

Einfluss der Blattposition auf Befallshäufigkeit und Entwicklungserfolg von *Rhynchaenus fagi* L. (Coleoptera: Curculionidae) an Buche (*Fagus sylvatica* L.)

Markus Schardt, Bernhard Fauster, Axel Gruppe & Reinhard Schopf

Lehrstuhl für Tierökologie der Technischen Universität München

Abstract: Influence of the leaf position within the beech crown (*Fagus sylvatica* LINNÉ) on the infestation rate and developmental success of *Rhynchaenus fagi* LINNÉ (Col., Curculionidae).

The study investigated the effect of leaf position (sun or shade crown) on the infestation by *Rhynchaenus fagi* and the developmental success of the beetles. After hibernation adults of *R. fagi* prefer leaves of the shade crown for regeneration feeding and oviposition. In both crown positions, shade and sun crown, the egg mortality reached about 60%. The mean density of mines with successfully completed development amounted to 0.12 and 0.22 mines/leaf in sun and shade, respectively. Emerging adults of the next generation exhibited a pronounced feeding preference for leaves of the sun crown. Larvae developed in sun exposed leaves consumed more dry matter than conspecifics in shaded leaves and resulting pupae reached a significant higher weight. Light microscopy of semi-thin sections stained with toluidine blue and Lugol solution demonstrated the response of beech leaves to damage caused by mining larvae. Within a 100 – 150 µm range alongside the mine (1) cells of the palisade tissue and the mesophyll underwent cell divisions, (2) cells appeared very close to each other with a significantly reduced intercellular space, and (3) the disappearance of starch granula paralleled an increase in phenolic cell constituents.

Key words: *Rhynchaenus fagi*, *Fagus sylvatica*, leaf mines, induced response, histology

Dipl. Ing. M. Schardt, Dipl. Fw. B. Fauster, Dr. A. Gruppe & Prof. Dr. R. Schopf, Lehrstuhl für Tierökologie der TU München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising, schardt@forst.tu-muenchen.de

Der Buchenspringrüssler *Rhynchaenus fagi* L. (Coleoptera: Curculionidae) ist ein 2 bis 3 mm großer, schwarz bis schwarzbraun gefärbter, fein grau behaarter Käfer. Ein besonderes Merkmal der Tiere sind die stark verdickten Hinterbeine, wodurch sie über das namensgebende große Sprungvermögen verfügen. Des Weiteren zeichnet er sich durch ein gutes Flugvermögen aus. *R. fagi* überwintert in der Bodenstreu bzw. in Rindenritzen. Die Imagines erscheinen im April/Mai und führen zunächst einen charakteristischen Lochfraß an Buchenblättern durch. Befressen werden dabei alle Altersstufen vom Sämling bis zum Altholz. Im Mai legen die Weibchen 30 bis 35 Eier einzeln in die Mittelrippe an der Unterseite von Blättern ab. Die Altkäfer sterben Anfang Juni. Die Larve erzeugt durch endophytischen Fraß zunächst eine Gangmine, welche sich in der Peripherie des Blattes zur Platzmine erweitert. Die Verpuppung findet nach 2- bis 3-wöchigem Fraß innerhalb der Platzmine in einem Kokon statt. Nach 10 Tagen bis 3 Wochen Puppenruhe schlüpfen ab Mitte Juni Jungkäfer, die bis zum Herbst an Blättern, Blattstielen und Fruchtsansätzen der Buche fressen (SCHWERDTFEGER 1981). Vor allem bei Massenvermehrung verursachen Käfer und Larven durch ihren Fraß Zuwachsverluste sowie teilweise erhebliche Einbußen an der Bucheckernmast (ESCHERICH 1923). Neben Buche können sich adulte *R. fagi* auch von den Blättern zahlreicher anderer Baumarten (Erle, Birke, Obstbäume, etc.) ernähren, die Larvalentwicklung ist jedoch nur an *Fagus*-Arten möglich. Der Buchenspringrüssler ist im gesamten europäischen Raum verbreitet (SCHWENKE 1974).

