

**Wissenschaftliche Hausarbeit**  
**zur Ersten Staatsprüfung für das Lehramt an**  
**Gymnasien**

Im Fach: Biologie

Thema: **Das duftgesteuerte Verhalten des  
Tabakswärmers bei der Nahrungssuche**

vorgelegt von: Pia Kortum, geb. Handrich  
geb. am 17.04.1990 in Zerbst

Erfurt, den 1. August 2014

Gutachter:

Dr. Markus Knaden

Prof. Dr. Frank H. Hellwig

# Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis.....	4
Tabellenverzeichnis .....	4
Abkürzungsverzeichnis .....	5
<b>1 Einleitung .....</b>	<b>7</b>
<b>2 Theoretische Grundlagen .....</b>	<b>8</b>
2.1 Geruchswahrnehmung bei Insekten .....	8
2.2 Verhaltensstimuli .....	14
2.3 Untersuchungsobjekte im Fokus.....	16
<b>3 Material und Methoden .....</b>	<b>20</b>
3.1 Aufzucht und Haltung der verwendeten Tiere .....	20
3.2 Aufzucht und Haltung der verwendeten Pflanzen .....	22
3.3 Gewinnung der Düfte .....	23
3.4 Beschreibung der verschiedenen Experimentieranordnungen .....	25
3.5 Beschreibung der beobachteten Verhaltensweisen .....	26
3.6 Windtunnel .....	26
3.7 Datenerhebung und statistische Auswertung .....	28
<b>4 Ergebnisse .....</b>	<b>30</b>
4.1 <i>Datura wrightii</i> mit <i>Lema daturaphila</i> .....	30
4.2 <i>Datura wrightii</i> Blindversuch .....	32
4.3 <i>Datura wrightii</i> mit Hexansäure $1 \cdot 10^{-4}$ .....	32
4.4 <i>Datura wrightii</i> mit Hexansäure $1 \cdot 10^{-3}$ .....	34
4.5 <i>Nicotiana glauca</i> mit Essigsäure.....	34
<b>5 Diskussion .....</b>	<b>38</b>
<b>6 Literaturverzeichnis.....</b>	<b>38</b>
Anhang .....	46
Selbstständigkeitserklärung.....	56
Danksagung .....	57

## Abbildungsverzeichnis

Abb. 1:	Schematischer Aufbau Basikonische Sensille	10
Abb. 2:	Strukturen und Verbindungen des olfaktorischen Systems bei <i>Manduca</i>	13
Abb. 3:	Foto <i>Manduca sexta</i>	17
Abb. 4:	Foto <i>Lema daturaphila</i>	18
Abb. 5:	Foto Fraßbild an <i>Datura</i> -Pflanze	18
Abb. 6:	Foto <i>Datura wrightii</i>	19
Abb. 7:	Foto <i>Nicotiana alata</i>	20
Abb. 8:	Foto Netzkäfige	22
Abb. 9:	Schematische Skizze Windtunnel	23
Abb. 10:	Strukturformel Hexansäure	24
Abb. 11:	Strukturformel Ethansäure (Essigsäure)	24
Abb. 12:	Foto Glaszylinder	24
Abb. 13:	Foto Glaskasten	24
Abb. 14:	Foto Windtunnel	27
Abb. 15:	Grafik Lichtverhältnisse im Windtunnel	27
Abb. 16:	Grafik <i>Datura</i> -Käfer-Versuch Direktflüge im Vergleich	30
Abb. 17:	Grafik <i>Datura</i> -Käfer-Versuch Zeit an der Duftquelle	31
Abb. 18:	Grafik <i>Datura</i> -Hexansäure-Versuch Erste Auswahlentscheidung	33
Abb. 19:	Grafik <i>Datura</i> -Hexansäure-Versuch Zeit an der Duftquelle	33
Abb. 20:	Grafik <i>Nicotiana</i> -Essigsäure-Versuch Erste Auswahlentscheidung	35
Abb. 21:	Grafik <i>Nicotiana</i> -Essigsäure-Versuch Zeit an der Duftquelle	36
Abb. 22:	Grafik <i>Nicotiana</i> -Essigsäure-Versuch Vergleich Direktflüge zur Duftquelle	37

## Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	<i>Datura wrightii</i> mit <i>Lema daturaphila</i> _ Glaskasten	46
Tab. 2:	<i>Datura wrightii</i> mit <i>Lema daturaphila</i> _ Glaszylinder	47
Tab. 3:	<i>Datura wrightii</i> mit <i>Lema daturaphila</i> _ Glaszylinder + visueller Stimulus	48
Tab. 4:	<i>Datura wrightii</i> Blindversuch	48
Tab. 5:	<i>Datura wrightii</i> -Hexansäure $10^{-4}$	49
Tab. 6:	<i>Datura wrightii</i> -Hexansäure $10^{-3}$	50
Tab. 7:	<i>Nicotiana alata</i> -Essigsäure $1 \cdot 10^{-4}$	51
Tab. 8:	<i>Nicotiana alata</i> -Essigsäure $5 \cdot 10^{-4}$	52
Tab. 9:	<i>Nicotiana alata</i> -Essigsäure $1 \cdot 10^{-3}$	53
Tab. 10:	<i>Nicotiana alata</i> -Essigsäure $1 \cdot 10^{-2}$	54
Tab. 11:	Signifikanztabelle	55

## Abkürzungsverzeichnis

%	Prozent
[°C]	Grad Celsius [Einheit der Temperatur]
[μl]	Mikroliter [Einheit des Volumens]
[cm]	Zentimeter [Einheit der Länge]
[g]	Gramm [Einheit des Gewichtes]
[h]	Stunde [Einheit der Zeit]
[L]	Liter [Einheit des Volumens]
[min]	Minute [Einheit der Zeit]
[ml]	Milliliter [Einheit des Volumens]
[s]	Sekunde [Einheit der Zeit]
Σ	Summe
©	Copyright
Abb.	Abbildung
AL	Antennallobus
Bsp.	Beispiel
bzw.	beziehungsweise
Ca <sup>2+</sup>	Calciumionen
cAMP	zyklisches Adenosinmonophosphat
cGMP	zyklisches Guanosinmonophosphat
EAG	Elektroantennogramm
EssigSDQ	Essigsäuregemisch-Duftstoffquelle
f	Freiheitsgrad

GC	Gaschromatographie
G-Protein	Guaninnucleotid-bindendes Protein
GR	gustatorischer Rezeptor
H/B/T	Höhe/Breite/Tiefe
HexSDQ	Hexansäuregemisch-Duftstoffquelle
IP <sub>3</sub>	Inositoltriphosphat
IR	ionotropischer Rezeptor
KDQ	mit Käferbefall- <i>Datura</i> -Duftstoffquelle
MGC	Makroglomulären Komplex
N	Stichprobenumfang
∅	Durchschnitt
OBP	Duftstoff-Binde-Protein
ODQ	ohne Käferbefall- <i>Datura</i> -Duftstoffquelle
OR	olfaktorischer Rezeptor
Orco	olfaktorischer Rezeptor Co-Rezeptor
OSN	olfactory sensory neurons (Olfaktorisches sensorisches Neuron)
s	Standardabweichung der Stichprobe
SNR	single neuron recording (Einzelneuronaufnahme)
SSR	single sensillum recording (Einzelsensillumaufnahme)
Tab.	Tabelle
WDQ	Wassergemisch-Duftstoffquelle
α	Irrtumswahrscheinlichkeit

# 1 Einleitung

In der vorliegenden Arbeit „Das duftgesteuerte Verhalten des Tabakschwärmers bei der Nahrungssuche“ wird nicht nur das Verhalten bei der Nahrungssuche, sondern auch das Eiablageverhalten behandelt. Die Auswahlversuche mit zwei Duftquellen (‘two-choice-tests’), bei denen man gleichzeitig unterschiedliche Düfte anbietet, wurden im Windtunnel durchgeführt.

In den Experimenten zur Nahrungssuche wurde mit *Nicotiana glauca* gearbeitet. Zum natürlichen Duft der blühenden Pflanze wurde Essigsäure bzw. Wasser hinzugefügt und den unverpaarten Weibchen zur Auswahl gestellt. Dabei konnte gezeigt werden, dass die hungrigen Motten das Gemisch aus Wasser und *Nicotiana*-Pflanze in den Verdünnungsstufen ( $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$ ) gegenüber der Mischung mit Säure präferieren. Diese wird in der Natur von Bakterien, die im Nektar leben produziert.

Weiterhin wurden Experimente zur Untersuchung des Eiablageverhaltens mit gefütterten, verpaarten Tieren mit *Datura wrightii* durchgeführt. An den Duftquellen im Windtunnel wurde der mit Hexansäure gemischte Duft der Pflanze gegenüber der Mischung mit Wasser angeboten. Es konnten bei der Verdünnung  $10^{-4}$  in Hinblick auf die Erstauswahl und die Zeit an der Duftquelle zur Nahrungsaufnahme Unterschiede festgestellt werden. Dabei wurde der *Datura*-Duft ohne Säurezusatz bevorzugt.

In einer weiteren Versuchskonzeption sollte eine natürliche Duftquelle für Hexansäure, die Käferspezies *Lema daturaphila* in Kombination mit dem Duft der *Datura*-Pflanze getestet werden. In den Ausscheidungen der Käferlarven konnte Hexansäure gefunden werden. Die Käfer wurden auf den Pflanzen kultiviert, bis die Larven die gewünschte Befallsstärke erzeugt hatten. Dann wurden die verpaarten Tabakschwärmer-Weibchen vor die Wahl zwischen dem Duft einer infizierten *Datura wrightii* und einer nicht befallenen Pflanze gestellt. Die Daten konnten aufgrund der zu kleinen Stichprobengröße keine aussagekräftigen Ergebnisse liefern.

Sowohl Hexan- als auch Essigsäure werden von weiblichen Tabakswärmern, wenn sie mit Pflanzendüften kombiniert werden, gegenüber Mischungen des Pflanzenduftes mit Wasser nicht präferiert.

## 2 Theoretische Grundlagen

### 2.1 Geruchswahrnehmung bei Insekten

#### Bedeutung des Geruchssinns mit geschichtlichen Aspekten

Die Wahrnehmung der Umwelt ist überlebensnotwendig für Überleben und Fortpflanzung und beeinflusst damit direkt die Fitness der Lebewesen. Bei Insekten sind die Rezeptoren für die Wahrnehmung vor allem auf der Antenne konzentriert. Mit diesem wichtigen Organ wird Geruch, Geschmack und Temperatur detektiert. Zudem können mechanische Reize als auch Umweltinformationen über Wasser aufgenommen und in Nervensignale umgewandelt werden [22]. Verhältnismäßig spät ist der Geruchssinn entschlüsselt worden. Lange Zeit konnte man sich nicht recht vorstellen wie das Gehirn die unendlich vielen unterschiedlichen Gerüche verarbeitet [23].

Die Vielzahl an Spezies, welche im Laufe der Evolution entstanden sind, treten durch chemische Signale miteinander in Kontakt. Dabei liefert der Geruchssinn wichtige Informationen über Artgenossen und die umgebende Umwelt. Im Die Fruchtfliege *Drosophila* wird durch fauliges Obst angelockt, während Stechmücken dem Geruch menschlicher Haut nicht widerstehen können. Vor allem Insekten nutzen die chemischen Signale, um mit Hilfe des Nervensystems daraus eine interne Repräsentation der Umwelt zu erstellen. Das olfaktorische System der Insekten detektiert dabei selektiv, die in der Luft enthaltenen Duftstoffe. Die flüchtigen Duftstoffmoleküle verteilen sich durch Diffusion oder werden von Luftströmungen weiter verteilt. Dabei werden die wahrgenommenen Duftstoffmoleküle in Informationen übersetzt, welche dem Tier Anhaltspunkte geben, wo geeignete Futterstellen oder Paarungspartner zu finden sind. Weitere Funktionen des Geruchssinns sind das Orten und Evaluieren von Eiablageplätzen, Zufluchtsorten, sowie die Prädatorenvermeidung und der Navigation im Raum. [1] Weibchen besuchen Pflanzen sowohl zur Eiablage als auch zur Nektaraufnahme.

Bereits im 19. Jahrhundert spekulierte der Entomologe Jean-Henri Fabre, dass Gerüche eine Rolle bei der sexuellen Kommunikation von Motten spielen könnten. Die Pioniere in der Forschung zum Geruchssinn der Insekten begannen ihre Untersuchungen an Lepidopteren. Der erste relevante Verhaltensstimulus wurde 1959 mit dem Pheromon Bombykol vom Seidenspinner *Bombyx mori* L. identifiziert. [2] Das Insektengeruchssystem bietet den Schlüssel zum Verständnis der Olfaktion. Die Klasse der Insekten hat sich für Studien des Geruchssinns bewährt, da sie extrem geruchsabhängig und durch ihren kurzen Lebenszyklus leicht zu züchten sind, zusätzlich auch, weil deren olfaktorisches System als Modell für Geruchsfunktion als auch sensorische Struktur und Evolution



verwendet wird. In Zukunft werden durch die genetische Manipulierbarkeit beispielsweise bei dem Modellorganismus *Drosophila melanogaster* Meigen sowie die interdisziplinäre Zusammenarbeit neue Erkenntnisse zu Tage treten. Doch auch innerhalb der letzten 30 Jahre sind in der Weiterentwicklung des Forschungsfeldes der 'Insect Olfaction' bereits mehrere Quantensprünge gelungen, die zu einem tieferen Verständnis aber auch immer neuen Fragen geführt haben [3].

Dietrich Schneider einer der Pioniere in diesem Feld nutzte elektrophysiologische Methoden um Antworten der gesamten Antenne aufzuzeichnen (EAG = Elektroantennogramm). Ragnar Granit entwickelte später die Methode des 'single sensillum recording' (SSR; Einzelsensillum-Reaktionsaufnahme). Hier kann die Antwort eines einzelnen Sensillum aufgezeichnet werden. Heute ist man sogar noch einen Schritt weiter, indem man einzelne Neuronenantworten (SNR = single neuron recording) auswerten kann. Die Kombination von Gaschromatographie (GC) und EAG bzw. SSR Anfang der 1980er Jahre durch Arn bzw. Wadhams ermöglichte die Identifizierung von Wirtspflanzendüften und Nebenkomponenten von Pheromonen [4a][4b]. Heute sind eine große Zahl von Schlüssel-Duftstoffe identifiziert [3].

D. Schneider stellte schon 1957 Untersuchungen zur Physiologie der Geruchsrezeptoren bei Insekten an, doch erst 2001 gelang Leslie Vosshall und Peter Clyne unabhängig voneinander die Strukturaufklärung der Geruchsrezeptoren bei Insekten [2].

### Chemosensitive Organe

Die Antenne ist als Äquivalent zur menschlichen Nase zu sehen und stellt bei allen Insekten das primäre olfaktorische Detektionsorgan dar [20]. Antenne und Maxillarpalpen besitzen die Fähigkeit der Detektion von Duftstoffen und können sehr verschiedene Formen haben. Gemeinsam ist ihnen das Basisprinzip: sie nutzen als Detektionseinheit Sensillen[1].

Die Antennen bei *Manduca sexta* sind fadenförmig und ca. 1,5 - 2 cm lang. Die Antenne ist von einer Cuticula überzogen, deren distales Segment mit haarförmigen Ausstülpungen übersät ist. Diese Riech-„haare“ werden als Sensillen bezeichnet. Die Rolle der großen Vielfalt an Strukturen und Erscheinungsformen des peripheren olfaktorischen Systems in den verschiedenen Insektengruppen ist unklar. Vermutlich spiegelt es den Selektionsdruck aus Entwicklungs-, phylogenetischen Zwängen und/oder zum Erreichen höherer Sensitivität wider. Der Selektionsdruck wirkt eher auf physikalischer Ebene, als dass es sich um eine Anpassung an die Erkennung spezieller Chemikalien handelt [1]. Es gibt verschiedene Arten von Sensillen: tricoide, basiconische und coeloconische. Tricoide Sensillen sind lang und dünn und dienen der Mechanorezeption und Pheromondetektion. Bei den Männchen sitzen zwei Reihen langer

trichoider Sensillen auf der Antenne. Solche Sensillen fehlen oder sind bei den Weibchen kürzer, wodurch die Antenne dünner anmutet [5a]. Die zapfenartigen basiconischen Sensillen weisen extreme große Poren und starkverzweigte Dendriten auf. Der chemische Stimulus ist noch unbekannt, es handelt sich nicht um einen Mechanorezeptor. Coeloconische Sensillen sind zapfenartige Ausstülpungen in einer Vertiefung zur Detektion wasserlöslicher Amine und Säuren [1].

Die Chemorezeption untergliedert sich in den Geschmacks- und den Geruchssinn und ist extrem bedeutsam für Insekten, da sie einige der bedeutendsten Verhaltensweisen initiiert: Fressen, Wahl eines geeigneten Eiablageortes, Lebensort, Paarungsplatz, Antwort auf anziehende oder abstoßende Stoffe. Die Sensillen sind für beide Sinne sehr ähnlich. Die Geschmacksorgane finden sich in der Mundregion, v.a. Palpen und Tarsen, aber auch der Körperoberfläche. Das primäre Geruchsorgan ist, wie bereits erwähnt, die Antenne. Die Geruchsschwelle ist von Alter, Geschlecht, Ernährung, aktuellem Lebensstatus und auch von der Lebensumwelt abhängig. So entwickeln sich in einer uniformen Umwelt der Geruchs- und der Geschmackssinn schlechter. Weiterhin wird die Sensitivität von der Anzahl der Sensillen, sensorischen Neuronen, dem Verzweigungsgrad der Dendriten und Anzahl der Rezeptoren in der Dendritenmembran bestimmt [6].

### Sensillenaufbau

Der Aufbau der Sensillen ist ähnlich (Abb.1). Grundsätzlich besteht ein Sensillum aus einer oder mehreren Sinneszellen mit jeweils einem dendritischen, z.T. verzweigten Fortsatz. Dabei ist der Dendrit von einer dichten proteinhaltigen Lösung, der Sensillenlymphe umgeben. Diese wird nach außen vom Insektenaußenskelett aus Chitin, welches auch die Antennen überzieht, begrenzt.

