

Massenvermehrungen von Insekten, Verteidigungsreaktionen von Pflanzen. - Eine Fallstudie am Beispiel des Weidenblattkäfers *Chrysomela vigintipunctata*.

Topp, Werner

Zusammenfassung

Von 1985 bis 1997 kam es im Rheinland lokal zu Massenvermehrungen des Weidenblattkäfers, *Chrysomela vigintipunctata*. Kahlfraß an Bruchweiden (*Salix fragilis*), Silberweiden (*S. alba*), deren Hybride (*S. x rubens*) oder an Korbweiden (*S. viminalis*) waren nicht selten. Auch die Salweiden (*S. caprea*) wurden stark befallen. Vollständig gemieden wurden die Mandelweiden (*S. triandra*).

Bruchweiden, die als sekundären Pflanzeninhaltsstoff u.a. das Phenolglycosid Salicin enthalten, sind als Wirtspflanze für die Entwicklung von *C. vigintipunctata* besonders geeignet. Salicin erhöhte die Fekundität der Blattkäfer und verbesserte die Ernährungssituation der Larven. Das Phenolglycosid Salidroside war vermutlich für die Vermeidung der Mandelweide verantwortlich.

Aufgrund seiner chemischen Abwehrmechanismen, die bei Imagines und Larven ausgebildet sind, wird *C. vigintipunctata* nicht von Prädatoren-Generalisten angegriffen. Insektivore Vögel, Ameisen und Raubwanzen mieden diesen Blattkäfer. Spezialisierte Freßfeinde (*Parasyrphus nigrirarsis*) oder Parasitoide (*Schizonotus sieboldi*, *Cleonice callida*) waren nicht in der Lage, die Populationsdynamik deutlich zu beeinflussen. Intra- oder interspezifische Konkurrenz hatten nur geringen Einfluß auf Abundanzveränderungen.

Die Populationsentwicklung von *C. vigintipunctata* wurde deutlich durch die Wirtspflanzen kontrolliert. Größten Einfluß auf die Blattkäfer hatte die Abwehrreaktion der Silberweiden, die bei der überwinterten Generation vollständige Mortalität verursachte. Für die hohe Todesrate der Imagines schien die gemeinsame Anreicherung mehrerer sekundärer Pflanzeninhaltsstoffe entscheidend gewesen zu sein. Dies waren kondensierte Tannine, sowie die Flavonoide Rutin, Apigenin-7-o-(4-p-Cumaryl)glycosid und Isorhamnetin-3-o-rutinosid.

In der Bruchweide wurde als zusätzliches Phenolglycosid die t-Cinnamyl-D-Glukose entdeckt. Möglicherweise kann die erhöhte Mortalität der Blattkäfer, die von den Bruchweiden fraßen, auf diese Verbindung zurückgeführt werden.

1. Einleitung

Massenvermehrungen von Insekten mit nachfolgendem Kahlfraß an Bäumen sind nur von wenigen Arten bekannt. So können Kahlfräuserscheinungen, die in den vergangenen Jahren in verschiedenen Forstflächen Mitteleuropas wiederholt auftraten, auf nur vier verschiedene Arten zurückgeführt werden. Von diesen hatte die

Massenvermehrung des Schwammspinners (*Lymantria dispar*) an Eichen besondere Aufmerksamkeit erregt. Andere Schmetterlingsarten, die im Frühjahr ihre Entwicklung mit dem Knospenaustrieb der Bäume beginnen, verursachten lokal vergleichbare Fraßschäden wie der Schwammspinner. Die Fraßschäden traten meistens nicht nur an Eichen auf, sondern waren auch an Hainbuchen und Rotbuchen zu beobachten und wurden gemeinsam von verschiedenen Frostspannern (*Operophtera brumata*, *O. fagata* und *Erannis defoliaria*) hervorgerufen.

NOTHNAGLE & SCHULTZ (1987) erwähnen als mögliche Forstschädlinge Nordamerikas 41 verschiedene Macrolepidoptera. Dies sind weniger als 2% der Großschmetterlings-Arten, die dort an Bäumen fressen. Der Anteil der an Bäumen lebenden phyllophagen Käfer-Arten mit Massenvermehrung ist noch geringer. In Europa zeigen nur Blattkäfer aus der Gattung *Chrysomela* eine Neigung zur Massenvermehrung. So erreichte in den letzten Jahren der Weidenblattkäfer (*Chrysomela vigintipunctata*) lokal besonders hohe Besiedlungsdichten und konnte dann große Baumweiden (*Salix fragilis*, *Salix alba*) vollständig entblättern (TOPP & BERACZ 1989, ERBELING & TERLUTTER 1995).

Vor solchen Massenvermehrungen, die im Rheinland erstmalig 1985 beobachtet wurden, dürfte *C. vigintipunctata* eine relativ seltene Art gewesen sein (LAYS 1986, DREES 1995). Nachdem die Massenvermehrungen nunmehr abgeklungen sind, im Ahrtal war dies im Jahre 1997, scheint *C. vigintipunctata* wiederum selten zu werden. Somit zeigt dieser Weidenblattkäfer einen Fluktuationstyp, der dem des Kiefernspinners (*Dendrolimus pini*) entspricht (SCHWERDTFEGER 1968). - Übervermehrungen treten nur gelegentlich auf, sie sind durch lange Latenzzeiten voneinander getrennt. Dabei ist die Massenvermehrung auf eine kurze Zeitspanne zusammengedrängt, nach raschem Anstieg der Abundanz erfolgt ein ebenso rascher Abstieg.

Populationsdichten von Insekten können durch natürliche Feinde oder durch Konkurrenten beeinflusst werden. Es sind Pathogene (ANDERSON & MAY 1980), Parasitoiden (FAETH & SIMBERLOFF 1981) oder Freßfeinde, die die Populationsdichten verringern können. Von den Freßfeinden haben die Vögel oft eine geringere Bedeutung (HOLMES & STURGES 1975) als die Ameisen (SKINNER & WHITTAKER 1981). Konkurrenzerscheinungen zwischen phyllophagen Insekten, insbesondere bei Massenvermehrungen, werden kontrovers diskutiert. Nach Ansicht von HAIRSTON et al. (1960) werden Phytophage grundsätzlich nicht durch Ressourcen limitiert. JANZEN (1973) vermutet hingegen, daß Lebensgemeinschaften überwiegend durch interspezifische Konkurrenz gesteuert werden. Allerdings bleibt es umstritten, ob Interaktionen zwischen phyllophagen Insekten immer zu einer Verringerung von Populationsdichten führen (z.B. durch Wirkung von Konkurrenz) oder ob sie sogar zu ihrer Erhöhung beitragen (z.B. durch Wirkung von Kommensalismus).

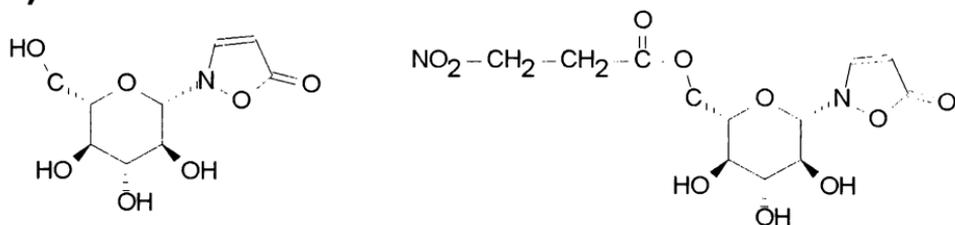
Andererseits können Massenvermehrungen von Insekten auch mit dem Wasser- und Nährstoffstreß von Bäumen korreliert sein (WHITE 1984). Darüber hinaus

dürfte eine Kontrolle durch die befallenen Wirtspflanzen ausgehen, die die Fähigkeit besitzen, kurzfristig (RAUPP & SADOF 1989, EDWARDS ET AL. 1992) oder aber auch langfristig (SCHULTZ & BALDWIN 1982, BAUR & BENZ 1983) wirksame Verteidigungsstrategien aufzubauen. Quantitative und qualitative Veränderungen der sekundären Pflanzeninhaltsstoffe können hemmend oder sogar toxisch auf die angreifenden Insekten einwirken (u.a. FEENY 1970, BERNAYS ET AL. 1981). Eine weitere Möglichkeit der Pflanze, einem Phytophagendruck auszuweichen, besteht offenbar in dem individuell unterschiedlichen Beginn des Blattaustriebs bei Bäumen aus derselben Population. Einzelne Bäume, bei denen Knospenaustrieb und Schlupfzeit von Raupen nicht synchronisiert sind, werden durch Fraßschäden weitgehend verschont (STRONG et al. 1984).

