

Nischensicherung durch monophage Herbivore

Markus Schardt, Axel Gruppe & Reinhard Schopf

Lehrstuhl für Tierökologie, Technische Universität München

Abstract: Niche protection of a specialist against a generalist.

The beech weevil (*Rhynchaenus fagi*) and larvae of the gypsy moth (*Lymantria dispar*) share the same food resource, the leaves of beech. Whereas beech is the only host plant for *R. fagi*, the polyphagous defoliator *L. dispar* can switch to a wide range of plant species in case a resource is exhausted or less suited. In the present study we address the issue whether or not the induced response of beech leaves caused by *R. fagi* will decrease their nutritional quality for gypsy moth larvae. *R. fagi* adults perform typical feeding holes of about 2-3 mm in diameter at two terms in the season: (1) after hibernation and prior to oviposition in early spring and (2) as new generation weevils at the end of May. Larvae mine the leaves starting with a gallery close to a leaf nerve. The mine is enlarged when it reaches the leaf edge where pupation occurs. The intact part of the leaf remains turgescient and vital. The wide range of host plants of gypsy moth includes *Fagus sylvatica*, too. *R. fagi*-mined leaves of beech were fed to larvae of *L. dispar* in two experiments. (1) L4-larvae of *L. dispar* forced to feed *R. fagi*-mined leaves in no-choice experiments showed a reduced weight gain compared to conspecifics on control leaves. (2) In choice experiments gypsy moth larvae of the same stage preferred control (non-mined) leaves over *R. fagi*-mined leaves. The results are discussed as a strategy of specialists to protect its ecological niche against a generalist mediated by the induced response elicited by the specialist.

Key Words: Specialist, generalist, monophagy, polyphagy, herbivory, *Fagus sylvatica*, *Lymantria dispar*, *Rhynchaenus fagi*, induced response

Dipl. Ing. silv. (Univ), M. Sc. M. Schardt, Dr. A. Gruppe & Prof. Dr. R. Schopf,
Lehrstuhl für Tierökologie der TU München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising,
schardt@forst.tu-muenchen.de, gruppe@wzw.tum.de, schopf@wzw.tum.de

Monophage Pflanzenfresser können im Gegensatz zu Polyphagen nur eine bestimmte Wirtspflanze nutzen und stehen daher auch immer in potentieller Konkurrenz zu Generalisten. Ist eine Nahrungsquelle erschöpft, so kann der Polyphage auf eine andere Nahrungsressource wechseln. Dem Spezialisten ist dies jedoch nicht möglich. Am Beispiel einer Buchenfraßgesellschaft wurde untersucht, welche Strategie ein monophager Herbivor verfolgt, um in der interspezifischen Konkurrenz mit Polyphagen zu bestehen und sich seine ökologische Nische zu sichern.

Der früh im Jahr auftretende Buchenspringgrübler *Rhynchaenus fagi* ist in seiner Entwicklung obligatorisch an die Buche (*Fagus sylvatica*) gebunden. Nach dem Blattaustrieb im April führen die Käfer einen Reife-fraß (Lochfraß) an Buchenblättern durch. Die Larven von *Rhynchaenus fagi* minieren das Buchenblatt. Sie erzeugen zunächst parallel zu den Blattnerve eine Gangmine, welche sich am Blattrand platzartig erweitert. Unbefressene Anteile des Blattes bleiben turgescient und photosynthetisch aktiv. Der Larvenfraß induziert jedoch die Akkumulation phenolischer Verbindungen im Blattparenchym (SCHARDT & al. 2006). Ende Mai erscheinen die Jungkäfer, die ebenfalls die Ressource Buchenblatt für ihren Reifungsfraß benötigen. Der polyphage Schwammspinner *Lymantria dispar* befrißt ein breites Spektrum einheimischer Laubbäume einschließlich der Buche, die bei Übervermehrungen auch Kahlfraß erleidet (SCHWERDTFEGGER 1981).

Hier wird die Hypothese getestet, dass der monophage Buchenspringgrübler durch seine Fraßinduktion die Nahrungsqualität des Buchenblattes für den Schwammspinner herabsetzt und damit beiträgt, seine Nische gegen einen polyphagen Konkurrenten zu verteidigen.