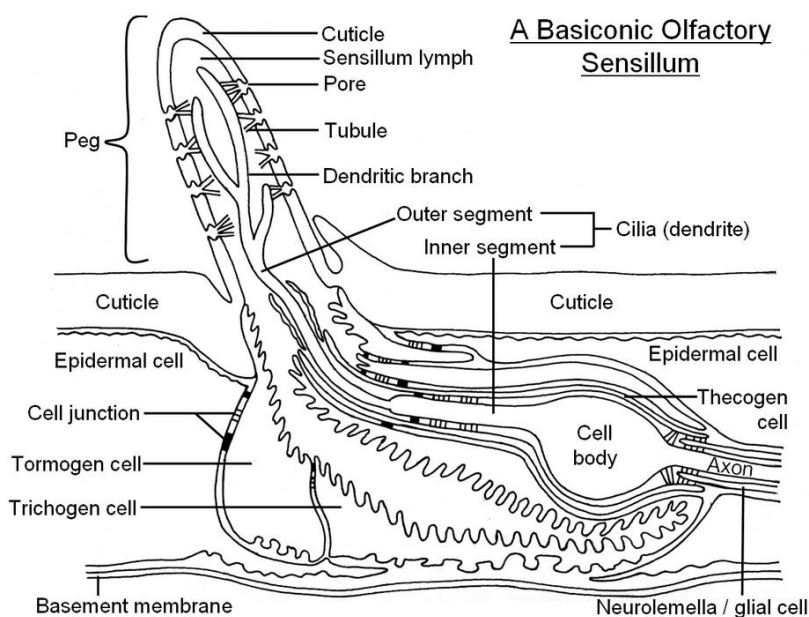


Abbildung 1\_ Schematischer Aufbau eines Basikonischen Sensillums [8]

Die Cuticula besitzt Poren, um durchlässig für die Duftstoffmoleküle zu sein. Die Funktion der Sensillen ist also das Einkapseln der empfindlichen Dendriten der Geruchsneuronen (OSN = olfactory sensory neurons) [2]. Der Zellkörper des Neurons liegt in der Epidermis und ist von drei Hüllzellen (trichogene, thecogene, tormogene Zelle) umgeben. Das Axon, welches in den Antennallobus (AL) zieht, wird von einer Gliazelle umhüllt [7].

### Reizentstehung

Die meisten Duftstoffe sind hydrophob, d.h. sie lösen sich eher schlecht in der Sensillenlymphe. Daher gibt es Odorant-Bindeproteine (OBP), welche den Transport vom Eintritt der Pore bis zum Dendriten und den dort lokalisierten Rezeptorproteinen bewerkstelligen. Sie werden in großen Mengen von den Hüllzellen in die Sensillenlymphe abgegeben [1]. Bei gleichem Sensillenaufbau können durch verschiedene OBP's differierende Stoffe detektiert werden. Die OBP verfügen über spezifische Bindestellen, die eine Ankopplung bestimmter Duftstoffe erlaubt. Sie bilden eine große nur bei Insekten auftretende Gen-Familie mit konservierten Strukturen, aber hohem Maß an Sequenzdiversität und sind vermutlich so alt wie die Insekten selbst [1]. So genannte 'odorant binding proteins' gibt es auch bei Vertebraten. Diese haben jedoch keine strukturellen Gemeinsamkeiten mit denen der Insekten [20]. Wie die OBP zeigen auch die Odorant-Rezeptoren (OR's) eine exklusiv auf Insekten beschränkte Radiation und formen eine große, sehr divergente Genfamilie. Auf Dendriten der OSN sitzen diese chemosensitiven Rezeptoren, die die Duftmoleküle binden. Dabei sind drei Familien von Rezeptorproteinen bekannt: OR = Odorant-Rezeptoren formen typischerweise einen funktionellen Komplex aus einem einzelnen Liganden-bindenden OR und dem OR-Co-Rezeptor (Orco), welcher u.a. als Chaperon fungiert [1]. Zusammen formen sie einen heteromeren Komplex, der als Liganden-gesteuerter Ionen-Kanal fungiert [20]. Die unmittelbare Nähe von Ionenkanal und Rezeptor hat Vorteile. So können sich beide bei großen Konzentrationen kurzschließen. Der lange Weg über G-Protein und cAMP-Produktion wird bei niedrigeren Konzentrationen eingeschlagen und ist dennoch schneller als bei den Säugern. Denn bei diesen sind die Rezeptoren und Ionenkanäle über die Membran verteilt [19].

Die verwandten gustatorische Rezeptoren (GR) für den Geschmacksinn sind in den Palpen lokalisiert. Als dritte Familie gibt es noch die ionotropischen Rezeptoren (IR), welche in den OSN der Antennen zu finden sind [11]. Die Rezeptoren sind in jeder Spezies auf bestimmte relevante Reize spezialisiert, z.B. auf Sexualpheromone oder flüchtige Duftmoleküle einer Futterpflanze.

Die flüchtigen Duftstoffe werden in den Antennen von zwei verschiedenen Rezeptortypen detektiert. Die Odorant-Rezeptoren (OR) öffnen bei großen Konzentrationen lange, während die

ionotropischen Rezeptoren (IR) auf niedrige Konzentrationen mit einem kurzzeitigen Öffnen des Ionenkanals reagieren. Bei den Rezeptoren handelt es sich um membranständige Proteinuntereinheiten, die extrazelluläre Bindungsdomänen für ihre jeweiligen Liganden besitzen und einen Ionenkanal bilden, der konzentrationsabhängig antwortet.

Die Antwort auf die Kopplung des Duftstoffs an den Rezeptor erfolgt vermutlich nicht direkt, sondern es sind eine Reihe membranständiger Proteine und intrazelluläre Botenstoffe wie Inositoltriphosphat ( $IP_3$ ), zyklisches Guanosinmonophosphat (cGMP) und Calciumionen  $Ca^{2+}$  beteiligt, ehe es zur Änderung des Membranpotenzials kommt. Die Umwandlung von einem chemischen in ein elektrisches Signal, d.h. die erste Stufe Signaltransduktion, ist abgeschlossen [7].

Das komplexe Geruchssystem moderner Insekten, so wird heute vermutet, stellt keine Anpassung an das Landleben dar, sondern entstand vermutlich als Insekten das Fliegen lernten. Viele Proteine zur Wahrnehmung von Gerüchen, wie OR's entwickelten sich also erst relativ spät, während Orco schon vor der Eroberung des Festlands präsent war [11]. Heute sind 50-159 Typen von Odorant-Rezeptoren bekannt [11]. An Identifizierung eines Duftstoffmoleküls sind mehrere Rezeptoren beteiligt. Es gibt also eine große Kombinationsmöglichkeit, und damit eine riesige Kodierungskapazität. Wichtig dabei ist jedoch, dass Insekten nicht eine große Vielfalt an Düften erkennen können, sondern vor allem solche mit Relevanz für das jeweilige Insekt. Als klassisches Beispiel wird zumeist die Pheromonwahrnehmung von Männchen angeführt. Um weibliche Paarungspartner anhand derer Sexuallockstoffe besser zu finden, wurde die Oberfläche der Antenne vergrößert. So können mehr OSN's, damit auch mehr OR's niedrigere Konzentrationen des Duftstoffs wahrnehmen. Diese anfangs vermutlich zufällige Abweichung wurde durch einen Fitnessvorteil belohnt und der Mittelwert der Antennenoberfläche der Männchen verschob sich als evolutive Reaktion. Zudem kann sich auch die Sensitivität der Rezeptoren erhöhen. Hier ist der Mechanismus noch unklar. Mögliche Hypothesen sind, dass die Anzahl der Rezeptoren in der Dendritenmembran erhöht wurde oder der Umwandlungsmechanismus von den chemischen Reizen in elektrische Signale verändert wurde. Das olfaktorische System spiegelt die Anpassungen der Art an seine Umwelt wider. So lassen sich Spezialisierungen mit Änderungen in der Duftstoff-Wahrnehmungsmaschinerie erklären.

### Reizverarbeitung

Die, durch die Bindung des Duftmoleküls an den OR in der Dendritenmembran, ausgelöste Spannungsänderung in der Membran pflanzt sich über das gesamte Neuron fort. Dessen Axon zieht bis in den Antennallobus (AL). Dies ist das primäre Signalverarbeitende Zentrum im Gehirn. Es kann

als Homologon zum Riechkolben der Vertebraten gesehen werden [20]. Der AL setzt sich aus 50-200 ellipsoiden Strukturen, den so genannten Glomeruli zusammen. Glomeruli sind Nervenknoten. Dabei sind alle OSN, welche dieselben Rezeptoren tragen, mit demselben Glomerulus verbunden. Dadurch ist ein Geruch über ein spezifisches Muster der Glomeruli kodiert [2]. Weiterhin vermutet man zusätzlich eine zeitliche Kodierung in den aufeinanderfolgenden Reaktionsmustern. Die Glomeruli enthalten nicht nur die Axone der OSN, sondern sind auch mit den Dendriten der Projektionsneuronen verbunden, welche die Informationen in höhere Hirnareale (wie den Pilzkörpern und anderen protocerebralen Bereichen) leiten [2, 20]. Die Glomeruli stehen zusätzlich über lokale Interneuronen in Kontakt. Sie vermitteln Signale zwischen den Nervenknoten und dienen der Kontraststeigerung.

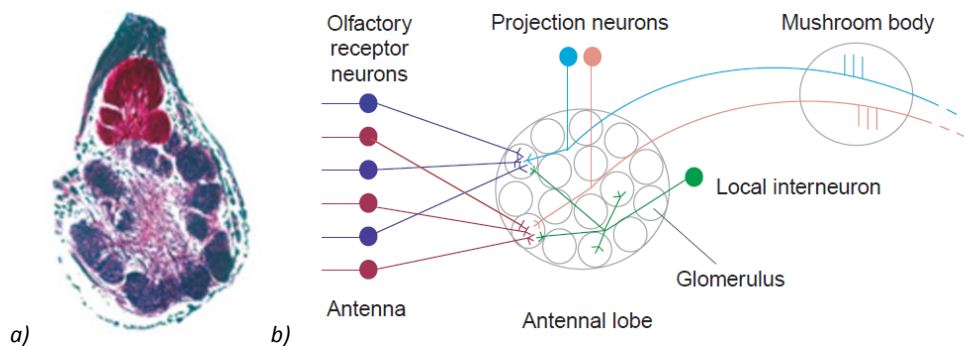


Abbildung 2\_ Strukturen und Verbindungen des olfaktorischen Systems bei *Manduca*  
a) Schnitt durch den Antennallobus einer Motte (dunkle, runde Flächen Glomerulis; violetter Teil MGC) [2]  
b) Schematische Darstellung des olfaktorischen Systems der Reizverarbeitung [verändert nach 12]

Die Duftstoffkodierung in AL ist in den Familien der Sphingidae (Schwärmer) und Noctuidae (Eulenfalter) im Grundprinzip gleich [25]. Die verschiedenen Familien unterscheiden sich aber in ihrer Kodierungsstrategie. Dies liegt ursächlich an der phylogenetischen Distanz der Verwandtschaft. Unterschiedliche Nahrungsgewohnheiten hingegen haben keinen Einfluss auf die Kodierungsstrategie [25]. Über den im Antennallobus auftretenden Sexualdimorphismus wurde erstmals 1924 durch Bretschneider bei männlichen Schmetterlingen berichtet. Den in der obigen Abbildung (Abb.2) rot markierten Glomeruli nannte er Makroglomerulären Komplex (MGC). Dessen Funktion, der Empfang und die Verarbeitung von Informationen der weiblichen Sexualpheromone, konnte schon 6 Jahre später durch Koontz und Schneider aufgeklärt werden. Heute ist der Aufbau des MGC nach der Untersuchung vieler Mottenspezies detailliert bekannt [2]. Ein vergrößerter Glomerulus, Cumulus genannt, verarbeitet die Hauptkomponente des Sexualpheromons. Er wird von Satelliten-Glomeruli umgeben, welche die anderen Pheromonbestandteile oder Duftstoffe, die als Verhaltensantagonisten wirken, auswerten. Somit wird verhindert, dass eine Anlockung andere Spezies mit der gleichen Hauptkomponente passiert. Nicht nur Pheromone auch Futterpflanzen- oder Eiablageplatz-assoziierte Düfte können Glomeruli in Form und Funktion prägen. Beispielsweise

besitzen die *Manduca sexta*-Weibchen zwei vergrößerte Glomeruli für 'host plant volatiles' (Wirtspflanzendüfte), die beim Auffinden und der Wahl passender Eiablageplätze von Bedeutung sind [1].

## 2.2 Verhaltensstimuli

Der reproduktive Erfolg herbivorer Insekten hängt stark mit der mütterlichen Eiablage-Präferenz zusammen. Diese Insekten keine Brutpflege betreiben, d.h. die Nachkommen nicht beschützen oder füttern, oder da die Eltern bereits verstorben sind, bevor die Nachkommen schlüpfen. Vor allem die ersten Lebensstadien (Eier, Raupen) sind wenig mobil und die Auswahl eines geeigneten Substrates wird wichtig, um eine nahrhafte und schützende Umgebung für die Nachkommen bereitzustellen. Für Insekten wie *Manduca*, die mehrere potenzielle Wirtspflanzen haben, gibt es verschiedene Kriterien, die eine gute Pflanze für das Larvenwachstum erfüllen muss. Die Pflanze sollte wohlschmeckend sein, eine hohe Nahrungsqualität haben und Schutz vor Feinden bieten. Zudem können bereits vorhandene herbivore Tiere die Vorliebe für bestimmte Pflanzen verändern, indem sie das Verteidigungssystem der Pflanzen induzieren und damit das Prädationsrisiko erhöhen.

Vor allem für nachtaktive Insekten stellt der Geruchssinn einen der wichtigsten Sinne dar. In den meisten Habitaten haben Mottenweibchen die Wahl zwischen verschiedenen Pflanzenarten unterschiedlicher Eignung. SPÄTHER et al. (2012) [9] konnten in ihren Untersuchungen zeigen, dass die weiblichen Tabakswärmer aus verschiedenen Arten und Qualitäten eine hierarchische Auswahl über olfaktorische Hinweise treffen. Relevante Arten und deren Qualitäten können von den Motten über ihr chemisches Profil unterschieden werden. Die Forscher sammelten die Düfte dieser Pflanzen via 'headspace', d.h. aus einem geschlossenen Gasraum, und detektierten mehr als 120 Duftkomponenten.

In den von der Arbeitsgruppe 'Olfactory Genes' am MPI durchgeführten Untersuchungen zu den Reaktionen der Rezeptoren in der Antenne von *Manduca sexta*, konnte festgestellt werden, dass die Motten auf Carboxylsäuren sowie von Diamine (beispielsweise Cadaverin) stark reagieren [C. Kliner, mündliche Mitteilung]. Dabei wurden single sensillum recordings von coeloconischen Sensillen gemacht, in denen die ionotropischen Rezeptoren sitzen. Es konnte gezeigt werden, dass starke Antworten durch die von mir in den Verhaltensexperimenten untersuchte Hexansäure ausgelöst werden. Als mögliche natürliche Quellen der Säuren wurden herbivore Käferlarven an der *Datura*-Pflanze und Bakterien im Nektar der *Nicotiana*-Blüten identifiziert [M. Knaden, mündliche Mitteilung].

Die Ausscheidungen des Käfers *Lema daturaphila* wurden von A. Späthe untersucht. Dabei konnte Hexansäure gefunden werden [M.Knaden, mündliche Mitteilung]. Es liegen noch keine Erkenntnisse über die Wirkung dieser Säure auf das Eiablageverhalten der Motte *Manduca sexta* L. vor. In dieser Arbeit sollten folgenden Hypothesen überprüft werden: Die Larven von *Lema daturaphila* und deren Ausscheidungen haben einen Einfluss auf das Eiablageverhalten. Dabei wird vermutet, dass die Motten nicht-befallene Pflanzen gegenüber mit den Larven-befallenen Pflanzen bevorzugen. Die Larven der Käfer stellen für die Larven der Motten einen Konkurrenten, um die begrenzt vorhandene Nahrung Blätter dar. Daher sollten die schwangeren Motten die Pflanze mit dem geringeren Konkurrenzdruck als Eiablageplatz auswählen. Bei Schädlingsbefall produzieren Pflanzen neben giftigen Substanzen flüchtige Duftstoffe [24]. Dies ist eine der Abwehr dienende Reaktion, denn diese flüchtigen Substanzen können die Feinde der Schädlinge anlocken. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass diese Duftstoffe auch bei benachbarten noch nicht befallenen Pflanzen sogar anderer Arten eine Reaktion auslösen [10].

Desweiteren wurde mit der synthetischen Hexansäure und von den Käferlarven nicht geschädigten *Datura*-Pflanzen die Auswirkungen dieses Duftes auf das Verhalten der Motten getestet. Die Hypothese zu diesem Versuch lautet: Das Verhalten der weiblichen Tabakswärmer ist durch Zusatz von Hexansäure zum Duft der *Datura*-Pflanze verändert. Die Motten zeigen eine Präferenz für den Pflanzenduft ohne Hexansäurezusatz.

Die Bakterien, welche als natürliche Säurequelle im Umfeld des Tabakswärmers identifiziert wurden, reduzieren den Zuckergehalt im Nektar der Blüten [M. Knaden, mündliche Mitteilung]. Die Motte kann aus Nektar dieser Blüte weniger Energie aufnehmen. Bei der Nahrungsaufnahme wird mit der Suche nach Blüten, dem Anflug zu einer geeigneten Blüte und im Schwirrfly während der Nahrungsaufnahme Energie verbraucht. Diese 'Kosten' müssen durch geeignete Suchstrategien und die Auswahl der am besten geeigneten Blüten (höchster Gehalt an Energie) möglichst gering gehalten werden. Daher wird vermutet, dass die Motten im Laufe der Evolution die Fähigkeit entwickelt haben, die Bakterien im Nektar anhand des Duft-Bukett der Pflanze zu identifizieren und somit solche Blüten zu vermeiden.

Daher sollte ich gemeinsam mit Jaime Harms-Martinez untersuchen, ob durch Zusatz von Essigsäure zum Duft der *Nicotiana glauca*-Pflanze eine Verhaltensänderung der Motten beobachtet werden kann. Die Hypothese lautet: Die Motten zeigen eine Präferenz für den *Nicotiana*-Duft ohne Essigsäure-Zusatz.

## 2.3 Untersuchungsobjekte im Fokus

Insekten stellen mit etwa 1 Million bekannter Arten die vielfältigste Tiergruppe dar. Sie sind ein hochspezialisierter, grundlegender Bestandteil unserer Ökosysteme, stellen als Bestäuber zahlreicher Pflanzen die Nahrungsgrundlage vieler Tiere und die Fortpflanzung der Pflanzen sicher. Aber sie sind auch Nahrungskonkurrenten des Menschen und übertragen vielfältige Krankheiten. Insekten sind also in vielerlei Hinsicht ein interessantes und bedeutungsvolles Forschungsobjekt.