Bei unseren Untersuchungen mit *C. vigintipunctata* stellten wir uns Fragen nach den Ursachen der Abundanzdynamik dieses Blattkäfers. Da *C. vigintipunctata* zum Zeitpunkt des Untersuchungsbeginns bereits hohe Populationsdichten erreicht hatte, war es von besonderem Interesse, die Ursachen über den Zusammenbruch der Population zu erfahren.

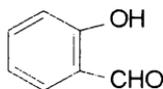
2. Chemische Verteidigung der Käfer und der Einfluß von Freßfeinden und Parasitoiden

a)

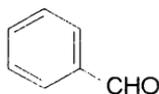


Isoxazolinonglykoside

b)



Salicylaldehyd



Benzylaldehyd

Abb. 1: Chemische Verbindungen zur Verteidigung von *Melasma vigintipunctata*. Verteidigungstoffe a) der Imagines und b) der Larven.

Käfer haben eine erstaunlich große Vielfalt an Verteidigungsmechanismen evolviert, um sich vor dem Beutefang durch Freßfeinde zu schützen. Eine Möglichkeit der Verteidigung besteht darin, durch Warntrachten ihre Ungenießbarkeit anzuzeigen. Bei den Warnfarben handelt es sich um rote, orange, gelbe oder aber um weiße und schwarze Farben, die in vielen Kombinationen sehr unterschiedliche Farbmuster ergeben können (BOWERS 1993). Dabei sind kontrastreiche Farbmuster, gelb-schwarz, weiß-schwarz oder rot-schwarz besonders auffällig und erreichen eine deutlich abschreckende Wirkung.

Die Imagines von *C. vigintipunctata* besitzen eine solche auffällige Warntracht. Auf den Elytren befinden sich 20 schwarze Punkte, die sich deutlich gegen einen hell gefärbten Untergrund abheben, der gelb, orange oder rötlich gefärbt sein kann.

Sind Insekten durch Warnfarben gekennzeichnet, so stellt sich zunächst die Frage, ob es sich bei diesen Individuen um Modellorganismen handelt oder aber um Nachahmer. Die Imagines und die Larven von *C. vigintipunctata* sind Modelle. Beide synthetisieren toxische Substanzen, die allerdings unterschiedlichen Stoffklassen angehören. Die Imagines sondern bei Störung Sekrete aus den Dorsaldrüsen von Pronotum und Elytren ab. Einige Sekrete gehören in die Stoffgruppe der Isoxazolinoglycoside (PASTEELS ET AL. 1984, PASTEELS et al. 1988). Die Wirkung dieser Substanzen (Abb. 1a) auf potentielle Freßfeinde ist noch nicht bekannt. Allerdings konnten PASTEELS et al. (1986) nachweisen, daß selbst geringe Konzentrationen, wie sie in den Eiern von Arten der Gattung *Chrysomela* nachweisbar sind, auf Ameisen von *Myrmica rubra* abschreckend wirken.

Die Larven von *C. vigintipunctata* sind überwiegend schwarz gefärbt. Bei Störung scheiden sie aus ihren exokrinen Drüsen Salicylaldehyd und Benzaldehyd (Abb. 1b) aus (PASTEELS et al. 1982). Sobald die durch ihren Inhalt weiß gefärbten Drüsenbläschen ausgestülpt werden, geben sie einen deutlichen Kontrast zu den schwarzen Segmenten von Thorax und Abdomen. Im Gegensatz zu den Larven von *C. vigintipunctata* haben die Larven des Weidenblattkäfers *Chrysomela tremulae* neben ihren Verteidigungsdrüsen weiße Pigmentflecke ausgebildet. Somit bleibt der Farbkontrast schwarz-weiß aufrechterhalten, unabhängig davon, ob die Tiere gestört werden und daraufhin ihre Verteidigungsdrüsen ausgestülpt haben oder nicht. Wahrscheinlich stellen die Pigmentflecken von *C. tremulae*, bei Berücksichtigung einer Kosten-Nutzen Kalkulation, einen evolutiven Vorteil gegenüber *C. vigintipunctata* dar. Die Larven von *C. tremulae* dürften wegen ihrer auffälligen Kontrastfärbung seltener angegriffen und daher seltener gezwungen werden, ihre Verteidigungsbläschen auszustülpen und dabei Energie durch die entweichenden Aldehyde zu verlieren.

PASTEELS et al. (1983) konnten nachweisen, daß der Salicylaldehyd aus Salicin gebildet wird. Salicin ist ein Phenolglycosid, das in den Blättern mancher Weidenarten in hohen Konzentrationen vorliegt (s. Kap. 4). Die Umwandlung von Salicin

in Salicylaldehyd findet in den exokrinen Drüsen der Larven von *C. vigintipunctata* statt, in denen das hierfür notwendige Enzym, die β -Glucosidase, nachgewiesen wurde. Das Salicylaldehyd ist als Verteidigungssekret weitaus wirksamer als das Phenolglycosid, weil es im Vergleich zum Salicin eine größere Flüchtigkeit aufweist.

Grundsätzlich dürfte es für einen Organismus weniger aufwendig sein, Sekundärstoffe der Wirtspflanzen für die eigene Verteidigung umzuwandeln, als autogene Verteidigungsstoffe (vgl. Imagines) zu bilden. Ein Selektionsdruck, der auf eine Minimierung der Stoffwechselkosten für die chemische Verteidigung zielen könnte, hat bei den Blattkäfern in drei Gattungen unabhängig voneinander zur Bildung von Salicylaldehyd geführt. So nutzen Larven aus den Gattungen *Chrysomela*, *Gastrolina* und *Phratora* diese Verbindung (PASTEELS et al. 1988).

Die Umwandlung von Salicin in Salicylaldehyd bringt für die Käferlarven einen weiteren Vorteil. Die Glucose, die bei der Hydrolyse des Salicins gebildet wird, kann nämlich als zusätzlicher Nährstoff genutzt werden. PASTEELS et al. (1983) schätzten für die Larven von *Phratora vitellinae* einen täglichen Kalorienbedarf, der zu etwa 30% durch die reabsorbierte Glucose gedeckt wird.

Arthropoden sind potentiell eine ideale Nährstoffquelle für insektivore Vögel. So haben zahlreiche phytophage Insekten mannigfaltige Verhaltensmuster evoluiert, um dem Suchverhalten der Freßfeinde auszuweichen (HEINRICH 1979). Sie fressen entweder auf der Blattunterseite, in Blattrollen oder begrenzen ihre Fraßaktivität auf die Nachtstunden. Andere tarnen sich in einiger Entfernung von dem selbst verursachten Fraßschaden oder schneiden die angefressenen Blätter an ihrem Stiel ab, so daß der Fraßschaden sie nicht verrät. Solche Verhaltensweisen sind von den Imagines und Larven der Weidenblattkäfer unbekannt. Im Gegenteil, die Larven klettern im 3. Stadium an das Ende der Zweige, die sie zuvor entblättert hatten, heften sich an ihre Spitzen und verpuppen sich dort. Als Stürzpuppen sind sie dann weithin sichtbar. Diese Verhaltensweisen lassen vermuten, daß die Verteidigungsmechanismen der Weidenblattkäfer höchst wirksam sind und sie visuell jagende Prädatoren nicht fürchten müssen. Bei mehreren Insekten konnte ein chemischer Schutz gegenüber Vogelfraß nachgewiesen werden (SCHULER & HESSE 1985, EVANS & SCHMIDT 1990).

