©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 8: 163–179. Göttingen 1988.

Ökologische Untersuchungen an der Verschiedenblättrigen Kratzdistel (Cirsium helenioides [L.] Hill) in Oberfranken

Teil III: *Cirsium helenioides*-Blütenköpfe und ihr assoziierter Insektenkomplex

– Maria Romstöck –

Zusammenfassung

Zusammensetzung und Variabilität des Insektenkomplexes in den Blütenköpfen von *Cirsium helenioides* werden beschrieben. Aus Larvenpopulationen endophytischer Insekten und ihrer Freßfeinde wird in jeder Vegetationsperiode neu innerhalb der Blütenköpfe der Wirtspflanze ein „Mikro-Ökosystem" aufgebaut. Primärkonsumenten stellen dabei die Larven von Bohrfliegen *(Tephritidae)*, Rüsselkäfern *(Curculionidae)* und Kleinschmetterlingen *(Microlepidoptera)* dar. Die Artzusammensetzung der mit *C. helenioides* vergesellschafteten Primärkonsumenten (die „Gilde" der Phytophagen) zeigt einen qualitativen Aufbau, der auch für weitere Cardueen-Insekten-Systeme typisch ist. Quantitativ wird die Gilde – im Vergleich zu ähnlichen Systemen – in hohem Grad von einer einzigen Art, der Bohrfliege *Tephritis conura* Loew *(Tephritidae)* dominiert. Die Belastung der Wirtspflanze durch *T. conura* zeigt zwischen einzelnen Populationen nur geringe Schwankungen (Durchschnitt: 40–50% befallene Köpfe der Pflanzenpopulation, 8.9 Larven pro befallener Blütenkopf). Durch den hohen und von Jahr zu Jahr konstanten Befall durch phytophage Insekten verliert die Wirtspflanze ständig durchschnittlich 50% ihrer möglichen Samenproduktion. Eine zusätzliche „sink"-Funktion befallener Blütenköpfe kann mikrokalorimetrisch nicht nachgewiesen werden. Der Phytophagenbefall wirkt sich – zumindest mittelfristig – nicht auf die Dichten der Pflanzenpopulation aus.

Abstract

Structure and variability of the insect complex in flower heads of *Cirsium helenioides* are described. Larval populations of endophytic insects and their predators build up a "micro-ecosystem" within the flower heads in each growing season. Primary consumers are larvae of tephritid flies *(Tephritidae)*, weevils *(Curculionidae)* and moth species *(Microlepidoptera)*. The species composition of primary consumers associated with *C. helenioides* (the structure of the "guild" of phytophagous insects) is typical for a wide range of *Cardueae* insect systems. In comparison to other systems, the guild in *C. helenioides* is dominated to a high degree by a single species: the tephritid fly *Tephritis conura*, which shows high attack rates with only small fluctuations from year to year and from population to population (average: 40–50% attacked flower heads in a plant population, 8.9 larvae/attacked flower head). Attack of phytophagous insects reduces seed production in *C. helenioides* by about 50%. Devellopping larvae cause no additional energy sink in attacked flower heads. Population densities of the host plant are – at least within the time period investigated – not influenced by the associated phytophages.

Einleitung

Blütenköpfe von „Disteln" und Flockenblumen (Tribus *Cardueae*, Familie *Asteraceae)* stellen „Mikro-Ökosysteme" dar. Endophytisch lebende Larven zahlreicher Insekten nutzen als Primärkonsumenten die Biomasse, die von der Pflanze als Produzent zum Aufbau der Blütenkopfstrukturen bereitgestellt wird. Entomophage, ebenfalls innerhalb des Blütenkopfs lebende Freßfeinde dieser phytophagen Larven bilden die Ebene der Sekundärkonsumenten (Parasitoide und Räuber). Im Blütenkopf entwickelt sich somit ein ökologisches Kleinsystem innerhalb des umgebenden Makro-Ökosystems. Das Mikro-Ökosystem „Blütenkopf" bleibt dabei jedoch mit der gesamten Pflanzenpopulation verbunden, denn die Gesamtheit der Pflanzen eines Wuchsortes stellt ja den Lebensraum der Imaginalpopulationen der mit der Wirtspflanze assoziierten Insekten dar. Hier wird über die Eiablage der Insektenweibchen die Ausgangssituation für Prozesse innerhalb des Blütenkopfs festgelegt (intra- und interspezifische Larvalkonkurrenz, Mortalitäten während der Larvalentwicklung und durch Parasitierung).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Im Gegensatz zu komplexen Ökosystemen erlaubt die überschaubare Artenzahl und die einfache Struktur dieser Kleinsysteme in Distelblütenköpfen eine simultane Betrachtung aller beteiligten Komponenten. Die Artenfülle und die unterschiedlichen Wuchsbedingungen der Cardueen erlauben dabei einen Vergleich von Systemen entlang zahlreicher Gradienten (z.B. geographischer oder standörtlicher Gradient, Einbeziehung unterschiedlicher Lebensformtypen der Wirtspflanze usw.). Dabei hat es sich gezeigt, daß Gesetzmäßigkeiten im Aufbau dieser Systeme abgeleitet werden können (ZWÖLFER 1987). Detaillierte Untersuchungen der Insektenkomplexe von Distelblütenköpfen wurden von ANGERMANN (1984), ARNOLD (1985), ESCHENBACHER (1982) und MICHAELIS (1984) durchgeführt. Eine Übersicht findet sich bei ZWÖLFER (1986).

Die verschiedenblättrige Kratzdistel *Cirsium helenioides* (L.) Hill wurde parallel zu den zoologischen Untersuchungen von botanischer Seite bezüglich ihrer Standortansprüche und ihrer pflanzensoziologischen Stellung (REIF & WEISKOPF 1988), sowie der Ursachen ihrer Heterophyllie (WEISKOPF et al. 1988) eingehend untersucht. Der Standort der Distel zeigt hier unmittelbaren Einfluß auf Phänologie und Vitalität der Art; er bestimmt damit das quantitative (Anzahl, Dichte und Größe angelegter Blütenköpfe) und qualitative (zeitliche Koinzidenz, Reaktion der Pflanze auf Insektenbefall) Ressourcenangebot für die die Blütenköpfe nutzenden phytophagen Insekten.

In der vorliegenden Arbeit wird die Struktur des „Mikro-Ökosystems" in den Blütenköpfen von *C. helenioides* beschrieben. Die zeitliche Entwicklung, die Komplexität und Variabilität der Insekten-Assoziation wird untersucht. Die Auswirkungen des Phytophagenbefalls auf die Achänenproduktion der Wirtspflanze werden analysiert.

Methoden

Blütenkopfproben von *C. helenioides* für die zoologischen Untersuchungen stammen weitgehend aus Pflanzenpopulationen des bereits in Teil I (Vergesellschaftung und Standort, REIF & WEISKOPF 1988) beschriebenen Untersuchungsgebiets in Oberfranken. Die Abschätzung der Allgemeingültigkeit der Befunde wird durch den Vergleich mit Probenmaterial von *C. helenioides* aus dem Bayrischen Wald, dem Alpenraum, aus Skandinavien und Großbritannien ermöglicht.

Grundlage der Untersuchungen des Insektenkomplexes in den Blütenköpfen von *C. helenioides* stellt die statistische Auswertung von Freilanddaten aus natürlichen Distelpopulationen dar. In je nach Fragestellung unterschiedlichen zeitlichen Abständen wurden dazu Proben aus einzelnen Pflanzenpopulationen entnommen. Als „Pflanzenpopulation" wurden Bestände gewertet, die durch mindestens 500 m breite „distelfreie" Zwischenräume getrennt sind. Die perennierende Lebensform der Wirtspflanze macht die Abtrennung einzelner Pflanzenindividuen im Gelände unmöglich. Bei der Probennahme stellten daher die Blühsprosse der Pflanze die Sammeleinheit dar. Einzelne Blühsprosse wurden so tief abgeschnitten, daß alle daran vorhandenen Knospen bzw. Blütenköpfe mit ihren jeweiligen Lagebeziehungen am Sproß erhalten blieben. Bei der Probennahme wurden unterschiedliche Entwicklungsstadien der Sprosse mit ihrem Anteil an der Gesamtproduktion im Standort berücksichtigt. Ebenso wurden die unterschiedlichen Verteilungsformen der Pflanze (Einzelsprosse, Sproßbestände verschiedener Dichteabstufungen) mit proportionalen Anteilen bei der Probenentnahme beachtet. Innerhalb der durch unterschiedliche Pflanzendichten oder unterschiedliche Wuchsbedingungen charakterisierten Gruppen erfolgte die Pflanzenwahl zufällig. Stichproben aus dem Freiland umfaßten in der Regel 30–60 Blühsprosse mit insgesamt 100–200 Blütenköpfen pro Pflanzenpopulation.

