©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)
Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 15, 181-191. Hannover 2003

Insekten als Helfer gegen nach Nordamerika verschleppte Disteln (Cardueen)

- Helmut Zwölfer, Bayreuth -

Abstract

Insects as an aid against invasive thistles (Cardueae) in North America.
The Asteraceae tribe Cardueae and its insect fauna evolved in the Palaearctic region. Accidentally introduced members of the genera *Cirsium*, *Carduus*, *Silybum* and *Centaurea* created serious weed problems in North America, where, since 40 years, they form targets of biocontrol projects. Examples, which are discussed in some detail, are the "Nodding Thistle", *Carduus nutans*, the "Diffuse Knapweed", *Centaurea diffusa*, and the "Spotted Knapweed", *Centaurea biebersteinii* (= *C. maculosa* auct.). In Europe the flower heads of these species are exploited by complex food webs of insects, in which competitive interactions, intraguild predation, and parasitism may considerably reduce the potential of single phytophagous species. In North America, the simple food chain formed by the host plant *C. nutans* and the introduced weevil *Rhinocyllus conicus* successfully controls *C. nutans*-populations in grass land. By contrast twelve European control agents have so far been introduced against the two *Centaurea* species in Canada. They achieved a drastic reduction of the seed production of the two knapweeds, but a complete evaluation of the success of the biocontrol project against these weed species is not as yet possible.

1. Einleitung

Frau Professor O. Wilmanns, der dieser Aufsatz gewidmet ist, beginnt die 6. Auflage Ihrer „Ökologischen Pflanzensoziologie" mit der Feststellung „ ...keine Population und keine Art ist ohne fördernde und hemmende Beziehungen zu anderen Organismen". Diesem Zusammenhang verdanken wir eine theoretische und bei bestimmten Rahmenbedingungen auch praktisch durchführbare Alternative zur mechanischen und chemischen Unkrautbekämpfung: Die biologische Kontrolle von Unkräutern mit Hilfe sorgfältig ausgewählter phytophager Organismen („biocontrol of weeds"). Dieses Bekämpfungsverfahren, das in Indien bis auf das Jahr 1795 zurückgeht (HARRIS 2002) ist in Europa weitgehend unbekannt. Es soll hier am Beispiel von nach Amerika und anderen Kontinenten verschleppten Cardueen vorgestellt werden. Neben den praktischen, d.h. ökonomisch messbaren Auswirkungen (JULIEN & GRIFFITHS 1998) bieten solche biologischen Bekämpfungsverfahren, die ja ökologische Großexperimente darstellen, auch interessante Einblicke in die mannigfaltigen Wechselbeziehungen zwischen Wirtspflanzen und den an sie gebundenen Tierarten (HARRIS 1972; ZWÖLFER 1979).

2. Methode und Ziele der Biologischen Unkrautbekämpfung

Abb. 1 zeigt das Prinzip und den ökologischen Kontext einer biologischen Bekämpfungsaktion bei eingeschleppten Distelarten und anderen Weideunkräutern. Wichtig ist dabei, dass die aus dem Herkunftsgebiet des Neophyten eingeführten wirtsspezifischen Nützlinge frei von Antagonisten (Krankheitserregern und Parasitoiden) sind und sich an die klimatischen und ökologischen Bedingungen des Einfuhrgebiets gut anpassen können. Die biologische

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Unkrautbekämpfung strebt keine Ausrottung aggressiver Neophyten an, sondern versucht, deren Konkurrenzkraft so nachhaltig zu schwächen, dass die ursprüngliche Vegetation sich wieder voll entwickeln kann. Dabei können flankierende landwirtschaftliche Maßnahmen (z.B. eine Reduktion des Weidedrucks) notwendig werden. Neuerdings haben hervorragende Bekämpfungserfolge gegen aggressive aquatische Neophyten gezeigt, dass eine biologische Unkrautbekämpfung durch phytophage Insekten unter Umständen auch auf vegetationsfreien Flächen erfolgreich sein kann (JULIEN & GRIFFITHS 1998).

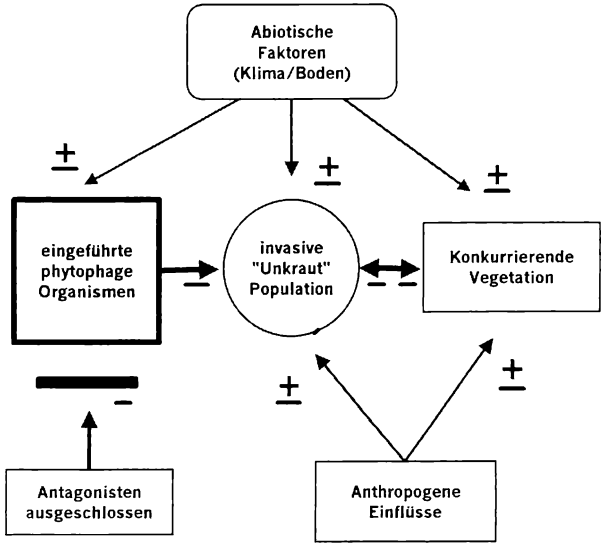

Abb. 1: Schema einer biologischen Unkrautbekämpfung im Weideland. Die den Pfeilen beigegebenen Vorzeichen stellen ambivalente (Plus- und Minuszeichen) bzw. rein negative (Minuszeichen) Einflüsse dar. Der dicke Balken bedeutet, dass die zum Einsatz kommenden Phytophagen ohne ihre Gegenspieler (natürliche Feinde, Krankheitserreger) eingeführt werden.