Um die Wirksamkeit des chemischen Schutzes bei *C. vigintipunctata* abschätzen zu können, führten wir verschiedene Versuche durch. In einem ersten Versuchsansatz wurde das Suchverhalten von Kohl-, Blaumeisen und Kleibern im Freiland kontrolliert, die für ihre Jungen Arthropodennahrung in die Nester eintrugen. Dabei stellte sich heraus, daß alle Elterntiere der 24 überprüften Nester, nicht in den Weidenbäumen nach Nahrung suchten, in denen die Nester angebracht wurden und in denen eine Massenvermehrung der Weidenblattkäfer auftrat. Vielmehr verließen die Vögel die Weidenbäume, flogen oft aus dem Auengebiet heraus bis an den

angrenzenden Waldrand und suchten dort gezielt nach Schmetterlingsraupen oder nach Spinnen. Kein Nestling wurde irgendwann mit einer Blattkäferlarve oder sogar mit einer Larve des Weidenblattkäfers *C. vigintipunctata* gefüttert (FLOREN 1989, TOPP & BELL 1992).

Bei ergänzenden Laborversuchen dienten Mönchsgrasmücken als Versuchstiere. In einem Nahrungswahlversuch wurden einzelnen Individuen entweder Mehlwürmer, Larven des Weidenblattkäfers oder aber Mehlwürmer als Nahrung angeboten, die zuvor mit den Käferlarven in Kontakt gebracht wurden und daher deren Geruch angenommen hatten. In einem zusätzlichen Experiment wurde Mönchsgrasmücken künstliche Nahrung angeboten, die mit unterschiedlichen Konzentrationen an Salicylaldehyd oder Benzaldehyd angereichert war. Beide Versuchsserien zeigten die hohe Wirksamkeit der chemischen Substanzen. Nicht kontaminierte Larven wurden eindeutig bevorzugt. Fraßen Mönchsgrasmücken an der Nahrung ohne den Zusatz an allelochemischen Substanzen, so nahm ihr Gewicht innerhalb von 8 Stunden um 9% zu. Wurde Salicylaldehyd der Nahrung beigemischt, so konnte nach 8 Stunden, bevor der Versuch abgebrochen wurde, ein Gewichtsverlust von 9% festgestellt werden.

Räuberisch lebende Insekten lassen sich hinsichtlich ihrer Nahrungswahl in Generalisten und Spezialisten unterscheiden. Zu den Nahrungsgeneralisten gehören die Raubwanzen, somit auch *Rhinocoris iracundis*. In Versuchsserien wurden den Imagines der Raubwanzen mehrere Larven von *C. vigintipunctata* angeboten. Hungrige Raubwanzen unternahmten wiederholt Versuche, die Blattkäferlarven anzustechen, schreckten nach einer vorsichtigen Annäherung und Überprüfung mit der Rostrumspitze jedoch jedesmal zurück. Nach mehreren Versuchstagen starben die Raubwanzen schließlich, ohne daß sie eine einzige Käferlarve geschädigt hätten.

Zu den Nahrungsspezialisten gehören die Larven der Schwebfliege *Parasyrphus nigrirarsis*.

Bei der Suche nach potentiellen Prädatoren von *C. vigintipunctata* fanden wir an den Bruch- und Silberweiden im Ahrtal mehrere Schwebfliegenlarven, die durch die Verteidigungsstoffe der dicht gedrängt fressenden Käferlarven niemals benachteiligt wurden. Im Gegensatz, Eier und neonate Larven des Weidenblattkäfers schienen eine bevorzugte Nahrung zu sein. Aber auch Larven im 3. Stadium, die ihrem Angreifer an Größe nicht nachstehen, wurden bevorzugt verspeist. Dabei verfolgten die Schwebfliegenlarven eine immer wieder zu beobachtende Angriffsstrategie. Zunächst krochen sie langsam auf ihre Beute zu. Befanden sie sich dann neben einer Käferlarve, so streckten sie ihren Vorderkörper vor, schoben ihn vorsichtig unter die Käferlarve und durchdrangen schließlich mit ihrem Mundhaken die Abdominal- oder Thorakalsternite. Dieser Angriff war immer so wirkungsvoll, daß jede Verteidigungsreaktion der Käferlarven unterblieb. Weder versuchten sie zu entkommen, noch setzten sie ihre chemische Verteidigung ein.

Entwicklungsversuche von Räuber und Beute ergaben, daß beide aufeinander abgestimmt sind. Der Weidenblattkäfer überwintert als Imago. Die Imagines verlassen im ersten Frühjahr ihr Winterlager und besiedeln die Weiden oft zu einem Zeitpunkt, in dem die Blätter noch nicht vollständig ausgetrieben sind. Die präimaginale Entwicklung ist im Juni beendet. Dann folgt eine bis zu 10 Monate dauernde Diapause. - Die Schwebfliege überwintert im letzten Larvenstadium. Im März verpuppen sich die Larven, die Dispersionsphase der Fliegen erfolgt im April, oft synchron mit der Flugphase der Blattkäfer. Die Entwicklung der Larven ist spätestens im Juni beendet. Es folgt eine etwa zehnmonatige Diapause.

Zwei Parasitoide konnten aus den Larven von *C. vigintipunctata* in großer Anzahl gezogen werden. Es waren *Schizonotus sieboldi* (Hymenoptera, Chalcoidea) und *Cleonice (Steiniella) callida* (Diptera, Tachinidae).

3. Wahl der Wirtspflanzen, intra- und interspezifische Konkurrenz

Die Fekundität der Phytophagen kann durch die spezifische Ernährungssituation, wie sie von den Wirtspflanzen vorgegeben ist, beeinflusst werden (OHMART et al. 1985). Um einen Einfluß der Wirtspflanzen auf die Fekundität der Blattkäfer zu überprüfen, wurden in Laborversuchen die Weibchen von *C. vigintipunctata* entweder mit Blättern der Bruchweide (*Salix fragilis*) oder mit Blättern der Silberweide (*Salix alba*) gefüttert und die Anzahl der Eier/Weibchen gezählt. Die Ergebnisse waren eindeutig. Weibchen, denen Blätter von Bruchweiden angeboten wurden, legten signifikant mehr Eier ab als Weibchen, die sich ausschließlich von Blättern der Silberweide ernährten. Allerdings gab es einige wenige Weibchen, die mit der Silberweide als Nahrungsquelle deutlich mehr Eier ablegten als die "Durchschnittsindividuen" mit Blättern der Bruchweide als Nahrung (TOPP & BELL 1992). In einer weiteren Versuchsserie wurde bei Blättern der Bruchweide mit Hilfe von Tauchlösungen die Konzentration von Salicin erhöht. Das Ergebnis war wiederum eindeutig. Die Fekundität der Weibchen, die an Blättern fraßen, welche mit Salicin angereichert waren, wurde signifikant erhöht. Durch das Salicin konnte bis zu 11% der Fekunditäts-Varianz erklärt werden.

Tab. 1: Fekundität der Weibchen von *Chrysomela vigintipunctata*, die während ihres Reifungsraßes entweder von den Blättern der Silberweide (*S. alba*), der Bruchweide (*S. fragilis*) oder von Blättern der Bruchweide gefressen hatten, deren Salicingehalt von 2 auf 6% Trockengewicht erhöht wurde. Unterschiede (Duncan, $p < 0.05$) sind durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet (nach TOPP 1997).

