches Verhalten auf sich vereinen. LN- und MN-Männchen, von denen man annehmen kann, dass sie in den ihnen zur Verfügung stehenden Ressourcen begrenzt sind, diskriminieren zwischen Weibchen in unterschiedlichen Ernährungszuständen. Außerdem ist der Ernährungszustand nicht das einzige Qualitätsmaß, an dem sich die Männchen orientieren. Bei einem Zusammentreffen mit LN-Weibchen spielt bei der Qualitätsabschätzung auch deren Alter eine Rolle.

Interpretation of the Conventional Analysis: Determination of Copulation Duration

Auswertung der konventionellen Analyse: Bestimmung der Kopulationsdauer

The determination of the duration of the copulations in the six experimental groups has been analysed the same way as the determination of the volume invested by the males. In a first step the mean copulation durations have been tested for differences in the R ANOVA procedure. The model provides significant deviations from the reference value (HN males and HN females) for the groups involving MN and LN males, which are not supported by the post hoc test. Differences between the copulation durations gathered by males of the same nutrient regime do not occur. The pattern follows roughly that formed by the mean volumes invested thus giving a hint –though a weak one– that copulation duration is a function of male investment.

Considering the slopes describing the effect of volume on copulation duration we find a significant positive effect in two groups. So the assumption of females cryptically choosing by the amount of saliva they receive is fairly supported. For the remaining variables the test proves significant slopes for some groups. In the group of LN males meeting LN females the slopes show a significant positive effect of male condition and a negative effect of female condition. In the group of MN males meeting LN females the females' condition has a positive influence on copulation duration. In the case of LN males meeting HN females the age of the females affects copulation duration positively (compare table 24 in the following paragraph).

The results do not show consistent patterns that would match one of the starting hypotheses. As they also rely on a weak model no further speculations are made.

Die Bestimmung der Kopulationsdauern in den sechs experimentellen Gruppen ist auf die gleiche Weise untersucht worden wie die Bestimmung des von den Männchen investierten Volumens. Zunächst wurden die mittleren Kopulationsdauern in einer ANOVA auf Unterschiede getestet. Das R Modell weist für die Gruppen der LN- und MN-Männchen signifikante Abweichungen vom Referenzwert (HN-Männchen und HN-Weibchen) aus, die der post hoc Test nicht bestätigt. Unterschiede zwischen den Kopulationsdauern, die Männchen gleicher Gruppenzugehörigkeit erlangen, treten nicht auf. Das Muster folgt damit in groben Zügen dem von den mittleren übergebenen Volumina gebildeten und gibt so einen –allerdings nur schwachen– Hinweis auf eine Abhängigkeit der Kopulationsdauer von der Investition der Männchen.

Zieht man die aus der ANCOVA gewonnenen Steigungen hinzu, zeigt sich in zwei Gruppen ein signifikant positiver Einfluss des Volumens auf die Kopulationsdauer und untermauert so die Annahme, dass die Weibchen anhand der erhaltenen Sekretmenge kryptisch wählen. Für die übrigen Variablen weist der Test in einigen Gruppen signifikante Steigungen aus. In der Gruppe der LN-Männchen zusammen mit LN-Weibchen finden sich ein positiver Einfluss der Männchenkondition und ein negativer Einfluss der Weibchenkondition. In der Gruppe der MN-Männchen, die mit LN-Weibchen verpaart wurden, wirkt sich die Kondition der Weibchen positiv auf die Kopulationsdauer aus. Im Fall der LN-Männchen, die mit HN-Weibchen Kopulationen eingingen, beeinflusst das Weibchenalter die Kopulationsdauer positiv (vergleiche Tabelle 24 im folgenden Abschnitt).

Die Ergebnisse zeigen kein Muster, das einheitlich mit einer der Ausgangshypothesen in Übereinstimmung gebracht werden könnte und sind insgesamt so schwach, dass auf spekulative Erklärungsversuche verzichtet wird.

Interpretation of the Confirmatory Analysis

Auswertung der konfirmatorischen Analyse

In the confirmatory analysis the model as given again in figure 52 has been estimated in one without taking means and intercepts into account. The model selection process has been described in detail in chapter V, so it will be spared at this point. The parameter estimates resulting from the unconstrained model and their ANCOVA correspondences are once more given in table 24. With regard to the unconstrained model the parameter estimates of the LISREL and the R ANCOVA procedure do not deviate far from each other. This is understandable when taking into account that in the LISREL model measurement errors could not be included and thus, though achieved with different methods, both sets of estimates base on similar assumptions. In addition, in this model the division into two parts as done for the ANCOVA analyses does not affect the parameter estimates.

The choice of model B, which adopts the hypothesis that males in high condition are not choosy while males in lower condition are choosy due to their limited energy resources, agrees with the results of the conventional analysis. Therefore, the conclusions drawn about the determination of the volume males invest during copulations in the previous paragraph could be viewed as confirmed if not model C would have provided nearly as good results as the chosen model. The parameter estimates corresponding to the relationships between male and female condition and the volume invested in the group of LN males meeting LN females deliver an explanation for the lack of a more pronounced difference. The models differ in the assumption made with regard to the choosiness of males in this group. Model B assumes male choosiness, thus the influence of male condition on volume is fixed to zero while the influence of female condition on volume is estimated. Model C assumes that these males are not choosy, thus the influence of male condition is estimated and that of female condition is fixed to zero. As both estimates have significant non-zero values the model fit does not differ much between these models. But accepting the assumption that an influence of female condition on the volume produced is sufficient evidence for male choosiness, the hypothesis that only males in lower condition, i.e. MN and LN males, are choosy is still substantiated and with that strategic

In der konfirmatorischen Analyse ist das Modell, wie es in Abbildung 52 nochmals dargestellt ist, ohne Einbeziehung der Mittelwerte und Achsenabschnitte berechnet worden. Der Modellauswahlprozess ist ausführlich in Kapitel V behandelt worden und wird daher hier ausgespart. Die Parameterschätzer des uneingeschränkten Modelles und ihre ANCOVA Entsprechungen sind in Tabelle 24 nochmals aufgeführt.

Die Parameterschätzer des uneingeschränkten LISREL Modelles und des R ANCOVA Modelles weichen nicht stark voneinander ab. Dies ist verständlich, wenn man in Betracht zieht, dass in das LISREL Modell Messfehler nicht mit einbezogen werden konnten und daher, obwohl mit unterschiedlichen Methoden durchgeführt, die Parameterschätzung auf den sehr ähnlichen Annahmen beruht. Zusätzlich beeinflusst bei diesem Modell die Spaltung in zwei getrennte Teile, wie für die ANCOVA Analysen gemacht, die Schätzer offenbar nicht.

Die Wahl von Modell B, das die Hypothese von nicht wählerischen Männchen in gutem Ernährungszustand und durch ihr Energielimit wählerische Männchen in schlechterem Ernährungszustand umsetzt, stimmt mit den Ergebnissen der konventionellen Analyse überein. Deswegen könnten die Schlüsse, die im vorangegangenen Abschnitt über die Bestimmung des von den Männchen während einer Kopulation übergebenen Volumens gezogen wurden, als bestätigt betrachtet werden, wenn nicht Modell C nahezu gleich gute Ergebnisse erzielte. Die Parameterschätzer zu der Beziehung zwischen Männchen- und Weibchencondition und dem investierten Volumen in der Gruppe der LN-Männchen, die mit LN-Weibchen verpaart wurden, geben eine Erklärung für den fehlenden Unterschied. Die Modelle weichen in der Annahme über die Wählerlichkeit der Männchen in dieser Gruppe voneinander ab. Modell B nimmt Wählerlichkeit an, daher ist der Schätzer für den Zusammenhang zwischen Männchencondition und Volumen auf null gesetzt, während der Einfluss der Weibchencondition auf das Volumen geschätzt wird. Modell C geht davon aus, dass die Männchen nicht wählerisch sind, daher wird der Einfluss der Männchencondition geschätzt und der der Weibchencondition nicht. Da beide Schätzer Werte ungleich null annehmen, unterscheidet sich die Anpas-

behaviour of males as an adjustment to their nutritional state.

Regarding the influence of the volume invested on copulation duration the SEM model delivers four significant estimates, those with the highest values correspond to the two significant ANCOVA estimates. These describe the relationship in the groups of MN and LN males meeting LN females. This difference between groups indicates that females, like males, exert cryptic choice and strategic behaviour. The significant relationships between the nutritional states of males and females respectively, and copulation duration found in some groups are in accordance with the ANCOVA estimates and do not support the starting hypotheses. The low proportion of explained variance corresponding to the variable copulation duration indicates that other variables are involved that have not been taken into account in these models.

sungsgüte der Modelle kaum. Unter der Annahme, dass ein Einfluss der Weibchenkondition ein ausreichender Hinweis auf ein Wahlverhalten der Männchen ist, wird die Hypothese, dass nur Männchen in geringerer Kondition, d.h. MN- und LN-Männchen, trotz des fehlenden Unterschiedes unterstützt und somit auch die Annahme, dass sich Männchen in Anpassung an ihren Ernährungszustand strategisch verhalten.

In Bezug auf den Einfluss des investierten Volumens auf die Kopulationsdauer, also des Parameters, der die Annahme kryptisch wählerischer Weibchen im Modell vertritt, wies das SEM Modell vier signifikante Schätzer aus. Die mit den höchsten Werten entsprechen den beiden signifikanten ANCOVA Schätzern. Diese beschreiben die Beziehung in den Gruppen der LN- und MN-Männchen, die mit LN-Weibchen zusammentrafen. Dieser Unterschied zwischen den Gruppen weist darauf hin, dass sich die Weibchen ebenso wie die Männchen kryptisch wählerisch und strategisch verhalten. Die signifikanten Zusammenhänge zwischen den Ernährungszuständen von Männchen bzw. Weibchen und der Dauer der Kopulationen, die in manchen Gruppen auftreten, stimmen mit den ANCOVA Ergebnissen überein und stützen die Ausgangshypothesen nicht. Der geringe Anteil der erklärten Varianz deutet außerdem auf eine Beteiligung unberücksichtigter Variablen hin.

Table 24: Standardised parameter estimates resulting from the SEM (within group standardised solution) and R analyses of the model in figure 52. Significant values are given bold. Significance levels: * = 0.05, . = 0.1. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females. → = influence, ♀ = female condition, ♂ = male condition, ♀age = female age, vol = volume invested, dur = copulation duration.

Tabelle 24: Standardisierte Parameterschätzer aus den SEM (innerhalb der Gruppe standardisiert) und R Analysen des Modelles in Abbildung 52.

Signifikante Werte sind fett gedruckt. Signifikanzniveaus: * = 0.05, . = 0.1. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen. → = beeinflusst, ♀ = Weibchenkondition, ♂ = Männchenkondition, ♀age = Alter der Weibchen, vol = investiertes Volumen, dur = Kopulationsdauer.

	♂→vol		♀→vol		♀age→vol			
	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA
HNHN	0.11	0.19	0.01	-0.21	0.08	0.13		
HNLN	0.66*	0.62*	-0.17	-0.16	-0.21	-0.22		
MNHN	0.44*	0.43.	0.04	0.02	0.26	0.23		
MNLN	0.11	0.07	0.51*	0.47	-0.79*	-0.87*		
LNHN	0.31*	0.53.	0.18	0.02	0.16	0.29		
LNLN	-0.29*	-0.15	0.46*	0.60*	-0.13	-0.53*		
	vol→dur		♂→dur		♀→dur		♀age→dur	
	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA
HNHN	0.39*	0.40	-0.05	-0.01	0.15	0.14	-0.07	-0.07
HNLN	0.08	0.03	0.23	0.28	-0.01	0.05	-0.22	-0.28
MNHN	0.17	0.15	-0.16	-0.12	-0.08	-0.11	0.19	0.22
MNLN	0.60*	0.51*	-0.24*	-0.19	0.52*	0.64*	-0.35	-0.43
LNHN	0.35*	0.32	-0.02	0.00	-0.12	-0.09	0.60*	0.61*
LNLN	0.48*	0.53*	0.66*	0.60*	-0.45	-0.51.	-0.02	-0.04

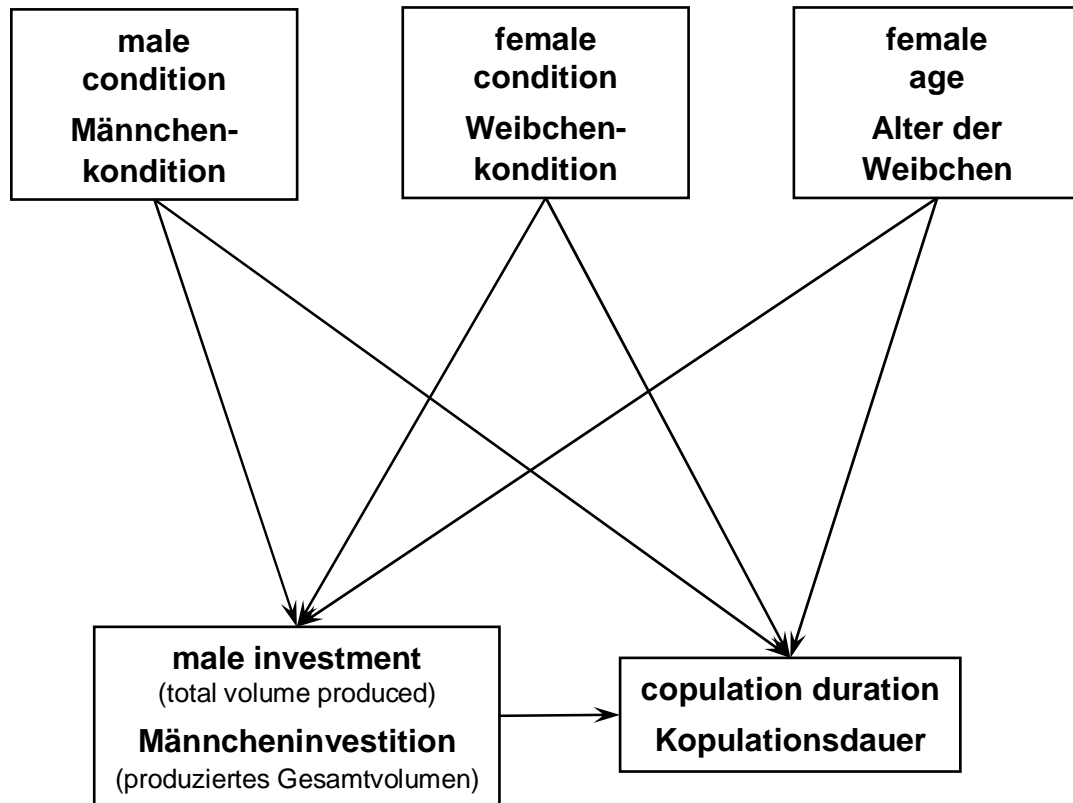


Figure 52: Graphical representation of the initially assumed causal relationships among the variables (unconstrained model).

Abbildung 52: Darstellung aller in Betracht gezogenen Kausalbeziehungen zwischen den Variablen (uneingeschränktes Modell).

Split Male Investment: Timing of Choice

Zerlegung der Männcheninvestition: Zeitpunkt der Wahl

Males of *P. alpina* always deliver a first nuptial gift before copulation is initiated. Therefore male investment in this species can be split in a component that can be viewed as pre mating investment and a second component that can be viewed as investment during copulation. According to this, mate choice can take place before and during copulation. Because female pre mating choice can only be measured as acceptance or non acceptance of the partner it was not possible to include it in the statistical models. Only the number of rejections could be presented giving a rough measure of the degree of pre mating choosiness within the experimental groups.

With regard to the patterns formed by the slopes two general tendencies can be stated. With increasing male condition the influence of female condition shifts from the first salivary mass to the subsequent salivary masses and the influence of female condition on the subsequent salivary masses shifts from positive to negative. Another general tendency is revealed by the patterns of the means of both measures of male investment. The volume of the first and the subsequent salivary masses increases with increasing male condition. At last, before the detailed interpretation of the results is carried out the number of rejections in the groups is to be considered. In the two groups in which HN individuals met LN individuals the numbers of pairing preludes not followed by copulation are highest. Putting all information together a scenario of mutual choice behaviour can be developed that, as the results are not altogether consistent and some effects might not be found due to the small sample size, provides the foundation for further experimental work.

To facilitate comprehension the parameters used in the following interpretation are given again in table 25. As in some groups males adjust the volume of the first salivary mass to female condition they must be able to assess the female's nutritional state before copulation. Starting the interpretation with the group of LN males and LN-females it can be seen that the negative effect of male condition on the volume produced persists in both analyses. When the volume is split, it seems to mainly concern the volume of the first salivary mass. Female condition affects the

Die Männchen von *P. alpina* übergeben immer ein erstes Paarungsgeschenk, bevor eine Kopulation eingeleitet wird. Daher ist es möglich, die Männcheninvestition in eine Komponente, die als präkopulatorische Investition und eine Komponente, die als Investition während der Kopulation betrachtet werden kann, einzuteilen. Dementsprechend kann Partnerwahl sowohl vor der Kopulation wie auch während der Kopulation stattfinden. Weil präkopulatorische Weibchenwahl nur als Akzeptanz bzw. Zurückweisung des Partners gemessen werden kann, konnte sie nicht in die statistischen Modelle einbezogen werden. So wurde nur die Anzahl der Zurückweisungen präsentiert, die ein grobes Maß des Grades der präkopulatorischen Wählerlichkeit innerhalb der experimentellen Gruppen liefert.

Hinsichtlich des Steigungsmusters können zwei allgemeine Tendenzen festgestellt werden. Mit zunehmender Männchencondition verschiebt sich der Einfluss der Condition der Weibchen vom ersten zu den folgenden Sekreten und der Einfluss der Weibchencondition auf die folgenden Sekrete wechselt von positiv nach negativ. Eine andere allgemeine Tendenz verrät das Muster der Mittelwerte beider Maße der Männcheninvestition. Das Volumen des ersten und der folgenden Sekrete steigt mit der Männchencondition. Bevor die Ergebnisse im Detail ausgewertet werden, soll abschließend noch die Zahl der Zurückweisungen betrachtet werden. In den beiden Gruppen, in denen HN-Individuen auf LN-Individuen trafen, ist die Zahl der Paarungseinleitungen, die nicht zu Kopulationen führten, am höchsten. Werden alle Informationen zusammengefasst, kann ein Szenario gegenseitigen Wählens entwickelt werden, das als Grundlage für weitere Arbeiten betrachtet werden muss, da die Ergebnisse nicht vollständig stimmig sind und manche Effekte aufgrund der geringen Stichprobengröße möglicherweise nicht gefunden wurden. Um das Verständnis zu erleichtern sind die im Folgenden angesprochenen Parameter in Tabelle 25 nochmals aufgeführt.

Da die Männchen mehrerer Gruppen das Volumen des ersten Sekretes an die Condition der Weibchen anpassen, muss davon ausgegangen werden, dass sie fähig sind den Ernährungszustand ihrer Partnerin vor der Kopulation zu bewerten. Beginnt man

Table 25: Standardised parameter estimates resulting from the SEM (within group standardised solution) and R analyses of the model including total male investment (**A**, compare figure 52 on page 203) and the model including split male investment (**B**, compare figure 49 on page 190). Significant values are marked with * and given bold. Groups: HNHN = high nutrient males + high nutrient females, HNLN = high nutrient males + low nutrient females, MNHN = medium nutrient males + high nutrient females, MNLN = medium nutrient males + low nutrient females, LNHN = low nutrient males + high nutrient females, LNLN = low nutrient males + low nutrient females. → = influence, ♀ = female condition, ♂ = male condition, ♀age = female age, vol = volume invested, dur = copulation duration, 1. SM = first salivary mass, sub. SM = subsequent salivary masses.

Tabelle 25: Standardisierte Parameterschätzer aus den SEM (innerhalb der Gruppe standardisiert) und R Analysen des Modells, das die Gesamtinvestition der Männchen einbezieht (**A**, vergleiche Abbildung 52 auf Seite 203) und des Modells, das die geteilte Investition einbezieht (**B**, vergleiche Abbildung 49 auf Seite 190). Signifikante Werte sind mit * gekennzeichnet und fett gedruckt. Gruppen: HNHN = gut ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, HNLN = gut ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, MNHN = mittel ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, MNLN = mittel ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen, LNHN = schlecht ernährte Männchen + gut ernährte Weibchen, LNLN = schlecht ernährte Männchen + schlecht ernährte Weibchen. → = beeinflusst, ♀ = Weibchenkondition, ♂ = Männchenkondition, ♀age = Alter der Weibchen, vol = investiertes Volumen, dur = Kopulationsdauer, 1. SM = erstes Sekret, sub. SM = folgende Sekrete.

A total investment	♂→vol		♀→vol	
	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA
HNHN	0.11	0.19	0.01	-0.21
HNLN	0.66*	0.62*	-0.17	-0.16
MNHN	0.44*	0.43.	0.04	0.02
MNLN	0.11	0.07	0.51*	0.47
LNHN	0.31*	0.53.	0.18	0.02
LNLN	-0.29*	-0.15	0.46.	0.60*

B splitted investment	♂→1. SM		♂→sub. SM		♀→1. SM		♀→sub. SM	
	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA	SEM	ANCOVA
HNHN	0.30.	0.28	-0.01	-0.07	-0.02	-0.01	0.02	-0.53*
HNLN	0.26	0.15	0.61*	0.61*	0.16	0.24	-0.37.	-0.29
MNHN	0.06	0.10	0.44.	0.28	-0.18	-0.10	0.12	0.20
MNLN	0.31.	0.27	0.00	-0.19	0.08	0.18	0.50*	0.44
LNHN	0.37*	0.37	0.24*	0.53*	0.10	-0.01	0.20	0.13
LNLN	-0.35*	-0.23	-0.17	-0.01	0.68*	0.76*	0.16	0.14

volume of the first salivary mass positively. When males are badly nourished they can be expected to be reluctant to invest their limited resources in a female of low condition while the female might be eager to copulate and get additional nourishment. Therefore, the negative relationship between male condition and the volume of the first salivary mass in this group can be explained when it is considered that the male's reluctance might grow, and according to this its investment decreases, the better its nutritional state is,

die Auswertung mit den LN-Männchen, die sich mit LN-Weibchen paarten, fällt als erstes auf, dass der negative Einfluss der Männchenkondition auf das Volumen in beiden Analysen auftritt. Wird das geteilte Volumen verwendet, scheint dieser hauptsächlich das erste Sekret zu betreffen. Die Kondition der Weibchen beeinflusst das Volumen des ersten Sekretes positiv. Wenn Männchen schlecht ernährt sind, ist zu erwarten, dass sie zögern ihre begrenzten Ressourcen in ein Weibchen schlechter

because its chance to find and to be accepted by a better female increases due to its ability to produce bigger salivary masses and its longer life expectancy. The positive relationship between female condition and the volume of the first salivary mass can be attributed to the female's increasing acceptance threshold and the willingness of the male to invest more in females of better quality. The effect the individuals' conditions have on the subsequent salivary masses is nearly zero. Adding the information that in this group the number of rejections is considerably high to the assumption that females in low condition are eager to copulate the conclusion can be drawn that males that are strongly limited in their resources conduct their choice mainly before the copulation is initiated. The strong relationship between the volume of the subsequent salivary masses and the duration of the copulation indicates that the females choose strictly during copulation by the volume they receive.

In the group in which LN males were paired with HN females, male condition affects both the volume of the first salivary mass and that of the subsequent salivary masses. The state of the female does not affect volumes. In this case, it can be subsumed that the females are the reluctant sex while the males are eager to mate with females of such high quality. Corresponding to this males maximise their investment in every respect. The high number of mating preludes that ended in rejection of a mate is here devoted to premating choice of females.

In the groups of MN-males the transition from female effects on the volume of the first salivary mass to effects on the volume of the subsequent salivary masses takes place. Considering that in the following groups males are in better condition and generally produce bigger salivary masses it is comprehensible that the influence of premating choice mechanisms on male investment decreases. In the group of MN males mated with LN females the influence of male condition on the volume of the first salivary mass is positive. A positive effect of female condition on the volume of the subsequent salivary masses is found indicating choosy behaviour of males during copulation. Keeping up the theory that badly nourished females do not show a high degree of premating choosiness the strong influence of the volume of the subsequent salivary masses on the duration of copulations can be read as a sign of females that choose mainly during copulation.

Qualität zu investieren, während die Weibchen begierig sind zu kopulieren, um zusätzliche Nahrung zu erhalten. So kann die negative Beziehung zwischen Männchen-kondition und Volumen des ersten Sekretes anhand der Annahme erklärt werden, dass das Männchen umso widerwilliger und daher weniger investiert je besser sein Ernährungszustand ist, weil aufgrund seiner zunehmenden Fähigkeit größere Sekrete zu produzieren seine Chance, ein besseres Weibchen zu finden und von ihm akzeptiert zu werden, größer wird. Die positive Beziehung zwischen Weibchenkondition und dem Volumen des ersten Sekretes kann der wachsenden Akzeptanzschwelle des Weibchens zugeschrieben werden, die mit einer wachsenden Bereitschaft des Männchens, in bessere Weibchen mehr zu investieren, einhergeht. Ein Effekt der Kondition beider Geschlechter auf die folgenden Sekrete ist kaum vorhanden. Fügt man der Annahme von der hohen Kopulationsbereitschaft der Weibchen die relativ hohe Zahl der Zurückweisungen hinzu, liegt der Schluss nahe, dass Männchen, die über wenig Ressourcen verfügen, hauptsächlich vor der Kopulation wählen. Der große Einfluss, den das Volumen der folgenden Sekrete auf die Kopulationsdauer ausübt, weist darauf hin, dass die Weibchen während der Kopulation mit Hilfe des übergebenen Volumens sehr strikt wählen.

In der Gruppe, in der LN-Männchen auf HN-Weibchen trafen, nimmt die Männchenkondition Einfluss sowohl auf das Volumen des ersten wie auch der folgenden Sekrete. Der Zustand der Weibchen beeinflusst die Volumina nicht. In diesem Fall wird unterstellt, dass die Weibchen das zögerliche Geschlecht sind während die Männchen begierig sind, mit Partnerinnen solch hoher Qualität zu kopulieren. Dementsprechend ist die Investition der Männchen in jeder Hinsicht so hoch wie möglich. Die große Zahl der Paarungseinleitungen, die zu keiner Kopulation führen, wird somit hier dem Einfluss der Weibchen zugeschrieben.

In den Gruppen der MN-Männchen findet der Übergang vom Weibcheneinfluss auf das erste Sekret zu Einfluss auf die folgenden Sekrete statt. In Anbetracht der höheren Kondition der Männchen in den nachstehenden Gruppen und der Produktion generell größerer Sekrete, ist es verständlich, dass der Einfluss präkopulatorischer Wahlmechanismen auf die Männcheninvestition abnimmt. In der Gruppe der mit LN-Weibchen gepaarten MN-Männchen ist das Volumen des ersten Sekretes von der

When medium nutrient males mate with high nutrient females male condition only influences the volume of the subsequent salivary masses while no other effects of the individuals' conditions are found. Thus, it can be concluded that males maximise their investment during copulation. As no effect of male condition on the first salivary mass is found, maximisation before copulation cannot be proved. In both groups involving medium nutrient males the number of precludes that did not lead to copulations is relatively low. In the case of encounters with low nutrient females the males can be expected to be the more reluctant sex but as they have more resources at their disposal they are less reluctant than low nutrient males. In the case of encounters with high nutrient females reluctance is the female part but as the males are of considerable quality fewer are rejected than in the low nutrient group.

Coming to the groups of high nutrient males the change from positive to negative effects of female condition on the volume of the subsequent salivary masses takes place. In the interpretation of the results concerning total male investment adjusted paternal investment has already been used to build up an explanation of the deviation between the evidence given by slopes and means. With the investment split there is a clearly negative influence of female condition on the subsequent salivary masses which is in accordance with the assumptions made for the existence of such behaviour. Taking into account the high number of rejections occurring in the group of high nutrient males meeting low nutrient females, which are here devoted to the males, premating male choice must be assumed to maintain despite the high quality of males. If a male decides to mate with a female of low condition, which might be due to traits other than condition, the investment seems to be considerably high as the positive relationship between the males' condition and the volume of the subsequent salivary masses indicates. But at the same time the volume seems to be adjusted to the females' condition in a way that males invest less the better the females' condition is. In the group of high nutrient males and females the effect is even stronger in the ANCOVA analysis and the males' condition does not influence the volume of the subsequent salivary masses any more. In both groups of high nutrient males the relationship between the subsequent salivary masses and copulation duration is low. This points towards a scenario in which females mating with high quality males are less

Männchenkondition beeinflusst. Ein positiver Einfluss der Weibchenkondition auf das Volumen der folgenden Sekrete weist auf wählerisches Verhalten der Männchen im Laufe der Kopulation hin. Unter Beibehaltung der Theorie, dass LN-Weibchen nur zu einem geringen Grad präkopulatorisch wählen, kann der starke Einfluss des Volumens der folgenden Sekrete auf die Kopulationsdauer als Zeichen für Weibchenwahl hauptsächlich während der Kopulation gelten.

Bei der Verpaarung von MN-Männchen mit HN-Weibchen beeinflusste die Kondition der Männchen das Volumen der folgenden Sekrete, während keine weiteren Einflüsse der Kondition von Männchen und Weibchen gefunden wurden. Dies kann mit einer maximalen Investition während der Kopulation erklärt werden. Da kein Effekt der Männchenkondition auf das erste Sekret nachgewiesen werden kann, gibt es keinen Hinweis auf eine Maximierung vor der Kopulation. In beiden Gruppen der MN-Männchen ist die Zahl der Paarungseinleitungen, die nicht zu Kopulationen führten relativ niedrig. Im Fall von Zusammentreffen mit LN-Weibchen kann davon ausgegangen werden, dass die MN-Männchen das zurückhaltendere Geschlecht sind, doch da sie über mehr Ressourcen verfügen als LN-Männchen, sind sie weniger zögerlich als diese. Im Fall von Zusammentreffen mit HN-Weibchen ist Zurückhaltung weibliches Merkmal, aber da die Männchen in vergleichsweise guter Verfassung sind, werden sie seltener abgewiesen als in der LN-Gruppe.

In den HN-Männchengruppen tritt statt des bisher positiven Effekts der Weibchenkondition auf das Volumen der folgenden Sekrete ein negativer auf. In der Auswertung der Ergebnisse der Analyse der Gesamtinvestition ist der Begriff der angepassten väterlichen Investition bereits für eine Erklärung der abweichenden Ergebnisse von Steigungs- und Mittelwertanalyse hinzugezogen worden. Wird die Investition in ihre Komponenten zerlegt, ergibt sich ein klarer negativer Zusammenhang von Weibchenkondition und der Investition während der Kopulation. Dies stimmt mit den Annahmen überein, die eingangs für das Auftreten solchen Verhaltens gemacht wurden. Die große Zahl der Zurückweisungen in der Gruppe der HN-Männchen, die auf LN-Weibchen trafen, wird hier dem Verhalten der Männchen zugeschrieben. Damit ist davon auszugehen, dass präkopulatorische Wählerlichkeit trotz hoher Qualität der Männchen auftritt. Wenn

restrictive with regard to cryptic choice by the saliva volume they receive. In the groups of MN and LN males the coefficient describing the dependency of copulation duration of the volume of the subsequent salivary masses is always higher when LN females are involved thus it seems that HN females are generally less restrictive than LN females.

Including the mean patterns into the interpretation the explanations given in the previous paragraph are now substantiated and can be particularised. On average LN males invested bigger first salivary masses in HN females than in LN females this being clearly due to premating choice. The difference does not persist in the mean volumes of the subsequent salivary masses. As in encounters with high quality females these males maximise their investment this is contrary to expectations but might be explained by the fact that a male that produced a first mass of maximum size might be more limited in the production of subsequent secretions than a male that produced a smaller first mass. HN-males invested smaller amounts of saliva in HN-females before and during copulation than in LN-females. This can now be explained easily by the occurrence of adjusted paternal investment. Only in the case of the MN males which also invest less in HN females at both times the mean pattern remains unresolved. Two possible explanations can be presented. The first has been developed above and argues that males in an average nutritional state change their behaviour to adjusted paternal investment when female quality exceeds a threshold. With that, the behaviour would be a mixture of that shown under low nutrient conditions and that shown under high nutrient conditions. The second explanation deals with the fact that the groups under consideration are experimental groups and thus are very likely not to match the natural ranges in which distinct behaviour occurs. Therefore the MN group might combine individuals that adopt the behaviour found in the LN groups with individuals that adopt the behaviour found in the HN groups.

The scenario built up above only uses the nutritional states of the mating partners to explain mutual choice mechanisms and thus remains incomplete. As one possible additional indicator of female quality female age has been introduced. In both model varieties it proved to be a factor influencing the behaviour when females are in low condition. Males invest less when these are older and though there are no significant

ein Männchen ein Weibchen geringer Kondition akzeptiert, was auf andere Merkmale als den Ernährungszustand zurückzuführen sein mag, scheint die Investition relativ hoch zu sein, wie die positive Beziehung zwischen Männchenkondition und dem Volumen der folgenden Sekrete andeutet. Doch scheint das Volumen gleichzeitig an die Kondition des Weibchens derart angepasst zu sein, dass es abnimmt je besser ernährt ein Weibchen ist. In der Gruppe der HN-Männchen und HN-Weibchen ist der Effekt ausgeprägter und die Kondition der Männchen beeinflusst das Volumen der folgenden Sekrete nicht mehr. In beiden Gruppen der HN-Männchen ist die Beziehung zwischen dem Volumen der folgenden Sekrete und der Kopulationsdauer nur schwach. Dies lässt vermuten, dass Weibchen, die sich mit einem Männchen hoher Qualität paaren, sich weniger restriktiv in Bezug auf die Wahl während der Kopulation verhalten. In den Gruppen der MN- und LN-Männchen ist der Koeffizient, der die Beziehung zwischen dem Volumen der folgenden Sekrete und der Kopulationsdauer misst, bei Paarungen mit HN-Weibchen kleiner. Somit scheinen HN-Weibchen sich allgemein weniger restriktiv zu verhalten als LN-Weibchen.

Schließt man die Mittelwertmuster in die Auswertung ein, werden die Erklärungen aus dem vorigen Abschnitt bestätigt und können detaillierter ausgeführt werden. Im Durchschnitt investierten LN-Männchen größere erste Sekrete in HN-Weibchen als in LN-Weibchen, was eindeutig auf präkopulatorische Wahl zurückgeführt werden kann. Der Unterschied tritt bei den mittleren Volumina der folgenden Sekrete nicht auf. Da diese Männchen bei Zusammentreffen mit Weibchen hoher Qualität ihre Investition maximieren, widerspricht dies den Erwartungen, kann aber durch den Umstand erklärt werden, dass ein Männchen, das ein erstes Sekret maximaler Größe produziert hat, in der Produktion weiterer Sekrete stärker beschränkt ist, als eines, das am ersten Sekret gespart hat. HN-Männchen investierten vor und während der Kopulation kleinere Mengen in HN-Weibchen als in LN-Weibchen. Dies kann jetzt leicht mit dem Ausreten angepassten väterlichen Aufwands erklärt werden. Nur im Falle der MN-Männchen, die auch zu beiden Zeitpunkten weniger in HN-Weibchen investieren, bleibt das Muster ungeklärt. Zwei Erklärungen dafür sind vorstellbar. Die erste ist schon früher entwickelt worden und argumentiert, dass Männchen in mittlerem

relationships in groups involving high quality females the estimates in these tend to be positive. As well nourished females become considerably older than badly nourished ones this pattern can be easily explained by the high risk that females of low quality die before egg laying while females of high quality can be expected to lay eggs the sooner the older they are, thus increasing the male's chance that eggs fertilised by it will hatch.

The determination of copulation duration still remains unresolved with regard to the states of the individuals involved. With regard to male investment it turned out that the subsequent salivary masses are the part of the investment which is responsible for the prolongation of the duration of copulations. The first salivary mass tends to have a negative influence on the duration probably because it is partly eaten during the pairing prelude. Both components of investment can be viewed as mating effort that is used strategically by males but have distinct functions. The first mass belongs to the premating choice mechanism while the subsequent masses play a role in choice during copulation. Besides their function as mating effort the salivary secretions are also expected to work as a kind of paternal investment. According to the scenario developed above it is also applied strategically.

Ernährungszustand zu angepasstem väterlichen Aufwand übergehen, sobald die Qualität des Weibchens eine Schwelle überschreitet. Damit wäre ihr Verhalten eine Mischung aus dem von HN- und LN-Männchen. Die zweite Erklärung berücksichtigt, dass die betrachteten Gruppen experimentelle Gruppen sind und so die Wahrscheinlichkeit sehr hoch ist, dass sie den natürlichen Gruppen, in denen verschiedene Verhaltensweisen auftreten, nicht entsprechen. In den mittleren Gruppen könnten also Individuen, die das Verhalten der HN-Männchen zeigen, mit solchen zusammengefasst sein, die das Verhalten der LN-Männchen zeigen.

