

Zur Regulation phytophager Insektenpopulationen in Hecken

Gerhard Bauer

A. Einleitung

In natürlichen Ökosystemen konnten die einzelnen Organismengruppen während langer Zeiträume im Zuge der Coevolution ihre Wechselbeziehungen aufeinander abstimmen (ZWÖLFER 1978). So entstanden Artensysteme, die zur Selbstregulation befähigt sind. Dieser Prozeß kann zu erhöhter ökologischer Stabilität führen: Die Dichten der einzelnen Arten schwanken mehr oder weniger stark um einen Mittelwert, von außen kommende Störungen werden ausgeglichen, katastrophale Ereignisse wie Massenvermehrungen oder Aussterben von Arten werden weitgehend vermieden.

Für das Ökosystem Hecke sind trotz des relativ naturnahen Charakters hochentwickelte Regulationsmechanismen und ein hohes Maß an Stabilität durchaus nicht selbstverständlich, ja sogar unwahrscheinlich:

a. Historisch gesehen sind Hecken relativ junge, vom Menschen geschaffene Systeme.

b. Die Heckenfauna ist nicht einheitlichen Ursprungs, sondern besteht aus Elementen des Waldes und offener Biotope (Tischler 1948).

c. Durch Pflegemaßnahmen werden Hecken daran gehindert, in einen stabilen Endzustand überzugehen.

d. Als ganz extreme Saumbiotope unterliegen Hecken einem ständig wechselnden Einfluß von außen.

Dennoch gibt es Anzeichen dafür, daß die Selbstregulationsfähigkeit in Hecken relativ hoch entwickelt ist:

a. ROTTER und KNEITZ (1977) weisen darauf hin, »daß die Heckenfauna keine zufällige Ansammlung der verschiedenen ökologischen Elemente ist, sondern daß sich hier eine besondere, eigenständige Biozönose herausgebildet hat«.

b. POLLARD, HOOPER u. MOORE (1977) stellen fest, daß trotz der großen Artenzahl von Schmetterlingsraupen in Hecken nur sehr selten eine Art so häufig wird, daß sie ihre Futterpflanze schädigt. Es müssen also Mechanismen vorhanden sein, welche die Populationsdichten unterhalb der Schadensschwelle stabilisieren.

Eng an die Frage der Stabilität gekoppelt sind Fragen aus dem angewandten Bereich:

a. Sehr viele Tierarten können in den permanent wechselnden Agroökosystemen der Kulturlandschaft nicht existieren. Sie benötigen zumindest Inseln höherer Stabilität.

b. Ökologische Ausgleichsprozesse sind vor allem von Systemen zu erwarten, die in sich stabil sind. In diesem Zusammenhang wird von verschiedenen Autoren auf die Produktion von Nutzarthropoden in Hecken hingewiesen. Dabei stellt sich aber die Frage, ob im Heckenökosystem von Jahr zu Jahr eine voraussagbare Anzahl von Nützlingen, etwa parasitischer Hymenopteren, pro Heckenfläche produziert wird oder ob populationsdynamische Prozesse derartig hohe Dichteschwankungen bedingen, daß keine generelle Voraussagbarkeit hinsichtlich der Produk-

tion von Nutzarthropoden möglich ist. Zur Beantwortung dieser Frage muß man die Populationsökologie sowohl des Phytophagen wie des Entomophagen kennen.

In diesem Vortrag werde ich mich auf vier phytophage Insektenarten beschränken und an deren Beispiel das Ausmaß der Stabilität und die Ursachen, die ihr zugrunde liegen, aufzeigen.

B. Die untersuchten Phytophagen

Die hier behandelten Arten sind die beiden Wickler *Pardia tripunctana* Schiff. und *Notocelia roborana* Den. & Schiff., der Frostspanner *Operophtera brumata* L. und die Hagebuttenfliege *Rhagoletis alternata* (Fallen).

Die beiden Wickler und die Hagebuttenfliege sind als Larven ausschließlich auf Rosenarten spezialisiert. Die Larven des Generalisten Frostspanner fressen auf vielen Laubholzarten.

Die Larven der drei Schmetterlingsarten treten im Frühjahr auf und fressen Knospen bzw. Blätter, die der Hagebuttenfliege sind im Herbst in Hagebutten zu finden, wo sie im Hypanthium fressen.

Alle Arten verpuppen sich im Boden. Die Puppenruhe dauert bei den Wicklern 1–2 Monate, beim Frostspanner ca. 5, bei der Hagebuttenfliege ca. 9 Monate.