Um eine phytophage Insektenart für ein geplantes biologisches Bekämpfungsprojekt aus einem Phytophagenkomplex erfolgversprechend auszuwählen, sind eine Reihe von Kriterien zu berücksichtigen. Dazu gehören neben einem ausreichenden Grad an Wirtsspezifität eine gute Synchronisation mit der Wirtspflanze und ihrem Reservestoffzyklus, ein hohes Wirtsfindevermögen, hohe Konsumptions- und Reproduktionsraten, ein gutes Ausbreitungspotential, eine breite Toleranz gegen Umweltfaktoren, eine geringe Anfälligkeit gegenüber unspezialisierten Prädatoren im Einbürgerungsland und eine Reihe von weiteren Eigenschaften. Dabei muß immer wieder eine Abwägung erfolgen, da kaum eine Phytophagenart alle positiven Merkmale vereinigt.

Wichtig ist vor allem, dass der potentiell im Einfuhrgebiet in Frage kommende Wirtspflanzenkreis abgeschätzt werden kann. Dazu dienen die Auswertung und Überprüfung aller verfügbaren Informationen über das Wirtspflanzenspektrum des für den Einsatz vorgesehenen Phytophagen und kostenintensive Sicherheitstests (screening tests). Diese Kriterien und Maßnahmen wurden von ZWÖLFER & HARRIS (1971) zusammengestellt und diskutiert und seitdem weiter ausgebaut (z.B. GROPPE et al. 1990; MÜLLER 1989a). Sie bestehen in Eiablage- und Fraßtests an einem sorgfältig zusammengestellten Testpflanzensortiment, Präferenztests, larvalen Fraßtests, Tests unter angenäherten Freilandbedingungen, einer möglichst genauen Erfassung der biologischen, physiologischen oder strukturellen Grundlagen der Wirtsspezi-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

fität und der Erfassung von Kriterien, die Hinweise auf die evolutionäre Stabilität der Wirtsbindung des betreffenden Phytophagen geben.

Eine wichtige Rolle für die Zulassung oder Ablehnung von für eine Ansiedlung geprüften und vorgesehenen Organismen spielen ökologisch-ökonomische Güterabwägungen, die darüber entscheiden, wie weit die Grenzen des tolerierbaren Wirtspflanzenkreises der jeweiligen Arten gesteckt werden. Als wir 1962 mit der Entwicklung biologischer Bekämpfungsverfahren gegen eingeschleppte Disteln in Nordamerika begannen, war es beispielsweise für die Erlangung einer Einfuhrgenehmigung lediglich entscheidend, dass von den geprüften Phytophagenarten keine ökonomisch nutzbaren Pflanzen, etwa in der Landwirtschaft oder im Gartenbau wichtige Cardueen wie Artischocken, Färbersafflor oder bestimmte Flockblumenarten gefährdet wären. Inzwischen sind mit wachsendem Umweltbewußtsein die Grenzen des Toleranzbereichs viel enger gezogen worden, da jetzt bei den Sicherheitstests auch die in Nordamerika endemischen, wildwachsenden *Cirsium*-Arten berücksichtigt werden müssen. Damit wird die Auswahl von geeigneten Phytophagenarten für eine biologische Bekämpfung von invasiven *Cirsium*- und *Carduus*-Arten in Nordamerika sehr eingeschränkt. Manche Projekte in Kanada, etwa die Ansiedlung erfolgversprechender Phytophagen gegen die Ackerdistel, mußten eingestellt werden.

3. „Disteln“: Definition, Herkunft, anthropogene Verschleppung

Die „Disteln“ im engeren Sinne und die im mediterranen Raum vielfach „distelartig“ ausgebildeten Flockenblumen gehören zu der in der Holarktis mit ca. 2200 Arten verbreiteten Asteraceen-Tribus Cardueae (DITTRICH 1977). Nach den zur Verfügung stehenden Kriterien (Verbreitung und Mannigfaltigkeitszentren der Cardueen und ihrer spezialisierten Insektenfauna, Fossilnachweise und Populationsgenetik typischer Distelinsekten, paläogeographische Daten (SMALL 1919; STECK 1981; ZWÖLFER 1990)) sind die Cardueen eine relativ junge Verwandtschaftsgruppe, die im Oligozän, also vor etwa 35-40 Millionen Jahren in der Westpaläarktis entstanden ist, sich im Miozän dann über die ganze Paläarktis ausgebreitet hat und erst spät, im Pliozän und Pleistozän, mit den zwei Gattungen *Cirsium* und *Saussurea* über die Beringbrücke nach Nordamerika eingewandert ist. Dort hat die Gattung *Cirsium* in einer sekundären Radiation etwa 60 endemische (nearktische) Arten gebildet.

Als Acker- und Weideunkräuter treten bestimmte Cardueen-Arten schon seit dem Beginn von Ackerbau und Viehhaltung auf. „Disteln und Dornen“ werden im alten Testament als Plagen genannt, durch die bereits Adam gestraft war. Aber erst in der Neuzeit sind „Disteln“ ein weltweites Problem geworden. Mit der von Europa aus erfolgten Besiedlung überseeischer Gebiete und der dortigen Einführung europäischer Landwirtschaftspraktiken haben sich dann bestimmte Distelarten weltweit verbreitet. Heute treten bestimmte *Cirsium-, Carduus-, Onopordum-, Silybum-* und *Centaurea*-Arten in Nord- und Südamerika, Südafrika, Australien und Neuseeland als teilweise sehr aggressive Weideunkräuter auf.

