

## Melasoma vigintipunctata (Scop.) – ein Weidenblattkäfer mit Massenvermehrung\*

Von Werner Topp und Doris Bell

### Summary

#### Outbreaks of the willow beetle *Melasoma vigintipunctata* (Scop.) in Central Europe

*M. vigintipunctata* is a monovoltine species with pre-imaginal development from April to June. In July the adults from the new generation disperse to their hibernating sites and exhibit an aestivo-hibernation until April of the next year. The main host plant in the studied area is the willow species *Salix fragilis*. The adults are able to discriminate between different *Salix*-species as well as between individuals of *S. fragilis*. Feeding preference is probably governed by both a high content of sugar and a low content of condensed tannins in the leaves. Fecundity in *S. fragilis* is higher than in each other *Salix* species tested. The phenolglycosid salicin increases fecundity. Mortality of the adults feeding on *S. fragilis* may be caused by a non determined phenolglycosid („PG 2“) and that of the larvae by flavonoids („Fl 4“).

During the phase of dispersion in April the main host plant was not always recognized by all of the beetles. This is explained by a failing synchronisation between dispersion and host plant development and a polymorphism in adults for feeding preference as well as oviposition.

Several factors may act in concert to explain the sustained eruptive outbreaks of this willow beetle:

1. Invading of individuals characterized by intrinsic, genetic conditions which are adapted to *S. fragilis* within a polymorphic population or qualitative and quantitative changes in the secondary compounds of the host plant.
2. Harmony of three independent variables as feeding preference, preference for oviposition and survival rate of larvae according to host plant to maximize rate of increase.
3. Synchronisation between dispersal flight of the beetles and development of the host plant *S. fragilis* in spring. – Coincidence is optimized as far as dispersion occurs at the time when leaves which sprout first reach their maximum size.
4. High temperatures in spring (in the studied area at the end of April and beginning of May) increase rate of reproduction. Oviposition which occurs later results in higher larval mortality mainly due to decreasing plant quality.

Performance (survival, fecundity) of the willow beetle may be reduced mainly by insect-inducible changes in food quality. Natural predators (Pentatomidae, Syrphidae) or parasitoids (Tachinidae, Chalcididae) had a minor effect. Insectivorous birds did not show any impact at all because of the chemical defence possessed by the beetles.

\* Herrn Prof. Dr. W. Tischler zur Vollendung seines 80. Lebensjahres in Dankbarkeit gewidmet.

## 1. Einleitung

*Melasoma 20-punctata* ist in Mitteleuropa in den meisten Jahren nicht besonders häufig (SCHWENKE 1974). Allerdings konnten wir 1985 bis 1988 an den Nebenflüssen des Rheins, besonders in den Niederungen von Ahr und Sieg, eine Massenvermehrung des Blattkäfers beobachten, die zum Kahlfraß zahlreicher Baumweiden führte (Abb. 1). Dabei wurden die einzelnen Bäume in den aufeinanderfolgenden Jahren nicht gleichmäßig befallen. Einer Massenvermehrung auf den Weiden in der Ahrschleife bei Altenahr in den Jahren 1985–1987 folgte eine weitere in den Jahren 1988 und 1988 wenige Kilometer flußabwärts bei Laach. Im Jahre 1991, als bereits alle Populationen an der Ahr zusammengebrochen waren, konnten wir eine lokale Massenvermehrung im Bergischen Land an der Agger bei Overath beobachten.

Da außerdem die Massenvermehrung lokal auf eine kurze Zeitspanne von höchstens 3–4 Jahren zusammengedrängt ist und nach einem raschen Anstieg in der Abundanz ein ebenso rascher Abstieg erfolgt, kann der Fluktuationstyp als temporär-kontraktiv bezeichnet werden. Eine ähnliche Fluktuationserscheinung beschrieb SCHWERDTFEGER (1986) für die Lasiocampidae *Dendrolimus pini*.

Untersuchungen über die Insektenfauna auf *Salix*-Arten scheinen darauf hinzuweisen, daß das Vorkommen der Insekten auf den verschiedenen Weiden durch Gehalt und Muster der Phenolglycoside in den Blättern bestimmt wird. Dies ergab eine Literaturlauswertung über faunistische Daten von Schmetterlingen, Rüsselkäfern und Blattwespen (ROWELL-RAHIER 1984). Aber auch Untersuchungen zur Nahrungspräferenz, die bei vier

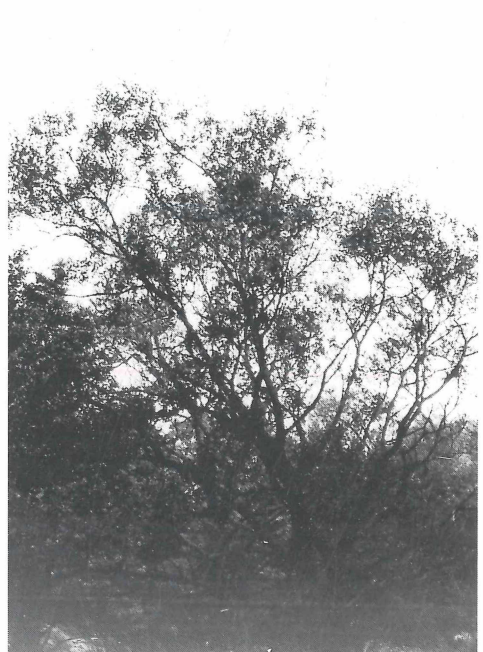


Abb. 1: Bruchweide, *Salix fragilis*, in der Ahrschleife bei Altenahr nach Fraßschaden durch den Blattkäfer *Melasoma vigintipunctata* im Juli 1988 und nach erneutem Blattaustrieb im September 1988. Im Juli suchen die Imagines der neuen Generation ihr Winterlager auf.

verschiedenen Blattkäfer-Arten durchgeführt wurden, weisen auf eine enge Beziehung zwischen Wirtspflanzenwahl und Zusammensetzung der Phenolglycoside in den angebotenen Blättern hin (TAHVANAINEN et al. 1985).

Weiden können in zwei Gruppen unterteilt werden: in Arten, die überwiegend Phenolglycoside produzieren und in Arten, die statt dessen Proanthocyanidine in größeren Mengen synthetisieren (MEIER 1988, JULKUNEN-TIITTO 1989). *Salix*-Arten, die keine Phenolglycoside enthalten, werden eher von polyphagen Insekten besiedelt, während *Salix*-Arten, die in ihren Blättern Phenolglycoside synthetisieren, überwiegend von Spezialisten aufgesucht und von polyphagen Arten gemieden werden.

In diese Darstellung der Wirtspflanzenwahl läßt sich *M. 20-punctata* nicht einordnen. Die Massenvermehrungen waren nämlich sowohl auf *Salix*-Arten festzustellen, die durch Phenolglycoside in ihren Blättern charakterisiert sind (z. B. *S. fragilis*) als auch auf *Salix*-Arten, die in ihren Blättern durch Proanthocyanidine gekennzeichnet sind (z. B. *S. alba*) (TOPP et al. 1989 b).

Die vorliegenden Beobachtungen warfen eine große Anzahl von Fragen auf, die wir mit verschiedenen Experimenten zu beantworten versuchten. Auf einige dieser Fragestellungen sei hier näher eingegangen:

1. Wie ist die Entwicklung von *M. 20-punctata* an den Jahresgang angepaßt? Ist dieser Blattkäfer uni- oder polyvoltin?
2. Welche Wirtspflanzen werden für die Nahrungsaufnahme, welche für die Eiablage bevorzugt, welche sind für die Larvalentwicklung am geeignetsten?
3. Wirkt sich die im Jahresgang ändernde Nahrungsqualität auf den Entwicklungserfolg, die Vitalität und die Fekundität der Käfer aus? Welchen besonderen Einfluß haben die Phenolglycoside?
4. Welche Umweltfaktoren ermöglichen eine Massenvermehrung von *M. 20-punctata* und welche führen zum Zusammenbruch der Populationen?
5. Können Prädatoren oder Parasitoide die Abundanz-Fluktuationen des Käfers beeinflussen?

## 2. Material und Methoden

Die Freilanduntersuchungen beziehen sich überwiegend auf Beobachtungen im Ahrtal. Die verschiedenen methodischen Ansätze sowie Angaben über die getesteten Blattkäfer sind in folgenden Arbeiten ausführlich erklärt: TOPP et al. 1989 a, TOPP et al. 1989 b, BELL 1992.

## 3. Ergebnisse

### 3.1 Auffinden der Wirtspflanzen

Die Imagines vom *M. 20-punctata* dürften überwiegend an Berghängen überwintern, welche an die Flußniederungen angrenzen. Im April, wenn die Temperaturen an der Bodenoberfläche in mehreren aufeinanderfolgenden Tagen 20 °C übersteigen, verlassen die Imagines ihr Winterquartier und können in den Flußniederungen bereits auf verschiedenen Bäumen und Sträuchern beobachtet werden. Die Dispersionsphase von *M. 20-punctata* liegt 1–3 Wochen früher als die anderer Weidenblattkäfer wie *Phratora vitellinae*,

*Plagioder a versicolora*, *Chalcoides aurata* oder *Ch. aurea*, die im Untersuchungsgebiet alle auf denselben Wirtspflanzen auftraten.