Für alle Blütenköpfe wurden äußere Parameter erfaßt (Lage an der Pflanze, Entwicklungszustand, Größe). Ihr Befall durch Insekten wurde bei der Sektion unter dem Binokular festgestellt. Zusätzlich wurde an den Probenstandorten Dichte, Verteilungsmuster und Phänologie der Rosetten und Blütensprosse, sowie der Isolationsgrad des Standorts (sein Abstand zur nächsten „Pflanzenpopulation") aufgenommen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Ergebnisse

1. Struktur des Nahrungsnetzes in *C. helenioides*-Blütenköpfen

Die Struktur des Nahrungsnetzes in *Cirsium helenioides*-Blütenköpfen ist relativ einfach: die Larvenpopulationen von Bohrfliegen *(Tephritidae)* und Rüsselkäfern *(Curculionidae)* stellen die Primärkonsumenten dar. Sie nutzen die Biomasse von Blütenboden, Samenanlagen und reifenden Achänen. Als Sekundärkonsumenten treten entomophage Insekten auf, die eng an ihre phytophagen Wirte gebunden sind (hymenoptere Parasitoide: Vertreter der Erzwespen *[Chalcidoidea]* und Schlupfwespen *[Ichneumonoidea]).* Fakultativ phytophag bzw. entomophag auftretende Arten findet man in den Larven von Kleinschmetterlingen *(Tortricidae, Cochylidae)*: sie nutzen sowohl pflanzliches Gewebe als auch die darin lebenden Puppen der rein phytophagen Tephritiden. Im späteren Sukzessionsstadium werden die Blütenköpfe von Vertretern der *Pallopteridae (Diptera)* und Gallmücken *(Diptera: Itonididae)* als Pilz- und Detritusfresser genutzt.

Zuchten von Blütenkopfmaterial und Sektionen von Blütenköpfen unterschiedlicher geographischer Herkunft ergeben die Gesamtartenliste der mit *C. helenioides*-Blütenköpfen assoziierten Insekten und ermöglichen die Aufstellung des Nahrungsnetzes (Tab. 1, Abb. 1).

1.1 Artenvielfalt der Phytophagenebene

Für den Vergleich eines bestimmten Blütenkopfsystems mit weiteren in unserer Arbeitsgruppe untersuchten Cardueen-Phytophagen-Systemen sind quantitative Aussagen zur Artenvielfalt nötig. Neben der „species richness" (= der Gesamtzahl der aufgefundenen Arten) ermöglicht dabei vor allem die mittlere „species packing" (= die mittlere Artenzahl oder alpha-Diversität in konkreten Wirtspflanzenpopulationen) vergleichende populationsökologische und evolutionsbiologische Aussagen über die untersuchten Komplexe (ZWÖLFER 1987). Alpha-Diversität und Populationsdichten der assoziierten Arten bestimmen die aktuelle Belastung der Wirtspflanze durch ihre Phytophagen.

Auf der Ebene der Phytophagen umfaßt die überregionale Gesamtliste der mit *C. helenioides*-Blütenköpfen assoziierten Phytophagen (die „species richness") 9 Arten. Durch große Stichprobenumfänge werden hier auch seltene Arten nachgewiesen. Die mittlere Artenzahl einer Population (die „species packing") liegt in Nordostbayern jedoch nur bei 1.9 Arten (unter Einbeziehung der fakultativ entomophagen Mikrolepidopteren: 3.6 Arten). Für Populationen aus den Alpen, aus Großbritannien, Skandinavien und den Pyrenäen liegt die „species packing" bei 1.5 (bzw. 2–3) Arten (Tab. 2).

Die Artenvielfalt der Phytophagen in *C. helenioides* nimmt damit innerhalb der Gattung *Cirsium* einen mittleren Rang ein, wie eine Auswahl der in unserer Arbeitsgruppe untersuchten Blütenkopfsysteme zeigt (Mittelwert für 11 *Cirsium*-Arten: $\bar{x} = 2.2$, $s = 0.48$; Tab. 3).

In Zusammensetzung und Vielfalt der Phytophagen treten regionale und geographische Unterschiede auf. Z.B. konnte in den Pyrenäen keine Bohrfliegenart nachgewiesen werden; in Nordschweden wird *T. conura* durch *Xyphosia miliaria* ersetzt. Diese Art besitzt eine ähnliche ökologische Nische, befällt in den übrigen Regionen *C. helenioides* jedoch nicht (ROMSTÖCK 1984). Kleinräumige, lokale Dichteunterschiede zeigen vor allem die selteneren Arten *Orellia ruficauda* und *Chaetostomella onotrophes.*

1.2. Die „Gilde" der Phytophagen

Ein Vergleich des Aufbaus der Nahrungsnetze in Cardueen-Blütenköpfen läßt bei Phytophagen eine deutliche Gildenstruktur erkennen. In 29 (eventuell sogar 38) von 51 untersuchten Cardueen-Arten ist der Phytophagenkomplex zusammengesetzt aus (ZWÖLFER 1986):

a) spezialisierten, meist Gallen induzierenden Arten, die ein frühes Entwicklungsstadium der Blütenköpfe angreifen und aggregiert auftreten,

b) weniger spezialisierten Arten, die den Kopf in einem späteren Entwicklungsstadium befallen, die Achänen nutzen und meist einzeln vorkommen,

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab.1: Mit C. helenioides-Blütenköpfen assoziierte Insekten

PHYTOPHAGE

Diptera:

Fam.Tephritidae	troph. Strategie
Tephritis conura Loew (1844)	aggreg. Frühbef.
Orellia ruficauda Fabr. (1794)	Achänen
Chaetostomella onotrophes Loew (1846)	Achänen+Gewebe
Xyphosia miliaria Schr. (1781)	Achänen+Gewebe

Coleoptera:

Fam. Curculionidae	
Larinus carlinae Ol.	Achänen+Gewebe
Larinus sp. (jaceae oder sturnus)	Achänen+Gewebe

Mikrolepidoptera:

Fam. Tortricidae	
Cnephasia sp.	Knospenfraß
Eucosma cana Haworth (1811)	fakultativ entomophag
Fam. Cochylidae	
Aethes ?rubigana Treitschke (1830)	fakultativ entomophag

ENTOMOPHAGE (Parasitoide)

Chalcidoidea:

Fam. Pteromalidae	Wirt	Biologie
Pteromalus sp.	Tephritis conura	Endop., solitär
Fam. Eurytomidae		
Eurytoma sp.	Tephritis conura	Endop., solitär
Fam. Eulophidae		
Crataepus marbis Walker	Orellia ruficauda	Endop., gregär
Crataepiella carlinarum Szelenyi + Erdös	Tephritis conura	Endop., gregär

Ichneumonoidea:

Fam.Braconidae	Lepidoptera O. ruficauda	Ektop., solitär
Fam.Ichneumonidae	Lepidoptera Larinus sp.	Ektop., solitär