Das Verbreitungsareal der auf den Befall von Cardueen spezialisierten phytophagen Insekten entspricht weitgehend der Ausbreitungsgeschichte ihrer Wirtsgruppe. Die artenreiche und ökologisch stark differenzierte Insektenfauna der Cardueen erstreckt sich praktisch über die ganze Paläarktis und besitzt ein ausgesprochenes Mannigfaltigkeits-Zentrum im Mittelmeerraum und im vorderen Orient (ZWÖLFER 1988). Im Gegensatz zu der praktisch alle Strukturteile der Cardueen nutzenden und zahlreiche hochspezialisierte Taxa (endophytische Arten, Gallbildner) aufweisenden paläarktischen Cardueen-Fauna werden die nearktischen Disteln nur von einer sehr kleinen Zahl spezialisierter einheimischer Phytophagenarten befallen (HARRIS 1984), wobei zwei Taxa, nämlich Vertreter der Bohrfliegengattungen *Orellia* und *Chaetostomella,* im Pliozän bzw. Pleistozän über die Beringbrücke eingewandert und damit

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

paläarktischer Herkunft sind (STECK 1981). Die aus Europa nach Übersee eingeschleppten und dort als aggressive Neophyten auftretenden „Unkrautdisteln" werden, obwohl sie vielfach quadratkilometergroße Reinbestände bilden, von der in den Einschleppungsgebieten einheimischen Insektenfauna nur minimal befallen (HARRIS 1984).

4. Die Insektenfauna der Cardueen

In der Paläarktis werden praktisch alle Strukturteile der Cardueen von phytophagen Insektenarten als Brutsubstrat für ihre Larven genutzt, wobei die endophytische Lebensweise vorherrscht. Diese innerhalb von Wirtspflanzenstrukturen erfolgende Larvalentwicklung erfordert mannigfaltige biologische Anpassungen, die das Ergebnis einer langen Koevolution mit den entsprechenden Wirtspflanzentaxa sind (ZWÖLFER 1986). Eine Zusammenstellung der phytophagen Insekten an europäischen Cardueen-Arten gibt ZWÖLFER (1965). Befallen werden neben den Wurzeln, Stängeln und Blättern vor allem die Blütenköpfe, die bei vielen Cardueen-Arten komplex strukturierte Nahrungsnetze aufweisen. Eine von meinen Mitarbeitern und mir in den vergangenen 40 Jahren durchgeführte Auswertung der Blütenkopf-Fauna von 65 Cardueen-Arten (mit insgesamt 1276 Populationen und > 30.000 Einzelblütenköpfen) zeigt, dass die Gilde der Cardueen-Blütenkopfbewohner (ohne die als Detritus und Pilzhyphen-Nutzer auftretenden Cecidomyiiden und Pallopteriden) nach dem Ernährungstyp in 4 Untergruppen eingeteilt werden kann:

- Die das Knospen- oder frühe Blühstadium kollektiv angreifenden Gallbildner und Kallus-Fresser (Tephritiden, Cynipiden, Curculioniden).
- Die ein mittleres Blühstadium ausbeutenden, vorwiegend einzeln auftretenden Nutzer von Blütenboden und Samenanlagen (Tephritiden, Bruchiden, Curculioniden, Chrysomeliden).
- Die spät erscheinenden, als Einzelindividuen auftretenden omnivoren Arten, die sowohl phytophag Samen verzehren wie auch entomophag andere Gilden-Mitglieder ausbeuten (Anobiiden, Tortriciden, Pyraliden, Gelechiiden).
- Habitatspezifische (d.h. primär an Cardueen-Blütenköpfe gebundene) und taxonspezifische (d.h. primär an bestimmte Wirtsinsektentaxa gebundene) Parasitoide und Hyperparasitoide (vorwiegend Vertreter der Chalcidoidea, ferner Braconiden und Ichneumoniden).

Abb. 2 zeigt für Blütenköpfe der Cardueen-Gattungen *Centaurea* und *Cirsium* ein allgemeines Schema des Nahrungsnetzes und die Richtung des Stoff- und Energieflusses. Durch die Parasitoide und die sowohl vegetarisch wie auch räuberisch (als „intra-guild predators") lebenden Omnivorenlarven kommt es zu einer sehr komplexen, die Populationsdynamik der einzelnen Arten beeinflussenden Nahrungsnetzstruktur. Für biologische Bekämpfungsprojekte ist vor allem die frühe Blütenkopfstadien angreifende Untergruppe der Gallbildner und Kallus-Fresser von Interesse: Einmal handelt es sich hier meist um Arten mit einem engen Wirtspflanzenspektrum und andererseits um einen Lebensformtyp, der wesentlich stärker als die anderen Phytophagen in den Energiefluss der Wirtspflanze eingreift (HARRIS & SHORTHOUSE 1996). Kalorimetrische Untersuchungen haben gezeigt, dass innerhalb der Phytophagengilde an *Cirsium*- und *Centaurea*-Arten diese Gruppe im Durchschnitt für 80-90 % der von den Phytophagen in befallenen Distelblütenköpfen abgeschöpften Energiemenge verantwortlich ist (ZWÖLFER 1994).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