Zur Zeit der ersten Dispersionsphase, als die Blätter von *Salix alba*, *S. triandra*, *S. viminalis* und *S. caprea* nahezu vollständig entwickelt waren, die von *S. fragilis* sich aber gerade aus der Knospe entfalteten und höchstens  $\frac{1}{4}$  ihrer maximalen Blattspreitenlänge erreicht hatten, waren die Imagines von *M. 20-punctata* nahezu gleichmäßig auf den angegebenen Weidenarten verteilt. Einzig *S. triandra* wurde nicht besiedelt. Aufgrund dieses Verteilungsmusters im Freiland vermuteten wir ein neutrales Fraßverhalten auf den potentiellen Wirtspflanzen. So richtete sich die Abundanzverteilung im April nicht nach den verschiedenen Wirtsarten, sondern nach deren Häufigkeit im Untersuchungsgebiet ( $\chi^2$ -test,  $p < 0.01$ ). Die Silberweide (*S. alba*) war die weitaus häufigste Weidenart und beherbergte etwa 70 % aller Individuen.

Diese Abundanzverteilung änderte sich Ende April bis Anfang Mai, sobald die Blätter von *S. fragilis* voll entfaltet waren. Dann wurde die Bruchweide (*S. fragilis*) leicht bevorzugt ( $p < 0.05$ ), während Korbweide (*S. viminalis*) und Salweide (*S. caprea*) deutlich abgelehnt wurden ( $p < 0.001$ ). Auf der Mandelweide (*S. triandra*) wurden auch zu diesem Zeitpunkt keine Imagines beobachtet.

### 3.2 Nahrungspräferenz der Imagines

Fraßpräferenzversuche, bei denen den Imagines gleichzeitig fünf verschiedene Weidenarten angeboten wurden, konnten in verschiedenen Monaten durchgeführt werden. Dies waren im einzelnen: 1. Die Dispersionsphase vor dem Reifungsfraß, 2. ein Zeitraum, der im

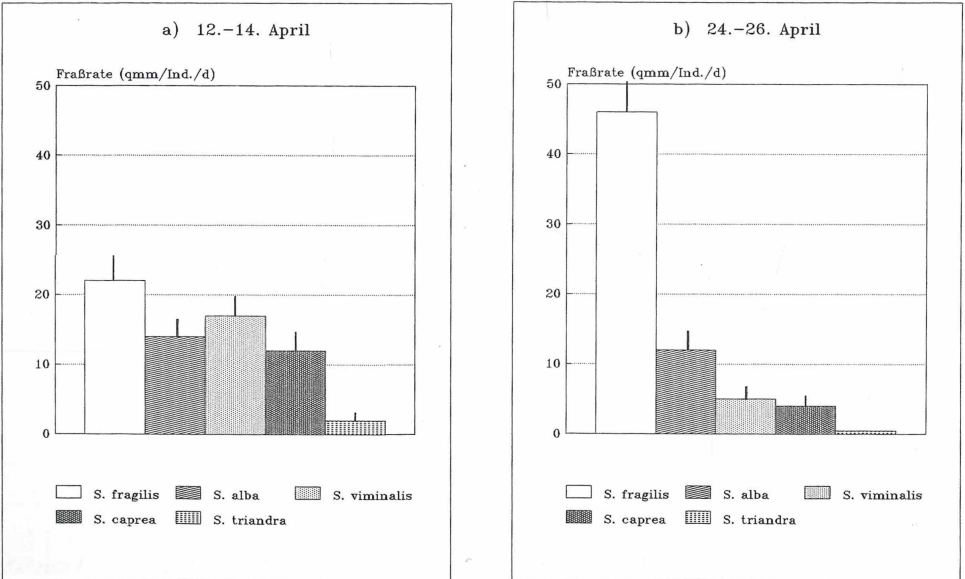


Abb. 2: Nahrungspräferenz der Imagines von *Melasoma vigintipunctata* bei gleichzeitigem Angebot von verschiedenen *Salix*-Arten

a) unmittelbar nach ihrer Dispersionsphase (n = 40) und

b) 12 Tage später (n = 38). Das Präferenzmuster in Abb. 2b blieb während der gesamten Fraßperiode erhalten.

Untersuchungsjahr 12 Tage später lag, als bei *S. fragilis* nahezu die volle Blattgröße erreicht war und 3. die Phase des imaginalen Prä-Diapaufraßes, die Ende Juni beobachtet werden konnte.

Zu Beginn ihres Reifungsfraßes zeigten die Imagines keine Präferenz für 4 der angebotenen Weidenarten, nur *S. triandra* wurde signifikant abgelehnt ( $n = 40$ , t-test,  $p < 0.001$ ) (Abb. 2 a). Zwölf Tage später ergab sich eine andere Präferenzsituation. So bevorzugten die Weidenblattkäfer Ende April eindeutig *S. fragilis* ( $n = 38$ , t-test,  $p < 0.001$ ). Dieses Präferenzmuster (Abb. 2 b) blieb mit fortschreitender Jahreszeit erhalten und galt auch für die Fraßpräferenz der Imagines der nachfolgenden Generation, die sich Ende Juni in der Prä-Diapaufe befand.

Allerdings zeigten die Imagines keine einheitliche Präferenz. Von den 38 Tieren, die Ende April getestet wurden, bevorzugten 29 Individuen *S. fragilis*, 7 Individuen *S. alba* und 2 Individuen *S. viminalis*. *S. caprea* und *S. triandra* wurden von keinem Tier bevorzugt. Somit erfolgte die Nahrungswahl von *M. 20-punctata* nicht nur als Reaktion auf die Nahrungsqualität, sondern möglicherweise auch aufgrund eines unterschiedlichen individuellen Verhaltensmusters.

Darüber hinaus konnten die Imagines von *M. 20-punctata* zwischen gleich alten Blättern von verschiedenen *S. fragilis* – Individuen unterschieden. So bevorzugten sie die Blätter von *S. fragilis* „Swist“ (= Bruchweide am Standort „Swist“, siehe Kap. 3.6) gegenüber denen von *S. fragilis* „Refrath“ (Oneway ANOVA,  $p < 0.05$ ) (Tab. 1).

Tab. 1: Nahrungswahl von *M. 20-punctata* (gefressene Blattfläche in  $\text{mm}^2/\text{Ind.}/\text{d}$ ;  $\bar{x} \pm \text{S.E.}$ ) bei gleichzeitig angebotenen Blättern von Bruchweiden der Standorte „Refrath“, „Swist“ und „Ahr“. Mittelwerte mit unterschiedlichen Buchstaben sind signifikant ( $p < 0.05$ ) verschieden.

Nahrung	n	$\bar{x}$	S.E.
<i>S. fragilis</i> „Refrath“	15	32.5 a	6.0
<i>S. fragilis</i> „Swist“	15	59.2 b	8.4
<i>S. fragilis</i> „Ahr“	15	43.3 ab	6.0

Ein Einfluß der Pflanzeninhaltsstoffe auf die Nahrungswahl konnte nicht direkt getestet werden. Jedoch könnte der höhere Zuckergehalt in den Blättern von *S. fragilis* „Swist“ (Tab. 2) eine Fraßstimulation bewirkt haben. So konnte Saccharose als Fraßstimulans für die Heuschrecke *Locusta migratoria* (BERNAYS et al. 1977) und für *M. 20-punctata costella* (MATSUDA et al. 1985) nachgewiesen werden. Darüber hinaus bieten die durchgeführten Blattanalysen weitere Erklärungsansätze für die Präferenz von *S. fragilis* „Swist“. Diese Blätter enthalten die höchste Konzentration an Salicin, die niedrigste Konzentration an „PG 2“ (ein nicht identifiziertes Phenolglycosid, siehe Abb. 4) und an kondensierten Tanninen (Tab. 2). Letztere haben möglicherweise eine adstringente und deterrente Wirkung (BERNAYS et al. 1977, BAAK 1989).

Wurde den Käfern einerseits während der gesamten Individualentwicklung und in aufeinanderfolgenden Generationen eine Wirtspflanze (*S. fragilis* oder *S. viminalis*) angeboten oder andererseits ein Wirtspflanzenwechsel durchgeführt, so blieb die Präferenz für *S. fragilis* immer erhalten. Somit war keine Konditionierung an die eine oder andere Wirtspflanze nachweisbar.

Tab. 2: Pflanzeninhaltsstoffe in den Blättern (mg/g TG) der angebotenen *S. fragilis* – Individuen während des Versuchszeitraumes 17.–21. 5. 1991.

	<i>S.f. „Refrath“</i>	<i>S.f. „Swist“</i>	<i>S.f. „Ahr“</i>
Stickstoff	41.0	40.4	39.0
Zucker	84.6	116.1	79.7
Total-Phenole	29.0	27.5	26.7
kondensierte Tannine			
a) Catechin	4.6	1.8	3.7
b) Pelargonidin	2.8	0.8	2.2
Flavonoide	21.9	19.3	32.9
Phenolglycoside (gesamt)	106.4	94.3	121.0
Salicin	18.6	23.2	19.8
„PG 2“	52.5	27.3	54.8
Tremulacin	24.0	30.2	32.2

### 3.3 Fekundität

Nährstoffe sowie Zusammensetzung und Konzentration von sekundären Pflanzeninhaltsstoffen der Wirtspflanzen können Eiablageverhalten und Reproduktionsrate von herbivoren Insekten beeinflussen (CRAWLEY 1983, OHMART et al. 1985).

In unseren Versuchsserien boten wir isoliert gehaltenen Paaren jeweils eine Wirtspflanze an, zählten die Anzahl der Weibchen mit Eiablage und die Zahl der von jedem Weibchen abgelegten Eier. Dieser Versuchsansatz kombiniert Messungen von Akzeptanz und Fekundität und gibt ein Maß für die Fitneß eines Herbivoren auf einer Wirtspflanze (Hier wird Fitneß als Zuwachsrate [ $r_m$ ] einer Population verstanden).