In Abhängigkeit von der Position in der Krone weisen Buchenblätter eine unterschiedliche Blattanatomie auf. Lichtblätter besitzen ein dickeres Schwammparenchym und insbesondere ein mehrschichtiges Palisadenparenchym. Letzteres ist in Schattenblätter einschichtig (SCHÜTT et al. 1992). Licht- und

Schattenblätter unterscheiden sich auch in ihren Inhaltsstoffen. So konzentrieren sich aufgrund der höheren Photosyntheseleistung Kohlenhydrate und phenolische Substanzen in Blättern der Lichtkrone und vermindern sich tendenziell Stickstoffverbindungen (JOHNSON et al. 1997, YAMASAKI & KIKUZAWA 2003). Diese physiologischen Bedingungen können die Verwertbarkeit der Blätter für Insekten herabsetzen.

Material und Methoden

Die Untersuchung wurde in einem Fichten-Buchen-Mischbestand (Standort „Kranzberger Forst“ des DFG-Sonderforschungsbereich 607, nahe Freising/Bayern) durchgeführt. Der Bestand ist gruppen- bis horstweise gemischt und spiegelt einen typischen Bestand des Wuchsbezirkes „Oberbayerisches Tertiärhügelland 12.8“ wieder. Ein Teil des Bestandes (Parzelle 1) wurde mit einem 30 m hohen System

Erhebungs-Datum	Parameter	Licht	Schatten	Signifi-kanz
11. Mai 2003	Σ Fraßlöcher (Überwinterer)*	616	1113	***
	Anteil befallener Blätter (%) (Lochfraß Überwinterer) *	39,8	59,8	
21. Juni 2003	Σ Eiablagen *	152	269	***
	Eimortalität (%) *	61	58	
	Σ Minen *	60	112	***
	Σ Fraßlöcher (Überwinterer + Jungkäfer) *	811	1093	***
	Anteil befallener Blätter (%) (Überwinterer + Jungkäfer) *	52	59	
18. Mai 2003	Median Minenfläche [mm ²] #	111,55 44,30 – 196,50	156,25 65,10 – 341,40	***
	Blattmasse [mg TM/cm ²] #	4,20 2,32-8,91	2,29 1,61-3,96	***
	Median Fraßmenge [mg TM] #	4,60 2,11-9,47	3,74 1,53-7,78	***
	Median Puppengewicht [mg TM] #	0,40 0,16-0,52	0,34 0,17-0,45	***

* Stichprobenumfang je 5 x 100 Blätter; χ²-Homogenitätstest
Stichprobenumfang je 5 x 20 Blätter; Man-Whitney U-Test

Tab. 1: Fraß und Entwicklungserfolg auf Licht- und Schattenblättern

bonitiert, der aufgrund des heftig einsetzenden Frühsommers zu diesem Zeitpunkt weitgehend abgeschlossen war. Eiablage und Minenanzahl sowie Adultfraß von Alt- und Jungkäfern wurde am 21. Juni ermittelt. Parallel dazu wurden am 18. Mai an jeder Position von jedem Baum 20 befallene Blätter entnommen (n=2*100) und die Parameter Minenfläche, spezifische Blattmasse [mg TM/cm²] und Puppengewicht festgestellt. Die Fraßmenge wurde aus den Parametern Minenfläche und spezifische Blattmasse der einzelnen Blätter errechnet.

Mittels histologischer Untersuchungen an befallenen Blättern wurde geprüft, ob bzw. wie die Buche auf die Fraßverletzung durch *R. fagi* reagiert. Hierzu wurden von Gewebeproben in Minennähe nach Einbettung mit aktiviertem Glycolmethacrylat und Härter mit einem Grundschlittenmikrotoms 3 µm starke Semidünnschnitte angefertigt und mit Toluidinblau O eingefärbt (Nachweis phenolischer Verbindungen) und mit LUGOL'scher Lösung (0,5 % KJ und 0,25 % H₂O_{bide}st) nachbehandelt (Stärkenachweis) (GERLACH 1984).