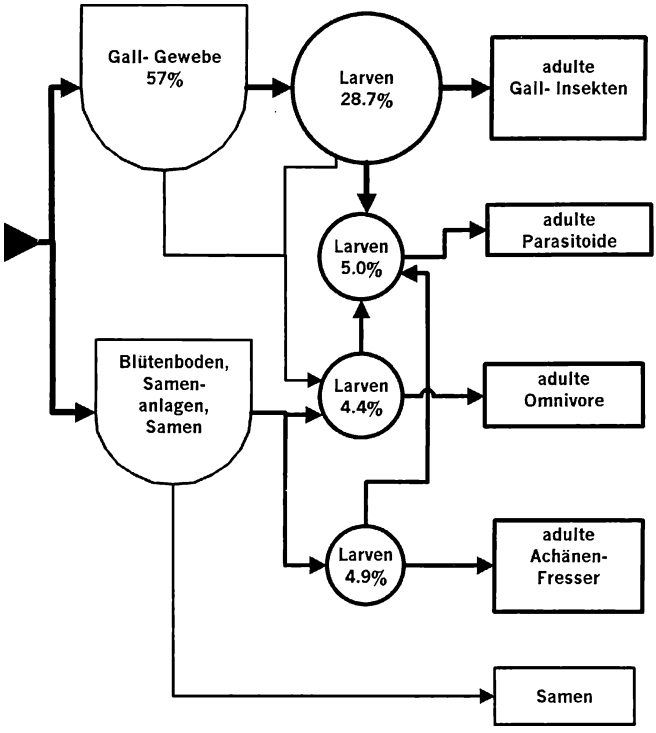

Abb. 2: Nahrungsnetzstruktur und Energiefluss (in Pfeilrichtung) in Cardueen-Blütenköpfen, dargestellt am Beispiel von *Centaurea*- und *Cirsium*-Arten. Die von den Pflanzen in die Blütenköpfe transportierten Assimilate werden einerseits in verschiedene Pflanzengewebe investiert und andererseits von den Larven bestimmter Phytophagenarten in Gall- bzw. Kallusgewebe umgewandelt. Von diesen Ressourcen hängen die Larven (Kreissymbole) der vier Gruppen von Blütenbewohnern ab. Rechtecksymbole stellen den „Output" befallener Blütenköpfe dar. Für das Gallgewebe und die Biomasse der Larven der verschiedenen Kategorien von Blütenkopfbewohnern wurden Prozentwerte (Mittelwerte von 12 Populationen von *Centaurea*- und *Cirsium*-Arten) des kalorimetrisch gemessenen Energiegehalts (ZWÖLFER 1994) eingefügt.

5. Biologische Bekämpfung von Disteln: Zwei Beispiele

Von den inzwischen zahlreichen und weltweit (Nord- und Südamerika, Südafrika, Australien, Neuseeland) gegen eingeschleppte Cardueen durchgeführten biologischen Bekämpfungsprojekten (JULIEN & GRIFFITHS 1998) soll hier auf zwei näher eingegangen werden.

5.1 *Carduus nutans*

Die von Europa nach Nordamerika eingeschleppte „Nickende Distel", *C. nutans*, hatte sich in der Mitte des vorigen Jahrhunderts auf trockenem Grasland ausgebreitet. Durch die Ausbildung von Reinbeständen, die auf großen Flächen die Vegetation verdrängten, hatte sie in vielen Gebieten Nordamerikas zu einem starken Verlust von Weideland geführt. Eine daraufhin in West-, Mittel- und Südeuropa durchgeführte Bestandesaufnahme der mit *C. nutans* assoziierten Insekten ergab eine reichhaltige Phytophagen-Fauna (ZWÖLFER 1965). Besonders intensiv werden von ihr die Blütenköpfe ausgebeutet. Hier verursachen die Larven der Bohrfliege *Urophora solstitialis* komplexe Gallen, die Larven des Rüsselkäfers *Rhinocyllus conicus* nutzen gallenähnliche Gewebewucherungen und verhindern die Bildung reifer Samen

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

(Achänen) und die Larven des Rüsselkäfers *Larinus sturnus* sowie eine Reihe weiterer Arten fressen das Gewebe des Blütenbodens und der Samenanlagen. Mehrere Kleinschmetterlingsarten, insbesondere zwei *Homoeosoma*-Arten, sind omnivor und zahlreiche Erz-, Brack- und Schlupfwespen parasitieren die Phytophagen. Abb. 3 gibt einen Überblick über das Nahrungsnetz in *C. nutans*-Köpfen in unserem Untersuchungsgebiet bei Mühlhausen im Elsaß. Trotz ihrer ökologischen Differenzierung kann es bei den einzelnen in *C. nutans*-Köpfen lebenden Phytophagenarten bei hohen Populationsdichten zu einer beträchtlichen zwischenartlichen Raum- und Nahrungskonkurrenz mit entsprechenden Mortalitätsraten kommen (ZWÖLFER 1979). In der Hierarchie der Blütenkopfbewohner steht der konkurrenzunterlegene Rüsselkäfer *Rh. conicus*, der überdies von den omnivoren Kleinschmetterlingslarven und vier Parasitoidenarten ausgebeutet werden kann, weit unten. Er vermag diesen Nachteil aber durch ein hohes Reproduktionspotential, durch ein gutes Dispersionsvermögen und ein Eiablageverhalten, das ihn immer wieder auch unbesetzte *C. nutans*-Köpfe finden lässt, auszugleichen.

Nachdem durch eingehende Untersuchungen sichergestellt war, dass sich der potentielle Wirtspflanzenkreis von *Rh. conicus* und seinen Wirtsrassen (ZWÖLFER & PREIß 1983) lediglich auf Vertreter der Cardueen-Gattungen *Carduus, Cirsium* und *Silybum* beschränkt, wurde die Art von 1970 ab nach Nordamerika und später auch nach Südafrika und Neuseeland eingeführt. In Nordamerika war *Rh. conicus* nicht mehr in ein komplexes Nahrungsnetz eingezwängt, sondern bildete hier mit der Wirtspflanze eine extrem vereinfachte, nur zweigliedrige Nahrungskette. Ungehindert durch zwischenartliche Konkurrenz und die Belastung durch Prädatoren und Parasitoiden konnte er sein volles Potential entfalten und in wenigen Jahren *C. nutans* im Weideland unter Kontrolle bringen (ZWÖLFER & HARRIS 1984). Nach JULIEN &

