

# **Disteln und ihre Insektenfauna: Ein Beitrag zur Evolution eines Insekten-Pflanzen-Systems**

Zwölfer, Helmut

## Summary

Fossil, biogeographical and genetic data of the phytophagous fauna of "thistles" suggest a close relationship of the Asteraceae tribes Cardueae, Echinopeae, Arctoteae and Carlineae, a group of taxa whose common ancestor probably originated in the late Eocene or early Oligocene. Much of the radiation of the Palearctic hosts and their phytophagous taxa seems to have taken place already during the Miocene, whereas the Nearctic *Cirsium* spp. and their fauna evolved mainly during the Pliocene and Pleistocene. The strong contrast between the rich and diversified west-Palearctic insect fauna and the poor and unbalanced phytophagous complexes of the Nearctic *Cirsium* spp. indicates that the evolution of structured phytophagous guilds of the Cardueae required a time span of 15 to 30 million years.

## 1. Einleitung

Wirtspflanzen und die mit ihnen assoziierten Insekten sind ein wesentlicher Teil der biologischen Vielfalt des Festlands. Sie stellen ökologische Systeme dar, die hinsichtlich ihrer Zusammensetzung und der in ihnen herrschenden Wechselbeziehungen Gegenstand intensiver Forschungen geworden sind. Dagegen wurde die Frage, wie Insekten-Pflanzen-Systeme im Verlauf der Erdgeschichte entstanden sind und sich weiter entwickelt haben, nur selten gestellt. Zum Verständnis der biologischen Vielfalt kann aber gerade eine historische Betrachtungsweise beitragen. Im Folgenden soll daher versucht werden, einige Epochen der Geschichte der Phytophagenfauna der "Disteln" vom frühen Tertiär bis zur Jetztzeit zu rekonstruieren. Zuvor muß aber der Begriff "Disteln" eingegrenzt und eine grobe Übersicht über die heutige Distelfauna gegeben werden. Außerdem scheint eine Übersicht über die Bildung von Wirtsrassen innerhalb der Distelfauna sinnvoll, da die Mikroevolution ja eine Vorstufe der Makroevolution darstellt.

## 2. "Disteln" im Sinne der botanischen Systematik

Landläufig versteht man unter dem Sammelbegriff "Disteln" krautige Gewächse, die stechen und nach Adam's Vertreibung aus dem Paradies als Unkräuter auf seinem Acker wuchsen. Botanisch gehören die "Disteln" in die riesige Familie der Körbchenblüter (Asteraceae) und zwar zu mehreren Triben, also Verwandtschaftsgruppen, die aber, wie Untersuchungen der Arbeitsgruppe Jensen in Bayreuth (JENSEN & ZWÖLFER, 1993), wahrscheinlich machen konnten, miteinander recht nahe verwandt sind (siehe Übersicht S. 2). Zwar weisen nicht alle Arten der dort aufgeführten Gattungen den stacheligen Distel-Habitus auf, (er fehlt beispielsweise bei den mitteleuropäischen Flockenblumen oder der Kohldistel (*Cirsium oleraceum*)) aber insgesamt sind Stacheln an Blättern, Stengeln und/oder Blütenköpfen weit

verbreitete mechanische Schutzeinrichtungen gegen Freßfeinde, die der großen Mehrzahl der "Disteln" ihr charakteristisches Aussehen verleihen. Zusätzlich sind manche Vertreter auch durch Klebdrüsen, dichte Behaarung oder toxische Inhaltsstoffe geschützt.

### Übersicht über die "Disteln": taxonomische Gruppen

Familie Asteraceae (Körbchenblüter)

Tribus **Cardueae** (= Disteln im engeren Sinn)

Untertribus **Carduinae**: ca 1350 über die Paläarktis verbreitete Gattungen, zwei Gattungen auch in Nordamerika. Wichtige Gattungen: Kratzdistel (*Cirsium*), Distel (*Carduus*), Eselsdistel (*Onopordum*), Klette (*Arctium*), Artischocke (*Cynara*), Mariendistel (*Silybum*)

Untertribus **Centaureinae**: ca 650 paläarktische Arten. Wichtige Gattungen: Flockenblumen (*Centaurea*), Safflor (*Carthamus*)

Tribus **Carlininae** (= Gold- und Silberdisteln)

ca 50 paläarktische Gattungen (z.B. *Carlina*, *Xeranthemum*)

Tribus **Echinopeae** (= Kugeldisteln):

ca 120 in der Paläarktis und Afrika verbreitete Arten (*Echinops*)

Tribus **Arctoteae**

("südafrikanische Disteln", die viele morphologische Konvergenzerscheinungen mit den Cardueae zeigen): ca 50 südafrikanische Arten der Gattung *Berkheya*.