### *Manduca sexta* Linnaeus, 1763

Bei der untersuchten Art handelt es sich um *Manduca sexta* LINNAEUS (1763). Sie wird Tabakswärmer genannt. Im Englischen besitzt sie diverse Synonyme wie beispielsweise 'Carolina sphinx' und 'tobacco hornworm', welches vor allem für die Raupen sehr gebräuchlich ist [13]. *Manduca* ist wie die Fruchtfliege *Drosophila* ein Modellorganismus in zahlreichen biologischen Disziplinen: Biochemie, Entwicklungsbiologie, Ökologie, Endokrinologie, Funktionelle Morphologie, Physiologie, Neurobiologie und Genetik [14].

Die Familie der Sphingidae (Schwärmer) umfasst über 1000 Arten weltweit, davon sind ca. 115 Arten in 40 Gattungen in Nordamerika und Mexiko beheimatet [13]. Zur Gattung *Manduca* zählen ca. 70 Arten [14]. Ihr Ursprung liegt in der Karibik/Zentralamerika. Von hier haben sie sich nach Nord- und Südamerika ausgebreitet. Dies wird durch die gut ausgebildete Flugmuskulatur begünstigt, welche Wanderungen über weite Strecken erlaubt [14]. Ihre Verbreitung konzentriert sich v.a. auf feuchte tropische Gebiete. Die Art *Manduca sexta* L. teilt sich in verschiedene Unterarten, deren Verbreitungsgebiete auf bestimmte geografische Regionen beschränkt sind. Innerhalb der Spezies gibt es zwei abgegrenzte Gruppen, eine Südamerikanische und eine Nordamerikanische Linie, die populationsgenetische Unterschiede aufweisen.

*Manduca sexta* L. ist nachtaktiv, innerhalb der Familie gibt es jedoch auch tagaktive (diurnale) und dämmerungsaktive (crepusculare) Arten. Die Falter fressen auch während der adulten Lebensphase und die Weibchen haben dabei eine Präferenz für bestimmte Pflanzen. Da die Präferenzen für bestimmte Pflanzen in den frühen Larvenstadien geprägt werden, spricht man auch von einem fakultativen Spezialisten [13].

Der 7cm lange funktionale Proboscis (Rüssel) dient der Nektaraufnahme aus Blüten. Dazu fliegen sie im Schwirrflug wie ein Kolibri vor der Blüte und rollen ihren Rüssel aus [5]. *Manduca sexta* gehört zu den Schwärmern, wie man deutlich anhand der Morphologie erkennen kann. Die Vorderflügel sind länger als die Hinterflügel und haben eine dreieckige Form. Mit ihren großen



Flügeln, die Flügelspannweite beträgt 9,5 - 12 cm, können sie den schweren Körper tragen und sind dennoch ausgezeichnete Flieger. Im Flug sind sie die schnellsten Insekten [5].



Abbildung 3\_ *Manduca sexta* (25.04.2014; ©Julia Bing)

Das Abdomen (Hinterleib) zieren 6 Paar gelb-oranger Bänder (Abb. 3). Die Vorderflügel sind unbestimmt schwarz, weiß, braun marmoriert, während die Hinterflügel eine schwarz-weiße Bänderung und 2 mediane schwarze sehr nahe beieinander liegenden Zickzack-Linien aufweisen. Der Flügelrand ist schwarz mit weißen Punkten. Die Lebenserwartung der adulten Tiere beträgt 30-50 Tage [15].

Im Vergleich zur Lebensphase des Falters ist das Puppen- und Larvenstadium ist relativ kurz. Die Weibchen verpaaren sich in der Regel einmal, während Männchen mehrfach kopulieren können [15]. Die Weibchen legen die transparent-grünen kleinen (1,5mm Durchmesser) Eier üblicherweise einzeln auf die Wirtspflanzen-Blätter. Aus dem ca. 1,4mg schweren Ei schlüpft nach 3-5 Tagen die Raupe. Sie hat bereits das typische namensgebende Horn am Ende des Abdomens. Insgesamt durchläuft *M. sexta* L. fünf Larvenstadien, in denen nicht nur eine Gewichtszunahme auf 1100mg im letzten Raupenstadium durch den riesigen Appetit auf Blätter und Früchte, sondern auch eine Veränderung im Erscheinungsbild auftritt. Ausgewachsene Raupen sind gelbgrün mit 7 weißen schräg-verlaufenden Streifen an der Seite, welche sich dorsal treffen und dunkle dorsale Schattierungen besitzen. Desweiteren weisen die Raupen seitlich- Richtung ventral schwarz-weiße Punkte zwischen den Streifen auf. Und das 'Horn' zeigt sich in einer roten Färbung. Solanaceae (Nachtschattengewächse) zählen zu den bevorzugten Futterpflanzen der Raupen. Im Tabak- (*Nicotiana*) und Tomatenanbau (*Lycopersicon*) können sie zu einer Plage werden und zeitweise auch auf Kartoffel und Pfefferfeldern großen Schaden anrichten [6].

Die Raupen verpuppen sich und überwintern in Erdlöchern im Boden. Die Puppen sind anfangs hellbraun und färben sich zunehmend dunkel bis schwarz. Das Puppenstadium dauert unter Labor-Bedingungen (17 h Licht, 7 h Dunkelheit, 27 °C) 18 Tage. In der Kurz-Tag-Photoperiode (12 h Licht)

beginnt die Puppe eine Diapause, die bis zu mehreren Monaten dauern kann. Es ist unter geeigneten Bedingungen aber auch ein kontinuierlicher Ablauf des Lebenszyklus möglich [15].

Während des Puppenstadiums formen sich die Strukturen der adulten Motte innerhalb der Puppenhülle und nach ca. 3 Wochen schlüpft der Schmetterling. Die Falter kriechen aus der Puppenhülle und pumpen Luft in ihre Flügel, um diese zu entfalten. In Ruhe zeigen die Vertreter der Sphinginea eine dachartige Haltung der Flügel.

*Lema daturaphila* Kogan & Goeden, 1970

Bei den Versuchen wurden Käfer der Spezies *Lema daturaphila* Kogan & Goeden verwendet (Abb.4). Es sind auch andere Artbezeichnungen als Synonyme gebräuchlich: *Lema trilinea*, *L. trilineata* oder *L. trilineata daturaphila*. Im Englischen wird diese Art auch gern `three-lined potato beetle` (drei-streifiger Kartoffelkäfer) genannt. Es handelt sich dabei um Vertreter aus der großen Familie der Blattkäfer (Chrysomelidae), welche die Pflanze durch den Fraß an den Blättern schädigt (Abb. 5). Beliebte Futterpflanzen sind Nachtschattengewächse. Während die Larven fressen, sondern sie Schaum auf dem Rücken ab. Die Ausscheidungen bleiben meist an den Larven haften. In den Versuchen wurden die Käfer auf *Datura*-Pflanzen gehalten.



Abbildung 4\_ *Lema daturaphila* [Käfer] (21.7.14 ©Pia Kortum)



Abbildung 5\_ Fraßbild an *Datura*-Pflanze (23.4.14 ©Pia Kortum)

*Datura wrightii* hort. ex Regel, 1859

Diese *Datura*-Spezies wird auch Wrights Stechapfel oder Kalifornischer Stechapfel bezeichnet. Es handelt sich um eine einjährige krautige Pflanze aus der Familie der Nachtschattengewächse (Solanaceae). Die wechselständigen dunkelgrünen Blätter sind an der Basis breit, zum Ende spitz zulaufend und haben gewellte Ränder. Die Blütenknospen sind hellgrün und aufrecht (Abb. 6). Die Blüten haben eine weiße Farbe und sind trichterförmig mit 5 Zipfeln. Die aus den Blüten entstehenden ca. 4x4cm großen Kapsel Früchte besitzen zahlreiche, dünne, spitze Stacheln. Zur Fruchtreife trocknen die sonst grünen Früchte aus und öffnen sich, die hell-rötlichbraunen Samen können nun herausfallen.



Abbildung 6\_ *Datura wrightii* (21.7.14 ©Pia Kortum)

*Nicotiana glauca* Link & Otto, 1830

Die Art *Nicotiana glauca* besitzt eine Blattrosette aus filzig, klebrigen hellgrünen, spateligen Blättern. Am Stängel werden nur wenige sehr kleine Blätter gebildet. Die stark duftenden Blüten öffnen sich zu Beginn der Dunkelphase (Abend) und verblühen schon am nächsten Tag. Der Blütenstand ist eine Rispe. Die Blütenkrone ist oberseits weiß, unterseits grünlich und hat eine 7cm-lange behaarte Kronröhre. Die 5 Zipfel der Blüte bilden eine tellerartige Ebene. Der Kelch sitzt auf einem kurzen Stiel am Stängel.

Die Pflanze kann nach dem Verblühen zu einer zweiten Blüte gebracht werden, kürzt man den Stängel ein. Dann wird jedoch kein so reich verzweigter Blütenstand gebildet (Abb. 7).

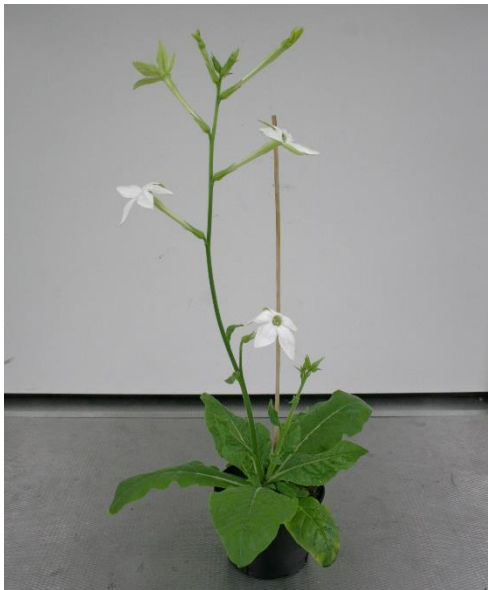


Abbildung 7\_ *Nicotiana glauca* (30.4.14 ©Pia Kortum)

### **3 Material und Methoden**

#### **3.1 Aufzucht und Haltung der verwendeten Tiere**

*Manduca sexta* L. Larven werden im Labor unter artifizierter Diät gehalten. Die Puppen werden nach Verpuppungsdatum sortiert. Die weiblichen Puppen werden in einer Brutkammer bei einer Temperatur von 22°C während der Dunkelphase (Dunkel) bzw. 25°C in der Lichtphase (Hell) und Luftfeuchten von 60% (Hell) bzw. 70% (Dunkel) in einem 16h/8h Hell-Dunkel-Rhythmus in Plastikboxen mit Luftschlitzen verwahrt. Wenige Tage vor dem erwarteten Schlupf (ca. 3 Wochen nach der Verpuppung) werden die Puppen nebeneinander in eine spezielle Schlupfbox [*Schlupfbox: H 15cm/B 20cm/T 35cm große Plastikkiste ohne Deckel mit seitlichen Lüftungsgitter und seitlich befestigtem grobmaschigem Netz als Kletterhilfe aus der Box, Boden mit Zellstoff ausgelegt*] gelegt und diese in einen Netzkäfig [*Netzkäfig: H 75cm/B 40cm/T 40cm großer Käfig aus einem Plastikrahmen überspannt mit schwarzem Netzstoff, Vorderseite mit einem 2-Wege-Reißverschluss zu öffnen, Netzstoff abnehmbar, Netzstoff und Rahmen waschbar; dient der gemeinsamen Haltung gleichaltes (in Bezug auf Schlupfzeitpunkt) Tiere*] gestellt. Die geschlüpften Tiere eines Tages werden gemeinsam in einem Netzkäfig gehalten, der mit dem Schlupfdatum markiert wird.

Es traten zwischenzeitlich Probleme, deren Ursachen nicht bekannt sind, während der Zucht der Motten auf. Es starben bereits in der Raupenzucht viele Tiere und auch in der Puppenphase sind zahlreiche Tiere nicht geschlüpft. Daher standen zwischenzeitlich nur sehr wenige adulte Motten pro Tag zur Verfügung.

Für die Untersuchungen der Reaktion der *Manduca sexta* L. auf die Düfte von *Datura wrightii* Regel wurden verpaarte und gefütterte Tiere verwendet. Dafür werden zehn weibliche und zehn männliche Tiere ca. 24h vor dem Experiment zur Verpaarung in einen großen Paarungs-Netzkäfig [Paarungs-Netzkäfig: H 80cm/B 115cm/T 40cm großer Käfig aus einem Plastikrahmen überspannt mit schwarzem Netzstoff, Vorderseite mit einem 2-Wege-Reißverschluss zu öffnen, Netzstoff abnehmbar, an den Schmalseiten mit je 3 weißen Blütenattrappen 4x4cm aus Kunststoff mit Löchern für 2ml Eppendorf-Reaktionsgefäße, Netzstoff und Rahmen waschbar; dient der Verpaarung von 20 Tieren] gesetzt. Die weiblichen Motten sind zu diesem Zeitpunkt 2 Tage alt, d.h. 2 Tage zuvor aus der Puppe geschlüpft. Die Fütterung der Tiere erfolgt über sechs 2ml Eppendorf-Reaktionsgefäße. Diese werden zu Beginn der Verpaarung im Paarungs-Netzkäfig in die weißen Blütenattrappen an der Seite des Käfigs eingehängt und nach 5-6 Stunden noch einmal ausgetauscht. Somit steht jeder Motte mind. 1ml Zuckerlösung zur Verfügung. In jedem Eppendorf-Reaktionsgefäß befinden sich 2ml 25%ige Zuckerlösung. Diese wird aus normalem Haushaltszucker und Leitungswasser hergestellt.

Die Verhaltensexperimente mit den Weibchen werden stets 3 Tage nach ihrem Schlupf aus der Puppe durchgeführt. Vor dem Einfangen für die Experimente werden die Individuen nach Geschlecht getrennt. Die weiblichen Tiere setzt man in die Transportzylinder [Transportzylinder: Durchmesser 14cm/ H 12cm, zylinderförmiger Behälter aus engmaschigem schwarzem Gitterplastik mit abnehmbaren Deckel und Boden, Deckel/Boden aus weißen Ringen mit schwarzer Gaze bezogen; dient der Aufbewahrung einzelner Tiere bis zum Experiment]. Die männlichen Tiere werden noch 1-2mal zur Verpaarung verwendet. Jedes weibliche Individuum wird nur einmal getestet.

In den Versuchen mit den blühenden *Nicotiana glauca* Link&Otto wurden ungepaarte, hungrige Weibchen getestet. Diese wurden 3 Tage nach dem Schlupf aus dem Netzkäfig gefangen und einzeln in die Transportzylinder gesetzt.

Die Überführung der Transportzylinder in den Vorraum des Windtunnel erfolgte in einer Transporttasche [Transporttasche: H 70 cm/B40 cm/ T 40cm große Tasche mit zwei Henkeln, Vorderseite mit Reißverschluss vollständig zu öffnen, Seitenwände aus Plastefolie, die restlichen

Seiten aus halbdurchlässiger feiner weißer Gaze; dient dem Transport von bis zu 15 Transportzylindern].

Je drei *Datura*-Pflanzen wurden mit den Käfern *Lema daturaphila* Kogan & Goeden infiziert, indem sie zusammen in zwei engmaschigen Zuchtkäfigen (Abb. 8) [Zuchtkäfig: H 45cm/B 90cm/T 45cm großer Käfig aus einem plastikrahmen mit Netzstoff/Plastikfolie, Vorderseite mit einem 2-Wege-Reißverschluss zu öffnen, vorn 2 Armschläuche aus Netzstoff; dient der ausbruchssicheren Zucht der Käfer auf den *Datura*-Pflanzen] in der Pflanzenklimakammer (Klimabedingungen im Abschnitt 2.2 beschrieben) gehalten wurden. Auf den Pflanzen entwickelten sich dann die Larven. Bis das gewünschte Fraßbild an den Blättern entstanden ist, wurde regelmäßig gegessen. Der Kahlfraß der Pflanzen schreitet schnell voran. Es werden regelmäßig die abgefressenen Pflanzen durch gesunde Pflanzen ersetzt.



Abbildung 8\_Haltung der Käfer in Netzkäfigen, (30.4.14; ©Pia Kortum)

### 3.2 Aufzucht und Haltung der verwendeten Pflanzen

Die verwendeten Pflanzen *Datura wrightii* Regel und *Nicotiana alata* Link & Otto wurden im Gewächshaus aus Samen gezogen und später in die Klimakammer gebracht, in der sie ca. eine Woche Zeit zur Umstellung an die neuen Lichtbedingungen bekommen, ehe sie für Experimente Verwendung finden. Hier werden sie während der Dunkelphase unter 22°C und 60% Luftfeuchte bei 0% Weiß- und 3% Rotlicht gehalten. Der Tag-/Nacht-Rhythmus ist mit den Motten synchronisiert und beträgt ebenfalls 16h/8h. Während des simulierten Tages wird 80% Weißlicht und 30% UV-Licht verwendet und es herrschen 60% Luftfeuchtigkeit, sowie 25°C Lufttemperatur. Jede Pflanze wird 6mal pro Woche am Ende der Dunkelphase mit 200ml Gießwasser gegossen. Zur

Herstellung des Gießwassers wird 50ml Flüssigdünger mit Leitungswasser auf 5L aufgefüllt. Der Dünger wurde in der Konzentration 15g/L Fertili3 angesetzt.

### 3.3 Gewinnung der Düfte

Die Pflanzen befinden sich entweder in einem Glaskasten oder es wird der Duft eines einzelnen Blattes aus einem Glaszylinder abgesaugt. Im Windtunnel (Abb.9) werden die Düfte den Versuchstieren als Auswahlversuch mit zwei Optionen mit konstantem Luftstrom (0,5L/min) an zwei 20cm weit auseinander angeordneten Duftquellen angeboten. Dies geschieht vor einem geruchsfreien Hintergrundluftstrom. Dazu wird die Außenluft durch 1m dicke Aktivkohlefilter gereinigt und anschließend auf die gewünschte Temperatur und Luftfeuchte gebracht.