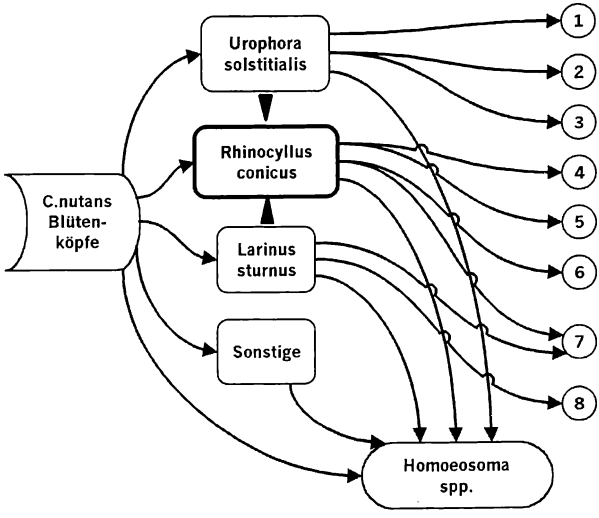

Abb. 3: Das Nahrungsnetz in *C. nutans*-Blütenköpfen. Daten von 1968 bis 1972, Munchouse, Ht Rhin, Frankreich. Dargestellt sind die in 100 Blütenköpfen einer *C. nutans*-Population vorkommenden Arten. Die Pfeile geben die Richtung des Stoff- und Energieflusses an. Dick umrandet ist *Rhinocyllus conicus*, die bei der biologischen Bekämpfung von *C. nutans* in Nordamerika eingesetzte Rüsselkäferart. Die Ziffern beziehen sich auf folgende Parasitoiden-Arten: 1 = *Eurytoma tibialis*, 2 = *E. robusta*, 3 = *Torymus* sp., 4 = *Pterandrophysalis levantina*, 5 = *Pteromalus elevatus*, 6 = *Bracon minuator*, 7 = *B. urinator*, 8 = *Tetrastichus crassicornis*. Die schwarzen, auf *Rhinocyllus conicus* gerichteten Pfeilspitzen symbolisieren von *U. solstitialis* und *L. sturnus* ausgehenden Konkurrenzdruck.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

GRIFFITHS (1998) bewirkt dieser Rüsselkäfer „good to excellent control in many areas, resulting in 80-99% reduction in the weed". So wie im Fall von *C. nutans* und *Rh. conicus* gibt es eine ganze Reihe von biologischen Unkraut-Bekämpfungsprojekten, wo mit einer einzigen Phytophagenart ein voller ökonomischer Erfolg erzielt werden konnte. Beispiele sind etwa *Opuntia ficus-indica* in Australien und Südafrika, *Hypericum perforatum*, *Lytrum salicaria* und *Euphorbia cyparissias* in Nordamerika oder *Salvinia molesta* in Papua-Neuguinea (JULIEN & GRIFFITHS 1998).

5.2 *Centaurea diffusa* und *C. biebersteinii*

Im Gegensatz zur gelungenen Bekämpfung von *C. nutans* ist in vielen Unkrautbekämpfungs-Projekten der Aufbau eines mehr oder weniger umfangreichen Phytophagenkomplexes notwendig, um eine ausreichende Belastung des Neophyten zu erzielen. Ein Beispiel sind die zwei aus Südrußland nach Nordamerika eingeschleppten Flockenblumenarten *Centaurea diffusa* und *C. biebersteinii*. (Der Name „*biebersteinii* DC" hat für die südrussische und nach Nordamerika verschleppte *Centaurea*-Art nomenklatorische Priorität vor dem in der Literatur meist gebrauchten Namen „*maculosa* Lam." (MÜLLER 1984)). Diese aus den osteuropäischen Steppengebieten stammenden Arten sind von der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts an in den Trockengebieten des westlichen Nordamerikas als außerordentlich aggressive Neophyten aufgetreten. So berichten HARRIS & SHAMOUN (2002), dass im westlichen Kanada 1972 zwischen 8.4 und 10.7 Millionen ha Weideland von den beiden *Centaurea*-Arten bedroht waren und dass dort dadurch der Landwirtschaft ein jährlicher Verlust von 58 Millionen Dollar entstand.

In Europa war uns unter den damaligen politischen Bedingungen eine Untersuchung des Insektenkomplexes an *C. biebersteinii* in Südrußland nicht möglich, jedoch konnte die Insektenfauna der sehr nahe mit *C. biebersteinii* verwandten Rispenflockenblume, *C. maculosa*, untersucht werden, deren Phytophagenkomplex mit dem von *C. biebersteinii* gut übereinstimmt. Die Bestandesaufnahme und Untersuchung der Phytophagenfaunen der Sparrigen Flockenblume, *C. diffusa*, und der Rispenflockenblume, *C. maculosa*, wurden in Ostrumänien (Dobrugea) und anderen europäischen Trockengebieten 1967 begonnen (SCHRÖDER 1977; ZWÖLFER 1977) und später von weiteren Mitarbeiter der Europäischen Station des damaligen Commonwealth Institute of Biological Control fortgeführt (MÜLLER 1984,1989b; MÜLLER et al. 1989; MÜLLER & SCHRÖDER 1989; MARQUARDT 1989). Die beiden *Centaurea*-Arten können zwar in Europa auf anthropogen gestörten Flächen in größerer Dichte auftreten, sie sind aber bei uns im Grasland im Gegensatz zur Situation in Kanada keine aggressiven Unkräuter.