<u>Wirtspflanze</u>	<u>Anzahl (n)</u>	<u>Eier/Weibchen</u>	<u>SE</u>
<i>S. alba</i>	12	98 ^a	20
<i>S. fragilis</i>	24	195 ^b	27
<i>S. fragilis</i> (+Salicin)	24	325 ^c	37

Die Versuche zur Eiablage der Weibchen (Tab. 1), wie die Ergebnisse zur Verteidigung der Larven (Kap. 2), lassen keinen Zweifel aufkommen: Weidenarten, deren Blätter mit Phenolglycosiden, insbesondere mit Salicin, angereichert sind, sollten für die Entwicklung von *C. vigintipunctata* vorteilhaft sein und daher sollten Bäume, in deren Blättern Salicin angereichert ist, von diesem Käfer bevorzugt werden. Zu den Weidenarten mit einer erhöhten Konzentration an Salicin in den Blättern gehört die Bruchweide, *Salix fragilis*. Die Blätter der Silberweide, *S. alba*, enthalten im Gegensatz dazu keine Phenolglycoside. Sie sind durch kondensierte Tannine (Proanthocyanidine) gekennzeichnet. Flavonoide kommen in den Blättern beider Arten vor (HEGNAUER 1973, SHAO 1991).

Beobachtungen im Ahrtal widersprachen den Erwartungen zum Verteilungsmuster der Weidenblattkäfer. Es kamen wesentlich mehr Individuen auf den Silberweiden vor als auf den Bruchweiden. Ähnliche Verteilungsmuster mit einer deutlichen Bevorzugung für Silberweiden wurden auch im Sauerland beobachtet (ERBELING & TERLUTTER 1995).

Eine Erklärung für das unerwartete Verteilungsmuster im Freiland ergaben zusätzliche Laborversuche. Imagines wurden zur Zeit ihrer Dispersion und zu späteren Jahreszeiten für Nahrungspräferenzversuche aus dem Freiland eingesammelt. Während der Dispersionsphase, so z.B. vom 12.-14.04. 1987, als die Blätter der Silberweide bereits voll entfaltet waren, die der Bruchweide aber höchsten $\frac{1}{4}$ ihrer Fläche erreicht hatten, war im Labor keine Präferenz für die einen oder anderen Weidenblätter feststellbar. Im Freiland erschienen die Silberweiden sogar attraktiver zu sein. Auf ihnen befanden sich nach regionalen Erhebungen etwa 70% aller Käfer, während etwa 20% auf den Bruchweiden siedelten. Weitere 10% konnten auf Korbweiden (*Salix viminalis*) und Salweiden (*Salix caprea*) beobachtet werden.

Später im Jahr zeigten sich die Imagines deutlich wählerischer. Sowohl die Individuen der Elterngeneration (Ende April) als auch die der Tochtergeneration (Ende Juni) bevorzugten die Blätter der Bruchweide gegenüber den Blättern der Silberweide. Dabei hatte Konditionierung der Individuen, weder im Larven- noch im Adultstadium irgendwelche Bedeutung. Konditionierung war auch bei *C. aenicollis*, einem Weidenblattkäfer der in Nordamerika an salicylathaltigen Weiden lebt, ohne Bedeutung (RANK 1992). Im Rheinland besiedelten trotz des veränderten Präferenzverhaltens immer noch die weitaus meisten Individuen die Silberweiden.

Unterschiede, die zwischen den Labor- und Freilandbeobachtungen auftraten, können methodisch bedingt sein. In den Zuchtgefäßen im Labor dürften Nahrungs- und Eiablagepräferenz ausschließlich durch die Wirkung der Pflanzeninhaltsstoffe bestimmt werden. So werden die älteren Blätter der Bruchweide durch eine höhere Konzentration an Phenolglycosiden charakterisiert als die jüngeren Blätter (DENNO ET AL. 1990, TOPP & BELL 1992). Außerdem ist für den Weidenblattkäfer *Chrysomela vigintipunctata costella*, der in Japan lebt, eine auffallende Attraktion für

Weidenblätter nachgewiesen worden, sobald diese die Inhaltsstoffe Salicin, Populin und Luteolin-7-glycosid enthalten (MATSUDA & MATSUO 1985).

Im Freiland dürften neben den chemischen Eigenschaften der Blätter weitere Einflußgrößen das Wirtswahlverhalten der Käfer bestimmen. So kann die Wahl der Wirtspflanzen zusätzlich durch ihre Größe, Form und Farbe oder aber durch ihre Phänologie erfolgen (COURTNEY & KIBOTA 1990). In der vorliegenden Studie strahlten die mächtigen Silberweiden mit ihren voll entwickelten Blättern auf die Weidenblattkäfer während ihrer Dispersionsphase sicherlich eine deutlich größere Attraktivität aus als die kleineren Bruchweiden mit den kaum entfalteten Blättern. Haben sich Phytophage auf einer Nahrungsquelle niedergelassen, so besitzen sie außerdem nicht die Möglichkeit, risikolos "Vergleichsangebote" einzuholen. Sie müssen sich entscheiden, ob das vorliegende Angebot annehmbar ist oder ob es lohnenswert sein könnte, auf das bestehende Angebot zu verzichten und als Ersatz eines mit unbekannter und nicht einschätzbarer Qualität zu suchen (THORSTEINSON 1960). Modelle zur Wirtspflanzenwahl besagen, daß der Zeit- und Energieaufwand mit der schließlich eine Nahrung angenommen wird, nicht nur von der Häufigkeit der präferierten Nahrungsquelle, sondern auch von der Häufigkeit der noch annehmbaren Nahrungsquellen abhängt (PYKE et al 1977, JAENIKE 1978, ROITBERG et al. 1982). Die komplexe Freilandsituation und ein Polymorphismus in der Nahrungspräferenz (TOPP & BERACZ 1989, TOPP 1997) erschweren eine eindeutige Erklärung des Dispersionsverhaltens.

Die erwähnten Einflußgrößen, die schließlich ein Verteilungsmuster im Freiland bestimmen, wirken auf Einzelindividuen. Bei hoher Populationsdichte könnte zusätzlich die intraspezifische Konkurrenz wirksam werden. Intraspezifische Konkurrenz bei *C. vigintipunctata* konnte hier nicht nachgewiesen werden. Jedoch war es auffallend, daß selbst kleine, unauffällige Büsche der Korbweide von den Individuen der Elterngeneration besiedelt wurden. Als schließlich die Anzahl der Larven und die der frisch schlüpfenden Imagines ausgezählt wurden, waren hinsichtlich der Individuenzahl/Zweiglänge keine signifikanten Unterschiede zwischen den Weiden *Salix fragilis*, *S. alba*, *S. viminalis* und *S. caprea* nachweisbar. Nur die Mandelweide, *S. triandra*, wurde vollständig gemieden.

Auf den besiedelten Weiden wurden nur relativ wenige abgestorbene Larven oder Präpuppen entdeckt (Tab. 2), von denen Nahrungsmangel als Todesursache angenommen werden konnte. Diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß bei großer Populationsdichte die Weibchen der Elterngeneration Verhaltensmuster evoluiert haben, ihre Eier zufällig auf allen akzeptablen Weidenarten zu verteilen, dadurch eine zu hohe Dichtebesiedlung der Larven zu verhindern und so Konkurrenz um Ressourcen bei ihren Nachkommen zu vermindern.

Tab. 2: Lebensstafeln für Individuen von *Chrysomela vigintipunctata*, deren Entwicklungen entweder auf der Bruchweide (*S. fragilis*) oder der Silberweide (*S. alba*) stattgefunden hatten (nach TOPP 1997).