DETRITUS- und PILZFRESSER

Fam. Pallopteridae

Fam. Itonididae

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

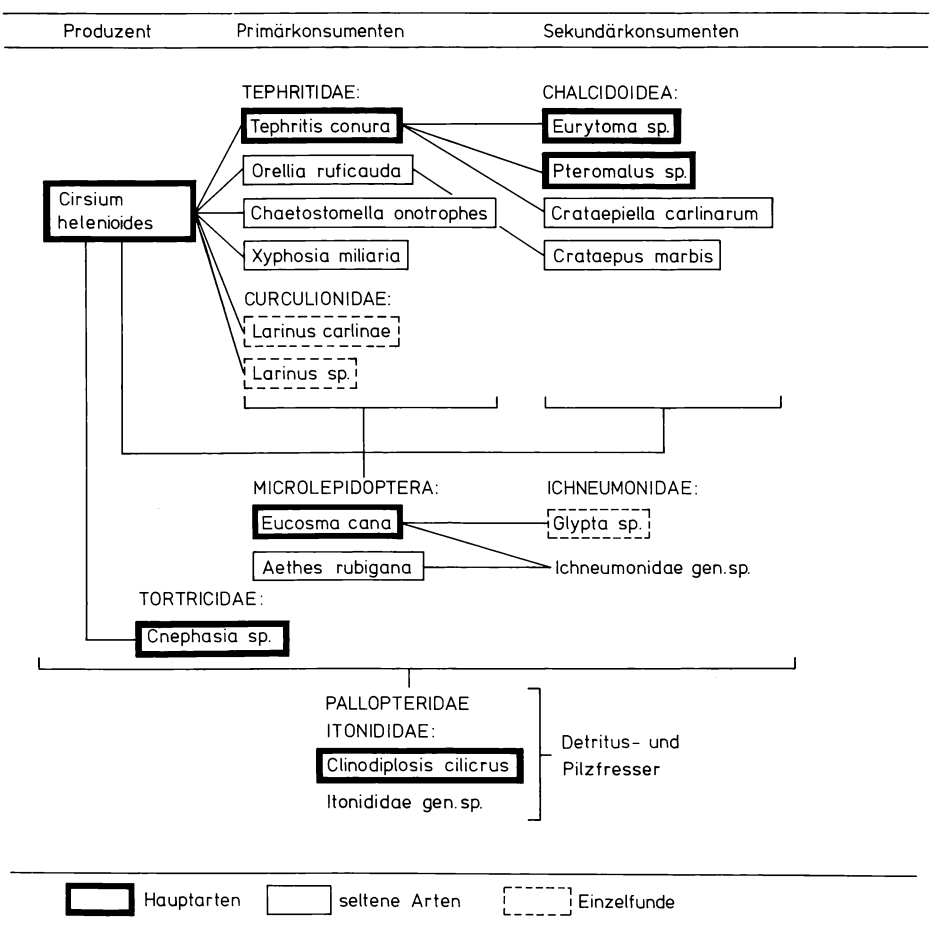


Abb. 1: Struktur des Nahrungsnetzes in den Blütenköpfen von *Cirsium helenioides*.

c) fakultativ phytophag-entomophag lebenden und in der Regel solitär auftretenden Arten mit weitem Wirtskreis.

Vertreter aller 3 trophischen Strategien werden auch in *C. helenioides*-Blütenköpfen gefunden (Tab. 1).

Die Phytophagengilde in *C. helenioides* setzt sich im wesentlichen aus Vertretern der Bohrfliegen (Tephritiden) zusammen. Wie in allen in unserer Arbeitsgruppe untersuchten Systemen besitzt auch hier die Gruppe der Arten mit „aggregiertem Frühbefall" den stärksten Einfluß auf die Primärproduktion. Bei *C. helenioides* ist diese Gruppe durch die Bohrfliege *T. conura* vertreten. Sie stellt die am konstantesten mit *C. helenioides* assoziierte phytophage Art dar. Sie konnte in 107 von 117 Pflanzenpopulationen in Mittel- und Nordeuropa nachgewiesen werden (Tab. 4). Ihr Anteil an der Gesamtbiomasse der im Blütenkopf endophytischen Insekten beträgt in allen in Nordostbayern untersuchten Populationen mehr als 95% (bei einer Einbeziehung der fakultativ phytophag-entomophag agierenden Mikrolepidopteren: 70–90%). *T. conura* bildet innerhalb ihres weite Teile Europas umfassenden Verbreitungsgebiets genetisch und verhaltensbiologisch abtrennbare Ökotypen aus, die einzelnen Wirtspflanzen zugeordnet werden können (KOMMA 1984, ROMSTÖCK 1987, ROMSTÖCK & ARNOLD 1987). Im mittel-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab.2.: "Species packing" in C. helenioides-Blütenköpfen

		Mittlere Artenzahl einer Population Mittelwert (Standardabweichung)	
Region	N untersuchte Populationen	Tephritidae + Curculionidae (Max=6 Arten)	Tephritidae + Curculionidae + Lepidoptera (Max=9 Arten)
Bayreuth *	1	1.00 (-)	1.00 (-)
Fichtelgeb.	23	1.87 (1.01)	3.87 (1.79)
Frankenw.	14	2.07 (0.92)	3.57 (1.34)
Bay.Wald	9	1.89 (1.27)	3.00 (1.32)
Zwischenwert Nordostbayern:		1.91 (1.02)	3.55 (1.61)
Alpen	11	1.18 (0.40)	2 - 3
Großbrit.	21	1.00 (0.00)	2 - 3
Skandinav.	36	1.36 (0.76)	2.25 (1.00)
Pyrenäen	3	0	1 - 3
Total	118	1.47 (0.88)	

* : experimentelle, allochthone Population

: Schätzwert, da z.T. nur Fraßspuren vorhanden

europäischen Verbreitungsgebiet wird von dem mit *C. helenioides* assoziierten Ökotyp ausschließlich diese Wirtspflanze genutzt.

Durch den Befall bereits früher Knospenstadien der Wirtspflanze schließt *T. conura* die direkte Konkurrenz mit den übrigen Phytophagen weitgehend aus, deren Eiablage in spätere Entwicklungsstadien der Pflanze erfolgt. Beim Zusammentreffen mit weiteren Arten im Blütenkopf besitzen Larven von *T. conura* stets einen deutlichen Entwicklungsvorsprung. Weiterhin wird durch den Fraß von *T. conura* die Struktur des Blütenkopfs verändert und so dessen Attraktivität und Verfügbarkeit für Eiablagen weiterer, später auftretender Phytophagen negativ beeinflußt. Eventuelle indirekte interspezifische Konkurrenz der adulten Weibchen um Eiablagemöglichkeiten oder der Bohrfliegenlarven im Blütenkopf ist damit stets asymmetrisch (LAWTON & HASSELL 1981): *T. conura*-Populationen bleiben unbeeinflußt vom Vorkommen weiterer phytophager Insekten in der Pflanzenpopulation.

T. conura bildet auf allen untersuchten Wirtspflanzen nur eine Generation pro Jahr aus und überwintert wie alle Vertreter der Gattung im Imaginalstadium außerhalb der Pflanzenstandorte. Über die Überwinterungsquartiere liegen bislang keine Informationen vor. Die Besiedlung der Wirtspflanzenpopulationen durch den Phytophagen erfolgt jährlich neu. Erst mit

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab.3: Artenreichtum und alpha-Diversität der Phytophagengilde in ausgewählten Vertretern der Gattung Cirsium (fakultativ entomophage Mikrolepidopteren eingeschlossen) (nach ZWÖLFER 1986).

Pflanze	species richness	species packing	N Populationen
C. eriophorum	9	2.13	23
C. vulgare	17	2.24	72
C. canum	6	2.85	11
C. acaule	7	1.63	10
C. helenioides	8	2.53 *	67
C. tuberosum	8	2.14	14
C. salisburgense	8	2.38	14
C. erisithales	8	2.40	17
C. oleraceum	14	3.04	28
C. spinosissimum	2	1.32	16
C. palustre	9	2.04	28
C. arvense	16	2.29	190

*: Angaben für C. helenioides - wie auch für die weiteren angegebenen Pflanzen - berücksichtigen hier den frühen, bereits vor dem Aufbau der weiteren Phytophagengilde stattfindenden Knospenfraß durch Cnephasia sp. (Microlepidoptera: Tortricidae) nicht.

Beginn der Knospenentwicklung ihrer Wirtspflanze lassen sich die Adulten in den Pflanzenpopulationen beobachten.