Das hier abgeleitete Szenario nutzt nur die Ernährungszustände der Paarungspartner, um die Mechanismen des gegenseitigen Wählens zu erklären, und muss so als unvollständig betrachtet werden. Als ein weiterer möglicher Anzeiger der Weibchenqualität ist das Alter der Weibchen eingeführt worden. In beiden Modellvarianten stellte es sich als ein Faktor heraus, der das Verhalten beeinflusst, wenn das Weibchen schlecht ernährt ist. Männchen investieren dann weniger je älter ihre Partnerin ist. In Gruppen, in denen HN-Weibchen verpaart wurden, treten zwar keine signifikanten Beziehungen auf, doch tendieren die Schätzer zu positiven Werten. Da HN-Weibchen oft erheblich älter werden als LN-Weibchen, kann zur Erklärung des Musters das hohe Risiko herangezogen werden, dass ein Weibchen geringer Qualität vor der Eiablage verstirbt. Bei Weibchen hoher Qualität hingegen ist zu erwarten, dass sie umso eher legen je älter sie sind. So haben die Männchen eine erhöhte Chance, dass in den Gelegen Eier enthalten sind, die von ihnen befruchtet wurden.

Die Bestimmung der Kopulationsdauer bleibt hinsichtlich des Zustandes der beteiligten Individuen weiterhin ungeklärt. In Hinsicht auf die Männcheninvestition konnte festgestellt werden, dass die Sekrete, die während der Kopulation übergeben wurden, der Teil der Investition sind, der für die Verlängerung der Kopulationsdauer verantwortlich ist. Das erste Sekret neigt dazu die Dauer negativ zu beeinflussen, wahrscheinlich weil es schon im Laufe der Paarungseinleitung teilweise verzehrt wird. Beide Komponenten der Investition können als Paarungsaufwand betrachtet werden, der strategisch eingesetzt wird, haben aber unterschiedliche Funktionen. Das erste Sekret gehört in den Kontext der präkopulatorischen Wahl, die folgenden in den der Wahl während der Kopulation.

Neben ihrer Funktion als Paarungsaufwand wird für die Sekretropfen angenommen, dass sie als eine Form des väterlichen Aufwands wirken und ebenfalls strategisch eingesetzt werden.

Summary

Zusammenfassung

Advocating the theory that mating behaviour is an interplay of ongoing mutual assessment the experiment based on the assumption that both males and females show strategic behaviour as well as cryptical choosiness, which in the case of the males can manifest itself as variance in mating effort or paternal effort.

With regard to the males cryptical choosiness has been hypothesised to show in special patterns of influences of male and female condition on the invested volume while strategic behaviour was assumed to cause differences among the experimental groups. On the basis of these assumptions the results of the analysis involving the total volume allowed to deduce that males adapt their behaviour to their own nutritional state and the nutritional state of the female they encounter meaning that they behave cryptically choosy as well as strategically. Males that are restricted in the availability of energy resources adapt their investment to the quality of the female they mate with. The two quality indicators examined affect the investment in different ways. The relationship between the amount of saliva a female receives and the nutritional state of the female is positive, the relationship between female age and the amount of saliva is negative. As the influence of female condition, when it is significant, is always positive the assumption of adjusted paternal effort would have to be rejected if it were not for the inconsistency between the mean differences and the pattern created by the slopes. The speculative explanation for the deviation of the results from the initial assumptions includes the occurrence of adjusted paternal effort.

For the females the assumption of cryptical choosiness could be substantiated by the influence of the invested total volume on the duration of copulations in some groups. Female strategic behaviour was subsumed to show in differences between the

Ausgehend von der Sichtweise, dass Paarungsverhalten ein Wechselspiel fortgesetzten gegenseitigen Einschätzens ist, basierte das Experiment auf der Annahme, dass sowohl Männchen als auch Weibchen sich strategisch und kryptisch wählerisch verhalten, was sich bei den Männchen als Varianz in Paarungsaufwand oder väterlichem Aufwand ausdrücken kann.

In Bezug auf die Männchen wurde hypothetisch angenommen, dass sich kryptisches Wahlverhalten in bestimmten Mustern im Einfluss der Kondition von Männchen und Weibchen auf das investierte Volumen ausdrückt, während strategisches Verhalten Unterschiede zwischen den experimentellen Gruppen erzeugt. Auf der Grundlage dieser Annahmen erlaubten die Ergebnisse der Analyse, in der das Gesamtvolumen verwendet wurde, den Schluss, dass Männchen ihr Verhalten an den eigenen Ernährungszustand und den Ernährungszustand des Weibchens, mit dem sie sich verpaaren, anpassen. Das heißt, es tritt sowohl kryptisch wählerisches als auch strategisches Verhalten auf. Danach richteten sich nur Männchen, deren Vorrat von Energieressourcen beschränkt ist, in der Menge des übergebenen Sekretes nach der Qualität des Weibchens. Die beiden untersuchten Qualitätsanzeiger beeinflussten die Höhe der Investition in unterschiedlicher Weise. Die Beziehung zwischen dem Ernährungszustand der Weibchen und dem produzierten Gesamtvolumen war positiv, die Beziehung zwischen dem Alter der Weibchen und dem Gesamtvolumen war negativ. Da der Einfluss der Weibchenkondition, wenn signifikant, immer positiv ist, müsste die Annahme einer Funktion der Sekrete als angepasster väterlicher Aufwand abgelehnt werden, wäre da nicht die Unstimmigkeit zwischen den Mittelwertunterschieden und dem von den Steigungen geformten Muster. Denn die spekulative Erklärung für diese Abweichung von den Ausgangsannahmen

influences of the total volume or male and female condition on copulation duration across groups. The results provide some evidence for strategic behaviour by means of the strength of the relationship between volume and copulation duration. Significant effects of male and female condition found in some groups are not in accordance with the initial assumptions indicating that there might be processes that have not been taken into account.

Considering the results of the more detailed analysis that was meant to evaluate the timing of choice by splitting the investment of males into its two components the conclusions drawn from the first analysis could be particularised and further substantiated.

For the females it was then derived that the degree of premating choosiness increases with increasing condition while there are indications that the degree of cryptic choosiness during copulation decreases. Both types of females seem to be less cryptically choosy when males are in good condition.

For the males it had been concluded that independent of their nutritional state their behaviour is always adjusted to the state of the female and the male's state determines the kind of adjustment. The general increase of salivary mass size with increasing male condition has been used as a basis for explanations concerning premating male choice. In encounters with females in low condition males in low condition are hypothesised to produce smaller first masses the better their condition is because their chance for more profitable copulations increases. At the same time the volume of the first salivary mass is adjusted to the female's condition as males make increasing effort with increasing female condition and the female acceptance threshold gets higher. Consequently, in encounters with females in good condition males in low condition secrete first masses of maximum size. As males in better condition generally produce bigger gifts it was assumed that premating choice of females does not have considerable impact on the amount they invest before copulation. Thus, premating female choice mainly manifests itself as acceptance or rejection of mates when high quality males are involved. With regard to cryptic male choice during copulation the observed behaviour also changed along the gradient of male condition. No indication of an adjustment to female condition of the investment made during copulation could be found for males in low

bezieht angepassten väterlichen Aufwand ein.

Für die Weibchen konnte die Annahme kryptischen Wahlverhaltens durch den Einfluss des übergebenen Gesamtvolumens auf die Kopulationsdauer in einigen Gruppen untermauert werden. Als Zeichen für das Vorhandensein strategischen Verhaltens auf Seiten der Weibchen wurde erwartet, dass zwischen den Gruppen bestimmte Unterschiede in der Stärke des Einflusses des Gesamtvolumens oder der Kondition beider Geschlechter auf die Kopulationsdauer auftreten. Die Ergebnisse liefern Anhaltspunkte für ein strategisches Verhalten über die Stärke der Abhängigkeit der Kopulationsdauer vom Volumen. Die signifikanten Effekte der Männchen- bzw. Weibchenkondition, die in manchen Gruppen auftreten, stimmen nicht mit den Ausgangshypothesen überein und weisen darauf hin, dass hier Prozesse ablaufen, die nicht in Betracht gezogen wurden.

Nach der Auswertung der detaillierteren Analyse, in der die in ihre Komponenten zerlegte Investition verwendet wurde, um den Zeitpunkt der Wahl zu bestimmen, wurden die zuvor gezogenen Schlüsse teilweise verfeinert und weitergehend gestützt.

Für die Weibchen wurde abgeleitet, dass der Grad ihrer präkopulatorischen Wählerlichkeit mit steigender Kondition ansteigt, während es Hinweise gibt, dass der Grad kryptischer Wählerlichkeit abnimmt. Beide Weibchentypen scheinen ihre kryptische Wählerlichkeit zu reduzieren, wenn sie auf Männchen guter Kondition treffen.

In Bezug auf die Männchen wurde geschlossen, dass unabhängig von ihrem Ernährungszustand immer eine Anpassung ihres Verhaltens an den Zustand des Weibchens erfolgt und der eigene Zustand die Form dieser Anpassung bestimmt. Der generelle Anstieg der Sekretgröße mit Anstieg der Männchenkondition ist als Basis für die Klärung der Mechanismen präkopulatorischer Männchenwahl genutzt worden. Bei Zusammentreffen mit Weibchen in schlechter Kondition wird für Männchen in schlechter Kondition angenommen, dass sie kleinere erste Sekrete übergeben je höher ihre Kondition ist, da ihre Chance auf bessere Partnerinnen wächst. Gleichzeitig ist das Volumen des ersten Sekretes an die Kondition des Weibchens angepasst, da die Männchen für bessere Weibchen mehr aufwenden und die Akzeptanzschwelle der Weibchen sich erhöht. Dementsprechend maximieren sie ihre Investition bei Zusam-

condition. But there is a difference between the behaviour these males exert when encountering well fed and badly fed females respectively. Only in matings with well fed females maximisation seems to take place. When males are in good condition they tend to invest less in females in a good nutritional state than in females in a bad nutritional state. This has been interpreted as a form of adjusted paternal investment. When male condition is average, investment during copulation is adjusted to female condition in encounters with badly fed females and maximised in encounters with well fed ones. No evidence was found for a maximisation of investment before copulation when females are in good condition. As the patterns of slopes and means do not match for this group of males the mechanisms could not be fully solved.

The interpretation presented here is not the only one that fits the patterns found in the data but is considered as the most reasonable one by the author. Clearly, in studies of scorpionfly mating behaviour complex mechanisms of mutual assessment and choice have to be expected. Choice takes place at different points in time and its expression ranges from rejection of mates to variation in male investment and varying female responses.

mentreffen mit Weibchen, deren Ernährungszustand sehr gut ist. Weil Männchen in besserer Kondition größere Geschenke produzieren, wurde angenommen, dass präkopulatorische Weibchenwahl keinen nennenswerten Einfluss auf das Volumen ihrer ersten Sekrete hat. Daher bedeutet präkopulatorische Wahl dann Akzeptanz oder Zurückweisung von Paarungspartnern.

Auch in Hinsicht auf kryptische Männchenwahl während der Kopulation veränderte sich das beobachtete Verhalten entlang des Gradienten der Männchenkondition. Kein Hinweis auf eine Anpassung des Volumens an die Weibchenkondition während der Kopulation wurde für Männchen in schlechter Kondition gefunden. Allerdings gibt es einen Unterschied zwischen dem Verhalten, das diese Männchen zeigen, wenn sie auf gut bzw. schlecht ernährte Weibchen treffen. Nur in Paarungen mit guten Weibchen wird die Investition während der Kopulation maximiert. Sind Männchen in gutem Ernährungszustand, neigen sie dazu weniger in gut ernährte Weibchen zu investieren, was als angepasste väterliche Investition interpretiert wurde. Ist der Ernährungszustand des Männchens durchschnittlich, wird die Investition während der Kopulation an den Zustand des Weibchens angepasst, was bei Zusammentreffen mit sehr gut genährten Weibchen zu maximalem Aufwand führt. Eine Maximierung vor der Kopulation konnte nicht nachgewiesen werden. Da die Muster von Steigungen und Mittelwerten in dieser Männchengruppe nicht übereinstimmen, ist eine eindeutige Auslegung jedoch nicht möglich.

Die hier entwickelte Interpretation ist nicht die einzige, die die gefundenen Muster erklärt, aber diejenige, die mir am überzeugendsten erscheint. Deutlich geht hervor, dass beim Studium des Paarungsverhaltens von Skorpionsfliegen komplexe Mechanismen gegenseitiger Bewertung und Wahl erwartet werden sollten. Wahl findet zu verschiedenen Zeitpunkten statt und ihre Ausprägung reicht von Zurückweisung eines Partners bis zu Varianz in der Männcheninvestition mit entsprechend variierenden Reaktionen der Weibchen.

Remarks on Methods: Random Experiments

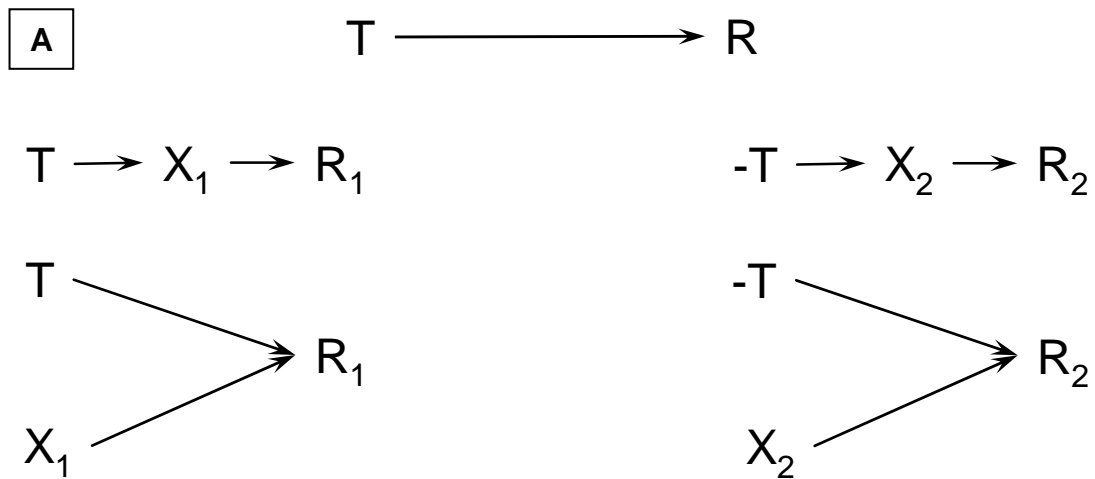
Bemerkungen zu den Methoden: Zufallsexperimente

Randomised experiments are designed to avoid that the response variable is systematically affected by unknown sources of variability. In the introduction it has already been mentioned that randomisation may not work as expected when organisms are the experimental units. Figure 53 A shows the way randomisation works. If the influence of a treatment variable on a response variable shall be tested, it must be assumed that other factors also cause changes in the variable in question. A randomised assignment of the experimental units to treatment and control groups prevents systematic differences in unknown factors among groups. Thus, it also prevents systematic differences due to unknown influences in the response variable. When organisms are the recipients of the treatment the effect of the randomisation process is limited by the complexity of the relationships amongst the various traits of an individual. One example where randomisation does not work (see figure 53 B) is the case when the treatment influences more than one trait of the individual. It then works as a common cause that can generate spurious correlations in the data (SHIPLEY 1999, 2000, for a general discussion see e.g. URBACH 1985, PAPINEAU 1994).

For the experiment described in this section individuals have been randomly assigned to the different treatment groups and have also been chosen randomly for the different experimental groups. The control variable female age turned out to be evenly distributed across groups. The main reason for the choice of the design was to examine the patterns of differences amongst the mean volumes invested by males in the different experimental groups. As the control variable female age is nothing more than an “unknown factor” that has been measured the disturbance caused by it can be used to investigate the mechanisms responsible for possible failures of randomisation. A graphical representation of the problem is given in figure 53 B. In the groups in which the males are not choosy the male treatment influences the mean invested volume mediated by the resulting male condition while the female treatment does not have an effect. The corresponding regression coefficients are bigger than zero in the case of the males and equal zero in the case of the females. Therefore across these groups the differences among the mean volumes

Der Aufbau eines Zufallsexperimentes ist darauf ausgerichtet systematische Einflüsse durch unbekannte Varianzquellen auf die zu untersuchende Variable zu ausschalten. In der Einleitung wurde bereits erwähnt, dass Randomisierung nicht unbedingt zu den gewünschten Ergebnissen führt, wenn Organismen die experimentelle Einheit sind. Abbildung 53 A stellt dar, wie Randomisierung sich auswirkt. Wenn der Einfluss einer Behandlungsvariable auf eine Reaktionsvariable getestet werden soll, muss davon ausgegangen werden, dass auch andere Faktoren Veränderungen in der fraglichen Variablen erzeugen. Die randomisierte Zuordnung der experimentellen Einheiten zu Behandlungs- und Kontrollgruppen verhindert systematische Unterschiede unbekannter Faktoren zwischen den Gruppen. Auf diese Weise werden auch systematische Unterschiede in der Reaktionsvariablen, die sonst von diesen Faktoren hervorgerufen werden könnten, vermieden. Sind Organismen die Empfänger der Behandlung, wird die Wirksamkeit des Randomisierungsprozesses durch die Komplexität der Beziehungen zwischen den Merkmalen eines Individuums begrenzt. Ein Beispiel hierfür ist, wenn die Behandlung mehr als ein Merkmal des Organismus beeinflusst (siehe Abbildung 53 B). Sie wirkt dann als eine gemeinsame Ursache, die falsche Korrelationen in den Daten erzeugen kann (SHIPLEY 1999, 2000, für eine allgemeine Diskussion siehe z.B. URBACH 1985, PAPINEAU 1994).

Für das in diesem Abschnitt beschriebene Experiment erfolgte die Einteilung der Individuen in die Behandlungsgruppen nach dem Zufallsprinzip. Genauso zufällig wurden sie den experimentellen Gruppen zugewiesen. So war die Kontrollvariable Weibchenalter in allen Gruppen von gleicher Verteilung. Der Hauptgrund für die Wahl des Versuchsaufbaues war die Absicht, das von den mittleren Volumina gebildete Muster zu untersuchen. Da die Kontrollvariable Weibchenalter nicht anderes ist als ein „unbekannter Faktor“, der gemessen worden ist, kann deren Einfluss auf die Mittelwerte verwendet werden, um Mechanismen aufzuspüren, die den Randomisierungsprozess möglicherweise wirkungslos machen. Graphisch dargestellt ist das Problem in Abbildung 53 B. In den Gruppen, in denen Männchen nicht wählerisch sind, wirkt sich die Behandlung der Männchen vermittels der



If $X_1 \neq X_2$ then $R_1 \neq R_2$ which may not be caused by T.
 Randomisation leads to $X_1 = X_2$, then $R_1 \neq R_2$ must be caused by T.
 Wenn $X_1 \neq X_2$ dann $R_1 \neq R_2$ was nicht durch T verursacht sein muss.
 Randomisierung führt zu $X_1 = X_2$, dann ist $R_1 \neq R_2$ verursacht durch T.

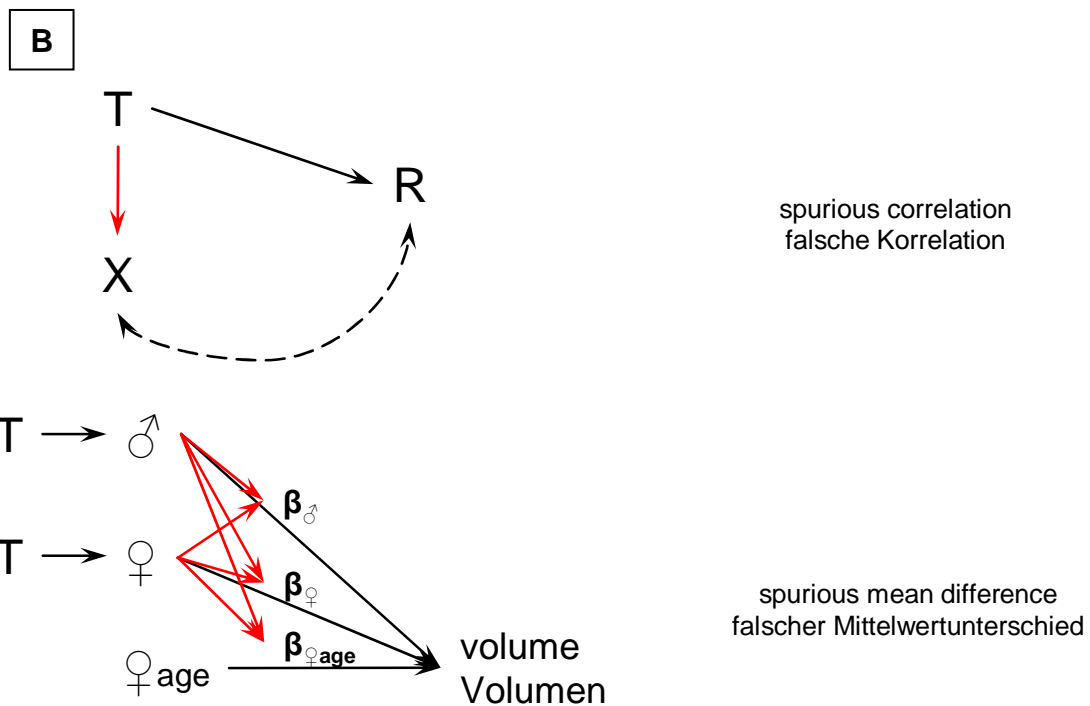


Figure 53: The virtues of randomisation (A) and its limitations (B). T = treatment variable, -T = no treatment (control), R = response variable, ♂ = male condition, ♀ = female condition, ♀age = female age, β = regression coefficient. For further explanation see text.

Abbildung 53: Die Vorteile der Randomisierung (A) und ihre Grenzen (B). T = Behandlungsvariable, -T = keine Behandlung (Kontrolle), R = Reaktionsvariable, ♂ = Männchenkondition, ♀ = Weibchenkondition, ♀age = Weibchenalter, β = Regressionskoeffizient. Weitere Erklärungen im Text.

should show the same pattern as the differences among the mean male conditions. In groups in which the males are choosy their treatment does not play a role as they adjust their investment to the females' condition. Here, the female treatment affects the mean invested volume mediated by the condition of the females. The regression coefficient for the males equals zero and that for the females is greater than zero and the distribution of the mean volumes invested should follow that of the mean conditions of females across the groups.

In a set up like this two mechanisms are at work. One is the indirect influence of the treatment on the volume invested mediated by the individuals' condition which surely contains several more variables than the one assumed. For this chain which may involve individually varying variables randomisation holds. The second mechanism is the influence of the treatment, again mediated by condition, on the strength of the influences the variables have on volume. With regard to the regression coefficients corresponding to male and female condition this is expected and controlled for by the assignment of the individuals to defined treatment groups. The point where randomisation fails to work is that the conditions of both sexes also affect the regression coefficient corresponding to the randomly distributed control variable female age. As the strength of its influence differs among groups this leads to differences among the mean volumes that are not caused by male or female condition. Thus, the second mechanism could be responsible for the unexpected deviations of the means from the assumed patterns if regression coefficients corresponding to unmeasured variables are also subject to an influence of condition that varies across groups. In general this mechanism can cause spurious mean differences in all experiments in which different treatment groups are included.

Einstellung der Kondition auf das investierte Volumen aus, während die Behandlung der Weibchen keinen Einfluss nimmt. Die Regressionskoeffizienten nehmen im Falle der Männchen einen Wert an, der größer null ist, im Falle der Weibchen null. Daher sollten die mittleren Volumina, die in diesen Gruppen auftreten, das gleiche Muster zeigen, wie die mittleren Männchenkonditionen. In Gruppen, in denen die Männchen wählerisch sind, spielt deren Behandlung keine Rolle, da sie ihre Investitionen an der Kondition der Weibchen ausrichten. Hier beeinflusst die Behandlung der Weibchen, wiederum mittels der resultierenden Kondition, das investierte Volumen. Die Regressionskoeffizienten sind für die Männchen gleich null und für die Weibchen größer null. Die Verteilung der mittleren Volumina sollte der der mittleren Weibchenkonditionen entsprechen.

In einem solchen Versuchsaufbau wirken zwei Mechanismen. Einer davon ist der indirekte Effekt der Behandlung auf das produzierte Volumen, der über die Kondition der Individuen vermittelt wird. Hier greift der Randomisierungsprozess und schaltet die Einflüsse von zusätzlichen nicht gemessenen Variablen, die diese Reaktionskette mit Sicherheit enthält, aus. Der zweite Mechanismus ist die indirekte Beeinflussung der Regressionskoeffizienten durch die Behandlung der Männchen und Weibchen. Für die Koeffizienten, die die Kondition der Individuen mit dem Volumen in Zusammenhang bringen, wurde dieser Einfluss erwartet und durch die Einteilung in definierte Ernährungsgruppen kontrolliert. Der Punkt an dem die Randomisierung nicht mehr funktioniert, ist der Einfluss der Behandlung auf den Regressionskoeffizienten, der die Beziehung zwischen dem Volumen und der zufallsverteilten Variable Weibchenalter beschreibt. Da das Alter der Weibchen nicht in allen Gruppen einen Effekt auf das Volumen hat, werden Mittelwertunterschiede erzeugt, die nicht auf den Einfluss der Kondition von Männchen oder Weibchen zurückzuführen sind. Vor dem Hintergrund dieses Wissens, könnte der beschriebene Mechanismus Ursache für die widersprüchlichen Ergebnisse von Mittelwert- und Steigungsanalyse sein, wenn die Beziehungen unbekannter Faktoren zur abhängigen Variable Volumen in verschiedenen Gruppen abhängig von der Behandlung beeinflusst werden. Generell kann dieser Mechanismus bei allen Experimenten, die mehrere Behandlungsgruppen umfassen, falsche Mittelwertunterschiede hervorrufen.

Remarks on Methods: Explanatory Value and Structure

Bemerkungen zu den Methoden: Erklärungswert und Struktur

In the ANCOVA models presented above non-significant terms are included. Stepwise backward deletion has been relinquished for the existence of collinearity. Collinearity is a general problem in models in which the assessment of model fit bases on the portion of variance explained in the dependent variable. If a pair of independent variables is correlated the deletion of one variable in the pair leads to a change in the regression coefficient corresponding to the strength of the influence the other variable has on the dependent variable. As the connection between the terms in the regression equations is additive the influences sum up to a degree depending on the strength of the correlation between the independent variables (see figure 54). With a test on collinearity this problem could be dealt with easily when correlations would only occur among measured variables. But as in complex systems multiple causation is to be expected, especially when organisms are studied, unknown variables, which are not included in the model, may also correlate with the known ones and so increase the coefficients to a level where they reach significance or vice versa. Thus, there will always be a certain degree of unreliability in parameter estimates (see e.g. WRIGHT 1954, CRESPI & BOOKSTEIN 1989, FOCARDI & TINELLI 1996, SCHEINER et al. 2000). In addition, correlated predictors increase the influence of measurement error to a considerable degree (see e.g. GLESER 1992, PUGESEK & TOMER 1995). Thus, the reliability of parameters can only be enhanced by the measurement of as many variables as possible or the modeling of unknown sources of variance.

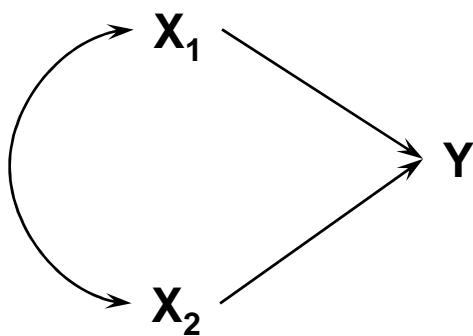
With multiple causation working in a system the amount of variance a single variable explains is likely to be small. The adjustment of the model significance values to the number of variables involved in a model takes account of this, but only if a sufficient number of the variables sharing the variance is included. A similar problem is caused by differences in the behaviour of individuals. Even if this is accounted for by grouping as done for the present experiment estimates and significance values can be misleading for two reasons. First, groups that are artificially arranged may contain individuals of different behaviour leading to lower regression coefficients and accordingly

Die oben dargestellten ANCOVA Modelle enthalten nicht signifikante Terme. Auf die rückwärts gerichtete schrittweise Reduzierung der Modelle wurde wegen des Auftretens von Kollinearität verzichtet. Kollinearität ist ein bekanntes Problem in Modellen, in denen die Abschätzung der Modellgüte auf dem Anteil der erklärten Varianz der abhängigen Variablen beruht. Wenn ein Paar unabhängiger Variablen miteinander korreliert, führt das Streichen einer dieser Variablen aus dem Modell zu einer Veränderung des Regressionskoeffizienten, der die Stärke der Beziehung zwischen der verbleibenden Variablen und der abhängigen Variablen beschreibt. Da die einzelnen Terme in den Regressionsgleichungen additiv verknüpft sind, summieren sich die Einflüsse beider Variablen in diesem Koeffizienten zu einem Grad, der von der Stärke der Korrelation abhängt (siehe Abbildung 54). Mit einer Prüfung auf Kollinearität könnten solche Ungenauigkeiten leicht umgangen werden, wenn Korrelationen nur zwischen bekannten Variablen auftraten. Aber da in komplexen Systemen multiple Ursachen zu erwarten sind, besonders wenn Organismen untersucht werden, ist es wahrscheinlich, dass unbekannte Variablen, die nicht im Modell enthalten sind, ebenfalls mit bekannten korrelieren und so die Koeffizienten bis zur Signifikanzgrenze erhöhen oder umgekehrt. Daher sind die Modelle immer zu einem gewissen Grad ungenau (siehe z.B. WRIGHT 1954, CRESPI & BOOKSTEIN 1989, FOCARDI & TINELLI 1996, SCHEINER et al. 2000). Zusätzlich verstärkt Kollinearität der unabhängigen Variablen den Einfluss von Messfehlern in einem hohen Maße (siehe z.B. GLESER 1992, PUGESEK & TOMER 1995). Daher kann die Genauigkeit der geschätzten Parameter nur durch Messen möglichst vieler Variablen oder die Modellierung unbekannter Varianzquellen verbessert werden.

Ist ein System durch multiple Verursachung gekennzeichnet, ist es wahrscheinlich, dass einzelne Variablen nur einen geringen Teil der Varianz in einer abhängigen Variablen erzeugen. Die Anpassung der Modellsignifikanz an die Anzahl der im Modell enthaltenen Variablen berücksichtigt diesen Umstand, allerdings nur wenn eine ausreichende Zahl der beteiligten Variablen in das Modell aufgenommen wird. Ein

When independent variables are correlated unconsidered variables lead to changes in regression coefficients of considered variables.

Wenn unabhängige Variablen korrelieren führen unberücksichtigte Variablen zu Veränderungen im Regressionskoeffizienten berücksichtigter Variablen.



$$r_{Y1} = \beta_{Y1} + r_{12}\beta_{Y2}$$

with X_2 left out of model

wenn X_2 aus dem Modell entfernt wird

$$r_{Y1} = \beta_{Y1}$$

Figure 54: Example for possible disturbances in parameter estimates in multiple regressions. r = correlation coefficient, β = regression coefficient.

Abbildung 54: Beispiel für mögliche Ungenauigkeiten von Parameterschätzern in multiplen Regressionen. r = Korrelationskoeffizient, β = Regressionskoeffizient.

to higher significance values. And second, patterns of significant and non-significant effects across groups may lead to a non-significant overall effect of the variable that may then be deleted erroneously from the model. Consequently, when statistical procedures that rely on the portion of explained variance are applied to systems governed by complex networks of relationships, estimates and significance values are the more likely to be unreliable the fewer variables are included in the models.

With regard to some of the difficulties mentioned the methods of statistical modeling provide helpful features. The high flexibility of the model structure enables the inclusion of correlations among independent variables, and unknown sources of variance. It also makes it possible to explicitly model differences and similarities across groups by the use of constraints as done for the present data and to build up a model structure that better matches the true (or assumed) relationships in the system studied. And as the test of overall model fit relies on the model structure it is independent of the amount of explained variance and thus less susceptible to the influence of unknown factors. This is not true for the path coefficients, which are computed analogous to regression coefficients but unreliability can be reduced by the application of a thought-out model structure.

In both procedures an increase in the number of variables included leads to an increase in the reliability of parameter estimates. But increasing the number of parameters while keeping the same sample size also leads to a decrease in the power of the tests. These two possible sources of unreliability have to be weighed up carefully against one another. A result of such a consideration was the decision to leave means and intercepts out of the LISREL model. Consequently the inconsistency between the distribution of the group means and the corresponding slopes does not show up. The patterns of correlations do not tell the complete story and shall be combined with other analyses.

ähnliches Problem schaffen unterschiedliche Verhaltensweisen innerhalb einer Versuchspopulation. Auch wenn diesem Umstand durch entsprechende Gruppierungen Rechnung getragen wurde, wie in der vorliegenden Analyse, können Schätzer und Signifikanzen aus zwei Gründen zu falschen Schlüssen führen. Zunächst einmal können künstlich eingeteilte Gruppen Individuen mit unterschiedlichem Verhalten vereinen, was zu niedrigeren Regressionskoeffizienten und damit höheren Signifikanzwerten führt. Dazu kommt, dass, wenn zwischen den Gruppen Muster signifikanter und nicht signifikanter Effekte auftreten, der Gesamteffekt einer Variablen vielleicht nicht signifikant ist und diese darum irrtümlicherweise aus dem Modell entfernt wird. Die angeführten Ursachen für unzuverlässige Schätzungen legen den Schluss nahe, dass bei der Anwendung von erklärungswertbasierten Modellen auf Systeme, die durch komplexe Beziehungsnetze charakterisiert sind, die Unzuverlässigkeit von Signifikanzwerten und Parameterschätzern um so größer ist, je weniger Variablen im Modell berücksichtigt werden.

In Bezug auf einige der angesprochenen Schwierigkeiten bieten die Methoden der statistischen Modellierung bessere Lösungsansätze. Die hohe Flexibilität der Modellstruktur ermöglicht das Einbeziehen von Korrelationen unabhängiger Variablen und unbekannter Varianzquellen. Sie erlaubt außerdem Unterschiede und Übereinstimmungen zwischen Gruppen mit Hilfe von Einschränkungen explizit zu modellieren und eine Struktur aufzubauen, die mehr mit den wirklichen (oder angenommenen) Beziehungen übereinstimmt. Und da der Test auf die Anpassungsgüte des Modells auf der Struktur basiert, ist er unabhängig von dem Anteil der erklärten Varianz und so weniger empfindlich gegen den Einfluss unbekannter Faktoren. Dies trifft nicht für die Pfadkoeffizienten zu, diese werden analog der Vorgehensweise bei den Regressionskoeffizienten errechnet, unerwünschte Abweichungen können allerdings durch einen durchdachten Modellaufbau reduziert werden.

Bei beiden Verfahren führt eine Erhöhung der Zahl der eingeführten Variablen zu einer Erhöhung der Genauigkeit der Parameterschätzer. Aber eine höhere Zahl Parameter bei gleicher Stichprobengröße führt auch zu einem Nachlassen der Aussagekraft der Tests. Diese beiden möglichen Quellen der Unzuverlässigkeit müssen gegeneinander abgewogen werden.

Ein Ergebnis einer solchen Abwägung war die Entscheidung, das LISREL Modell ohne Mittelwerte und Achsenabschnitte zu berechnen. Daher bleibt der Widerspruch zwischen dem Muster der Gruppenmittelwerte und den dazugehörigen Steigungen in diesem Modell verborgen. Die Korrelationsmuster decken nicht alle Details auf und sollten im Zusammenhang mit weiteren Untersuchungen interpretiert werden.

Section IV
Conclusions
Diskussion

Chapter I

Theoretical Framework

Der theoretische Rahmen

Mate Choice

Partnerwahl

In his studies on *Drosophila melanogaster* BATEMAN (1948) found that the reproductive success of males increases with the number of copulations they achieve while the females' reproductive success does not. He explained this difference with the dissimilarity in the energy invested in the production of sex cells. Males can produce a high number of sperms at low energy costs and are limited in their reproductive success mainly by the number of eggs they fertilise. Females invest a considerable amount of their energy in the production of a small number of eggs and thus their reproductive success is limited more by their ability to produce eggs than by having them fertilised. The females can add to their fitness choosing high quality mates to enhance the quality of their offspring (TRIVERS 1972, BIRKHEAD & HUNTER 1990, CLUTTON-BROCK & VINCENT 1991). This advantage of choosiness is usually called indirect benefit (ZAHAVI 1975, see also KOKKO et al. 2003). TRIVERS (1972) stressed the importance of the relative investment of the sexes in their offspring and concluded that the sex investing less will compete for members of the sex investing more and choosiness will develop in the more investing sex. Therefore, in species where male investment is high male choosiness is to be expected. These investments that are actively provided by a mating partner are summed up as direct benefits (HOELZER 1989, see also KOKKO et al. 2003).

Choosiness is also described as cost intensive (see e.g. POMIANKOWSKI 1987). Such costs can be the time that is needed to find and assess potential mates and the risk not to mate at all when a potential partner is rejected (see e.g. KOKKO et al. 2003).