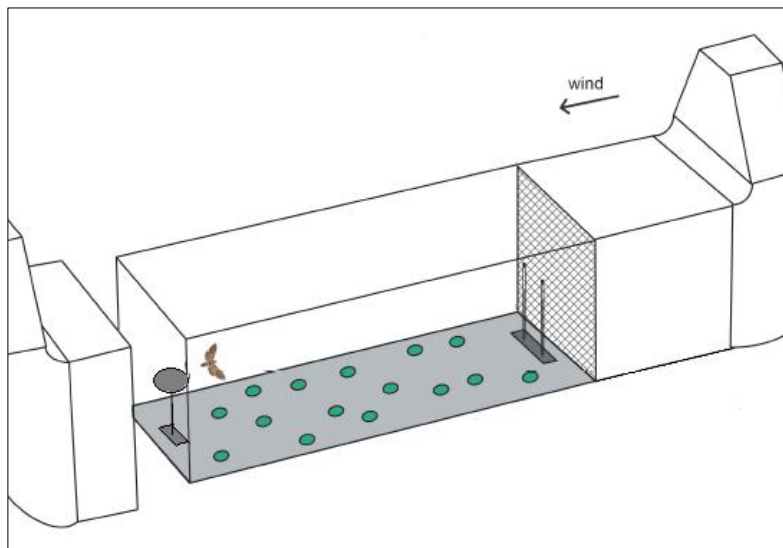


Abbildung 9\_Schematische Skizze Windtunnel [verändert nach 16]

Weiterhin wird bei einigen Experimentiersettings der Duft der Pflanzen zusätzlich durch kleine Glasflaschen mit a) 1ml Säure (Ethansäure (Abb.11) oder Hexansäure (Abb.12)) in verschiedenen Konzentrationen oder b) 1ml destillierten Wassers als Vergleichsprobe geleitet und erst dann im Tunnel abgegeben. Die Säure bzw. das Wasser in den Glasflaschen wurde nach 1h Versuchszeit oder 7 Tieren erneuert. Die Duftquellen werden im Folgenden abgekürzt: Wasser-Duftquelle [WDQ], Hexansäure-Duftquelle [HexSDQ] sowie Essigsäure-Duftquelle [EssigSDQ].

Die synthetischen Säuren wurden in verschiedene Konzentrationen verwendet. Die Experimente wurden beispielsweise mit der Konzentration  $10^{-3}$  durchgeführt, wobei eine schrittweise Verdünnung der Säuren mit destillierten Wasser stattfand. Dabei wurden 100µl der Säure mit 900 µl destillierten Wasser gemischt, um eine Konzentration von  $10^{-1}$  zu erhalten. Daraus wurden wiederum 100 µl entnommen und mit 900 µl destillierten Wassers gemischt, um die Verdünnung

$10^{-2}$  herzustellen. Diese Verdünnungsstufe wurde in Glasflaschen gefüllt, mit Parafilm verschlossen und bei  $-20^{\circ}\text{C}$  eingefroren. Die Verdünnungsstufen  $10^{-3}$  und  $10^{-4}$  wurden täglich frisch direkt aus dieser bereits vorhandenen  $10^{-2}$  Verdünnung hergestellt.

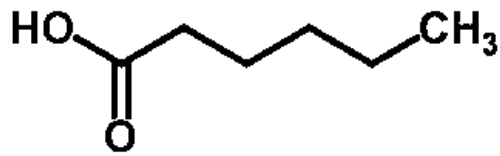


Abbildung 10\_Structurformel Hexansäure [17]

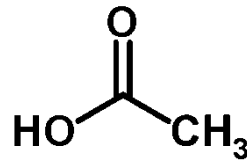


Abbildung 11\_Structurformel Ethansäure [18]

Der verwendete Glaszylinder (Abb.12) H 25cm x Durchmesser 10cm hat an der Seitenwandung und der Oberseite Öffnungen, die den Anschluss von Schläuchen ermöglichen. Das untere Ende des Zylinders wird mit zwei Halbkreisförmigen Plaste-Scheiben verschlossen, die in der Mitte ein Loch (Durchmesser 1cm) für den Blattstiel freilassen. Die Luftschläuche werden wie folgt angeschlossen: von oben wird Luft über einen Diffuser in den Zylinder gepresst und seitlich wird sie wieder abgesaugt.



Abbildung 12\_Glaszylinder (21.7.14 © Pia Kortum)

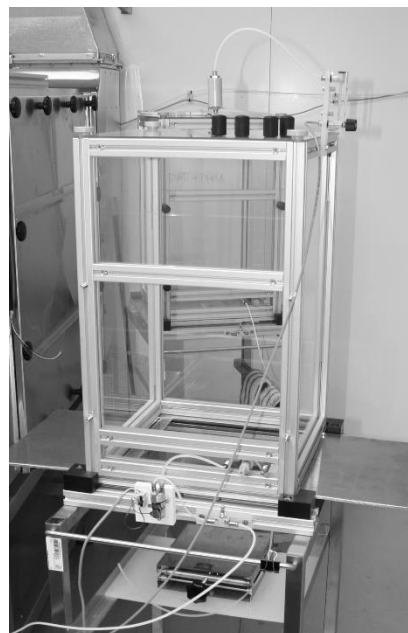


Abbildung 13\_Glaskasten (25.4.14 © Pia Kortum)

In einem weiteren Versuchsaufbau wurde ein Quader-förmiger Glaskasten (Abb.13) H 60cm x B 40cm x T 40cm verwendet. Er besteht aus Glasplatten, die durch einen Aluminiumrahmen verbunden sind. Der Boden besteht aus Metallplatten mit einem V-förmigen Einschnitt an der Kante. Die Pflanze wird von unten in den Glaskasten eingeführt und mithilfe einer Hebebühne auf die richtige Höhe gebracht. Durch Zusammenschieben kann bis auf eine kleine Öffnung für den



Stängel der Boden fast vollständig geschlossen werden, um Duft der Rosettenblätter oder Wurzeln auszuschließen. Auf der Oberseite des Quaders findet sich ein Schlaucheingang, durch welchen die Luft mittels Diffuser hineingepresst wird. An der Seite wird über einen Schlauch, der möglichst nahe an den Blättern platziert wird, die Luft wieder herausgesaugt.

### 3.4 Beschreibung der verschiedenen Experimentieranordnungen

#### Käfer - Experimente mit *Datura wrightii* Regel

Ein einzelnes Blatt der *Datura wrightii* Regel wird in einen Glaszylinder gesteckt. Dabei ist darauf zu achten, dass ein Blatt mit 4-5 mittleren bis großen Käferlarven der Art *Lema daturaphila* Kogan & Goeden und ausreichend Ausscheidungen, sowie einem mittleren Fraßbild ausgewählt wird. Die Duftquelle an welcher der Duft der infizierten Pflanze abgegeben wird, soll im Folgenden als Käfer-Duftquelle [KDO] bezeichnet werden. Das Blatt einer nicht-infizierten *Datura*-Pflanze wird ebenso in einen Glaszylinder eingebracht.

Der Blindversuch zum Käferexperiment läuft ähnlich ab. Es wird der Duft eines einzelnen nicht infizierten Blattes aus dem Glaszylinder abgesaugt, über einen Schlauchteiler aufgeteilt und dann an beiden Duftquellen der Duft desselben *Datura*-Blattes präsentiert.

#### Hexansäure – Experimente mit *Datura wrightii* Regel

Der Duft der *Datura*-Pflanze wird aus dem Glaskasten abgesaugt und dann über einen Schlauchteiler aufgeteilt und in zwei 200ml Glasflaschen eingeleitet. In den Glasflaschen befindet sich ein mit 1ml destilliertem Wasser bzw. 1ml Hexansäure ( $10^{-3}$ mol/l,  $10^{-4}$ mol/l) angefeuchtetes Filterpapier. Von den Glasflaschen führen Schläuche zu den beiden Duftquellen im Windtunnel. Es werden *Datura*-Pflanzen ohne Blüten verwendet.

#### Ethansäure – Experimente mit *Nicotiana glauca* Link & Otto

Auch in diesem Experimentieraufbau wird der Quader-förmige Glaskasten verwendet. Die oberirdischen Teile der *Nicotiana*-Pflanze werden in den Glaskasten gebracht und dieser verschlossen. Ein kleiner Schlauch zum Absaugen der Luft wird so nah als möglich an den frisch geöffneten Blüten platziert. Der abgesaugte Duft wird in zwei 200ml Glasflaschen mit 1ml destilliertem Wasser bzw. 1ml Ethansäure in verschiedenen Konzentrationen ( $10^{-2}$ mol/l,  $10^{-3}$ mol/l,  $5 \cdot 10^{-4}$ mol/l,  $10^{-4}$ mol/l) eingeleitet und anschließend an den Duftquellen im Windtunnel

präsentiert. Der gebräuchlichere Name für Ethansäure ist Essigsäure. Daher wird im Folgenden der Trivialname Essigsäure verwendet. In der Auswertung wurde nur die Zeit an der Duftquelle erfasst, wenn Nahrungsaufnahmeverhalten gezeigt wurde.

### **3.5 Beschreibung der beobachteten Verhaltensweisen**

Als ‘Wingfanning’ wird das schnelle Auf- und Abschlagen der Flügel in unbewegter Position bezeichnet. Es dient der Erwärmung der Flugmuskulatur und findet vor dem Losfliegen statt. Das Flügelschlagen kann durch eine leichte Berührung des Abdomens ausgelöst werden.

Als Direktflug wird eine nicht-zufällige Flugbewegung zur Duftquelle bezeichnet. Dabei fliegt die Motte in einer Pendelbewegung seitlich hin- und her. Die genaue Position der Duftquelle kann so ermittelt werden. Dabei fliegt die Motte langsam auf die Duftquelle zu.

Als Direktflug mit Kontakt wird das Berühren der Duftquelle mit einem Körperteil des Falters benannt. Dabei kann es sich um Nahrungsaufnahme- oder Eiablage-Verhalten handeln. Immer wenn die Motte ihren Proboscis ausrollt und damit die Duftquelle kontaktiert, wurde dieses Verhalten als Nahrungsaufnahme bezeichnet [16]. Dies ist im Video deutlich erkennbar. Dann wird mit dem Rüssel die Öffnung an der Duftquelle kontaktiert. Vom Beginn des Kontaktes an, wird die Dauer dieses Kontaktes gemessen. Der Schmetterling fliegt, während er „frisst“, im Schwirrflug mit etwas Abstand vor der Duftquelle. Der Tabakswärmer rollt anschließend den bis zu 7cm langen Rüssel wieder ein. Als Eiablage-Verhalten wird definiert, wenn die Motte mit der Abdomenspitze die Duftquelle berührt. Dabei wird das typische ‘abdomen curling’ beobachtet [16]. Dabei wird das Abdomen zur Bauchseite hin gekrümmt. Weiterhin wird erfasst, welche Duftquelle von der Motte zuerst angefliegen und berührt wird. Diese Duftquelle ist dann die Erstauswahl der Motte.

### **3.6 Windtunnel**

Das Verhalten des Tabakswärmers auf die Düfte von vegetativen Pflanzenteilen und Blüten werden in einem Plexiglastunnel (H 250cm/B 90cm/T 90cm) getestet (Abb. 14). Sechs grüne, 6,5cm große (im Durchmesser), zufällig verteilte Punkte am schwarzen Grund des Tunnels dienen der optischen Orientierung der Motten im Raum. Im Kanal herrschen eine Lufttemperatur von 23°C und eine Luftfeuchte 70%.

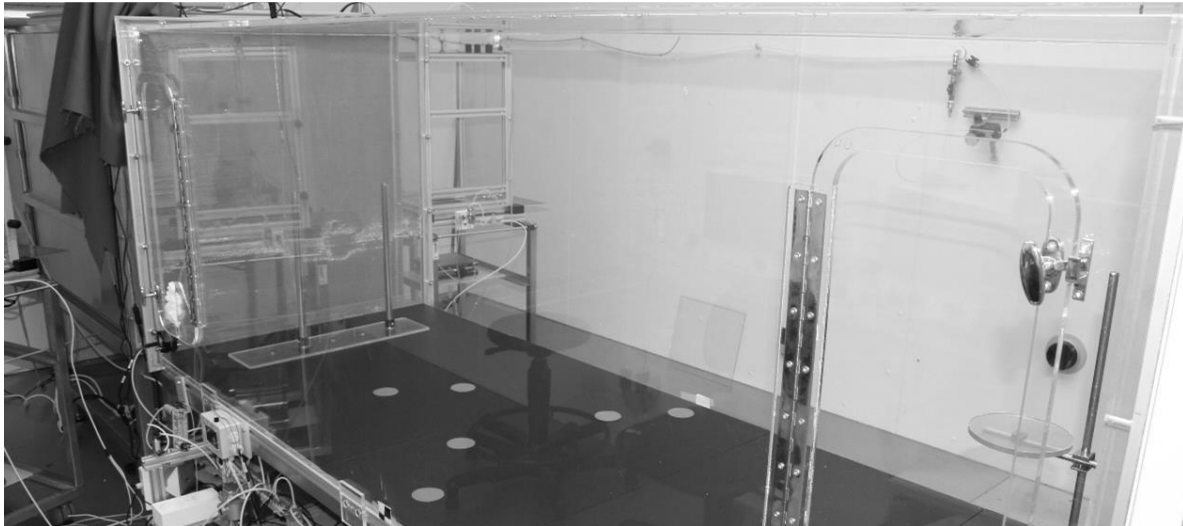


Abbildung 14\_ Windtunnel (25.4.14 ©Pia Kortum)

An den Wänden des Raumes sind LED-Lichtquellen angebracht, die permanent schwaches indirektes Licht abstrahlen. Dieses Licht wurde vom technischen Service bei doppelter Intensität als üblicherweise verwendet gemessen. Die Ergebnisse dazu sind in der Grafik (Abb.15) zu sehen. Dabei wurde die Bestrahlungsstärke E mit einer unüblichen Einheit verwendet, um den Kurvenverlauf der Grafik etwas deutlicher darstellen zu können.

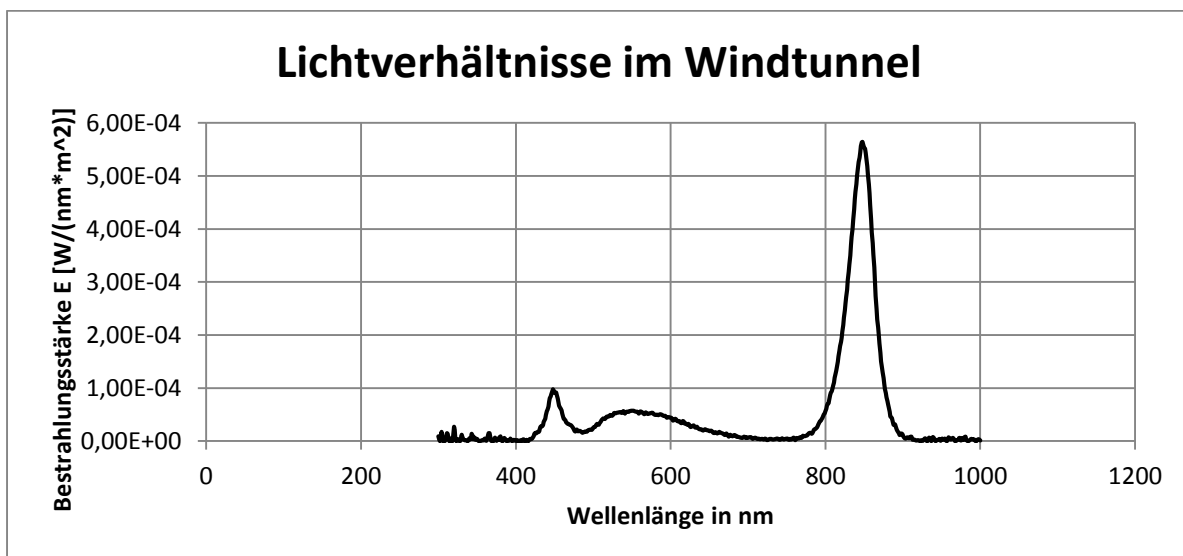


Abbildung 15\_Grafik\_Lichtverhältnisse im Windtunnel (©Daniel Veit)

Des Weiteren befindet sich an der Decke des Raumes eine Lichtfläche bei Rotlicht eingeschaltet werden kann. Dies wird benötigt um zwischen den Versuchen ausreichende Helligkeit zum Einfangen der Motten aus dem Windtunnel oder andere versuchsvorbereitende Tätigkeiten zu haben, ohne Weißlicht einsetzen zu müssen. Das Rotlicht wird vor dem Beginn des nächsten Versuchs ausgeschaltet.

Zu Beginn der Nachtperiode (Dämmerung) werden die benötigten Versuchstiere aus dem Netzkäfig herausgefangen und in kleine Transportzylinder gesetzt. Die Tiere werden in einem angrenzenden Raum etwa eine Stunde bis zum Beginn der Experimente zur Akklimatisation gebracht. Hier herrschen die gleichen Verhältnisse bezüglich Licht, Luftfeuchte und Temperatur wie im Windtunnel.

Die Pflanzen werden ca. 1h vor Versuchsbeginn in den Windtunnel gebracht, damit sie sich ebenfalls akklimatisieren können. Durch Aktivkohle gefilterte Frischluft wird mit 1,2L/min von oben mit einem Diffuser in den Glaskasten gepumpt. Im Windtunnel wurde der Duftstrom aus der Duftquelle mit 0,5L/min zu Beginn jedes Versuchstages eingestellt.

Alle Experimente werden innerhalb der ersten 4 Stunden der simulierten Nacht durchgeführt. Die Weibchen werden auf einer 50cm hohen Plattform, mit dem Deckel der Aufbewahrungsbox, abgesetzt. Zeigen sie nach 3 Minuten noch keine Flügelschläge, werden sie leicht am Abdomen berührt. Die Zeit bis zur Aktivität ist bei einem Auswahlversuch kein kritischer Parameter. Mit einer Kamera wird für 4 Minuten nach dem Losfliegen ein Video aufgezeichnet, welches eine spätere Auswertung des Fluges ermöglicht. Weibchen, die nach 5min kein „wingfanning“ (Auf- und Abschlagen der Flügel, zum Aufwärmen der Flugmuskulatur) zeigen, oder die Duftquelle nicht berühren, werden von den statistischen Analysen ausgeschlossen.

Anschließend werden die Tiere wieder eingefangen und in der Tiefkühltruhe bei -20°C mindestens 24h eingefroren. Danach werden sie über den Restmüll entsorgt.

### **3.7 Datenerhebung und statistische Auswertung**

Über dem Windtunnel ist eine Videokamera installiert und mit dem Laptop verbunden. Die Versuchstiere im Transportkäfig wurden auf die Start-Plattform abgesetzt. Mit Beginn des 'Wingfanning', wurde die Videoaufzeichnung gestartet. Die Kamera ist besonders lichtempfindlich, sodass auch in der relativen Dunkelheit auswertbare Videofilme entstanden. Mit dem Abheben der Motten von der Plattform wurde noch 4min aufgezeichnet. Gleichzeitig wurden ein handschriftliches, sowie ein elektronisches Protokoll im Computer erstellt. Diese sollte die spätere Auswertung erleichtern. Die Videos der Tiere, die im Protokoll den Vermerk eines möglichen oder sicheren Kontakts mit der Duftquelle ('responder'), wurden später angesehen.