Die Eiablage erfolgt in frühe Entwicklungsstadien der Knospen. Die noch geschlossenen Knospen besitzen dabei einen Durchmesser von 9–14 mm (apikale Knospen) bzw. 5–10 mm (seitliche Knospen). Die Länge der Röhrenblütenanlagen beträgt zu diesem Zeitpunkt 0.2–0.8 mm. Die Eier werden in Gelegen (mittlere Gelegegröße: 7.5 Eier/Gelege, Mehrfachbelegungen einer Knospe durch verschiedene Weibchen kommen vor. ROMSTÖCK in Vorbereitung) in den Hohlraum der Knospe zwischen den Röhrenblütenanlagen und den noch geschlossenen Brakteen abgesetzt. Nach der Eiablage stirbt die Parentalgeneration ab. Während des 1. Larvalstadiums (Larvengröße ca. 1 mm) erfolgt der Fraß an den Röhrenblütenanlagen; im 2. Larvalstadium (1.0–1.8 mm) wird der darunterliegende Blütenboden erreicht, dessen Gewebe von den Zweit- und Drittlarven (2–4 mm) ausschließlich genutzt wird. Trotz des Larvalfraßes erfolgt ein weiteres Wachstum der Blütenknospe parallel zur Larvalentwicklung. Je nach der Anzahl der fressenden Larven treten am Blütenboden mehr oder weniger stark ausgeprägte Deformationen auf. Diese ähneln einfachen prosoplasmatischen Gallen, wie sie z.B. auch von *Tephritis dilacerata* Loew an *Sonchus arvensis* L. hervorgerufen werden (SHORTHOUSE 1980). Beim Abtrocknen des Kopfes, wenn die Nährstoffzufuhr durch die Pflanze eingestellt wurde, ist die Verpuppung der Larven bereits erfolgt. Die Imagines der neuen Generation, die ab Ende Juli schlüpfen, verlassen die Pflanzenstandorte.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab.4: Konstanz des Auftretens phytophager Insekten in *C. helenioides*-Blütenköpfen

Region	Ficht	Frank	Bay.W.	Alp	GB	Skand	Pyr	Sum	
Untersuchte Populationen	23	14	9	11	21	36	3	117 =	%
Art:	nachgewiesen in N Populationen:								
T. conura	21	13	9	11	21	32	0	107 =	91.5
O. ruficauda	12	6	4	0	0	10	0	32	27.4
Ch. onotrophes	9	5	2	2	0	1	0	19	16.2
X. miliaria	0	0	0	0	0	6	0	6	5.1
Cnephasia sp.	16	6	?	?	0	0	0		
Eu. cana	16	13	8	5	21	29	3	95	81.2
Ae. rubigana	13	8	2	?	?	?	?		
Larinus (2 spp.)	1	1	2	0	0	0	0	4	3.4
Pallopteridae	16	8	9	6	17	20	0	76	65.0

Ficht: Fichtelgebirge
Frank: Frankenwald
Bay.W.: Bayerischer Wald
Alpen: Österr. und schweizer Zentralalpen
GB: Nordengland, Schottland
Skand: Schweden, Norwegen
Pyr: spanische Pyrenäen

Neben *T. conura* sind in Mitteleuropa vor allem die Bohrfliegen *Chaetostomella onotrophes* und *Orellia ruficauda* häufiger mit der Wirtspflanze *C. helenioides* vergesellschaftet. Im Gegensatz zu dem monophag auf *C. helenioides* lebendem Ökotyp von *T. conura* besitzen beide Arten ein ausgedehnteres Wirtspflanzenspektrum. Für *Ch. onotrophes* werden zahlreiche Arten der Gattungen *Arctium, Centaurea, Carduus* und *Cirsium* als Futterpflanzen angegeben (DIRLBEK & DIRLBEK 1970, HENDEL 1927); *O. ruficauda* wurde nach Literaturangaben nur aus Blütenköpfen der Gattung *Cirsium* gezogen (HENDEL 1927, DIRLBEK 1970). Höhe und Konstanz des Befalls durch diese beiden Tephritiden-Arten sind im Vergleich zu *T. conura* weitaus variabler, die Populationsdichten liegen weit unter den Dichten der Hauptart *T. conura*.

Ch. onotrophes belegt Blütenknospen eines fortgeschrittenen Entwicklungsstadiums (Röhrenblütenlänge 5–10 mm). Die Eier werden zu 1–3 an die Außenseite der Knospe unter die bereits leicht geöffneten Brakteen geschoben. Eine Diskriminierung bereits von *T. conura* belegter Knospen erfolgt nicht. Larven von *Ch. onotrophes* legen im Blütenboden horizontale Fraßgänge an, wobei Samenanlagen zerstört werden. Eine Induktion von Callus-Wachstum durch den Fraß ist hier – wie auch bei *O. ruficauda* – nicht nachweisbar. Die Verpuppung erfolgt in einem Gespinst aus Pappushaaren im Blütenkopf.

Leere Puparien, die auf den Schlupf der Imago hinweisen, wurden ab Anfang September gefunden. Die Entwicklung einer 2. Generation in *C. helenioides* ist nicht möglich, da zu dieser Zeit keine zur Eiablage geeigneten Blütenköpfe mehr zur Verfügung stehen. Das weite Wirts-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

spektrum von *Ch. onotrophes* schließt jedoch die Entwicklung einer weiteren Generation in anderen Wirtspflanzen nicht aus.

O. ruficauda wählt für die Eiablage ein Entwicklungsstadium des Blütenkopfs, bei dem sich die Knospe öffnet und die Röhrenblüten herausgeschoben werden. Die Eier werden zu mehreren zwischen die etwa 10–15 mm langen Röhrenblüten abgesetzt. Durch den Larvalfraß wird das Gewebe der Röhrenblüten und der Samenanlagen zerstört. Die Verpuppung erfolgt in einem lose versponnenen Kokon aus Pappushaaren. Das Eiablageverhalten von *O. ruficauda* trägt dazu bei, interspezifische Larvalkonkurrenz mit der früher auftretenden *T. conura* zu vermeiden: bei starkem Befall der Knospen durch *T. conura* unterbleibt die Öffnung der Knospen und das Eiablagesignal für *O. ruficauda* – die sichtbaren Röhrenblüten – entfällt.

Larven von Mikrolepidopteren vertreten eine weitere trophische Strategie. In *C. helenioides* wurden *Eucosma cana (Tortricidae)* und *Aethes rubigana (Cochylidae)* nachgewiesen. Die Eiablage der Kleinschmetterlinge erfolgt an die Außenseite aufblühender Köpfe. Die Jungraupen bohren sich in den Blütenkopf ein und ernähren sich dabei sowohl von pflanzlichem Gewebe als auch von den zu diesem Zeitpunkt bereits verpuppten Bohrfliegenarten. Eine Diskriminierung zwischen Blütenköpfen mit und ohne Tephritiden-Puparien erfolgt nicht. Im Mittel beträgt die durch diesen Kleinschmetterlingsfraß verursachte Mortalität der Bohrfliegenpuppen jedoch nur 5%. Tab. 4 zeigt die Nachweishäufigkeit der Phytophagenarten in geographisch unterschiedlichen Populationen von *C. helenioides*.

1.3. Die Ebene der Sekundärkonsumenten

Während mit dem Hauptphytophagen *T. conura* stets zumindest 2 Parasitoidarten mit vorhersagbaren Abundanzen assoziiert sind, unterliegt die Parasitoidbelastung der übrigen Phytophagen qualitativ und quantitativ weit größeren Schwankungen. *T. conura*-Larven werden während ihrer Entwicklung im Blütenkopf von den endoparasitisch und solitär lebenden Erzwespen *Eurytoma* sp. und *Pteromalus* sp. befallen. Die Eiablage von *Eurytoma* sp. erfolgt in der Regel in die Zweitlarve des Wirts, *Pteromalus* befällt die Drittlarve. Da beide Parasitoidarten zeitlich synchron auftreten, wird durch diese unterschiedliche Wirtspräferenz die Ressource „*T. conura*" aufgeteilt. Multiparasitierung mit Konkurrenzerscheinungen in nennenswertem Ausmaß wird dadurch vermieden (ROMSTÖCK in Vorbereitung). Im Mittel werden durch *Eurytoma* sp. 15–20% der *T. conura*-Larven, durch *Pteromalus* sp. 5–10% abgetötet.

2. Rückwirkungen des Phytophagenbefalls auf die Wirtspflanze

Auswirkungen der Phytophagenbelastung auf die Wirtspflanze können sich direkt über einen Rückgang der Achänenproduktion durch Fraßschäden an Samenanlagen oder reifenden Samen oder indirekt über einen Vitalitätsverlust der gesamten Pflanze durch eine „sink"-Funktion der befallenen Blütenköpfe zeigen.

2.1. Achänenproduktion unbefallener Blütenköpfe

Bei *C. helenioides* treten ab Ende Juli reife Achänen auf. Beim Abtrocknen der Blütenköpfe werden Achänen aus unbefallenen Köpfen im August vollständig ausgestreut. Bereits vor der vollständigen Achänenreife sind „sterile" und „fertile" Achänen an Form und Größe gut unterscheidbar und ihre Anzahl quantitativ erfaßbar. Versuche zur Keimfähigkeit zeigen (pro Ansatz wurden 100 Achänen auf feuchter Erde bei 20 Grad gehalten), daß ca. 50% der „fertilen" Achänen innerhalb von 6 Wochen keimen. Bei den als „steril" eingestuften Achänen lag die Keimfähigkeit unter 5%.