Abb. 4 stellt ein vereinfachtes Schema der 1970-72 in Blütenköpfen von *C. maculosa* in der Slowakei und Ostösterreich gefundenen Nahrungsnetze dar, wobei auf eine vollständige Darstellung aller Phytophagen- und Parasitoidenarten verzichtet wurde. Das Schema zeigt, (dick umrandet) 5 erfolgreich in Kanada an *C. biebersteinii* und teilweise auch an *C. diffusa* angesiedelte Phytophagenarten. Die Bohrfliegen *Urophora affinis* und *U. quadrifasciata* sowie die Gallwespe *Isocolus* cf. *jaceae* bilden im Blütenkopf unterschiedliche strukturierte Gallen aus. Die Bohrfliegen *Terellia virens*, *Chaetorellia acrolophi* und *Acanthiophilus helianthi* entwickeln sich im Blütenboden und den Samenanlagen. Die Larven des Kleinschmetterlings *Metzneria paucipunctella* fressen sowohl die Samen (Achänen) als auch die Larven und Puppen der übrigen Blütenkopfbewohner. So wie bei *C. nutans* liegen auch in den von uns untersuchten Blütenköpfen der europäischen Populationen von *C. maculosa* und *C. diffusa* stark vernetzte Nahrungsbeziehungen und teilweise hohe Parasitierungsraten vor. Überdies kann es bei höheren Populationsdichten zu beträchtlicher Raum- und Nahrungskonkurrenz kommen.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Beträchtliche Interaktikonen zwischen einzelnen Phytophagenarten ergaben sich auch in dem in Nordamerika schrittweise aufgebauten Artenkomplex zur Kontrolle von *C. diffusa* und *C. biebersteinii*. Hier sind derzeit (BOURCHIER et al. 2001) zusätzlich zu den in Abb. 4 erwähnten fünf Phytophagenarten *U. affinis, U. quadrifasciata*, *T. virens, C. acrolophi* und *M. paucipunctella* zwei die Blütenköpfe nutzende Rüsselkäfer (*Larinus obtusus* und *L. minutus*) und fünf im Larvenstadium die Wurzelstöcke befallende Arten (der Prachtkäfer *Sphenoptera jugoslavica*, der Rüsselkäfer *Cyphocleonus achates*, die Kleinschmetterlinge *Agapeta zoegana, Pelochrista medullana* und *Pterolonche inspersa*) aus Europa eingeführt und angesiedelt worden. Einerseits können, da sich die Habitat-Ansprüche dieser Arten etwas unterscheiden, *Centaurea*-Populationen auf einem Spektrum ökologisch unterschiedlicher Standorte besser erfasst werden. So bevorzugt der Rüsselkäfer *L. minutus C. diffusa*- und *C. biebersteinii*-Vorkommen auf sehr trockenen Standorten, während *L. obtusus* diese *Centaurea*-Arten in etwas feuchteren Gebieten befällt, und in ähnlicher Weise ergänzen sich die Habitatansprüche von *C. achates* und *L. minutus medullana* (BOURCHIER et al. 2001). Andererseits kommt es zu den auch im Herkunftsgebiet beobachteten antagonistischen Interaktionen. Beispielsweise beeinträchtigt in den Blütenköpfen der *C. biebersteinii*-Populationen die konkurrenzstarke *U. affinis* die schwächere *U. quadrifasciata*, und *M. paucipunctella* reduziert nicht nur die Samen,

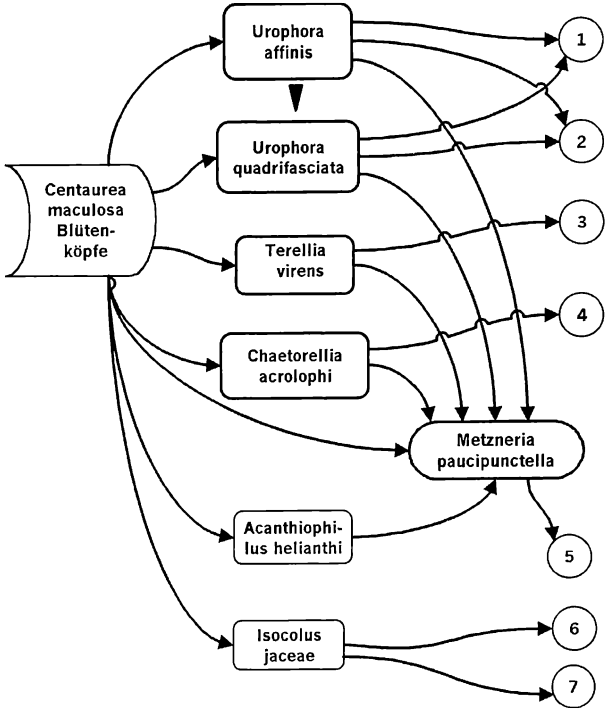

Abb. 4: Schema der wichtigeren Komponenten im Nahrungsnetz in den Blütenköpfen von *C. maculosa*-Populationen in Ostösterreich und der Westslowakei (1970-72). Dargestellt sind in 100 Blütenköpfen einer *C. maculosa*-Population zu erwartenden Arten. Die Pfeile geben die Richtung des Stoff- und Energieflusses wieder. Dick umrandet sind Arten, die in Kanada angesiedelt werden konnten. Ziffern beziehen sich auf folgende Parasitoiden-Arten: 1 = *Eurytoma tibialis*, 2 = E. *robusta*, 3 = *Crataepiella* sp., 4 = *Tetrastichus* sp., 5 = *Bracon pectoralis*, 6 = *Monobaeus* sp., 7 = *Eudecatoma* sp.. Die schwarze, auf *U. quadrifasciata* gerichtete Pfeilspitze symbolisiert den von *U. affinis* ausgeübten Konkurrenzdruck.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

sondern vergreift sich auch an den Larven der übrigen angesiedelten Blütenkopfbewohner (STORY et al. 1991). Der die Wurzeln befallende Prachtkäfer *S. jugoslavica* ist mit der Bohrfliege *U. affinis*, aber nicht mit *U. quadrifasciata* kompatibel (BOURCHIER et al. 2001). Dazu kommen Interaktionen mit anderen Arten des Ökosystems, etwa der Einfluss von Spinnen oder eine durch die hohen *U. affinis*-Dichten bewirkte Zunahme von Hirschmaus-Populationen, die als Virus-Reservoir ein Problem darstellen (PEARSON et al. 2000).