C. Populationsdichte und Stabilität

Von den vier Phytophagenarten kommen die beiden Wickler an absolut allen Rosenstandorten vor,

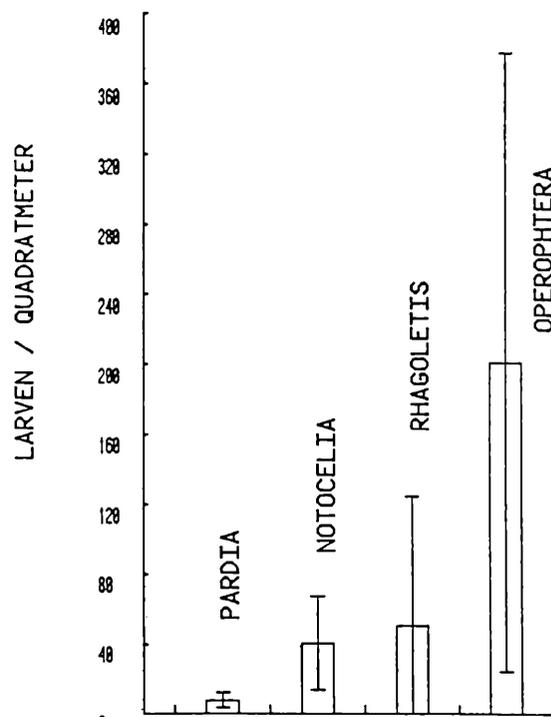


Abbildung 1

Durchschnittliche Larvendichten und Dichteschwankungen (Standardabweichung) der vier Phytophagenarten.

aber immer nur in geringen Dichten. Dichteunterschiede zwischen Standorten oder Generationen sind relativ gering, die durchschnittlichen Dichteschwankungen betragen etwa 60 % des Mittelwerts (Abb. 1). Dagegen sind die Dichten der Hagebuttenfliege und des Frostspanners ausgesprochen instabil. Die mittlere Larvendichte der Hagebuttenfliege ist zwar in etwa die gleiche wie die von *Notocelia*, die Standardabweichung beträgt aber mehr als 100 % des Mittelwerts, d. h. ein lokales Aussterben von Populationen ist durchaus nicht selten und wurde auch im Untersuchungszeitraum mehrmals beobachtet.

Hohe Larvendichten erreicht der Frostspanner, die Dichteschwankungen sind allerdings beträchtlich, sie betragen 90 % des Mittelwerts.

Ein wichtiger Aspekt der Stabilität ist die Frage, wieviel Prozent der vorhandenen Ressource von einer Art genutzt wird. *Pardia* und *Notocelia* nutzen lediglich 10 % der vorhandenen Nahrung, der Frostspanner nutzt im Schnitt 30 %, schwankt aber so stark, daß auch Kahlfraß beobachtet wurde (Abb. 2).

Ungewöhnlich hoch liegt die Ressourcennutzung bei der Hagebuttenfliege. Die Dichte der Eilarven liegt im Durchschnitt doppelt so hoch als sich Larven in den vorhandenen Hagebutten ernähren könnten (Abb. 2).

Diese Befunde legen nun den Schluß nahe, daß offenbar die Regulationsmechanismen im Ökosystem Hecke nicht in der Lage sind, den Frostspanner und die Hagebuttenfliege unter Kontrolle zu halten. Beide Arten verhalten sich scheinbar wie Kulturschädlinge, deren Populationsdynamik durch Massenvermehrungen und katastrophale Zusammenbrüche gekennzeichnet ist.

Man käme daher leicht zur Auffassung, daß, aus den eingangs genannten Gründen, Hecken doch relativ instabile Systeme darstellen, in denen ähnlich wie in künstlichen Monokulturen keine Regulationsmecha-