Entwicklungsstadien	<i>Salix fragilis</i>		<i>Salix alba</i>		Mortalitätsfaktoren
	Anzahl	k-Werte	Anzahl	k-Werte	
Ei - Puppe	8.300		38.200		
	7.850	0,024	36.330	0,022	Prädatoren
	7.070	0,046	33.080	0,041	Parasitoide
	6.970	0,006	32.660	0,005	Regen, Sturm
	6.000	0,065	25.000	0,116	Nahrungsmangel, unbekannte Einflüsse
Imagines (Prä-Diapausefraß)	5.680	0,024	23.675	0,024	Antagonistische Wirkung (Abwehr der Pflanzen)
Imagines (Erreichen des Winterlagers)	5.570	0,009	20.100	0,071	Antagonistische Wirkung (Abwehr der Pflanzen)
Imagines (Dispersion im Frühjahr)	1.360	0,612	-	4.303	Antagonistische Wirkung (Abwehr der Pflanzen), Mangel an Fettreserven

Alle Weidenarten, unter ihnen besonders die Salweide, waren vom Kleinen Frostspanner, *Operophtera brumata*, besiedelt. Interspezifische Konkurrenz ist zwischen den Käferlarven und den Schmetterlingsraupen denkbar, die sich in ihrer Larvalentwicklung deutlich überlappen. Sollte Konkurrenz auftreten, so dürfte sie asymmetrisch sein, mit einem Vorteil bei den Käferlarven.

Gegen einen Einfluß von Konkurrenz oder sogar gegen einen Hinweis für das Konkurrenzausschlußprinzip läßt sich die gemeinsame Entwicklung der congenerischen Arten *C. vigintipunctata* und *C. cupreum* deuten. Unter der dichten Besiedlung der Larven von *C. vigintipunctata* fanden sich vereinzelt Larven von *C. cupreum*, die sich erfolgreich zu Imagines entwickelten. Die Anzahl der *C. cupreum* Individuen war nicht größer als 0.2 % aller *Chrysomela*-Larven. *C. cupreum* könnte von Schwarzpappeln auf die schmalblättrigen Weiden zugeflogen sein (DREES 1995).

4. Verteidigungsreaktionen der Weiden

Grüne Pflanzen prägen die mitteleuropäische Landschaft, obwohl Insekten dazu in der Lage sind, größere Regionen zu entlauben. Der Schwammspinner und die Frostspanner konnten dies in den letzten Jahren eindrucksvoll beweisen. Fraßschäden treten aber immer nur lokal auf und sind meistens nicht von langer Dauer, auch dann nicht, wenn der Mensch keinen Insektizideinsatz durchführt und dadurch die Fraßperioden von "Schädlingen" verkürzt.

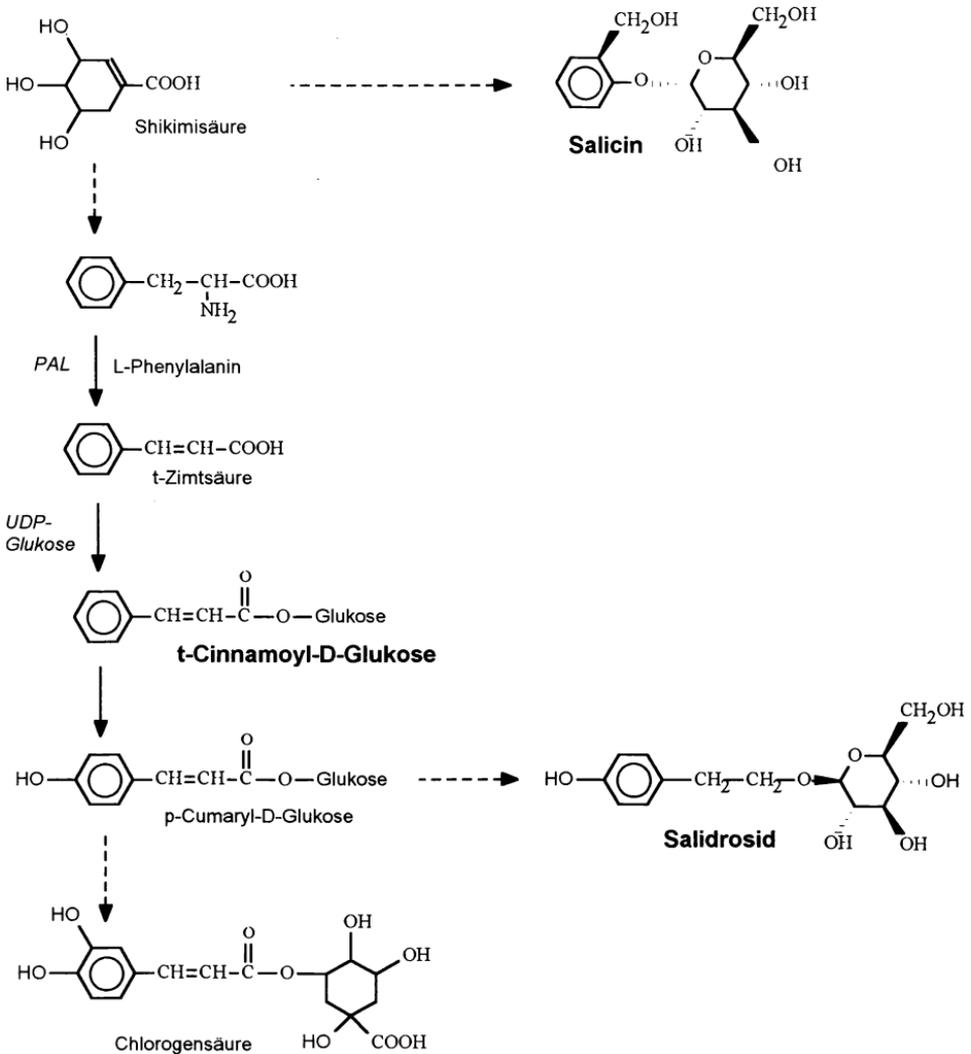


Abb. 2: Biosynthese der Chlorogensäure (nach VILLEGAS & KOJIMA 1986, verändert nach TOPP 1997). Die in den Weiden angereicherten Phenolglycoside sind durch Fettdruck hervorgehoben.

Wenn nicht Prädatoren, Parasitoide oder Krankheiten in der Lage sind, die Phytophagenpopulationen zu kontrollieren, so muß die Pflanze selbst die Aufgabe ihrer Verteidigung übernehmen. Dies geschieht meistens durch die Produktion einer Vielzahl von sekundären Inhaltsstoffen, die in den Zellvakuolen angereichert werden.

Eine Giftwirkung auf eine Insektenart läßt sich durch die Synthese eines einzigen sekundären Inhaltsstoffes erzielen. Häufig produzieren Pflanzen nicht nur einzelne Abwehrstoffe, sondern bilden Mischungen aus mehreren verwandten Substanzen derselben Stoffklasse, die wahrscheinlich synergistisch zusammenwirken, wobei eine Substanz die Wirksamkeit einer zweiten als Abwehrstoff gegen Tierfraß erhöht (HARBORNE 1995). Weiden bilden zu ihrer Verteidigung eine Vielzahl von Phenolglycosiden, Flavonoiden und Catechingerbstoffen. Einen umfassenden Überblick über die Reichhaltigkeit und Lokalisierung dieser Verbindungen gibt der phytochemische Atlas der Schweizer Weiden (SHAO 1991).

Phenolglycoside, Flavonoide und kondensierte Tannine werden über den Shikimisäureweg (Phenolweg) gebildet (Abb. 2). Bereits wenige Schritte nach der Bildung der Shikimisäure erfolgt über eine Reaktionskette, die von der Chorisminsäure ausgeht, die Bildung des Phenolglycosids Salicin. Das Salicin ist ein Charakterstoff der Bruchweide, *S. fragilis*. Er verhindert offenbar den erfolgreichen Angriff mehrerer polyphager Insekten, so z.B. den des Mondvogels, *Phalera bucephala*.