Auf der bereits im Nahrungswahlversuch gemiedenen *S. triandra* wurden keine Eier abgelegt. Mit Ausnahme von 2 Weibchen, die mit Blättern von *S. viminalis* gefüttert wurden, kamen alle anderen Weibchen zur Eiablage. Die durchschnittliche Anzahl der Eier/Weibchen war signifikant verschieden (t-test,  $p < 0.001$ , *S. fragilis* vs. *S. alba*), auch wenn große Unterschiede zwischen den einzelnen Weibchen festgestellt werden konnten (Tab. 3).

Tab. 3: Fekundität der Weibchen von *M. 20-punctata* bei Oviposition auf verschiedenen *Salix*-Arten und den Zuchtbedingungen 20 °C, LD 16/8. (n = 12 für jede Serie).

Wirtspflanze	Anzahl mit Eiablage	Eier/♀♀ (n)		min. (n) Eier/♀♀	max. (n)
		$\bar{x}$	$\pm$ S.E.		
<i>S. fragilis</i>	12	187	27	71	340
<i>S. alba</i>	12	98	20	25	229
<i>S. caprea</i>	12	75	15	32	178
<i>S. viminalis</i>	10	34	13	0	145
<i>S. triandra</i>	0	–	–	–	–

Die Fekundität jener Weibchen, die Blätter der drei *S. fragilis*-Individuen als Nahrung erhielten, unterschied sich nicht signifikant voneinander.

### 3.4 Entwicklung der Larven

Die Larvalentwicklung wurde bei konstanten Bedingungen 20 °C, LD 16/8 überprüft. Einzige Variablen in diesen Versuchsserien waren die Wahl der Wirtspflanze und der Zeitpunkt der Larvalentwicklung. Letztere erfolgte in den Zeitabschnitten a) 13. 5.–26. 5., b) 26. 5.–9. 6., c) 29. 6.–15. 7. und d) 5. 7.–26. 7. aus Eiern, die jeweils zuvor aus dem Freiland von den entsprechenden Wirtspflanzen eingesammelt worden waren.

Tab. 4. Durchschnittliche Entwicklungsdauer (d), Überlebensrate (%) der Larven und Gewicht der frisch gehäuteten Imagines (mg Lebendgew.) in Abhängigkeit von Wirtspflanze und Zeitpunkt der Larvalentwicklung\*.

Zeitspanne der Larvalentwicklung		<i>S. frag.</i>	<i>S. alba</i>	<i>S. vimin.</i>	<i>S. caprea</i>
13. 5.–26. 5. (1. Serie)	Entwicklungsdauer (d)	10.9	13.1	12.1	11.9
	Überlebensrate (%)	97	93	80	88
	Lebendgew.-Im. (mg)	26.6	22.0	23.8	23.5
26. 5.–9. 6. (2. Serie)	Entwicklungsdauer (d)	11.2	12.2	11.3	11.7
	Überlebensrate (%)	84	64	89	89
	Lebendgew.-Im. (mg)	22.9	19.5	20.4	20.8
29. 6.–15. 7. (3. Serie)	Entwicklungsdauer (d)	16.0	19.0	16.2	20.3
	Überlebensrate (%)	19	4	28	17
	Lebendgew.-Im. (mg)	19.1	–	21.2	17.2
5. 7.–26. 7. (4. Serie)	Entwicklungsdauer (d)	20.8	–	–	–
	Überlebensrate (%)	13	0	–	–
	Lebendgew.-Im. (mg)	15.8	–	–	–

\* weitere Angaben in: TOPP et al. 1989a und TOPP et al. 1989b.

Bis Anfang Juni blieb die Entwicklungsdauer der Larven, die mit einer bestimmten *Salix*-Art gefüttert wurde, konstant. Erfolgte die Larvalentwicklung jedoch erst Ende Juni, so war auf allen Wirtspflanzen eine Entwicklungsverzögerung gegenüber den vorhergehenden Versuchsserien festzustellen (t-test,  $p < 0.05$ ). Mit fortschreitender Jahreszeit wurde diese noch verstärkt (*S. fragilis* in Tab. 4).

Ein Vergleich zwischen den Wirtspflanzen zeigte eine Entwicklungsverzögerung auf *S. alba* gegenüber *S. fragilis* (t-test,  $p < 0.01$ ), wenn die Larven in der 1. oder 3. Zeitserie fraßen. Auf *S. alba* konnten bereits Ende Juni/Anfang Juli nur noch 4 % der Larven ihre



Entwicklung abschließen, im Laufe des Monats Juli war eine Larvalentwicklung auf *S. alba* nicht mehr möglich.

Ein Vergleich zwischen den im Freiland am zahlreichsten besiedelten Weiden *S. fragilis* und *S. alba* ergab immer eine geringere Mortalität auf der Bruchweide (*S. fragilis*). Außerdem waren die Imagines, die als Larven auf *S. fragilis* gefressen hatten, immer bedeutend schwerer als jene auf *S. alba*. Die Gewichte der Imagines haben einen adaptiven Wert, weil große Weibchen derselben Art durchschnittlich mehr Eier ablegen dürften als kleine Weibchen (PALMER 1985).

Die aufgezeigten Unterschiede können nicht ausschließen, daß hier maternale Effekte von Bedeutung sind, die eine höhere Vitalität und Nahrungsverwertung bei Larven erkennen lassen, die sich aus früh abgelegten Eiern (z. B. vor dem 13. 5.) entwickeln, während für Larven aus spät abgelegten Eiern (z. B. nach dem 9. 6.) eine geringere Überlebensrate (Tab. 4) und geringere Nahrungsverwertung (TOPP et al. 1989a, b) festzustellen ist.

Synchron auf den verschiedenen Wirtspflanzen durchgeführte Zuchtserien deuten aber auch auf einen Einfluß der Nahrungsqualität hin. Insbesondere ein Vergleich der Larvalentwicklung im Hochsommer zeigte, daß eine erfolgreiche Entwicklung auf *S. fragilis*, nicht aber auf *S. alba* möglich ist.

### 3.5 Imagines während der Prä-Diapause und Überwinterung

Die Fraßperiode der Imagines nach ihrem Schlupf aus der Puppe dauerte bei 20 °C etwa 17 d und war unabhängig von der Nahrungsaufnahme bei den angebotenen Wirtspflanzen. Nach dem Prä-Diapausefraß gingen alle Imagines, unabhängig von Temperatur, Wirtspflanze oder Nahrungsqualität in eine obligatorische Aestivo-Hibernation, die 9–10 Monate andauerte und erst im April des folgenden Jahres beendet wurde.

Imagines, die auf *S. fragilis* fraßen, erreichten während der Prä-Diapause einen Gewichtszugewinn um etwa das Dreifache ihres Anfangsgewichts (gemessen in mg Trockengewicht). Tiere mit Blättern von *S. caprea* als Nahrung erreichten einen Gewichtszugewinn um etwa das Doppelte, während Imagines, die ihren Prä-Diapausefraß auf *S. alba* oder *S. viminalis* durchführten, einen Gewichtszugewinn um etwa das 2,5fache erreichten.

Wurden darüber hinaus Trockengewichte von Imagines miteinander verglichen, deren Entwicklung auf denselben Wirtspflanzen – aber zu unterschiedlichen Jahreszeiten – stattfand (vgl. Tab. 4), so waren auch dann signifikante Unterschiede (t-test,  $p < 0.05$ ) nachzuweisen (TOPP et al. 1989a).

Unterschiede konnten auch in der Überlebensrate der Imagines während der Aestivo-Hibernation festgestellt werden. Wirtspflanze und Zeitspanne für Larval- und Imaginalfraß hatten jede einen signifikanten Einfluß. In Abb. 3 ist die Überlebensrate der Imagines angegeben, deren Larvalentwicklung im Freiland stattgefunden hatte und die als Puppen in Laborserien überführt wurden. Die weitere Hälterung bis zum April des folgenden Jahres wurde unter konstanten Bedingungen (keine Thermoperioden) durchgeführt, die weitgehend den Freilandbedingungen entsprachen.

Die vorgestellten Daten lassen erkennen, daß *S. fragilis* von den im Freiland besiedelten Weiden-Arten für *Melasoma 20-punctata* den günstigsten Entwicklungserfolg gewährleistet. Dies gilt für die gesamte Individualentwicklung dieses Weidenblattkäfers.

Überlebensrate der Larven, Gewicht der geschlüpften Imagines, Gewichtszugewinn (R G R) während der imaginalen Prä-Diapause und die Fähigkeit der Käfer, die aufgenommene Nahrung in körpereigene Substanz umzuwandeln (E C I) (Erklärung der Konsumtionsindices in: WALDBAUER 1968 und SCRIBER et al. 1981) unterstützen alle die Hypothese



der abnehmenden Nahrungsqualität mit fortschreitender Jahreszeit. Die sich verschlechternde Nahrungsqualität konnte allerdings sowohl von Larven (TOPP et al. 1989b) als auch von Imagines (TOPP et al. 1989a) durch eine erhöhte Konsumtionsrate (RCR) ausgeglichen werden. Entsprechende Anpassungskompromisse zwischen RCR und ECI waren für die Imagines aber nur bei *S. fragilis*, nicht bei den anderen Wirtspflanzen nachweisbar.