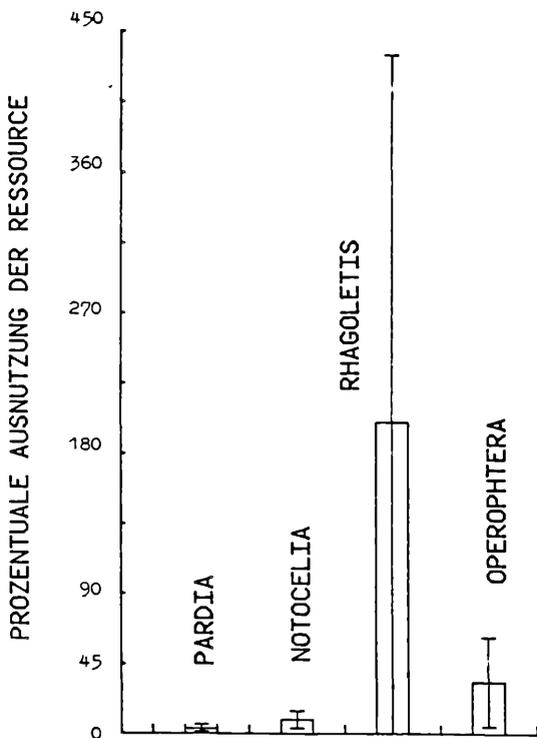


Abbildung 2

Durchschnittliche Ressourcennutzung (mit Standardabweichung) der vier Phytophagen.

nismen mehr für viele Phytophagenarten vorhanden sind.

Daß dieser Schluß falsch ist, werden die weiteren Ausführungen zeigen.

D. Populationsökologie

a. Methodik

Die Populationsökologie befaßt sich mit den Faktoren, die auf die Populationsdichte einwirken, z. B. Mortalitätsfaktoren. Insbesondere ist wichtig, wie Mortalitätsfaktoren auf unterschiedliche Dichten reagieren.

Man nennt einen Mortalitätsfaktor dichteunabhängig, wenn er nicht von der jeweiligen Dichte beeinflußt wird.

Positiv dichteabhängig ist ein Mortalitätsfaktor, dessen Wirkung mit zunehmender Populationsdichte wächst. Ihm kommt regulatorische Funktion zu, da er bei zunehmender Populationsdichte einen überproportional hohen Anteil der Population vernichtet und diese somit wieder auf ein niederes Niveau heruntersetzt.

Bei der Aufklärung populationsdynamischer Prozesse kann man so vorgehen, daß man in möglichst vielen Populationen die stadienspezifischen Mortalitätsfaktoren mißt. Man zerlegt dabei den Entwicklungszyklus der betreffenden Art in verschiedene Stadien und bestimmt deren Mortalität.

Eine einfache Methode, die Beziehung des Mortalitätsfaktors zur Populationsdichte zu prüfen, beruht auf einer Korrelationsanalyse (MORRIS 1963, SOLOMON 1964).

Für jede Population wird auf der Abszisse die Ausgangsdichte des Stadiums abgetragen. Auf der Ordinate trägt man die Dichte ab, die nach Durchlaufen des Stadiums noch übrig ist (Abb. 3).

Jeder Punkt im Koordinatensystem repräsentiert also eine Population, für welche die Überlebensrate des betreffenden Stadiums gemessen wurde.

Bei doppelt-logarithmischer Darstellung liegen die Punkte mehr oder weniger auf einer Geraden.

Unterliegt das Stadium keiner Mortalität, so ist Ausgangsdichte gleich Enddichte; die Regressionsgerade ist identisch mit der Geraden $y = x$.

Liegt ein dichteunabhängiger Mortalitätsfaktor vor, so stirbt in jeder Population etwa der gleiche Anteil; die Regressionsgeraden ist parallel zur Geraden $y = x$ nach unten verschoben, ihre Steigung b ist 1.

Im Fall eines positiv dichteabhängigen Mortalitätsfaktors stirbt mit zunehmender Ausgangsdichte ein größer werdender Anteil der Population. Die Steigung b der Regressionsgerade ist kleiner als 1. Je kleiner die Steigung, desto stärker nimmt die Mortalität mit zunehmender Dichte zu. Ist die Regressionsgerade parallel zur Abszisse, also $b = 0$, so nennt man den Mortalitätsfaktor exakt kompensierend. Die Dichte der überlebenden Individuen ist immer gleich. Populationen unterschiedlicher Dichte werden so auf das gleiche Niveau eingeregelt.

b. Stadienspezifische Mortalitätsfaktoren

1. *Pardia tripunctana*, *Notocelia roborana*

Der Entwicklungszyklus der beiden Wickler wurde in vier Stadien zerlegt: Eistadium, Junglarvenstadium, Altlarvenstadium, Puppen- und Imaginalstadium.