For the discussion of the results it is necessary to clearly define male mating investment. Following BONDURIANSKY (2001) it is the 'investment in each mating that occurs at the cost of the male's ability to

Bei seinen Arbeiten mit *Drosophila melanogaster* fand BATEMAN (1948) heraus, dass der Reproduktionserfolg der Männchen mit der Verpaarungshäufigkeit steigt, während dies bei den Weibchen nicht der Fall ist. Er erklärte diesen Unterschied mit der Ungleichheit des Energieaufwandes für die Produktion der Geschlechtszellen. Männchen können eine große Zahl Spermien mit geringen Kosten produzieren und sind daher in ihrem Reproduktionserfolg hauptsächlich durch die Anzahl der Eier, die sie befruchten, begrenzt. Weibchen investieren einen großen Teil ihrer Energie in wenige Eier, daher ist ihr Reproduktionserfolg mehr durch ihre Fähigkeit zur Eiproduktion beschränkt als durch das Finden von Partnern, die diese befruchten. Sie können ihre Fitness jedoch über die Qualität ihres Nachwuchses erhöhen, indem sie Partner hoher Qualität wählen (TRIVERS 1972, BIRKHEAD & HUNTER 1990, CLUTTON-BROCK & VINCENT 1991). Diese Art von Vorteil wählerischen Verhaltens, wird im Allgemeinen als indirekter Nutzen bezeichnet (ZAHAVI 1975, siehe auch KOKKO et al. 2003). TRIVERS (1972) betonte die Wichtigkeit der relativen Investitionen der Geschlechter in ihre Nachkommen. Er schloss, dass das Geschlecht, das weniger investiert, um die Mitglieder des Geschlechtes, das mehr investiert, konkurrieren und Wahlverhalten sich in dem Geschlecht entwickelt, das mehr investiert. Daraus lässt sich ableiten, dass in Arten, in denen die Männcheninvestition hoch ist, Wahlverhalten auch bei den Männchen auftritt. Diese Investitionen, die ein Partner aktiv einbringt, werden unter dem Begriff des direkten Nutzens zusammengefasst (HOELZER 1989, siehe auch KOKKO et al. 2003).

Wählerisches Verhalten wird jedoch auch als Kosten verursachend beschrieben (siehe z.B. POMIANKOWSKI 1987). So muss z.B. Zeit in das Finden und Einschätzen

invest in future matings'. In the analyses Low's (1978) distinction between mating effort and parental effort has been used. He defined mating effort as 'any expenditure of nutrient or effort or taking of risks to secure matings' and parental effort as 'any expenditure of nutrient or effort or taking of risks in the production and raising of offspring or other kin'. In this study the terms are applied in different ways. With regard to the analyses of the lifetime measures they refer to the total mating or parental effort a male invested in its life; with regard to the analyses of the state measures and the mate choice experiment they refer to the mating or parental effort invested in an individual female. In the analysis of the data recorded in the mate choice experiment the terms do not include 'nonparental' (TRIVERS 1972) or 'diffuse' investment (BONDURIANSKY 2001) like calling and courtship behaviour. In addition to parental effort, which is usually expected to be positively correlated with the quality of the provider or the quality of his mate, adjusted paternal effort has been introduced in the results part. This form of parental effort is thought to covary negatively with mate quality basing on the assumption that additional investment in a mate that is already very well situated does not pay off. For scorpionflies the following relationships could be expected. In the abdomen of very well fed females as have been used in the mate choice experiment are between 20 and 85 mature eggs. The number is restricted by the body size of individuals. The gifts a male provides to such a female during copulation are more likely to influence the quality of eggs that are still maturing than that of eggs that are mature at that time. Thus, as the life span of sperm is limited (SAUER, unpublished) it is likely that, at the time when the eggs are laid, that made profit from the gifts, only a small number of sperm is left and only a small amount is fertilised by the male that invested. As the nuptial gifts in scorpionflies also function as mating effort there is an opposite trend to maximise copulation duration by maximum investment. But with the assumption that well fed females that have low energy requirements are less restrictive in encounters with high quality males because they gain more pay off from indirect benefits, it might be possible, that the negative influence caused by adjusted paternal investment prevails (cf. WEATHERHEAD & ROBERTSON 1979, WARNER et al. 1995, MØLLER & THORNHILL 1998, SIMMONS et al. 1999, BUSSIÈRE 2002, HEAD et al. 2005, but see also CAMERON et al. 2003).

potentieller Partner investiert werden und jede Ablehnung eines Partners bedeutet ein gewisses Risiko, keine weitere Gelegenheit zur Paarung mehr zu finden (siehe z.B. KOKKO et al. 2003).

Für die Diskussion der Ergebnisse ist es nötig die Paarungsinvestition der Männchen klar zu definieren. Nach BONDURIANSKY (2001) ist sie die „Investition in eine Paarung, die auf Kosten der Fähigkeit der Männchen geht, in weitere Paarungen zu investieren“. In der Ergebnisauswertung ist LOWS (1978) Unterscheidung zwischen Paarungsaufwand und elterlichem Aufwand verwendet worden. Er definiert Paarungsaufwand als „jeden Einsatz in Form von Nährstoffen oder Aufwand oder Risikobereitschaft zur Erlangung von Paarungen“ und elterlichen Aufwand als „jeden Einsatz in Form von Nährstoffen, Aufwand oder Risikobereitschaft zur Produktion und Aufzucht von Nachkommen oder anderer Verwandter“. In dieser Arbeit werden die Begriffe auf verschiedene Weise angewendet. In Bezug auf die Analyse der Lebenszeitmaße beziehen sie sich auf den gesamten Paarungs- oder elterlichen Aufwand, den ein Männchen in seinem Leben geleistet hat. In Bezug auf die Auswertung der Zustandsmaße und des Partnerwahlexperimentes beschreiben sie den Paarungs- oder elterlichen Aufwand, der in ein bestimmtes Weibchen investiert wurde. Bei der Auswertung des Partnerwahlexperimentes schließen die Begriffe „nicht elterliche“ (TRIVERS 1972) oder „diffuse“ (BONDURIANSKY 2001) Investitionen wie Ruf- oder Balzverhalten nicht ein. Zusätzlich zu elterlichem Aufwand, der gewöhnlich als positiv korreliert mit dem Qualität des Gebers oder der Qualität des Partners betrachtet wird, ist der Begriff des angepassten väterlichen Aufwandes im Ergebnisteil eingeführt worden. Von dieser Form des elterlichen Aufwandes wird angenommen, dass er negativ mit der Partnerqualität verknüpft ist, weil sich hohe Investitionen in Partnerinnen, die bereits in sehr gutem Zustand sind, sich nicht auszahlen. Für Skorpionsfliegen wären folgende Zusammenhänge denkbar: im Abdomen sehr gut ernährter Weibchen, wie sie im Partnerwahlversuch verwendet wurden, befinden sich zwischen 20 und 85 reife Eier. Diese Zahl ist begrenzt durch die Körpergröße der Tiere. Die Geschenke, die ein Männchen einem solchen Weibchen während der Paarung übergibt, werden weniger die Qualität der bereits reifen, sondern mehr die der reifenden Eier beeinflussen. Da die

Mating investment in the form of nuptial gift feeding that occurs in many insect taxa is often coupled with high energy expenditure on the part of males (see VAHED 1998 for review). Such costly behaviour is thought to favour male choosiness due to the trade-off between current and future reproduction. When every mating reduces the energy available for future matings males should invest their resources prudently in order to maximise their reproductive output (cf. STEARNS 1992). The behaviour resulting in maximum pay off may vary with the individual's state thus leading to the occurrence of strategic behaviour (cf. PARKER 1990, 1998, BONDURIANSKY 2001, WEDELL et al. 2002). In this study choice and strategic behaviour are treated as distinct forms of behaviour because, in contrast to choice, strategic behaviour requires phenotypic plasticity. The term mate choice refers to the adjustment of investment or behaviour depending on the quality of the mate, while strategic behaviour describes the adjustment of investment or behaviour depending on the individual's own quality or environmental conditions. This point of view assumes that within-individual variation in investment and degree of choosiness is due to strategic behaviour and ultimately the individual's condition or situation (see JENNIONS & PETRIE 1997, WIDEMO & SÆTHER 1999 for a similar point of view based on differing definitions). Thus, the occurrence of condition-dependent alternative mating tactics (sensu GROSS 1996) as described for some scorpionfly species (see eg. SAUER et al. 1998) is a kind of strategic behaviour.

Mate choice behaviour is usually categorised by the timing of choice. Three kinds can thus be distinguished: choice before, during and after copulation. Premating choice includes all forms of discriminating behaviour before the initiation of a mating of which the most extreme is the rejection of a mate (BONDURIANSKY 2001). Discrimination taking place after mating is initiated is commonly referred to as cryptic choice in the sense that it is hidden in comparison to the more obvious decision to accept or reject a mate. Although the term might be misleading nowadays as premating choice proved not to be just the decision to mate the term is maintained here. Cryptic female choice is generally defined as processes caused by female traits that occur after initialisation of mating and lead to the preference of paternity of offspring of certain male phenotypes (THORNHILL 1983, 1984, EBERHARD 1996, ARNQVIST & ROWE 2005).

Lebensdauer der Spermien begrenzt ist (SAUER, unpubliziert), ist es wahrscheinlich, dass zum Zeitpunkt der Eiablage nur noch wenige Spermien lebensfähig sind und so nur ein sehr geringer Anteil der Eier, denen die Investition zu Gute kam, von dem Männchen befruchtet wird, das in sie investiert hat. Da die Paarungsgeschenke der Skorpionsfliegen auch als Paarungsaufwand fungieren, gibt es bei Zusammentreffen mit Weibchen sehr hoher Qualität den gegenläufigen Trend über möglichst große Geschenke die Kopulationsdauer zu maximieren. Nimmt man jedoch an, dass gut ernährte Weibchen, die ja einen nur geringen Energiebedarf haben, bei Kopulationen mit guten Männchen weniger restriktiv sind, weil für sie vor allem der indirekte Nutzen eine Rolle spielt, ist es denkbar, dass der durch angepassten väterlichen Aufwand verursachte negative Trend überwiegt (vgl. WEATHERHEAD & ROBERTSON 1979, WARNER et al. 1995, MØLLER & THORNHILL 1998, SIMMONS et al. 1999, BUSSIERE 2002, HEAD et al. 2005, aber auch CAMERON et al. 2003).

Investition in Paarungen in Form von nährenden Geschenken, wie es in vielen Insektentaxa vorkommt, ist oft mit einem hohen Energieaufwand seitens der Männchen gekoppelt (siehe VAHED 1998). Solch kostenaufwändiges Verhalten gilt auf Grund des Zwanges zu Kompromissen zwischen dem Aufwand für die gegenwärtige und zukünftige Reproduktion als begünstigend für das Auftreten wählerischer Männchen. Wenn jede Paarung die für spätere Kopulationen verfügbare Energie reduziert, sollten Männchen ihre Ressourcen umsichtig investieren, um ihren Reproduktionserfolg zu maximieren. Das Verhalten, das zum größten Erfolg führt (vgl. STEARNS 1992), kann dabei mit dem Zustand des Individuums variieren und somit zur Entwicklung strategischen Verhaltens führen (PARKER 1990, 1998, BONDURIANSKY 2001, WEDELL et al. 2002). In dieser Arbeit werden Wahl und strategisches Verhalten als verschiedene Verhaltensformen behandelt, weil strategisches Verhalten im Unterschied zu Wahlverhalten phänotypische Plastizität erfordert. Der Begriff Partnerwahl bezieht sich auf eine Anpassung des Verhaltens oder der Investition an die Qualität des Partners, während strategisches Verhalten eine Anpassung von Investition oder Verhalten an die eigene Qualität oder Umweltsituation beschreibt (siehe JENNIONS & PETRIE 1997, WIDEMO & SÆTHER 1999 für eine ähnliche Sichtweise mit abweichenden Definitionen). Auf Grundlage dieser Unterscheidung fallen

Such processes can also occur after mating has ended thus leading to postmating choice (see e.g. THORNHILL 1984). BONDURIANSKY (2001) considers cryptic male choice to be the 'variation in the amount of resources allocated to females of varying mate quality'. As males of *P. alpina* adjust their investment before copulation as well as during copulation the adjustment before copulation is referred to as premating choice and the adjustment during copulation as cryptic choice.

The explanations delivered for the evolution of choice focused for a long time on the divergence of sex roles, with one sex being choosy, the other competitive, caused by the patterns of relative parental investment or biases in the operational sex ratio (e.g. TRIVERS 1972, CLUTTON-BROCK & VINCENT 1991, CLUTTON-BROCK & PARKER 1992). PARKER (1983) proposed that both sexes might choose each other mutually. Recent studies on various species suggest that the simultaneous occurrence of choosiness in both sexes may not be only an exception (e.g. KRAAK & BAKKER 1998, CHENOWETH & BLOWS 2003, 2005). Theoretical works on the evolution of mutual mate choice considered several variables to be influential (e.g. JOHNSTONE et al. 1996, KOKKO & MONAGHAN 2002). In the game theoretical approach of KOKKO & JOHNSTONE (2002) the impact of the relative parental investment (sensu TRIVERS 1972) exceeded that of the operational sex ratio thus substantiating the abovementioned earlier theories on that subject.

Lastly EMLEN & ORING's (1977) classification of different mating systems remains to be mentioned, which has been derived from an explanatory base that considers environmental factors like the distribution of resources and mating partners as significant for the evolution of mating behaviour.

die bei manchen Skorpionsfliegenarten auftretenden alternativen Paarungstaktiken (sensu GROSS 1996, siehe z.B. SAUER et al. 1998) unter den Begriff des strategischen Verhaltens.

Partnerwahlverhalten wird gewöhnlich nach dem Zeitpunkt des Auftretens in präkopulatorische, postkopulatorische und Wahl während der Kopulation eingeteilt. Präkopulatorische Wahl umfasst alle Formen diskriminierenden Verhaltens vor dem Beginn einer Kopulation deren extremste die Zurückweisung eines Partners ist (BONDURIANSKY 2001). Wahlverhalten, das nach der Einleitung der Kopulation stattfindet wird gemeinhin als kryptische Wahl bezeichnet, weil sie im Vergleich zur offensichtlicheren Entscheidung, einen Partner zu akzeptieren oder abzulehnen, eher versteckt abläuft. Obwohl dieser Begriff heute missverständlich sein kann, da sich herausgestellt hat, dass präkopulatorische Wahl nicht allein aus der Entscheidung für oder gegen eine Paarung besteht, wird dieser Begriff hier weiterhin verwendet. Kryptische Weibchenwahl wird im Allgemeinen definiert als alle auf Weibchenmerkmalen beruhenden Prozesse, die nach der Paarungseinleitung ablaufen und zu einer Präferenz der Vaterschaft von bestimmten Männchenphänotypen führen (THORNHILL 1983, 1984, EBERHARD 1996, ARNQVIST & ROWE 2005). Solche Prozesse können auch nach Beendigung der Paarung auftreten und so zum Auftreten von postkopulatorischer Wahl führen (siehe z.B. THORNHILL 1983). BONDURIANSKY (2001) beschreibt kryptische Männchenwahl als die "Variation in der Ressourcenmenge, die Weibchen verschiedener Qualität zugeordnet wird". Da Männchen von *P. alpina* ihre Investition sowohl vor wie nach Einleitung der Kopulation an der Qualität des Weibchens ausrichten, wird um beide Situationen zu unterscheiden, die Ausrichtung vor der Kopulation als präkopulatorische Wahl, die während der Kopulation als kryptische Wahl bezeichnet.

Die Erklärungen für die Evolution der Wahl konzentrierten sich lange auf die Divergenz der Geschlechterrollen mit der Ausprägung eines wählerischen und eines konkurrierenden Geschlechtes, verursacht durch die Muster der relativen Investitionen oder Verschiebungen im operationalen Geschlechterverhältnis (z.B. TRIVERS 1972, CLUTTON-BROCK & VINCENT 1991, CLUTTON-BROCK & PARKER 1992). PARKER (1983) schlug vor, dass beide Geschlechter sich gegenseitig wählen könnten. Seit einiger Zeit

weisen Studien an unterschiedlichen Arten darauf hin, dass das gleichzeitige Auftreten von Wählerischkeit bei beiden Geschlechtern nicht nur eine Ausnahme ist (z.B. KRAAK & BAKKER 1998, CHENOWETH & BLOWS 2003, 2005). Theoretische Arbeiten zur Evolution gegenseitiger Wahl haben verschiedenste Faktoren als einflussreich in Betracht gezogen (z.B. JOHNSTONE et al. 1996, KOKKO & MONAGHAN 2002). In dem spieltheoretischen Ansatz von KOKKO & JOHNSTONE (2002) übertraf der Einfluss der relativen parental Investitionen (sensu TRIVERS 1972) den des operationalen Geschlechterverhältnisses und bestätigte so die oben angeführten früheren Theorien zu dieser Frage.

Schließlich bleibt EMLÉN & ORINGS (1977) Klassifikation verschiedener Paarungssysteme zu erwähnen, die sie aus einem Erklärungsansatz abgeleitet haben, der Einflüsse von Umweltfaktoren, wie die Verteilung von Ressourcen und Paarungspartnern, als grundlegend für die Evolution des Paarungsverhaltens ansieht.

The Role of Phenotypic Plasticity in the Evolution of Behaviour

Die Rolle der phänotypischen Plastizität bei der Evolution des Verhaltens

The distinction between natural and sexual selection goes back to DARWIN (1859). The clearest definition he gave for natural selection is that of an outcome of a process, which depends on the varying ability of individuals to exploit resources. However, he used the term mainly in its meaning of a cause for the development of adaptations (BOCK 1993, 2009, 2010). Till this day the term selection is used with changing meanings. As the case may be, it refers to causes, underlying processes or outcomes (see BOCK 2010 and references therein). BOCK (2010) recommends restricting the meaning of the term selection to the outcome. If this recommendation is accepted and selection defined as non-random differential reproduction in the sense of the outcome of the process (e.g. EHRLICH & HOLM 1963, SAUER 1996, 2002) a distinction between natural and sexual selection is difficult because the outcome of the underlying processes is in both cases one and the same:

Die Unterscheidung zwischen natürlicher und sexueller Selektion geht auf DARWIN (1859) zurück. Die klarste Definition, die er für die natürliche Selektion formulierte, beschreibt diese als Ergebnis eines Prozesses, der auf der variierenden Fähigkeit von Individuen Ressourcen zu nutzen, beruht. Er verwendete den Begriff jedoch hauptsächlich in seiner Bedeutung als Ursache für die Entstehung von Anpassungen (BOCK 1993, 2009, 2010). Auch heute wird der Begriff Selektion mit wechselnder Bedeutung verwendet, je nach Zusammenhang meint Selektion Ursache, Ausgang oder auch den zu Grunde liegenden Prozess (siehe BOCK 2010 und Literaturverweise darin). BOCK (2010) empfiehlt die Bedeutung des Begriffes Selektion auf den Ausgang zu beschränken. Folgt man dieser Empfehlung und definiert Selektion allein als nicht zufällig differentielle Reproduktion im Sinne des Ergebnisses eines Prozesses (z.B. EHRLICH & HOLM 1963, SAUER 1996, 2002), ist eine Unterscheidung

non-random differential reproduction. The processes are interrelated in so various ways that some authors even draw the conclusion that a distinction is not reasonable and sexual selection only a subset of natural selection (e.g. COCKBURN 1991). There is, however, an essential difference between the processes. Natural selection can be described as a primary process, which inevitably occurs when individuals vary in their capability to exploit resources. Sexual selection is a secondary process, which does not work until individuals have acquired adaptations that enable them to select the high quality mating partners out of the group of available mates. On the level of the individual traits that make choice possible are adaptive if the offspring of chosen individuals is more likely to be chosen, too (FISHER 1930, LANDE 1981), and/or if the traits by which choice is conducted are indicators for the quality in the context of natural selection and are inherited by the offspring (ZAHAVI 1975, ANDERSSON 1982, 1994, MAYNARD SMITH 1991, IWASA et al. 1991). Sexual selection is not a characteristic of single individuals but of populations or species. Regarded from the level of the population, sexual selection can be adaptive if ecological adaptation -mediated through choice behaviour that additionally favours well adapted individuals during reproduction- is accelerated and contributes to the flexibility in the response to environmental changes or to cope with new conditions during dispersion (cf. SAUER 1996, 2002). Thus, the occurrence of sexual selection can be described as meta- or population adaptation. As all adaptations, it can lose its adaptive value with changes in the environment so that periods in which sexual selection works in a population and periods in which it does not work, even though corresponding adaptations are existent, alternate (cf. WESTNEAT 2006).

For individuals choice behaviour is always costly (see above). The costs include the risk to be rejected by all potential mates as well as the risk not to find a mate that satisfies the choice scheme and thus being excluded from reproduction. These risks are reduced by the adjustment of the choice scheme to the individual's own condition and the actual situation, i.e. strategic behaviour on the basis of phenotypic plasticity. The risks can also be conferred to sexual selection as population adaptation. On the one hand it increases the population's flexibility with regard to adaptive responses; on the other hand it decreases the population's flexibility with regard to reproduction. If the individuals

von natürlicher und sexueller Selektion schwierig, denn der Ausgang der beiden zu Grunde liegenden Prozesse ist derselbe: nicht zufällig differenzielle Reproduktion. Die Prozesse sind in so vielfältiger Weise miteinander verknüpft, dass manche Autoren sogar die Meinung vertreten, eine Trennung sei nicht sinnvoll und sexuelle Selektion nur ein Spezialfall der natürlichen Selektion (z.B. COCKBURN 1991). Es gibt jedoch einen wesentlichen Unterschied zwischen den beiden Prozessen. Natürliche Selektion kann als ein Primärprozess beschrieben werden, der unweigerlich in Gang kommt, sobald sich Individuen in ihrer Fähigkeit Ressourcen zu nutzen unterscheiden. Sexuelle Selektion ist ein Sekundärprozess, der erst durch den Erwerb von Anpassungen, die es den Individuen ermöglichen von den zur Verfügung stehenden Paarungspartnern besonders erfolgreiche auszuwählen, zur Entfaltung kommt. Von der Ebene des Individuums betrachtet, sind Merkmale, die Wahlverhalten ermöglichen, adaptiv, wenn Nachkommen von Individuen, die gewählt werden, mit hoher Wahrscheinlichkeit auch gewählt werden (FISHER 1930, LANDE 1981), und/oder wenn die Merkmale, anhand denen gewählt wird, Indikatoren für die Qualität im Kontext der natürlichen Selektion sind, und diese an die Nachkommen vererbt wird (ZAHAVI 1975, ANDERSSON 1982, 1994, MAYNARD SMITH 1991, IWASA et al. 1991). Sexuelle Selektion ist kein Merkmal einzelner Individuen, sondern Merkmal von Populationen oder Arten. Von der Ebene der Population betrachtet, kann sexuelle Selektion adaptiv sein, wenn sie –vermittelt durch ein Wahlverhalten, das gut angepasste Individuen bei der Fortpflanzung zusätzlich bevorzugt- die Umweltanpassung beschleunigt und so zur Flexibilität bei Veränderungen der ökologischen Randbedingungen oder bei Ausbreitung in neue Lebensräume beiträgt (vgl. SAUER 1996, 2002). Daher kann das Auftreten sexueller Selektion als Meta- oder Populationsanpassung bezeichnet werden. Wie alle Anpassungen kann sie unter veränderten Bedingungen ihren adaptiven Wert verlieren, so dass sich Perioden, in denen sexuelle Selektion in einer Population wirkt, mit Perioden abwechseln, in denen sie nicht wirkt, auch wenn die entsprechenden Anpassungen vorhanden sind (vgl. WESTNEAT 2006).

Für ein Individuum ist Wahlverhalten immer mit Kosten verbunden (s.o.). Zu diesen Kosten gehört auch das Risiko, von allen potentiellen Paarungspartnern abgelehnt zu werden, sowie das Risiko, keinen Partner zu

of a population choose using a rigid scheme, those that do not meet the requirements are excluded from reproduction. If such a population is confronted with as restrictive environmental conditions that no individual conforms to the requirements, reproduction would be disrupted (cf. JENNIONS & PETRIE 1997). This kind of evolutionary dead end is counteracted by strategic behaviour because the plasticity in behaviour provides the flexibility needed to cope with new conditions until selection shapes corresponding adaptations (cf. SOL et al. 2002, NICOLAKAKIS et al. 2003).

The view that phenotypic plasticity influences evolutionary processes has a long history (cf. e.g. WCISLO 1989, NEWMAN 2002) and is still common today. In their review on the role of phenotypic plasticity in evolution PRICE et al. (2003) draw the conclusion that it not only increases the probability of evolutionary changes but also affects their direction because it drives populations into the realm of attraction of certain peaks in the adaptive landscape. With regard to behavioural plasticity they conclude that if the average characteristics of behaviour are altered due to environmental changes, as a result corresponding morphological and physiological adaptations are shaped. If then the behaviour is changed on the basis of the newly developed traits, it becomes genetically assimilated. When mating behaviour is plastic, every individual in a population is potentially able to exert the species specific range of behaviour, but the behaviour that is actually shown results from its state determined by its quality and environmental factors (cf. e.g. EBERHARD 1996, WARD 2000, HUNT et al. 2004; and also STEARNS 2000). Consequently, the behaviour observed in a population varies vertically along a gradient of competitiveness (phenotypic variation) and horizontally along a gradient of environmental conditions (phenotypic plasticity). As this geographical variation can get genetically assimilated during speciation, the range of behaviour shown by individuals might provide information on speciation processes within taxa of closely related species (cf. PRICE et al. 2003, see above). For the explanatory purpose imagine that a species exerting a variable condition-dependent mating behaviour like *P. alpina* is distributed in an areal in the centre of which the species specific complex of traits is highly adaptive and adaptiveness decreases with increasing distance from the centre point (see figure 55). The gradient of adaptiveness would be mirrored by changing average behaviour

finden, der dem Wahlschema entspricht, und so von der Reproduktion ausgeschlossen zu werden. Diese Risiken werden durch die Anpassung des Wahlschemas an den eigenen Zustand oder die aktuelle Situation, also strategisches Verhalten auf der Grundlage von phänotypischer Plastizität, reduziert. Diese Risiken lassen sich auf die sexuelle Selektion als Populationsanpassung übertragen. Sie erhöht einerseits die Flexibilität der Population in ihrer Umweltantwort, verringert aber die Flexibilität bei der Fortpflanzung. Wählen die Individuen einer Population nach einem starren Schema, werden diejenigen, die die Vorgaben nicht erfüllen, von der Reproduktion ausgeschlossen. Wird eine solche Population mit so restriktiven Umweltbedingungen konfrontiert, dass keines der Individuen den Vorgaben entspricht, kommt die Fortpflanzung zum Erliegen (vgl. JENNIONS & PETRIE 1997). Einer solchen evolutionären Sackgasse wirkt strategisches Verhalten entgegen, weil die Plastizität im Verhalten die nötige Flexibilität liefert, mit den neuen Bedingungen umzugehen, bis die Selektionswirkung neue Anpassungen formt (vgl. SOL et al. 2002, NICOLAKAKIS et al. 2003).

Die Ansicht, dass phänotypische Plastizität evolutionäre Prozesse beeinflusst, hat bereits eine lange Geschichte (siehe z.B. WCISLO 1989, NEWMAN 2002) und wird auch heute noch vertreten. In ihrem Review über die Rolle der phänotypischen Plastizität in der Evolution kommen PRICE et al. (2003) zu dem Schluss, dass diese nicht nur die Wahrscheinlichkeit evolutionärer Veränderungen erhöht, sondern auch ihre Richtung beeinflussen kann, weil sie Populationen bei Umweltveränderungen in die Nähe bestimmter Gipfelpunkte der adaptiven Landschaft rückt. In Bezug auf Plastizität im Verhalten schließen sie, dass, wenn sich in veränderter Umwelt das gezeigte Verhalten ändert, entsprechende physiologische und morphologische Anpassungen erworben werden. Verändert sich dann das Verhalten in Folge dieser Anpassungen, ist dies eine Veränderung, die eine genetische Grundlage hat. Liegt Plastizität im Paarungsverhalten vor, ist zwar jedes Individuum einer Population potentiell fähig die artspezifische Bandbreite des Verhaltens zu zeigen, doch das Verhalten, das tatsächlich gezeigt wird, ist durch seinen aus seiner Qualität resultierenden Zustand und Umweltfaktoren bestimmt (vgl. z.B. EBERHARD 1996, WARD 2000, HUNT et al. 2004; und auch STEARNS 2000). Daher variiert das in einer Population auftretende Verhalten vertikal entlang des

when it is recorded along a line crossing the centre. If a marginal population of this imaginary species would get separated its further evolution would base on a set of performed behaviour differing from those in the original population. This might cause patterns in the behaviour of a resulting pair of two distinct species such as behaviour shown under extreme conditions by the species derived from the original population resembles the behaviour shown under good or average conditions by the species derived from the separated marginal population. The same would be true when a marginal population of a spreading species would get separated.

Gradienten der Fähigkeit zur Ressourcennutzung (phänotypische Varianz), und horizontal entlang des Gradienten der Umweltbedingungen (phänotypische Plastizität). Da diese geographische Variation im Verlauf der Artbildung genetisch fixiert werden kann (vgl. PRICE et al. 2003, s.o.), könnte die Bandbreite des Verhaltens der Individuen Informationen über Artbildungsprozesse innerhalb von Taxa nah verwandter Arten liefern. Zum Zwecke der Erklärung sei eine Art angenommen, die wie *P. alpina* ein variables konditionsabhängiges Paarungsverhalten zeigt. Sie ist in einem Gebiet verbreitet, in dessen Zentrum der artspezifische Merkmalskomplex sehr adaptiv ist, dessen Adaptivität jedoch mit zunehmendem Abstand vom Zentrum abnimmt. (siehe Abbildung 55). Wird das Verhalten der Individuen entlang einer Linie, die durch das Zentrum verläuft, gemessen, spiegelt die Veränderung im durchschnittlich gezeigten Verhalten den Gradienten der Adaptivität wider. Wenn von dieser Art eine randständige Teilpopulation separiert wird, würde deren weitere Evolution auf einem Komplex gezeigten Verhaltens basieren, der von dem in der Ursprungspopulation abweicht. Dieser Umstand könnte Muster im Verhalten zweier so entstandener Arten erzeugen, insofern als das Verhalten der aus der Ursprungspopulation hervorgegangenen Art unter extremen Bedingungen, dem Verhalten der aus der Randpopulation hervorgegangenen Art unter guten bzw. durchschnittlichen Bedingungen, ähnelt. Das Gleiche träfe für eine separierte Randpopulation einer sich verbreitenden Art zu.

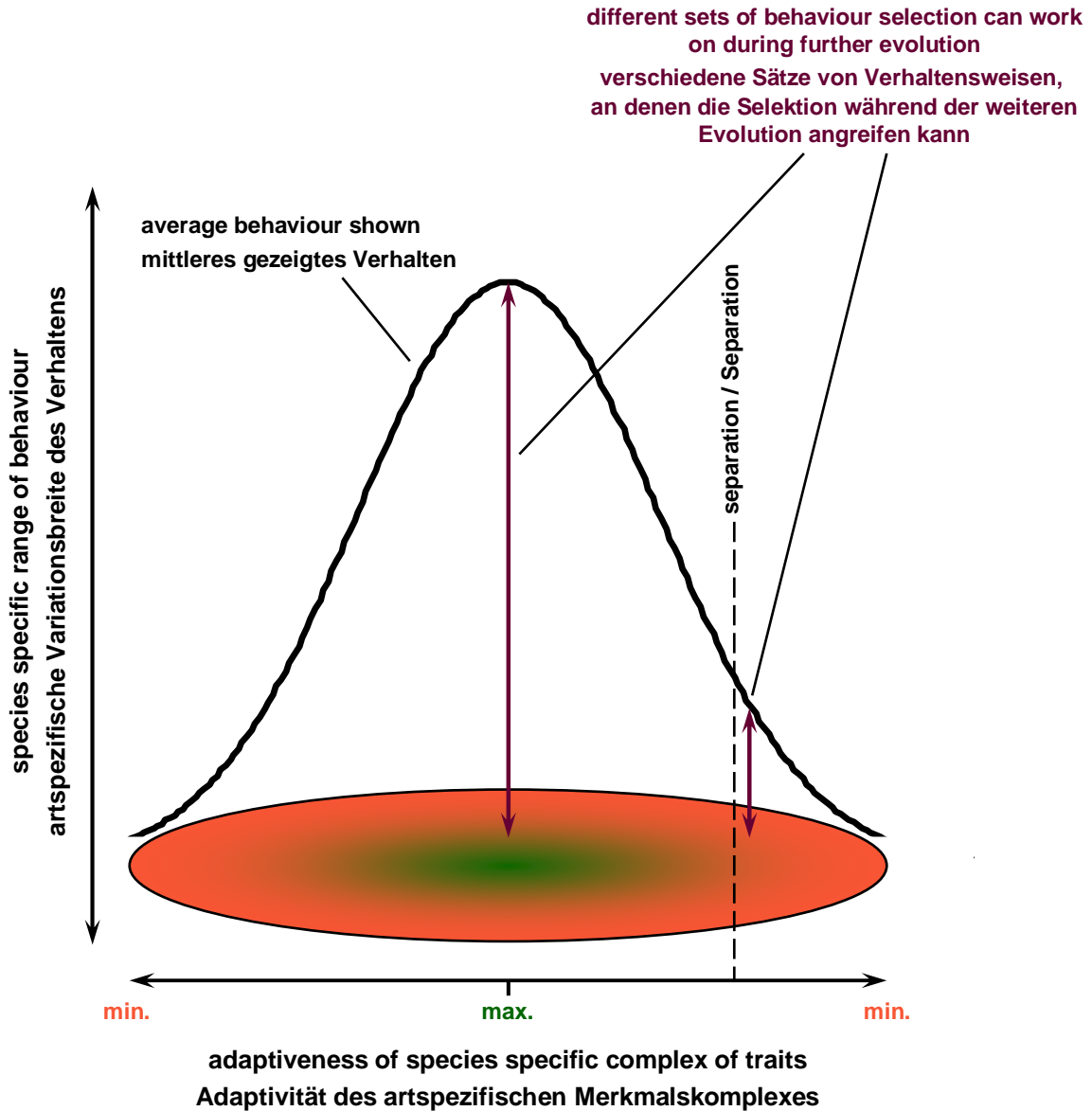


Figure 55: The possible role of phenotypic plasticity in speciation processes. See text for further explanation.

Abbildung 55: Die mögliche Rolle der phänotypischen Plastizität in Artbildungsprozessen. Erklärung im Text.

Implications of Modularity on the Evolution of Behaviour

Auswirkungen von Modularität auf die Evolution des Verhaltens

In ethology the use of behavioural traits for phylogenetic reconstruction has a long tradition. For comparison complex behaviours are subdivided into small units (see e.g. LORENZ 1950, TINBERGEN 1950, 1952). SCHOLES (2008) refers to such units as modules as defined by the concept of modularity (see e.g. WINTHER 2001, CSETE & DOYLE 2002, WAGNER et al. 2007). Following this concept, modules can be morphological traits (e.g. limbs or organs) as well as processes (e.g. gene regulatory mechanisms). They are viewed as hierarchical units that interact with each other and are often repeated. Both, modules and interactions can evolve quasi-independently. In his study of avian behaviour SCHOLES (2008) breaks down sequences of courtship behaviour into distinct components for the use of species comparison not assessing phenotypic variation or dynamics. However the definitions given above indicate that choice behaviour is actually not behaviour in the strict sense but a process of ongoing mutual assessment and adjustment. A first approach to include the processual character of behaviour in a modular model of choice mechanisms in scorpionflies is given in figure 56. In the model the smallest modules are partly actual behaviour as the females' struggle against the males and partly they are themselves processes that are not further dissolved as quality assessment. On this level the interactions between the assessment of mate quality and the variant of behaviour exerted is which throughout this work is referred to as the individual degree of choosiness. Assessment, the corresponding behaviour and their interaction are summed up in higher-ranking modules which depict the choice mechanisms. The modules of strategic behaviour are composed of the lower-ranking module self assessment and its interaction with the acceptance threshold and the mating tactic adopted, respectively. The interactions epitomise the degree of plasticity shown by an individual. The modules of strategic behaviour interact with the corresponding choice modules and the male and female choice modules also interact implementing varying outcomes due to individual variation. Considered this way it becomes obvious that premating and cryptic choice are very similar processes one of which might be evolved by duplication of the

In der Ethologie hat die Verwendung von Verhaltensmerkmalen zur phylogenetischen Rekonstruktion eine lange Tradition. Für die vergleichende Betrachtung werden komplexe Verhaltensmuster in kleine Einheiten unterteilt (siehe z.B. LORENZ 1950, TINBERGEN 1950, 1952). SCHOLES (2008) bezeichnet solche Einheiten als Module im Sinne des Konzeptes der Modularität (siehe z.B. WINTHER 2001, CSETE & DOYLE 2002, WAGNER et al. 2007). Diesem Konzept zu Folge können Module morphologische Merkmale (z.B. Gliedmaßen oder Organe) sowie auch Prozesse sein (z.B. Genregulationsmechanismen). Sie werden als hierarchische Einheiten definiert, die miteinander interagieren und häufig vervielfältigt werden. Sowohl Module wie auch die Interaktionen zwischen ihnen können quasi-unabhängig evolvieren. Zum Zwecke des Artvergleiches zerlegt SCHOLES (2008) die Sequenzen des Balzverhaltens eines Paradiesvogels in abgegrenzte Komponenten ohne phänotypische Varianz oder Dynamiken zu berücksichtigen. Die oben angeführten Definitionen deuten jedoch darauf hin, dass Wahlverhalten nicht Verhalten im strengen Sinne ist, sondern ein Prozess fortgesetzten gegenseitigen Einschätzens und Anpassens. Ein erster Ansatz, den Prozesscharakter des Paarungsverhaltens von Skorpionsfliegen in einem modularen Modell zu erfassen, ist in Abbildung 56 dargestellt. In dem Modell sind die kleinsten Module zum Teil tatsächliches Verhalten, wie die Gegenwehr der Weibchen, und zum Teil sind sie selbst Prozesse, die nicht weiter zerlegt worden sind, wie die Qualitätseinschätzung. Auf diesem Niveau ist die Interaktion zwischen der Qualität des Partners und der Variante des Paarungsverhaltens, die eingesetzt wird, das was in dieser Arbeit als der Grad der Wählerisckheit bezeichnet wird. Einschätzung, das dazugehörige Verhalten und die Interaktion zwischen ihnen sind in übergeordneten Modulen zusammengefasst, die den Wahlmechanismus abbilden. Die Module des strategischen Verhaltens setzen sich aus dem untergeordneten Modul Selbsteinschätzung und dessen Interaktion mit der Akzeptanzschwelle bzw. der gezeigten Taktik zusammen. Die Module des strategischen Verhaltens interagieren mit den dazugehörigen Modulen der Wahlmechanismen. Das gleiche gilt für die Module der

other. Another important note to be made is that interactions between modules like the degree of choosiness identified here can evolve quasi-independently from the modules they connect and thus clearly represent traits that can be used for phylogenetic reconstruction. On the species level the degree of plasticity and the degree of choosiness are often inversely related. An example can be given by comparing the mating behaviour of *P. vulgaris* and *P. alpina*. In *P. vulgaris* matings occur without a gift, with food or a salivary mass indicating a relatively high average degree of plasticity, but a low average degree of choosiness at least in females. In *P. alpina* matings only occur when a gift is presented thus the average degree of plasticity is lower but the average degree of female choosiness can be considered higher.

männlichen und weiblichen Wahlmechanismen. Diese Interaktionen führen aufgrund der individuellen Varianz zu höchst variablen Resultaten. Auf diese Weise betrachtet, wird es offensichtlich, dass präkopulatorische und kryptische Wahl sehr ähnliche Prozesse sind, von denen der eine durch Duplikation aus dem anderen hervorgegangen sein könnte. Außerdem ist wichtig zu bemerken, dass Interaktionen zwischen Modulen, wie der Grad der Wählerischkeit, quasi-unabhängig von den Modulen, die sie verbinden, evolvieren können. Somit sind auch sie Merkmale, die für die phylogenetische Rekonstruktion verwendet werden können. Auf Artniveau stehen Plastizität und Wählerischkeit oft in einem umgekehrten Verhältnis zueinander. Ein Beispiel kann an Hand des Paarungsverhaltens von *P. vulgaris* und *P. alpina* gegeben werden. Bei *P. vulgaris* treten Kopulationen ohne Geschenk, mit Futter und mit Sekreten auf. Der durchschnittliche Grad der Plastizität kann also als relativ hoch eingeschätzt werden, während der durchschnittliche Grad der Wählerischkeit, zumindest bei den Weibchen, als gering eingeschätzt werden kann. Bei *P. alpina* treten nur Kopulationen mit Geschenk auf. Der durchschnittliche Grad der Plastizität ist somit vergleichsweise geringer und der durchschnittliche Grad der Wählerischkeit höher.