Im Gegensatz zu diesem polyphagen Schmetterling wird der Weidenblattkäfer in seiner Entwicklung durch das Salicin nicht behindert, er zieht sogar Nutzen aus dieser Verbindung (Kap. 2 und 3). Als weitere Verteidigungsstoffe der Bruchweiden konnten wir Derivate des Salicins nachweisen, wie Tremulacin, Salicortin und 2'-O-Acetylsalicortin. Somit sind die Bruchweiden des Rheinlands durch ähnliche Zusammensetzungen von Pflanzeninhaltsstoffen charakterisiert wie in anderen Regionen Europas (THIEME 1965, JULKUNEN-TIITTO 1989). Allerdings gibt es Unterschiede. Ein Inhaltsstoff, der in bedeutender Konzentration nachgewiesen (TOPP & BELL 1992) und der später als t-Cinnamoyl-D-Glukose identifiziert wurde (GROSS & TOPP 1997), charakterisierte besonders solche Bruchweiden, die unter hohem Fraßschaden litten. Nun kann es sich bei den Bruchweiden, die an der westlichen Grenze ihres Verbreitungsgebiets wachsen (CHMELAR & MEUSEL 1986), um besondere chemische Rassen handeln. Als Angehörige einer chemischen Rasse bezeichneten MIZUNO et al. (1989) Individuen von *Salix salachinensis*, in denen gerade dieser Inhaltsstoff angereichert war. Für die Individuen der rheinischen Bruchweiden-Population bietet sich auch eine andere Erklärung im Sinne einer induzierten Abwehrreaktion an. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Bruchweiden bei erhöhtem Fraßschaden mehr Cinnamoylglukose bilden als für die Synthese von Chlorogensäure notwendig ist und es sich hierbei um einen Ausgangsstoff handelt, der die Wintermortalität (Kap. 5) der auf Bruchweiden fressenden Blattkäfer verursacht. - Zimtsäuren gehören zu sekundären Pflanzenstoffen, die bisher mit allelopathischer Wirkung in Zusammenhang gebracht wurden (HARBORNE 1995).

In dem von uns ausgewählten Untersuchungsgebiet wurden die Bruchweiden, die Silberweiden oder die Hybride zwischen beiden Arten (*Salix x rubens*) vollständig kahlgefressen (s.o.). Mandelweiden (*S. triandra*), die in unmittelbarer Nachbarschaft der befallenen Bäume wuchsen, wurden von den Weidenblattkäfern nicht

angerührt. Die Ursache hierfür ist sicherlich auf das Phenolglycosid Salidroside zurückzuführen, welches für Mandelweiden charakteristisch ist und in hohen Konzentration auftreten kann (SHAO 1991). Als Derivat der Zimtsäure wird das Salidroside aus der p-Cumarinsäure über p-Cumarinaldehyd bei Reduzierung der Seitenkette und anschließender Glykolysierung gebildet (MANN 1987). Als einzige Substanz der Mandelweide fehlte es bei allen anderen Weiden-Arten, die von den Blattkäfern als Wirtspflanzen akzeptiert wurden.

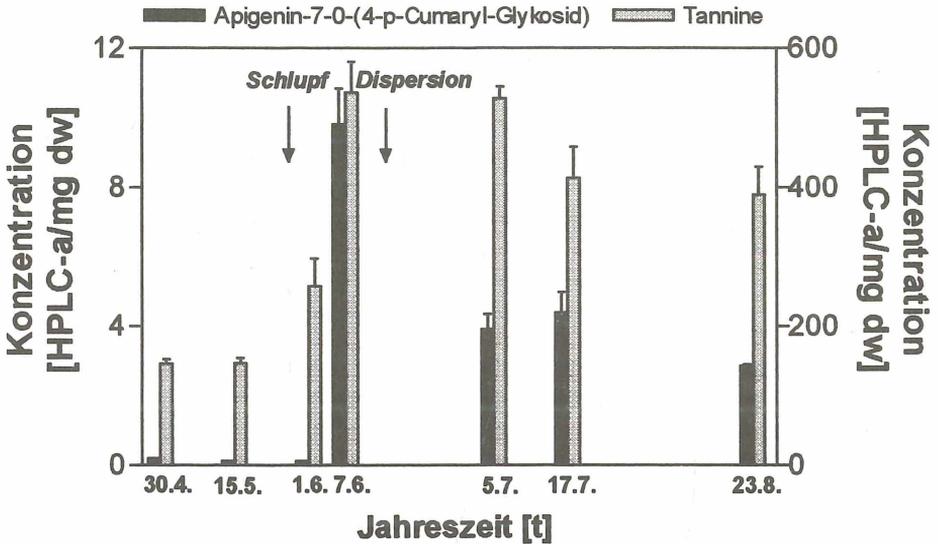


Abb. 3: Jahreszeitliche Veränderungen in den Konzentrationen von kondensierten Tanninen und von Apigenin-7-o-(4-p-cumarylglucosid) in Blättern eines Baumes von *Salix alba*, der durch einen intensiven Befall von *Melasoma vigintipunctata* gekennzeichnet war. Die Zeitspanne des Prä-Diapauseraßes zwischen Schlupf und Dispersion der Imagines ist mit Pfeilen markiert. (a = Fläche, dw = Trockengewicht (ver. nach TOPP 1997).

Silberweiden (*S. alba*) enthalten als sekundäre Inhaltsstoffe Chlorogensäure, Neochlorogensäure, Flavonoide und kondensierte Tannine. Durch die Synthese von kondensierten Tanninen und der Abwesenheit von Phenolglycosiden unterscheiden sich die Silberweiden somit deutlich von den Bruchweiden. Die erfolgreiche Entwicklung des *C. vigintipunctata* auf den Silberweiden deutet darauf hin, daß dieser Blattkäfer auch ohne das Phenolglycosid Salicin auskommen kann. Der geringere Nährstoffgehalt der Silberweidenblätter wurde durch eine erhöhte Fraßrate bei den Larven ausgeglichen (TOPP & BERACZ 1989). Ähnliche Anpassungskompromisse sind von verschiedenen Schmetterlingsraupen bekannt geworden (SLANSKY 1993).

Die erhöhten Konsumptionsraten dienen dazu, Gewichtsreduktionen zu kompensieren, die schließlich bei den schlüpfenden Imagines bemerkbar sind. Da bei dem Blattkäfer wie bei vielen anderen Insekten die Größe der Imagines mit der Fekundität korreliert ist, haben diese erhöhten Fraßleistungen adaptiven Wert.

Insekten haben neben der Erhöhung von Fraßraten eine weitere Möglichkeit, die schlechtere Nahrungsqualität von Wirtspflanzen auszugleichen. Diese besteht darin, die Fraßperiode zu verlängern. Eine solche Reaktion konnte bei *C. vigintipunctata* nicht beobachtet werden. Sie scheint für diese Art auch extrem ungünstig zu sein. Silberweiden reichern im Jahresgang in ihren Blättern kondensierte Tannine an (Abb. 3). Somit zeigen sie ein Reaktionsmuster, das mit dem der Eichen (*Quercus robur*) vergleichbar ist. Eichen können nämlich mit Hilfe der Tannine die Raupen des Kleinen Frostspanners (*Operophtera brumata*) unter Kontrolle halten (FEENY 1970) und sorgen dafür, daß der Fraßschaden durch Frostspanner auf das Frühjahr begrenzt bleibt. Dies gilt sicherlich auch für die Silberweiden und die Hybride *S. x rubens* (KIRSTEN & TOPP 1991). Zusätzlich dürften die Tannine der Silberweiden einen Einfluß auf die Überlebensrate der Blattkäfer ausüben (Kap 5). Dies bedeutet sowohl für den Kleinen Frostspanner als auch für den Weidenblattkäfer, ihre Individualentwicklungen möglichst frühzeitig im Jahresgang zu beenden, um so dem Einfluß dieser sekundären Inhaltsstoffe auszuweichen.