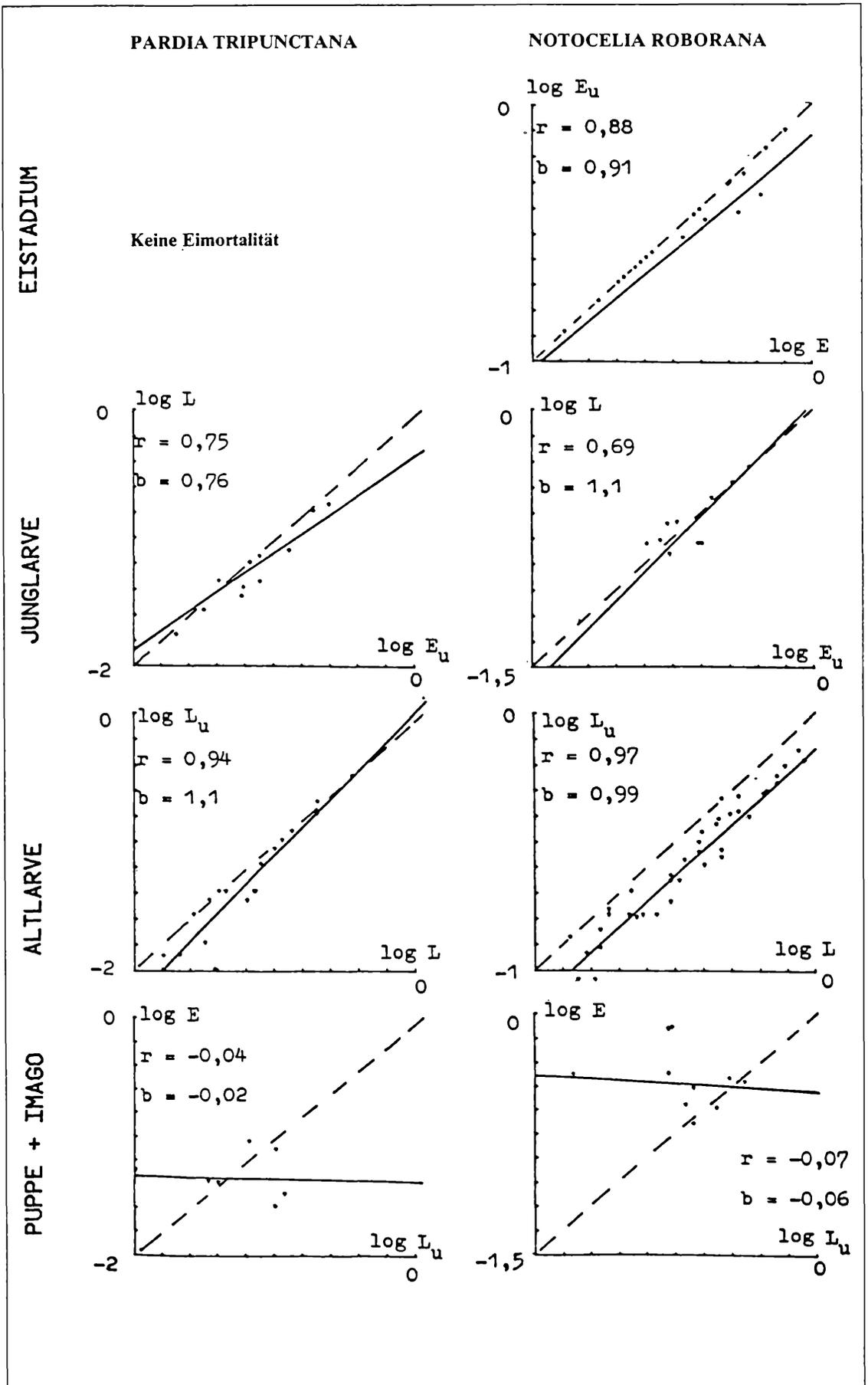


Abbildung 3

Dichteabhängigkeit der Überlebensraten verschiedener Entwicklungsstadien von *Pardia tripunctana* und *Notoecia roborana*. E = Eidichte, E_u = Dichte unparasitierter Eier, L = Larvendichte, L_u = Dichte unparasitierter Larven.

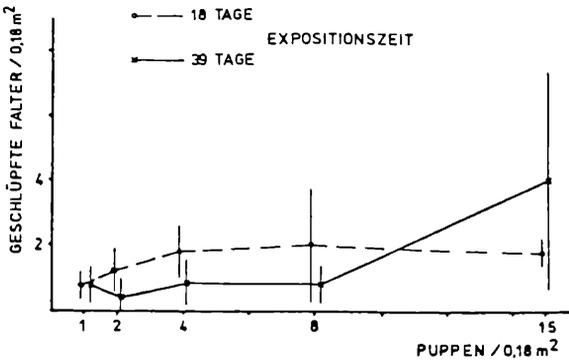


Abbildung 4

Die Anzahl schlüpfender *Notocelia*-Falter in Abhängigkeit von der Puppendichte.