Pages 234 and 235

Figure 56: A modular model of scorpionfly choice behaviour. See text for further explanations.

Seite 234 und 235

Abbildung 56: Ein modulares Modell des Wahlverhaltens von Skorpionsfliegen. Erläuterungen im Text.

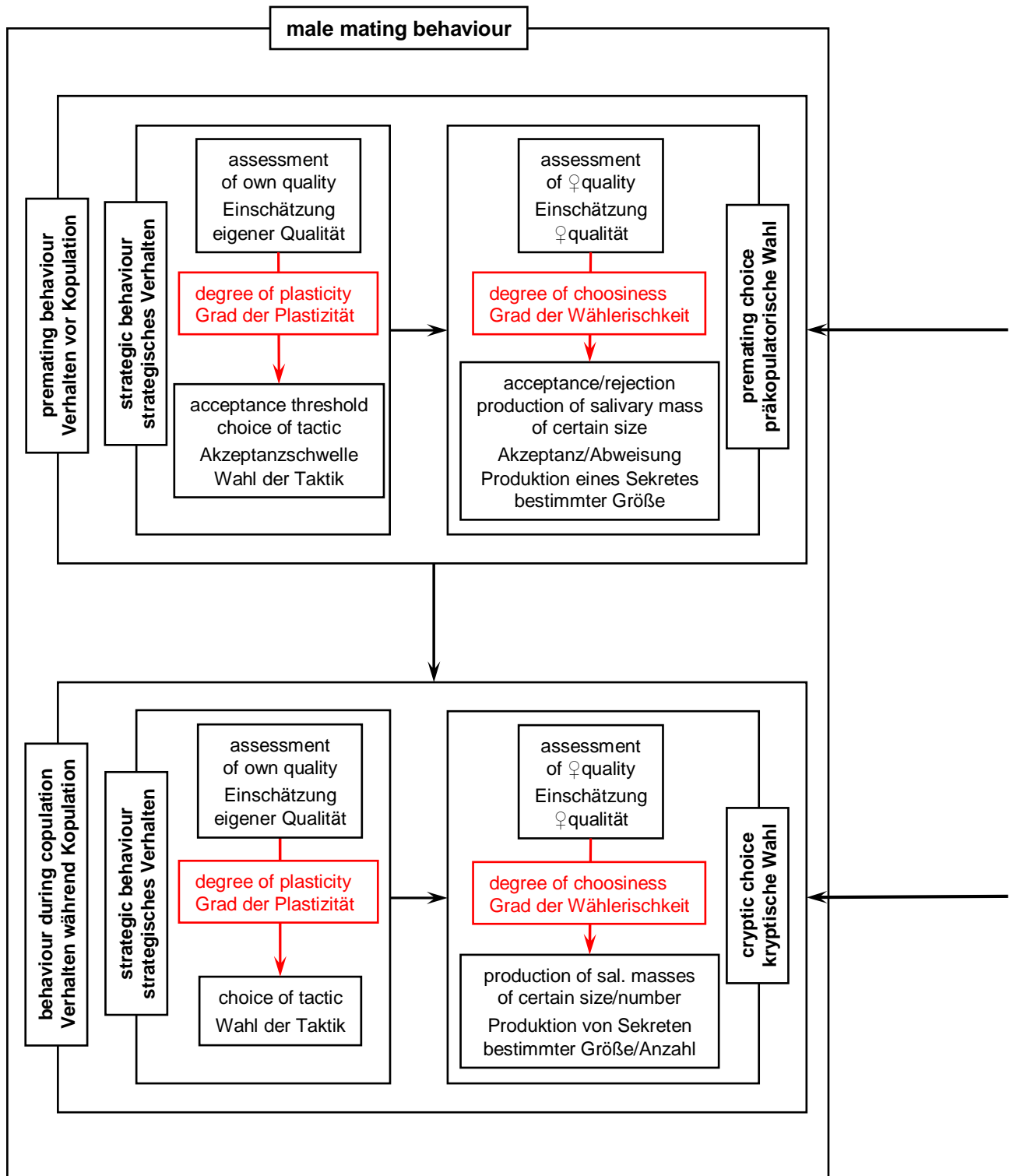
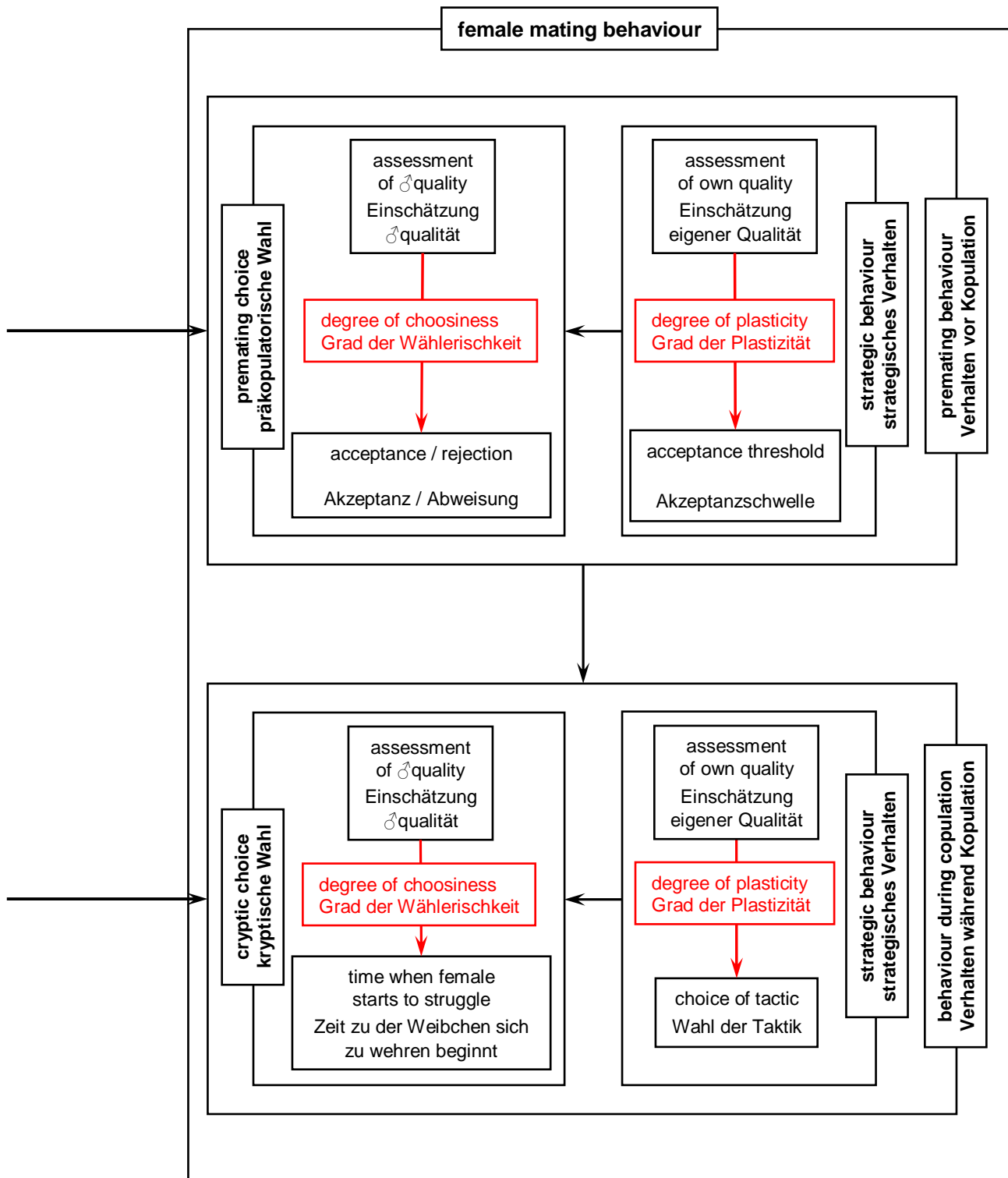


Figure 56
Abbildung 56



Chapter II

Summary: Life History of *P. alpina*

Zusammenfassung: Lebensgeschichte von *P. alpina*

Foraging Behaviour

Nahrungserwerb

During the observations it could be ascertained that individuals of the species *P. alpina* show foraging behaviour equivalent to that of the other Middle European species. There is exploitation competition basing on the differential ability of individuals to find food and interference competition in the form of aggressive interactions around food. The food finding ability is well developed within this species showing up in the high proportion (90%) of available baits found during the enclosure observations, which is the highest in comparison to other species (SAUER et al. unpublished). This result is reasonable considering the ecological context. *P. alpina* emerges earliest of all species in spring (SAUER 1970) at a time when arthropod carcass, which is a limited resource anyway, is more rare than later in the year. Therefore individuals need a distinctive capability to find food for their survival. In all experimental populations finding ability is strongly correlated with the lifetime condition of both sexes and no intersexual differences could be found. The intrasexual lifetime fighting prowess of individuals correlates with the nutritional state of males and females only under low nutrient conditions and in intersexual encounters males are superior to females. The path analysis, in which the influences of both measures of foraging ability were considered together, gave different results for the males in the high nutrient population of 2005, where the influence of fighting prowess then was significant. For the females no such differences were found. The results support the view that the body condition of an individual is a measure of its competitiveness and thus a measure of its quality in the context of natural selection. This view is further promoted by the high degree of correlation between life span and condition in both sexes of all experimental populations.

Im Verlauf der Beobachtungen konnte festgestellt werden, dass Individuen der Art *P. alpina* sich beim Nahrungserwerb ähnlich verhalten wie die Individuen der anderen mitteleuropäischen Arten. Es kommt zu Ausbeutungskonkurrenz, die auf der unterschiedlichen Fähigkeit der Individuen Nahrung zu finden beruht und Interferenzkonkurrenz bei aggressiven Auseinandersetzungen um Futterstücke. Im Vergleich mit den anderen Arten ist die Fähigkeit Futter zu finden, gemessen an dem Anteil (90%) der verfügbaren Futterstücke, die während der Beobachtungen gefunden wurden, am besten ausgeprägt (SAUER et al. unpubliziert). Dies Ergebnis fügt sich leicht in das Wissen um die Umweltbedingungen ein, unter denen diese Art lebt. *P. alpina* schlüpft im Frühjahr als die erste von allen Arten (SAUER 1970), wenn Arthropodenaas, das ohnehin eine begrenzte Ressource ist, seltener ist als später im Jahr. Daher sind die Tiere auf eine sehr gute Fähigkeit Nahrung zu finden angewiesen um zu überleben. In allen experimentellen Populationen korreliert das Futterfindervermögen mit der Lebenszeitkondition beider Geschlechter, ohne dass intersexuelle Unterschiede feststellbar sind. Die intrasexuelle Lebenszeitkampfstärke korreliert mit dem Ernährungszustand von Männchen und Weibchen nur unter Bedingungen geringer Nahrungsverfügbarkeit. In intersexuellen Auseinandersetzungen sind Männchen den Weibchen überlegen. Die Pfadanalyse, in der beide Maße der Fähigkeit zum Nahrungserwerb berücksichtigt wurden, ergab abweichende Ergebnisse für die Männchen der gut ernährten Population von 2005. Der Einfluss der Kampfstärke war in diesem Fall signifikant. Bei den Weibchen traten keine solchen Unterschiede auf. Die Ergebnisse unterstützen die Sichtweise, dass der Ernährungszustand eines Individuums ein Maß seiner Konkurrenzfähigkeit und damit ein Maß seiner Qualität im Kontext der natürlichen Selektion ist. Sie wird weiterhin

gestützt durch den hohen Grad der Korrelation zwischen Lebensdauer und Ernährungszustand bei beiden Geschlechtern in allen experimentellen Populationen.

Mating Behaviour

Paarungsverhalten

In *P. alpina* both sexes mate as often as they have the opportunity. Individuals in good condition copulated up to ten times during the seven weeks of observation in 2005. Sexual activity took place mainly during daylight but the 24 hours observations revealed that mating activity continues also throughout the night. Males call with their pheromonal gland everted, positioned on the abaxial side of leaves. Their use of pheromones to attract females is not confirmed but assumed. The first salivary mass has to be delivered before females allow the initiation of copulations. Thus, the females can use several traits to assess male quality before copulation like the pheromon bouquet (as described for *P. germanica* by GERHARDS 1999) and the size of the first salivary mass. For *P. vulgaris* it could be shown that males are able to assess female fecundity (see SAUER et al. 1998). Subsuming this ability for *P. alpina* males, and considering the long pairing prelude, the prerequisites for pre-mating choice in both sexes are given. After the initiation of copulation males produce up to six subsequent salivary masses during copulation. Females terminate copulations soon after the last salivary mass is consumed thus providing the first clue for the occurrence of cryptic female choice as it has been observed in other species. At the same time males have the possibility to adjust the amount of saliva they hand over to the female's quality and thus can also exert cryptic choice.

The observed behaviour provides further indications for the occurrence of pre-mating choice mechanisms; the high number of futile attempts to mate being the most obvious one. Furthermore, the necessity to produce a salivary mass before copulation can be viewed as a threshold that males have to exceed before females accept them as mates.

The d-separation test showed that the path model involving the lifetime measures of male life history traits does not fully explain

Bei den Skorpionsfliegen der Art *P. alpina* verpaaren sich beide Geschlechter sooft sie Gelegenheit dazu haben. Während der siebenwöchigen Beobachtung 2005 kopulierten Individuen in gutem Ernährungszustand bis zu zehnmal. Die Paarungsaktivität war tagsüber am höchsten. Die 24-Stundenbeobachtung zeigte, dass sie sich auch in der Nacht fortsetzt. Die Männchen rufen mit ausgestülpter Pheromondrüse, wobei wahrscheinlich Pheromone zur Weibchenanlockung freigesetzt werden. Bevor die Weibchen eine Kopulation zulassen, muss das erste Sekret von den Männchen übergeben werden. So können die Weibchen die Qualität ihres Partners schon vor der Kopulation anhand verschiedener Merkmale einschätzen. Dazu gehören das Pheromonbouquet (wie beschrieben für *P. germanica* von GERHARDS 1999) und die Größe des ersten Sekretes. Für *P. vulgaris* konnte gezeigt werden, dass Männchen in der Lage sind, die Fekundität der Weibchen zu erfassen (siehe SAUER et al. 1998). Geht man davon aus, dass auch *P. alpina* Männchen diese Fähigkeit haben und die lange Paarungseinleitung eine gegenseitige Abschätzung ermöglicht, sind alle Voraussetzungen für präkopulatorische Wahl beider Geschlechter gegeben. Nach Beginn der Kopulation produzieren Männchen bis zu sechs weitere Sekrete und die Weibchen beenden sie bald nachdem das letzte verzehrt ist. Dies liefert den ersten Hinweis, dass auch bei *P. alpina* kryptische Weibchenwahl stattfindet, wie sie für andere Arten nachgewiesen worden ist. Gleichzeitig haben die Männchen die Möglichkeit die übergebene Sekretmenge an die Qualität des Weibchens anzupassen, womit auch für sie die Möglichkeit zu kryptischer Wahl besteht.

Das beobachtete Verhalten gibt weitere Hinweise für das Auftreten präkopulatorischer Wahlmechanismen, wovon die große Zahl nicht erfolgreicher Paarungsversuche der offensichtlichste ist. Zudem kann die Notwendigkeit, ein Sekret vor

the numerous correlations among them. As a common cause that is responsible for this strong interrelationships the genetic quality of the individuals has been introduced. Although the substantiation of the causal structure is not satisfactory in all populations, the model indicates that the assumed connections between the foraging abilities and condition of males and also between condition and the number of mates, mediated through the time spent on calling, exist. The strong relationship between lifetime condition and the lifetime number of salivary masses produced by a male which is found in all species studied is reduced by the assumption that the number of copulations achieved also exerts an influence on the number of salivary masses. This is especially pronounced in the well fed population of 2005, in which the path coefficient is diminished to a non-significant value. The relationship between the lifetime number of salivary masses and copulation duration disappears when it is assumed that copulation duration is determined by both, the number of salivary masses and the number of mates. This pattern indicates that male lifetime reproductive success is strongly influenced by pre-mating female choice mechanisms. When the initiation of copulations depends on a decision of the female, a male will only produce more than the one salivary mass that is needed to initiate copulations, and thus increase its lifetime copulation duration, when it is able to initiate copulations. That the connection between the number of salivary masses and copulation duration is not only reduced but fades away completely when an influence of the number of mates is assumed does not meet the expectations. Here the measurement error in male investment caused by the variable size of the salivary masses might play a role. Furthermore, when lifetime measures are used, the influence of female quality that also generates variance in male reproductive success, which is not captured by the model, cannot be taken into account.

As it was the case for the males the models involving the lifetime measures of female traits reveal some relationships that are not explained by the two alternative causal structures applied. It suggests itself that these are also due to the general genetic quality of individuals but it has to be taken into account that reciprocal relationships cannot be modeled when lifetime measures of variables are used and therefore the models are incomplete. The two alternatives captured two different assumptions for the

Einleitung der Paarung zu produzieren, als Schwelle betrachtet werden, die die Männchen überwinden müssen, um von den Weibchen akzeptiert zu werden.

Der d-Separationstest zeigte, dass das Pfadmodell zu den Zusammenhängen zwischen den Männchenmerkmalen im Lebenszeitmaß die Korrelationen zwischen diesen nicht vollständig erklärt. Als gemeinsame Ursache, die die starken Wechselwirkungen erklären kann, ist die genetische Qualität der Individuen eingeführt worden. Obwohl die Bestätigung der kausalen Struktur nicht für alle Populationen zufrieden stellend ist, weist das Modell darauf hin, dass die angenommene Verknüpfung zwischen den Fähigkeiten beim Nahrungserwerb und dem Ernährungszustand und auch zwischen Ernährungszustand und Zahl der Kopulationen, vermittelt durch die Balzdauer, der Realität entsprechen. Der ausgeprägte Zusammenhang zwischen Ernährungszustand und der Lebenszeitanzahl produzierter Sekrete, der bei allen untersuchten Arten auftritt, wird durch die Annahme eines gleichzeitigen Einflusses der Anzahl der Kopulationen auf die Sekretzahl reduziert. Der Zusammenhang zwischen der Zahl der Sekrete und der Kopulationsdauer verschwindet ganz, wenn eine gemeinsame Bestimmung der Kopulationsdauer durch Sekretzahl und Zahl der Kopulationen angenommen wird. Dieses Ergebnis weist deutlich darauf hin, dass der Lebenszeitreproduktionserfolg der Männchen sehr stark von präkopulatorischen Weibchenwahlmechanismen bestimmt wird. Wenn das Zustandekommen einer Kopulation von einer Entscheidung des Weibchens abhängt, kann ein Männchen erst wenn es zur Kopulation kommt, über das Sekret hinaus, das es vor der Kopulation übergeben muss, investieren und zu seiner Lebenszeitkopulationsdauer beitragen. Dass der Zusammenhang zwischen der Höhe der Investition und der Kopulationsdauer durch Einführung eines Einflusses der Partnerzahl nicht nur reduziert wird, sondern ganz verschwindet, entspricht nicht den Erwartungen. Hierbei spielt jedoch möglicherweise der große Fehler bei der Messung der Investition eine Rolle, der auf Grund der Größenvarianz der Sekretropfen entsteht. Außerdem kann bei der Verwendung von Lebenszeitmaßen der Einfluss der Weibchenqualität nicht berücksichtigt werden, die auch eine Varianz im Reproduktionserfolg erzeugt, die nicht durch das Modell erfasst wird.

Wie bei den Männchen, ließen auch bei den Weibchen die für die Lebenszeitmaße der erfassten Merkmale entwickelten

function of male investment. One assumes it to be mating effort combined with the occurrence of cryptic male choice; the other assumes it to be paternal effort which is independent of the female's quality. The results of the d-separation test do not allow a clear decision as both varieties are supported and, in addition, the two mechanisms do not exclude each other. Through the mediation of lifetime condition the competitiveness of females with regard to foraging behaviour is coupled with their fecundity and thus a basic trait determining reproductive success. Another connection between foraging behaviour and reproduction is given by the influence of condition on the number of copulations a female had in its life indicating pre-mating male choice. With regard to the determination of the lifetime number of salivary masses and lifetime copulation duration the influence of the number of mates has nearly the same effect as in the male model additionally supporting the existence of a strong influence of pre-mating male choice mechanisms while there is no indication for cryptic male choice.

Altogether, the dependence of the reproductive success of both sexes of the nutritional state, and therefore foraging abilities, is supported by the data albeit it is partly mediated through unexpected paths. Thus, as a general result can be recorded that reproductive success is indirectly influenced by the competitiveness of an individual in the context of natural selection. Pre-mating choice seems to dominate and conceal the effects of cryptic choice, when reproductive success is considered over lifetime. The model involving state measures was dedicated to the examination whether the volume of the saliva handed over during copulations influences the duration of single copulations and which traits determine the volume invested by the male. The volume invested turned out to have only a non-significant positive influence on copulation duration so the support of the assumed occurrence of cryptic female choice is still not complete. The influence of male condition and female age on the volume is in this model positive but only significant on the 0.1 level. Female condition, however, is negatively associated with the volume contradicting the assumption that males choose cryptically but providing a first indication of the occurrence of adjusted paternal investment. The negative correlation between the state measures of male and female condition implies that individuals more often mate with partners which differ strongly

Modelle einige Beziehungen ungeklärt. Es liegt nahe anzunehmen, dass die genetische Qualität hier ebenfalls eine Rolle spielt, doch es muss zusätzlich berücksichtigt werden, dass reziproke Beziehungen in Modellen, die Lebenszeitmaße enthalten, nicht einbezogen werden können und die Modelle somit unvollständig bleiben mussten. Die beiden Modelle setzen unterschiedliche Annahmen hinsichtlich der Männcheninvestition um. In dem einen wird diese als Paarungsaufwand behandelt, der wegen kryptischen Wahlverhaltens der Männchen von der Weibchenqualität beeinflusst wird; in dem anderen ist sie reiner väterlicher Aufwand, der unabhängig von der Weibchenqualität ist. Die Ergebnisse des d-Separationstests erlauben keine klare Entscheidung für eines dieser Modelle. Beide Varianten werden gestützt und hinzu kommt, dass die getrennt betrachteten Mechanismen zusammen auftreten können. Vermittels des Ernährungszustandes ist die Konkurrenzfähigkeit der Weibchen beim Nahrungserwerb mit ihrer Fekundität, und damit ihrem Reproduktionserfolg, gekoppelt. Eine weitere Verbindung zwischen Nahrungserwerb und Reproduktion besteht über den Einfluss des Ernährungszustandes auf die Anzahl der Kopulationen, die ein Weibchen in seinem Leben eingehen kann. Somit weist dieses Modell auf einen starken Einfluss präkopulatorischer Männchenwahl hin. Hinsichtlich der Bestimmung der Lebenszeitanzahl Sekrete und der Lebenszeitkopulationsdauer, die die Weibchen erreichen konnten, hat die Einführung eines Einflusses der Partnerzahl nahezu den gleichen Effekt wie im Männchenmodell und liefert so zusätzliche Unterstützung für die Annahme eines überwiegenden Einflusses präkopulatorischer Männchenwahlmechanismen, während es keinen Hinweis auf kryptische Männchenwahl gibt.

Insgesamt wird die Annahme einer Abhängigkeit des Reproduktionserfolges vom Ernährungszustand, und somit den Fähigkeiten beim Nahrungserwerb, bei beiden Geschlechtern von den Daten gestützt, auch wenn sie teilweise durch unerwartete Pfade vermittelt wird. Der Reproduktionserfolg ist also indirekt abhängig von der Konkurrenzfähigkeit der Individuen im Kontext der natürlichen Selektion. Präkopulatorische Wahl scheint zu dominieren und die Auswirkungen kryptischer Wahl zu überdecken, wenn der Reproduktionserfolg über die gesamte Lebensdauer betrachtet wird. Um zu untersuchen, welche Merkmale das übergebene Volumen beeinflussen und ob dieses wiederum die Dauer der Kopulationen

from themselves in condition. Such a pattern would result from premating choosiness coupled with strategic behaviour, for example when individuals in low condition would be choosy and those in high condition not.

The structures of the path models involving lifetime measures imply that the nutritional state functions as a kind of bottle neck being a variable that is determined by several factors and itself determines several other factors. Body condition, and thus the availability of energy, causing changes in more than one variable is the prerequisite for trade offs working on the system. The results of the comparisons of the means of several lifetime measures recorded in the differently fed populations in 2003 propose the work of trade offs. The lack of differences between the mean lifetime conditions of mated males, the mean number of salivary masses produced and the mean copulation durations have been explained by the condition threshold set on males by the necessity to produce a salivary mass before the initiation of copulations thus excluding badly nourished males from mating activity. At this point the prominent difference between the life spans of mated males is conspicuous. They died earlier in the low nutrient population which delivers the first hint on a trade off between the amount of energy invested in matings and the amount invested in survival. Another trade off shows up in the differing mean calling times combined with the lower number of available food items. It seems that the males in the low nutrient population needed more time for foraging and therefore had less time for calling. This difference might be strengthened by the lower amount of energy males could use for courtship display. Despite this difference, mated males in both populations got nearly the same mating success. Compared to the high nutrient population the low nutrient population showed a smaller percentage of sexually active males with the percentage of sexually active females remaining constant. One can assume that the resulting higher encounter rate led to the same success with lower investment.

P. alpina males use two mating tactics, the delivery of salivary masses being the more frequent one. *P. vulgaris* uses three tactics alternatively depending as which leads to a higher frequency of prey copulations and copulations without gift under low nutrient conditions (BOCKWINKEL & SAUER 1994). This is not the case in *P. alpina* moreover it seems that the rare occurrence of prey copulations is the result of random encounters at baits

im Einzelnen beeinflusst, sind die Zustandsmaße einiger Variablen in einem weiteren Modell zusammengefasst worden. Es stellte sich heraus, dass der Zusammenhang zwischen investiertem Volumen und der Dauer der Kopulationen zwar positiv aber nicht signifikant ist, und damit das Auftreten von kryptischer Weibchenwahl nicht vollständig belegt. Der Einfluss der Männchenkondition und des Weibchenalters auf das produzierte Volumen ist in diesem Modell ebenfalls positiv aber signifikant nur auf einem Niveau von 0.1. Die Kondition der Weibchen ist jedoch entgegen den Erwartungen negativ mit dem Volumen verknüpft und widerspricht so der Annahme von kryptisch wählerischen Männchen, gibt aber einen ersten Hinweis für das Auftreten angepassten väterlichen Aufwandes. Die negative Korrelation zwischen den Zustandsmaßen der Männchen- und Weibchenkondition deutet an, dass sich häufig Individuen paaren, die in ihrer Kondition stark voneinander abweichen. Solch ein Muster kann von präkopulatorischer Wahl in Kombination mit strategischem Verhalten erzeugt werden, z.B. wenn Individuen in schlechter Kondition wählerisch sind und solche in guter nicht.

In den Pfadmodellen, die die Zusammenhänge zwischen den Lebenszeitmaßen der Variablen abbilden, funktioniert der Ernährungszustand als eine Art Flaschenhals. Er ist eine Variable, die von mehreren Faktoren beeinflusst wird und selbst wiederum mehrere andere Faktoren beeinflusst. Durch den Ernährungszustand, oder genauer durch die Verfügbarkeit von Energie verursachte Veränderungen in mehr als einer Variablen, sind die Voraussetzung für das Auftreten von Kompromisslösungen in einem System. Die Ergebnisse der Mittelwertvergleiche zwischen Lebenszeitmaßen, die für die unterschiedlich ernährten Populationen von 2003 ermittelt wurden, deuten auf das Wirken solcher Kompromisse hin. Das Fehlen von Unterschieden zwischen den mittleren Lebenszeitkonditionen der verpaarten Männchen, den mittleren Zahlen der produzierten Sekrete und den mittleren Lebenszeitkopulationsdauern können durch die Konditionsschwelle erklärt werden, die die Männchen überschreiten müssen, um das für die Einleitung von Paarungen notwendige Sekret produzieren zu können. Dadurch werden schlecht ernährte Männchen von der Paarungsaktivität ausgeschlossen. An dieser Stelle fällt der Unterschied zwischen den Lebensspannen der verpaarten Männchen ins Auge. Diese starben in der schlecht

where males seized the opportunity to copulate (cf. ENGVIST & SAUER 2003b). This view is supported by the fact that only males mated that were able to produce salivary masses and that prey copulations have occasionally been prolonged by the delivery of salivary masses.

With regard to females trade offs are to be expected for the same reasons as given for the males. Fecund females in both populations reached the same mean lifetime condition and did not differ significantly in the number of eggs laid, on the cost of the life spans of the females in the low nutrient population. Badly nourished females mated less often compared to better nourished ones. As mentioned above in the low nutrient population the same percentage of sexually active females met a smaller percentage of sexually active males leading to higher encounter rates for the males but lower ones for the females. Consequently, females had fewer opportunities to mate and also got fewer salivary masses and shorter lifetime copulation durations.

Many of the above given results point towards the occurrence of mate choice behaviour that might be masked by the structure of the test populations. In the mate choice experiment individuals belonged to defined nutrient groups and have been paired assortative to investigate mechanisms of choice and strategic behaviour. The analyses of the recorded data with conventional and confirmatory methods provided matching results. The second set of analyses in which the total volume invested by males had been replaced by its two components describing the investment before and during copulation was originally only meant to additionally catch a glimpse on the timing of the choice mechanisms because of the high number of parameters that had to be estimated in the models. However, as subsequently some conclusions have been revised and some unclarified points could be further settled its results have been used to build up a detailed theory on the processes governing the mating behaviour. But due to the small sample size especially the parameters and test values estimated with LISREL are fairly unreliable and all conclusions need to be further substantiated. The results indicate that mutual choice combined with strategic behaviour causes a complex process that determines the pay off of individual matings. The mechanisms described below are summed up in figure 57.

It has been assumed that females in high condition due to their reduced energy

ernährten Population deutlich früher, was einen ersten Hinweis auf einen Kompromiss zwischen der Menge Energie, die in Paarungen und der Menge Energie, die in Überleben investiert wird, liefert. Ein weiterer Kompromiss zeigt sich in den kürzeren Balzzeiten in Verbindung mit der kleineren Zahl von verfügbaren Nahrungsbrocken. Es scheint, dass die Männchen in der schlecht ernährten Population mehr Zeit für den Nahrungsgewinn aufwenden mussten und ihnen so weniger Zeit zum Balzen blieb. Die geringere Menge für die Balz verfügbarer Energie mag dabei verstärkend auf diese Verschiedenheit eingewirkt haben. Trotzdem hatten die verpaarten Männchen in beiden Populationen nahezu den gleichen Paarungserfolg. Da unter schlechten Nahrungsbedingungen ein kleinerer Anteil Männchen aber ein gleicher Anteil Weibchen sexuell aktiv wurde, kann für die Männchen eine höhere Begegnungswahrscheinlichkeit angenommen werden, die zu gleichem Erfolg bei geringerem Aufwand führte.

P. alpina Männchen wenden zwei Paarungstaktiken an, von denen die Übergabe von Sekreten die häufigere ist. Bei *P. vulgaris* kommen drei Taktiken vor, die alternativ angewendet werden. Je schlechter die Nahrungsbedingungen werden, desto häufiger werden die weniger energieaufwändigen Taktiken wie die Übergabe von Futterbrocken oder Paarungen ohne Geschenk (BOCKWINKEL & SAUER 1994). Dieser Zusammenhang lässt sich bei *P. alpina* nicht beobachten, vielmehr scheint es, dass die seltenen Kopulationen am Futter Ergebnis von zufälligen Zusammentreffen an Ködern sind, bei denen die Männchen die Gelegenheit zur Paarung ergreifen (vgl. ENGVIST & SAUER 2003b). Dafür spricht auch, dass nur Männchen Paarungen eingehen konnten, die auch in der Lage waren, Sekrete zu produzieren und Kopulationen am Futter bisweilen durch Sekretproduktion verlängert wurden.

Aus den gleichen Gründen, wie sie für die Männchen angeführt wurden, sind auch bei den Weibchen Kompromissbildungen zu erwarten. Die Weibchen in den beiden Populationen erreichten im Mittel den gleichen Ernährungszustand und die mittlere Anzahl Eier, die fekunde Weibchen legten, war nicht signifikant unterschiedlich. Der signifikante Unterschied liegt auch hier im erreichten Lebensalter. Die Weibchen in der schlecht ernährten Population scheinen auf Kosten des Überlebens einen größeren Anteil ihrer verfügbaren Energie in Gelege investiert zu haben. Diese Weibchen verpaarten sich

requirements are less in need and thus less eager to achieve additional nutrition during mating (cf. PROCTOR 1991). With this assumption the results have been interpreted (summing up the conclusions drawn from both analyses) saying that with increasing female condition and thus fecundity the level of premating female choosiness increases whereas the level of cryptic female choosiness decreases. In encounters with well fed males females generally seem to be less cryptically choosy independent of their state (cf. WARD 2000). This view can be more fully developed when changes in the importance of direct and indirect benefits are taken into account. When males are of high quality the indirect benefits of a long copulation with such a male might outweigh the additional direct benefits gained by additional nutrient rich nuptial gifts a female can win when it starts to struggle soon after a mass is consumed (cf. WEATHERHEAD & ROBERTSON 1979, Bussiere 2002, HEAD et al. 2005). Especially as the amount provided is generally very high. For females in poor condition these additional direct benefits might become more important for example to enable them to produce more eggs or even to survive when males are of lower quality and the amount of saliva is smaller. Thus, with regard to cryptic choice in encounters with high quality males all females could afford to prolong copulations by being less restrictive while during matings with males of lower quality badly fed females should start to struggle early to force the male to produce more saliva. Females in very good condition that are not in need of additional nourishment and thus do not profit by the direct benefits of nuptial feeding should be more restrictive with regard to premating choice although not only by means of the size of the first salivary mass but also other traits of the male to maximise the profit of indirect benefits. Females in low condition might be driven to accept males of lower quality by their need for additional nutrition (cf. JENNIONS & PETRIE 1997, CANDOLIN 2003). Considering at last the costs of rejecting a male these are higher for poorly nourished females. Their risk not to find or to be rejected by another mate is higher due to their shorter life expectancy and their own low quality.

As a first conclusion can be identified that females are always choosy before as well as after mating has begun but the degree of discrimination changes with the quality of the male and the female itself. This results in a network of relationships between energy yield and mate quality, the impact of

auch weniger häufig, was verständlich wird, wenn man in Betracht zieht, dass in dieser Population die gleiche Zahl Weibchen auf eine geringere Zahl sexuell aktiver Männchen stieß und somit die Begegnungswahrscheinlichkeit für sie niedriger war. Die Weibchen hatten weniger Gelegenheit zu Paarungen und erhielten demzufolge weniger Sekrete und erreichten keine so hohe Lebenszeitkopulationsdauer.