Ergebnisse

R. fagi bevorzugt nach der Überwinterung sowohl für den Reifungsfraß als auch für die Eiablage die Blätter der Schattenkrone (Tab. 1). Die Anzahl der Eiablagen bzw. der Minen lag im Bereich der Schattenkrone fast doppelt so hoch wie in der Lichtkrone. Jedoch ist die Eimortalität in beiden

von Messtürmen und Verbindungsstegen ausgestattet, welche den gesamten Kronenraum erschließen (PRETZSCH et al. 1998). Das Alter der untersuchten Buchen betrug zum Zeitpunkt der Aufnahmen (Jahr 2003) 60 Jahre.

Die Befallshäufigkeit wurde in 2 Erhebungen ermittelt. An 5 Bäumen wurden jeweils 100 Blätter in der Licht- und Schattenkrone auf Befall durch *R.fagi* untersucht (n=2*500). Am 11. Mai 2003 wurde der Fraß der überwinteren Imagines

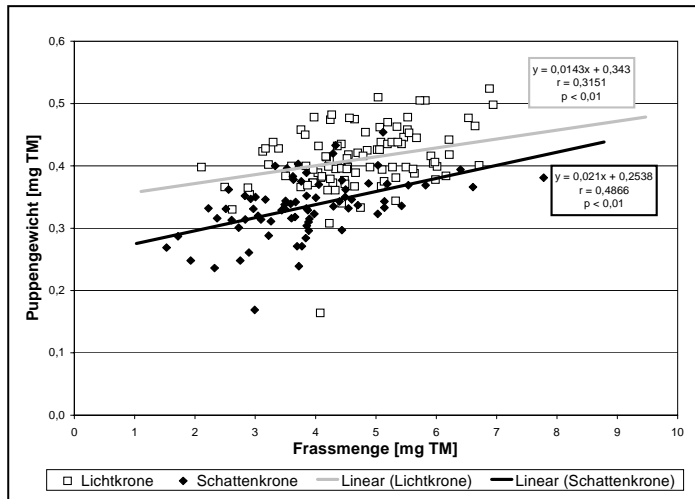


Abb. 1: Fraßmenge und Puppengewicht in Licht- und Schattenblättern

Kronenkompartimenten mit ca. 60% nicht nur ähnlich, sondern auch relativ hoch. Nach ihrem Schlupf vollführen die Jungkäfer einen Reifungsfraß, der sich aber auf die Sonnenkrone konzentriert. Während die Fraßlöcherzahl der Imagines am 21. Juni in der beschatteten Krone mehr oder minder unverändert bleibt, steigt sie in der Sonnenkrone um ca. 200 (im Vergleich zum 11. Mai). Die Puppen von *R. fagi*, die sich in der besonnten Krone entwickelt haben, erreichen im Vergleich zu den Artgenossen im Schatten ein signifikant höheres Gewicht.

Die durchschnittlich größere Minenfläche in der Schattenkrone wird kompensiert durch die geringere spezifische Blattmasse. Durchschnittlich verzehrt die einzelne Larve in der Sonnenkrone mehr

Blattmasse und erzielt somit auch ein signifikant höheres Puppengewicht. Fraßmenge und Puppengewicht korrelieren miteinander, jedoch für Licht- und Schattenkrone auf unterschiedlichem Niveau (Abb. 1).

Histologische Untersuchungen zeigen qualitative und quantitative Unterschiede zwischen Licht- und Schattenblättern. In einer Entfernung bis zu 150 µm von der Mine setzt sowohl im Palisaden- wie auch im Schwammparenchym eine intensive Zellteilung ein, in deren Folge die Mine barrierenartig abgeschirmt wird, bei gleichzeitiger Verkleinerung des interzellularen Raumes. Hinzu kommt ein signifikantes Verschwinden der Stärkevorräte bei gleichzeitiger Anreicherung von phenolischen Verbindungen (Abb. 2). Diese Prozesse sind besonders ausgeprägt in Blättern der Lichtkrone.