Das Eistadium unterliegt bei *Notocelia* einer dichteunabhängigen Mortalität durch den Eiparasiten *Trichogramma* sp.

Im Junglarvenstadium ist bei beiden Wicklern keine Mortalität vorhanden.

Die Mortalität der Altlarven, verursacht durch Schlupfwespen, ist in beiden Fällen dichteunabhängig.

Die Falterdichte beider Arten ist sehr gering und kann deshalb nicht hinreichend genau erfaßt werden. Es werden deshalb zunächst Puppen- und Imaginalstadium zusammengefaßt und versucht, aus den zur Verpuppung gelangenden Larvendichten, also den Dichten unparasitierter Larven (=L_u) und den darauffolgenden Eidichten der nächsten Generation (=E), auf die Gesamt mortalität der dazwischenliegenden Stadien zu schließen. Die Regression von log E auf log L_u zeigt, daß die Eidichte von der Dichte der zur Verpuppung gelangenden Larven unabhängig ist. Die Regulation der Populationsdichten erfolgt also irgendwo zwischen Beginn der Puppenphase und Ende des Imaginalstadiums.

Ein Versuch zur Mortalität der Puppen durch Räu-

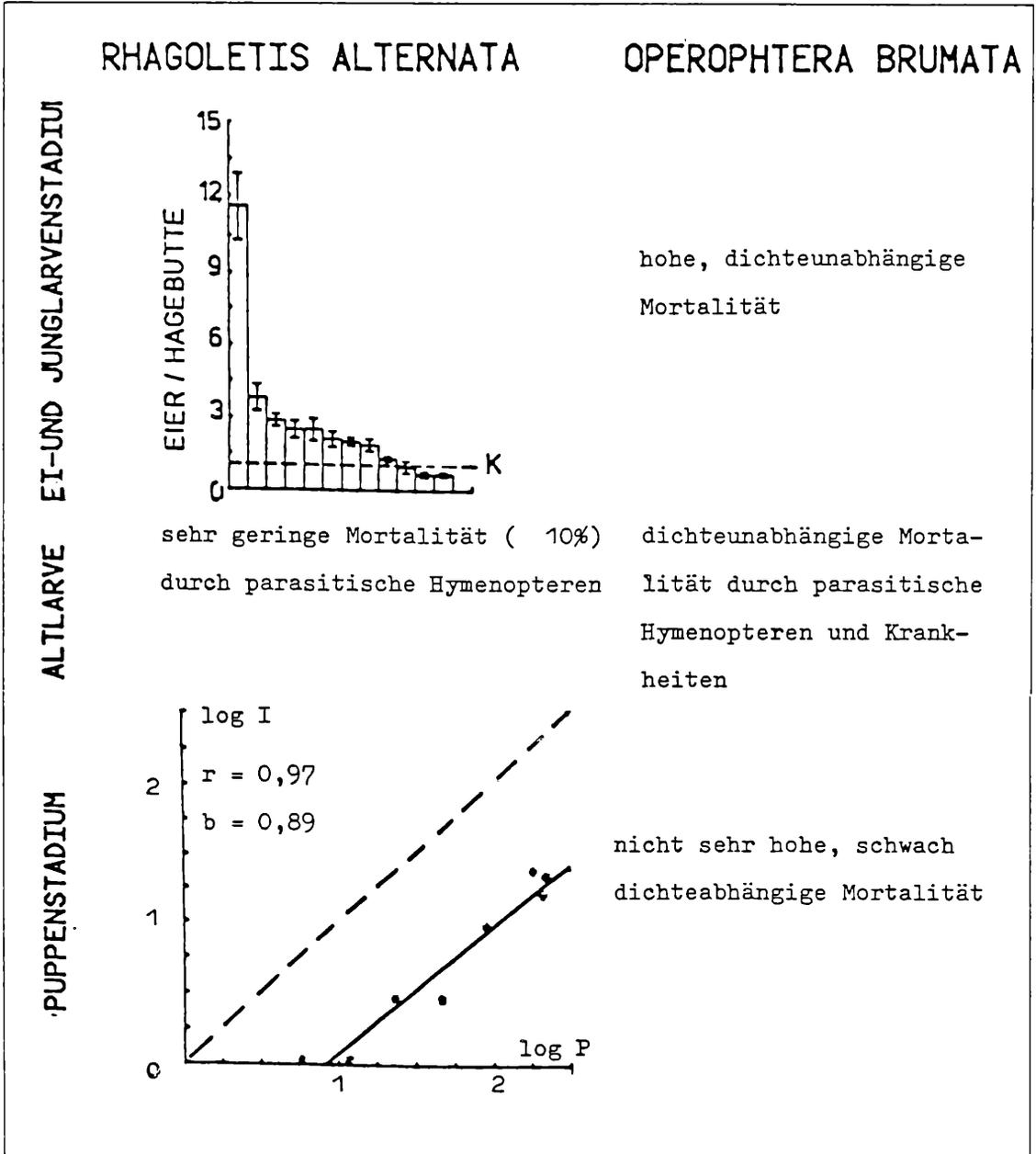


Abbildung 5

Mortalitätsfaktoren für verschiedene Stadien der Hagebuttenfliege (*Rhagoletis alternata*) und des Frostspanners (*Operophtera brumata*)
 K = Tragfähigkeit der Umwelt, I = Fliegendichte, P = Puppendichte

ber der oberen Bodenschicht weist die Puppenmortalität als exakt kompensierenden Mortalitätsfaktor aus (Abb. 4). Damit kommt ihr die entscheidende Rolle bei der Regulation der Wicklerpopulationen zu.

2. Frostspanner (*Operophtera brumata*)

Die Populationsökologie des Frostspanners ist sehr gut bekannt und wurde deshalb von mir nicht untersucht. Ich beziehe mich hier auf VARLEY, GRADWELL und HASSELL (1973).