Anpassungskompromisse bei der Nahrungsaufnahme – gesteigerte Konsumtionsrate bei suboptimaler Nahrung, um einer geringeren Wachstumsrate entgegenzuwirken – sind ein bekanntes Phänomen bei folivoren Lepidopteren-Larven (TABASHNIK et al. 1987). Ein entsprechender Anpassungskompromiß wurde von uns ebenfalls für die Larven des Kleinen Frostspanners (*Operophtera brumata*) festgestellt, die mit Blättern der oben angegebenen Wirtspflanzen gefüttert wurden (KIRSTEN et al. 1991)

Der Entwicklungserfolg von *M. 20-punctata* konnte nicht nur von den verschiedenen Wirtspflanzen-Arten und der Jahreszeit des Blattfraßes beeinflusst werden, ebenfalls stellten sich unterschiedliche Anpassungssituationen auf derselben Wirtspflanze in aufein-

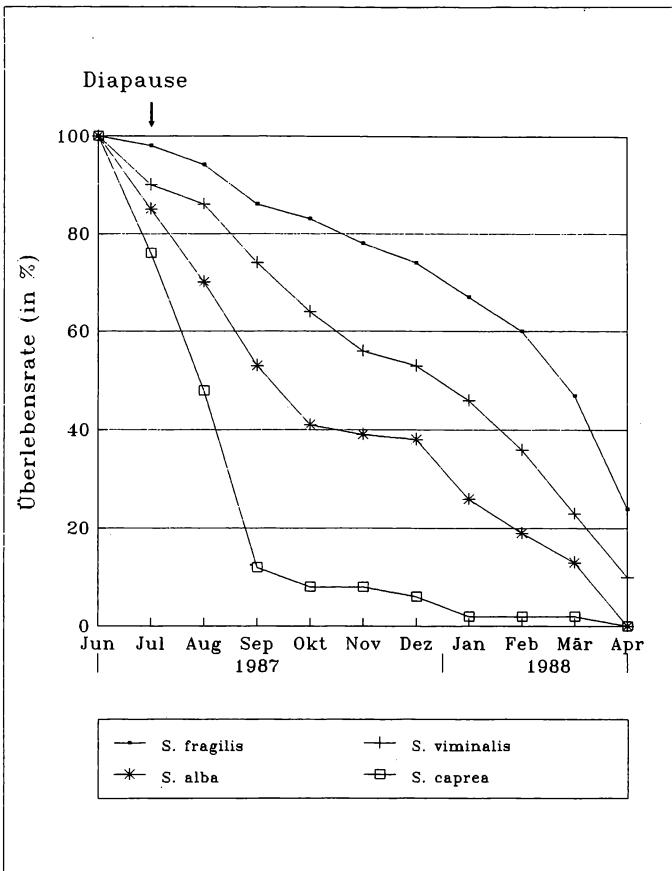


Abb. 3: Überlebensrate der Imagines von *Melasoma vigintipunctata* während ihrer Aestivo-Hibernation vom Juli bis zum April des folgenden Jahres in Abhängigkeit von der Wirtspflanze, auf der die Larvalentwicklung stattgefunden hatte (n = 100 für jede Wirtspflanze).

anderfolgenden Jahren ein. Die oben angeführten Daten wurden im Jahre 1987 erhoben und zeigten z. B. eine Überlebensrate der Imagines bis zur Diapause auf *S. fragilis* von 98 % (Abb. 3). Im Jahre 1988 überlebten auf demselben Baum vom Schlupf der Imago bis zur Diapause nur etwa 5 % der Individuen. Es war zu vermuten, daß die Imagines nach der Verteidigungsreaktion der Wirtspflanze – durch starken Phytophagenbefall hervorgerufen – toxisch wirkende sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe aufnahmen, die ihren Tod bereits vor dem Dispersionsflug herbeiführten.

### 3.6 Pflanzeninhaltsstoffe in den Blättern von *Salix fragilis*

Die angeführten, vergleichenden Untersuchungen zeigten, daß der Weidenblattkäfer die Bruchweide (*S. fragilis*) als Wirtspflanze präferierte und dort auch den größten Entwicklungserfolg erreichte. Andererseits war auf *S. fragilis* aber auch der Zusammenbruch der Population möglich (Kap. 3.5). Es lag nahe, den unterschiedlichen Entwicklungserfolg in aufeinanderfolgenden Jahren als das Ergebnis einer unterschiedlichen Zusammensetzung und/oder einer Konzentrationsänderung bereits vorhandener allelochemischer Substanzen zu sehen. Um einen möglichen Einfluß allelochemischer Stoffe nachweisen zu kön-

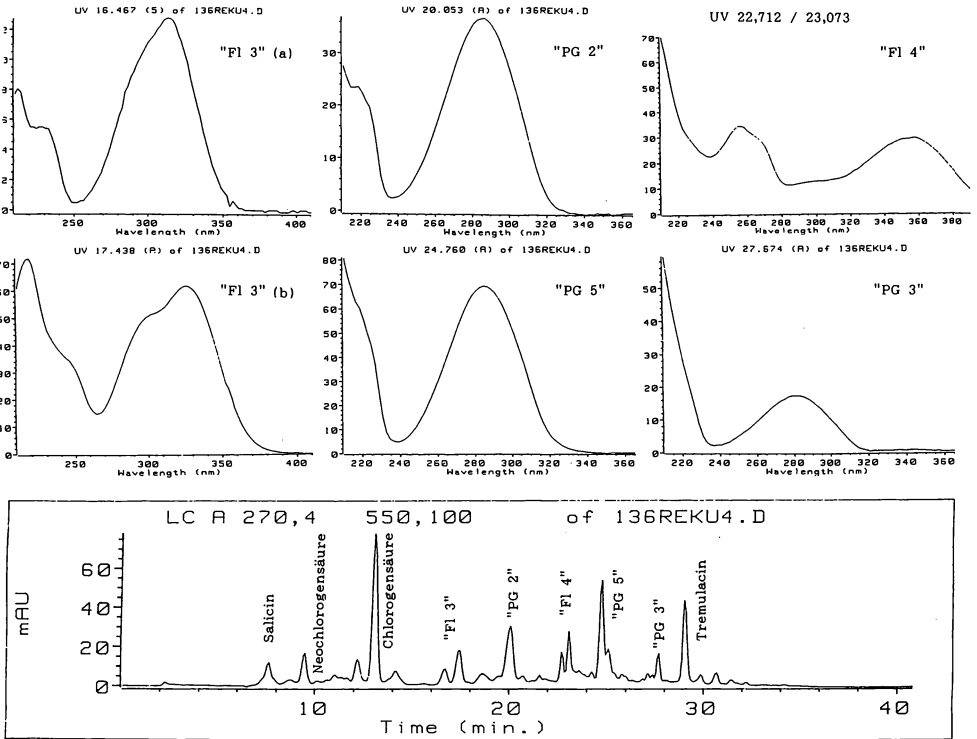


Abb. 4: Chromatogramm eines HPLC-Durchlaufes vom 13. 6. 1991; die frischen Blätter von *Salix fragilis* „Refrath“ wurden 30 Minuten lang bei 4 °C mit Methanol extrahiert; Laufmittel der Chromatographie: 1%ige TFA in Aqua bidest und Acetonitril; dargestellt sind außerdem die UV-Spektren charakteristischer Inhaltsstoffe der untersuchten *Salix fragilis*.

nen, wurde 1991 das Inhaltsstoffspektrum der Blätter dreier verschiedener *S. fragilis* über die gesamte Vegetationsperiode verfolgt (BELL 1992). Die Bestimmung der Phenolglycoside erfolgte mit C 18 reversed-phase HPLC (Abb. 4).

Die drei Bäume wurden nach ihrem Befall durch Insekten ausgewählt. Dabei wurde eine Bruchweide am Swistbach (= *S. fragilis* „Swist“), die in den vorangegangenen 5 Jahren kaum durch Insekten geschädigt wurde, verglichen mit einer Bruchweide im Ahrtal, auf der in den Jahren zuvor eine Massenvermehrung von *M. 20-punctata* stattgefunden hatte, aber auf der im Untersuchungsjahr weder Blattkäfer noch Schmetterlingsraupen (z. B. *Operophtera brumata*) festgestellt werden konnten (= *S. fragilis* „Ahr“), sowie mit einer Bruchweide an einem Bach in Bergisch-Gladbach-Refrath (= *S. fragilis* „Refrath“), die im Untersuchungsjahr und in den Jahren davor regelmäßig starkem Fraßschaden durch die beiden Blattkäfer *Phratora vitellinae* und *Plagioderia versicolora* ausgesetzt war.

Die drei *Salix fragilis*-Individuen zeigten ein übereinstimmendes Inhaltsstoffspektrum, wie es in Abb. 4 exemplarisch dargestellt ist. Allerdings unterschieden sie sich im Gehalt der einzelnen Stoffe sowie in den jahreszeitlichen Konzentrationsänderungen. Während das Hauptphenolglycosid von *S. fragilis* „Swist“ Tremulacin war, konnte die Hauptkomponente von *S. fragilis* „Ahr“ und *S. fragilis* „Refrath“ nicht identifiziert werden. Sie wurde mit „PG 2“ bezeichnet. Durch Vergleiche von UV-Spektren und Retentionszeiten der HPLC-Chromatogramme (SHAO 1991) konnten Chlorogensäure und Neochlorogensäure identifiziert werden. Zwei Flavone, die von MEIER (1988) bereits als Inhaltsstoffe von *S. fragilis* nachgewiesen, aber nicht identifiziert werden konnten, wurden bei uns mit „Fl 4“ bezeichnet. In Abb. 5 sind für *S. fragilis* „Ahr“ einige der Pflanzeninhaltsstoffe (mg/g Blatt-Trockengewicht) angegeben.