Tab. 1: Zunahme des Larvengewichts (*L. dispar*) auf unterschiedlichen Blattvarianten [in %]

	durchschnittliche Zunahme des Larvengewichts in 24 h [%]
Referenzblätter	10,0 (a)
Blätter mit <i>R. fagi</i> Minen	2,6 (b)
Blätter mit <i>R. fagi</i> Lochfraß	2,7 (b)
Signifikanz [#]	***

[#] Einfaktorielle ANOVA mit Post-Hoc-Test nach Bonferroni, $p < 0.05$

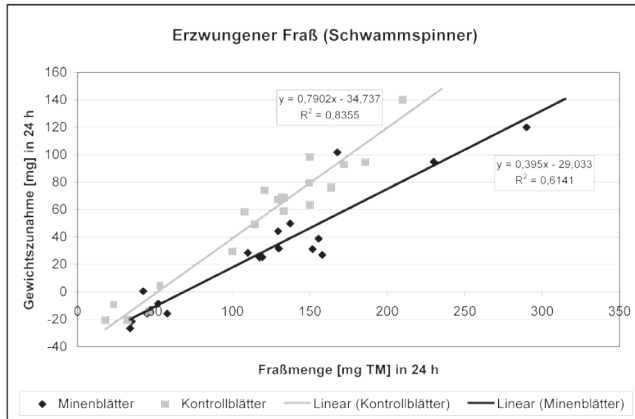


Abb. 1: Erzwungener Fraß - Fraßmenge und Gewichtszunahme

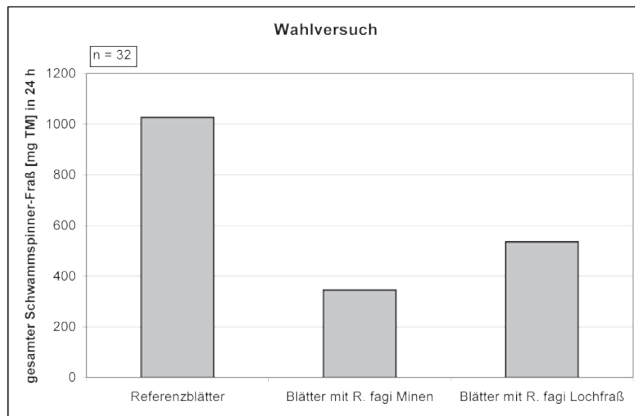


Abb. 2: Wahlversuch - Fraßverteilung (alle Schwammspinnerlarven)

Die Versuchsdauer betrug 32 Stunden bei einer Temperatur von 22°C. Das Blattmaterial entstammte dem gleichen Bestand wie für Experiment 1. Analog zu Experiment 1 wurden auch hier die Larvengewichte zu Versuchsbeginn und -ende sowie die jeweils verzehrte Blattmasse bestimmt.

Material und Methoden

Larven von *L. dispar* wurden einer Laborzucht des Lehrstuhls für Tierökologie (TU München) entnommen. Bis zur Verwendung in Biotests wurden die Larven auf halbsynthetischer Diät gehalten.

Experiment 1: Für erzwungenen Fraß wurden 90 L4-Larven des Schwammspinners zufallsverteilt drei Gruppen zugeordnet und individuell bei 22°C mit eingewässerten Buchenblättern gefüttert. Die erste Gruppe erhielt Buchenblätter mit *R. fagi*-Minen, die zweite Blätter mit Lochfraß. Als Kontrolle (dritte Gruppe) dienten unverletzte Blätter. Die Blätter wurden Buchen eines ca. 25-jährigen Bestandes nahe Freising/Bayern (Wuchsbezirk „Oberbayerisches Tertiärhügelland 12.8“) entnommen. Die Versuchsdauer betrug insgesamt 48 Stunden. Vor und nach dem Versuch wurden die Larven gewogen. Zur Ermittlung der Fraßmenge wurde zunächst die verzehrte Blattfläche bestimmt. Dazu wurden die Blätter vor und nach dem Fraß fotografiert. Nach entsprechender Digitalisierung wurden die Fraßflächen mit einer geeigneten Flächenbestimmungssoftware vermessen. Über die Dichte definierter Blattstanzen [in mg TM/cm²], die den Blättern nach Versuchsende entnommen wurden, erfolgte die Umrechnung des Verzehrs auf Trockenmassebasis.

Experiment 2: In einem Wahlversuch wurden L4-Schwammspinnerlarven Buchenblätter mit Minen bzw. Lochfraß von *R. fagi* sowie unbefressene Referenzblätter zum Fraß vorgelegt. Jeder Larve (n = 32) wurden dabei in einem abgeschlossenen System jeweils drei Blätter (Kontrollblatt, Blatt mit Mine und Blatt mit Lochfraß) ange-

Ergebnisse

Im Experiment 1 (erzwungener Fraß) erreichten die Larven von *L. dispar* auf Blättern, die bereits von *R. fagi* geschädigt waren, ein signifikant geringeres Gewicht als auf den intakten Kontrollblättern (Tab. 1). Die von *L. dispar* verzehrte Masse *R. fagi*-minierter Blätter wurde dabei auch in geringerem Umfang in körpereigene Masse umgesetzt als diejenige unverletzter Referenzblätter (Abb. 1).