Nach diesen Autoren ist ein hoher, dichteunabhängiger Mortalitätsfaktor im Eilarvenstadium dichtebestimmend. Dieser Mortalitätsfaktor ist auf Schwierigkeiten bei der Synchronisation des Schlupftermins mit dem Öffnen der Blattknospen zurückzuführen. Diejenigen Eilarven, die vor dem Öffnen der Blattknospen schlüpfen, verhungern.

Einziger Regelmechanismus ist die Puppenmortalität im Bodenbereich. Allerdings ist die Mortalitätsrate nicht sehr hoch und zeigt lediglich eine schwache Dichteabhängigkeit (Abb. 5).

3. Hagebuttenfliege (*Rhagoletis alternata*)

Erfaßt wurden die Mortalitätsraten im Ei- und Junglarvenstadium sowie im Puppenstadium (Abb. 5).

In der Regel kann sich nur eine Larve pro Hagebutte entwickeln. Da häufig Hagebutten mit mehreren Eiern belegt werden, unterliegen die Eilarven in solchen Fällen einer positiv dichteabhängigen Mortalität durch intraspezifische Konkurrenz.

Wie ein Vergleich zwischen Puppendichte (=P) und darauffolgender Fliegendichte (=I) zeigt, ist die Puppenmortalität dichteunabhängig. Die Mortalitätsrate ist sehr hoch: im Durchschnitt sterben 93 % der Puppen.

E. Die Populationsökologie des Phytophagen unter Berücksichtigung der Beziehung »Pflanze – Insekt«

Die bisherigen Ergebnisse erklären zwar zum Teil Dichten und Dichteschwankungen der Phytophagenarten, lassen aber noch keine Aussage darüber zu, ob und inwieweit bestimmte Regelmechanismen gestört sind, ob also die beobachtete Instabilität von Frostspanner und Hagebuttenfliege auf ein gestörtes Ökosystem »Hecke« hindeutet.

Wenn dies der Fall wäre, sollte es in der Beziehung »Pflanze – Insekt« am deutlichsten zum Ausdruck kommen. Die im Laufe der Coevolution beider Partner aufeinander abgestimmte Beziehung wäre dann gestört, was für beide Partner nachteilige Folgen hätte. Wir müssen also im folgenden prüfen, ob die Populationsökologie des Phytophagen auf die Pflanze abgestimmt ist bzw. warum sie es nicht ist. Ob sie also durch die Coevolution »Pflanze – Insekt« zu erklären ist oder nicht.