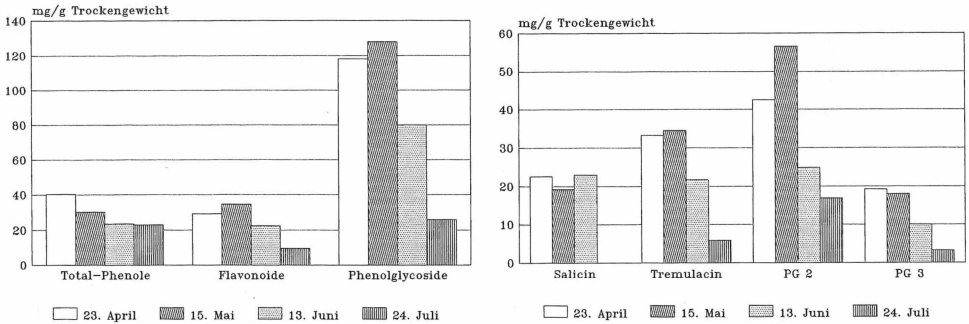


Abb. 5: Pflanzeninhaltsstoffe von *Salix fragilis* „Ahr“ im Jahresgang (vier Erntetermine); die Bestimmung der Total-Phenole erfolgte nach JULKUNEN-TITTO (1989) und wurde auf Gallussäure bezogen; alle anderen Bestimmungen erfolgten mit C-18 Reversed-Phase HPLC; als externe Standards dienten Rutin (Flavonoide) bzw. Salicin (Phenolglycoside).

### 3.7 Experimentelle Veränderungen im Nahrungsangebot

Zusammensetzung und Konzentration von Pflanzeninhaltsstoffen verändern sich mit dem Jahresgang (Abb. 5). Um die Wirkung von Konzentrationsänderungen testen zu können, wurden den Blattkäfern neben den unbehandelten Blättern der drei *Salix fragilis*-Individuen (Kontrollserien) Blätter als Nahrung angeboten, die zuvor mit verschiedenen Tauchlösungen behandelt wurden. In einer Versuchsserie bestanden die Tauchlösungen

aus 2,5%igen, wäßrigen Lösungen von methanolischen Extrakten aus Blättern der drei *Salix fragilis*-Individuen des vorhergehenden Hochsommers. In einer weiteren Versuchsreihe wurde ein Inhaltsstoff der Bruchweide, Salicin, als Reinsubstanz eingesetzt.

Die Fekundität wurde durch die Applikation der methanolischen Extrakte auf keiner Wirtspflanze verändert. Allerdings verkürzten die Extrakte der Bruchweiden „Ahr“ und „Refrath“ sowohl die Überlebensrate, gemessen nach 31 Tagen (Chi<sup>2</sup>-Test,  $p < 0.05$ ), als auch die Lebensdauer, gemessen als gemeinsame Lebensdauer von Männchen und Weibchen (U-Test,  $p < 0.05$ ). Der Extrakt aus Blättern von *Salix fragilis* „Swist“ hatte keinen toxischen Effekt auf die Imagines (Tab. 5).

Bei Applikation einer 2,5%igen Salicinlösung, die zu einem Konzentrationsanstieg des Salicins von 2 % auf 6 % des Trockengewichtes führte, stieg die Eizahl/Weibchen signifikant an (Rangtest nach Duncan,  $p < 0.05$ ). Dies war nicht primär auf eine Vergrößerung der Eigelege oder der Ovipositionsrate zurückzuführen, sondern hauptsächlich auf die Verlängerung von Lebensdauer und Ovipositionsdauer. Nach ANOVA ist die Blattbehandlung (methanolischer Extrakt oder Salicin) für 7,5 % der Varianz der Eier/♀ ( $p < 0.05$ ) und für 11 % der Varianz der Lebensdauer ( $p < 0.01$ ) verantwortlich.

Tab. 5. Einfluß der Blattqualität von drei verschiedenen *S. fragilis*-Individuen auf Fekundität und Mortalität von *M. 20-punctata* (= Kontrolle). Für jede Wirtspflanze wurde der Einfluß einer Konzentrationssteigerung der Pflanzeninhaltsstoffe (+ Extrakt) und für *S. fragilis* „Refrath“ der Einfluß des Phenolglycosids Salicin überprüft. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen Signifikanzunterschiede ( $p < 0.05$ ).

	n	Eier/♀	(± S.E.)	Überlebensrate nach 31 d (%)
<i>S. fragilis</i> „Swist“				
Kontrolle	24	274	39	46
+ Extrakt	24	286	35	42
<i>S. fragilis</i> „Ahr“				
Kontrolle	24	249	41	71 b
+ Extrakt	24	205	31	38 a
<i>S. fragilis</i> „Refrath“				
Kontrolle	24	195 a	27	50 ab
+ Extrakt	24	190 a	27	25 a
+ Salicin	24	325 b	37	63 b

Für die Entwicklungsdauer der Larven brachte eine Konzentrationssteigerung der Pflanzeninhaltsstoffe (Wirtspflanze + Extrakt) bei den Bruchweiden „Ahr“ und „Refrath“ keine signifikanten Unterschiede. Jedoch verlängerte sich bei Applikation des Extraktes aus Blättern von *S. fragilis* „Swist“ die Entwicklung der Larven (L<sub>1</sub>-Verpuppung) um 7 %, und die Mortalität stieg von 6,5 % auf 29 % (t-test,  $p < 0.01$ ,  $n = 120$ ). Somit zeigten Imagines und Larven unterschiedliche Reaktionsmuster.

### 3.8 Chemische Verteidigung

Neben einer Regulation der Populationsdichte von *M. 20-punctata* durch die jeweilige Wirtspflanze ist an eine Kontrolle durch Freßfeinde zu denken. Die Imagines dürften durch ihre gelb-schwarze Warnfärbung vor visuell jagenden Prädatoren sicher sein. Eine zusätzliche Abwehrreaktion wird sicherlich durch Isoxazolinon-Derivate erreicht (PASTEELS et al. 1988).

Auch die Larven von *M. 20-punctata* haben die Möglichkeit einer chemischen Verteidigung. Sie synthetisieren aus dem Salicin der Wirtspflanzen das Salicylaldehyd (Abb. 6), welches als Verteidigungsstoff die Wirkung des Salicins noch übersteigt. Die repellente Wirkung des Salicylaldehyds konnten PASTEELS et al. (1983) bei der Ameise *Myrmica rubra* nachweisen. *M. rubra* konnte auf den von uns untersuchten Wirtspflanzen nicht festgestellt werden. Allerdings traten andere Feinde auf, denen man einen deutlichen Einfluß auf die Abundanzdynamik von *M. 20-punctata* zutrauen konnte. Dies waren insektivore Vögel, Pentatomiden, Syrphiden-Larven und verschiedene Parasitoide.

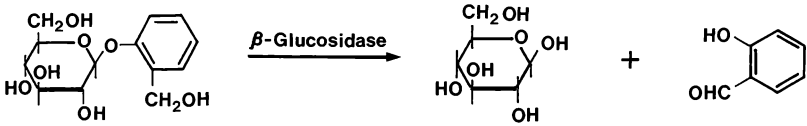


Abb. 6: Hypothetische Reaktion für die Bildung des Abwehrstoffes Salicylaldehyd in den Verteidigungsdrüsen der Larven von *Melasoma vigintipuncta*.

Diese Reaktion bietet den Larven zwei Vorteile:

1. Effektivere Verteidigung durch das leicht flüchtige Salicylaldehyd im Vergleich zum Salicin der Wirtspflanze.
2. Mögliche Verwertung der freiwerdenden Glucose als Nährstoffquelle (vgl. PASTEELS et al. 1983).

Prädation könnte sich so auswirken, daß sie bei den *M. 20-punctata*-Larven zu einem dichteabhängigen Anstieg der Sterblichkeit führt und dadurch zur Stabilisierung der Populationsdynamik dieses Blattkäfers beiträgt. Solche dichteabhängigen Räuber-Beute-Zyklen sind auch dann denkbar, wenn die Prädatoren während der Latenzphase einer Beute diese nicht beachten. Bei einer Dichtezunahme und leichten Verfügbarkeit einer Beute kann es bei Prädatoren aber zu einem Präferenzwechsel kommen. So wäre es denkbar, daß die möglicherweise wichtigsten Prädatoren der Blattkäfer-Larven, die insektivoren Vögel des Untersuchungsgebiets wie Kohlmeise, Blaumeise, Kleiber, Grasmücken, Laubsänger u. a. – diese wegen ihrer geringen Häufigkeit nicht beachtet und Schmetterlingsraupen bevorzugten, die sich synchron mit den Blattkäfer-Larven entwickeln und in den Jahren während der Latenzphase des Blattkäfers immer zahlreich waren. Zu den häufigsten Arten mit Frühjahrsentwicklung gehörten u. a. die Raupen des Kleinen Frostspanners (TOPP et al. 1991).

Die Massenvermehrung von *M. 20-punctata* könnte bei insektivoren Vögeln einen Präferenzwechsel auslösen, der dadurch hervorgerufen wird, daß spezielle Suchbilder für die nun dominierende Nahrung entwickelt werden. Um die Akzeptanz von *M. 20-punctata*-Larven als Nahrungsquelle für insektivore Vögel zu überprüfen, wurden Freiland – und Laboruntersuchungen durchgeführt (FLOREN 1989).