Nur ein Teil der von *C. helenioides* angelegten Knospen entwickelt sich zu Blütenköpfen, die Achänen ausbilden. Der Anteil der von der Pflanze im frühen Stadium abortierten Knospen ist abhängig von der Knospenposition und der Gesamtzahl der angelegten Knospen des Sprosses. Abb. 2 zeigt, daß der Anteil abortierter Knospen zwar mit tieferen Positionen zunimmt, dies aber umso langsamer, je mehr Knospen der Sproß insgesamt besitzt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

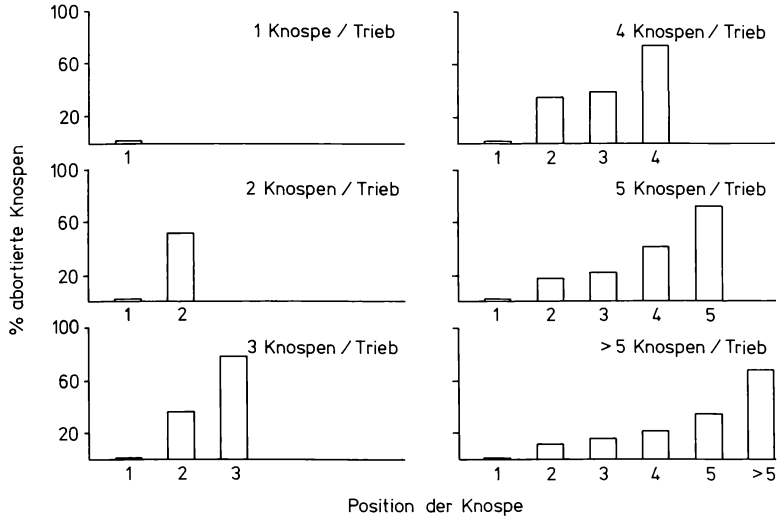


Abb. 2: Abortionswahrscheinlichkeit angelegter Knospen in Abhängigkeit von der Knospenposition und der ursprünglichen Knospenzahl/Sproß.

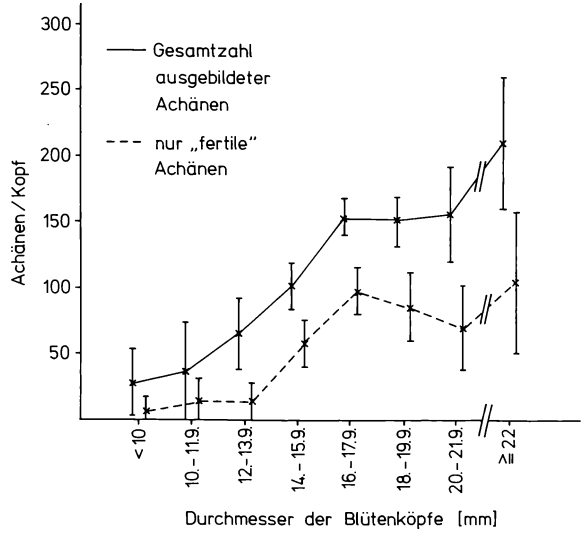


Abb. 3: Achänenproduktion unbefallener *C. helenioides*-Köpfe in Abhängigkeit vom Blütenkopfdurchmesser.

Pflanzenpopulationen mit hohem Anteil fiederspaltiger Blütensprosse sind somit in ihrer Achänenproduktion wegen der höheren Knospenproduktion und der geringeren Abortionswahrscheinlichkeit der Knospen den Populationen mit hauptsächlich ganzrandigen Sprossen weitaus überlegen.

Abb. 3 zeigt den Zusammenhang zwischen der Achänenproduktion und der Größe unbefallener Blütenköpfe. Die absolute Achänenzahl wie auch die Zahl der „fertilen" Achänen nimmt mit der Größe der Köpfe deutlich zu. Das Verhältnis fertile:sterile Achänen zeigt jedoch in allen Größenklassen im Mittel recht konstante Werte (ca. 1:1).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

2.2 Populationsdichten von Tephritis conura

Voraussetzung für eine Abschätzung der Belastung der Pflanze durch ihre Phytophagen ist die Bestimmung der Populationsdichten der Insekten. Für die Erfassung der Phytophagendichten und den Vergleich einzelner Populationen wurden nur Proben aus dem Zeitraum Ende Juli/August herangezogen. Die Verpuppung der Phytophagen ist zu diesem Zeitpunkt abgeschlossen, Dichteänderungen im Blütenkopf treten nicht mehr auf. Zur Beschreibung der Populationsdichten wurden ressourcenbezogene Parameter benutzt:

– Der %-Satz befallener Blütenköpfe bezieht sich auf den Anteil belegter Köpfe an dem zum Zeitpunkt der Probenentnahme insgesamt vorhandenen Blütenköpfen.

– Die „Packung" der Phytophagen in den befallenen Blütenköpfen wird durch das Maß „Puppen/befallener Blütenkopf" ausgedrückt.

Abb. 4 und Abb. 5 zeigen die mit diesen Parametern beschriebenen *T. conura*-Dichten. Im Durchschnitt sind 40–50% der Blütenköpfe einer *C. helenioides*-Population von *T. conura*

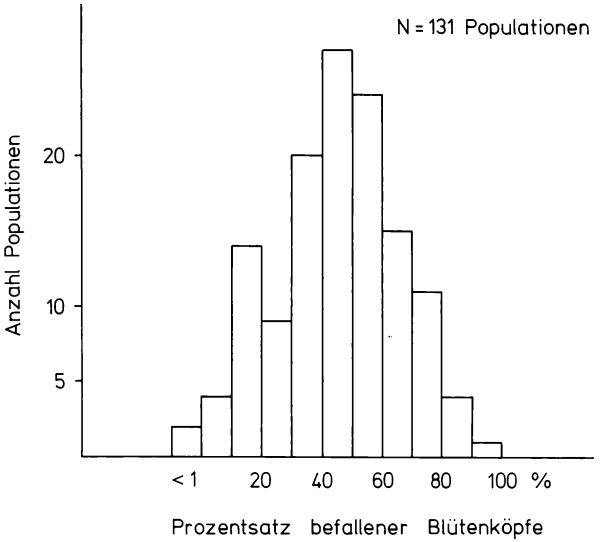


Abb. 4: Anteil der Blütenköpfe mit *T. conura*-Befall an der Gesamtblütenkopfproduktion in mitteleuropäischen *C. helenioides*-Populationen.

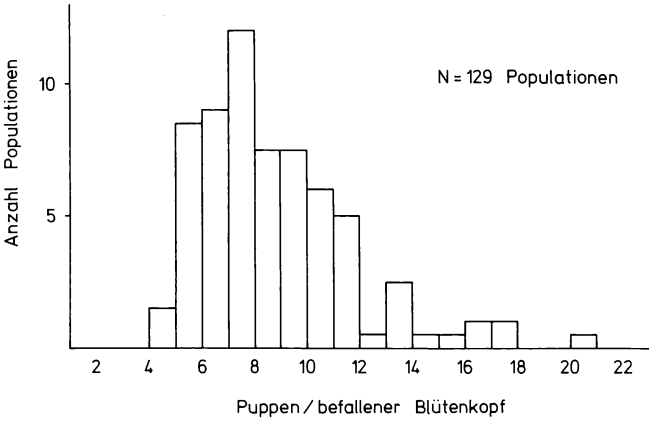


Abb. 5: Puppendichten in von *T. conura* befallenen *C. helenioides*-Blütenköpfen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

befallen. In einem befallenen Blütenkopf entwickeln sich im Mittel 8.9 Larven. Beide Dichteparameter zeigen relativ geringe Schwankungen zwischen einzelnen Populationen. Die Dichten der weiteren Arten *Ch. onotrophes* (durchschnittliche Belastung: 5% befallene Blütenköpfe, 1.2 Larven/befallener Kopf) und *Orellia ruficauda* (2% befallene Blütenköpfe, 1.4 Larven/befallener Blütenkopf) treten hier drastisch zurück.

2.3. Einfluß des Phytophagenbefalls auf die Achänenproduktion

Beim Befall der Blütenköpfe mit Phytophagen ist zwischen der direkten Achänenzerstörung durch den Fraß der Larven (Tephritiden- und Lepidopterenarten, die den Blütenkopf in einem relativ späten Stadium der Entwicklung angreifen) und der indirekten Reduktion der Achänen durch die Zerstörung des Blütenbodengewebes und der Samenanlagen (Vertreter der trophischen Strategie des „aggregierten" Frühbefalls) zu unterscheiden.