Hierzu gilt es, zunächst zwei Typen der Beziehung »Pflanze – Insekt« zu unterscheiden:

a. Interaktive Systeme

In solchen Systemen kann die Wirtspflanze durch einen hohen Phytophagenbefall geschädigt werden. Sterben Pflanzen oder Pflanzenteile ab, so wird das Nahrungsangebot für die nächste Generation verringert. Pflanze und Insekt können sich also gegenseitig beeinflussen.

Hierher gehören *Pardia tripunctana*, *Notocelia roborana* und der Frostspanner.

Die beiden spezialisierten Wickler gehen am schnellsten mit ihrer Wirtspflanze um. Die Ressourcennutzung liegt unter 10 %. Bei den Larvendichten wird ein hohes Maß an Stabilität durch einen sehr exakt arbeitenden Regulationsmechanismus im Puppenstadium erreicht. Hierdurch werden gleichzeitig Verluste im Ei- und Larvenstadium ausgeglichen. Beide Wickler werden so auf einem niederen Niveau stabilisiert, ohne deshalb in die Gefahr des Aussterbens zu geraten.

Als Generalist ist der Frostspanner nicht an eine bestimmte Wirtspflanze angepaßt, vielmehr spielt hier das Prinzip der Risikostreuung eine große Rolle: die Larven erreichen, je nachdem, ob sie auf Pflanzenarten schlüpfen, deren Knospen schon offen sind oder nicht, hohe oder niedere Dichten. Auf diese Weise kommt es sogar in natürlichen Ökosystemen gelegentlich zu Massenvermehrungen.

b. Nicht interaktive Systeme

Hier wird die Wirtspflanze durch den Phytophagenbefall nicht beeinträchtigt, die Dichte des Phytophagen hat keinen Einfluß auf das Nahrungsangebot für die folgende Generation. Es kann wohl ein Einfluß der Pflanze auf das Insekt vorliegen, nicht jedoch umgekehrt.

Hierher gehört die Hagebuttenfliege. Die Larven fressen lediglich im Hypanthium der Hagebutte, schädigen aber niemals die Samen. Das Hagebuttenangebot wechselt von Jahr zu Jahr stark und hängt vor allem davon ab, wieviel Blütenknospen im Früh-

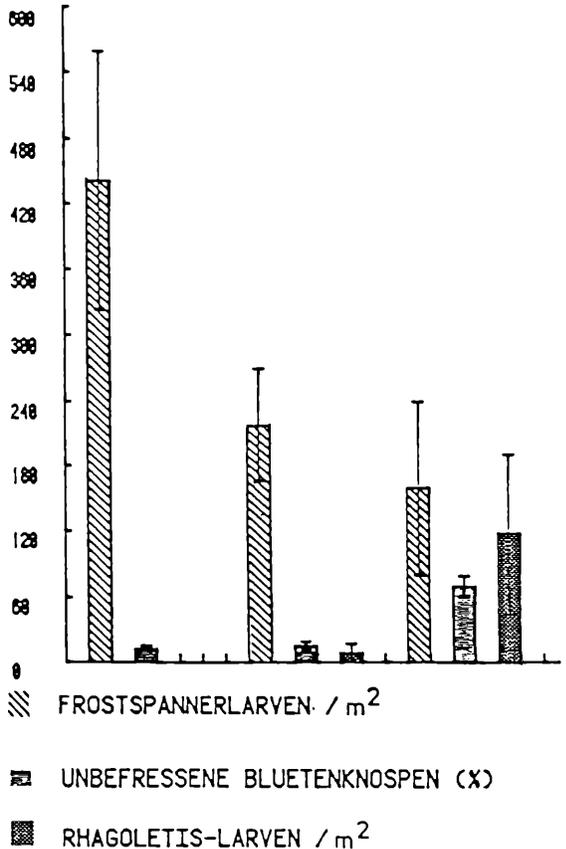


Abbildung 6
Larvendichte der Hagebuttenfliege (*Rhagoletis alternata*) in Abhängigkeit von der Schädigung der Blütenknospen durch den Frostspanner.

jahr durch die Larven des Frostspanners zerstört werden. Die Dichte der Fliegenlarven wiederum ist stark von der Hagebuttendichte abhängig (Abb. 6). Durch die hohe, dichteunabhängige Puppenmortalität sind besonders Populationen mit niederen Larvendichten vom Aussterben bedroht. Die Strategie der Hagebuttenfliege muß deshalb darauf abzielen, sowohl bei hohem wie bei geringem Fruchtangebot möglichst hohe Larvendichten zu erreichen. Sie kann dies nur schaffen, indem sie das Fruchtangebot möglichst vollständig und möglichst effektiv ausnutzt. Hierbei werden für hohe wie für niedere Hagebuttendichten unterschiedliche Mechanismen wichtig.