Silberweiden reichern im Jahresgang aber nicht nur Tannine an. Zusätzlich kann es zu einer Konzentrationssteigerung von Flavonoiden kommen. Die jahreszeitliche Konzentrationsveränderung des Apigenin-7-o-(4-p-Cumaryl)glycosids ist hierfür ein Beispiel (Abb. 3). Neben dem erwähnten Flavonoid konnten wir aus Blättern von Silberweiden 22 weitere Phenolverbindungen nachweisen (BAAK et al. 1989).

Im Zusammenhang mit der Populationsdynamik von *C. vigintipunctata* interessierte uns die Frage, ob irgendeine der zahlreichen Phenolverbindungen für die erhöhte Mortalität des Weidenblattkäfers verantwortlich gemacht werden könnte. Um eine Antwort auf diese Frage zu finden, führten wir Fraßversuche mit dem Mondvogel (*Phalera bucephala*) durch. Den Mondvogel wählten wir aus, weil er sich auf Silberweiden gut entwickeln kann und außerdem auf dieser Wirtspflanze 2 Generationen im Jahr bildet. Er sollte also gegenüber einer Konzentrationssteigerung von Tanninen unempfindlich sein. Toleranzerscheinungen gegenüber erhöhte Tanninkonzentrationen sind von Insekten aus mehreren Ordnungen bekannt (BERNAYS et al. 1981, MANUWOTA & SCRIBER 1986). Für die Fraßversuche wurden 5 verschiedene Silberweiden gewählt, die von dem Blattkäfer *C. vigintipunctata* unterschiedlich intensiv befallen waren. Außerdem wurden die Fraßversuche zu unterschiedlichen Jahreszeiten durchgeführt, so daß insgesamt 9 verschiedene Fraßserien zur Auswertung gelangten. Bei der nachfolgenden statistischen Betrachtung wurde versucht, die Konzentrationen der Phenolverbindungen mit der Mortalität der Raupen ($n = 40$ in jeder Versuchsserie) zu korrelieren. Dies gelang uns nur bei drei Phenolverbindungen. Die Ergebnisse sind in Abb. 4 dargestellt.

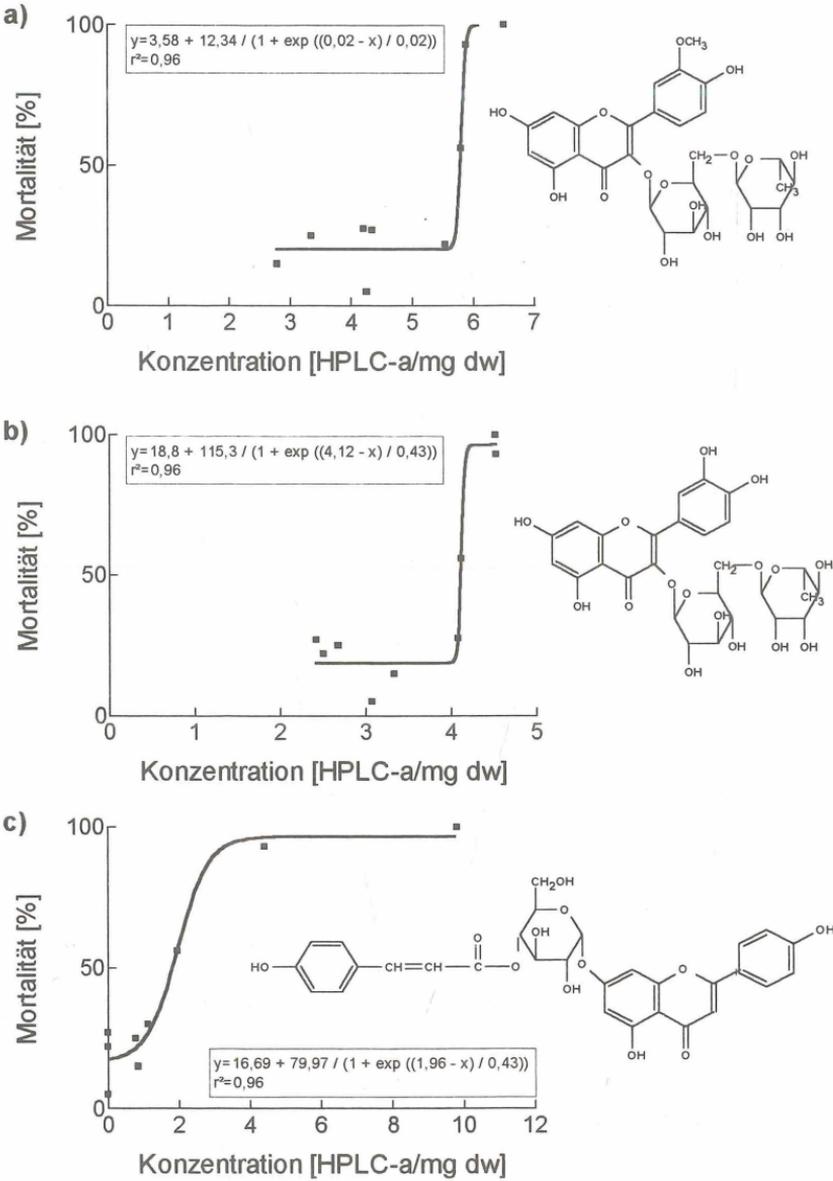


Abb. 4: Korrelationen zwischen den Konzentrationen von Flavonoiden, die in den Blättern von *Salix alba* nachgewiesen wurden und der Mortalität der Raupen des Mondvogels (*Phalera bucephala*), die von diesen Blättern gefressen hatten. a) Isorhamnetin-3-o-rutinosid, b) Quercetin-3-o-rutinosid (Rutin), c) Apigenin-7-o-(4-p-cumarylglykosid). (a = Fläche, dw = Trockengewicht (ver. nach TOPP 1997).

Das Flavonolglycosid Rutin (Quercetin-3-O-rutinosid) wirkt auf verschiedene Insekten toxisch, die sich von Baumwoll- und Tabakpflanzen ernähren. Außerdem ist das Rutin, wie auch die Chlorogensäure u.a., ein Trichomgift der Tomate (HARBORNE 1995). Über die beiden anderen Flavonoide sind mir keine toxischen Wirkungen bekannt. Möglicherweise erhöhen sie hier die Wirkung des Rutins und sind mitverantwortlich für die Wintermortalität der Imagines von *C. vigintipunctata*, die im zurückliegenden Sommer von den Silberweiden gefressen hatten. Fütterungsversuche mit künstlicher Nahrung und selektiver Applikation der erwähnten sekundären Inhaltsstoffe könnten Klärung geben.

Eine weitere Aussage ist nach den Fraßversuchen eindeutig. Wählen Schmetterlinge (Mondvögel) Silberweiden zur Eiablage, die zuvor durch den Weidenblattkäfer *C. vigintipunctata* erheblich geschädigt wurden, so hat dies einen Einfluß auf die Entwicklung der schlüpfenden Raupen. Mit zunehmendem Fraßschaden durch die Käfer steigt die Mortalität der Schmetterlingsraupen.

5. Lebensstadien und k-Faktoren-Analyse

Für zwei Bäume, eine Bruchweide und eine Silberweide, wurde versucht, die Besiedlungsdichte durch *C. vigintipunctata*, die Veränderungen der Populationsdichte im Jahresgang und den Einfluß der Mortalitätsfaktoren abzuschätzen. Die numerischen Angaben und die k-Werte, als Differenzen der Mortalitätsfaktoren vor ($\log n$) und nach einem Einfluß ($\log n+1$) sind zusammenfassend in Tab. 2 dargestellt.

Aus der Tabelle lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. *C. vigintipunctata* konnte nur überleben, wenn die Bruchweide als Wirtspflanze ausgewählt wurde.
2. Einflüsse durch die höhere trophische Ebene (Prädatoren, Parasitoide) waren gering und beeinflussten die Populationsdichte um etwa 15%.
3. Einflüsse, die von Individuen derselben trophischen Ebene (Konkurrenz) ausgingen, waren ebenfalls gering und könnten bei *S. alba* höchstens 20% betragen. Bei *S. fragilis* waren sie deutlich niedriger.
4. Eine Kontrolle der Populationsdichte von *C. vigintipunctata* konnte nur durch die untere trophische Ebene, durch die Wirtspflanze, erfolgen.