### 3. Wichtige Phytophagen-Gruppen der Insektenfauna der "Disteln"

Vom Blütenkopf über Stengel, Blätter und Wurzeln können sämtliche Organe der "Disteln" von einer Vielzahl von phytophagen Insektenarten genutzt werden. Dabei dominieren unter den Dipteren die Bohrfiegen (Tephritidae), unter den Coleopteren die Rüsselkäfer (Curculionidae) und Blattkäfer (Chrysomelidae), unter den Lepidopteren die Wickler (Tortricidae, Phalonidae) und unter den Homopteren Blattläuse (Aphididae). Nahezu ausschließlich an "Disteln" gebunden und dort auf allen in der Übersicht (s.o.) genannten Triben und Untertriben vorkommend leben die Vertreter der artenreichen, paläarktisch-afrikanisch verbreiteten Rüsselkäfergattung *Larinus*. Auch Vertreter der auf den Befall von Blütenköpfen spezialisierten Gelechiiden-Gattung *Metzneria* kommen mit einer Vielzahl von Arten bei den Cardueae, Carlineae und Echinopeae vor. Auf den Befall von Wirtsarten in den Triben Cardueae und Echinopeae sind Vertreter der Bohrfiegen-Gattungen *Terellia* und

*Urophora* sowie der Gattung *Pyroderces* (Lep.: Momphidae) spezialisiert. Zahlreich sind die Phytophagentaxa, deren Vertreter ihren Wirtskreis auf die beiden Untertriben der Cardueae beschränken. Genannt seien hier nur die Bohrfliegen-Gattungen *Chaetostomella* und *Cerajocera*, die Rüsselkäfer-Gattung *Eustenopus* und die *Larinus*-Untergattung *Larinodontes*. Nur auf Disteln der Untertribus Carduinae beschränkt sind die Vertreter der Rüsselkäfer-Gattung *Rhinocyllus* und der Bohrfliegen-Gattung *Xyphosia*, ferner viele Arten der großen Bohrfliegen-Gattung *Tephritis*. Die Untertribus Centaureinae ist besonders reichhaltig an spezialisierten Phytophagen-Taxa. Beispiele sind die Rüsselkäfergattung *Bangasternus* und die *Larinus*-Untergattung *Larinomesius*, die Bergblattkäfer-Untergattung *Allorina* (Gattung *Oreina*, Chrysomelidae), die Bohrfliegen-Gattung *Chaetorellia*, die Gallwespen-Gattung *Isocolus* und zwei Kleinschmetterlingsgattungen: *Pterolonche* (Pterolonchidae) und *Pelochrista* (Tortricidae).

Tab. 1: Beispiele für Biotypen bei phytophagen Insekten an Cardueen

Phytophagenart	Wirtspflanzen der Biotypen	Region
<i>Larinus sturnus</i>	<i>Arctium</i> spp.	pannonischer Raum
	<i>Cirsium spinosissimum</i>	Alpen
	<i>Centaurea scabiosa</i>	Jura/Alpen
	<i>Carduus nutans</i>	Mitteleuropa, Balkan
<i>Larinus jaceae</i>	<i>Carduus nutans</i>	Mittel- und Südeuropa, Balkan
	<i>Centaurea scabiosa</i>	Westeuropa, westl. Mitteleuropa
<i>Rhinocyllus conicus</i>	<i>Cirsium vulgare</i>	Westfrankreich
	<i>Carduus pycnocephalus</i>	Südfrankreich
	<i>Silybum marianum</i>	Mittelmeergebiet
	<i>Carduus nutans</i>	Mittel-/Südeuropa
<i>Tephritis conura</i>	<i>Cirsium spinosissimum</i>	Alpen
	<i>Cirsium helenoides</i>	Fichtelgebirge, Alpen
	<i>Cirsium oleraceum</i>	Mitteleuropa
	<i>Cirsium palustre</i>	Schottland
	<i>Cirsium erisithales</i>	franz. Zentralmassiv