Viele der bis hierher dargestellten Ergebnisse enthalten Hinweise darauf, dass Wahlmechanismen durch die Populationsstrukturen verdeckt werden. Im Männchenwahlexperiment sind alle Individuen definierten Ernährungsgruppen zugeordnet und kontrolliert verpaart worden, um diese Mechanismen zu untersuchen. Die Auswertung der Daten mit konventionellen und konfirmatorischen Methoden lieferten gleichlautende Ergebnisse. Die zweite Testreihe, in der das von den Männchen investierte Gesamtvolumen durch die Komponenten Investition vor und Investition während der Kopulation ersetzt wurde, war aufgrund der hohen Zahl der zu schätzenden Parameter ursprünglich nur als zusätzliche Analyse gedacht, die einen ersten Überblick zum Zeitpunkt der Wahl geben sollte. Da deren Ergebnisse jedoch zur Verfeinerung der zuvor gezogenen Schlüsse und zur Klärung unklarer Punkte beitragen, sind sie zum Aufbau einer detaillierten Theorie über die Prozesse, die das Paarungsverhalten steuern, herangezogen worden. Wegen der geringen Stichprobengröße sind aber besonders die mit LISREL geschätzten Parameter und Testwerte relativ unzuverlässig und bedürfen weiterer Bekräftigung. Sie deuten jedoch darauf hin, dass gegenseitige Wahl in Kombination mit strategischem Verhalten einen komplexen Prozess bildet, der die Auszahlung einzelner Kopulationen bestimmt. Die im Folgenden beschriebenen Mechanismen sind in Abbildung 57 zusammengefasst.

Es wurde davon ausgegangen, dass gut ernährte Weibchen aufgrund ihres geringeren Energiebedarfs weniger begierig sind in Kopulationen zusätzliche Nahrung zu erlangen (vgl. PROCTOR 1991). Mit dieser Annahme wurden die Ergebnisse beider Testreihen zusammenfassend dahingehend interpretiert, dass mit steigendem Ernährungszustand und damit steigender Fekundität der Grad der präkopulatorischen Wählerlichkeit der Weibchen zunimmt während der Grad der kryptischen Wählerlichkeit abnimmt. Bei Zusammenreffen mit gut ernährten Männchen scheinen

direct and indirect benefits and choice costs. But as for females mating means energy yield they are, with regard to their mating behaviour, not so much subject to trade offs concerning energy allocation as males are. This might be the reason why the behavioural changes along the gradient of male condition are more pronounced.

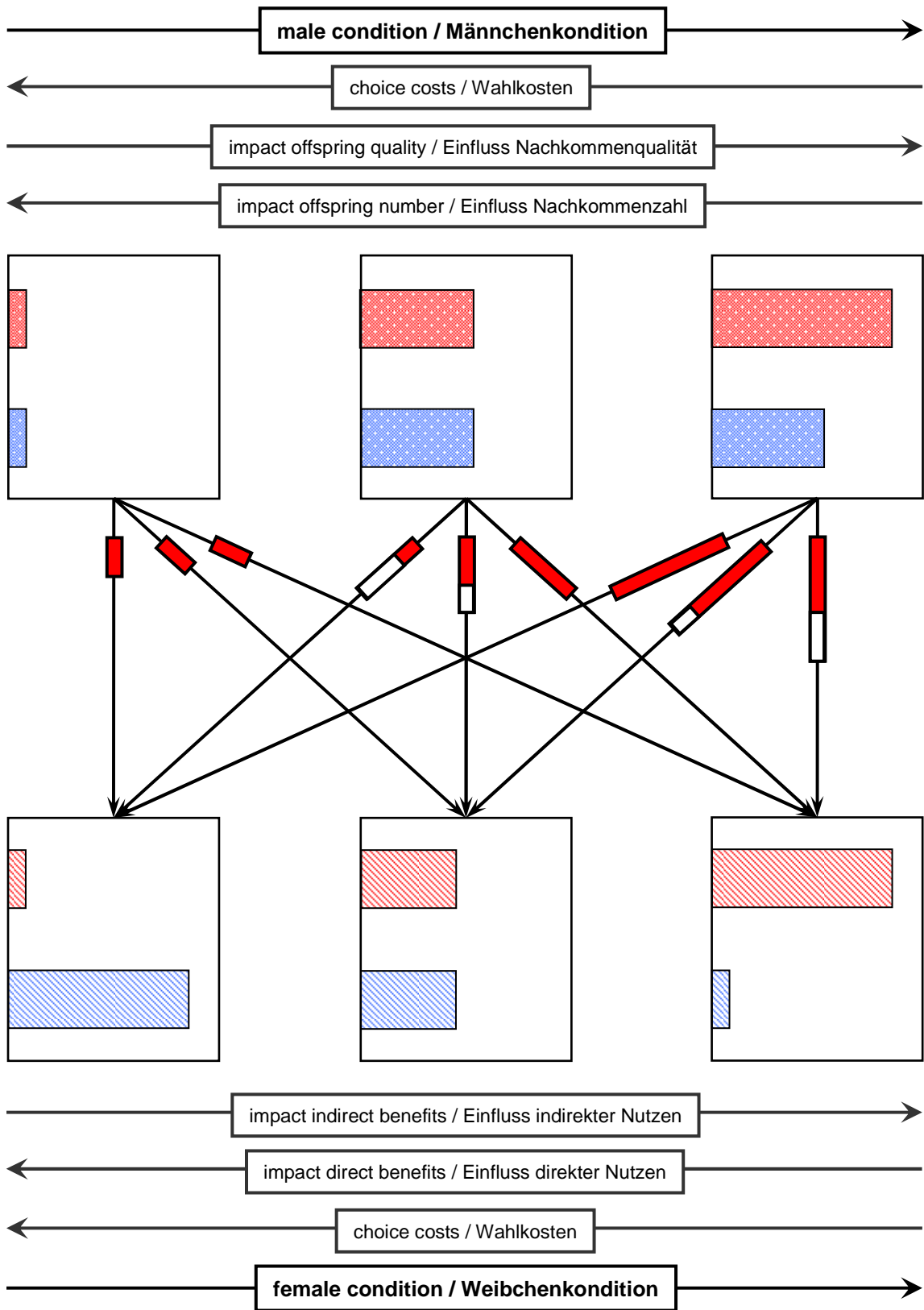
As energy costs are high for males their mating behaviour can be assumed to be mainly governed by the trade off between the investment in current and future matings. Considering this trade off, three scenarios that could lead to the maximisation of the reproductive success of males that differ in quality had been set up: (1) High quality males are choosy because due to their higher life expectancy they can afford to wait for high quality mates; males in lower quality whose resource availability is limited are not choosy and maximise their investment in any case because their prospects for further matings are low. (2) High quality males are not choosy because even when they invest a high amount of saliva they have enough left for future matings; low quality males are choosy because they save up resources for future matings. (3) Medium quality males are choosy saving up resources for future matings; high quality males are not choosy because they do not need to save up; low quality males are not choosy because their prospects for future matings are low. These scenarios do not take into account the different implications of premating and cryptic choice. The corresponding analysis resulted in the conclusion that scenario (2) is the most probable one.

As mentioned above the examination of the timing of choice lead to a theoretical scenario of the processes governing the behaviour of individuals, which will be now given in detail. To avoid needless prolongation of this chapter the female part of it has already been given as a summary of the results of both sets of analyses.

Low quality males are particularly affected by the trade off between the investment in current and future matings. Therefore they invest particularly prudently. During the pairing prelude they assess the female's quality and when they are confronted with a low quality female the adjustment of the size of the first salivary mass is influenced by several factors. The higher the male's condition the smaller is the first mass as with increasing condition the male can produce bigger salivary masses and has a longer life expectancy. Thus, it has a growing chance to find and to be accepted

die Weibchen unabhängig von ihrem Zustand generell weniger kryptisch wählerisch zu sein (vgl. WARD 2000). Diese Sichtweise kann weiter entwickelt werden, wenn Veränderungen in der Wirksamkeit von direktem und indirektem Nutzen einbezogen werden. Wenn ein Männchen von guter Qualität ist, kann der indirekte Nutzen einer langen Kopulation mit einem solchen Männchen den zusätzlichen direkten Nutzen durch weitere nährstoffreiche Geschenke überwiegen, den ein Weibchen durch Gegenwehr kurz nach dem Verzehr eines Sekretes gewinnen könnte (vgl. WEATHERHEAD & ROBERTSON 1979, BUSSIERE 2002, HEAD et al. 2005). Dies gilt besonders, weil die übergebene Sekretmenge in einer solchen Kopulation ohnehin sehr groß ist. Für Weibchen in schlechtem Ernährungszustand nimmt die Wichtigkeit dieses zusätzlichen direkten Nutzens zu, je schlechter der Paarungspartner und damit kleiner die übergebene Menge ist, weil sie auf zusätzliche Nährstoffe für die Produktion von Eiern oder sogar das Überleben angewiesen sind. In Bezug auf kryptische Wahl könnten sich so alle Weibchen leisten, Kopulationen mit Männchen hoher Qualität durch weniger restriktives Verhalten zu verlängern, während schlecht ernährte Weibchen bei Kopulationen mit Männchen weniger guter Qualität früh beginnen sollten sich zu wehren, um das Männchen zur Produktion von mehr Sekret zu bewegen. Sehr gut ernährte Weibchen, die nicht auf zusätzliche Nahrung angewiesen sind und so von dem direkten Nutzen der Paarungsgeschenke kaum profitieren, sollten restriktiver bei der Wahl vor der Kopulation sein, sie aber nicht allein von der Größe des Sekretes, sondern auch von anderen Qualitätsanzeigern abhängig machen, um ihren indirekten Nutzen zu maximieren. Schlecht ernährte Weibchen könnten durch ihren Bedarf an Nahrung dazu getrieben werden, Männchen geringer Qualität zu akzeptieren (vgl. JENNIONS & PETRIE 1997, CANDOLIN 2003). Zieht man schließlich noch die Kosten der Ablehnung eines Partners in Betracht, sind diese höher für schlecht ernährte Weibchen als für gut ernährte, weil aufgrund ihrer geringeren Lebenserwartung und Qualität die Gefahr keinen anderen Partner zu finden oder abgelehnt zu werden für sie größer ist.

Für die Weibchen gibt es also gute Gründe immer -sowohl vor wie auch nach Beginn einer Paarung- wählerisch zu sein und den Grad der Diskriminierung mit der Qualität des Partners und der eigenen zu variieren. Das letztendlich gezeigte Verhalten



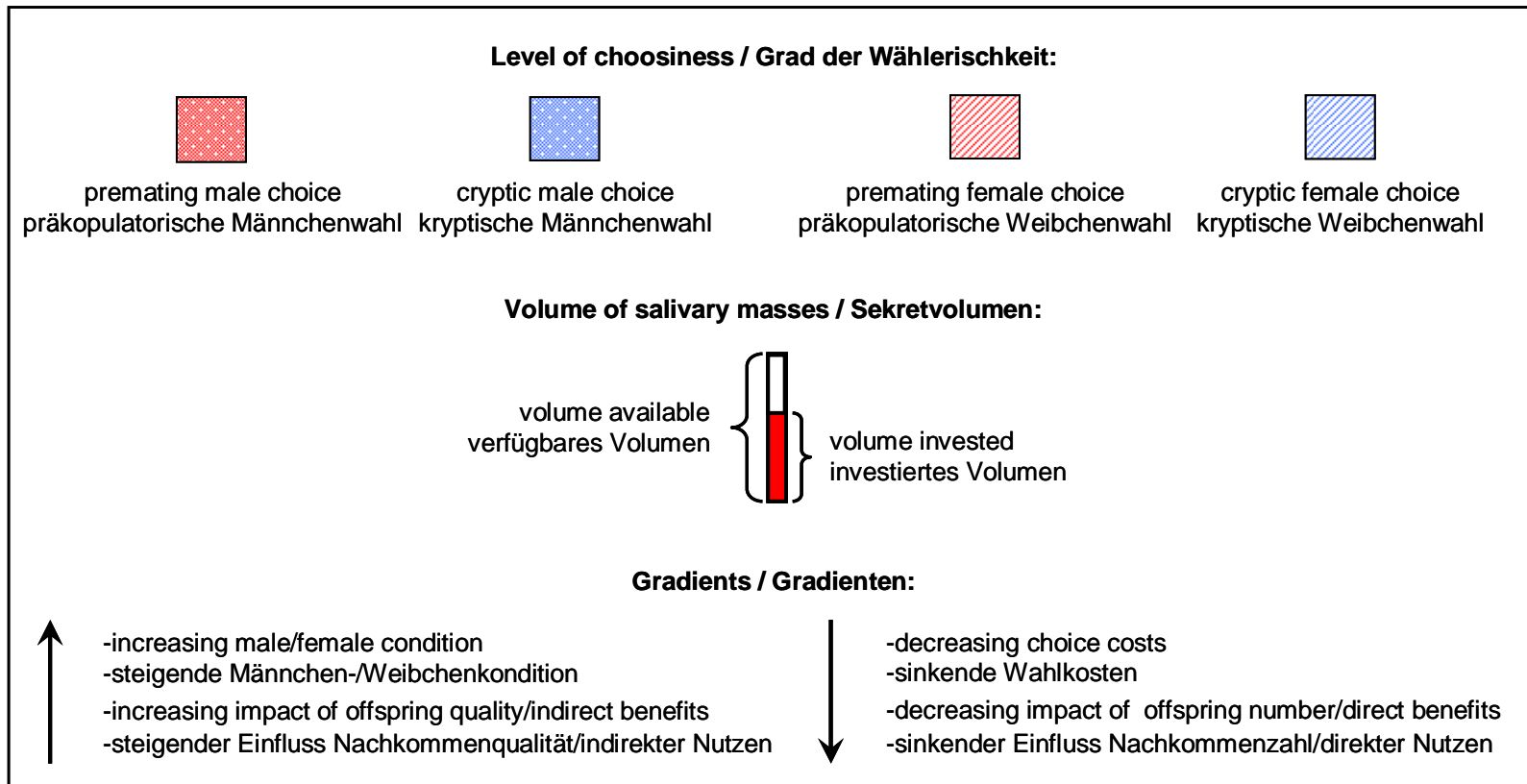


Figure 58: The changes in male investment in conjunction with the processes of mutual choice and strategic behaviour in *P. alpina* (simplified).

Abbildung 58: Die Veränderung der Männcheninvestition im Zusammenhang mit den Prozessen der gegenseitigen Wahl und strategischem Verhalten bei *P. alpina* (vereinfacht).

by better females and can afford the risk to be rejected and should save resources for prospective matings. When the male's resources are so small that they are only sufficient for one mating the male maximises mass size. Female condition influences the size of the first secretion positively depicting the growing willingness of males to invest and at the same time the necessity of higher investment as the female acceptance threshold gets higher. This process culminates finally in maximum sized first masses when the females' quality exceeds a certain level. The investment during copulations with females of such high quality is also at maximum. For nearly the same reasons why low quality males can be expected to exert an increasing level of premating choosiness when their condition increases they can be expected, though the data do not provide indications, to exert an increasing level of cryptic choosiness. As premating choosiness always involves the risk of being rejected cryptic choosiness might even be less risky and thus more profitable.

The hypothesised behaviour of high quality males is very different to that hypothesised for low quality males. The generally bigger size of salivary masses diminishes the influence of female premating choice behaviour on the investment before the initiation of mating. The less restrictive female cryptic choice behaviour enables them to reduce their investment without suffering considerable loss of copulation duration. The subsequent salivary masses can now be viewed as adjusted paternal effort what leads to maximisation of investment during copulation with low quality females and decreasing investment when female quality increases. Altogether males of high quality, though they are less subject to the trade off between current and future matings, seem not to be less choosy than males of average quality. Premating choice seems to be the more influential mechanism, which may be due to the good chance to encounter and mate with other females and the increasing impact of the trade off between number and quality of offspring. Males in low condition might reject females due to their low fecundity maximising their reproductive success mainly by increasing the number of offspring they sire. Males in good condition can improve a females' fecundity by the high amount of paternal effort they are able to provide and thus the maximisation of their reproductive success might work more by enhancing the quality of offspring. In their case rejection

basiert auf einem Netz wechselseitiger Beziehungen zwischen Energiegewinn und Partnerqualität, den Auswirkungen von direktem und indirektem Nutzen und Wahlkosten. Aber da Paarungen für die Weibchen Energiegewinn bedeuten, sind sie in ihrem Paarungsverhalten keinem so starken Zwang zur Kompromissbildung ausgesetzt wie die Männchen. Dies mag der Grund sein, warum bei den Männchen die Verhaltensänderungen entlang des Gradienten der Kondition ausgeprägter sind.

Da die Energiekosten für die Männchen sehr hoch sind, kann angenommen werden, dass ihr Paarungsverhalten in erster Linie durch den Kompromiss zwischen der Investition in gegenwärtige und zukünftige Paarungen gesteuert ist, auf dessen Grundlage die drei getesteten Szenarien zur Maximierung des Reproduktionserfolgs der Männchen entwickelt wurden: (1) Männchen hoher Qualität sind wählerisch, weil sie aufgrund ihrer höheren Lebenserwartung das Risiko eingehen können auf Partnerinnen hoher Qualität zu warten; Männchen geringerer Qualität, deren Ressourcen begrenzt sind, sind nicht wählerisch und maximieren ihre Investition in jedem Fall, weil ihre Aussichten auf weitere Paarungsgelegenheiten schlecht sind. (2) Männchen hoher Qualität sind nicht wählerisch, denn selbst wenn sie eine große Menge Sekret investieren, bleibt ihnen genug für weitere Paarungen; Männchen geringerer Qualität sind wählerisch, weil sie Ressourcen für weitere Paarungen einsparen. (3) Männchen mittlerer Qualität sind wählerisch, weil sie Ressourcen für weitere Paarungen einsparen; Männchen hoher Qualität sind nicht wählerisch, weil sie der Einsparung nicht bedürfen; Männchen geringer Qualität sind nicht wählerisch, weil ihre Aussichten auf zukünftige Paarungen schlecht sind. Diese Szenarios berücksichtigen die unterschiedlichen Auswirkungen von präkopulatorischer und kryptischer Wahl nicht. Die durchgeführte Analyse führte zu dem Schluss, dass Szenario (2) das wahrscheinlichste ist.

Wie bereits erwähnt gab die Untersuchung des Zeitpunktes, zu dem die Wahl stattfindet, Anlass ein theoretisches Szenario zu den Prozessen zu entwickeln, die das Verhalten der Individuen steuern. Dies wird nun noch einmal für die Männchen dargestellt. Die Rolle der Weibchen wurde oben bereits in einer Zusammenfassung der Ergebnisse beider Testreihen beschrieben, um dieses Kapitel nicht unnötig in die Länge zu ziehen.

Männchen geringer Qualität sind dem

might be due to quality indicators other than female condition or fecundity. The age of the females that proved to be influential when females are in low condition could be one of these (cf. CANDOLIN 2003).

The medium nutrient males are with respect to their nutritional state in between the high and low nutrient males which is reflected by their behaviour. In contrast to low quality males their premating investment does not change with female quality but their investment during copulation is adjusted to it and when female quality is sufficiently high is finally maximised. Adopting the assumption that individual behaviour changes continuously along a gradient of certain traits the experimental groups containing medium nutrient males are highly probable to include individuals whose behaviour is heterogeneous and ranges from behaviour similar to that of low nutrient males to behaviour similar to that of high nutrient males when their condition is sufficiently high to allow the adjustment of paternal effort.

On the basis of the observational results the use of alternative tactics by males of the species *P. alpina* has been denied as the frequencies of food and salivary mass deliveries do not change with nutrient availability. But within the tactic "secretion delivery" three distinct tactics can be identified. The first is no adjustment of the saliva volume produced to the female's nutritional state (no choice) shown by males in a very bad nutritional state. The second is to increase the produced volume with increasing nutritional state of the female (choice sensu stricto) as shown by males in moderate nutritional state. The third is to decrease the produced volume with increasing nutritional state of the female (choice sensu lato: adjusted paternal investment) as shown by males in very good nutritional state.

So far, in the discussion copulation duration has nearly been omitted. As it is considered to be a measure for male reproductive success the relationship between male investment and the duration of copulations is crucial to understand the determination of male pay off. As already mentioned above female cryptic choice behaviour is assumed to affect copulation duration with varying strength depending on the nutritional state of the female providing the prerequisites for the occurrence of adjusted paternal investment. In the data the mechanism is mirrored by the varying strength of the relationship between the volume of the subsequent salivary masses

Zwang zu Kompromissen zwischen der Investition in gegenwärtige und zukünftige Paarungen besonders stark ausgesetzt. Daher investieren sie besonders vorsichtig. Während der Paarungseinleitung schätzen sie die Qualität der Weibchen ein und wenn sie einem Weibchen geringer Qualität gegenüberstehen wird die Anpassung der Größe des ersten Sekretes durch mehrere Faktoren beeinflusst. Je besser der Ernährungszustand des Männchens ist, desto kleiner ist das erste produzierte Sekret. Ein besserer Zustand ermöglicht die Produktion von größeren Sekreten und verlängert die Lebenserwartung, das bedeutet, dass die Chance des Männchens, bessere Partnerinnen zu finden und auch von ihnen akzeptiert zu werden, steigt. So kann es sich leisten, Ressourcen für weitere Paarungen einzusparen, auch wenn damit das Risiko verbunden ist, von dem derzeitigen qualitativ schlechten Weibchen zurückgewiesen zu werden. Wenn die verfügbaren Ressourcen jedoch so klein sind, dass sie nur für eine Paarung ausreichen, maximiert das Männchen immer seine Investition. Der Ernährungszustand der Weibchen beeinflusst die Größe des ersten Sekretes positiv. Diese Beziehung bildet die wachsende Bereitschaft zur Investition bei den Männchen ab und gleichzeitig die höher werdende Akzeptanzschwelle der Weibchen. Wenn die Qualität der Weibchen ein gewisses Maß übersteigt, endet dieser Prozess schließlich mit maximal großen ersten Sekreten. Die Investition während Kopulationen mit Weibchen solch hoher Qualität ist ebenfalls maximal. Aus nahezu den gleichen Gründen, die ein steigendes Maß von präkopulatorischer Wählerlichkeit mit steigender Männchencondition erwarten lassen, kann ein steigendes Maß von kryptischer Wählerlichkeit angenommen werden, wofür die Daten jedoch keine Hinweise liefern. Da präkopulatorische Wahl immer das Risiko birgt, vom Partner zurückgewiesen zu werden, mag kryptische Wahl sogar weniger riskant und dadurch vorteilhafter sein.

Das Verhalten, das für Männchen hoher Qualität angenommen wird, unterscheidet sich stark von dem für Männchen geringer Qualität vermuteten. Die grundsätzlich größeren Sekrete vermindern den Einfluss weiblichen präkopulatorischen Wahlverhaltens auf die Investition vor der Einleitung der Kopulation. Das weniger restriktive kryptische Wahlverhalten der Weibchen versetzt gut ernährte Männchen in die Lage ihre Investition zu reduzieren, ohne einen nennenswerten Verlust in der Kopula-

and copulation duration. The first salivary mass the function of which was interpreted in the context of premating choice could as well have a positive effect on copulation duration as it is only partly eaten when mating starts. But the effect tends to be negative thus indicating that investment before and investment during copulation work separately. Significant influences of male and female condition and female age show that copulation duration is not only a function of male investment during copulation. The resulting patterns, however, are so different from the expectations drawn from earlier findings that a further discussion is dismissed until more data are available.

tionsdauer hinnehmen zu müssen. Die folgenden Sekrete können jetzt als angepasster väterlicher Aufwand betrachtet werden, was zu einer Maximierung der Investition während Kopulationen mit Weibchen geringer Qualität führt. Mit steigender Qualität der Weibchen wird die investierte Menge dann kleiner. Obwohl das Verhalten von Männchen hoher Qualität weniger durch die Kompromissbildung bei gegenwärtigen und zukünftigen Investitionen bestimmt wird, scheinen sie insgesamt nicht weniger wählerisch zu sein als schlechtere Männchen. Dabei scheint die präkopulatorische Wahl der maßgebende Mechanismus zu sein, was daran liegen mag, dass diese Männchen einerseits gute Aussichten haben andere Partnerinnen zu finden und andererseits die Kompromissbildung zwischen Zahl und Qualität der Nachkommen einen zunehmenden Einfluss ausübt. So lässt sich annehmen, dass Männchen in schlechtem Zustand Weibchen wegen ihrer geringen Fekundität ablehnen, weil sie ihren Reproduktionserfolg hauptsächlich über die Zahl ihrer Nachkommen erhöhen. Männchen guter Qualität können, indem sie eine große Menge Sekret übergeben, möglicherweise die Fekundität eines Weibchens steigern. So könnte eine Maximierung ihres Reproduktionserfolges über eine Steigerung der Qualität ihrer Nachkommen funktionieren. In ihrem Falle ist es also wahrscheinlich, dass die Zurückweisung eines Weibchens auf anderen Qualitätsanzeigern als Ernährungszustand oder Fekundität beruht. Das Alter der Weibchen, das sich als einflussreich erwiesen hat, wenn die Weibchen in schlechtem Ernährungszustand sind, könnte einer dieser Anzeiger sein (vgl. CANDOLIN 2003).

Die Männchen aus den mittel ernährten Gruppen lagen nicht nur hinsichtlich ihres Ernährungszustandes zwischen den Männchen aus den gut und schlecht ernährten Gruppen, auch ihr Verhalten spiegelt diese Mittelstellung wider. Im Gegensatz zu den schlecht ernährten Männchen verändert sich ihre Investition vor der Paarung nicht mit der Weibchenqualität, aber ihre Investition während der Paarung ist an diese angepasst und wird maximiert, wenn sie ausreichend hoch ist. Unter der Annahme, dass das individuelle Verhalten sich kontinuierlich entlang eines Gradienten bestimmter Merkmale verändert, ist es sehr wahrscheinlich, dass die experimentellen Gruppen der Männchen, die eine mittlere Nahrungsmenge erhalten haben, Individuen zusammenfassen, deren Verhalten heterogen

ist. Es ist also zu erwarten, dass Verhaltensweisen, die denen der schlecht ernährten Männchen ähneln bis hin zu Verhaltensweisen, die denen der gut ernährten Männchen ähneln, auftreten.

Auf Grundlage der Beobachtungsergebnisse wurde davon ausgegangen, dass die Männchen der Art *P. alpina* keine alternativen Taktiken anwenden, da die Häufigkeit von Futterkopulationen sich nicht mit der Nahrungsverfügbarkeit ändert. Die experimentelle Untersuchung zeigt jedoch, dass innerhalb der Taktik „Sekretübergabe“ drei verschiedene Taktiken klar abgegrenzt werden können. Die erste ist die Maximierung der Investition, die von Männchen in sehr schlechtem Ernährungszustand angewendet wird (keine Wahl). Die zweite ist die Steigerung der Sekretmenge mit dem Ernährungszustand der Partnerin, die von Männchen in einem mittleren Ernährungszustand angewendet wird (Wahl im engeren Sinne). Die dritte ist schließlich, die Investition mit steigendem Ernährungszustand der Partnerin zu reduzieren (Wahl im weiteren Sinne: angepasster väterlicher Aufwand).

Bis hierher ist die Kopulationsdauer fast vollständig aus der Diskussion herausgelassen worden. Da sie als Maß für den Reproduktionserfolg der Männchen betrachtet wird, ist die Beziehung zwischen Männcheninvestition und Dauer der Kopulationen grundlegend um das Zustandekommen der Auszahlung, die ein Männchen erlangt, zu verstehen. Es wurde schon erwähnt, dass kryptische Weibchenwahl die Kopulationsdauer wahrscheinlich mit veränderlicher Stärke beeinflusst, weil der Grad der Wählerischkeit mit dem Zustand des Weibchens variiert. Diese Variabilität ist Voraussetzung für das Auftreten von angepasstem väterlichem Aufwand und zeigt sich in der wechselnden Strenge des Zusammenhanges zwischen dem Volumen der folgenden Sekrete und der Kopulationsdauer. Das erste Sekret, dessen Funktion bislang nur im Kontext präkopulatorischer Wahl diskutiert wurde, könnte die Kopulationsdauer genauso positiv beeinflussen, da es meist nur teilweise während der Paarungseinleitung verzehrt wird. Aber die entsprechenden Koeffizienten weisen eher auf einen negativen Einfluss und somit auf ein unabhängiges Wirken der Investitionen vor und während der Paarung hin. Signifikante Einflüsse von Weibchenalter und Männchen- und Weibchenkondition zeigen, dass die Kopulationsdauer nicht nur eine Funktion der im Laufe der Kopulation investierten Sekretmenge ist. Die sich

ergebenen Muster sind jedoch so verschieden von den Erwartungen, die aus früheren Ergebnissen abgeleitet worden sind, dass eine weitergehende Diskussion aufgeschoben werden soll, bis mehr Daten zur Verfügung stehen.

Chapter III

The Classification of the Results within the Prevailing Knowledge

Die Einordnung der Ergebnisse in das vorhandene Wissen

The Mating Systems of the Middle European Scorpionflies

Die Paarungssysteme der mitteleuropäischen Skorpionsfliegen

The five Middle European scorpionfly species occur more or less syntopic and synchronous in many places but show small scale differences in their preferences in temperature, light intensity, humidity etc. (SAUER 1970). They all feed on arthropod carrion thus sharing one important environmental characteristic: Food resources are limited and unpredictably distributed in time and space (BOCKWINKEL & SAUER 1994, SINDERN 1996, SAUER 2002) and therefore do not provide good opportunities for monopolisation and resource defense mating strategies (EMLEN & ORING 1977). Actually, in contrast to findings in North American species (THORNHILL 1981) it could be shown for Middle European scorpionflies that their mating systems cannot be characterised as resource defense polygyny (SAUER et al. 1998, MISSOWEIT & SAUER 2007 for *P. vulgaris*, GERHARDS 1999 for *P. germanica*, AUMANN 2000 for *P. communis*, BORNEMANN unpublished for *P. alpina*). Several other features of the mating systems of the five Middle European species are summarised in table 26.

Traits that are common for all species are polygynous behaviour of males, cryptic female choice, the function of salivary masses as mating effort and for all species, which have been investigated within that regard, the continuity of sperm transfer (SINDERN et al. 1994, 1995, SINDERN 1996, SAUER 1996, 2002, SAUER et al. 1997, 1998, 1999, GERHARDS 1999, GERHARDS et al. 1999, AUMANN 2000, AUMANN & SAUER 1999, ENGQVIST & SAUER 2001, 2003a, 2003b, SIEGMUND 2003). This combination of traits allows the conclusion that males are subject to strong intrasexual competition for mating opportunities not only with regard to the number of mates but also with regard to

Die fünf mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten treten an vielen Stellen mehr oder weniger syntop und synchron auf, zeigen aber im Kleinen Unterschiede in ihren Präferenzen z.B. bei Temperatur, Lichtintensität und Luftfeuchtigkeit (SAUER 1970). Sie alle ernähren sich hauptsächlich von Arthropodenaas, wodurch sich eine wichtige gemeinsame Umwelteigenschaft ergibt: die Nahrungsressourcen sind begrenzt und räumlich und zeitlich unvorhersagbar verteilt (BOCKWINKEL & SAUER 1994, SINDERN 1996, SAUER 2002). Sie bieten daher kaum die Möglichkeit zur Monopolisierung und machen damit Paarungsstrategien, die auf der Verteidigung von Ressourcen basieren, unwahrscheinlich (EMLEN & ORING 1977). Tatsächlich konnte im Gegensatz zu Befunden bei nordamerikanischen Arten (THORNHILL 1981) für ihre mitteleuropäischen Verwandten gezeigt werden, dass ihre Paarungssysteme nicht als Ressourcenverteidigungspolygynie charakterisiert werden können (SAUER et al. 1998, MISSOWEIT & SAUER 2007 for *P. vulgaris*, GERHARDS 1999 for *P. germanica*, AUMANN 2000 for *P. communis*, BORNEMANN unpublished for *P. alpina*). Einige andere Merkmale der Paarungssysteme der fünf mitteleuropäischen Arten sind in Tabelle 26 aufgeführt.

Merkmale, die alle Arten teilen, sind die Polygynie der Männchen, kryptische Weibchenwahl, die Funktion der Sekrete als Paarungsaufwand, und für alle Arten die bisher daraufhin untersucht wurden, die Kontinuität der Spermienübertragung (SINDERN et al. 1994, 1995, SINDERN 1996, SAUER 1996, 2002, SAUER et al. 1997, 1998, 1999, GERHARDS 1999, GERHARDS et al. 1999, AUMANN 2000, AUMANN & SAUER 1999, ENGQVIST & SAUER 2001, 2003a, 2003b, SIEGMUND 2003). Diese Kombination von

copulation duration due to the cryptically choosy females that terminate copulations when they are not further provided with nuptial gifts. The mechanism of sperm competition can reduce the impact of copulation duration on the reproductive success of males. As for the Middle European scorpionflies only mechanisms have been found that favour the maximisation of the number of sperm transferred and thus the maximisation of copulation duration this situation is subsumed to be true for all species. The use of salivary masses to prolong copulations which characterises these nuptial gifts as mating effort and their strong dependency on the energy a male is able to invest forms a link between their competitiveness under the regime of natural selection and their competitiveness under the regime of sexual selection resulting in a high general selective pressure for scorpionfly males. The cost intensive male mating strategy (BOCKWINKEL & SAUER 1994, GERHARDS 1999, AUMANN 2000, ENGQVIST & SAUER 2003b) implies the expectation of choosiness in males. According to this male mate choice, which in this case means the adjustment of the amount of saliva handed over to female quality, could be proved for all Middle European scorpionfly species (SINDERN et al. 1995, SAUER 1996, SAUER et al. 1998, AUMANN & SAUER 1999, ENGQVIST & SAUER 2001, SIEGMUND 2003). With females encountering choosy males that also use body condition (or fecundity) as a quality indicator they are as well exposed to selective pressure which is composed of the natural and sexual component. Since salivary secretions also are a form of paternal effort that contributes to the number of eggs a female can lay (ENGELS & SAUER 2006b, SIEGMUND 2003) females in low condition which often receive less than those in good condition are doubly deprived suggesting a pronounced selection for enhanced foraging abilities. Up to now evidence for strategic behaviour of males i.e. the adjustment of their investment to their age or nutritional state in agreement with the claims of life history theory (see e.g. STEARNS 1992) was found in three species (ENGELS & SAUER 2006a, ENGQVIST & SAUER 2001, 2002) including *P. alpina*.

Merkmale lässt darauf schließen, dass die Männchen starker intrasexueller Konkurrenz um Paarungsmöglichkeiten unterliegen. Diese erstreckt sich nicht nur auf die Anzahl Partnerinnen, sondern durch die kryptische Wahl, bei der die Weibchen die Kopulation beenden, wenn keine Paarungsgeschenke mehr angeboten werden, auch auf die Kopulationsdauer. Der Spermienkonkurrenzmechanismus kann den Einfluss der Kopulationsdauer auf den Reproduktionserfolg eines Männchens verringern. Da für die mitteleuropäischen Skorpionsfliegen bislang nur Mechanismen gefunden wurden, die eine Maximierung der Zahl der übertragenen Spermien und damit der Kopulationsdauer begünstigen, wird unterstellt, dass dies für alle Arten zutrifft. Die Verwendung von Sekreten zur Verlängerung von Kopulationen, die diese Paarungsgeschenke als Paarungsaufwand kennzeichnet, und ihre starke Abhängigkeit von der Energie, über die ein Männchen verfügen kann, verknüpfen die Konkurrenzfähigkeit im Kontext der natürlichen Selektion mit der Konkurrenzfähigkeit im Kontext der sexuellen Selektion, was zu einem starken Gesamtselektionsdruck auf Skorpionsfliegenmännchen führt. Die kostenintensivste Paarungsstrategie der Männchen (BOCKWINKEL & SAUER 1994, GERHARDS 1999, AUMANN 2000, ENGQVIST & SAUER 2003b) macht ein Auftreten von Wählerlichkeit bei diesen wahrscheinlich. Dementsprechend konnte Männchenwahl, die in diesem Fall eine Anpassung der übergebenen Sekretmenge an die Weibchenqualität bedeutet, bei allen mitteleuropäischen Arten nachgewiesen werden (SINDERN et al. 1995, SAUER 1996, SAUER et al. 1998, AUMANN & SAUER 1999, ENGQVIST & SAUER 2001, SIEGMUND 2003). Wenn Weibchen auf wählerische Männchen treffen, die den Ernährungszustand (oder die Fekundität) als Qualitätsanzeiger nutzen, sind auch sie einem Selektionsdruck ausgesetzt, der sich aus einer natürlichen und sexuellen Komponente zusammensetzt. Da die Sekrete auch eine Form des väterlichen Aufwandes darstellen, die zur Fekundität des Weibchens beiträgt (ENGELS & SAUER 2006b, SIEGMUND 2003), sind Weibchen in schlechtem Ernährungszustand, die meist weniger erhalten als solche in gutem Zustand, doppelt benachteiligt, was auf eine starke Selektion in Richtung verbesserter Fähigkeiten bei der Nahrungssuche hinweist. Belege für das Auftreten von strategischem Verhalten bei Männchen, d.h. eine Anpassung ihrer Investition an ihr Alter oder ihren Ernährungszustand, in Übereinstimmung mit

den Voraussagen der Lebensgeschichtstheorie (siehe z.B. STEARNS 1992) sind bis heute bei drei Arten, einschließlich *P. alpina*, gefunden worden (ENGELS & SAUER 2006a, ENGQVIST & SAUER 2001, 2002).