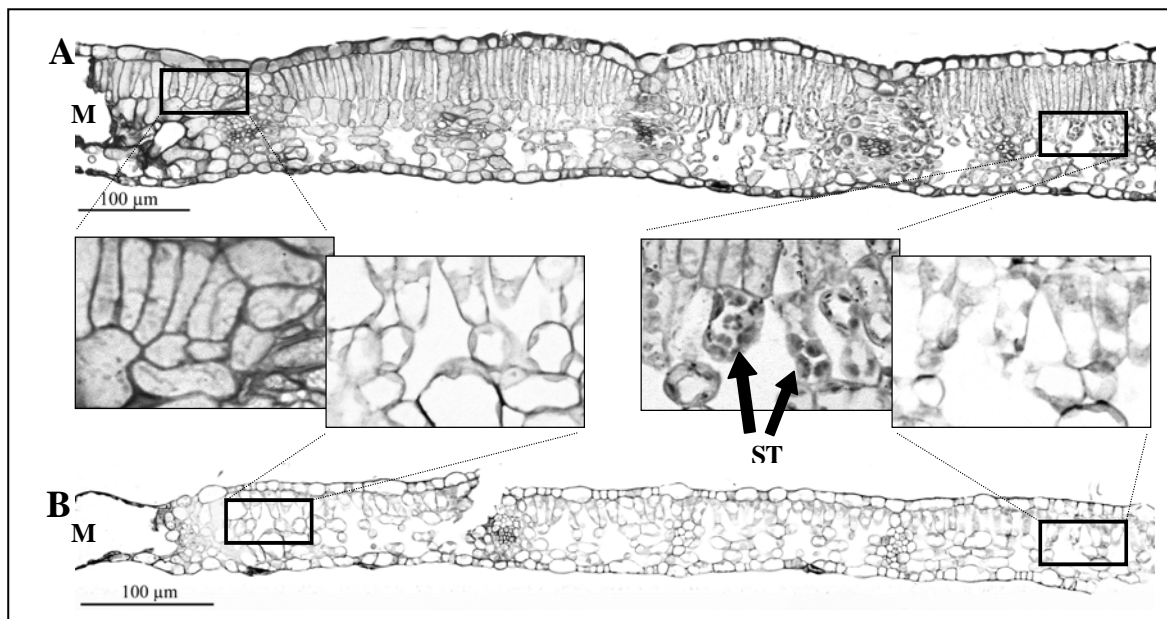


Abb. 2: Querschnitt eines repräsentativen Licht- (A) und Schattenblattes (B) von *Fagus sylvatica*. Gefärbt mit Toluidinblau und nachbehandelt mit LUGOL'scher Lösung. ST ... Stärkeköerner, M ... Mine

Diskussion

Fraßschäden durch Adulte und Larven des Buchenspringgrüsslers sind in Buchenkronen zwischen Licht- und Schattenblättern ungleich verteilt. Die überwinterten und sich im Frühjahr fortpflanzenden Imagines von *R. fagi* bevorzugen die Schattenblätter für Fraß und Eiablage gegenüber lichtexponierten Blättern. Die beschattete Kronenetage ist vom Überwinterungsquartier in der Bodenstreu am ehesten zu erreichen. Allerdings bietet die Schattenkrone auch ein deutlich gepuffertes Bioklima in Bezug auf Temperatur und unmittelbare Einwirkung von Niederschlägen. Schattenblätter sind auch bezüglich ihrer Nahrungsqualität ausgeglichener als Sonnenblätter. Letztere verfügen aufgrund der verstärkten Photosynthese über höhere Kohlenhydratvorräte, haben allerdings auch die Möglichkeit, Kohlenstoff stärker in Sekundärstoffwechsel zu allozieren als Schattenblätter (TALLAMY et al. 1991)