### 3.8.1 Freilanduntersuchungen

In den Baumweiden (*S. fragilis*, *S. alba* und *S. x rubens*), die einem Massenbefall des Blattkäfers ausgesetzt waren und jeweils mehrere tausend Larven enthielten, wurden Nistkästen ausgebracht, die von Kohlmeise (16 Paare), Blaumeise (6 Paare) und Kleiber (2 Paare) angenommen wurden. Mit Hilfe der Halsringmethode wurde dann überprüft, welche Insekten an die Nestlinge verfüttert wurden. Auf dem „Speisezettel“ standen niemals *M. 20-punctata*-Larven. Wie vor der Gradation von *M. 20-punctata* wurden eindeutig Schmetterlingsraupen bevorzugt (Tab. 6).

Tab. 6: Durchschnittliches Nahrungsspektrum (%) in der Nestlingsnahrung von Kohlmeise, Blaumeise und Kleiber bei Nestlingen aus Nistkästen, die in den von *M. 20-punctata* befallenen Baumweiden angebracht waren (Nestlinge: 193; Beutestücke 586). Larven von *M. 20-punctata* wurden nicht verfüttert (nach FLOREN 1989).

	%
Lepidoptera	66
Araneae	13
Diptera	5
Coleoptera	6
Hymenoptera	1
sonstige, Steinchen, Schnecken u. a.	9

### 3.8.2 Laboruntersuchungen:

Bei Nahrungswahlversuchen mit der Ameise *Myrmica rubra* konnten PASTEELS et al. (1986) zeigen, daß von Salicin und Salicylaldehyd eine repellente Wirkung ausgeht.

Ist das in den Wehrsekreten von *M. 20-punctata* enthaltene Sylicylaldehyd (Abb. 6) ebenfalls für die Meidreaktion der insektivoren Vögel entscheidend? Um diese Frage beantworten zu können, wurden mit gekäftigten Mönchsgrasmücken Nahrungswahlversuche durchgeführt, die den Vögeln erlaubten, zwischen einer attraktiven Beute (Mehlwürmern), den *M. -20-punctata*-Larven und solchen Mehlwürmern zu unterscheiden, die zusätzlich mit dem Drüsensekret der *Melasoma*-Larven eingerieben worden waren. In den Wahlversuchen entschieden sich die Mönchsgrasmücken eindeutig für die unbehandelten Mehlwürmer und mieden weitgehend sowohl die behandelten Mehlwürmer als auch die Blattkäferlarven ( $p < 0.01$ ). Pickten sie dennoch eine der weniger attraktiven Nahrung an, so verlängerte sich die Handlungszeit vom Fixieren der Beute bis zum Fressen von durchschnittlich 7 Sekunden auf 50 Sekunden. (Abb. 7). In mehreren im Tagesverlauf durchgeführten Nahrungswahlversuchen trat keine Gewöhnung für die zunächst abgelehnte Nahrung auf.

Darüber hinaus wurden Fraßversuche durchgeführt, bei denen den Mönchsgrasmücken Standardfutter (BAIRLEIN 1986) mit unterschiedlicher Konzentration von Salicylaldehyd angeboten wurde. Eine Konzentration von  $0.2 \mu\text{M}/\mu\text{l}$  verringerte die Nahrungsaufnahme der Vögel auf durchschnittlich 30 %, eine Salicylaldehyd-Konzentration von  $0.5 \mu\text{M}/\mu\text{l}$  führte schließlich bei allen Mönchsgrasmücken zur Verweigerung der Nahrungsaufnahme.

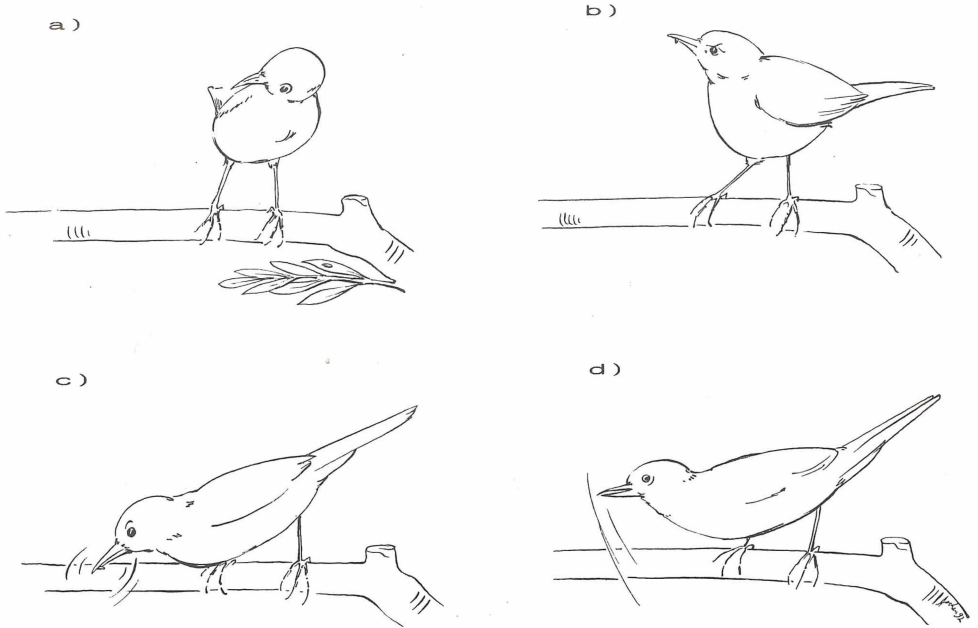


Abb. 7: Verhaltensmuster hungernder Mönchsgasmücken bei dem Nahrungsangebot von *Melasoma vigintipunctata*-Larven (gezeichnet nach Videoaufnahmen). Die Larven sind durch ihr Verteidigungsssekret (Salicylaldehyd) geschützt.

- a) Fixieren der Beute
- b) Aufnehmen der Beute
- c) Abstreifen der Beute an einem Ast
- d) Wegschleudern der Beute.

Da in den Verteidigungsdrüsen von *M. 20-punctata* nicht nur Salicylaldehyd, sondern auch Benzaldehyd vorhanden ist (PASTEELS et al. 1988), wurden entsprechende Versuche mit Benzaldehyd durchgeführt. Dieses löste bei den Vögeln entsprechende Verhaltensmuster aus.

Neben insektivoren Vögeln gibt es zahlreiche Insekten-Arten, die als potentielle Prädatoren die Populationsdichte von *M. 20-punctata* herabsenken könnten. Als wirksamer Prädatör wurde die Pentatomide *Troilus luridus* beobachtet. Sie kann mit ihrem Saugrüssel offenbar die Verteidigungsreaktion der Larven umgehen. Dies gelingt auch der Syrphiden-Larve *Parasyrphus nigrirarsis*, die *M. 20-punctata*-Larven erfolgreich an ihrer Ventralseite angreift, ohne daß diese irgendeine Verteidigungsreaktion erkennen lassen. Möglicherweise sind die Larven von *P. nigrirarsis* sogar auf Blattkäferlarven mit Frühjahrsentwicklung spezialisiert. Ende Mai bis Anfang Juni – zum Zeitpunkt der Verpuppung der *M. 20-punctata*-Larven – gingen alle Syrphiden-Larven (n=10) bei den Zuchtbedingungen 20 °C, LD 16/8 in eine obligatorische Larvaldiapause, die erst im darauffolgenden Frühjahr terminiert wurde. Verpuppung und Schlupf der Schwebfliegen erfolgten im April.

Populationsdichten der beobachteten räuberischen Insekten mögen mit der Gradation von *M. 20-punctata* ansteigen. Sie sind jedoch nicht in der Lage, während der Gradationsphase deutlich zur Dichteverminderung von *M. 20-punctata* beizutragen. Schätzungen ergaben, daß die Prädatoren höchstens 2–5 % der Population vernichten konnten (TOPP et al. 1989 b).



Als Parasitoide von *M. 20-punctata* waren die Erzwespe *Schizonotus sieboldi* (RATZBURG) und die Tachinide *Cleonice (Steinielle) callida* MEIGEN nicht selten. Die Populationsdichte beider Arten nahm mit der ihres gemeinsamen Wirtes zu. Jedoch gelang es keinem Parasitoiden, die Wirtsdichte von *M. 20-punctata* entscheidend zu verringern. So war der Anstieg in der Populationsdichte des Wirtes immer wesentlich größer als die Zunahme der Populationsdichte von Erzwespe oder Raupenfliege. Die gemeinsame Belegungsrate von beiden Parasitoiden lag in dem Zeitraum der Untersuchungen zwischen 4–8 %.

#### 4. Diskussion

„Die Abundanz einer Population wäre konstant, wenn jeder Zugang durch Geburt oder Einwanderung zur gleichen Zeit und in gleichem Ausmaß durch Abgang infolge von Tode oder Auswanderung ausgeglichen würde. Das ist nie der Fall“ (SCHWERDTFEGER 1968, p295).

Die Ursachen, die zu einer Abundanzveränderung führen, können von Art zu Art verschieden sein. BERRYMAN (1987) grenzt sieben verschiedene Hypothesen gegeneinander ab, die das Phänomen der Massenvermehrung beschreiben. Aber keine dieser Hypothesen dürfte allein die azyklische Abundanzdynamik von *M. 20-punctata* erklären. Mehrere Parameter wirken möglicherweise gemeinsam.