Pages 254 to 256

Table 26: Characteristics of the mating systems of the Middle European scorpionflies.

Seite 254 bis 256

Tabelle 26: Merkmale der Paarungssysteme der mitteleuropäischen Skorpionsfliegen.

Table 28
Tabelle 28

species / Art	<i>P. vulgaris</i>	<i>P. communis</i>	<i>P. cognata</i>	<i>P. germanica</i>	<i>P. alpina</i>
time of sexual activity Phase der sexuellen Aktivität	diurnal ^{1.11} Tag ^{1.11}	diurnal ^{2.1, 2.2} Tag ^{2.1, 2.2}	crepuscular ^{3.1} Dämmerung ^{3.1}	crepuscular ^{4.1, 4.4} Dämmerung ^{4.1, 4.4}	diurnal/nocturnal Tag/Nacht
use of pheromones males Pheromoneinsatz Männchen	no ^{1.8} nein ^{1.8}	no ^{2.1} nein ^{2.1}	yes ^{3.1} ja ^{3.1}	yes ^{4.1, 4.4, 4.5} ja ^{4.1, 4.4, 4.5}	yes(?) ja(?)
mating prelude Paarungseinleitung	short ⁵ kurz ⁵	short ⁵ kurz ⁵	long ^{3.1, 3.5} lang ^{3.1, 3.5}	long ^{4.1} lang ^{4.1}	long lang
salivary masses/copulation Sekrete/Kopulation	several ^{1.8} mehrere ^{1.8}	several ^{2.1} mehrere ^{2.1}	one ^{3.1} ein ^{3.1}	several ^{4.1} mehrere ^{4.1}	several mehrere
delivery of prey Übergabe von Futterbrocken	yes ^{1.5} ja ^{1.5}	yes ^{2.1, 2.2} ja ^{2.1, 2.2}	yes ^{3.1} ja ^{3.1}	rare ^{4.1} selten ^{4.1}	rare selten
copulations without gift Kopulationen ohne Geschenk	yes ^{1.5} ja ^{1.5}	yes ^{2.1, 2.2} ja ^{2.1, 2.2}	no ^{3.1} nein ^{3.1}	no ^{4.1} nein ^{4.1}	no nein
tactics alternatively used alternat. Anwendung der Taktiken	yes ^{1.5, 1.8} ja ^{1.5, 1.8}	yes ^{2.1, 2.2} ja ^{2.1, 2.2}	no ^{3.1} nein ^{3.1}	no ^{4.1} nein ^{4.1}	no* nein*
copulation duration (relative) Kopulationsdauer (relativ)	short ^{1.8} kurz ^{1.8}	short ^{2.1} kurz ^{2.1}	medium ^{3.1} mittel ^{3.1}	long ^{4.1} lang ^{4.1}	long lang
sperm transfer continuous Spermientransfer kontinuierlich	yes ^{1.6} ja ^{1.6}	yes ^{2.1} ja ^{2.1}	yes ^{3.2} ja ^{3.2}	yes ^{4.1, 4.4} ja ^{4.1, 4.4}	
influence notal organ Einfluss Notalorgan	no ^{1.4} nein ^{1.4}	yes ^{2.1} ja ^{2.1}	no ^{3.1} nein ^{3.1}	yes ^{4.1} ja ^{4.1}	
mating frequency ♀ Paarungshäufigkeit ♀	polyandrous ^{#1.1} polyandrisch ^{#1.1}	polyandrous ^{+2.1, 2.2} polyandrisch ^{+2.1, 2.2}	oligo-/polyandrous ^{+3.1} oligo-/polyandrisch ^{+3.1}	mon-/oligoandrous ^{+4.1} mon-/oligoandrisch ^{+4.1}	polyandrous ⁺ polyandrisch ⁺

mating frequency ♂ Paarungshäufigkeit ♂	polygynous ^{1.8} polygyn ^{1.8}	polygynous ^{2.1, 2.2} polygyn ^{2.1, 2.2}	polygynous ^{+3.1} polygyn ^{+3.1}	polygynous ^{+4.1} polygyn ^{+4.1}	polygynous polygyn
mechanism of sperm competition Spermienkonkurrenz- mechanismus	complete sperm mixing ^{1.7, 1.8} vollständige Durchmischung ^{1.7, 1.8}	complete sperm mixing ⁵ vollständige Durchmischung ⁵		partial last male sperm precedence ^{4.2} partielle Bevorzugung letztes Männchen ^{4.2}	
operational sex ratio	1:1 ⁵	1:2 ^{2.1}		1:2 ^{4.1}	slightly skewed towards females
operationales Geschlechterverhältnis	1:1 ⁵	1:2 ^{2.1}		1:2 ^{4.1}	leicht zu den Weibchen verschoben
precopulatory choice ♀ präkopulatorische Wahl ♀	no(?) ^{1.8} nein(?) ^{1.8}	yes(?) ^{2.1} ja(?) ^{2.1}	yes ^{3.5} ja ^{3.5}	yes ^{4.1, 4.5, 4.6} ja ^{4.1, 4.5, 4.6}	yes(?) ja(?)
cryptic choice ♀ kryptische Wahl ♀	yes ^{1.8, 1.10, 1.11} ja ^{1.8, 1.10, 1.11}	yes ^{2.1, 2.2} ja ^{2.1, 2.2}	yes ^{3.2, 3.4} ja ^{3.2, 3.4}	yes ^{4.1} ja ^{4.1}	yes ja
strategic behaviour ♀ strategisches Verhalten ♀					yes ja
precopulatory choice ♂ präkopulatorische Wahl ♂			yes ^{3.4, 3.5} ja ^{3.4, 3.5}		yes ja
cryptic choice ♂ kryptische Wahl ♂	yes ^{1.4, 1.8, 1.9, 1.10, 1.11} ja ^{1.4, 1.8, 1.9, 1.10, 1.11}	yes ^{2.1, 2.2} ja ^{2.1, 2.2}		yes ^{4.3} ja ^{4.3}	yes ja
strategic behaviour ♂ strategisches Verhalten ♂	yes(?) ^{1.13} ja(?) ^{1.13}		yes ^{3.3, 3.4} ja ^{3.3, 3.4}		yes ja
salivary masses = mating effort Sekretropfen = Paarungsaufwand	yes ^{1.8, 1.11, 1.1} ja ^{1.8, 1.11, 1.12}	yes ^{2.1, 2.2} ja ^{2.1, 2.2}	yes ^{3.4} ja ^{3.4}	yes ^{4.1} ja ^{4.1}	yes ja
salivary masses = parental effort Sekretropfen = elterlicher Aufwand	yes ^{1.3} ja ^{1.3}			yes(?) ^{4.3} ja(?) ^{4.3}	yes(?) ja(?)

- | | |
|-----------------------------|--------------------------------------------------|
| 1.1 Sauer et al. 1999 | 2.1 Aumann 2000 |
| 1.2 Thornhill & Sauer 1991 | 2.2 Aumann & Sauer 1999 |
| 1.3 Engels & Sauer 2006b | 3.1 Engqvist & Sauer 2003b |
| 1.4 Sauer 1996 | 3.2 Engqvist & Sauer 2003a |
| 1.5 Bockwinkel & Sauer 1994 | 3.3 Engqvist & Sauer 2002a |
| 1.6 Sauer et al. 1997 | 3.4 Engqvist & Sauer 2001 |
| 1.7 Sauer et al. 1990 | 3.5 Engqvist & Sauer 2002b |
| 1.8 Sauer et al. 1998 | 4.1 Gerhards 1999 |
| 1.9 Sindern et al. 1994 | 4.2 Kock et al. 2006 |
| 1.10 Sindern et al. 1995 | 4.3 Siegmund 2003 |
| 1.11 Sindern 1996 | 4.4 Gerhards et al. 1999 |
| 1.12 Sauer 2002 | 4.5 Rathmann-Schmitz 2000 |
| 1.13 Engels & Sauer 2006a | 4.6 Rathmann & Sauer 1999 |
| 1.14 Kock et al. 2009 | 5 Sauer et al. unpublished /
nicht publiziert |

+ in enclosure populations / im Labor
 # in the wild / im Freiland
 (?) = evidence incomplete /
 nicht vollständig nachgewiesen
 *but tactics within SM tactic /
 aber Taktiken innerhalb Sekrettaktik

An Attempted Reconstruction of the Evolution of Scorpionfly Mating Systems

Eine versuchsweise Rekonstruktion der Evolution der Paarungssysteme der Skorpionsfliegen

The summary of traits shared by the five Middle European scorpionfly species given in the previous paragraph already indicates that many kinds of behaviour occur in all species and thus a comparison, that is restricted on the presence and absence of certain behaviour, respectively, provides only limited information. At this point, the modular model of behaviour is advantageous, which emphasises the processual character of the mating behaviour. It makes not only behavioural patterns but also interactions between them accessible to comparison. Further insight could be gathered from the complete range of phenotypic plasticity. However, to actually involve this additional information there are not enough data available. Therefore, in the following reconstruction of the evolution of mating behaviour in the Panorpidae only a hypothesised degree of choosiness has been integrated (cf. KULLMANN & SAUER 2005). The argumentation bases on the molecular phylogeny (MISOF et al. 2000) given in figure 58.

In the scenario it is assumed that an early ancestral species existed, in which males transferred sperm continuously and sperm of different males was completely mixed in the females' receptacula. Choice behaviour was not yet shown. In such a situation, males can enhance their reproductive success by mating as often and as long as possible. For the females this strategy does not work (cf. BATEMAN 1948). As long as they are not able to assess their partners quality, their only possibility to influence their reproductive success is to mate with many different males to increase the genetic variance in their offspring (cf. JENNIONS & PETRIE 2000). Therefore an early evolution of the restriction of copulation duration by the female is very likely.

For the salivary masses it is assumed that they derived from nuptial feeding with arthropod carrion as it still occurs in several species. In the beginning males might have taken the opportunity for mating when they met females around food items while they were feeding themselves. Letting the female have the food might have led to longer matings because the female was distracted by feeding (cf. SIMMONS & PARKER 1989).

Die im vorigen Abschnitt vorgenommene Zusammenfassung der Merkmale, die den fünf mitteleuropäischen Skorpionsfliegenarten gemein sind, weist bereits darauf hin, dass viele Verhaltensweisen bei allen Arten auftreten und so ein Vergleich, der sich auf das Vorhandensein bzw. Fehlen von Verhaltensweisen beschränkt, nur begrenzte Informationen liefert. Hier bietet das modulare Verhaltensmodell einen Vorteil, das nicht nur Verhaltensweisen sondern auch Interaktionen zwischen diesen als Vergleichswerte zugänglich macht. Weiteren Einblick kann die gesamte Spannweite der phänotypischen Plastizität liefern. Um diese zusätzlichen Informationen tatsächlich zu nutzen, reicht die Datenlage jedoch bisher nicht aus. Daher fließt in die folgende Rekonstruktion der Evolution des Paarungsverhaltens der Panorpidae nur ein hypothetisierter Grad der Wählerischkeit ein (vgl. KULLMANN & SAUER 2005). Die Argumentation stützt sich auf die molekulare Phylogenie (MISOF et al. 2000), die in Abbildung 58 wiedergegeben ist.

Das hier entwickelte Szenario geht von der Existenz einer frühen Stammart aus, in der Männchen Spermien mit kontinuierlicher Rate übertrugen und Spermien verschiedener Männchen im Receptaculum der Weibchen vollständig durchmischt wurden, in der Individuen aber keinerlei Wahlverhalten zeigten. In einer solchen Situation haben die Männchen die Möglichkeit ihren Reproduktionserfolg über die Anzahl und Dauer ihrer Verpaarungen zu erhöhen. Den Weibchen steht diese Möglichkeit nicht offen (vgl. BATEMAN 1948). Solange sie nicht in der Lage sind, die Qualität der Männchen einzuschätzen, ist für sie der einzige Weg ihren Reproduktionserfolg zu beeinflussen, die Paarung mit vielen verschiedenen Partnern, um die genetische Varianz ihrer Nachkommen zu erhöhen (vgl. JENNIONS & PETRIE 2000). Somit ist eine frühe Evolution der Begrenzung der Kopulationsdauer durch die Weibchen wahrscheinlich.

Für die Sekrete wird angenommen, dass sie sich von der Fütterung von Arthropodenaas während der Paarung herleiten, wie sie bei vielen rezenten Arten noch vorkommt. Anfangs mögen die Männchen die Gelegenheit zur Paarung

This behavioural pattern implies that copulations grow longer with increasing size of the food item. For the females it was a self-establishing cryptic choice mechanism because males that were able to find and defend big food items and thus were competitive were favoured. At that stage it might have happened that males that had been feeding before the female turned up, regurgitated the amount already eaten and also left it to the female, thus further prolonging copulations. Besides this, regurgitation has more advantages as it reduces the risk that the gift is usurped by others and enables males to move it to places that are safer or more suitable for calling. Another advantage might have been that regurgitation made possible the adjustment of the amount handed over to the female thus providing the prerequisite for male choice. The change from regurgitated food to hardening salivary secretions is here assumed to be due to the longer time that a female needs to consume such a hard gift in comparison to a liquid one as proposed by ENGQVIST & SAUER (2003b).

As all *Panorpa* species examined are able to produce salivary masses (KULLMANN & SAUER 2005) this ability is subsumed to be part of the basic pattern of the *Panorpidae*. On the basis of the above mentioned hypothetical evolution of the salivary mass this view is refined to the assumption that males of the ancestral species produced only one mass during copulation and were still able to initiate copulations with a food item or without gift. The emission of male pair formation pheromones and crepuscular and nocturnal mating activity are also considered to be part of the basic pattern because they occur in most North American species (THORNHILL 1979, 1981) for which the molecular phylogeny suggests originality (MISOFF et al. 2000) and because they are widely spread throughout other species (see KULLMANN & SAUER 2005).

The assumed basic pattern implies a mating behaviour of the ancestral species that resembles that described for some North American species (THORNHILL 1979, 1981, KULLMANN & SAUER 2005). Males attract females with pheromones and employ three alternative tactics to achieve copulations. They offer a salivary mass or a food item or no gift at all. The offering of nuptial gifts indicates the occurrence of cryptic female choice (see above) and as an adaptation to the high energy expenditure the early evolution of male choice. On the part of males premating choice is also likely to be

ergriffen haben, wenn sie beim Fressen an einem Futterstück mit einem Weibchen zusammentrafen. Indem sie dem Weibchen das Futter überließen, könnten sie längere Kopulationsdauern erreicht haben, weil die Partnerin durch das Fressen abgelenkt war (vgl. SIMMONS & PARKER 1989). Dieses Verhaltensmuster hätte automatisch zur Folge gehabt, dass die Kopulationsdauer mit der Größe des Futterstückes zunimmt. Da nur konkurrenzfähige Männchen Nahrung entbehren können, beinhaltet solches Verhalten von sich aus einen Mechanismus der kryptischen Weibchenwahl. In diesem Stadium ist es vielleicht vorgekommen, dass Männchen, die schon gefressen hatten, bevor ein Weibchen hinzukam, die bereits aufgenommene Nahrung regurgitierten und das Weibchen fressen ließen und so die Paarung weiter verlängerten. Daneben hat Regurgitation weitere Vorteile, weil sie das Risiko reduziert, dass sich andere der Futterstücke bemächtigen und das Männchen außerdem in die Lage versetzt, die Nahrung an Stellen zu transportieren, die sicherer oder besser geeignet sind, um zu balzen. Zudem machte sie die Anpassung der übergebenen Menge möglich, womit die Voraussetzung für die Entwicklung kryptischer Männchenwahl gegeben war. Der Wechsel von regurgitiertem Futter zu aushärtenden Sekreten wird hier der längeren Zeit zugeschrieben, die ein Weibchen braucht, um harte Nahrung aufzunehmen, wie es schon von ENGQVIST & SAUER (2003b) vorgeschlagen wurde.

Da die Männchen aller untersuchten *Panorpa*-Arten Sekrete produzieren können (KULLMANN & SAUER 2005) wird diese Fähigkeit dem Grundmuster der *Panorpidae* zugeordnet. Auf der Basis der hier entwickelten Hypothese zur Evolution der Sekrete wird dies um die Annahme erweitert, dass Männchen der Ursprungsart nur ein Sekret pro Kopulation produzierten und auch noch Paarungen mit Futter oder ohne ein Geschenk einleiten konnten. Die Abgabe von Pheromonen durch die Männchen und Paarungsaktivität in der Dämmerung bzw. Nacht werden auch in das Grundmuster aufgenommen, weil sie genauso wie das Auftreten von den drei alternativen Paarungstaktiken „kein Geschenk“, „Futter“ und „Sekret“ bei den meisten nordamerikanischen Arten vorkommen (THORNHILL 1979, 1981), für die die molekulare Phylogenie Ursprünglichkeit nahe legt (MISOFF et al. 2000), und sie auch unter anderen Arten weit verbreitet ist (siehe KULLMANN & SAUER 2005).

evolved early, because when food is delivered the only possibility for choice is the rejection of a female as the amount cannot be adapted. On the part of the females pre-mating choice at that stage seems not to be exerted or only to a smaller extent as it is found in some recent species because matings with males that do not offer gifts are still accepted. But it cannot be excluded that quality assessment by the pheromone bouquet is involved.

Restricting the discussion to the five well studied Middle European species the alternative use of three tactics seems to be preserved along the line leading to *P. vulgaris* and *P. communis* which still show this pattern of behaviour (BOCKWINKEL & SAUER 1994, AUMANN 2000). In these species the low level of pre-mating female choice seems also to be maintained, or even lower as males lost their ability to emit pheromones (SAUER et al. 1998, AUMANN 2000). In *P. cognata* and *P. germanica* females allow copulations only when a nuptial gift is presented beforehand whereby food offering is rarely successful (GERHARDS 1999, ENGQVIST & SAUER 2003b) indicating a development towards stronger pre-mating female choice. This view is further promoted by the longer pairing prelude that occurs in these species (GERHARDS 1999, ENGQVIST & SAUER 2002b, 2003b). The molecular analyses did not deliver clear results with regard to the position of *P. germanica* weakly supporting a closer relationship to *P. cognata* as well as a closer relationship to *P. vulgaris* and *P. communis* (MISOFF et al. 2000). Many behavioural traits that *P. germanica* shares with *P. cognata* and not with *P. vulgaris* and *P. communis* as the emission of pheromones and crepuscular mating activity (GERHARDS 1999, GERHARDS et al. 1999, ENGQVIST & SAUER 2003b) are, considered by the basic pattern that is here assumed, plesiomorphic leaving only the enhanced degree of pre-mating choice of females and probably also of males to group them together. But there is another trait that suggests a closer relationship to *P. vulgaris* and *P. communis*: males produce subsequent salivary masses during copulation (AUMANN 2000, SAUER et al. 1998, GERHARDS 1999). Thus, none of the hypotheses suggested by the molecular phylogeny is favoured. The short pairing preludes observed in *P. vulgaris* and *P. communis* (SAUER unpublished) might be a sign not only for low level pre-mating female choice but also for a reduction of pre-mating male choice.

Within the Middle European species the molecular phylogeny assigns a special

Das hier beschriebene Grundmuster weist auf ein Paarungsverhalten der Ursprungsart hin, das dem einiger nordamerikanischer Arten ähnelt (THORNHILL 1979, 1981, KULLMANN & SAUER 2005). Die Männchen locken Weibchen mit Pheromonen an und greifen auf drei verschiedene Taktiken zurück, um Paarungen einzuleiten: die Übergabe von Sekret, die Übergabe von Nahrung oder Verzicht auf das Anbieten eines Geschenkes. Das Anbieten von Paarungsgeschenken deutet auf das Auftreten von kryptischer Weibchenwahl hin (siehe oben) und als Anpassung an den hohen Energieaufwand auf die frühe Evolution von kryptischer Männchenwahl. Seitens der Männchen ist das frühe Auftreten präkopulatorischer Wahl ebenfalls wahrscheinlich, weil die Ablehnung eines Weibchens die einzige Wahlmöglichkeit ist, wenn Futter angeboten wird, dessen Menge nicht angepasst werden kann. Seitens der Weibchen scheint präkopulatorische Wahl an diesem Punkt der Entwicklung keine oder nur eine geringe Rolle gespielt zu haben, da Kopulationen ohne Geschenk noch akzeptiert werden. Es kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass eine Qualitätseinschätzung anhand des Pheromonbouquets oder der Sekretgröße schon erfolgte.

Wird die Betrachtung auf die fünf gut untersuchten mitteleuropäischen Arten begrenzt, scheint sich die alternative Verwendung dreier Taktiken entlang der Linie hin zu *P. vulgaris* und *P. communis* erhalten zu haben, die dieses Verhalten heute noch zeigen (BOCKWINKEL & SAUER 1994, AUMANN 2000). Bei diesen Arten scheint auch das geringe Maß präkopulatorischer Weibchenwahl erhalten geblieben oder sogar reduziert worden zu sein, denn die Männchen haben die Fähigkeit zur Pheromonabgabe verloren (SAUER et al. 1998, AUMANN 2000). Bei *P. cognata* und *P. germanica* lassen die Weibchen Kopulationen nur dann zu, wenn vorher ein Geschenk übergeben wird, wobei das Anbieten von Futter eher selten erfolgreich ist (GERHARDS 1999, ENGQVIST & SAUER 2003b). Dies gibt einen Hinweis auf eine verstärkte präkopulatorische Wählerlichkeit der Weibchen. Diese Sichtweise wird auch durch die lange Paarungseinleitung, die bei diesen Arten beobachtet wurde, unterstützt (GERHARDS 1999, ENGQVIST & SAUER 2002b, 2003b). Die molekulare Analyse lieferte keine klaren Ergebnisse hinsichtlich der Stellung von *P. germanica*. Sie unterstützte eine nahe Verwandtschaft zu *P. cognata* genauso wie eine solche zu *P. vulgaris* und *P. communis*.

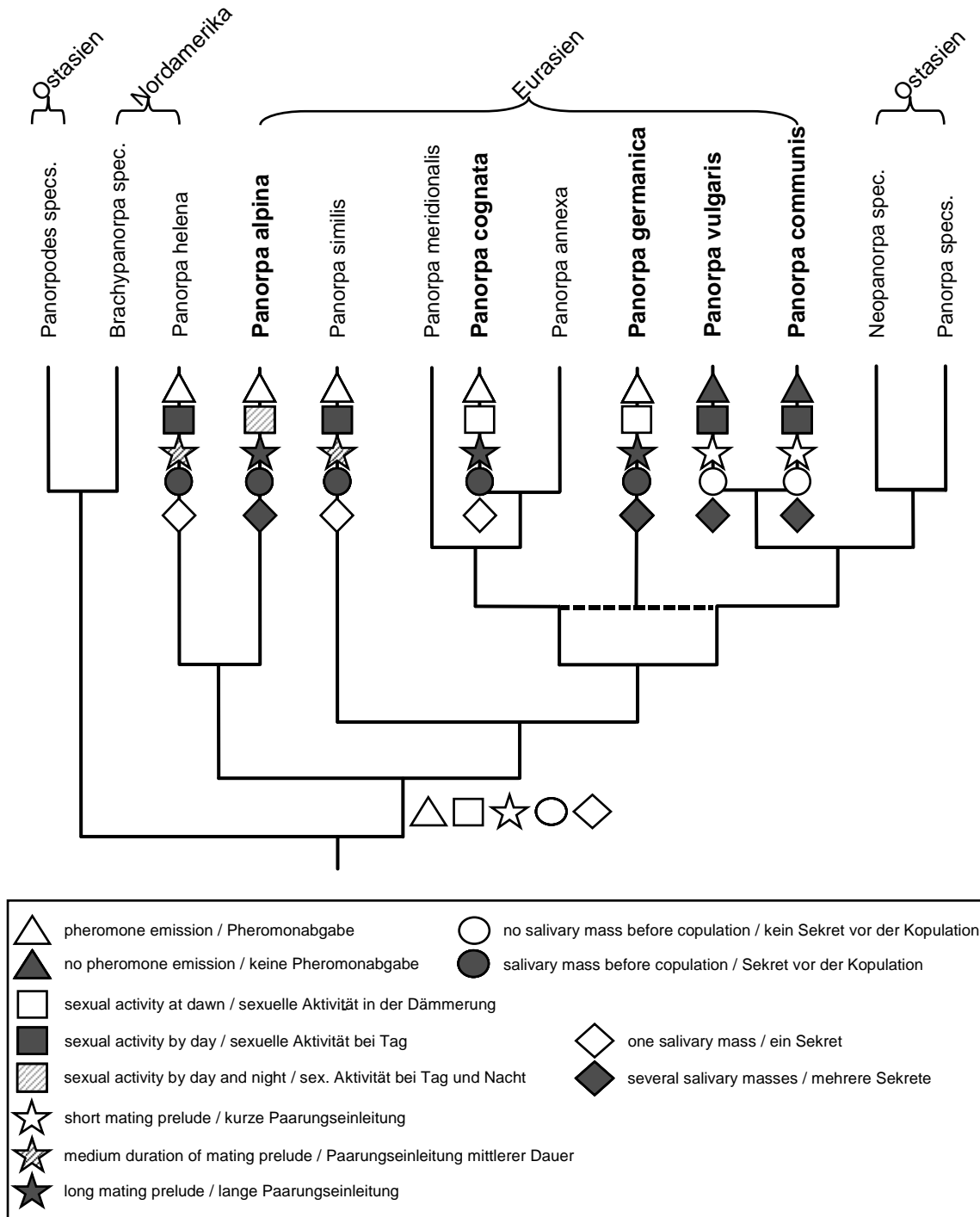


Figure 58: Molecular phylogeny of the Panorpoidea (MISOE et al. 2000). For species, the mating systems of which have been studied, several characteristics of the mating behaviour have been added.

Abbildung 58: Molekulare Phylogenie der Panorpoidea (MISOE et al. 2000). Bei den Arten, deren Paarungssysteme untersucht sind, wurden verschiedene Merkmale des Paarungsverhaltens hinzugefügt.

position to *P. alpina* being closer related to the North American species. In behaviour this species seems to match more the Middle European species. The production of additional salivary masses, the change from only crepuscular/nocturnal to mainly diurnal mating activity and the reduction of male strategy to tactics all involving the delivery of nuptial gifts before copulations start represent a mixture of the behaviours of the other Middle European species that are here assumed to be apomorphic. Relying on the molecular data these similarities are due to convergent evolution pointing out the influence of environmental conditions on mating behaviour.

So far, all factors that might have influenced the development of scorpionfly mating behaviour have been left out of the reconstruction. As due to its distribution, food is a highly limited resource it stands to reason that the condition-dependent mating behaviour is an adaptation to this environmental characteristic. Mutual choice with the help of traits, which are indicators for the competitiveness in food acquisition, increases the probability of well adapted offspring and enables a faster response of the population to changes in nutrient conditions. The risk of diminished reproduction rates linked to the occurrence of sexual selection when food availability is exceptionally low is alleviated by strategic behaviour.

In Middle Europe the availability of arthropod carrion is subject to seasonal changes. As the species found here emerge at different times (SAUER 1970) it can be assumed that nutrient availability differs among them. Accordingly the degree of choosiness and the range of strategic behaviour vary among species. As there are no data concerning food availability in scorpionfly habitats relationships between the occurrence of choice and strategic behaviour and food supply can only be assumed. Perhaps, a comparatively low food availability in early spring is coupled with the high degree of choosiness especially in females of *P. alpina*, while the smaller range of strategic behaviour indicates a relatively constant environment.

(MISOF et al. 2000). Viele Verhaltensmerkmale, die *P. germanica* mit *P. cognata* teilt und nicht mit *P. vulgaris* und *P. communis*, wie die Abgabe von Pheromonen und Paarungsaktivität in der Dämmerung (GERHARDS 1999, GERHARDS et al. 1999, ENGQVIST & SAUER 2003b) sind, gemessen an dem Grundmuster, das hier angenommen wird, plesiomorph. So bleibt nur der hohe Grad präkopulatorischer Wahl bei den Weibchen und möglicherweise auch der Männchen als Argument, um sie einander zuzuordnen. Ein anderes Merkmal spricht allerdings für eine engere Verwandtschaft mit *P. vulgaris* und *P. communis*: die Männchen produzieren weitere Sekrete während der Kopulation (AUMANN 2000, SAUER et al. 1998, GERHARDS 1999). Daher kann keine der von der molekularen Phylogenie angedeuteten Möglichkeiten vorgezogen werden. Die kurze Paarungseinleitung, die bei *P. vulgaris* und *P. communis* auftritt (SAUER unpublished), ist nicht nur ein Zeichen für ein niedriges Maß präkopulatorischer Wählerischeit der Weibchen, sondern auch ein Hinweis auf eine Reduktion der präkopulatorischen Wählerischeit der Männchen.

Die molekularen Analysen weisen *P. alpina* eine besondere Stellung innerhalb der mitteleuropäischen Arten zu, weil sie eine enge Verwandtschaft mit den nordamerikanischen Arten wahrscheinlich machen. In ihrem Verhalten scheint diese Art jedoch mehr mit den mitteleuropäischen Arten übereinzustimmen. Die Produktion weiterer Sekrete nach Einleitung der Paarung, der Wechsel von der Paarungsaktivität zur Dämmerungs- und Nachtzeit zu Paarungsaktivität hauptsächlich am Tage und die Reduktion der Männchenstrategie auf Taktiken, die die Übergabe von Geschenken schon vor der Kopulation beinhalten, repräsentieren eine Mischung der Verhaltensweisen, die für die anderen mitteleuropäischen Arten beschrieben worden sind und für *P. alpina* als apomorph angenommen werden. Stützt man sich auf die molekularen Daten, sind diese Ähnlichkeiten auf eine konvergente Entwicklung zurückzuführen und heben den Einfluss der Umweltbedingungen auf die Ausformung des Paarungsverhaltens hervor.

Bis hierher sind alle Faktoren, die die Entwicklung des Paarungsverhaltens beeinflusst haben könnten, außer Acht gelassen worden. Da Nahrung aufgrund ihrer Verteilung für Skorpionsfliegen eine stark limitierte Ressource ist, ist es nahe liegend, dass das konditionsabhängige Paarungsverhalten eine Anpassung an diese Umwelteigenschaft ist.

Die gegenseitige Wahl anhand von Merkmalen, die Indikatoren für Konkurrenzfähigkeit beim Nahrungsgewinn sind, erhöht die Wahrscheinlichkeit gut angepasster Nachkommen und ermöglicht eine schnellere Reaktion der Population auf Veränderungen in der Nahrungssituation. Das mit dem Auftreten von sexueller Selektion verknüpfte Risiko stark reduzierter Reproduktionsraten in Jahren sehr geringer Nahrungsverfügbarkeit, wird durch strategisches Verhalten gemildert.

In Mitteleuropa unterliegt die Verfügbarkeit von Arthropodenaas jahreszeitlichen Schwankungen. Da die hier vorkommenden Arten zu unterschiedlichen Zeiten auftreten (SAUER 1970), ist davon auszugehen, dass die Nahrungsverfügbarkeit für jede Art eine andere ist. Genauso variieren der Grad der Wählerischkeit und die Bandbreite des strategischen Verhaltens zwischen den Arten. Weil zur Nahrungsdichte keine genauen Daten vorliegen, können über die Zusammenhänge zwischen dem Auftreten von Wahl und strategischem Verhalten und dem Nahrungsangebot nur Vermutungen angestellt werden. Möglicherweise ist eine sehr geringe Nahrungsdichte zur Zeit des Schlupfes von *P. alpina* im Frühjahr mit dem hohen Grad der Wählerischkeit, v.a. der Weibchen, dieser Art verknüpft, während die geringere Bandbreite des strategischen Verhaltens, auf eine relativ stabile Umwelt hinweist.

Chapter IV

Closing Remarks on Methodology

Abschließende Bemerkungen zur Methodologie

Why Methods developed for the Social Sciences are applicable to Problems in Organismal Biology

Warum Methoden aus den Sozialwissenschaften auf Probleme in der organismischen Biologie übertragbar sind

When following the recent discussions about methodological problems in the social sciences and biology it is noticeable that these two sciences share several characteristics. The most important of these with regard to methodological approaches is the complexity of the systems to be investigated (see e.g. STEARNS 1977, BLALOCK 1986, MAYR 1988, SAUER 1992, WINTHER 2008). Such systems cannot be reduced to simple cause-effect relationships but the occurrence of indirect effects, common and multiple causation has to be taken into account instead. Another point both sciences are confronted with is the use of theoretical concepts which have to be individually defined and made accessible to measurement and thus to experimental and statistical testing. Widely known examples are the concept of intelligence in the social sciences and mate quality in evolutionary biology. Both can be applied to a wide range of societies and species, respectively, but have to be carefully defined in the individual context. This leads to the last common problem of both fields that shall be mentioned here, the problem of generaliseability. In contrast to the global laws used in physics and chemistry generalisation in biology and the social sciences is most often locally and temporarily restricted (see e.g. HUMPHREYS 1986, BLALOCK 1986, MAYR 1988). In the face of the complexity of the systems encountered two kinds of generaliseability can be distinguished. The first refers to high-level generalisations usually in the form of concepts induced from individual cases and abstractly formulated to broaden the field in which they can be applied. The second refers to a more practical approach and corresponds to the question how to gather insights that are, for example, applicable

Beim vergleichenden Studium der Literatur über methodologische Probleme in der Biologie und den Sozialwissenschaften fällt auf, dass diese beiden Wissenschaftsbereiche zahlreiche Gemeinsamkeiten haben. Was dabei besonders hervorsteicht, ist die immense Komplexität der Systeme (siehe z.B. STEARNS 1977, BLALOCK 1986, MAYR 1988, SAUER 1992, WINTHER 2008), die diese Wissenschaften untersuchen. Solche Systeme können nicht auf simple Ursache-Wirkung-Beziehungen reduziert werden. Stattdessen muss das Auftreten von indirekten Effekten, gemeinsamer und multipler Verursachung berücksichtigt werden. Ein weiterer Punkt, in dem beide Bereiche sich ähneln, ist die Verwendung theoretischer Konzepte, die gemäß der jeweiligen Situation definiert und messbar gemacht werden müssen, damit sie experimenteller und statistischer Überprüfung zugänglich werden. Bekannte Beispiele sind das Konzept der Intelligenz in den Sozialwissenschaften und der Partnerqualität in der Evolutionsbiologie. Beide können auf eine große Zahl von Gesellschaften bzw. Arten angewandt werden, müssen aber im jeweiligen Kontext umsichtig definiert werden. Dies leitet zu dem letzten gemeinsamen Problem der beiden Felder über, das hier aufgeführt werden soll: das Problem der Verallgemeinbarkeit. Im Gegensatz zu den global gültigen Gesetzen in Chemie und Physik ist die Verallgemeinbarkeit in der Biologie und den Sozialwissenschaften oft lokal und zeitlich begrenzt (siehe z.B. HUMPHREYS 1986, BLALOCK 1986, MAYR 1988). Angesichts der Komplexität der Systeme, denen man gegenübersteht, können zwei Formen der Verallgemeinbarkeit unterschieden werden. Die erste beschreibt Verallgemeinerungen auf hoher Ebene. Dies

not only under experimental conditions but also in a field population. In this case increasing generaliseability means to increase precision and as the systems in question are complex the methods used for hypothesis testing must enable the researcher to deal with this complexity.

The development of the statistical procedures for the social sciences during the past decades increasingly departed from the original concepts given by Fisher, Pearson and others in order to better cope with the specific problems mentioned above. Some of the resulting features of these methods of causal modeling which can be viewed as beneficial also in biology, like the possibility to detect indirect effects and common causation combined with simultaneous estimation and the evaluation of overall model fit, have already been discussed in the introduction. The principles underlying the so-called measurement models have been described there, too. The latent variables which in these are connected to one or more indicators are often also called conceptual variables because their use does not mean more than clearly defining the concepts given by theory and testing their match with the collected data (see e.g. PUGESEK 2003 for an example). This, together with the high flexibility in model structure, may be the main virtue of using causal modeling in organismal biology.

sind aus Beobachtungen abgeleitete Konzepte, die durch abstrakte Formulierung einer breiten Anwendung erschlossen werden. Die zweite bezieht sich auf einen praktischeren Ansatz und geht mit der Frage einher, wie Erkenntnisse gewonnen werden können, die z.B. nicht nur unter experimentellen Bedingungen gelten, sondern auch in freilebenden Populationen. In diesem Fall ist eine Steigerung der Verallgemeinerbarkeit gleichzusetzen mit einer Steigerung der Präzision, mit der das in Frage stehende System beschrieben wird und da das System komplex ist, müssen die Methoden zur Überprüfung von Hypothesen den Anwender in die Lage versetzen, diese Komplexität zu erfassen.

Die Entwicklung der statistischen Verfahren für die Sozialwissenschaften hat sich in den letzten Jahrzehnten zunehmend von den ursprünglichen Konzepten von Fisher, Pearson und anderen entfernt, weil die Verfahren mehr und mehr auf die Lösung der oben beschriebenen Probleme ausgerichtet wurden. Einige der daraus hervorgegangenen Eigenschaften der kausalen Modellierung und ihr Nutzen für die Biologie, wie die Möglichkeit indirekte Effekte und gemeinsame Ursachen aufzudecken, simultane Schätzung und der Test auf die Anpassungsgüte der Modellstruktur, sind bereits in der Einleitung besprochen und auch die Prinzipien der Messmodelle sind dort schon eingeführt worden. Die latenten Variablen, die in diesen mit einer oder mehreren gemessenen Variablen in Zusammenhang gebracht werden, werden häufig als konzeptuelle Variablen bezeichnet, weil ihr Gebrauch erfordert, theoretische Konzepte klar zu definieren und ihre Übereinstimmung mit den Daten zu überprüfen (siehe z.B. PUGESEK 2003). Dies, zusammen mit der hohen Flexibilität der Modellstruktur, ist wahrscheinlich der nutzbringendste Vorteil der kausalen Modellierung in der organismischen Biologie.