Bei einem Befall der Blütenköpfe durch *T. conura* (aggregierter Frühbefall) werden Samenanlagen durch die Erstlarven bereits im frühen Entwicklungsstadium zerstört. Da jede Larve einen festen Anteil am Blütenboden benötigt, um diesen durch ihren Fraß zur Callus-Bildung anzuregen, sollten umso mehr Samenanlagen vernichtet werden, je höher der *T. conura*-Besatz ist bzw. je kleiner die zur Verfügung stehende Blütenkopffläche ist.

In Abb. 6 wurde der Effekt unterschiedlicher Puppendichten von *T. conura* auf die Achänenproduktion in 3 Größenklassen von Blütenköpfen aufgetragen („sterile" und „fertile"

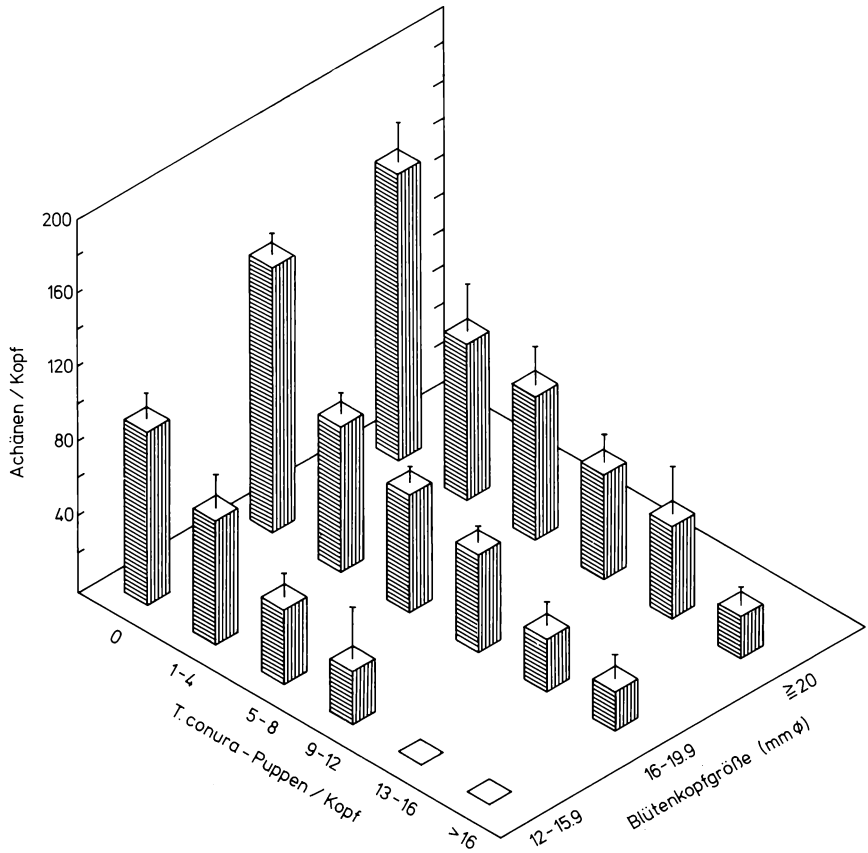


Abb. 6: Achänenproduktion bei unterschiedlich hohem *T. conura*-Befall in drei Größenklassen von *C. helenioides*-Blütenköpfen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Achänen wurden dabei zusammengefaßt). In allen Fällen ist der prozentuale Rückgang der Achänenproduktion gegenüber unbefallenen Köpfen bereits beim Besatz des Kopfs mit nur 1–4 Larven am höchsten. Bei einem Ansteigen der Larvendichte nimmt die zusätzliche Achänenzerstörung weitaus langsamer zu. Da die Eier in zusammenhängenden Gelegen abgelegt werden und den Larven im Blütenkopf nur begrenzte Ortsveränderungen möglich sind, steigt der Anteil zerstörter Blütenbodenfläche (und damit der Anteil zerstörter Samenanlagen) nicht im selben Maß wie die Larvenzahl an.

Aus Abb. 6 kann entnommen werden, daß das Ausmaß der Achänenreduktion durch *T. conura* nicht nur von der absoluten Höhe des Phytophagenbefalls, sondern auch von dessen Verteilung an der Pflanze beeinflußt wird. Der Achänenverlust ist bei gleicher Phytophagendichte in der gesamten Pflanzenpopulation umso höher, je früher die Eiablage der Phytophagen im Bezug zur Knospenentwicklung erfolgt (die größeren Knospen der oberen Positionen, also mit hoher potentieller Achänenproduktion werden erfaßt). Weiterhin werden in der Pflanzenpopulation umso mehr Achänenanlagen zerstört, je gleichmäßiger die Larven bei gleicher mittlerer Dichte (Puppen/Blütenkopf) über die Blütenköpfe hinweg verteilt sind.

Eine weitere Reduktion der reifenden Achänen wird in den Blütenköpfen durch den Fraß der Raupen von Mikrolepidopteren und spät angreifenden Tephritidenarten *(Orellia ruficauda* und *Chaetostomella onotrophes)* hervorgerufen. Wegen des seltenen Auftretens der beiden achänennutzenden Tephritiden wird auf eine quantitative Beschreibung ihres Einflusses verzichtet. Die durch sie verursachte Achänenreduktion liegt in keiner der in Nordostbayern untersuchten Populationen über 1% der potentiellen Produktion.

Da sich die Achänenzerstörung durch *T. conura* und der Raupenfraß oftmals überlagern, wurde der Einfluß der Mikrolepidopterenlarven nur in Blütenköpfen erfaßt, die keinen weiteren Phytophagenbefall aufwiesen. Tab. 5 zeigt, daß beim Befall mit Mikrolepidopterenlarven die Achänenproduktion zwar signifikant zurückgeht, der Effekt jedoch weit geringer ist als beim Befall durch *T. conura*-Larven.

Tab. 5: Mittlere Achänenreduktion durch Lepidopterenfraß

Blütenkopfgröße	unbefallen $\bar{x}$ (+/- VB)	mit Lepidopterenbefall $\bar{x}$ (+/- VB)
< 16 mm	71 (13)	107 (20) *
16 - 17.9 mm	156 (15)	93 (26)
18 - 19.9 mm	151 (19)	117 (33)
>=20 mm	177 (18)	103 (35)

*: Da vor allem die Blütenköpfe Befall aufweisen, die näher an der 16 mm-Obergrenze liegen, ist trotz des Raupenfraßes die Achänenproduktion in dieser Größenklasse in den befallenen Köpfen höher.

2.4. Die „sink"-Funktion der Blütenköpfe

Zur quantitativen Beschreibung des Wirkgefüges in einem Nahrungsnetz wird verbreitet das Ausmaß des Energieflusses zwischen den trophischen Ebenen angegeben. Zahlreiche Studien haben inzwischen jedoch gezeigt, daß für phytophage Insekten weniger die zur Verfügung stehende Gesamtenergie als vielmehr das Angebot einzelner Nährstoffe (vorrangig der Stickstoffgehalt) im aufgenommenen Pflanzengewebe limitierend wirkt. Dennoch soll hier für die beiden wichtigsten Komponenten des vorliegenden Systems mit Hilfe des Energieflusses

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

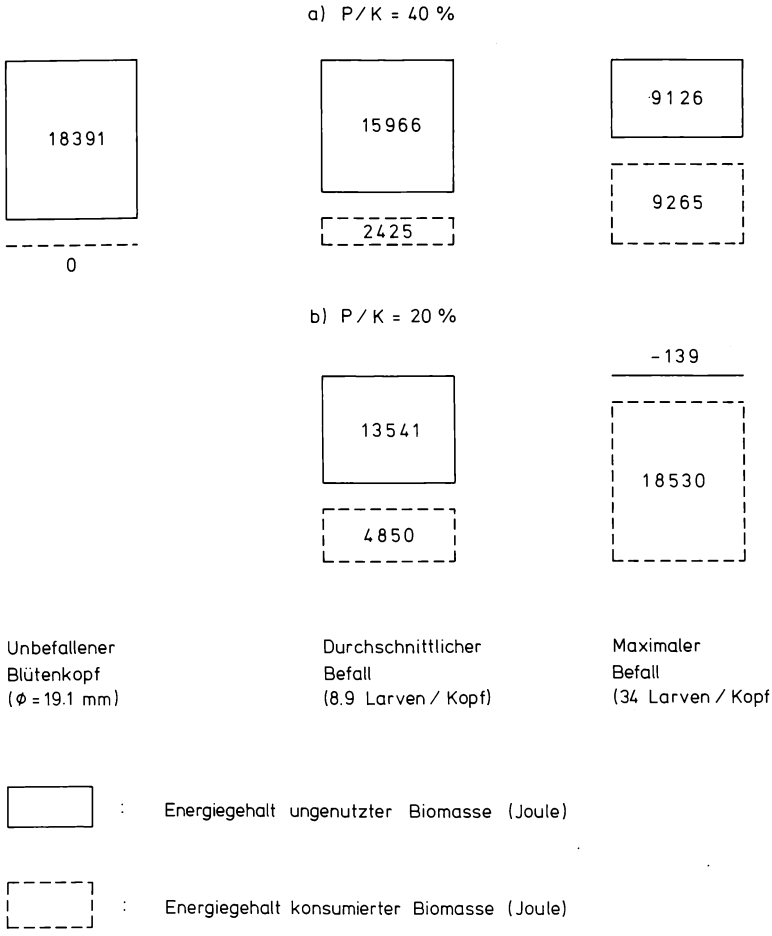


Abb. 7: Abschätzung des Energiegehalts der im Blütenkopf aufgebauten Biomasse und der von *T. conura* genutzten Biomasse.

untersucht werden, ob eine zusätzliche „sink"-Funktion befallener Blütenköpfe nachgewiesen werden kann.