1. Hohe Hagebuttendichten

Da sich pro Hagebutte nur eine Larve entwickeln kann, ist es am günstigsten, wenn jede Frucht nur mit einem Ei belegt wird. Alle Eier, die zusätzlich in schon befallene Früchte gelegt werden, gehen für die Folgegeneration verloren.

Eine regelmäßige Eiverteilung und damit möglichst effektive Ressourcennutzung wird erreicht, indem die Weibchen nach jeder Eiablage die Hagebutte mit einem Pheromon markieren. Dadurch werden später kommende Weibchen von der Eiablage auf dieser Frucht abgehalten.

2. Geringe Hagebuttendichten

In diesem Fall ist das Eipotential der Weibchen größer als das Hagebuttenangebot. Nach kurzer Zeit sind alle Früchte belegt. Da der Eiablagedrang der Weibchen sehr groß ist, wird die durch das Markierungspheromon hervorgerufene Eiablagehemmung auf schon belegten Hagebutten häufig durchbrochen, es kommt dann zu Mehrfachbelegungen von Früchten, was zu wesentlich mehr Eilarven führt als sich in der Hagebutte ernähren könnten.

Bei den meisten Tierarten kommt es in einer ähnlichen Situation zu einer Überlastung des Nahrungsangebots, was schließlich zum Verhungern fast aller Individuen führt.

Dies bedeutet, daß bei Nahrungsknappheit die Nahrung sehr ineffektiv genutzt wird.

Bei der Hagebuttenfliege wird diese Verschwendung von Nahrung dadurch vermieden, daß bereits im sehr frühen Larvenstadium durch aggressives Verhalten alle überzähligen Larven eliminiert werden, so daß für die überlebenden Larven die vorhandene Nahrungsmenge genau ausreicht. Ein Überschießen der K-Grenze kann also bei der Hagebuttenfliege nicht auf gestörte Regulationsmechanismen zurückgeführt, sondern muß als Anpassung an ein stark wech-

selndes Fruchtangebot gedeutet werden, da die Larvendichten sehr schnell auf die Tragfähigkeit des Systems heruntergeregelt werden.

F. Schlußfolgerung

Die Populationsökologie der vier Phytophagenarten ergibt also keine Hinweise auf gestörte Regulationsmechanismen im Ökosystem »Hecke«. Dichteschwankungen der untersuchten Phytophagen lassen sich allein durch unterschiedliche Situationen hinsichtlich der Nahrungsressource und daran angepaßte Ausbeutungsstrategien erklären.

Die perfektionierten Systeme der drei Spezialisten lassen vielmehr auf hochentwickelte Wechselbeziehungen »Pflanze – Insekt« schließen, die in allen von mir untersuchten Heckentypen mit gleicher Exaktheit funktionieren.

Prof. Zwölfer danke ich für wertvolle Anregungen.

G. Literatur

MORRIS, R. F. (1963):

Predictive population equations based on key factors. – Mem. ent. Soc. Can.32

POLLARD, E., HOOPER, M. D., MOORE, N. W. (1977):

Hedges. – The new naturalist. London. 1-256

ROTTER, M., KNEITZ, G. (1977):

Die Fauna der Hecken und Feldgehölze und ihre Beziehung zur umgebenden Agrarlandschaft. – Waldhygiene 12

SOLOMON, M. E. (1964):

Analysis of processes involved in the natural control of insects. – Adv. ecol. Res. 2, 1-58

TISCHLER, W. (1948):

Biozönotische Untersuchungen an Wallhecken Schleswig-Holsteins. – Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr., 77, 283-400

VARLEY, G. C., GRADWELL, G. R., HASSELL, M. P. (1973):

Insect population ecology. – Oxford, 1-212

ZWÖLFER, H. (1978):

Mechanismen und Ergebnisse der Coevolution von phytophagen und entomophagen Insekten und höheren Pflanzen. – Sonderbd. Naturw. Ver. Hamburg, 2, 7-50

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [5_1982](#)

Autor(en)/Author(s): Bauer Gerhard

Artikel/Article: [Zur Regulation phytophager Insektenpopulationen in Hecken 73-78](#)