Mit Blick auf die Mortalität wird aber deutlich, dass die gerbstoffreichere Nahrung *R. fagi* nicht negativ beeinflusst. Sie beträgt im Sonnenbereich wohl 60%, ist aber nahezu identisch mit dem entsprechenden Wert der Schattenkrone. Der individuelle Entwicklungserfolg ist gemessen am erzielten Puppengewicht in besonnten Blättern signifikant höher als in beschatteten. Abb. 1 zeigt deutlich die bessere Nahrungsqualität der Sonnenblätter. Die Masseneinheit verzehrten Sonnenblattes resultiert in einem vergleichsweise höheren Massegewinn der Puppen. Der Entwicklungserfolg von *R. fagi* wird offensichtlich weniger durch steigende Konzentrationen phenolischer Inhaltsstoffe gebremst als durch gleichsinnige Veränderungen von Kohlenhydraten gefördert. Die ausschlüpfenden Adulte der folgenden Generation scheinen für den Käferfraß die Sonnenkrone zu präferieren, gelenkt durch positive Phototaxis und/oder gustatorische Signale.

In zahlreichen Wirt-Herbivoren-Systemen kann eine induzierte Reaktion der Pflanze auf Insektenfraß nachgewiesen werden („induced response“). Dieses Phänomen tritt bei Schädigung an nahezu allen Pflanzenorganen auf (KARBAN & BALDWIN 1997, WAGNER et al. 2002). Typisch für derartige Reaktionsmuster ist bei ausdauernden Klimaxbaumarten eine kohlenstoffbasierte Pflanzenantwort, die sich in verstärkter Synthese von Verbindungen des Tanninstoffwechsels äußert (ROSENTHAL et al. 1991). Auch das Buchenblatt antwortet auf den Larvenfraß von *R. fagi*. Die Anreicherung phenolischer Verbindungen im Umfeld der Mine kennzeichnet eine induzierte Abwehrreaktion, die mit dem Abbau von Stärke gekoppelt ist. Schattenblätter zeigen insgesamt eine geringere Stärkeakkumulation und eine geringere Präsenz phenolischer Verbindungen auch in unmittelbarer Minennähe.

Literatur

- GERLACH, D. (1984): Botanische Mikrotechnik. 3. Aufl. – Thieme Verlag, Stuttgart: 311 pp.
- KARBAN, R. & BALDWIN, I.T. (1997): Induced Responses to Herbivory. – The University of Chicago Press, Chicago: 319 pp.
- ESCHERICH, K. (1923): Die Forstinsekten Mitteleuropas (Band 2). – Parey-Verlag, Berlin: 663 pp.
- JOHNSON, J.D., TOGNETTI, R., MICHELOZZI, M., PINZAUTI, S., MINOTTA, G. & BORGHETTI, M. (1997) Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions. II. The interaction of light environment and soil fertility on seedling physiology. – Phys. Plantarum 101: 124-134.
- PRETZSCH, H., KAHN, M. & GROTE, R. (1998): Die Fichten-Buchen-Mischbestände des Sonderforschungsbereichs „Wachstum oder Parasitenabwehr?“ im Kranzberger Forst. – Forstwissenschaftliches Centralblatt 117: 241-257.
- ROSENTHAL, G.A. & BEERENBAUM, M.R. (1991): Herbivore, their interaction with secondary plant metabolites. 2. Aufl. – Academic Press, San Diego/California: 468 pp.
- SCHÜTT, P., SCHUCK, H.J. & STIMM, B. (1992): Lexikon der Forstbotanik. – ecomed Verlagsgesellschaft mbh, Landsberg/Lech: 581 pp.
- SCHWENKE, W. (1974): Die Forstschädlinge Europas (Band 2). – Parey-Verlag, Hamburg: 500 pp.
- SCHWERDTFEGER, F. (1981): Die Waldkrankheiten. 4. Aufl. – Parey-Verlag, Hamburg, 486 pp.
- YAMASAKI, M. & KIKUZAWA, K. (2003): Temporal and spatial variations in leaf herbivory within a canopy of *Fagus crenata*. – Oecologia 137: 226-232.
- TALLAMY, D.W. & RAUPP, M.J. (1991): Phytochemical induction by herbivores. – John Wiley & Sons Inc., New York: 431 pp.
- WAGNER, M.R., CLANCY, K.M., LIEUTIER, F. & PAINE, T.D. (2002): Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 332 pp.