Durch den Fraß der *T. conura*-Larven werden in den Blütenköpfen von *C. helenioides* keine strukturierten, dauerhaften Gallen erzeugt. Der Befall der Knospen in einer frühen Entwicklungsphase verhindert jedoch eine Ausdifferenzierung der Blüten an den Fraßstellen. Die Biomasse der Knospe aber ist für die Larvalentwicklung bei weitem nicht ausreichend: der Larvalfraß initiiert am Blütenboden das Wachstum von Callus-Gewebe, dessen Biomasse ständig „abgeweidet" wird. Die von den Larven aufgenommene Biomasse ist damit einer direkten Messung nicht zugänglich. Möglich ist aber ein Vergleich der Biomasse- bzw. Energieakkumulation reifer, unbefallener Blütenköpfe und der Blütenköpfe, deren Biomasse von *T. conura* genutzt wurde (zur Methodik der angewandten Wägungen und mikrokalorimetrischen Bestimmungen siehe MICHAELIS 1984).

Der Energiegehalt reifer, unbefallener Blütenköpfe ist in Abb. 7 graphisch dargestellt. Mit Hilfe der Phytophagenbiomasse, deren kalorimetrischem Brennwert und einer angenommenen Produktionseffizienz von 40% (STINNER & ABRAHAMSON 1979) bzw. 20% (WALDBAUER 1968) läßt sich der Energiebedarf eines befallenen Blütenkopfs abschätzen. Abb. 7

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

zeigt, daß auch bei maximaler Phytophagenbelastung die Energiebilanz des Blütenkopfsystems noch ausgeglichen bleibt.

Diskussion

Das Nahrungsnetz in den Blütenköpfen von *C. helenioides* besteht im Gegensatz zu dem anderer Cardueen nur aus wenigen Arten. Wie bei den meisten der untersuchten Systeme ist auch bei *C. helenioides* auf der Ebene der Phytophagen eine deutliche Gildenstruktur erkennbar (ZWÖLFER 1985). Samennutzende Arten, die ihre Eier in reifende Blütenköpfe legen, erreichen dabei nur relativ geringe Populationsdichten. Ihr weites Wirtsspektrum erlaubt diesen Arten jedoch den Befall weiterer Wirtspflanzen. Damit ist für sie eine ausschließliche Synchronisation ihres Lebenszyklus mit der phänologischen Entwicklung von *C. helenioides* nicht nötig. Eine deutliche evolutive Anpassung an diese Wirtspflanze – sei es in physiologischer Hinsicht (Gali-Erzeugung) oder verhaltensbiologischer Hinsicht (Eiablageverhalten) – ist nicht erkennbar.

Im Gegensatz dazu werden von *T. conura* im Vergleich zu weiteren, in unserer Arbeitsgruppe untersuchten Cardueen-Insekten-Systemen außerordentlich hohe Populationsdichten erreicht. Die Phytophagengilde wird in hohem Maß von dieser auf *C. helenioides* spezialisierten und stets aggregiert in den Blütenköpfen auftretenden Bohrfliege dominiert. Sie ist äußerst stetig mit *C. helenioides* assoziiert; nur in sehr jungen Pflanzenpopulationen, die durch anthropogenen Einfluß weit außerhalb der Teilareale der Wirtspflanze entstanden sind, tritt sie nicht auf. Durch die Überwinterung der Art im Imaginalstadium und das hohe Wirtsfindevermögen der Imagines im Frühjahr werden die Eiablage und die Knospenentwicklung der Wirtspflanze optimal synchronisiert. Das Eiablageverhalten (ROMSTÖCK in Vorbereitung) führt zu hoher Ressourcennutzung, ohne daß intraspezifische Konkurrenz der Larven im Blütenkopf auftreten würde.

Der hohe Befall durch *T. conura* führt bei der Wirtspflanze im Durchschnitt zu einem Verlust von 50% der in einer Population angelegten Achänen. Da die Knospenentwicklung – je nach der „Güte" eines Pflanzenstandorts – jedoch von Population zu Population zeitlich geringfügig differiert (WEISKOPF et al. 1988), entgeht innerhalb eines Teilareals stets ein Teil der Knospen einer Belegung: die Entwicklung dieser Knospen erfolgt außerhalb der zeitlich eng begrenzten Eiablageperiode von *T. conura*. Damit wird auch bei hoher und konstanter Gesamtphytophagenbelastung die Reifung von Achänen für die Fernausbreitung ermöglicht ("escape in time", SMITH et al. 1984, GOEDEN & RICKER 1985).

Ein Einfluß der Phytophagen auf die Populationsdynamik der Pflanze zeigt sich – zumindest im Untersuchungszeitraum – nicht. Für die perennierende Art spielt die Achänenproduktion nur bei der Fernausbreitung eine Rolle. Nach HART (1977) zeichnen sich perennierende Pflanzen durch geringe Etablierungschancen der Samen nach dem Ausfall und hohe Lebenserwartung der adulten Pflanzen in konstanten Standortverhältnissen aus. Bei hoher und/oder dichteabhängiger Mortalität der Samen nach dem Ausfall der Achänen kann die Zerstörung von 50% der Achänen durch *T. conura* immer noch für die Pflanze vernachlässigbar sein. Außerdem kann eine zusätzliche Belastung durch eine „sink"-Funktion der befallenen Blütenköpfe nicht nachgewiesen werden. Im System *C. helenioides- T. conura* wird der Stoff- und Energiefluß zwar über die Callus-Bildung auf die Phytophagen „umgelenkt", jedoch im Vergleich zur Produktion unbefallener Blütenköpfe nicht erhöht. Damit steht diese Pflanzen-Phytophagen-Beziehung im Gegensatz zu Systemen, in denen durch die Wirtspflanze komplexe Gallstrukturen mit hohem Energieaufwand ausgebildet werden (z.B. MICHAELIS 1984). Trotz des von *T. conura* verursachten Achänenverlusts von *C. helenioides* ist diese Pflanzen-Phytophagen-Beziehung als weitgehend „nicht-interaktiv" zu bezeichnen (CAUGHLEY 1976). Der Phytophagenbefall ist – zumindest im Untersuchungszeitraum – ohne Einfluß auf die Populationsdynamik der Wirtspflanze.