Im Experiment 2 (Wahlversuch) wurden die *R. fagi*-besiedelten Blätter, trotz relativ großer Variation der Ergebnisse, signifikant weniger befressen als die entsprechenden Kontrollblätter. Die Tab. 2 zeigt die durchschnittliche Fraßmenge pro Larve in 24 Stunden, während die Abb. 2 die Fraßverteilung aller Schwammspinner-Larven zusammen zeigt.

Diskussion

Da der totale Verzehr der pflanzlichen Biomasse durch Insekten ein eher seltenes Ereignis in der Natur darstellt, wurde in der Vergangenheit die interspezifische Konkurrenz zwischen herbivoren Insekten als wenig bedeutend angesehen (HAIRSTON & al. 1960). Diese Hypothese wurde weiterhin gestützt durch die Tatsache, dass die überwiegende Anzahl pflanzenfressender Insekten im Gegensatz zu Wirbeltieren auf ein enges Spektrum von Wirtspflanzen beschränkt ist (BERNAYS & CHAPMAN 1994), worin eine probate Strategie der Konkurrenzvermeidung zu sehen ist. DENNO & al. (1995) zeigten allerdings in ihrer wegweisenden Arbeit, dass die interspezifische Konkurrenz zwischen herbivoren Insekten eine komplexe, häufig indirekt wirkende Triebkraft in Ökosystemen darstellt, die Dichte, Verteilung und Struktur von Herbivorengesellschaften maßgeblich prägen kann. Neben einem unmittelbaren, aber seltener zu beobachtenden Konkurrieren in Zeit und Raum zwischen Arten um eine Nahrungsressource spielen indirekte Prozesse eine zunehmend größere Rolle. In diesem Kontext gewinnen induzierte physiologische Antworten („induced response“) der Pflanze auf Verletzungen (TALLAMY & RAUPP 1991, KARBAN & BALWIN 1997) zunehmend an Bedeutung.

Im Reaktionsmuster von Spezialisten und Generalisten auf induzierte Pflanzenantworten zeichnen sich jedoch bisher noch keine eindeutigen übergeordneten Prinzipien ab. So zeigen Blattverletzungen an Erle im Sinne eines „rapid induced response“ eine ausgeprägte negative Wirkung auf die Abundanz der an Erle angepasste Herbivorengilde, während die Häufigkeit der Erlen-Generalisten unbeeinträchtigt bleibt (TSCHARNTKE & al. 2001). Generalistische Arten können nicht nur im positiven Sinn eine größere Anzahl von Nahrungsquellen nutzen, sie müssen im Kehrschluss auch in der Lage sein, einem weiten Spektrum pflanzlicher Abwehrstrategien erfolgreich zu begegnen. Dies ist nur möglich, wenn sie über ein plastisches Entgiftungssystem verfügen. Im Gegensatz zum Spezialisten *Papilio polyxenes* besitzt der Generalist *Helicoverpa zea* eine höhere phänotypische Plastizität der P450-Monooxygenasen (Li & al. 2004), die als Entgiftungsproteine von zentraler Bedeutung sind für den Abbau von Xenobiotica im weitesten Sinn.

Der Minenfraß des Spezialisten *R. fagi* induziert im Buchenblatt eine Akkumulation von Polyphenolen (SCHARDT & al. 2006), die nach gängiger Einschätzung als Abwehrreaktion zu interpretieren ist (ROSENTHAL & BERENBAUM 1991, SCHOPF & HARTL 1997), die den Verursacher in seinem Entwicklungserfolg aber nur marginal beeinträchtigt. In der Lichtkrone, wo die Blätter über deutlich höhere Kohlenstoffvorräte verfügen (JOHNSON & al. 1997) und folglich auch zu intensiverer Synthese phenolischer Inhaltsstoffe befähigt sind, erreichen die *R. fagi*-Puppen höhere Gewichte als in der Kohlenstoff-ärmeren Schattenkrone (SCHARDT & al. 2006). Die hier vorgestellten Ergebnisse zeigen, dass die Fraßinduktion durch den Buchenspringgrübler eine signifikante Wirkung auf einen polyphagen Konkurrenten hat, die sich in zwei Ebenen darstellt. Die *R. fagi*-induzierten Blätter werden als Fraßsubstrat signifikant abgelehnt. Von diesem Sachverhalt profitiert der Spezialist, der trotz seines frühen Erscheinens nur partiell der interspezifischen Konkurrenz mit *L. dispar* entgeht. Der Larvenfraß des Rübblers überlappt in der Endphase mit demjenigen von *L. dispar*. Larven