In der detaillierten Auswertung wurden folgende Dinge erfasst: erstes Auswahlverhalten (Welche Duftquelle wurde zuerst kontaktiert?), Anzahl der Direktflüge, sowie Anzahl der Direktflüge mit

Kontakt. Mit der Videoauswertung kann zusätzlich die Dauer und Art (Eiablage-Verhalten, Nahrungsaufnahme-Verhalten) des Kontakts festgestellt werden. Die erhaltenen Daten wurden in Excel-Tabellen zusammengefasst.

Aus allen erhaltenen Daten wurden für die statistische Auswertung jene Tiere ausgeschlossen, die kein 'Wingfanning' zeigten und/oder bei denen während der 4min Versuchszeit nach Abflug kein Kontakt der Duftquelle beobachtet wurde.

Nun wurden von den übrigen Tieren ('responder') die Mittelwerte  $\mu = \frac{\sum x}{n}$  der Daten gebildet, sowie die Standardabweichung der Stichprobe  $s = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \mu)^2}{n-1}}$  berechnet.  $\mu$  ist der Erwartungswert, also hier der Mittelwert. Es wird die Standardabweichung der Stichprobe verwendet, da aus der Stichprobe Rückschlüsse auf alle Tabakswärmer gezogen werden sollen.

Mittels t-Test wurde auf Signifikanz zwischen den Reaktionen auf die beiden Duftquellen getestet. Es wird ein ungepoolter Zweistichproben-t-Test durchgeführt. Dabei wurde eine Irrtumswahrscheinlichkeit  $\alpha$  von 5 Prozent angenommen. Der erhaltene t-Wert wurde mit dem Tabellenwert für den entsprechenden Freiheitsgrad  $f$  verglichen. Wenn der berechnete t-Wert kleiner oder gleichgroß wie der Tabellenwert ist, so gelten die untersuchten Stichproben als nicht signifikant verschieden.

Verwendet wurden folgende Formeln:

$$s_x = \frac{\sum(x-\bar{x})^2}{n_x-1} \quad s_y = \frac{\sum(y-\bar{y})^2}{n_y-1} \quad s = \frac{s_x(n_x-1) + s_y(n_y-1)}{n_x + n_y - 2} \quad t = \frac{|\bar{x} - \bar{y}|}{\sqrt{s(1/n_x + 1/n_y)}} \quad f = n_x + n_y - 2$$

Der ungepoolte t-Test berechnet die Standardabweichungen zunächst getrennt. Sie werden erst im nächsten Schritt gekoppelt.

## 4 Ergebnisse

### 4.1 *Datura wrightii* mit *Lema daturaphila*

Der Versuchsaufbau im Käferexperiment wurde im Laufe der Zeit mehrfach verändert, um gute Reaktionsquoten und aussagekräftige Ergebnisse zu erhalten.

Zu Beginn wurde der Duft der *Datura*-Pflanze aus dem Glaskasten abgesaugt. Dabei zeigten 12 von 23 Tieren eine Reaktion, jedoch ohne signifikante Unterschiede zur Blindprobe (Pflanze ohne Käfer und Larven) feststellen zu können. Der Signifikanztest ( $t=2,07$  ( $f=22$ ;  $\alpha=5\%$ )) ergab folgende Werte für  $t$ : 1,37 für die Direktflüge insgesamt, 1,52 für die die Direktflüge mit Kontakt, 1,49 für die Nahrungsaufnahme-Zeit an der Quelle, sowie 1,06 für die Eiablagezeit an der Duftquelle und 1,52 für die Erstauswahl (Tab. 11). Es wurden folgende Mittelwerte berechnet: Die Motten flogen die Duftquelle ohne Käfer 2,08mal an, wobei 1,92 Kontakte zustande kamen. Die Käfer-Duftquelle [KDQ] wurde bei 1,0 Direktflügen 0,75mal berührt (Abb.16). Die Zeit für die Nahrungsaufnahme (Abb. 17) ist an der WDQ mit einem Mittelwert von 9,75s dreimal so hoch als an der KDQ mit 3,33s. Auch die Zeit, welche mit Eiablageverhalten verbracht wurde, ist mit 1,17s für die WDQ deutlich höher als für die KDQ mit nur 0,25s (Tab. 1). Zwei von drei Motten entschieden sich zuerst für die WDQ.

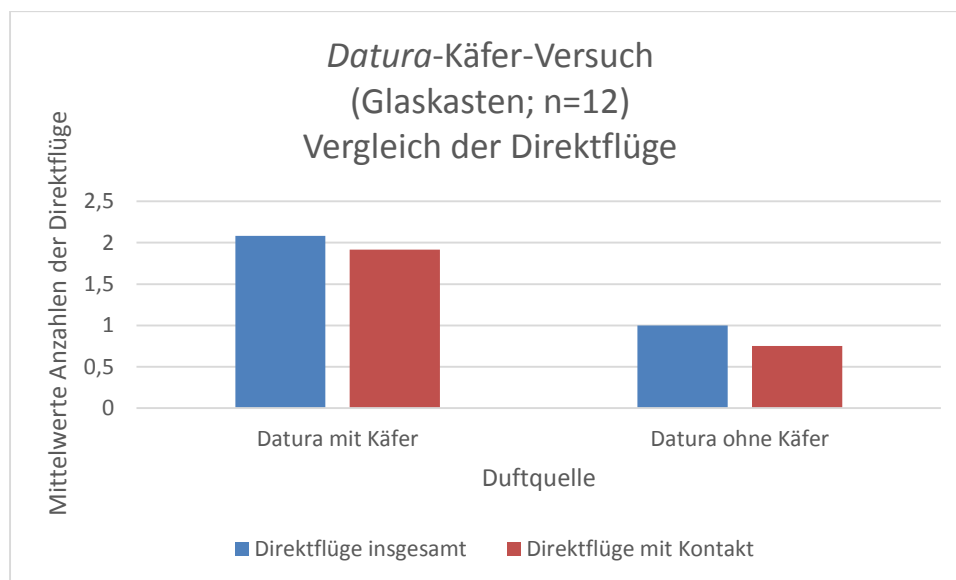


Abbildung 16\_Grafik\_Datura-Käfer-Versuch\_Direktflüge im Vergleich

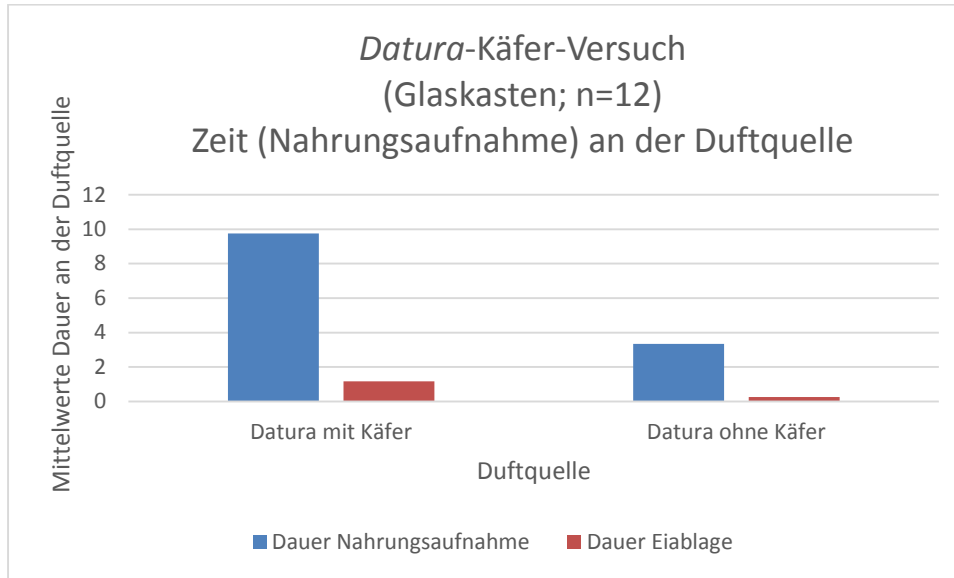


Abbildung 17\_Grafik\_Datura-Käfer-Versuch\_Zeit an der Duftquelle

Im veränderten Versuchsaufbau wurde ein einzelnes mittelstark befallenes Blatt (4-5 Larven, viele Ausscheidungen, sowie Fraßspuren) in einem Glaszylinder fixiert und der Duft abgezogen. Hier wurden 24 Tiere mit visuellem Stimulus (Tab. 3) im Windtunnel an beiden Duftquellen und 22 Tiere ohne optischen Reiz (Tab. 2) getestet. Mit optischem Hinweis folgen 10 Motten zur Duftquelle, während ohne das grüne Papier-Blattimitat nur noch halb so viele Tiere zur Duftquelle flogen und diese kontaktierten. Bei diesen Experimenten konnten keine signifikanten Ergebnisse erhalten werden, da alle berechneten t-Werte unter den Vergleichswerten 2,10 (mit visuellem Stimulus) und 2,31 (ohne visuellen Stimulus).

Bei der Versuchsreihe mit der Blattattrappe betragen die Mittelwerte für die KDQ 2,0 (Zahl der Direktflüge insgesamt) und 1,9 für die Direktflüge mit Kontakt, sowie für die Duftquelle mit der *Datura*-Pflanze ohne Käferbefall [ODQ] 1,0 für die Direktflüge insgesamt und 0,8 für die Direktflüge mit Kontakt. Die Zeiten an der KDQ betragen im Mittel 7,5s für das Saugen mit dem Rüssel und 3,6s für das Eiablageverhalten, während an der ODQ 13s für Saugen und 0,9s für die Eiablage beobachtet wurden. Mit der Erstauswahl der Duftquelle hielt es sich genau die Waage. 5 von den 10 getesteten Motten entschieden sich für die KDQ und 5 für die ODQ.

Für das Versuchssetting ohne visuelle Hinweise an den Duftquellen konnten für die 5 reagierenden Tiere folgende Werte ermittelt werden: Die Motten folgen im Durchschnitt 2,4 mal im Direktflug zur KDQ, wobei 2 dieser Direktflüge zum Kontakt führten. Dabei wurde die KDQ im Mittel 4,8s lang mit dem Rüssel (Nahrungsaufnahmeverhalten) und 1,8s mit dem Abdomen (Eiablageverhalten) kontaktiert. Drei Motten flogen zuerst zur KDQ, nur zwei entschieden sich zuerst für die ODQ. Es fanden durchschnittlich 1,8 Direktflüge insgesamt und 1,4 mit Kontakt statt. Dabei wurden

innerhalb der 4min Versuchszeit im Mittel 9s Nahrungsaufnahme- und 1s Eiablageverhalten beobachtet. Die ermittelten t-Werte sind kleiner als der für Signifikanz in der Tabelle gelistete t-Wert von 2,31, wenn man 8 Freiheitsgrade und eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% annimmt.

## **4.2 *Datura wrightii* Blindversuch**

Diese Windtunnelexperimente wurden zur Hypothesenprüfung bezüglich der Raten reagierender Versuchstiere durchgeführt. An den zwei Duftquellen im Windtunnel wurde der Duft einer identischen *Datura*-Pflanze angeboten. Dazu wurden insgesamt 30 Motten getestet. Allerdings zeigte nur ein einzelnes Versuchstier eine Reaktion (Tab.4). Es fand je 1 Orientierungsflug mit Kontakt zu beiden Duftquellen statt und die Motte zeigte auf jeder Seite 4s bzw. 28s lang Nahrungssuchverhalten.

## **4.3 *Datura wrightii* mit Hexansäure $1 \cdot 10^{-4}$**

An 6 Versuchstagen wurden insgesamt 48 Tiere getestet. Davon zeigten 15 eine Reaktion, d.h. sie flogen im Orientierungsflug auf die Duftquelle zu und kontaktierten diese (Tab.5). Die Reaktion der weiblichen Tabakswärmer auf den Duft der *Datura*-Pflanze mit Zusatz von Hexansäure unterscheidet sich von dem *Datura*-Duft dem lediglich Wasser zugesetzt wurde. Von 15 Motten flogen 9 zum Fressen an nur die WDQ. 3 flogen sowohl die WDQ als auch die HexSDQ an. Nur die HexSDQ wurde von einem Weibchen zur Nahrungsaufnahme kontaktiert und 2 flogen keine der beiden Duftquellen an. Dabei verbrachte eine Motte im Mittel  $14,2s \pm SD 11,1$  an der WDQ und  $2,1s \pm SD 4,4$  an der HexSDQ. Die ebenfalls protokollierten Eiablagezeiten an den Duftquellen zeigten in den Mittelwerten keinen prägnanten Unterschied (WDQ  $0,9s \pm SD 1,1$  bzw. HexSDQ  $1,0s \pm SD 2,0$ ). Hier zeigten 7 Motten kein Eiablageverhalten, 6 Weibchen flogen beide Duftquellen und 2 nur die WDQ an.

Mit Hilfe eines T-Tests wurde auf Signifikanz (mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit  $\alpha$  von 5%) zwischen den Reaktionen auf den Duft einer nichtblühenden *Datura*-Pflanze mit Wasser oder einer *Datura* mit Hexansäure getestet. Dabei konnten Unterschiede festgestellt werden. So flog die Mehrzahl der Motten (13 Tiere) in der Erstausswahl (Abb. 18) zuerst zur Duftquelle mit dem *Datura*-Wasser-Duftgemisch [WDQ]. Nur zwei Falter entschieden sich für das *Datura*-Hexansäure-Gemisch [HexSDQ] (Abb.1). Der ermittelte t-Wert für das erste Auswahlverhalten beträgt 3,44 und liegt damit über der Schwelle für Signifikanz 2,05.



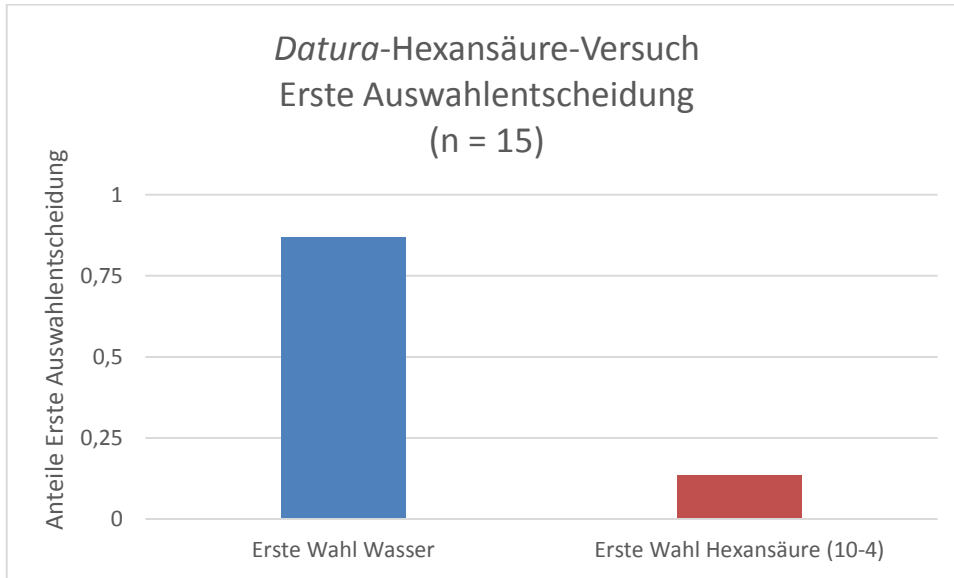


Abbildung 18\_Grafik\_Datura-Hexansäure-Versuch\_Erste Auswahlentscheidung

Ebenfalls signifikant verschiedene Resultate ( $t_{\text{berechnet}} 9,9 > t_{\text{Tabelle}} 2,05$ ) wurden in Bezug auf die mit Fressen verbrachte Zeit an der Duftquelle erhalten (Abb. 19).

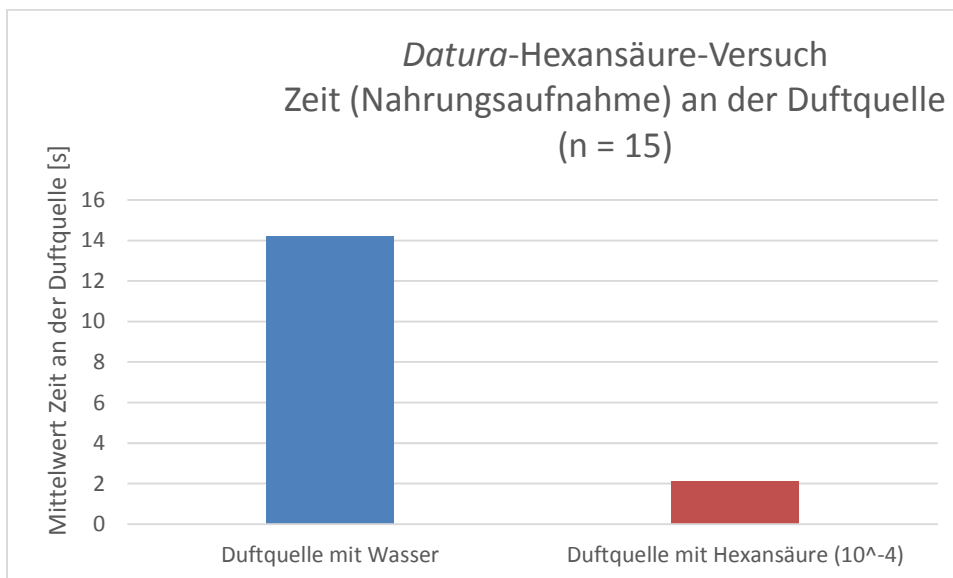


Abbildung 19\_Grafik\_Datura-Hexansäure-Versuch\_Zeit an der Duftquelle

Keine signifikanten Unterschiede wurden bei der Anzahl der Orientierungsflüge ( $t_{\text{berechnet}} 1,76 < t_{\text{Tabelle}} 2,05$ ) insgesamt (2,6 mal zur WDQ, 1,7 mal zur HexSDQ) erhalten. Knapp unter der Grenze zur Signifikanz ( $t_{\text{berechnet}} 2,046 < t_{\text{Tabelle}} 2,05$ ) liegt der Unterschied in der Anzahl der Direktflüge mit Kontakt der Duftquelle. Die Motten flogen die WDQ mit im Mittel 1,87 Kontakten häufiger an, während die HexSDQ im Mittel nur 1,07 Mal berührt wurde. Dennoch ist der Unterschied als nicht signifikant zu bewerten.