6. Danksagung

Für die Anfertigung der Abbildungsvorlagen möchte ich Dipl. Biol. Regina Häusler vielmals danken.

7. Literatur

ANDERSON, R.M. & MAY, R.M. (1980): Science 210, 658-661.

- BAAK, S., KIRSTEN, K., TOPP, W., WEISSENBOCK, W. & WRAY, U. (1989) *Planta medica* Suppl. 99-100.
- BAUR, R. & BENZ, G. (1983): *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 56, 245-250.
- BERNAYS, E.A., CHAMBERLAIN, D.J. & LEATHER, E.M. (1981): *J. Chem. Ecol.* 7, 247-256.
- BOWERS, M.D. (1993): In: STAMP, N.E. & CASEY, T.M. (eds.): *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*, 331-371. Chapman & Hall, London.
- CHMELAR, J. & MEUSEL, W. (1986): *Die Weiden Europas*. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- COURTNEY, S.P. & KIBOTA, T.T. (1990): In: BERNAYS, E.A. (ed.): *Insect Plant Interactions*. Vol. 2, pp 161-187. CRC Press, Boca Raton.
- DENNO, R.F., LARSSON, S. & OLMSTEAD, K.L. (1990): *Ecology*, 71, 124-137.
- DREES, M. (1995): *Natur u. Heimat* 55, 23-28.
- EDWARDS, P.J., WRATTEN, S.D. & PARKER, E.A. (1992): *Oecologia* 91, 266-272.
- ERBELING, L. & TERLUTTER, H. (1995): *Natur u. Heimat* 55, 17-22
- EVANS, D.L. & SCHMIDT, J.O. (1990): *Insect defenses*. State Univ. of New York, Albany.
- FAETH, S.H. & SIMBERLOFF, D. (1981): *Ecology* 62, 620-624.
- FEENY, P.P. (1970): *Ecology* 51, 565-581.
- FLOREN, A. (1989): *Nahrungsökologische Untersuchungen bei einem Massenaufreten des Weidenblattkäfers *Melasoma vigintipunctata* (Scop.)*. Diplom-Arbeit, Univ. zu Köln.
- GROSS, H.J. & TOPP, W. (1997): *Biologia (Bratislava)* (in press).
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E. & SLOBODKIN, L.B. (1960): *Am. Nat.* 94, 421-425.
- HARBORNE, J.B. (1995): *Ökologische Biochemie*. 4. Auflage. Spektrum, Heidelberg.
- HEGNAUER, R. (1973): *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Band 6. Birkhäuser, Basel.
- HEINRICH, B. (1979): *Oecologia* 42, 325-337.
- HOLMES, R.T. & STURGES, F.W. (1975): *J. Anim. Ecol.* 44, 175-200.
- JAENIKE, J. (1978): *Theor. Pop. Biol.* 14, 350-356.
- JANZEN, D.H. (1973): *Am. Nat.* 107, 786-790.
- JULKUNEN-TIITTO, R. (1989): *Distribution of certain phenolics in *Salix* species (Salicaceae)*. Univ. of Joensuu. Publ. in Sciences 15.
- KIRSTEN, K. & TOPP, W. (1991): *J. Appl. Ent.* 111, 457-468.
- LAYS, P. (1986): *Bull. Annl. Soc. r.belge Ent.* 122, 28.
- MANN, J. (1987): *Secondary metabolism*. Clarendon Press, Oxford.
- MANUWOTA, S. & SCRIBER, J.M. (1986): *Oecologia* 69, 225-230.
- MATSUDA, K. & MATSUO, H. (1985): *Appl. Ent. Zool.* 20, 305-313.
- MIZUNO, M., KATO, M., IINUMA, M., TANAKA, T., KIMURA, A., OHASHI, H., SAKAI, H. & KAJITA, T. (1989). *Bot. Mag. Tokyo* 192, 403-411.
- NOTHNAGLE, P.J. & SCULTZ, J.C. (1987): In: BARBOSA, P. & SCHULTZ, J.C. (eds.): *Insect Outbreaks*, pp 59-80. Academic Press, San Diego.

- OHMART, C.P., STEWART, L.G. & THOMAS, J.R. (1985): *Oecologia* 68, 41-44.
- PASTEELS, J.M., BRAEKMAN, J.-C. & DALOZE, D. (1982): *Tetrahedon* 38, 1891-1897.
- PASTEELS, J.M., DALOZE, D. & ROWELL-RAHIER, M. (1986): *Physiol. Entomol.* 11, 29-37.
- PASTEELS, J.M., BRAEKMAN, J.-C. & DALOZE, D. (1988): In: JOLIVET, P., PETITPIERRE, E. & HSIAO, T.H. (eds.): *Chemical defense in the Chrysomelidae*, pp 233-252. Kluwer; Dordrecht.
- PASTEELS, J.M., ROWELL-RAHIER, M., BRAEKMAN, J.-C. & DUPONT, A. (1983): *Physiol. Entomol.* 8, 307-314.
- PASTEELS, J.M., ROWELL-RAHIER, M., BRAEKMAN, J.-C. & DALOZE, D. (1984): *Biochem. Syst. Ecol.* 12, 395-406.
- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R. & CHARNOV, E.L. (1977): *Q. Rev. Biol.* 52, 137-154.
- RANK, N.E. (1992): *Oecologia* 90, 95-101.
- RAUPP, M.J. & SADOFF, C.S. (1989): *Oecologia* 80, 154-157.
- ROITBERG, B.D., VAN LENTEREN, J.C., VAN ALPHEN, J.J.M., GALIS, F. & PROKOPY, R.J. (1982): *J. Anim. Ecol.* 51, 307-325.
- SCHULER, W. & HESSE, E. (1985): *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16, 249-255.
- SCHULTZ, J.C. & BALDWIN, I.T. (1982): *Science* 217, 149-151.
- SCHWERDTFEGER, F. (1968) *Demökologie*. Parey, Hamburg.
- SHAO, Y. (1991): *Phytochemischer Atlas der Schweizer Weiden*. Dissertation ETH Zürich, Nr. 9532, Zürich.
- SKINNER, G.J. & WHITTAKER, J.B. (1981): *J. Anim. Ecol.* 50, 313-326.
- SLANSKY, F. (1993): In: STAMP, N.E. & CASEY, T.M. (eds.): *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*, pp 29-91. Chapman & Hall, London.
- STRONG, D.R., LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. (1984): *Insects on Plants*. Blackwell, Oxford.
- THIEME, H. (1965): *Planta medica* 13, 431-438.
- THORSTEINSON, A.J. (1960): *Annu. Rev. Ent.* 5, 193-218.
- TOPP, W. (1997): In: DETTNER, K., BAUER, G. & VÖLKL, W. (eds): *Vertical food web interactions*, *Ecological Studies*, 147-169, Springer, Heidelberg.
- TOPP, W. & BERACZ, P. (1989): *J. Appl. Ent.* 107, 261-274.
- TOPP, W. & BELL, D. (1992): *Faun.-Ökol. Mitt.* 6, 267-286.
- VILLEGAS, R.J.A. & КОЛІМА, М. (1986): *J. Biol. Chem.* 261, 8729-8733.
- WHITE, T.C.R. (1984): *Oecologia* 63, 90-105.

Prof. Dr. Werner Topp
 Zoologisches Institut der Univ. zu Köln
 Physiologische Ökologie
 Weyertal 119
 D 50923 Köln

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [1996](#)

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

Artikel/Article: [Massenvermehrungen von Insekten, Verteidigungsreaktionen von Pflanzen. - Eine Fallstudie am Beispiel des Weidenblattkäfers *Chrysomela vigintipunctata* 1-18](#)