Theory Maturation and the Necessity to find a Compromise between the Recording of Complexity and the Claims of Philosophy of Science

Theorienreifung und die Notwendigkeit eines Kompromisses zwischen der Erfassung von Komplexität und den Forderungen der Wissenschaftsphilosophie

According to recent publications on that subject theory maturation is a stepwise process of refinement (LOEHLE 1987, GRACE 2006). Summed up in short it goes from description and comparison to the formation of hypotheses which have to be evaluated with appropriate tests and then basing on the results are refined and evaluated again. This process should always go onward heading for increasing precision and predictive accuracy. Putting it into statistical terms it means to start with exploratory analyses of observational data to gather hypotheses on the relationships governing the system in question followed by hypothesis testing basing on experimental results. Experiments usually focus on individual effects while all other influences are tried to cancel out by randomisation or control. The resulting knowledge is helpful for the formation of refined hypotheses and the design of further experimentation. But at some stage this process will come to a dead end because conclusions drawn from experimental set ups are only partially applicable to populations. For the investigation of population responses it is necessary to unify the single relationships studied so far in one model in which all variables are allowed to vary (BLALOCK 1986, GRACE 2006). Here conventional statistics come up against their limiting factors and the process of theory maturation is often interrupted. At this point multivariate approaches especially the methods of causal modeling can contribute to the further maturation of theories as they allow to stepwise build up models of increasing complexity and thus increasing precision. The ultimate goal of the model development can be to find one precise general model that involves all mechanisms working in a population and that can then be applied to several populations for comparison and prediction.

Following the view given above theory maturation moves from broad concepts to precise reports; from simplistic representations to realistic representations, which are by the nature of the studied objects

Die Theorienreifung ist ein schrittweiser Prozess der Verfeinerung (LOEHLE 1987, GRACE 2006). Kurz zusammengefasst führt sie von Beschreibung und Vergleich zur Formulierung von Hypothesen, die mit geeigneten Verfahren bewertet werden müssen. Auf der Grundlage der Ergebnisse können die Hypothesen verfeinert und erneut bewertet werden. Dieser Prozess sollte kontinuierlich mit dem Ziel voranschreiten, zunehmende Präzision und Vorhersagbarkeit zu erreichen. Übertragen auf die Anwendung von statistischen Tests, bedeutet dies mit explorativen Analysen von Beobachtungsdaten zu beginnen, um Hypothesen über die Beziehungen, die das untersuchte System steuern, aufstellen zu können. Darauf folgt die Überprüfung der Hypothesen mit Hilfe experimenteller Ergebnisse. Dabei konzentrieren sich die Experimente gewöhnlich auf isolierte Beziehungen zwischen wenigen Variablen, während alle übrigen Einflüsse durch Randomisierung und Kontrolle ausgeschaltet werden. Das gewonnene Wissen hilft genauere Hypothesen zu formulieren und weitere Experimente zu planen. Aber ab einem gewissen Wissensstand wird dieser Prozess keine Erkenntnisse mehr liefern, die zur Weiterentwicklung der Theorie beitragen, weil Schlüsse, die mit experimentellen Verfahren erarbeitet wurden, nur begrenzt auf natürliche Populationen übertragen werden können. Für die Erforschung von Populationsantworten ist es notwendig, die einzeln untersuchten Beziehungen in einem Modell zu vereinen, in dem alle Variablen frei variieren können (BLALOCK 1986, GRACE 2006). Hierbei stößt die weithin angewandte Statistik an ihre Grenzen und der Prozess der Theorienreifung wird häufig unterbrochen. Dies ist der Punkt, an dem multivariate Methoden und besonders die kausale Modellierung zum Fortgang des Erkenntnisgewinnes beitragen können, denn sie erlauben einen schrittweisen Aufbau von Modellen zunehmender Komplexität und somit zunehmender Präzision. Als letztendliches Ziel der Modellentwicklung kann das Finden eines präzisen allgemeinen Modelles

complex. A realistic representation of systems in which multiple causation is to be expected may require the introduction of variables that are of no inherent explanatory value to the problem investigated. These may be control variables or error terms that are needed to model unknown sources of variation to achieve more reliable estimates. In more general models dedicated to the application to several populations or situations there also can occur variables that in some populations or situations are of explanatory value and in others not. In such cases striving for precision to make a model more general collides with the claim that theories should be parsimonious. The principle of parsimony, also known as “Ockham’s razor”, bases on the theories on formal logic of a medieval monk named William of Ockham (1285-1349). A short description is given by NOLAN (1997): “There is a plausible principle of parsimony which states that one should not admit any entities into one’s theory that lack explanatory power.” Its validity is often justified for probabilistic reasons, that is, that of two alternative explanations the one that consists of fewer hypotheses is more probable (see e.g. NELSON 1936, SOBER 1987). The way the principle should be applied and its applicability in different fields of science are still subject to controversial discussions but most authors agree that the application has to be local and considered within context (e.g. NELSON 1936, NOLAN 1997, SOBER 1990, BAKER 2003). BARNES (2000) identifies two interpretations of the original formulation. One he calls the anti-quantity principle, which claims that the explanation of a phenomenon should involve as few theoretical components as possible. The second he calls anti-superfluity principle, which claims that no superfluous components should be left in an explanation, i.e. components that are not required to explain a phenomenon. With regard to experimental design and statistics both claims are often demanded (see e.g. CRAWLEY 2005). In a context of high system complexity claiming simple hypotheses as done on the grounds of the anti-quantity principle means that theory maturation does not progress. If experiments focus only on the influence of single factors, their interrelationships remain unknown (see above).

Claims derived from such principles should only be carefully applied as a second step after planning appropriate experiments and building up a model structure that maximises precision and minimises the risk of

gelten, das alle in der Population wirksamen Mechanismen erfasst und dann vergleichend auf weitere Populationen angewendet werden kann.

So wie sie oben beschrieben wurde, führt die Reifung von Theorien vom breiten Konzept zur präzisen Wiedergabe, von vereinfachender Darstellung zu realistischer Darstellung, die durch die Natur des untersuchten Gegenstandes komplex ist. Eine realistische Darstellung von Systemen, in denen multiple Ursachen zu erwarten sind, erfordert möglicherweise die Einführung von Variablen, die keinen offensichtlichen Beitrag zur Klärung der Fragestellung leisten. Das können z.B. Kontroll- oder Fehlervariablen sein, die gebraucht werden, um unbekannte Varianzquellen zu modellieren und dadurch verlässlichere Schätzer ermöglichen. In stärker verallgemeinerten Modellen, die auf die Anwendung auf mehrere Populationen oder Situationen ausgerichtet sind, können auch Variablen enthalten sein, die in einigen Populationen bzw. Situationen zum Erklärungswert beitragen und in anderen nicht. In solchen Fällen kollidiert das Streben nach Präzision und besserer Verallgemeinerbarkeit mit der Forderung, dass Theorien parsimonisch sein sollten. Das Parsimonieprinzip, häufig auch als „Ockham’s razor“ bezeichnet, beruht auf den Theorien zur formalen Logik des Mönches William of Ockham (1285-1349). Eine kurze Beschreibung gibt NOLAN (1997): „Es gibt ein plausibles Prinzip der Parsimonie, das vorgibt, dass man keine Größen in seine Theorie einführen soll, die nicht zum Erklärungswert beitragen.“ Seine Gültigkeit wird oft mit Wahrscheinlichkeitsüberlegungen gerechtfertigt, die zeigen, dass von zwei alternativen Erklärungen diejenige wahrscheinlicher ist, die aus weniger Einzelhypothesen zusammengesetzt ist (siehe z.B. NELSON 1936, SOBER 1987). Die Art und Weise der Anwendung des Prinzips und seine Anwendbarkeit in verschiedenen Feldern der Wissenschaft ist Gegenstand kontroverser Diskussionen. Die meisten Autoren stimmen jedoch darin überein, dass die Anwendung lokal und kontextabhängig erfolgen muss (z.B. NELSON 1936, NOLAN 1997, SOBER 1990, BAKER 2003). BARNES (2000) identifiziert zwei Auslegungen der ursprünglichen Formulierung. Er nennt die eine das Anti-Quantitätsprinzip, das fordert, dass die Erklärung für ein Phänomen so wenige theoretische Komponenten wie möglich enthalten soll. Die andere Auslegung benennt er als Anti-Überflüssigkeitsprinzip, das fordert, dass in einer Erklärung keine

unreliable estimates (cf. HUMPHREYS 1986, BLALOCK 1986 for a discussion of the subject with regard to the same problems in the social sciences).

Komponenten einbezogen werden sollen, die keinen erklärenden Wert haben. Bezogen auf die Planung von Experimenten und die statistische Auswertung von deren Ergebnissen werden oft beide Forderungen gestellt (siehe z.B. CRAWLEY 2005). Im Kontext der Erforschung komplexer Systeme bedeutet die Forderung nach einfachen Hypothesen, wie sie das Anti-Quantitätsprinzip stellt, dass der Prozess der Theorienreifung nicht fortschreitet. Wenn in Experimenten immer nur der Einfluss einzelner Faktoren untersucht wird, bleibt deren Zusammenspiel eine unbekannte Größe (siehe oben).

Aus den Parsimoniekriterien abgeleitete Forderungen sollten immer sehr vorsichtig umgesetzt werden. Die Planung aussagekräftiger Experimente und der Aufbau einer Modellstruktur, die die Präzision maximiert und das Risiko unzuverlässiger Parameterschätzer minimiert, sollten den Vorrang haben (vgl. HUMPHREYS 1986, BLALOCK 1986 für eine Diskussion dieses Themas in Bezug auf die Sozialwissenschaften).

Chapter V

Résumé

Resümee

“Jegliches Geschehen auf der Erde ist, wenn auch auf tausend Umwegen, miteinander verbunden, wird von den Ereignissen außerhalb der Erde beeinflusst und kann letztlich auf Dasein und Gedeihen eines Organismus irgendwo an einem Ort der Erde einwirken.“

FRITZ SCHWERDTFEGER (1977): Ökologie der Tiere, Band I Autökologie

The recurrent theme that occurred throughout this thesis is the complexity of the systems studied in biology. Starting with the individual level the expression of the traits of an organism basically depends on its genotype and the environmental conditions it is exposed to. The behaviour of an organism is determined by multiple interrelationships among its traits (see e.g. STEARNS 2000). Behavioural traits in turn interrelate with traits of the individuals it interacts with. Thus, every individual is an open system the dynamics of which are governed by internal and external factors. Consequently, populations are systems composed of subsystems that are capable of a multitude of different responses the expression of which depends on the subsystem's state and the situation it has to cope with. As traits vary gradually individual behaviour depending on the combination of traits an organism bears is also to be expected to vary along a gradient. To record the whole range of phenotypic plasticity in a population is just as important as difficult. Dividing a sample into experimental groups provides only vague results with such groups being artificial and highly probable to contain individuals that show different behaviour. More exact insights might be gathered by recording the responses of individuals the traits of which differ gradually covering the populational range and group them afterwards using an algorithm. This would make sure that not only average behaviour is recorded but also behaviour that is shown under extreme conditions. The knowledge of these extremes might contribute to the clarification of the processes of the splitting off of closely related species when it is assumed that extreme behaviour found in an ancestral species can become the average behaviour in a separated population that had to cope with a new environment.

The conclusions concerning the

Der rote Faden, der diese Arbeit durchzieht, ist die Frage nach dem Umgang mit den komplexen Systemen, die Untersuchungsgegenstand der Biologie sind. Angefangen auf der Ebene des Individuums, hängt die Ausprägung der Merkmale eines Organismus im Wesentlichen von seinem Genotyp und seiner Umwelt ab. Das Verhalten eines Organismus wird durch multiple Wechselwirkungen zwischen seinen Merkmalen bestimmt (siehe z.B. STEARNS 2000). Verhaltensmerkmale wiederum stehen mit den Merkmalen der Individuen in Wechselwirkung, mit dem ein Organismus interagiert. Somit ist jedes Individuum ein offenes System, dessen Dynamik von internen und externen Faktoren gesteuert wird. Das bedeutet, dass sich das System „Population“ aus Subsystemen zusammensetzt, die zu einer Vielfalt von verschiedenen Reaktionen fähig sind, deren Ausprägung durch den Zustand des Subsystems und der Situation, in der es sich befindet, beeinflusst wird. Da die Merkmale, die das Verhalten prägen, graduell variieren, ist auch für das Verhalten anzunehmen, dass es sich kontinuierlich entlang eines Gradienten verändert. Die gesamte Breite der phänotypischen Plastizität in einer Population zu erfassen ist ebenso wichtig wie schwierig. Die Einteilung einer Stichprobe in experimentelle Gruppen liefert nur vage Ergebnisse, denn solche Gruppen sind künstlich und enthalten mit hoher Wahrscheinlichkeit Individuen, die unterschiedliche Verhaltensweisen zeigen. Genauere Kenntnisse könnten erreicht werden, indem die Reaktionen von Individuen gemessen werden, deren Merkmale sich graduell unterscheiden und die gesamte Variationsbreite der Population abdecken. Gruppen können dann nachträglich mit Hilfe eines Algorithmus gebildet werden. Diese Vorgehensweise würde sicherstellen, dass nicht nur durchschnittliches Verhalten erfasst

processes governing the behaviour of *P. alpina* scorpionflies that have been drawn in this study substantiate the view that organismal behaviour is multifaceted and includes, besides common causes and multiple causation, numeral relationships that are reciprocal. This is most notably true with regard to the mutual choice mechanisms examined as even the idea of mutual assessment implies a series of actions and reactions that generates interrelationships between the recorded traits.

The benefits of statistical modeling have been exhaustively discussed throughout this work. Although many features could not be used due to small sample sizes or the nature of the data and thus the additional insight provided by the application of these methods remained small the results of other studies (eg. SHINE 1996, FRANKINO & JULIANO 1999, SCHEINER et al. 2000, GOMEZ 2000, SVENSSON et al. 2001, NESPOLO et al. 2003, STONER & JOERN 2004, KEELEY et al. 2005) show that statistical modeling can contribute to the understanding of system responses. In connection with the further study of scorpionflies it could be used to substantiate the existing results in a broader context. To date experiments have been conducted focusing on single aspects of their behaviour in a way that for example male and female choosiness have been investigated separately. The use of statistical modeling renders possible more detailed experiments and more precise interpretations of observational data as they allow for the inclusion of relationships that have to be left out of the inflexible models provided by conventional statistics. Step by step more variables can be included to build up a general model of scorpionfly behaviour that then can be used for the comparison of different species. Such a junction of the rather fragmented existing knowledge may lead to conclusions on the evolution of the genus *Panorpa* that by now had to remain speculations.

The points of criticism brought forth can be summarised in a call for more detailed analyses. They not only give more reliable results but also deeper insights into behavioural processes. Detailed analysis also means that the results to be interpreted will grow to a confusing amount. Within this regard models like the modular model introduced above might prove beneficial as they can work as a conceptual umbrella that provides a theoretical foundation for the interpretation of observed patterns.

The argumentation concerning the

wird, sondern auch Verhalten, das nur unter Extrembedingungen auftritt. Unter der Annahme, dass extremes Verhalten einer Ursprungsart die Grundlage für das durchschnittliche Verhalten einer abgespaltenen Teilpopulation sein kann, die sich mit veränderten Bedingungen auseinandersetzen musste, würde das Wissen um diese Extreme zur Klärung der Prozesse beitragen, die bei der Aufspaltung nah verwandter Arten abgelaufen sind.

Die Schlüsse, die in Bezug auf das Paarungsverhalten von *P. alpina* gezogen worden sind, unterstützen die Sichtweise, dass das Verhalten von Organismen facettenreich ist und, neben gemeinsamen und multiplen Ursachen, viele Beziehungen umfasst, die wechselseitig sind. Dies trifft besonders auf Mechanismen gegenseitiger Wahl zu, da schon die Idee der gegenseitigen Abschätzung eine Serie von Aktionen und Reaktionen impliziert, die Wechselwirkungen zwischen Merkmalen erzeugt.

Die Vorteile statistischer Modellierung sind erschöpfend behandelt worden. Obwohl viele Möglichkeiten wegen der kleinen Stichproben oder der Datenstruktur nicht eingesetzt werden konnten und daher die zusätzlichen Erkenntnisse, die die Anwendung dieser Methoden erbracht haben, gering blieben, demonstrieren die Ergebnisse anderer Untersuchungen (z.B. SHINE 1996, FRANKINO & JULIANO 1999, GOMEZ 2000, SCHEINER et al. 2000, SVENSSON et al. 2001, NESPOLO et al. 2003, STONER & JOERN 2004, KEELEY et al. 2005), dass statistische Modellierung zum Verständnis von Systemverhalten beitragen kann. Im Zusammenhang mit der weiteren Erforschung der Skorpionsfliegen kann sie zur Überprüfung der bestehenden Ergebnisse in einem breiteren Kontext genutzt werden. Bisher konzentrierten sich die Experimente auf einzelne Aspekte des Verhaltens, so dass z.B. die Wählerischkeit von Männchen und Weibchen einzeln untersucht wurden. Der Einsatz statistischer Modellierung ermöglicht detailliertere Experimente und eine präzisere Auswertung von Beobachtungsdaten, da sie erlaubt Zusammenhänge einzubeziehen, die bei der Verwendung von konventionellen Modellen unberücksichtigt bleiben müssen. Durch die schrittweise Einbeziehung weiterer Variablen kann ein allgemeines Modell entwickelt werden, das das Verhalten der verschiedenen Arten dem Vergleich zugänglich macht. Solch eine Verschmelzung der vorhandenen Wissensfragmente mag zu Schlüssen über die Evolution der Gattung

general view to be adopted for the investigation of complex biological systems as it is presented in this thesis is widely in accordance with current trends in various fields in biology. Calls for more holistic approaches, expanded integration of data and concepts, enhanced collaborative and interdisciplinary work are widespread in scientific publications of the past years (see e.g. KORFIATIS & STAMOU 1999, KITANO 2002, CSETE & DOYLE 2002, GRACE 2006, SAUER et al. 2007, CHEN & WU 2007, WINTHER 2008, WAKE 2008, SCHWENK et al. 2009). Although in evolutionary biology a holistic perspective has always been part of the theoretical framework the methods applied in experiments and data analysis remained mainly reductionistic. So, also the research questions were restricted to such questions that could be tested with the accepted methods (cf. GRACE 2006, HOBBS & HILBORN 2006). Thus, one of the most intriguing challenges for future evolutionary research might be the detection or discovery of analytical tools that can better contribute to our understanding of the complex processes driving evolution. In this context long established concepts such as the parsimony principle will most likely have to be reconsidered.

Panorpa führen, die bis jetzt Spekulationen bleiben mussten.

Die vorgebrachten Kritikpunkte können als Ruf nach detaillierteren Analysen zusammengefasst werden. Diese führen nicht nur zu verlässlicheren Ergebnissen, sondern vertiefen die Einsicht in die Prozesse, die das Verhalten steuern. Detaillierte Analyse bedeutet aber auch, dass der Umfang der zu interpretierenden Ergebnisse auf ein möglicherweise verwirrendes Maß anwächst. In dieser Hinsicht könnten sich Modelle, wie das hier eingeführte modulare Modell, als nützlich erweisen, da sie als übergeordnetes Konzept die theoretische Grundlage für die Interpretation beobachteter Muster bereitstellen.

Die in dieser Arbeit vertretene allgemeine Sichtweise in Bezug auf die Erforschung komplexer biologischer Systeme stimmt weitgehend mit der gegenwärtigen Entwicklung in verschiedenen Feldern der Biologie überein. Forderungen nach holistischeren Herangehensweisen, einer erweiterten Integration von Daten und Konzepten und vermehrter kollaborativer und interdisziplinärer Arbeit sind in den wissenschaftlichen Publikationen der letzten Jahre weit verbreitet (see e.g. KORFIATIS & STAMOU 1999, KITANO 2002, CSETE & DOYLE 2002, GRACE 2006, SAUER et al. 2007, CHEN & WU 2007, WINTHER 2008, WAKE 2008, SCHWENK et al. 2009). Obwohl die holistische Perspektive schon immer Teil des theoretischen Unterbaus der Evolutionsbiologie gewesen ist, blieb die für Experimente und Datenanalyse bevorzugte Methodik größtenteils reduktionistisch. Als Folge blieben auch die Fragestellungen auf solche beschränkt, die mit den anerkannten Methoden ausgewertet werden konnten (vgl. GRACE 2006, HOBBS & HILBORN 2006). Daher sind das Finden und die Neuentwicklung von Methoden, die besser zu unserem Verständnis der komplexen Prozesse der Evolution beitragen, die vielleicht größte Herausforderung für die zukünftige Evolutionsforschung. Im Zuge dessen müssen alteingeführte Konzepte wie das Parsimonieprinzip sehr wahrscheinlich überdacht und neu bewertet werden.

Appendix

Anhang

A

References – Literatur

- AKAIKE, H. (1987) Factor analysis and the AIC.
Psychometrika 52, 317-332.
- ANDERSSON, M. (1982) Sexual selection, natural selection and quality advertisement.
Biol J Linn Soc 17, 375-393.
- ANDERSSON, M. (1994) Sexual selection.
Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- ARNQVIST, G. & ROWE, L. (2005) Sexual conflict.
Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- AUMANN, N. (2000) Lebenslaufgeschichte und Paarungssystem der Skorpionsfliege *Panorpa communis* L. (Mecoptera, Insecta).
PhD Thesis, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Germany.
- AUMANN, N. & SAUER, K.P. (1999) The mating system of the scorpionfly *Panorpa communis* (Mecoptera, Insecta) – A comparison with its sibling species *P. vulgaris*.
Zoology 102(II), 25.
- BAKER, A. (2003) Quantitative parsimony and explanatory power.
British Journal of the Philosophy of Science 54, 245-259.
- BARNES, E.C. (2000) Ockham's razor and the anti-superfluity principle.
Erkenntnis 53 (3), 353-374.
- BATEMAN, A.J. (1948) Intrasexual selection in *Drosophila*.
Heredity 2, 349-368.
- BIRKHEAD, T.R. & HUNTER, F.M. (1990) Mechanisms of sperm competition.
TREE 5, 48-52.
- BLALOCK, H.M. (1986) Multiple causation, indirect measurement and generalizability in the social sciences.
Synthese 68, 13-36.
- BOCK, W.J. (1993) Selection and fitness; definitions and uses; 1859 and now.
Proc. Zool. Soc. Calcutta, Haldane Comm. Vol., 7-26.
- BOCK, W.J. (2009) The Darwin-Wallace myth of 1859.
Proc. Zool. Soc. Calcutta, 62(1), 1-12.
- BOCK, W.J. (2010) Multiple explanations in Darwinian Evolutionary Theory.
Acta Biotheor 58, 65-79.
- BOCKWINKEL, G. & SAUER, K.P. (1994) Resource dependence of male mating tactics in the scorpionfly, *Panorpa vulgaris* (Mecoptera, Panorpidae).
Anim. Behav. 47, 203-209.
- BOLLEN, K.A. (1989) Structural equations with latent variables.
John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore.
- BONDURIANSKY, R. (2001) The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence.
Biol. Rev. 76, 305-339.
- BOZDOGAN, H. (1987) Model selection and Akaike's Information Criterion (AIC).
Psychometrika 52, 345-370.
- BROWNE, M.W. & CUDECK, R. (1993) Alternative ways of assessing model fit.
In: Bollen, K.A. & Long, J.S. (eds.) Testing structural equation models. 136-162, Sage Publications, Newbury Park, CA.
- BUSSIERE, L.F. (2002) A model of the interaction between 'good genes' and direct benefits in courtship feeding animals: when do males of high genetic quality invest less?
Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357, 309-317.
- BYERS, G. & THORNHILL, R. (1983) Biology of the Mecoptera.
Ann. Rev. Entomol. 28, 203-228.
- CAMERON, E, DAY, T. & ROWE, L. (2003) Sexual conflict and indirect benefits.
J. Evol. Bio. 16: 1055-1060.
- CANDOLIN, U. (2003) The use of multiple cues in mate choice.
Biol. Rev. 78, 575-595.

- CHEN, B.-S. & WU, W.-S. (2007) Underlying principles of natural selection in network evolution: Systems biology approach. *Evolutionary Bioinformatics* 3: 245-262.
- CHENOWETH, S.F. & BLOWS, M.W. (2003) Signal trait sexual dimorphism and mutual sexual selection in *Drosophila serrata*. *Evolution* 57 (10), 2326-2334.
- CHENOWETH, S.F. & BLOWS, M.W. (2005) Contrasting mutual sexual selection on homologous signal traits in *Drosophila serrata*. *Am. Nat.* 165, 281-289.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & VINCENT, A.C.J. (1991) Sexual selection and potential of reproduction rates of males and females. *Nature* 351, 58-60.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & PARKER, G.A. (1992) Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology* 67, 437-456.
- COCKBURN, A. (1991) An introduction to evolutionary ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Cambridge, Carlton.
- CRAWLEY, M.J. (2005) Statistics: An introduction using R. John Wiley & Sons, Ltd.
- CRESPI, B.J. & BOOKSTEIN, F.L. (1989) A Path-analytic model for the measurement of selection on morphology. *Evolution* 43(1), 18-28.
- CSETE, M.E. & DOYLE, J.C. (2002) Reverse engineering of biological complexity. *Science* 295(5560), 1664-1669.
- Darwin, C. (1859) On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. First published by John Murray, London.
- DENIS, D.J. & LEGERSKI, J. (2006) Causal modeling and the origins of path analysis. *Theory & Science* 7(1).
- EBERHARD, W.G. (1996) Female control: Sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Ehrlich, P.R. & Holm, R.W. (1963) The process of evolution. McGraw-Hill, New York.
- EMLEN, S.T. & ORING, L.W. (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197 (4300), 215-223.
- ENGELS, S. & SAUER, K.P. (2006a) Resource-dependent nuptial feeding in *Panorpa vulgaris*: an honest signal for male quality. *Behav. Ecol.* 17, 628-632.
- ENGELS, S. & SAUER, K.P. (2006b) Love for sale and its fitness benefits: nuptial gifts in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* represent paternal investment. *Behaviour* 143, 825-837.
- ENGQVIST, L. & SAUER, K.P. (2001) Strategic male mating effort and cryptic male choice in a scorpionfly. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 729-735.
- ENGQVIST, L. & SAUER, K.P. (2002a) A life-history perspective on strategic mating effort in male scorpionflies. *Behavioral Ecology* 13(5), 632-636.
- ENGQVIST, L. & SAUER, K.P. (2002b) Amorous scorpionflies: causes and consequences of the long pairing prelude of *Panorpa cognata*. *Animal Behaviour* 63, 667-675.
- ENGQVIST, L. & SAUER, K.P. (2003a) Determinants of sperm transfer in the scorpionfly *Panorpa cognata*: male variation, female condition and copulation duration. *J. EVOL. BIOL.* 16, 1196-1204.
- ENGQVIST, L. & SAUER, K.P. (2003b) Influence of nutrition on courtship and mating in the scorpionfly *Panorpa cognata* (Mecoptera, Insecta). *Ethology* 109, 911-928.
- FISHER, R.A. (1925) Statistical methods for research workers. Oliver & Boyd, Edinburgh.

- FISHER, R.A. (1930) The genetical theory of selection.
Clarendon Press, Oxford.
- FOCARDI, S. & TINELLI, A. (1996) A structural-equations model for the mating behaviour of bucks in a lek of fallow deer.
Ethology Ecology & Evolution 8, 413-426.
- FORT, C.H. (1931) Lo!
In: The Charles Fort Reader, Wilder Publications 2008.
Also available online: <http://www.resologist.net/loei.htm>.
- FRANKINO, W.A. & JULIANO, S.A. (1999) Costs of reproduction and geographic variation in the reproductive tactics of the mosquito *Aedes triseriatus*.
Oecologia 120, 59-68.
- GERHARDS, U., VON ZEDDELMANN, S. & SAUER, K.P. (1999) The scorpionfly *Panorpa germanica* (Mecoptera, Insecta): Mating system, sperm transfer and adaptive role of the notal organ.
Zoology 102(II), 27.
- GERHARDS, U. (1999) Paarungssystem und Spermienkonkurrenzmechanismus der Skorpionsfliege *Panorpa germanica* (Insecta, Mecoptera).
PhD Thesis, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Germany.
- GLESER, L.J. (1992) The importance of assessing measurement reliability in multivariate regression.
J. Am. Stat. Association 87(419), 696-707.
- GOMEZ, J.M. (2000) Phenotypic selection and response to selection in *Lobularia maritima*: Importance of direct and correlational components of natural selection.
J. Evol. Biol. 13, 689-699.
- GRACE, J.B. (2006) Structural equation modeling and natural systems.
Cambridge University Press.
- GRACE J.B. & PUGESEK, B.H. (1998) On the use of path analysis and related procedures for the investigation of ecological problems.
Am. Nat. 152(1), 151-159.
- GRELL, K.G. (1942) Der Genitalapparat von *Panorpa communis* L..
Zool. Jb. 67, 513-588.
- GROSS, M.R. (1996) Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes.
TREE 11(2), 92-98.
- GWYNNE, D.T. & SIMMONS, L.W. (1990) Experimental reversal of courtship roles in an insect.
Nature 346, 172-174.
- HEAD, M.L., HUNT, J., JENNIONS, M.D. & BROOKS, R. (2005) The indirect benefits of mating with attractive males outweigh the direct costs.
PLoS Biology 3(2): 289-294.
- HOBBS, N.T. & HILBORN, R. (2006) Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: A guide to self teaching.
Ecological Applications 16(1), 5-19.
- HOELZER, G.A. (1989) The good parent process of sexual selection.
Animal Behaviour 38, 1067-1078.
- HUMPHREYS, P. (1986) Causation in the social sciences: An overview.
Synthese 68, 1-12.
- HUNT, J., BUSSIÈRE, L.F., JENNIONS, M.D. & BROOKS, R. (2004) What is genetic quality?
Trends in Ecology and Evolution 19(6), 329-333.
- ISSIKI, S. (1933) Morphological studies on the Panorpidae of Japan and adjoining countries and comparison with American and European forms.
Jap. J. Zool. 4, 315-416.
- IWASA, Y., POMIANKOWSKY, A. & NEE, S. (1991) The evolution of costly mate preferences. II. The 'handicap principle'.
Evolution 45, 1431-1442.
- JENNIONS, M.D. & PETRIE, M. (1997) Variation in mate choice and mating preferences: A review of causes and consequences.
Biol. Rev. 72, 283-327.
- JENNIONS, M.D. & PETRIE, M. (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits.
Biol. Rev. 75, 21-64.

- JOHNSTONE, R.A., REYNOLDS, J.D. & DEUTSCH, J.C. (1996) Mutual mate choice and sex differences in choosiness.
Evolution 50(4), 1382-1391.
- JÖRESKOG, K.G. (1970) A general method for analysis of covariance structures.
Biometrika 57, 239-251.
- JÖRESKOG, K.G. (1973) A general method for estimating a linear structural equation system.
 In: Structural equation models in the social sciences.
 Goldberger, A.S. & Duncan, O.D. (eds.), 85-112, Academic Press, New York.
- JÖRESKOG, K.G. & SÖRBOM, D. (1996) LISREL 8: User's reference guide.
 SSI (Scientific Software International), Lincolnwood, IL, USA.
- KALTENBACH, A. (1978) Mecoptera.
Handb. Zool. 4, 1-111.
- KEELEY, J.E., BAER-KEELEY, M. & FOTHERINGHAM, C.J. (2005) Alien plant dynamics following fire in Mediterranean-climate California shrublands.
Ecological Applications 15(6), 2109-2125.
- KEESLING, J.W. (1972) Maximum likelihood approaches to causal analysis.
 Department of education, University of Chicago, Chicago.
- KELLOWAY, E.K. (1998) Using LISREL for structural equation modeling.
 SAGE Publications, Inc., Thousand Oaks, California, USA.
- KITANO, H. (2002) Systems Biology: A brief overview.
Science 295(5560), 1662-1664.
- KOCK, D., HARDT, C., EPPLER, J.T. & SAUER, K.P. (2006) Patterns of sperm use in the scorpionfly *Panorpa germanica* L. (Mecoptera: Panorpidae).
Behav. Ecol. Sociobiol.
- KOCK, D. & SAUER, K.P. (2008) Female mating frequency in a wild population of scorpionflies (*Panorpa germanica*, Panorpidae, Mecoptera).
J Zool Syst Evol Res 46(2): 137-142.
- KOKKO, H., BROOKS, R., JENNIONS, M.D. & MORLEY, J. (2003) The evolution of mate choice and mating biases.
Proc. R. Soc. Lond. B 270, 653-664.
- KOKKO, H. & JOHNSTONE, R.A. (2002) Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling.
Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357, 319-330.
- KOKKO, H. & MONAGHAN, P. (2001) Predicting the direction of sexual selection.
Ecol. Lett. 2, 247-255.
- KORFIATIS, K.J. & STAMOU, G.P. (1999) Habitat templates and the changing worldview of ecology.
Biology and Philosophy 14, 375-393.
- KRAAK, S.B.M. & BAKKER, T.C.M. (1998) Mutual mate choice in Sticklebacks: attractive males choose big females, which lay big eggs.
Animal Behaviour 56, 859-866.
- STONER, K.J.L. & JOERN, A. (2004) Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants.
Ecological Applications 14(5), 1306-1320.
- KULLMANN, H. & SAUER, K.P. (2005) Life histories and mating system aspects of two Caucasian scorpionfly species: *Panorpa similis* Esben-Petersen and *Panorpa connexa* Mac Lachlan.
Zoologischer Anzeiger 244, 1-9.
- LANDE, R. (1981) Models of speciation by sexual selection on polygenic traits.
PNAS 78, 3721-3725.
- LORENZ, K.Z. (1950) The comparative method in studying innate behaviour patterns.
Symp. Soc. Exp. Biol. 4, 221-268.
- LOW, B.S. (1978) Environmental uncertainty and the parental strategies of marsupials and placentals.
American Naturalist 112, 197-213.
- MARDIA, K.V. (1985) Mardia's test of multinormality.
 In: Kotz, S. & Johnson, N.L. (eds.). *Encyclopedia of statistical sciences* 5, 217-221,
 Wiley, New York.
- MARDIA, K.V. & FOSTER, K. (1983) Omnibus tests of multinormality based on skewness and kurtosis.
Communication in Statistics 12, 207-221.

- MAYNARD SMITH, J. (1991) Theories of sexual selection.
Trends Ecol Evol 6, 146-151.
- MAYR, E. (1988) Toward a new philosophy of biology.
Harvard University Press.
- MERCIER, L. (1915) Caractere sexuel secondaire chez les Panorpes: le role des glandes salivaires des males.
Arch. Zool. Exp. 55, 1.
- MISOF, B., ERPENBECK, D. & SAUER, K.P. (2000) Mitochondrial gene fragments suggest paraphyly of the genus *Panorpa* (Mecoptera, Panorpidae).
Molecular Phylogenetics and Evolution 17(1), 76-84.
- MITCHELL, R.J. (1992) Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling.
Functional Ecology 6, 123-129.
- MØLLER, A.P. & THORNHILL, R. (1998) Male parental care, differential investment by females andn sexual selection.
Anim. Behav. 55, 1507-1515.
- NELSON, E.J. (1936) A note on parsimony.
Philosophy of science 3 (1), 62-66.
- NESPOLO, R.F., ARIM, M. & BOZINOVIC, F. (2003) Body size as a latent variable in a structural equation model: thermal acclimation and energetics of the leaf-eared mouse.
J. of Exp. Biology 206, 2145-2157.
- NEWMAN, S.A. (2002) Developmental mechanisms: putting genes in their place.
J. Biosci. 27(2), 97-104.
- NICOLAKAKIS, N., SOL, D. & LEFEBVRE, L. (2003) Behavioural flexibility predicts species richness in birds, but not extinction risk.
Animal Behaviour 65, 445-452.
- NILES, H.E. (1922) Correlation, Causation and Wright's theory of "path coefficients".
Genetics 7, 258-273.
- NILES, H.E. (1923) The method of path coefficients: An answer to Wright.
Genetics 8, 256-260.
- NOLAN, D. (1997) Quantitative Parsimony.
British Journal of the Philosophy of Science 48, 329-343.
- PARKER, G.A. (1983) Mate quality and mating decisions.
In: Mate Choice. Bateson, P. (ed.), 141-166, Cambridge University Press.
- PAPINEAU, D. (1994) The virtues of randomization.
Brit. J. Phil. Sci. 45, 437-450.
- PARKER, G.A. (1990) Sperm competition games: raffles and roles.
Proc. R. Soc. Lond. B 242, 120-126.
- PARKER, G.A. (1998) Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base.
In: Sperm competition and sexual selection. Birkhead, T.R. & Moeller, A.P. (eds.), Academic Press CA, San Diego.
- POMIANKOWSKI, A (1987) The costs of choice in sexual selection.
J. theor. Biol. 128, 195-218.
- POPPER, K.R. (1969) Logik der Forschung.
J.C.B. Mohr (Paul Siebeck), Tübingen.
- PRICE, T.D., QVARNSTRÖM, A. & IRWIN, D.E. (2003) The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution.
Proc. R. Soc. Lond. B 270, 1433-1440.
- PROCTOR, H.C. (1991) Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation.
Anim. Behav. 42, 589-598.
- PUGESEK, B.H. (2003) Modeling a complex conceptual theory of population change in the Shiras moose: history and recasting as a structural equation model.
In: Pugesek, B.H., Tomer, A. & von Eye, A. (eds.) Structural equation modeling: Applications in ecological and evolutionary biology. Cambridge University Press.