#### 4.4 *Datura wrightii* mit Hexansäure $1 \cdot 10^{-3}$

An vier Versuchstagen konnten insgesamt 25 Tiere im Windtunnel getestet werden. Die Rate der reagierenden Motten war mit 24% noch niedriger als beim Versuch mit der Konzentration  $10^{-4}$ . Es waren nur 6 Versuchstiere dabei, die einen Orientierungsflug mit Kontakt gezeigt haben (Tab.6). Es konnten im Auswahlversuch zwischen den mit Wasser bzw. Säure versetzten Duft der *Datura*-Pflanze keine signifikanten Unterschiede ( $t$  aus Tabelle = 2,23) in Bezug auf die Direktflüge insgesamt ( $t = 0,47$ ) bzw. mit Kontakt ( $t = 0,24$ ), die Zeit an der Duftquelle ( $t = 0,21$  für Fressen,  $t = 0$  für Eiablage), sowie das erste Auswahlverhalten ( $t = 0$ ) festgestellt werden.

Die beiden Duftmischungen wurden je drei Mal als Erstausswahl gezählt. Es konnte keine Präferenz festgestellt werden. Es fanden im Mittel  $2,0 \pm s 1,6$  Direktflüge zur WDQ statt, wovon nur  $1,0 \pm s 1,6$  zum Kontakt führte. Die HexSDQ wurde im Mittel  $1,67\text{mal} \pm s 1,5$  angefliegen und  $0,83\text{mal} \pm s 1,4$  kontaktiert. An der WDQ verbrachten die Motten im Mittel  $0,17\text{s} \pm s 0,17$  mit Eiablageverhalten und  $6,5\text{s} \pm s 51,9$  mit Fressen, die ermittelten Zeiten an der HexSDQ waren sehr ähnlich mit im Mittel  $0,17\text{s} \pm s 0,17$  für Eiablage und  $5,67\text{s} \pm s 42,3$  für die Nahrungsaufnahme.

#### 4.5 *Nicotiana alata* mit Essigsäure

In dieser Versuchsreihe wurde die Reaktion auf Essigsäure in verschiedenen Duftstoffkonzentrationen im Auswahlversuch untersucht. Dabei wurden pro Konzentrationsstufe mindestens 48 Tiere untersucht. Insgesamt wurden 237 Motten in die Versuchsreihe einbezogen. Dabei entfielen auf die Konzentrationsstufen folgende Reaktionsraten: 20 von 48 ( $1 \cdot 10^{-2}$ ) (Tab.10), 19 von 58 ( $1 \cdot 10^{-3}$ ) (Tab.9), 27 von 82 ( $5 \cdot 10^{-4}$ ) (Tab.8) und 24 von 49 Motten zeigten bei niedrigsten untersuchten Essigsäure-Konzentration ( $1 \cdot 10^{-4}$ ) (Tab.7) eine auswertbare Verhaltensantwort. Die hohen Konzentrationen  $1 \cdot 10^{-2}$  und  $1 \cdot 10^{-3}$  erzielten bei den Direktflügen insgesamt und mit Kontakt, sowie den Auswahlentscheidungen und der Zeit an der Duftquelle signifikante Ergebnisse. Bei der Konzentration  $1 \cdot 10^{-4}$  konnten in allen Punkten keine signifikanten Unterschiede mehr festgestellt werden. Daher wurde noch die Konzentration  $5 \cdot 10^{-4}$  hinzugenommen. Die Auswertung lieferte bei der ersten Auswahlentscheidung und der Zeit an der Duftquelle prägnante Unterschiede, während die Direktflüge, sowohl insgesamt als auch mit Kontakt, sich nicht signifikant unterscheiden.

Die Motten flogen vermehrt das Wassergemisch in der Erstausswahl gegenüber der Essigsäuremischung in den Konzentrationsstufen  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$  und  $5 \cdot 10^{-4}$  an. Rund  $\frac{3}{4}$  der Motten

entschied sich für die Duftquelle ohne Säure (Abb. 20). Die Mittelwerte für die WDQ liegen bei  $0,75 \pm s 0,2$  ( $10^{-2}$ ), sowie  $0,74 \pm s 0,2$  ( $10^{-3}$ ) und  $0,74 \pm s 0,2$  ( $5 \cdot 10^{-4}$ ). Die Mittelwerte für die EssigSDQ liegen bei  $0,25 \pm s 0,2$  ( $10^{-2}$ ), sowie  $0,26 \pm s 0,2$  ( $10^{-3}$ ) und  $0,26 \pm s 0,2$  ( $5 \cdot 10^{-4}$ ).

Bei der Konzentration  $10^{-4}$  war keine signifikante Präferenz (45% WDQ/54% EssigSDQ) mehr feststellbar. Der t-Wert lag hier bei 0,57 und somit deutlich zu niedrig ( $t = 2,01$  mit  $\alpha=5\%$ ,  $f=46$ ). Die Rohdaten lieferten  $0,46 \pm s 0,3$  für die Wasser-Mischung und  $0,54 \pm s 0,3$  für die Mischung aus Essigsäure und *Nicotiana*.

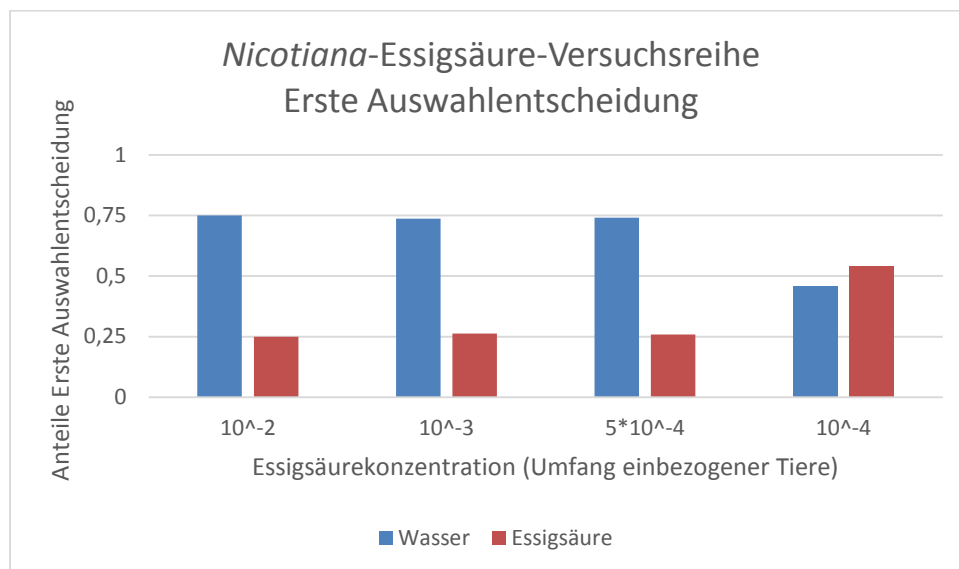


Abbildung 20\_Grafik\_Nicotiana-Essigsäure-Versuch\_Erste Auswahlentscheidung

Der Vergleich der Zeiten an der Duftquelle (Abb. 21) liefert in der Auswertung eine zunehmende Attraktivität der Duftquelle mit Wasser gegenüber der Quelle mit der zugesetzten Essigsäure mit steigender Konzentration derselben. Bei der Konzentration  $5 \cdot 10^{-4}$  dauerte der Aufenthalt an der Duftquelle mit dem *Nicotiana*-Wasser-Gemisch im Mittel  $21,6s \pm s 307,5$ ; während die Motten im Mittel nur  $8,9s \pm s 174,0$  an der Quelle mit dem *Nicotiana*-Essigsäure-Gemisch verbrachten. Deutlicher war der Unterschied bei der Konzentrationsstufe  $10^{-3}$ . Hier betrug die Mittelwerte der Zeiten an der Duftquelle  $14,5s \pm s 154,2$  für das *Nicotiana*-Wassergemisch und  $2,5s \pm s 26,0$  für den Duft aus der Pflanze und Essigsäure. Der größte Unterschied konnte bei der Säurekonzentration  $10^{-2}$  erfasst werden. Während die Motten  $2,75s \pm s 24,8$  an der Säurequelle verharrten, blieben sie an der Duftquelle des Pflanzen-Wasser-Gemisches 10mal so lange ( $20,65s \pm s 143,9$ ). Keine Aussage wird über die Konzentration  $10^{-4}$  getroffen, da der t-Test ergab, dass keine Signifikanz vorliegt. Der berechnete t-Wert 1,44 lag unter dem Tabellenwert von 2,01 für  $f=46$  und  $\alpha=5\%$ . Hier verbrachte eine Motte im Mittel  $10,6s \pm s 130,5$  an der WDQ und  $16,5s \pm s 278,6$  an der EssigSDQ.

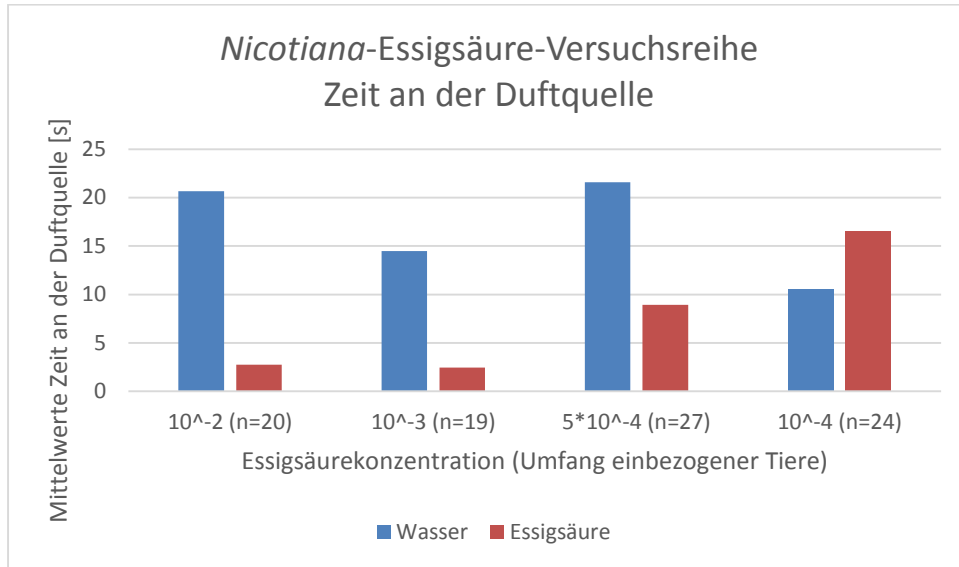


Abbildung 21\_Grafik\_Nicotiana-Essigsäure-Versuch\_Zeit an der Duftquelle

Die auf die Duftquelle orientierten Direktflüge fanden bevorzugt zur Duftquelle mit dem Wassergemisch statt (Abb. 5). Sie waren bei den Konzentrationsstufen  $10^{-2}$  und  $10^{-3}$  im Mittel mehr als doppelt so häufig und führten auch in einem größeren Anteil zum Kontakt der Duftquelle. Im Mittel flog eine Motte rund 1,8mal zum Wassergemisch, jedoch nur 0,7mal zum Säuregemisch (sowohl bei der Verdünnung  $10^{-2}$  als auch bei  $10^{-3}$ ). Die Werte für die Standardabweichungen sind den Tabellen im Anhang zu entnehmen (Tab. 1 +Tab.2).

Dabei wurde  $1,7\text{mal} \pm s 2,1$  ( $10^{-2}$ ) bzw.  $1,5\text{mal} \pm s 2,6$  ( $10^{-3}$ ) die WDQ kontaktiert. Eine Berührung konnte rund  $0,5\text{mal} \pm s 0,9$  bei der Säurekonzentration von  $10^{-2}$  und  $0,5\text{mal} \pm s 0,6$  bei der Verdünnung  $10^{-3}$  festgestellt werden. Bei >85% der Direktflüge zur Duftquelle mit dem zugesetzten Wasser fand auch ein Kontakt statt. Bei dem Duft mit der Säure fand nur bei 71% ( $10^{-2}$ ) bzw. 64% ( $10^{-3}$ ) nach dem Direktflug auch eine Berührung statt. Kein signifikanter Unterschied konnte bei den Konzentrationsstufen  $5 \cdot 10^{-4}$ , sowie  $10^{-4}$  festgestellt werden. Die Zahlen für die durchschnittliche Anzahl der Direktflüge ähneln sich bei der letzten Konzentrationstufe ( $10^{-4}$ ) stark:  $1,3 \pm s 2,6$  Direktflüge zur WDQ insgesamt, davon  $1,25 \pm s 2,45$  Direktflüge mit Kontakt der WDQ,  $1,25 \pm s 1,3$  Direktflüge zur EssigSDQ insgesamt und davon  $1,2 \pm s 1,2$  mit Kontakt. Für die Konzentration  $5 \cdot 10^{-4}$  wurden  $2,2 \pm s 2,8$  Direktflüge zur WDQ insgesamt,  $1,9 \pm s 2,7$  Direktflüge mit Kontakt der WDQ,  $1,3 \pm s 2,5$  Direktflüge zur EssigSDQ insgesamt und davon  $1,15 \pm s 1,4$  mit Kontakt erfasst.

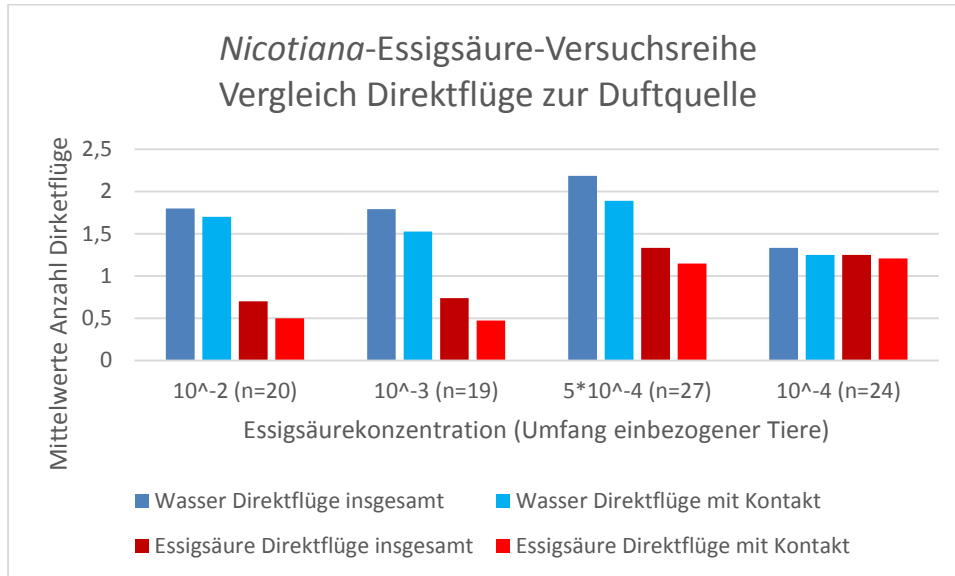


Abbildung 22\_Grafik\_Nicotiana-Essigsäure-Versuch\_Vergleich Direktflüge zur Duftquelle

## 5 Diskussion

Der Geruchssinn ist für Insekten von großer Wichtigkeit. Er ermöglicht ihnen Futter- und Eiablageplätze zu finden. Bei solchen überlebenswichtigen Ressourcen sollten daher die Suche und die Deckung des Bedarfs möglichst effizient sein. Die passiv über den natürlichen Selektionsdruck und die Fitness durchgeführte Kost-Nutzen-Analyse sorgt für eine im Laufe der Evolution immer stärker werdende Anpassung an die Umwelt. Die Tiere entwickeln sich weiter und es kommt zur Spezialisierung. Spontane Mutationen, die einen Vorteil im Wettbewerb um die begrenzten Ressourcen bieten, werden im Verlauf der Evolution im Genpool der Population gefestigt. Es ist denkbar, dass neue Rezeptoren, die beispielsweise auf Säuren ansprechen, zunächst zufällig entstanden sind und sich dann, da sie für die Träger dieses Merkmals einen Vorteil darstellten, sich manifestiert haben.

Da die Motten in der Lage sind, Hexansäure und Essigsäure mit den Sensillen auf ihren Antennen wahrzunehmen [M. Knaden, C. Kliner; mündliche Aussagen], stellte sich die Frage nach der ökologischen Bedeutsamkeit für den Tabakswärmer. Die Säuredüfte sind in der Natur vorzufinden. Hexansäure stammt aus den Exkrementen der Käferlarven der Spezies *Lema daturaphila* und Essigsäure wird von Bakterien im Nektar von Blüten produziert, welche den enthaltenden Zucker abbauen. Um herauszufinden, welchen Einfluss diese Stoffe auf die Attraktivität von Pflanzendüften haben, wurden verschiedene Verhaltensexperimente durchgeführt.

### *Datura wrightii* Regel mit *Lema daturaphila* Kogan & Goeden

Die Versuche mit den Käferlarven gestalteten sich schwierig. Es wurden Pflanzen mit einer passenden Befallsstärke benötigt. Um eine Signifikanz der Ergebnisse zu erzielen, sollte der Umfang der Stichprobe auf jeden Fall ausgeweitet werden. Dies war mir in der für die Erstellung der Examensarbeit zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich. Zu Beginn wurde mit dem üblichem Glaskasten gearbeitet, um den Duft der *Datura*-Pflanze abzusaugen. Die erhaltende Reaktionsrate war mit 12 von 23 Tieren vergleichsweise gut. Dennoch wurde in Absprache mit M.Knaden ein anderes Versuchsetting konzipiert und erprobt. Hierbei wurde der Duft eines einzelnen *Datura*-Blattes aus einem Glaszylinder abgesaugt. Die erhaltende Rate reagierender Tiere war mit nur 23% sehr niedrig.

Um diese zu erhöhen wurde im dritten Versuchsaufbau mit einem optischen Hinweis an der Duftquelle und dem Glaszylinder gearbeitet. Die Verwendung eines optischen Stimulus hat sich

insoweit positiv auf die Ergebnisse ausgewirkt, als sie die Rate der reagierenden Tiere auf 41% erhöht hat. Physikalischer Kontakt zu den Pflanzen und/oder visuelle Reize steuern den Ablauf der vollen Sequenz des Eiablageverhaltens. In der Natur kommunizieren die Blüte und z.B. ihr Bestäuber multimodal. Es werden von der Motte visuelle, olfaktorische und gustatorische Signale der Pflanzen verarbeitet und diese lösen dann das entsprechende Verhalten bei dem Tier aus. Fehlen einzelne Signale kann das üblicherweise zu beobachtende Verhalten nur noch vermindert oder nicht beobachtet werden, wenn es sich beispielsweise um einen Schlüsselreiz handelt. Besonders wichtig sind solche Schlüsselreize beispielsweise bei Paarungsritualen. Zur Fortsetzung der Versuche mit einem optischen Stimulus würde ich nicht raten. Sie sind insoweit kritisch, da sie einen Vergleich beispielsweise mit dem *Nicotiana*-Essigsäure-Versuch erschweren.