Als Ursache für die Dichtezunahme von *M. 20-punctata* werden folgende Hypothesen aufgestellt:

(H<sub>1</sub>) Einwanderung von Individuen mit spezifischen genetischen Eigenschaften

Die Fekundität der Weibchen erwies sich bei gleichem Nahrungsangebot als sehr variabel. Dies galt für alle getesteten Wirtspflanzen-Arten und auch für die verschiedenen *S. fragilis*-Individuen (Tab. 1). Wurde *S. viminalis* als einzige Nahrung angeboten, kamen 2 von 12 Weibchen nicht zur Eiablage. Im Hinblick auf die Eigenschaft Fekundität dürfte ein Polymorphismus vorliegen.

Aber auch Konzentration und Zusammensetzung der sekundären Pflanzeninhaltsstoffe sind zwischen den Individuen derselben Wirtspflanzen-Art und bei derselben Wirtspflanze in aufeinanderfolgenden Jahren verschieden.

Die Individuen von *M. 20-punctata* reagierten auf die quantitativen und qualitativen Veränderungen ihrer Nahrungsressource. Dies wurde bei der trophischen Interaktion zwischen den Wirtspflanzen und den Blattkäfern erkennbar (TOPP et al. 1989 a, 1989 b), ist aber auch bei der Reproduktionsrate der Weibchen nachweisbar. So stieg die Fekundität mit der Konzentration von Salicin an (Tab. 5). Fütterungsversuche mit Pflanzenextrakten lassen darüber hinaus unterschiedliche Adaptationen von Larve und Imago erkennen.

(H<sub>2</sub>) Verhaltensmuster der Weibchen

Im Verhaltensmuster bei der Auswahl präferierter Wirtspflanzen erwiesen sich die Individuen als polymorph (Kap. 3.2). Zuwachsraten in der Populationsdichte dürften sich erhöhen, sobald Übereinstimmungen bei der Nahrungspräferenz, Präferenz für die Eiablage und eine optimale Larvalentwicklung auf einer Wirtspflanze ausgebildet sind. Diese Voraussetzungen sind nicht unbedingt gegeben (WIKLUND 1975), wie auch die vorliegenden

Untersuchungen zur Nahrungspräferenz (Kap. 3.2), Fekundität (Kap. 3.3) und die Versuche mit den experimentell veränderten Konzentrationen der Pflanzeninhaltsstoffe zeigten (Kap. 3.7).

### (H<sub>3</sub>) Synchronisation mit der Entwicklung der Wirtspflanzen

Massenvermehrungen können das Ergebnis besonderer Phänologien sein und durch phänotypische Plastizität hervorgerufen werden. So bilden die Synchronisation von Knospenaustrieb und Larvalschlupf eine wichtige Voraussetzung für eine optimale Populationsentwicklung beim Kleinen Frostspanner (VARLEY et al. 1973, TOPP et al. 1991).

Fällt bei *M. 20-punctata* die Dispersionsphase aus dem Winterquartier in eine Zeit, in der die ersten Frühlingsblätter von *S. fragilis* ihre volle Länge erreicht haben, so dürfte ein größerer Anteil der Imagines diese Weide zum Reifungsfraß aufsuchen als zu einem Zeitpunkt, wenn die Blätter noch nicht voll entfaltet sind.

### (H<sub>4</sub>) Wetter

Die unmittelbare Bedeutung der Witterungseinflüsse auf die Entwicklung von *M. 20-punctata* sowie der indirekte Einfluß des Wetters über die Reaktion der Wirtspflanze auf *M. 20-punctata* entziehen sich unserer Erkenntnis.

Trockene Jahre scheinen die Überlebensrate von *M. 20-punctata* zu erhöhen (SCHWENKE 1974). Da Zusammensetzung und Konzentration der allelochemischen Stoffe nicht nur von Standorteigenschaften und Streßbedingungen der Wirtspflanzen beeinflußt werden, sondern diese sich ebenfalls mit dem Jahresgang ändern (Abb. 5), dürften die Witterungsbedingungen auch indirekt den Entwicklungserfolg von *M. 20-punctata* beeinflussen.

Die höchste Zuwachsrate sollte bei hohen Frühjahrstemperaturen zu erwarten sein. Denn nur Larven, die sich relativ frühzeitig im Jahresgang entwickeln, haben eine gute Überlebenschance und erreichen als Imago ein hohes Lebendgewicht (Tab. 4).

Als Ursache für den Zusammenbruch der Populationen wird angenommen:

### (H<sub>5</sub>) Veränderung der allelochemischen Inhaltsstoffe

Für den Zusammenbruch der beobachteten Populationen werden Veränderungen in Konzentration und Zusammensetzung der sekundären Pflanzeninhaltsstoffe als Reaktion auf den Fraßschaden verantwortlich gemacht. Verteidigungsreaktionen von Pflanzen gegenüber Herbivorenfraß sind mehrfach dargestellt worden (WRATTEN et al. 1984).

So konnte z. B. bei der Silberweide *S. alba* die Entwicklung einer erhöhten Resistenz nach einem Fraßschaden durch *Plagiodera versicolora* festgestellt werden (RAUPP et al. 1984). Die erhöhte Resistenz wird wahrscheinlich durch Flavonoide hervorgerufen (BAAK et al. 1989), wie starker Fraßschaden von Raupen des Mondvogels, *Phalera bucephala*, an derselben Wirtspflanze zeigte. Auch die Laborserien mit *M. 20-punctata* auf *Salix fragilis* weisen auf eine solche Verteidigungsreaktion hin (Kap. 3.7).

Die Applikation des Extraktes aus Hochsommer-Blättern von *Salix fragilis* „Swist“ verursachte eine signifikante Entwicklungsverzögerung und Mortalitätszunahme der Larven. Im Gegensatz zu den anderen Extrakten, die keine toxischen Effekte hervorriefen, zeichnete sich der Extrakt „Swist“ durch einen hohen Gehalt an zwei nicht identifizierten Flavonoiden aus (Abb. 4, „Fl 4“). BARBOSA (1988) konnte die toxische Wirkung des Flavonoids Rutin nachweisen.

Andererseits hatten die Extrakte der Bruchweiden „Refrath“ und „Ahr“ einen toxischen Effekt auf die Imagines. Diese Extrakte enthielten das nicht identifizierte Phenolglycosid „PG 2“ (Abb. 4) in höherer Konzentration als der Extrakt „Swist“. Da diese beiden Bäume

seit Jahren einem starken Herbivorendruck ausgesetzt sind, könnte auch das mit „PG 2“ bezeichnete Phenolglycosid von der Pflanze zur Verteidigung eingesetzt werden.

Nach Zuchtergebnissen mit dem Schwalbenschwanz *Papilio glaucus* erniedrigen besonders die Phenolglycoside Salicortin und Tremulacin, wenn sie gemeinsam dargeboten werden, die Überlebenschance und die Wachstumsrate der Raupen (LINDROTH et al. 1988). Salicortin erwies sich auch bei dem Weidenblattkäfer *Phratora vulgatissima* als besonders toxisch (KELLY et al. 1991).

Da der chemischen Verteidigung von Imago und Larve von *M. 20-punctata* verschiedene Substanzen zugrunde liegen (PASTEELS et al. 1988), verwundert es nicht, daß auch die untersuchten Inhaltsstoffe einen unterschiedlichen Einfluß auf den Entwicklungserfolg von Larve und Imago ausüben.

#### (H<sub>6</sub>) Konkurrenz, Feinde

Neben den Pflanzeninhaltsstoffen hatten alle weiteren Parameter, die bei dem beobachteten Populationsanstieg von *M. 20-punctata* von Bedeutung gewesen sein könnten, für den Zusammenbruch der Populationen dieses Blattkäfers nur eine untergeordnete Bedeutung. Auch war kein Einfluß irgendwelcher intra- oder interspezifischen Konkurrenz bei den Larven erkennbar. Natürliche Feinde wirkten sich für die Abnahme in der Populationsdichte nicht entscheidend aus. Hieran hatte die effektive Verteidigung der Larven mit Salicylaldehyd (+ Benzaldehyd), das aus dem Salicin der Wirtspflanzen gebildet wird, einen besonderen Anteil (Kap. 3.8).

## Zusammenfassung

Der Entwicklungszyklus von *M. 20-punctata* ist univoltin mit einer prä-imaginalen Entwicklung von April bis Juni. Im Juli suchen die Imagines der neuen Generation ihr Winterlager auf. Die Imagines präferieren als Wirtspflanze die Bruchweide, *S. fragilis* und können sogar zwischen den verschiedenen *S. fragilis*-Individuen unterscheiden. Für die Wirtspflanzenwahl sind wahrscheinlich ein hoher Zuckergehalt und ein geringer Gehalt an kondensierten Tanninen entscheidend. Die Fekundität ist auf *S. fragilis* am größten und wird durch das Phenolglycosid Salicin erhöht. Die Mortalität der Imagines wird möglicherweise durch ein nicht identifiziertes Phenolglycosid „PG 2“, die der Larven durch Flavonoide „Fl 4“ erhöht. – Während der Dispersionphase im April wurde die optimale Wirtspflanze nicht immer erkannt. Dies konnte auf eine fehlende Synchronisation zwischen Herbivoren und Wirtspflanze, aber auch auf einem Polymorphismus bei Nahrungswahl und Eiablage innerhalb der untersuchten Population zurückgeführt werden.

Der Beginn einer Massenvermehrung ist wahrscheinlich durch verschiedene Ursachen bedingt.