Obwohl *C. helenioides* eine ausgesprochen disjunkte Verbreitung aufweist, besitzt sie innerhalb ihrer Teilareale in Nordostbayern hohe Dichten ohne größere Verbreitungslücken. Im Untersuchungszeitraum (1981–1985) blieben Pflanzendichten und Knospenproduktion

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

ausgewählter Populationen konstant. *C. helenioides* stellt für *T. conura* eine weitgehend unbeeinflußbare, stetig in hoher Dichte vorhandene Ressource dar. Andererseits erfordert die alleinige und effektive Nutzung dieser Wirtspflanze spezielle Anpassungen des Phytophagen: frühzeitige Aktivitätsperiode, optimiertes Eiablageverhalten, enge Synchronisation der Eiablage mit spezifischen Entwicklungsstadien der Knospe, um den Larven die Erzeugung von Callus-Gewebe zu ermöglichen. Die trophische Strategie von *T. conura* als hochgradigem Nahrungsspezialisten mit aggregiertem Frühbefall stellt hier eine Möglichkeit der Anpassung an die gegebene Wirtspflanzensituation dar. Die komplementäre Strategie einer Nutzung mehrerer Wirtspflanzen mit unterschiedlicher Phänologie und unterschiedlicher Reaktion auf den Larvalfraß erfordert die Aufgabe der engen Synchronisation. *O. ruficauda, Ch. onotrophes* und die Kleinschmetterlinge vertreten im vorliegenden System diese Nutzungsweise. Da keine Callus-Bildung induziert wird, muß eine Eiablage in weitgehend ausdifferenziertes Gewebe erfolgen. Intraspezifische Konkurrenz im Blütenkopf kann nur durch geringere Eidichten vermieden werden. Nach WIKLUND (1982) sollte bei konstanter und hoher Verfügbarkeit der Ressource eine spezialisierte, bei schwankendem oder geringem Ressourcenangebot eine generalisierte Nahrungswahl phytophager Insekten erfolgen. Die bei *C. helenioides* gegebene Wirtspflanzensituation macht damit die Dominanz der spezialisierten *T. conura* und die relative Seltenheit der oligophagen Arten in der Phytophagengilde verständlich.

In Teil I (REIF & WEISKOPF 1988) und Teil II (WEISKOPF et al. 1988) der ökologischen Untersuchungen an *C. helenioides* wurden Standortansprüche und Vergesellschaftung der Distel sowie die Auswirkugen des Standorts auf Heterophyllie und Blütenkopfproduktion untersucht. Auswirkungen des Standorts auf die Zusammensetzung des Insektenkomplexes und die Populationsdichten der einzelnen Arten sind nur schwach ausgeprägt. Die hohe Konstanz der Befallswerte wurde in Abschnitt 1.2. und 2.2. beschrieben. Hierbei wurden alle in Nordostbayern auftretenden Vergesellschaftungstypen und Standorte der Wirtspflanze berücksichtigt. Erkennbare, geringe Unterschiede lassen sich nur mit indirekten Effekten in Verbindung bringen: Optimalstandorte der Distel auf frischen bis feuchten, gut mit Nährstoffen versorgten, montanen Wiesen führen zu zeitlich frühem Austreiben der Rosetten und zu einer hohen Zahl angelegter Knospen. Da mehr Knospen ausgebildet werden, erstreckt sich die Blühphase über einen längeren Zeitraum. Die frühe Knospenentwicklung und der längere Zeitraum, in dem Blütenköpfe zur Verfügung stehen, erlauben in diesen Standorten bei zeitlich eng begrenzter Eiablagezeit der Phytophagen einem – allerdings nur geringfügig – höheren Prozentsatz der Blütenköpfe eine ungestörte Entwicklung ohne Phytophagenbefall.

Danksagung

Die Untersuchung wurde im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 137 der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

Herrn Prof. Dr. H. ZWÖLFER danke ich für sein ständiges Interesse an den Arbeiten und zahlreiche wertvolle Anregungen. Weiterhin sei Frau A. VOLKMANN für die Anfertigung der Abbildungen herzlich gedankt.

Literatur

ANGERMANN, H.-J. (1984): Populationsökologische Untersuchungen an Cirsium arvense-Insekten: Ressourcennutzung und Synchronisation. – Diplomarbeit, Universität Bayreuth. 128 S.

ARNOLD, H. (1985): Ökologische Untersuchungen über den Insektenkomplex der Cirsium palustre. – Diplomarbeit, Universität Bayreuth. 92 S.

CAUGHLEY, G. (1976): Plant – herbivore systems. – In: MAY, R.M. (ed.): Theoretical ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 94–113.

DIRLBEK, J., DIRLBEK, O. (1970): Host plants of some species of trypetid flies/Diptera/Trypetidae in the West Carpathian area. – Informative Report of Agriculture College in Nitra. Biol. Principles of Agriculture, no 8.

ESCHENBACHER, H. (1982): Untersuchungen über den Insektenkomplex in den Blütenköpfen der Kohldistel, Cirsium oleraceum L. (Compositae). – Diplomarbeit, Universität Bayreuth. 100 S.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

GOEDEN, R.D., RICKER, D.W. (1985): Seasonal asynchrony of italian thistle, Carduus pycnocephalus, and the weevil, Rhinocyllus conicus (Coleoptera: Curculionidae), introduced for biological control in southern California. – Environ. Entomol. 14: 433–436.
HART, R. (1977):Why are biennials so few? – Am. Nat. 111: 792–799.
HENDEL, F. (1927): Trypetidae. – In: LINDNER: Die Fliegen der paläarktischen Region. Band V. Stuttgart 1949.
KOMMA, M. (1984): Wirtsrassenbildung bei der Bohrfliege Tephritis conura (Dipt.: Tephritidae). – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 77: 256.
LAWTON, J.H., HASSELL, M.P. (1981): Asymmetrical competition in insects. – Nature 289: 793–795.
MICHAELIS, H. (1984): Struktur- und Funktionsuntersuchungen zum Nahrungsnetz in den Blütenköpfen von Cirsium vulgare. – Dissertation, Universität Bayreuth. 166 S.
REIF, A., WEISKOPF, A. (1988): Ökologische Untersuchungen an der verschiedenblättrigen Kratzdistel (Cirsium helenioides [L.] Hill) in Oberfranken. Teil I: Vergesellschaftung und Standort. – Tuexenia 8 (dieser Band).
ROMSTÖCK, M. (1984): Zur geographischen Variabilität des mit Cirsium heterophyllum Blütenköpfen assoziierten Phytophagenkomplexes. – Verh. SIEEC X. (Budapest 1983): 123–127.
– (1987): Mikroevolution bei Tephritis conura (Dipt.: Tephritidae): Biogeographische und populationsökologische Aspekte. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 79: 186.
–, ARNOLD, H. (1987): Populationsökologie und Wirtswahl bei Tephritis conura Loew-Biotypen (Dipt.: Tephritidae). – Zool. Anz. 219: 83–102.
SHORTHOUSE, J.D. (1980):Modification of the flower heads of Sonchus arvensis (family Compositae) by the gall former Tephritis dilacerata (order Diptera, family Tephritidae). – Can. J. Bot. 58: 1534–1540.
SMITH, L.M., RAVLIN, F.W., KOK, L.T., MAYS, W.T. (1984): Seasonal model of the interaction between Rhinocyllus conicus (Coleoptera: Curculionidae) and its weed host, Carduus thoermeri (Campanulatae: Asteraceae). – Environ. Entomol. 13: 1417–1426.
STINNER, B.R., ABRAHAMSON, W.G. (1979): Energetics of the Solidago canadensis-stem gall insect-parasitoid guild interaction. – Ecology 60(5): 918–926.
WALDBAUER, G.P. (1969): The consumption and utilization of food by insects. – Adv. Insect Physiol. 5: 229–288.
WEISKOPF, A., ROMSTÖCK, M., REIF, A., SCHULZE, E.-D. (1988): Ökologische Untersuchungen an der verschiedenblättrigen Kratzdistel (Cirsium helenioides [L.] Hill) in Oberfranken. Teil II: Heterophyllie und Standort. – Tuexenia 8 (dieser Band).
WIKLUND, C. (1982): Generalist versus specialist utilization of host plants among butterflies. – Proc. 5th int. Symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen (1982): 181–191.
ZWÖLFER, H. (1985): Insects and thistle heads: Resource utilization and guild structure. – Proc. VI Int. Symp. Biol. Contr. Weeds, Vancouver, Canada, Agric. Can.: 407–416.
– (1986): Insektenkomplexe an Disteln – ein Modell für die Selbstorganisation ökologischer Kleinsysteme. – In: DRESS, A., HENDRICHS, H., KÜPPERS, G. (ed.): Selbstorganisation. Piper Verlag, München: 181–217.
– (1987): Species richness, species packing, and evolution in insect-plant systems. – In: (SCHULZE, E.-D., ZWÖLFER, H. ed.): Ecological studies 61, Springer-Verlag, Berlin: 301–319.

Anschrift der Verfasserin:
Dr. Maria Romstöck
Lehrstuhl Tierökologie I, Universität
Postfach 10 12 51
D-8580 Bayreuth

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: NS_8

Autor(en)/Author(s): Romstöck Maria

Artikel/Article: Ökologische Untersuchungen an der Verschiedenblättrigen Kratzdistel (Cirsium helenioides [L.] Hill) in Oberfranken. Teil III: Cirsium heienioides-Blütenköpfe und ihr assoziierter Insektenkomplex 163-179