Tab. 2: Wahlversuch - Fraßpräferenz von *L. dispar*

	durchschnittliche Fraßmenge pro Larve [mg TM] in 24 h
Referenzblätter	32,1 (s=29,8) (a)
Blätter mit <i>R. fagi</i> Minen	10,8 (s=15,0) (b)
Blätter mit <i>R. fagi</i> Lochfraß	16,7 (s=26,0) (b)
Signifikanz [#]	***

[#] Einfaktorielle ANOVA mit Post-Hoc-Test nach Bonferroni, p < 0.05

in den Minen, die naturgemäß nicht auf Nachbarblätter ausweichen können, sichern sich auf diesem Weg unmittelbar das Fraßsubstrat und erhöhen die Wahrscheinlichkeit, dass das Blatt mit dem Baum verbunden bleibt. Die Jungkäfer des Buchenspringrüßlers benötigen die Ressource Buchenblatt für den Reifungsfraß im Juni und stehen damit in direkter Konkurrenz mit den Larven des Schwammspinners, der in hohen Dichten auch Kahlfraß verursachen kann (NOVAK & al. 1989). Auf einer zweiten Betrachtungsebene wird deutlich, dass die Nahrungsqualität der induzierten Blätter den Larvenzuwachs dramatisch reduziert. Als Erklärungsmöglichkeiten bieten sich an: verminderte Verdaulichkeit, Störungen des Stoffwechsels durch phenolische Inhaltsstoffe, die nicht detoxifiziert werden können, oder ein energetisch hoher Entgiftungsaufwand. Der Schwammspinner ist grundsätzlich in der Lage, die Buche intensiver und nachhaltiger zu schädigen als *R. fagi* (SCHWENKE 1974). Damit stünde dem Spezialisten seine Ressource nur eingeschränkt zur Verfügung. Die vorgelegten Ergebnisse zeigen, dass *R. fagi* durch seine moderate Nutzung der Wirtspflanze eine physiologische Antwort induziert, die einen Konkurrenten in zweifacher Hinsicht benachteiligt (WAGNER & al. 2002). Der Monophage sichert sich somit seine ökologische Nische effektiv vor einer Übernutzung und verstärkt indirekt die Herbivorenabwehr der Buche.

Literatur:

- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. (1994): Host plant selection by phytophagous insects. – Chapman and Hall, New York, 312 pp.
- DENNO, R. F., McCLURE & M.S. OTT, J.R. (1995): Interspecific interactions in phytophagous insects: Competition reexamined and resurrected. – *Ann. Rev. Entomol.* **40**: 297-331.
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E. & SLOBOTKIN L.B. (1960): Community structure, population control, and competition. – *Am. Naturalist* **44**: 421-425.
- 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. Platarum* **101**: 124-134.
- KARBAN, R. & BALDWIN, I.T. (1997): *Induced Responses to Herbivory*. 1. Aufl. – The University of Chicago Press, Chicago. 319 pp.
- LI X., BAUDRY J., BERENBAUM M. & SCHULER M.A. (2004): Structural and functional divergence of insect CYP6B proteins: From specialist to generalist cytochrome P450. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* **101**: 2939-2944.
- NOVAK, V., HROZINKA & F., STARY, B. (1989): *Atlas schädlicher Forstinsekten*. 4. Aufl. – Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart. 126 pp.
- ROSENTHAL, G.A. & BERENBAUM, M.R. (1991): *Herbivore, their interaction with secondary plant metabolites*. 2. Aufl. – Academic Press, San Diego/California. 468 pp.
- SCHARDT M., FAUSTER B., GRUPPE A. & SCHOPF R. (2006): Einfluss der Blattposition auf Befallshäufigkeit und Entwicklungserfolg von *Rhynchaenus fagi* L. (Coleoptera: Curculionidae) an Buche (*Fagus sylvatica* L.). – *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent.* **15**: 41 - 44.
- SCHOPF, R. & HARTL, F.J. (1997): *Der Wirtsbaum als Nahrung für phytophage Insekten*. – *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent.* **11**: 633 - 638.
- SCHWENKE, W. (1974): *Die Forstschädlinge Europas (Band 2)*. 1. Aufl. – Parey-Verlag, Hamburg. 500 pp.
- SCHWERDTFEGGER, F. (1981): *Die Waldkrankheiten*. 4. Aufl. – Parey-Verlag, Hamburg. 486 pp.
- TALLAMY, D.W. & RAUPP, M.J. (1991): *Phytochemical induction by herbivores*. 1. Aufl. – John Wiley & Sons Inc., New York. 431 pp.
- TSCHARNTKE T., THIESSEN, S., DOLCH & R. BOLAND, W. (2001): Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. – *Biochem. System. Ecol.* **29**: 1025-1047.
- WAGNER, M.R., CLANCY, K.M., LIEUTIER & F., PAINE, T.D. (2002): *Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects*. 1. Aufl. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 332 pp.