1. Einwanderung von Individuen mit spezifischen genetischen Eigenschaften, die eine erfolgreiche Entwicklung auf *S. fragilis* ermöglichen, oder qualitative und quantitative Veränderungen der sekundären Pflanzeninhaltsstoffe bei den Wirtspflanzen.
2. Übereinstimmung von drei unabhängigen Variablen, die eine maximale Zuwachsrate ermöglichen, wie: Nahrungspräferenz, Präferenz für die Eiablage und Überlebensrate der Larven.

3. Synchronisation des Dispersionsfluges im Frühjahr mit der Entwicklung der Wirtspflanze *S. fragilis*. Dieser Zeitpunkt ist erreicht, sobald die Blattspreite der zuerst ausgetriebenen Blätter voll entwickelt ist.
4. Hohe Temperaturen im Frühjahr (im Untersuchungsgebiet Ende April bis Anfang Mai), die eine hohe Reproduktionsrate ermöglichen. – Larven aus später abgelegten Eiern haben u. a. wegen der sich im Jahresgang verschlechternden Nahrungsqualität eine geringe Überlebenschance.

Der Zusammenbruch der Populationen erfolgt möglicherweise durch Veränderungen der allelochemischen Inhaltsstoffe in den Wirtspflanzen. Diese scheinen nach erhöhtem Fraßschaden gebildet zu werden. Prädatoren und Parasitoide konnten Dichteveränderungen in der Population von *M. vigintipunctata* kaum beeinflussen. Vor insektivoren Vögeln sind die Larven durch ihr Verteidigungssekret (Salicylaldehyd + Benzaldehyd) geschützt.

## Danksagung

Prof. Dr. H. Thieme und PD Dr. B. Meier stellten uns freundlicherweise Referenzsubstanzen zur Verfügung. Dr. B. Herting determinierte die Tachinidae, Dr. H. J. Hoffmann die Pentatomidae, Dr. S. Vidal die Chalcididae und Syrphidae. Herr J. Jakobi fertigte einige Zeichnungen an. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

## Literatur

- BAAK, S. (1989): Musteränderungen sekundärer Inhaltsstoffe in Blättern von *Salix alba*, *Salix alba* subsp. *vitellina* und *Salix fragilis* und der Einfluß auf die Larvalentwicklung von *Phalera bucephala*. Dipl.-Arbeit, Univ. Köln.
- BAAK, S., KIRSTEN, K., TOPP, W., WEISSENBÖCK, G. & WRAY V. (1989): Flavonoid glycosides and condensed tannins in *Salix alba* leaves: Inhibitory effects on the development of *Phalera bucephala* (Notodontidae) larvae. *Planta medica* (37th Annual Congress), 99–100.
- BAIRLEIN, F. (1986): Ein standardisiertes Futter für Ernährungsuntersuchungen an omnivoren Kleinvögeln. *J. Orn.* 127, 338–340.
- BARBOSA, P. (1988): Natural enemies and herbivore-plant interactions: Influence of plant allelochemicals and host specificity. In: BARBOSA, P. & D. LETOURNEAU (eds.). *Novel aspects of insect-plant interactions*. Wiley & Sons, New York, pp. 201–229.
- BELL, D. (1992): Einfluß sekundärer Pflanzeninhaltsstoffe auf die Entwicklung von Weidenblattkäfern. Dipl.-Arbeit, Univ. Köln.
- BARNAYS, E. A. & CHAPMAN R. F. (1977): Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.* 2, 1–18.
- BERRYMAN, A. A. (1987): The theory and classification of outbreaks. In: BARBOSA, P. & J. C. SCHULTZ (eds.). *Insect outbreaks*. Academic Press, San Diego, pp 3–30.
- CRAWLEY, M. J. (1983): Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. *Studies in Ecology*. Vol. 10. Blackwell, Oxford.
- FLOREN, A. (1989): Nahrungsökologische Untersuchungen bei einem Massenaufreten des Weidenblattkäfers *Melasoma vigintipunctata* (SCOP.). Dipl.-Arbeit, Univ. Köln.
- JULKUNEN-TIITTO, R. (1989): Distribution of certain phenolics in *Salix* species (Salicaceae). *Univ. of Joensuu Publ. in Sciences* No. 15.
- KELLY, M T. & CURRY J. P. (1991): The influence of phenolic compounds on the suitability of three *Salix* species as hosts for the willow beetle *Phratora vulgatissima*. *Entomol. exp. appl.* 61, 25–32.

- KIRSTEN, K. & TOPP W. (1991): Acceptance of willow-species for the development of the winter moth, *Operophtera brumata* (Lep. Geometridae). J. Appl. Ent. 111, 457–468.
- LINDROTH, R. L., SCRIBER, J. M. & HSIA M. T. S. (1988): Chemical ecology of the tiger swallowtail: Mediation of host use by phenolic glycosides. Ecology 69, 814–822.
- MATSUDA, K. & MATSUO, H. (1985): A flavonoid, Luteolin-7-glucoside, as well as salicin and populin, stimulating the feeding of leaf beetles attacking saliceous plants. App. Ent. Zool. 20, 305–313.
- MEIER, B. (1988): Analytik, chromatographisches Verhalten und potentielle Wirksamkeit der Inhaltsstoffe salicylhaltiger Arzneipflanzen Mitteleuropas, Habil.-Schr., ETH Zürich.
- OHMART, C. P., STEWART, L. G. & THOMAS J. R. (1985): Effects of nitrogen concentration of *Eucalyptus blakelyi* foliage on the fecundity of *Paropsis atomaria* (Coleoptera: Chrysomelidae). Oecologia 68, 41–44.
- PALMER, O. J. (1985): Life-history consequences of body-size variation in the milkweed leaf beetle, *Labidomera clivicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). Ann. Entomol. Soc. Am 78, 603–608.
- PASTEELS, J. M., BREAKMAN, J. C. & DALOZE D. (1988): Chemical defense in Chrysomelidae. In: JOLIVET, P., PETITPIERRE, E. & HSIAO T. H. (eds) Biology of Chrysomelidae. Kluwer Acad. Publ., pp 233–252.
- PASTEELS, J. M., DALOZE, D. & ROWELL-RAHIER M. (1986): Chemical defence in chrysomelid eggs and neonate larvae. Physiol. Entomol. 11, 29–37.
- PASTEELS, J. M., ROWELL-RAHIER, M., BREAKMAN, J. C. & DUPONT, A. (1983): Salicin from host plant as precursor of salicylaldehyde in defensive secretion of Chrysomelinae larvae. Physiol. Entomol. 8, 307–314.
- RAUPP, M. J. & DENNO, R. F. (1984): The suitability of damaged willow leaves as food for the leaf beetle, *Plagioderma versicolora*. Ecol. Entomol. 9, 443–448.
- ROWELL-RAHIER, M. (1984): The presence or absence of phenolglycosides in *Salix* (Salicaceae) leaves and the level of dietary specialisation of some of their herbivorous insects. Oecologia 62, 26–30.
- SCHWENKE, W. (ed.) (1974): Die Forstschädlinge Europas. Bd. 2: Käfer. Parey Verlag, Hamburg.
- SCHWERDTFEGER, F. (1968): Demökologie. Parey Verlag, Hamburg.
- SCRIBER, J. M. & SLANSKY F., Jr. (1981): The nutritional ecology of immature insects. Annu. Rev. Entomol. 26, 183–211.
- SHAO, Y. (1991): Phytochemischer Atlas der Schweizer Weiden. Diss., ETH Zürich.
- TABASHNIK, B. E. & SLANSKY J., Jr. (1987): Nutritional ecology of forb foliage-chewing insects. In: SLANSKY, F. Jr. & RODRIGUEZ (eds.) Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. Wiley & Sons, New York, pp 71–103.
- TAHVANAINEN, J., JULKUNEN-TIITTO, R. & KETTUNEN J. (1985): Phenolic glycosides govern the food selection pattern of willow feeding leaf beetles. Oecologia 67, 52–56.
- TOPP, W. & BERACZ, P. (1989 a): Effect of host plant and changing seasonal development on consumption rates, utilization efficiencies and survival of *Melasoma 20-punctata* (SCOP.) (Col. Chrysomelidae). J. Appl. Ent. 107, 261–274.
- TOPP, W., BERACZ, P. & ZIMMERMANN, K. (1989 b): Distribution pattern, fecundity, development and survival of *Melasoma vigintipunctata* (SCOP.) (Coleoptera: Chrysomelidae). Entomography 6, 355–371.
- TOPP, W. & KIRSTEN, K. (1991): Synchronisation of pre-imaginal development and reproductive success in the winter moth, *Operophtera brumata* L. J. Appl. Ent. 111, 137–146.
- VARLEY, G. C., GRADWELL, G. R. & HASSELL, M. P. (1973): Insect population ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- WALDBAUER, G. P. (1968): The consumption and utilization of food by insects. Adv. Insect. Physiol. 5, 229–288.
- WIKLUND, C. (1975): The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. Oecologia 18, 185–197.
- WRATTEN, S. D., EDWARDS P. J. & DUNN, I. (1984): Wound-induced changes in the palatability of *Betula pubescens* and *B. pendula*. Oecologia 61, 372–375.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. W. Topp und Dipl.-Biol. D. Bell  
 Zoologisches Institut, Physiologische Ökologie der Universität zu Köln  
 Weyertal 119, 5000 Köln 41

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Faunistisch-Ökologische Mitteilungen](#)

Jahr/Year: 1988-1990

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Topp Werner

Artikel/Article: [Melasoma vigintipunctata \(Scop.\) - ein Weidenblattkafer mit Massenvermehrung 267-286](#)