Die derzeitige Situation der beiden *Centaurea*-Arten in Kanada wird unterschiedlich beurteilt. HARRIS & SHAMOUN (2002) sehen schon jetzt einen deutlichen Erfolg des Bekämpfungsprojekts und betonen, dass in British Columbia in ihrem *C. biebersteinii*- Beobachtungsareal durch die eingeführten Phytophagenarten die Samenproduktion von über 40.000/m^2 im Jahr 1974 auf 370/m^2 im Jahr 1987 reduziert wurde, und dass im Gebiet, wo eine Langzeitstudie an *C. diffusa* durchgeführt wurde, ein Rückgang der Samenproduktion um 97.7% erzielt wurde. BOURCHIER et al. (2001) weisen dagegen darauf hin, dass wegen der vielen noch nicht eingehend genug analysierten Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen angesiedelten Phytophagen, wegen nicht vorhergesehener Nebenwirkungen und wegen des bislang zu kurzen Beobachtungszeitraums eine abschließende Beurteilung dieses biologischen Bekämpfungsprojekts noch nicht möglich ist.

Zusammenfassung

Die rund 2200 Arten zählenden Cardueen (Familie Asteraceae) haben sich samt ihrer artenreichen Insektenfauna im Tertiär in der Paläarktis entwickelt. Bei der erst gegen Ende des Tertiärs über die Beringbrücke in die Nearktis eingewanderten Distelgattung *Cirsium* ist zwar dort eine sekundäre Radiation erfolgt, aber es ist bislang nur sehr geringfügig zur Ausbildung einer nearktischen Distelinsekten-Fauna gekommen. Einige Distelarten aus den Gattungen *Cirsium, Carduus*, *Silybum, Onopordum* und *Centaurea* sind in der Neuzeit nach Übersee verschleppt worden und treten dort als aggressive Neophyten auf. Sie sind seit 40 Jahren der Gegenstand biologischer Bekämpfungsprojekte geworden, deren generelle Ziele, Methoden und Probleme kurz skizziert werden. Die Phytophagenfaunen von *Carduus nutans, Centaurea diffusa* und *C. biebersteinii* (= *C. maculosa*) und ihre biologische Bekämpfung in Kanada und den USA zeigen, welche Rolle die komplexen Interaktionen in diesen Pflanzen-Insekten-Systemen spielen. Die drei Cardueen-Arten verursachen in Nordamerika in trockenen Gras-Ökosystemen große Schäden. Bei *C. nutans* gelang mit der Ansiedlung einer einzigen Phytophagenart, dem westpaläarktischen Rüsselkäfers *Rhinocyllus conicus*, ein eindrucksvoller Bekämpfungserfolg. Bei den beiden *Centaurea*-Arten konnten in den vergangenen 30 Jahren 12 spezialisierte Insektenarten europäischen Ursprungs angesiedelt werden. Sie haben inzwischen zu einem drastischen Rückgang der Samenproduktion geführt. Ein abschließendes Urteil über den Bekämpfungserfolg ist hier aber noch nicht möglich.

Literatur

BOURCHIER, R.S., MORTENSEN, K.& M.CROWE (2001): *Centaurea diffusa* Lamarck, Diffuse Knapweed, and *Centaurea maculosa* Lamarck, Spotted Knapweed (Asteraceae). – in: MASON, P.G. & J.T.HUBER (Hrg.): Biological Control Programmes in Canada, 1981-2000, S. 302-313. CAB International, New York.

DITTRICH, M. (1977): Chapter 36 Cynareae-systematic review. – in: HEYWOOD, V.H., J.B. HARBORNE & B.L.TURNER (Hrg.): The Biology and Chemistry of the Compositae, S. 999-1015. Academic Press, London.

GOPPE, K.,SOBHIAN R. & J. KASHEFI (1990): A field experiment to determine host specificity of *Larinus curtus* Hochh. (Col. Curculionidae) and *Urophora sirunaseva* Hg. (Dipt., Tephritidae), candidates for the biological control of *Centaurea solstitialis* L. (Asteraceae), and *Larinus minutus* Gyllenhal, a candidate for biological control of *C. maculosa* Lam. and *C.diffusa* Lam. - J. appl. Ent. **110**: 300-306. Parey Verlag, Hamburg.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

HARRIS, P. (1972): Insects in the population dynamics of plants.- Insect/Plant Relationships. - Symp. Roy.Ent. Soc. London, Nr 6, (H.F. VAN EMDEN (Hrg.)), S.201-209. Blackwell Scientific Publ., Oxford.

HARRIS, P. (1984): Current approaches to biological control of weeds. – in: KELLEHER, J.S. (Hrg.): Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1969-1980, S. 95-103. Commonw. Agric. Bureaux, Farnham Royal, UK.

HARRIS, P. (2002): Biological control of weeds (insects and mites). - Encyclopedia of Pest Management, S. 74-76. M. Dekker, Inc. New York.

HARRIS, P. & S.F. SHAMOUN (2002): Biological control of weeds in Canada: Results, opportunities, and constraints .- in: CLAUDI, R., P.NANTEL & E.MUCKLE.JEFFS (Hrg.): Alien Invaders in Canada´s Waters, Wetlands, and Forests, S.291-302. Canadian Forest Service, Ottawa, Kanada.

HARRIS, P. & J. D. SHORTHOUSE (1996): Effectiveness of gall inducers in weed biological control. - Can. Entomol. **128**: 1021-1055, Ottawa.

JULIEN, M.H. & M.W. GRIFFITHS (1998): Biological Control of Weeds, a world catalogue of agents and their target weeds, 4. Aufl., 223 S.- CAB International, Wallingford, UK.

MARQUARDT, K. (1989): Biologie, Ökologie und Wirtskreis von *Chaetorellia acrolophi* White und *Terellia virens* (Loew) (Diptera: Tephritidae), zwei potentiellen Kandidaten für die biologische Bekämpfung von *Centaurea maculosa* Lam. und *C. diffusa* Lam. (Asteraceae) in Nordamerika. 107 S. - Dissertation Universität Kiel.