Für weitere Experimente mit den Käfern würde ich den ersten Versuchsaufbau mit dem Glaskasten bevorzugen, da dieser die höchsten Reaktionsraten erzielt hat und die Vergleichbarkeit auf der Basis des Experimentaufbaus zu den sonst durchgeführten Experimenten gewahrt wird. Weiterhin sollten Pflanzen mit Blüten verwendet werden, da die Duftkombination aus Blättern und Blüte attraktiver für die Weibchen sind [16].

Die von mir erzielten Ergebnisse mit dem Versuchsaufbau Glaskasten sind nicht signifikant, da die in die statistischen Berechnungen einbezogene Stichprobe mit nur 12 Tieren sehr klein war. Ich vermute, dass bei Verdopplung bis Verdreifachung des Stichprobenumfangs aussagekräftige Ergebnisse eintreten. Es sind aus den bisherigen Daten folgende Tendenzen abzuleiten, die jedoch durch Weiterführung der Experimentierreihe zu prüfen wären: Die Motten konnten in allen Punkten (Direktflüge insgesamt und mit Kontakt, Erstauswahl sowie Zeit an der Duftquelle) häufiger bzw. länger an der Duftquelle mit der infizierten Pflanze beobachtet werden.

Da Pflanzen verwendet wurden, die nicht blühen, vermute ich dass diese nicht so intensiv duften. Es ist bekannt, dass Pflanzen, die durch Herbivore verletzt werden, Botenstoffe produzieren, die Signale an umliegende Pflanzen und Feinde der Herbivoren senden. Die Vermutung, dass die Motten die mit den Käfern infizierten Pflanzen weniger häufig anfliegen und kontaktieren würden, konnte nicht bestätigt werden. Da es sich aber um nicht signifikante Ergebnisse handelt, gilt sie auch nicht als widerlegt. Ich vermute, dass die geringen Mengen Fäkalien, die die Raupen produzieren, nicht von den Motten wahrgenommen werden können oder die Käfer produzieren einen Duft der für die Tabakswärmer nicht abschreckend ist.

In der Arbeitsgruppe am MPI wurden untersucht, wie die Eiablagepräferenz bei verschiedenen Pflanzen, darunter *Nicotiana attenuata* und *Datura wrightii* durch den Fraß von Raupen der eigenen Art verändert wird [9]. Dabei wurde „kein signifikanter Unterschied der Verletzungen

durch die Larven auf die Eiablagepräferenz von Weibchen auf *Datura wrightii*“ (Späthe et al. 2013 [9]) festgestellt. Es ist denkbar, dass die Pflanzen in dem tropischen Verbreitungsgebiet, sofern sie durch herbivore Larven (eigene Nachkommen oder Käferlarven) kahlgefressen wurden, rasch durch neue Pflanzen ersetzt werden, da in den Tropen aufgrund der klimatischen Gegebenheiten eine Keimung ganzjährig möglich ist. Der Selektionsdruck Konkurrenten in geringen Dichten auf der bevorzugten Eiablage-Pflanzenart *Datura* [4] zu vermeiden ist möglicherweise nicht so groß, wie nach weniger präferierten Pflanzenarten für die Eiablage zu suchen.

#### *Datura wrightii* Blindversuch

Dieser Versuch wurde durchgeführt um zu prüfen, ob die niedrige Reaktionsrate in den *Datura*-Käfer-Experimenten aus dem im Windtunnel vorhandenen Duft der Käfer resultiert. Damit lautet die Hypothese: Die Motte erkennt an den flüchtigen Duftmolekülen in der Luft, dass in der Population mit *Lema daturaphila* befallende Pflanzen vorhanden sind. Sie meidet die gesamte Population und nicht nur einzelne Pflanzen, da das Risiko einer möglichen Übertragung der Käfer auf die benachbarten noch nicht befallenden Pflanzen sehr hoch ist. Des Weiteren eignet sich der Versuch, um zu prüfen wie attraktiv der Duft eines einzelnen Blattes von einer *Datura*-Pflanze ohne Blüten aus dem Glaszylinder ist.

Für dieses Experiment wurde erwartet, dass ohne eine Käferduftquelle die Reaktionsrate steigt. Sie ist aber bei 30 insgesamt untersuchten Tieren mit nur einem reagierenden Versuchstier sehr niedrig und geringer als in den durchgeführten Käferversuchen zuvor. Ursachen könnten die Homogenität des angebotenen Duftes sein. Dieser ist vermutlich für *Manduca* nicht attraktiv und entspricht auch nicht der heterogenen Lebensumwelt der Tiere. Der Duft hat scheinbar nur sehr begrenztes Potenzial, um eine Reaktion der Tiere auszulösen. Es ist auch möglich, dass die Motten nur das Duftbukett der gesamten Pflanze (inklusive Stängel und mehrerer Blätter) anziehend findet. In Versuchen am MPI konnte gezeigt werden, dass die Duft-Kombination von Blüten und Blättern attraktiver ist, als von den Blättern allein [16]. Ich vermute je weniger Reize die Motte erhält, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Verhalten im Labor zu beobachten ist. Die Versuchstiere hatten im Blindversuch zusätzlich keine mechanischen oder visuellen Stimuli. Auch ist in dem Glaszylinder kein vollständiges Umströmen des Blattes mit Luft gewährleistet. Des Weiteren wurde hier abweichend zum Glaszylindersetting **der Duft einer identischen Pflanze getestet, indem der Duft nach dem Absaugen über ein Schlauchteiler aufgeteilt wurde. Dadurch wird der Duft zusätzlich abgeschwächt, weil derselbe Durchfluss von 0,5L/min an der Mündung im Windtunnel eingestellt wurde, wie in den Versuchen mit den Käfern. Dies hat** keinen Einfluss auf



die Attraktivität der Düfte, da die Konzentration vor allem Informationen zur Distanz bis zur Duftquelle für die Motte enthält [21].

Die aufgestellte Hypothese der Vermeidung von Populationen aus befallenen und nicht befallenen *Datura*-Pflanzen kann nicht bestätigt werden. Die Reaktionsraten sind noch geringer als zuvor.

#### Hexansäure – Experimente mit *Datura wrightii* Regel

Die Reaktion der weiblichen Tabakswärmer auf den Duft der *Datura*-Pflanze mit Zusatz von Hexansäure in der Verdünnung  $10^{-4}$  unterscheidet sich von dem *Datura*-Duft dem lediglich Wasser zugesetzt wurde. Die zu Beginn der Arbeit aufgestellte Hypothese konnte in der Versuchsreihe mit Hexansäure und *Datura wrightii* zumindest teilweise belegt werden. Es wurden 25 Tiere mit der Verdünnung  $10^{-3}$  und ca. doppelt so viele Individuen (48) bei der Verdünnungsstufe  $10^{-4}$  getestet. Die Reaktionsraten waren niedrig mit 24% (6/25) bzw. 31% (15/48), weil Pflanzen ohne Blüten verwendet wurden. Der Duft dieser Pflanzen ist weniger attraktiv [16].

Die gemessenen Zeiten des Nahrungsaufnahmeverhaltens der Motten für die Verdünnungsstufe  $10^{-4}$  zeigten die Unterschiede deutlich. Doch auch schon an den reinen Anzahlen der Motten mit Nahrungssuchverhalten wird klar, dass die WDQ attraktiver gegenüber der HexSDQ ist. Von 15 Motten flogen 9 zum Fressen nur an die WDQ. Dabei verbrachte eine Motte im Mittel 14,2s an der WDQ und 2,1s an der deutlich unattraktiveren HexSDQ. Die Hexansäure hat also einen Effekt auf die Häufigkeit und Dauer der Kontakte in Bezug auf die Nahrungsaufnahme. Die ebenfalls protokollierten Eiablagezeiten an den Duftquellen zeigten in den Mittelwerten keinen prägnanten Unterschied (WDQ 0,9s  $\pm$ SD 1,1 bzw. HexSDQ 1,0s  $\pm$ SD 2,0). Auch eine detaillierte Auswertung brachte keine Präferenz ans Licht. 7 Motten zeigten kein Eiablageverhalten, 6 Weibchen flogen beide Duftquellen an. Auch die Mittelwerte der Anzahlen der Direktflüge zur WDQ sowohl insgesamt als auch mit Kontakt sind höher als zur die Anzahlen der HexSDQ. Sie bestärken die Aussage, dass die WDQ präferiert wird. Damit konnte die Vermutung, dass die Hexansäure bei der Eiablage von den Motten als Indikator für bereits auf der Pflanze vorhandene herbivore *Lema*-Käferlarven vermieden wird, nicht bestätigt werden.

Zusammenfassend folgt, dass die Hexansäure in der Verdünnung  $10^{-4}$  eine Aversion bezüglich der Nahrungsaufnahme auslöst, jedoch keinen Effekt auf die Präferenz bei der Eiablage hat. Die verminderte Eiablage insgesamt könnte ein weiterer Indikator für die Aversion gegen die Säure sein. Sofern die Motte die Hexansäure detektiert, ist die Motivation Eier zu legen vermindert.

Weiterhin wurde der gleiche Versuch mit der Verdünnung  $10^{-3}$  durchgeführt. Es konnten nur 6 reagierende Tabakswärmer-Weibchen in die statistische Auswertung einbezogen werden. Daher sind Aussagen zu Tendenzen sehr unzuverlässig. Zudem zeigen die beiden zur Auswahl stehenden Duftmischungen nur sehr geringe bis keine Unterschiede. Auffällig ist, dass nur 2 Motten Eiablageverhalten gezeigt haben. Um die Chancen zu erhöhen mehr Eiablageverhalten zu beobachten, muss die Motivation der Tiere erhöht werden. Ein neuer Versuch könnte wie folgt aussehen. Den Motten wird ihre bevorzugte Art *Datura* direkt im Windkanal zur Eiablage angeboten. Die zu erhaltenden Reaktionsraten werden in letzterem Fall hoch eingeschätzt, da sowohl olfaktorische, visuelle als auch mechanische Reize die Motte zur Eiablage motivieren. Das Hexansäure-Duftgemisch wird über eine nahe an der *Datura*-Pflanze befindliche Duftquelle abgegeben. Als alternative Auswahl sollte auch hier Wasser verwendet werden. Die Hypothese für dieses Versuchssetting lautet, dass die Motten vermehrt Eiablage an der *Datura*-Pflanze zeigen, bei der sie keine Hexansäure riechen. Weiterhin bestünde die Möglichkeit die Anzahl der abgelegten Eier zu erfassen, indem nach jedem Versuchstier die Pflanzen überprüft und abgesammelt werden.

#### *Nicotiana glauca* Link & Otto mit Essigsäure

Die Reaktion der Motten auf die zugefügte Essigsäure zum Duft der *Nicotiana glauca* ist konzentrationsabhängig. Je höher die Konzentration der Essigsäure, desto stärker fällt die Präferenz für das *Nicotiana*-Wasser-Duftgemisch aus. Damit wurde die Hypothese: „Die Motten zeigen eine Präferenz für den *Nicotiana*-Duft ohne Essigsäure-Zusatz.“ bestätigt. Sie kann mithilfe der erhaltenen Ergebnisse belegt werden. So zeigte sich in den Konzentrationsstufen  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$  und  $5 \cdot 10^{-4}$  eine deutliche Präferenz in Bezug auf die Erstauswahl der WDQ besteht. In allen drei Konzentrationen entschieden sich  $\frac{3}{4}$  der Tiere für die WDQ. In der Konzentrationsstufe  $10^{-4}$  konnte hingegen kein signifikanter Unterschied mehr festgestellt werden. Auch die von den Tabakswärmer an den Duftquellen verbrachten Zeiten stützen diese Hypothese. Die Motten haben bei Konzentrationen kleiner als  $10^{-4}$  deutlich mehr Zeit an der Duftquelle mit dem Wasser-*Nicotiana*-Gemisch verbracht. Die Aversion gegenüber der Essigsäure zeigt sich auch in der Anzahl der Direktflüge insgesamt und der Direktflüge mit Kontakt. Hier wird deutlich, dass bei den beiden hohen Konzentrationen  $10^{-2}$  und  $10^{-3}$  die WDQ deutlich häufiger angefliegen und auch kontaktiert wird als die EssigSDQ. Die synthetische Essigsäure spielt also in einer höheren Konzentration eine Rolle für die Entscheidung der Motte für oder gegen eine Duftquelle. Dieser Stimulus löst eine Ablehnungsreaktion aus. Essigsäure ist ein unattraktiver Duft für die Tabakswärmerweibchen.

Bei der Säure-Konzentration von  $5 \cdot 10^{-4}$  kann beobachtet werden, dass die Motten aus der Distanz des Orientierungsfluges eine leichte Präferenz für die WDQ haben. Diese wird etwas häufiger angefliegen, wenn auch die Anzahlen der Direktflüge (insgesamt und mit Kontakt) keine signifikanten Unterschiede mehr aufwiesen. Dies legt die Vermutung nahe, dass die untersuchte Konzentrationsstufe den Übergang zwischen einer deutlichen Abneigung gegen hohe Säurekonzentrationen zu einer tolerierbaren Verdünnung markiert. Es ist auch denkbar, dass die Motte geringe Konzentrationen wie  $10^{-4}$  nicht detektieren kann und aus diesem Grund kein unterschiedliches Verhalten zu beobachtbar ist. Letzteres könnte mithilfe von dosisabhängigen Reaktionskurven mit SSR festgestellt werden.

In zukünftigen Versuchen sollte man zusätzlich die Reaktion auf *Nicotiana*-Pflanzen testen, in deren Blüten die Bakterien kultiviert werden. Damit könnte festgestellt werden, ob bei der natürlichen Essigsäure-Quelle (Pflanze mit Bakterien in der Blüte) eine Präferenz für die Pflanzen ohne entsprechende Säureproduzenten besteht. Dabei sollte wenn möglich auch geprüft werden, in welcher Konzentration die Essigsäure vorliegt. Des Weiteren wäre es interessant, den Zuckeranteil im Nektar zwischen Blüten mit und Blüten ohne Bakterien zu vergleichen. Es lässt sich vermuten, dass mit der Bakteriendichte im Nektar auch die Säurekonzentration zunimmt und der Zuckergehalt sinkt. Die Blüte sollte damit unattraktiver sein. Es könnte somit eingeschätzt werden, wie viel Zucker der Motte entgangen ist. Die Stärke des Selektionsdrucks, solche „infizierten“ Blüten zu erkennen und gar nicht erst anzufliegen, könnte damit besser eingeschätzt werden.

Abschließend bleibt zu sagen, dass eine Wiederholung aller durchgeführten Experimente zur Bestätigung sinnvoll ist. Damit können die Ergebnisse als gesichert gelten. Die Wiederholung erscheint mit vor allem für jene Experimente sinnvoll, deren Ergebnisse publiziert werden sollen. Denn somit

## 6 Literaturverzeichnis

1. Hansson B.S., Stensmry M. (2011). **Evolution of insect olfaction**. Review. In Neuron 72: S.698-711
2. Hansson B.S. (2008). **Geruchswahrnehmung bei Insekten**. Forschungsbericht 2008 des MPI für CE, <http://www.mpg.de/424556/forschungsSchwerpunkt1?c=166522>, (30.4.2014)
3. Hansson B.S. (2014). **From Organism to Molekule and Back – Insect Olfaction During 40 years**. In Journal of Chemical Ecology 40, S.409-410
- 4a. Struble D.L., Arn H., **Combined gas chromatography and electroantennogram recording of insect olfactory responses**. S. 161-178. In H.E. Hummel, T.A. Miller (Hrsg.) Techniques of pheromone research. Springer Heidelberg Berlin New York, 1984
- 4b. Wadhams L.J., **The coupled gas chromatography – single cell recording technique**. S. 179-189. In H.E. Hummel, T.A. Miller (Hrsg.) Techniques of pheromone research. Springer Heidelberg Berlin New York, 1984
5. Handbook of Zoology. Vol. 4 'Arthropoda: Insecta'. Hrsg. Martin Fischer. Part 35. Nils P. Kristensen **Lepidoptera, Moth and Butterflies**. Volume 1 **Evolution, Systematics, and Biogeography**. De Gruyter Berlin. New York 1999. S. 344-348
6. Gillott C. (2005), **Entomology**. Third Edition. Springer. S. 291-294, S. 384-387
7. Dettner K., Peters W., (2003). **Lehrbuch der Entomologie**. 2.Auflage. S. 304-320
8. [http://cronodon.com/BioTech/Insects\\_antenna.html](http://cronodon.com/BioTech/Insects_antenna.html); (04.06.2014)
9. Späthe A., Reinecke A., Olsson S.B., Kesavan S., Knaden M., Hansson B.S. (2013). **Plant species and status-specific odorant blends Guide oviposition choice in moth *Manduca sexta***. In Chemical Senses. 38. S. 147-159
10. Kessler A., Baldwin I. T. (2001). **Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature**. In Science. 291. S. 2141-2144
11. Missbach C., Dweck H., Vogel H., Vilcinskas A., Stensmyr M.C., Hansson B.S., Grosse-Wilde E. (2014). **Evolution of insect olfactory receptors**. <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.02115> (25.6.2014)
12. Hallem E.A., Carlson J.R. (2004). **The odor coding system of *Drosophila***. Trends in Genetics. Vol.20. No. 9. Doi:10.1016/j.tig.2004.06.015
13. Reinecke A., Kübler L. (2007). **Chemical and sensory ecology of *Manduca sexta***.