- PUGESEK, B.H. & TOMER, A. (1995) Determination of selection gradients using multiple regression versus structural equation models (SEM). *Biom. J.* 37(4), 449-462.
- PUGESEK, B.H. & TOMER, A. (1996) The Bumpus house sparrow data: a reanalysis using structural equation models. *Evolutionary Ecology* 10, 387-404.
- PUGESEK, B.H., TOMER, A. & VON EYE, A. (2003) Structural equation modeling: Applications in ecological and evolutionary biology. Cambridge University Press.
- RATHMANN, A. & SAUER, K.P. (1999) Function of sex pheromones in the mating system of the scorpionfly *Panorpa germanica* L. (Mecoptera, Panorpidae). *Zoology* 102(II), 33.
- RATHMANN-SCHMITZ, A. (2000) Signalfunktion der Pheromone von Männchen im Paarungssystem der Skorpionsfliege *Panorpa germanica* L. (Mecoptera, Insecta). PhD Thesis, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Germany.
- REINHOLD, K. (2004) Modeling a version of the good-genes hypothesis: female choice of locally adapted males. *Organisms, Diversity & Evolution* 4, 157-163.
- SAUER, K.P. (1970) Zur Monotopbindung einheimischer Arten der Gattung *Panorpa* (Mecoptera) nach Untersuchungen im Freiland und im Laboratorium. *Zool. Jb. Syst.* 97, 201-284.
- SAUER, K.P. (1977) Die adaptive Bedeutung der genetischen Variabilität der photoperiodischen Reaktion von *Panorpa vulgaris*. Evolutionsökologische Untersuchungen zum Einfluß des Witterungs- und Tageslängenverlaufs auf die Generationenfolge der Skorpionsfliegen (Mecoptera, Panorpidae). *Zool. Jb. Syst.* 104, 489-538.
- SAUER, K.P. (1992) Morphologie und Evolution. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 85(2), 349-357.
- SAUER, K.P. (1996) Sexuelle Selektion und ökologische Differenzierung. *J. Zoo. Syst. Evol. Research* 34, 235-249.
- SAUER, K.P. (2002) Natürliche und sexuelle Selektion und die Evolution des Paarungssystems der Skorpionsfliegen. *LEOPOLDINA (R.3)* 47, 521-547.
- SAUER, K.P., EPPLER, C., OVER, I., LUBJUHN, T., SCHMIDT, A., GERKEN, T. & EPPLER, J.T. (1999) Molecular genetic analysis of remating frequencies and sperm competition in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Imhoff and Labram). *Behaviour* 136, 1107-1121.
- SAUER, K.P., & HENSLE, R. (1977) Reproduktive Isolation, ökologische Sonderung und morphologische Differenz der Zwillingarten *Panorpa communis* L. und *P. vulgaris* Imhoff und Labram (Insecta, Mecoptera). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch* 15, 169-207.
- SAUER, K.P., LUBJUHN, T., SINDERN, J., KULLMANN, H. & KURTZ, J. (1998) Mating system and sexual selection in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Mecoptera: Panorpidae). *Naturwissenschaften* 85, 219-228.
- SAUER, K.P., RIEBEL, W. & BOCKWINKEL, G. (1990) Einfluss von Reihenfolge und Kopulationsdauer der Männchen von *Panorpa vulgaris* (Mecoptera) auf die Vaterschaft. *Verh Dtsch Zool Ges* 83, 656-657.
- SAUER, K.P., SINDERN, J. & KALL, N. (1997) Nutritional status of males and sperm transfer in the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Mecoptera: Panorpidae). *Entomol. Gener.* 21(3), 189-204.
- SAUER, U., HEINEMANN, M. & ZAMBONI, N. (2007) Getting closer to the whole picture. *Science* 316(5824), 550-551.
- SCHAUBROECK, J. (1990) Investigating reciprocal causation in organizational behavior research. *J. of organizational Behavior* 11, 17-28.
- SCHEINER, S.M., MITCHELL, R.J. & CALLAHAN, H.S. (2000) Using path analysis to measure natural selection. *J. Evol. Biol.* 13, 423-433.

- SCHOLES, E. (2008) Structure and composition of the courtship phenotype in the bird of paradise *Parotia lawesii* (Aves: Paradisaeidae).
Zoology 111, 260-278.
- SCHWENK, K., PADILLA, D.K., BAKKEN, G.S. & FULL, R.J. (2009) Grand challenges in organismal biology.
Integrative and Comparative Biology 49(1), 7-14.
- SHINE, R. (1996) Life-history evolution in Australian snakes: a path analysis.
Oecologia 107, 484-489.
- SHIPLEY, B. (1999) Testing causal explanations in organismal biology: causation, correlation and structural equation modeling.
OIKOS 86(2), 374-382.
- SHIPLEY, B. (2000a) Cause and Correlation in biology.
Cambridge University Press.
- SHIPLEY, B. (2000b) A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs.
Structural Equation Modeling 7(2), 206-218.
- SHIPLEY, B. (2002) Start and stop rules for exploratory path analysis.
Structural Equation Modeling 9(4), 554-561.
- SHIPLEY, B. (2003) Testing recursive path models with correlated errors using d-separation.
Structural Equation Modeling 10(2), 214-221.
- SHIPLEY, B. (2004) Analysing the allometry of multiple interacting traits.
Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 6(4), 235-241.
- SIEGMUND, B.W. (2003) Der fitnessbeeinflussende Wert der Hochzeitsgeschenke bei der Skorpionsfliege *Panorpa germanica* (Mecoptera: Insecta).
PhD Thesis, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Germany.
- SIMMONS, L.W., BEESLEY, L., LINDHJEM, P., NEWBOUND, D., NORRIS, J. & WAYNE, A. (1999) Nuptial feeding by male bushcrickets: an indicator of male quality?
Behavioral Ecology 10(3), 263-269.
- SIMMONS, L.W. & PARKER, G.A. (1989) Nuptial feeding in insects: Mating effort versus paternal investment.
Ethology 81, 332-343.
- SINDERN, J. (1996) Einfluß der Nahrungsdichte auf die Lebensgeschichte und Fitness von Individuen der Skorpionsfliege *Panorpa vulgaris*.
PhD Thesis, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Germany.
- SINDERN, J., KULLMANN, H., FLECK, S. & SAUER, K.P. (1994) Does „male choice“ exist in the scorpionfly *Panorpa vulgaris*?
Verh Dtsch Zool Ges 87 1:58.
- SINDERN, J., KULLMANN, H. & SAUER, K.P. (1995) Evidence for mate choice in both sexes in the scorpionfly *Panorpa vulgaris*.
Verh Dtsch Zool Ges 88 1:52.
- SOBER, E. (1990) Let's razor Ockham's razor.
In: Knowles, D. (ed.) Explanation and its limits, Royal Institute of Philosophy Supplementary 27, 73-94. Cambridge University Press.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1995) Biometry.
W.H. Freeman and Company, New York.
- SOL, D., TIMMERMANS, S. & LEFEBVRE, L. (2002) Behavioural flexibility and invasion success in birds.
Animal Behaviour 63, 495-502.
- STEARNS, S.C. (1977) The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data.
Ann. Rev. Ecol. Syst. 8, 145-171.
- STEARNS, S.C. (1992) The evolution of life histories.
Oxford University Press.
- STEARNS, S.C. (2000) Life history evolution: successes, limitations, and prospects.
Naturwissenschaften 87, 476-486.
- STEIGER, J.H. (1990) Structural model evaluation and modification: an interval estimation approach.
Multivariate Behavioral Research 25, 173-180.
- STEINER, P. (1930) Studien an *Panorpa communis* L..
Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere 17, 1-67.

- SVENSSON, E., SINERVO, B. & COMENDANT, T. (2001) Condition, Genotype-by-environment interaction, and correlational selection in Lizard life-history morphs. *Evolution* 55(10), 2053-2069.
- THORNHILL, R. (1973) The morphology and histology of new sex pheromone glands in male scorpionflies *Panorpa* and *Brachypanorpa* (Mecoptera: Panorpidae and Panorpididae). *Great Lakes Entomol.* 6, 47-55.
- THORNHILL, R. (1981) *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae scorpionflies: Systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12, 355-386.
- THORNHILL, R. (1979) Male pair-formation pheromones in *Panorpa* scorpionflies. *Environ. Entomol.* 8, 886-888.
- THORNHILL, R. (1983) Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist* 122, 765-788.
- THORNHILL, R. (1984) Alternative female choice tactics in the scorpionfly *Hylobittacus apicalis* (Mecoptera) and their implications. *Amer. Zool.* 24, 367-383.
- THORNHILL, R. & SAUER, K.P. (1991) The notal organ of the scorpionfly (*Panorpa vulgaris*): an adaptation to coerce mating duration. *Behav. Ecol.* 2, 156-164.
- THORNHILL, R. & SAUER, K.P. (1992) Genetic sire effects on the fighting ability of sons and daughters and mating success of sons in a scorpionfly. *Anim. Behav.* 43, 255-264.
- THORNHILL, R. (1992) Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese scorpionfly (*Panorpa japonica*: Mecoptera). *Behav. Ecol.* 3, 277-283.
- TINBERGEN, N. (1950) The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 4, 305-312.
- TINBERGEN, N. (1952) "Derived" activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. *Q. Rev. Biol.* 27, 1-32.
- TRIVERS, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell (ed.) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Publishing Company, Chicago.
- URBACH, P. (1985) Randomization and the design of experiments. *Philosophy of Science* 52, 256-273.
- VAHED, K. (1998) The function of nuptial gift feeding in insects: a review of empirical studies. *Biol. Rev.* 73, 43-78.
- WAGNER, G.P., PAVLICEV, M. & CHEVERUD, J.M. (2007) The road to modularity. *Nature* 445, 921-931.
- WAKE, M.H. (2008) Integrative Biology: Science for the 21st century. *BioScience* 58(4), 349-353.
- WARD, P.I. (2000) Cryptic female choice in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (L.). *Evolution* 54(5), 1680-1686.
- WARNER, R.R., SHAPIRO, D.Y., MARCANATO, A. & PETERSEN, C.W. (1995) Sexual conflict: males with highest mating success convey the lowest fertilization benefits to females. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262, 135-139.
- WCISLO, W.T. (1989) Behavioral environments and evolutionary change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20, 137-169.
- WEATHERHEAD, P.J. & ROBERTSON, R.J. (1979) Offspring quality and the polygyny threshold: "The sexy son hypothesis". *Am. Nat.* 113, 201-208.
- WEDELL, N., GAGE, M.J.G. & PARKER, G.A. (2002) Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology and Evolution* 17(7), 313-320.
- WESTNEAT, D.F. (2006) No evidence of current sexual selection on sexually dimorphic traits in a bird with high variance in mating success. *The American Naturalist* 167(6), E172-E189.

- WIDEMO, F. & SÆTHER, S.A. (1999) Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences.
TREE 14(1), 26-31.
- WILEY, D.E. (1973) The identification problem for structural equation models with unmeasured variables.
In: Goldberger, A.S. & Duncan, O.D. (eds.). *Structural equation models in the social sciences*.
Academic Press, New York, 69-83.
- WILLMANN, R. (1977) Zur Phylogenie der Panorpiden Europas (Insecta, Mecoptera).
Z. zool. Sys. Evolut.-forsch. 15, 208-231.
- WINTHER, R.G. (2001) Varieties of modules: Kinds, levels, origins and behaviours.
J. of exp. Zoology (Mol Dev Evol) 291, 116-129.
- WINTHER, R.G. (2008) Systemic Darwinism.
PNAS 105 (33), 11833-11838.
- WRIGHT, S. (1920) The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea-pigs.
PNAS 6, 320-332.
- WRIGHT, S. (1921) Correlation and causation.
Journal of agricultural research 20(7), 557-585.
- WRIGHT, S. (1923) The theory of path coefficients: A reply to Niles's criticism.
Genetics 8, 239-255.
- WRIGHT, S. (1934) The method of path coefficients.
The Annals of Mathematical Statistics, 5(3), 161-215.
- WRIGHT, S. (1954) The interpretation of multivariate systems.
In: O. Kempthorne et al. (eds.), *Statistics and Mathematics in biology*.
Iowa State College Press, Ames.
- WRIGHT, S. (1960) The treatment of reciprocal interaction, with or without lag, in path analysis.
Biometrics 16(3), 423-445.
- ZAHAVI, A. (1975) Mate selection – a selection for a handicap.
J. theor. Biol. 53, 205-214.

B

LISREL Syntax – LISREL Syntax

Unconstrained Model with Total Male Investment

Uneingeschränktes Modell mit Gesamtinvestition der Männchen

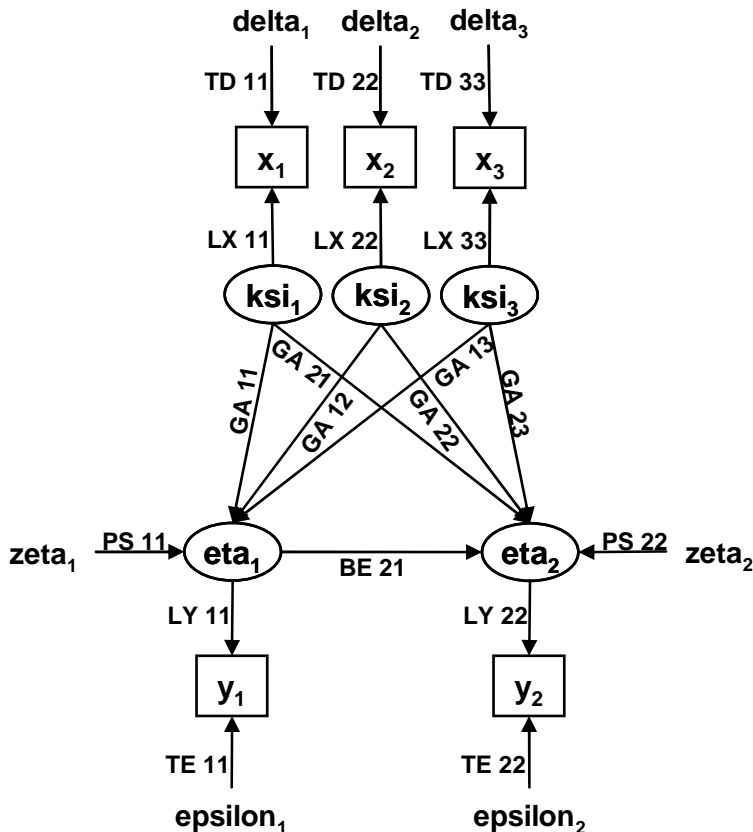


Figure A.1: LISREL notation

x_i , y_i = indicator variables (measured)

ksi_i = independent latent variables

PH_{ij} = elements of the covariance matrix of ksi

eta_i = dependent latent variables

delta_i , epsilon_i = measurement error

TE_{ij} = elements of the covariance matrix of epsilon

TD_{ij} = elements of the covariance matrix of delta

LX = coefficients relating x to ksi

LY = coefficients relating y to eta

zeta_i = latent errors in equations

PS_{ij} = elements of the covariance matrix of zeta

BE = coefficient matrix for latent dependent variables

GA = coefficient matrix for latent independent variables

(from BOLLEN 1989, modified).

```
!title line
TI Mate choice P. alpina: unconstraint, total male investment, first group =
HNHN
!data line: N = number, 7 items, 20 objects (sample size), 6 groups
DA NI=7 NO=20 NG=6
!import of covariance matrix
CM=HNHN.COV
!import of asymptotic covariance matrix (implements Robust Maximum Likelihood
!estimation)
AC=HNHN.ACM
!model specification: all matrices FU = full or SY = symmetric and FI = fixed
!(all elements = 0), N = number, E = eta, K = ksi, MA = matrix to be used for
!estimation, KM = product moment correlations
MO NE=2 NY=2 BE=FU,FI LY=FU,FI TE=SY,FI PS=SY,FI NK=3 NX=3 GA=FU,FI LX=FU,FI
TD=SY,FI PH=SY,FI
!label eta (etal = volume, eta2 = duration)
LE
volume duration
!label ksi (ksil = male condition, ksi2 = female condition, ksi3 = female age)
LK
male female ageF
```



```

!parameter specification, FR = free (i.e. defines parameters to be estimated
!because all parameters set to 0.0 in model line),
!first number refers to group, second and third defines position in matrix
!all LY fixed to 1.0
FR LY 1 1 1 LY 1 2 2
VA 1.0 LY 1 1 1 LY 1 2 2
FI LY 1 1 1 LY 1 2 2
!measurement error fixed to 0.0
FR TE 1 1 1 TE 1 2 2
VA 0.0 TE 1 1 1 TE 1 2 2
FI TE 1 1 1 TE 1 2 2
!estimate latent errors in equations
FR PS 1 1 1 PS 1 2 2
!all LX fixed to 1.0
FR LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
VA 1.0 LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
FI LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
!measurement errors fixed to 0.0
FR TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
VA 0.0 TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
FI TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
!estimate variance of ksi
FR PH 1 1 1 PH 1 2 2 PH 1 3 3
!relationship male condition -> volume
FR GA 1 1 1
!relationship female condition -> volume
FR GA 1 1 2
!relationship female age -> volume
FR GA 1 1 3
!relationship male condition -> copulation duration
FR GA 1 2 1
!relationship female condition -> copulation duration
FR GA 1 2 2
!relationship female age -> copulation duration
FR GA 1 2 3
!relationship volume -> copulation duration
FR BE 1 2 1
!output line: ME = method of estimation, RML = Robust Maximum Likelihood
!estimation, 5000 iterations max., TV = print t-values, RS = print residuals and
!corresponding plots and fitted matrix
OU ME=RML IT=5000 TV RS
!same procedure for second group
TI HNLN
DA NI=7 NO=17 NG=6
CM=HNLN.COV
AC=HNLN.ACM
MO NE=2 NY=2 BE=FU,FI LY=FU,FI TE=SY,FI PS=SY,FI NK=3 NX=3 GA=FU,FI LX=FU,FI
TD=SY,FI PH=SY,FI
LE
volume duration
LK
male female ageF
FR LY 2 1 1 LY 2 2 2
VA 1.0 LY 2 1 1 LY 2 2 2
FI LY 2 1 1 LY 2 2 2
FR TE 2 1 1 TE 2 2 2
VA 0.0 TE 2 1 1 TE 2 2 2
FI TE 2 1 1 TE 2 2 2
FR PS 2 1 1 PS 2 2 2
FR LX 2 1 1 LX 2 2 2 LX 2 3 3
VA 1.0 LX 2 1 1 LX 2 2 2 LX 2 3 3
FI LX 2 1 1 LX 2 2 2 LX 2 3 3
FR TD 2 1 1 TD 2 2 2 TD 2 3 3
VA 0.0 TD 2 1 1 TD 2 2 2 TD 2 3 3

```

```

FI TD 2 1 1 TD 2 2 2 TD 2 3 3
FR PH 2 1 1 PH 2 2 2 PH 2 3 3
!correlation between female condition and age included in this group
FR PH 2 2 3
FR GA 2 1 1
FR GA 2 1 2
FR GA 2 1 3
FR GA 2 2 1
FR GA 2 2 2
FR GA 2 2 3
FR BE 2 2 1
OU ME=ML IT=5000 TV RS
!third group
TI MNHN
DA NI=7 NO=19 NG=6
CM=MNHN.COV
AC=MNHN.ACM
MO NE=2 NY=2 BE=FU,FI LY=FU,FI TE=SY,FI PS=SY,FI NK=3 NX=3 GA=FU,FI LX=FU,FI
TD=SY,FI PH=SY,FI
LE
volume duration
LK
male female ageF
FR LY 3 1 1 LY 3 2 2
VA 1.0 LY 3 1 1 LY 3 2 2
FI LY 3 1 1 LY 3 2 2
FR TE 3 1 1 TE 3 2 2
VA 0.0 TE 3 1 1 TE 3 2 2
FI TE 3 1 1 TE 3 2 2
FR PS 3 1 1 PS 3 2 2
FR LX 3 1 1 LX 3 2 2 LX 3 3 3
VA 1.0 LX 3 1 1 LX 3 2 2 LX 3 3 3
FI LX 3 1 1 LX 3 2 2 LX 3 3 3
FR TD 3 1 1 TD 3 2 2 TD 3 3 3
VA 0.0 TD 3 1 1 TD 3 2 2 TD 3 3 3
FI TD 3 1 1 TD 3 2 2 TD 3 3 3
FR PH 3 1 1 PH 3 2 2 PH 3 3 3
FR GA 3 1 1
FR GA 3 1 2
FR GA 3 1 3
FR GA 3 2 1
FR GA 3 2 2
FR GA 3 2 3
FR BE 3 2 1
OU ME=ML IT=5000 TV RS
!fourth group
TI MNLN
DA NI=7 NO=18 NG=6
CM=MNLN.COV
AC=MNLN.ACM
MO NE=2 NY=2 BE=FU,FI LY=FU,FI TE=SY,FI PS=SY,FI NK=3 NX=3 GA=FU,FI LX=FU,FI
TD=SY,FI PH=SY,FI
LE
volume duration
LK
male female ageF
FR LY 4 1 1 LY 4 2 2
VA 1.0 LY 4 1 1 LY 4 2 2
FI LY 4 1 1 LY 4 2 2
FR TE 4 1 1 TE 4 2 2
VA 0.0 TE 4 1 1 TE 4 2 2
FI TE 4 1 1 TE 4 2 2
FR PS 4 1 1 PS 4 2 2
FR LX 4 1 1 LX 4 2 2 LX 4 3 3

```

```

VA 1.0 LX 4 1 1 LX 4 2 2 LX 4 3 3
FI LX 4 1 1 LX 4 2 2 LX 4 3 3
FR TD 4 1 1 TD 4 2 2 TD 4 3 3
VA 0.0 TD 4 1 1 TD 4 2 2 TD 4 3 3
FI TD 4 1 1 TD 4 2 2 TD 4 3 3
FR PH 4 1 1 PH 4 2 2 PH 4 3 3
!correlation between female condition and age included in this group
FR PH 4 2 3
FR GA 4 1 1
FR GA 4 1 2
FR GA 4 1 3
FR GA 4 2 1
FR GA 4 2 2
FR GA 4 2 3
FR BE 4 2 1
OU ME=ML IT=5000 TV RS
!fifth group
TI LNHN
DA NI=7 NO=18 NG=6
CM=LNHN.COV
AC=LNHN.ACM
MO NE=2 NY=2 BE=FU,FI LY=FU,FI TE=SY,FI PS=SY,FI NK=3 NX=3 GA=FU,FI LX=FU,FI
TD=SY,FI PH=SY,FI
LE
volume duration
LK
male female ageF
FR LY 5 1 1 LY 5 2 2
VA 1.0 LY 5 1 1 LY 5 2 2
FI LY 5 1 1 LY 5 2 2
FR TE 5 1 1 TE 5 2 2
VA 0.0 TE 5 1 1 TE 5 2 2
FI TE 5 1 1 TE 5 2 2
FR PS 5 1 1 PS 5 2 2
FR LX 5 1 1 LX 5 2 2 LX 5 3 3
VA 1.0 LX 5 1 1 LX 5 2 2 LX 5 3 3
FI LX 5 1 1 LX 5 2 2 LX 5 3 3
FR TD 5 1 1 TD 5 2 2 TD 5 3 3
VA 0.0 TD 5 1 1 TD 5 2 2 TD 5 3 3
FI TD 5 1 1 TD 5 2 2 TD 5 3 3
FR PH 5 1 1 PH 5 2 2 PH 5 3 3
!correlation between female condition and age included in this group
FR PH 5 2 3
FR GA 5 1 1
FR GA 5 1 2
FR GA 5 1 3
FR GA 5 2 1
FR GA 5 2 2
FR GA 5 2 3
FR BE 5 2 1
OU ME=ML IT=5000 TV RS
!sixth group
TI LNLN
DA NI=7 NO=16 NG=6
CM=LNLN.COV
AC=LNLN.ACM
MO NE=2 NY=2 BE=FU,FI LY=FU,FI TE=SY,FI PS=SY,FI NK=3 NX=3 GA=FU,FI LX=FU,FI
TD=SY,FI PH=SY,FI
LE
volume duration
LK
male female ageF
FR LY 6 1 1 LY 6 2 2
VA 1.0 LY 6 1 1 LY 6 2 2

```

```

FI LY 6 1 1 LY 6 2 2
FR TE 6 1 1 TE 6 2 2
VA 0.0 TE 6 1 1 TE 6 2 2
FI TE 6 1 1 TE 6 2 2
FR PS 6 1 1 PS 6 2 2
FR LX 6 1 1 LX 6 2 2 LX 6 3 3
VA 1.0 LX 6 1 1 LX 6 2 2 LX 6 3 3
FI LX 6 1 1 LX 6 2 2 LX 6 3 3
FR TD 6 1 1 TD 6 2 2 TD 6 3 3
VA 0.0 TD 6 1 1 TD 6 2 2 TD 6 3 3
FI TD 6 1 1 TD 6 2 2 TD 6 3 3
FR PH 6 1 1 PH 6 2 2 PH 6 3 3
!correlation between male condition and female condition included in this group
FR PH 6 1 2
FR GA 6 1 1
FR GA 6 1 2
FR GA 6 1 3
FR GA 6 2 1
FR GA 6 2 2
FR GA 6 2 3
FR BE 6 2 1
OU ME=ML IT=5000 TV RS

```

Fully constrained Model (Total Male Investment)

Maximal eingeschränktes Modell (Gesamtinvestition der Männchen)

```

!model specification see above

!parameter specification
FR LY 1 1 1 LY 1 2 2
VA 1.0 LY 1 1 1 LY 1 2 2
FI LY 1 1 1 LY 1 2 2
FR TE 1 1 1 TE 1 2 2
VA 0.0 TE 1 1 1 TE 1 2 2
FI TE 1 1 1 TE 1 2 2
FR PS 1 1 1 PS 1 2 2
FR LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
VA 1.0 LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
FI LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
FR TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
VA 0.0 TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
FI TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
FR PH 1 1 1 PH 1 2 2 PH 1 3 3
!exclamation mark sets commands off, coefficients then fixed to 0.0
!relationships male and female condition -> volume = 0
!FR GA 1 1 1
!FR GA 1 1 2
!relationship female age -> volume estimated
FR GA 1 1 3
!relationships male and female condition -> copulation duration estimated
FR GA 1 2 1
FR GA 1 2 2
!relationship female age -> copulation duration estimated
FR GA 1 2 3
!relationship volume -> copulation duration
FR BE 1 2 1

```

```

OU ME=ML IT=5000 TV RS
.
.
.
!same for all groups
.
.
.
OU ME=ML IT=5000 TV RS

```

Model A

Modell A

```

!HNHN
.
.
.
FR GA 1 1 1
!FR GA 1 1 2
FR GA 1 1 3
FR GA 1 2 1
FR GA 1 2 2
FR GA 1 2 3
FR BE 1 2 1
.
.
.
!HNLN
.
.
.
!FR GA 2 1 1
FR GA 2 1 2
FR GA 2 1 3
FR GA 2 2 1
FR GA 2 2 2
FR GA 2 2 3
FR BE 2 2 1
.
.
.
!MNHN
.
.
.
FR GA 3 1 1
!FR GA 3 1 2
FR GA 3 1 3
FR GA 3 2 1
FR GA 3 2 2
FR GA 3 2 3
FR BE 3 2 1
.
.
.

```

```

!MNLN
.
.
.
FR GA 4 1 1
!FR GA 4 1 2
FR GA 4 1 3
FR GA 4 2 1
FR GA 4 2 2
FR GA 4 2 3
FR BE 4 2 1
.
.
.
!LNHN
.
.
.
FR GA 5 1 1
!FR GA 5 1 2
FR GA 5 1 3
FR GA 5 2 1
FR GA 5 2 2
FR GA 5 2 3
FR BE 5 2 1
.
.
.
!LNLN
.
.
.
FR GA 6 1 1
!FR GA 6 1 2
FR GA 6 1 3
FR GA 6 2 1
FR GA 6 2 2
FR GA 6 2 3
FR BE 6 2 1

```

```
OU ME=ML IT=5000 TV WP RS
```

Model B

Modell B

```

!HNHN
.
.
.
FR GA 1 1 1
!FR GA 1 1 2
FR GA 1 1 3
FR GA 1 2 1
FR GA 1 2 2
FR GA 1 2 3
FR BE 1 2 1

```

```
.  
. .  
. .  
!HNLN  
. .  
. .  
FR GA 2 1 1  
!FR GA 2 1 2  
FR GA 2 1 3  
FR GA 2 2 1  
FR GA 2 2 2  
FR GA 2 2 3  
FR BE 2 2 1  
. .  
. .  
!MNHN  
. .  
. .  
FR GA 3 1 1  
!FR GA 3 1 2  
FR GA 3 1 3  
FR GA 3 2 1  
FR GA 3 2 2  
FR GA 3 2 3  
FR BE 3 2 1  
. .  
. .  
!MNLN  
. .  
. .  
!FR GA 4 1 1  
FR GA 4 1 2  
FR GA 4 1 3  
FR GA 4 2 1  
FR GA 4 2 2  
FR GA 4 2 3  
FR BE 4 2 1  
. .  
. .  
!LNHN  
. .  
. .  
FR GA 5 1 1  
!FR GA 5 1 2  
FR GA 5 1 3  
FR GA 5 2 1  
FR GA 5 2 2  
FR GA 5 2 3  
FR BE 5 2 1  
. .  
. .  
!LNLN  
. .  
. .
```

```

!FR GA 6 1 1
FR GA 6 1 2
FR GA 6 1 3
FR GA 6 2 1
FR GA 6 2 2
FR GA 6 2 3
FR BE 6 2 1

```

```
OU ME=ML IT=5000 TV RS
```

Model C

Modell C

```

!HNHN
.
.
.
FR GA 1 1 1
!FR GA 1 1 2
FR GA 1 1 3
FR GA 1 2 1
FR GA 1 2 2
FR GA 1 2 3
FR BE 1 2 1
.
.
.
!HNLN
.
.
.
FR GA 2 1 1
!FR GA 2 1 2
FR GA 2 1 3
FR GA 2 2 1
FR GA 2 2 2
FR GA 2 2 3
FR BE 2 2 1
.
.
.
!MNHN
.
.
.
FR GA 3 1 1
!FR GA 3 1 2
FR GA 3 1 3
FR GA 3 2 1
FR GA 3 2 2
FR GA 3 2 3
FR BE 3 2 1
.
.
.

```



```

!MNLN
.
.
.
!FR GA 4 1 1
FR GA 4 1 2
FR GA 4 1 3
FR GA 4 2 1
FR GA 4 2 2
FR GA 4 2 3
FR BE 4 2 1
.
.
.
!LNHN
.
.
.
FR GA 5 1 1
!FR GA 5 1 2
FR GA 5 1 3
FR GA 5 2 1
FR GA 5 2 2
FR GA 5 2 3
FR BE 5 2 1
.
.
.
!LNLN
.
.
.
FR GA 6 1 1
!FR GA 6 1 2
FR GA 6 1 3
FR GA 6 2 1
FR GA 6 2 2
FR GA 6 2 3
FR BE 6 2 1

OU ME=ML IT=5000 TV RS

```

Unconstrained Model with Split Male Investment

Uneingeschränktes Modell mit geteilter Investition der Männchen

```

!HNHN
DA NI=6 NO=20 NG=6
CM=HNHN_split.COV
AC=HNHN_split.ACM
MO NE=3 NY=3 BE=FU,FI LY=FU,FI TE=SY,FI PS=SY,FI NK=3 NX=3 GA=FU,FI LX=FU,FI
TD=SY,FI PH=SY,FI
!etal = volume 1st sal. mass, eta2 = volume subsequent sal. masses, eta3 =
!duration
LE
!SM subSM duration
!ksil = male condition, ksi2 = female condition, ksi3 = female age
LK
male female ageF
FR LY 1 1 1 LY 1 2 2 LY 1 3 3

```

```

VA 1.0 LY 1 1 1 LY 1 2 2 LY 1 3 3
FI LY 1 1 1 LY 1 2 2 LY 1 3 3
FR TE 1 1 1 TE 1 2 2 TE 1 3 3
VA 0.0 TE 1 1 1 TE 1 2 2 TE 1 3 3
FI TE 1 1 1 TE 1 2 2 TE 1 3 3
FR PS 1 1 1 PS 1 2 2 PS 1 3 3
FR LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
VA 1.0 LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
FI LX 1 1 1 LX 1 2 2 LX 1 3 3
FR TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
VA 0.0 TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
FI TD 1 1 1 TD 1 2 2 TD 1 3 3
FR PH 1 1 1 PH 1 2 2 PH 1 3 3
!male condition -> 1st sal. mass
FR GA 1 1 1
!female condition -> 1st sal. mass
FR GA 1 1 2
!male condition -> subsequent sal. masses
FR GA 1 2 1
!female condition -> subsequent sal. masses
FR GA 1 2 2
!female age -> 1st sal. mass
FR GA 1 1 3
!female age -> subsequent sal. Masses
FR GA 1 2 3
!male condition -> copulation duration
FR GA 1 3 1
!female condition -> copulation duration
FR GA 1 3 2
!female age -> copulation duration
FR GA 1 3 3
!1st sal. Mass -> copulation duration
FR BE 1 3 1
!subsequent sal. masses -> copulation duration
FR BE 1 3 2
OU ME=ML IT=5000 TV RS
!HNLN
DA NI=6 NO=17 NG=6
.
.
.
FR PH 2 2 3
.
.
.
!MNHN
DA NI=6 NO=19 NG=6
.
.
.
!MNLN
DA NI=6 NO=18 NG=6
.
.
.
FR PH 4 2 3
.
.
.
!LNHN
DA NI=6 NO=18 NG=6
.
.
.

```

```
!LNLN
DA NI=6 NO=16 NG=6
.
.
.
FR PH 6 1 2
.
.
.
OU ME=ML IT=5000 TV RS
```

C

Matlab Syntax – Matlab Syntax

Test on Multivariate Kurtosis

Test auf multivariate Kurtosis

```

%filename
FILENAME = 'D:\Biologie\Experimente\LNLN_untrans_3.csv';

%import data into data matrix
data = csvread(FILENAME);

%initialise variables
sum = 0;
tmp = size(data);
N = tmp(1,1);
P = tmp(1,2);
clear('tmp');

%formulas
%compute sum
for i = 1 :N
    sum = sum + ((transpose(transpose(data(i,:))-
    SampleMeans(data))*inv(cov(data))*(transpose(data(i,:))-SampleMeans(data)))^2);
end

%compute remaining formulas
b2p = 1/N * sum

eb2p = ((N-1)* P * (P+2))/(N+1);

varb2p = 8*P*(P+2)*(N^(-1));

stndb2p = (b2p - eb2p)/ (sqrt(varb2p));

f1 = 6+sqrt(8*P*(P+2)*((P+8)^(-2)))*sqrt(N)*
(sqrt(0.5*P*(P+2))*((P+8)^(-1))*sqrt(N)+
sqrt(1+0.5*P*(P+2)*((P+8)^(-2))*N));

wb2p = 3*sqrt(f1/2)*(1-(2/(9*f1))-(((1-2/f1)/
(1+stndb2p*sqrt(2/(f1-4))))^(1/3)));

wb2p

```

Test on Multivariate Skewness

Test auf multivariate Schiefe

```

%filename
FILENAME = 'D:\Biologie\Experimente\LNLN_untrans_3.csv';

%import data into data matrix
data = csvread(FILENAME);

%initialise variables
sum = 0;
tmp = size(data);
N = tmp(1,1);
P = tmp(1,2);
clear('tmp');

%formulas
%compute sum
for i = 1 : N
    for j = 1 : N
        sum = sum + ((transpose(transpose(data(i,:))-
            SampleMeans(data))*inv(cov(data))*(transpose(data(j,:))-
            SampleMeans(data)))^3);
    end
end

%compute remaining formulas
b1p = (1/(N^2))*sum;

wb1p=((12*P*(P+1)*(P+2))^(-1/2))*
(((27*N*(P^2)*((P+1)^2)*((P+2)^2)*b1p)^(1/3))-3*P*(P+1)*(P+2)+4);

b1p

wb1p

```

D

Acknowledgements – Danksagung

Ich danke Prof. K.P. Sauer und Prof. W. Alt für die geduldige Betreuung dieser Arbeit, außerdem meinen Kollegen Leif Engqvist, Merle Missoweit, Andreas Vermeulen, Martina Grein u.v.a. für Anregungen und Diskussionsbereitschaft.

Julia Leven sei gedankt für die Hilfe bei der Zucht der Versuchstiere und bei der Versuchsdurchführung.

Ich danke auch Monika Schmied, Dr. C. Rietz, Arne Erpenbach, Tankred Bornemann, Inge und Reiner Bornemann, Adrian Bromhead und Jens Hauslage für Unterstützung verschiedenster Art, die diese Arbeit zu dem gemacht hat, was sie jetzt ist.