MÜLLER, H. (1984): Die Strukturanalyse der Wurzelphytophagenkomplexe von *Centaurea maculosa* Lam. und *C. diffusa* Lam. (Compositae) in Europa und Interaktionen zwischen wichtigen Phytophagenarten und ihren Wirtspflanzen. 162 S. - Dissertation Universität Bern.

MÜLLER, H. (1989a): An experimental and phytocentric approach for selecting effective biological control agents: Insects on Spotted and Diffuse Knapweed, *Centaurea maculosa* and *C. diffusa* (Compositae). - Proc. VII. Int. Symp. Biol. Contr. Weds, 6-11 March 1988, Rome, Italy, (E.S.DELFOSSE (Hrg.)). S. 181-190. Ist.Sper. patol.Veg. (MAF), Rom.

MÜLLER, H. (1989b): Structural analysis of the phytophagous insect guilds associated with the roots of *Centaurea maculosa* Lam., *C. diffusa* Lam., and *C. vallesiaca* Jordan in Europe: 1. Field observations. - Oecologia **78**: 41-52, Springer Verlag,

MÜLLER, H. & D. SCHRÖDER (1989): The biological control of diffuse and spotted knapweed in North America- what did we learn ? - Proc. 1989 Knapweed Symposium, (FAY, P.K. & LACEA, J.R. (Hrg.)). S. 151-169. Montana State University, Bozeman, Mt. USA.

MÜLLER, H., STINSON, C. S. A., MARQUARDT, K. & D. SCHRÖDER (1989): The entomofauna of roots of *Centaurea maculosa* Lam., *C. diffusa* Lam., and *C. vallesiaca* Jordan in Europe. - J. Appl. Ent., **107** :83-95, Parey Verlag, Hamburg.

PEARSON, D.E., MCKELVEY K.S. & L.F. RUGGIERO (2000): Non-target effects of an introduced biological agent on deer mouse ecology. - Oecologia **122**: 121-128. Springer Verlag, Berlin.

SCHRÖDER, D. (1977): Biotic agents attacking diffuse and spotted knapweeds in Europe and their prospective suitability for biological control in North America. - Proc. Knapweed Symposium, Kamloops, Oct. 6-7, 1977. S. 108-131. British Columbia Plant Science Committee, Vancouver, Canada.

SMALL, J. (1919): The origin and development of the Compositae. 334 S. - Wesley, London.

STECK, G. J. (1981): North American Terelliini (Diptera: Tephritidae): Biochemical systematics and evolution of larval feeding niches and adult life histories. 250 S. - PhD thesis, University of Texas, Austin.

STORY, J.M., BOGGS, K.W., GOOD, W.R., HARRIS, P. & R.M. NOWIERSKI (1991): *Metzneria paucipunctella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae), a moth introduced against spotted knapweed: its feeding strategy and impact on two introduced *Urophora* spp. (Diptera: Tephritidae). - Can. Entomologist **123**: 1001-1007, Ottawa.

ZWÖLFER, H. (1965): Preliminary list of phytophagous insects attacking wild Cynareae (Compositae) in Europe. - Techn. Bull. Commonw. Inst. Biol. Control **6**: 81-154. Farnham Royal, UK.

ZWÖLFER, H. (1977): An analysis of the insect complexes associated with the heads of European *Centaurea maculosa* populations. - Proc. Knapweed Symposium, Kamloops, Oct. 6-7, 1977. S. 139-163. British Columbia Plant Science Committee, Vancouver, Canada.

ZWÖLFER, H. (1979): Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. - Fortschr. Zool. **25**: 331-353. G. Fischer-Verlag, Stuttgart.

ZWÖLFER, H. (1986): Insektenkomplexe an Disteln - ein Modell für die Selbstorganisation ökologischer Kleinsysteme. – in: DREß, A., H. HENDRICHS & G. KÜPPERS (Hrg.): Selbstorganisation, die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft. S. 181-217. Piper Verlag, München.

ZWÖLFER, H. (1988): Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. - Ann. Rev. Entomol. **33**: 103-122. Annual Reviews Inc. Palo Alto, USA.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

ZWÖLFER, H. (1990): Disteln und ihre Insektenfauna: Makroevolution in einem Phytophagen-Pflanzen-System. – in: STREIT, B. (Hrg.): Evolutionsprozesse im Tierreich. S. 255-278, Birkhäuser Verlag, Basel.

ZWÖLFER, H. (1994): Structure and biomass transfer in foodwebs: stability, fluctuations, and network control .- in: SCHULZE, .D. (Hrg.): Flux Control in biological Systems. S 365-419. Academic Press, San Diego, USA.

ZWÖLFER, H. & P. HARRIS (1971): Host specificity determination of insects for biological control of weeds. - Ann. Rev. Entomol. **16**: 159-178, Annual Reviews Inc. Palo Alto, USA.

ZWÖLFER, H. & P. HARRIS (1984): Biology and host specificity of *Rhinocyllus conicus* Froel. (Col.: Curculionidae), a successful agent of the thistle *Carduus nutans* L. - Z. ang. Ent. **97**: 36-62, Parey Verlag, Hamburg.

ZWÖLFER, H. & M. PREIß (1983): Host selection and oviposition behaviour in West-European ecotypes of *Rhinocyllus conicus* Froel. (Col.: Curculionidae). - Z. ang. Ent. **95**: 113-122, Parey Verlag, Hamburg.

Anschrift des Verfassers:
Prof. em. Dr. Helmut Zwölfer, Universität Bayreuth, c/o Lehrstuhl Tierökologie I, (NW1), Universitätsstr., D-95440 Bayreuth
e-mail: h.zwoelfer@freenet.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Zwölfer Helmut

Artikel/Article: Insekten als Helfer gegen nach Nordamerika verschleppte Disteln (Cardueen) 181-191