14. Kawahara A., Breinholt J.W., Ponce F.V., Haxaire J., Xiao L., Lamarre G.P.A., Rubinoff D., Kitching I.J. (2013) **Evolution of *Manduca sexta* hornworms and relatives. Biogeographical analysis reveals an ancestral diversification in Central America.** In *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68. S.381-386
15. <http://www.butterfliesandmoths.org/species/Manduca-sexta> (25.06.2014)
16. Karpati Z., Knaden M., Reinecke A., Hansson B.S. (2013). **Intraspecific combinations of flowers and leaf volatiles act together in attracting hawkmoth pollinators.** In *Plos One* Vol.8, Issue 9 doi:10.1371/journal.pone.0072805
17. <http://www.chemspider.com/Chemical-Structure.8552.html?rid=bdf39326-5323-4440-8031-ef21d888dc47> (12.7.14)
18. <http://www.chemspider.com/Chemical-Structure.171.html?rid=45cb528f-eb1b-417c-a135-a5533ae83941> (12.07.14)
19. Anhäuser T. (2009). **Geruchsforschung als Millimeterarbeit.** In *MaxPlanckForschung* Nr.2 Fokus Geruchssinn. S. 24-31 [http://www.mpg.de/796518/MPF\\_2009\\_2.pdf](http://www.mpg.de/796518/MPF_2009_2.pdf); 30.5.2014
20. Sachse S., Krieger J. (2011). **Der Geruchssinn der Insekten – Primärprozesse der Duftstofferkennung und Kodierung.** In *Neuroforum* Nr.3/11
21. Späthe A., Reinecke A., Haverkamp A., Hansson B.S., Knaden M. (2013). **Host plant odors represent immiscible information entities – blend composition and concentration matter in hawkmoth.** In *Plos One* Vol.8, Issue 10 doi: 10.1371/journal.pone.0077135
22. Grosse-Wilde E., Kuebler L.S., Bucks S., Vogel H., Wicher D., Hansson B.S. (2011). **Antennal transcriptome of *Manduca sexta*.** In *PNAS* Vol.108 no.18 doi: 10.1073/pnas.1017963108
23. Wilhelm K. (2009) **Gene für ein feines Näschen.** In *MaxPlanckForschung* Nr.2 Fokus Geruchssinn. S.32-39 [http://www.mpg.de/796518/MPF\\_2009\\_2.pdf](http://www.mpg.de/796518/MPF_2009_2.pdf); 30.5.2014
24. Allmann S., Späthe A., Bisch-Knaden S., Kallenbach M., Reinecke A., Sachse S., Baldwin I.T., Hansson B.S. (2013). **Feeding-induced rearrangement of green leaf volatiles reduces moth oviposition.** doi: 10.7554/elife.00421
25. Bisch-Knaden S., Carlsson M.A., Sugimoto Y., Schubert M., Mißbach C., Sachse S., Hansson B.S. (2013). **Evolution of olfactory coding in moth: impact of phylogeny versus life history.** <http://jeb.biologists.org/content/215/9/1542.short> 1.5.2014

## Anhang

	<i>Datura wrightii</i> – Käfer (Glaskasten)					<i>Datura wrightii</i> – ohne Käfer (Glaskasten)				
N=12	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0
	1	1	7	0	1	2	1	3	0	0
	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1
	7	7	46	0	1	2	2	8	0	0
	1	1	15	0	0	2	2	14	0	1
	1	1	12	0	1	0	0	0	0	0
	3	3	17	2	1	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	1	1	15	0	1
	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
	3	1	20	0	1	2	1	0	1	0
	7	7	0	10	1	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Σ	25	23	117	14	8	12	9	40	3	4
∅	2,1	1,9	9,8	1,2	0,7	1,0	0,8	3,3	0,3	0,3
s	71,0	70,8	2092,0	95,8	3,3	11,0	7,0	364,0	2,5	3,0

Tabelle 1\_ *Datura wrightii* mit *Lema daturaphila*\_Glaskasten

	<b><i>Datura wrightii</i> – Käfer (Glaszylinder)</b>					<b><i>Datura wrightii</i> – ohne Käfer (Glaszylinder)</b>				
<b>N=5</b>	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
	2	2	1	2	0	6	4	21	4	1
	5	3	8	0	0	2	2	24	0	1
	3	3	15	2	1	0	0	0	0	0
	1	1	0	4	1	1	1	0	1	0
<b>Σ</b>	12	10	24	9	3	9	7	45	5	2
<b>Ø</b>	2,4	2	4,8	1,8	0,6	1,8	1,4	9	1	0,4
<b>s</b>	3	1	43,7	2,2	0,3	6,2	2,8	153	3	0,3

Tabelle 2\_ *Datura wrightii* mit *Lema daturaphila*\_Glaszylinder

	<b><i>Datura wrightii</i> – Käfer (Glaszylinder + visueller Stimulus)</b>					<b><i>Datura wrightii</i> – ohne Käfer (Glaszylinder + visueller Stimulus)</b>				
<b>N=10</b>	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstaus- wahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstaus- wahl
	1	1	0	5	1	0	0	0	0	0
	1	1	18	0	1	1	1	22	0	0
	0	0	0	0	0	2	2	80	3	1
	2	1	0	3	0	2	1	0	4	1
	4	4	16	2	0	1	1	0	1	1
	5	5	6	9	1	1	0	0	0	0
	1	1	0	10	1	0	0	0	0	0
	2	2	35	0	0	1	1	19	0	1
	4	4	0	7	1	1	1	0	1	0
	0	0	0	0	0	1	1	9	0	1
<b>Σ</b>	20	19	75	36	5	10	8	130	9	5
<b>Ø</b>	2	1,9	7,5	3,6	0,5	1	0,8	13	0,9	0,5
<b>s</b>	3,1	3,2	142,1	15,4	0,3	0,4	0,4	626,2	2,1	0,3

Tabelle 3\_ *Datura wrightii* mit *Lema daturaphila*\_Glaszylinder + visueller Stimulus

	<b><i>Datura wrightii</i> – Blindversuch links</b>					<b><i>Datura wrightii</i> – Blindversuch rechts</b>				
<b>N=1</b>	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstaus- wahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstaus- wahl
	1	1	4	0	0	1	1	28	0	1

Tabelle 4\_ *Datura wrightii*-Blindversuch



	<b>Datura wrightii - mit Wasser</b>					<b>Datura wrightii – mit Hexansäure 1*10<sup>-4</sup></b>				
<b>N=15</b>	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
	3	2	10	1	1	0	0	0	0	0
	2	1	0	1	1	1	1	0	1	0
	1	1	18	0	1	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	2	2	15	0	1
	1	1	25	0	1	0	0	0	0	0
	1	1	23	0	1	0	0	0	0	0
	8	2	11	1	1	6	1	0	1	0
	2	2	17	2	1	4	2	11	2	0
	3	3	4	2	1	0	0	0	0	0
	2	1	0	2	1	1	1	0	1	0
	2	2	20	0	1	2	0	0	0	0
	4	4	26	1	0	2	2	0	2	1
	3	1	2	0	1	2	1	2	0	0
	3	3	19	0	1	0	0	0	0	0
	4	4	38	4	1	6	6	4	8	0
<b>Σ</b>	39	28	213	14	13	26	16	32	15	2
<b>Ø</b>	2,6	1,87	14,2	0,93	0,87	1,73	1,07	2,13	1	0,13
<b>s</b>	1,8	1,1	11,1	1,1	0,3	2,0	1,5	4,5	2,0	0,3

Tabelle 5\_ *Datura wrightii*-Hexansäure 10<sup>-4</sup>

	<i>Datura wrightii</i> - mit Wasser					<i>Datura wrightii</i> – mit Hexansäure $1 \cdot 10^{-3}$				
N=6	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
	3	3	12	0	0	3	3	14	1	1
	3	0	0	0	0	1	1	12	0	1
	2	2	15	1	1	1	1	8	0	0
	3	1	12	0	1	2	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1
	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
$\Sigma$	12	6	39	1	3	10	5	34	1	3
$\emptyset$	2	1	6,5	0,17	0,5	1,67	0,83	5,67	0,17	0,5
s	1,6	1,6	51,9	0,2	0,3	1,5	1,4	42,3	0,2	0,3

Tabelle 6\_ *Datura wrightii*-Hexansäure  $10^{-3}$

N=20	<i>Nicotiana alata</i> – Essigsäure $1 \cdot 10^{-4}$					<i>Nicotiana alata</i> – Wasser				
	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
	6	6	36	1	1	1	4	0	6	6
	4	4	30	1	1	1	2	0	4	4
	0	0	0	0	1	1	24	1	0	0
	0	0	0	0	1	1	19	1	0	0
	1	1	20	1	0	0	0	0	1	1
	3	2	22	1	0	0	0	0	3	2
	1	1	6	0	1	1	22	1	1	1
	2	1	3	0	1	1	20	1	2	1
	1	1	20	1	1	1	1	0	1	1
	0	0	0	0	1	1	26	1	0	0
	0	0	0	0	3	2	43	1	0	0
	3	3	7	1	1	1	1	0	3	3
	4	4	13	0	3	3	57	1	4	4
	0	0	0	0	5	5	33	1	0	0
	0	0	0	0	2	2	9	1	0	0
	2	2	11	0	2	2	39	1	2	2
	1	1	13	1	1	1	3	0	1	1
	0	0	0	0	2	2	41	1	0	0
	1	1	10	1	0	0	0	0	1	1
	0	0	0	0	1	1	18	1	0	0
$\Sigma$	32	30	254	11	30	29	397	13	32	30
$\bar{\varnothing}$	1,3	1,3	10,6	0,5	1,3	1,2	16,5	0,5	1,3	1,3
s	2,6	2,5	130,5	0,3	1,3	1,2	278,6	0,3	2,6	2,5

Tabelle 7\_ *Nicotiana alata*-Essigsäure  $1 \cdot 10^{-4}$

N=27	<i>Nicotiana alata</i> – Essigsäure $5 \cdot 10^{-4}$					<i>Nicotiana alata</i> – Wasser				
	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
	2	2	18	0	1	1	10	1	2	2
	1	1	0	0	2	1	5	1	1	1
	3	3	40	1	1	1	11	0	3	3
	5	4	31	1	8	6	13	0	5	4
	3	3	34	1	0	0	0	0	3	3
	4	4	44	1	3	3	10	0	4	4
	1	1	22	1	1	1	4	0	1	1
	1	1	5	0	1	1	10	1	1	1
	1	1	24	1	1	1	6	0	1	1
	5	5	51	1	2	1	1	0	5	5
	4	4	39	1	2	2	13	0	4	4
	1	1	8	0	3	2	61	1	1	1
	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
	0	0	0	0	1	1	19	1	0	0
	0	0	0	0	1	1	38	1	0	0
	3	2	28	1	2	2	0	0	3	2
	1	1	4	1	0	0	0	0	1	1
	1	1	27	1	1	1	4	0	1	1
	6	5	35	1	1	1	4	0	6	5
	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
	4	4	55	1	1	1	6	0	4	4
	3	3	36	1	1	1	4	0	3	3
	1	1	28	1	1	1	4	0	1	1
	3	0	0	1	0	0	0	0	3	0
	3	3	30	1	0	0	0	0	3	3
	1	1	24	1	1	1	4	0	1	1
	0	0	0	0	1	1	14	1	0	0
$\Sigma$	59	51	583	20	36	31	241	7	59	51
$\bar{\varnothing}$	2,2	1,9	21,6	0,7	1,3	1,1	8,9	0,3	2,2	1,9
s	2,8	2,7	307,5	0,2	2,5	1,4	174,0	0,2	2,8	2,7

Tabelle 8\_ *Nicotiana alata*-Essigsäure  $5 \cdot 10^{-4}$

N=19	<i>Nicotiana alata</i> – Essigsäure $1 \cdot 10^{-3}$					<i>Nicotiana alata</i> – Wasser				
	Direkt- flüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fress en [s]	Eiab- lage [s]	Erst- aus- wahl	Direkt- flüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fress en [s]	Eiab- lage [s]	Erst- aus- wahl
	1	1	20	1	0	0	0	0	1	1
	1	1	6	1	0	0	0	0	1	1
	1	1	12	1	0	0	0	0	1	1
	2	2	17	1	1	1	2	0	2	2
	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
	2	2	25	1	0	0	0	0	2	2
	1	1	24	1	0	0	0	0	1	1
	6	4	44	1	3	0	0	0	6	4
	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
	1	1	14	1	0	0	0	0	1	1
	4	4	29	1	0	0	0	0	4	4
	1	1	10	0	1	1	7	1	1	1
	1	0	0	1	1	1	7	0	1	0
	1	1	14	1	2	1	1	0	1	1
	2	2	26	1	0	0	0	0	2	2
	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
	6	6	26	0	3	3	20	1	6	6
	0	0	0	0	1	1	9	1	0	0
	2	2	8	1	0	0	0	0	2	2
Σ	34	29	275	14	14	9	47	5	34	29
Ø	1,8	1,5	14,5	0,7	0,7	0,5	2,5	0,3	1,8	1,5
s	3,0	2,6	154,2	0,2	1,0	0,6	26,0	0,2	3,0	2,6

Tabelle 9\_ *Nicotiana alata*-Essigsäure  $1 \cdot 10^{-3}$

N=20	<i>Nicotiana alata</i> – Essigsäure $1 \cdot 10^{-2}$					<i>Nicotiana alata</i> – Wasser				
	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Fressen [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
	1	1	37	1	0	0	0	0	1	1
	3	3	22	1	1	0	0	0	3	3
	2	2	24	1	0	0	0	0	2	2
	1	1	19	0	2	1	10	1	1	1
	1	1	18	1	0	0	0	0	1	1
	3	2	25	1	0	0	0	0	3	2
	1	1	21	1	0	0	0	0	1	1
	2	1	24	1	0	0	0	0	2	1
	2	2	39	1	1	1	7	0	2	2
	2	2	27	1	0	0	0	0	2	2
	6	6	47	0	4	4	20	1	6	6
	0	0	0	0	1	1	9	1	0	0
	2	2	28	1	0	0	0	0	2	2
	5	5	15	1	0	0	0	0	5	5
	1	1	27	1	0	0	0	0	1	1
	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0
	2	2	18	1	2	2	4	0	2	2
	0	0	0	0	1	1	5	1	0	0
	1	1	7	1	0	0	0	0	1	1
	1	1	15	1	0	0	0	0	1	1
Σ	36	34	413	15	14	10	55	5	36	34
Ø	1,8	1,7	20,65	0,75	0,7	0,5	2,75	0,25	1,8	1,7
s	2,2	2,1	143,9	0,2	1,1	0,9	24,8	0,2	2,2	2,1

Tabelle 10\_ *Nicotiana alata*-Essigsäure  $1 \cdot 10^{-2}$

Versuch	Stichproben- größe	Vergleichswert t (tabelliert)	Direktflüge insgesamt	Direktflüge mit Kontakt	Nahrungs- aufnahme [s]	Eiablage [s]	Erstauswahl
<b>Datura wrightii Hexansäure 10-4</b>	N = 15; f = 28	2,05 ( $\alpha = 5\%$ )	1,76	2,05	9,90	0,17	3,44
<b>Datura wrightii Hexansäure 10-3</b>	N = 6; f = 10	2,23 ( $\alpha = 5\%$ )	0,47	0,24	0,21	0	0
<b>Datura mit Käfer (Glaskasten)</b>	N = 12; f = 22	2,07 ( $\alpha = 5\%$ )	1,37	1,52	1,49	1,06	1,52
<b>Datura mit Käfer (Glaszylinder + visueller Stimulus)</b>	N = 10; f = 18	2,10 ( $\alpha = 5\%$ )	1,68	1,835	0,63	2,04	0
<b>Datura mit Käfer (Glaszylinder)</b>	N = 5; f = 8	2,31 ( $\alpha = 5\%$ )	0,44	0,69	0,67	0,78	0,58
<b>Datura wrightii Blindversuch</b>	N = 1; f = 0	-	-	-	-	-	-
<b>Nicotiana alata mit Essigsäure 1*10-4</b>	N = 24; f = 46	2,01 ( $\alpha = 5\%$ )	0,21	0,11	1,44	-	0,57
<b>Nicotiana alata mit Essigsäure 5*10-4</b>	N = 27; f = 52	2,01 ( $\alpha = 5\%$ )	1,92	1,89	2,999	-	3,96
<b>Nicotiana alata mit Essigsäure 1*10-3</b>	N = 19; f = 36	2,03 ( $\alpha = 5\%$ )	2,31	2,57	3,90	-	3,23
<b>Nicotiana alata mit Essigsäure 1*10-2</b>	N = 20; f = 38	2,03 ( $\alpha = 5\%$ )	2,88	3,24	6,46	-	3,92

Tabelle 11\_ Berechnete und tabellierte t-Werte für die durchgeführten Experimente zur Überprüfung auf signifikante Unterschiede

## **Selbstständigkeitserklärung**

Ich versichere,

dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und nur unter Verwendung der angegebenen Literatur und Hilfsmittel verfasst habe.

Sämtliche Stellen, die anderen Werken entnommen sind, wurden unter Angabe der Quellen als Entlehnung kenntlich gemacht.

Ort, Datum

Unterschrift der Verfasserin



## Danksagung

Hiermit möchte ich mich bei allen bedanken, die mich bei der Erstellung der Abschlussarbeit für das erste Staatsexamen unterstützt haben.

Bedanken möchte ich mich bei Prof. Dr. Bill Hansson für die Möglichkeit die Staatsexamensarbeit in der Abteilung Evolutionäre Neuroethologie anzufertigen und Dr. Markus Knaden für die Möglichkeit in seiner Arbeitsgruppe zu arbeiten, die Betreuung und Korrektur der Arbeit. Bedanken möchte ich mich auch bei meinem Zweitgutsachter Prof. Dr. Frank Hellwig der mich zu Beginn der Arbeit bei Schwierigkeiten der Anmeldung der Arbeit unterstützte.

Erwähnen möchte zudem Jaime Martinez-Harms. Er hat mir alle nötigen Handgriffe gezeigt und ist mir bezüglich fachlicher Fragen ein erster Ansprechpartner gewesen. Weiterhin ein Dankeschön, dass ich seine Daten zum *Nicotiana*-Essigsäure-Versuch in meine Arbeit einbeziehen durfte. Weiterhin gilt mein Dank dem Team des „Technical Service“ für die Hilfe bei technischen Problemen und der Unterstützung durch die schnelle Bereitstellung der benötigten Versuchsaufbauten im *Datura*-Käfer-Experiment.

Des Weiteren möchte ich mich bei allen Mitarbeitern der Abteilung bedanken, für die Bereitschaft mir bei Problemen zu helfen und die Freundlichkeit, die eine sehr angenehme Arbeitsatmosphäre schaffte.

Ein besonderer Dank gilt meinen Eltern, die mir das Studium finanzierten, und mir so ermöglichten die Lehrerausbildung zu absolvieren. Sie bestärkten mich auf meinem beruflichen Weg und glaubten immer an meine Fähigkeiten. Ihr Lob belohnte mich stets für die vielen Arbeitsstunden im Semester.

Unendlich dankbar bin ich meinem Mann, der mir in jeglicher Hinsicht den Rücken freigehalten hat. Er hat mich so manches Mal von den häuslichen Pflichten entbunden und die Kinderbetreuung übernommen. Er war in Prüfungszeiten besonders tolerant gegenüber Stimmungsschwankungen und nächtlichen Lerneinheiten. Gemeinsam haben wir schon so manche Krise gemeistert und auch die schwersten Stunden durchgestanden. Er hat auch seinen Anteil an meinem Studienabschluss mit Kind. Unsere gemeinsame Tochter Luisa war während des Studiums immer eine große Freude und Motivation.