In den meisten dieser Phytophagen-Taxa kommen nah verwandte Phytophagenarten auf nah verwandten Wirtsarten vor. Das bedeutet, daß Artbildungsprozesse mit dem Übergang bzw. der Spezialisierung auf Wirtspflanzen derselben Verwandtschaftsgruppe verbunden waren. Bei einem Großteil der Distelfauna haben systematisch abgrenzbare Wirtspflanzentaxa jeweils als "Radiations-Plattform" für die Phytophagen gedient. Solche evolutiven Radiationsprozesse auf Verwandtschaftsgruppen von Wirtspflanzenarten lassen sich auf unterschiedlichen taxonomischen Ebenen verfolgen. Sie finden sich in der Distelfauna je nach Phytophagentaxon auf Gruppen verwandter Wirtspflanzenarten, Wirtsgattungen oder Wirts-Triben. Wirtspflanzentaxa als Radiations-Plattform kommen auch bei anderen Phytophagen-Pflanzen-Assoziationen vor, sie scheinen aber innerhalb der Distelfauna besonders häufig zu sein, was damit zusammenhängen könnte, daß hier für die Ausbeutung von Pflanzenstrukturen (beispielsweise den reich strukturierten Blütenköpfen) vielfach besondere morphologische und biologische Anpassungen notwendig sind.

#### 4. Mikroevolution als Vorstufe der Makroevolution

In der Phytophagenfauna der Disteln kommen weit verbreitet Wirtsrassen (bzw. Biotypen im Sinne von DIEHL & BUSH, 1984) vor, d.h. Populationsgruppen, die sich durch die Wirtswahl und teilweise auch andere biologische Merkmale (z.B. in ihrer Phaenologie, mit der eine Synchronisation mit bestimmten Entwicklungsstadien der Wirtsort gewährleistet wird) unterscheiden. Sie lassen sich durch gel-elektrophoretisch erfaßbare Unterschiede in den Allel-Häufigkeiten und oft auch morphometrisch trennen, ohne daß sie zu verschiedenen Arten zu rechnen wären. Ein Genfluß ist - zumindest potentiell - zwischen unterschiedlichen Biotypen einer Art noch möglich. (ZWÖLFER & ROMSTÖCK-VÖLKL, 1991, SEITZ & KOMMMA 1984, ROMSTÖCK-VÖLKL, 1997). Einige Gruppen von Biotypen bei Distelinsekten sind in Tabelle 1 aufgeführt. Biotypen sind beispielsweise in Mittel- und Hochgebirgen (ZWÖLFER, 1975) oder in Nordeuropa (ROMSTÖCK 1986, ROMSTÖCK & ARNOLD 1987) entstanden, weil sich dort das Wirtspflanzenangebot für die Distelfauna ändert. Die Phytophagen erschließen sich hier in Form eines "resource tracking" neue Wirte, die neue Anpassungen notwendig machen. Biotypen stellen damit Modelle für die Anfangsphase von Artbildungs-Prozessen dar. Wichtig erscheint, daß im Gegensatz zur klassischen allopatrischen Artbildung hier bereits in Sympatrie oder Parapatric eine ökologische Differenzierung und mit den unterschiedlichen Wirtspflanzen eine Reduktion des Genflusses zwischen den Biotypen stattfindet (ZWÖLFER & BUSH 1984). Entscheidend ist dabei, daß für praktisch alle wirtsspezialisierten Distel-Phytophagen das "Rendez-Vous-Prinzip" gilt, d.h. der artspezifische Eiablageplatz ist gleichzeitig der spezifisch festgelegte Treffpunkt der Paarungspartner (ZWÖLFER, 1974).

#### 5. Daten zur Geschichte der Disteln und ihrer Fauna im Tertiär

5.1 Eozän und Oligozän (Perioden vor 38-55 Millionen bzw. 24-38 Millionen Jahren)

Fossiles Material gibt über das Alter und die Herkunft der "Disteln" keine zuverlässige Auskunft. Nach SMALL (1919) liegen die ersten - allerdings fraglichen - Fossilnachweise für "Cynareae" aus dem oberen Miozän von Öhningen, also einem Zeitraum vor 10-12 Millionen Jahren, vor. Fossilfunde von Vertretern der Gattungen *Carduus* und *Cirsium* gibt es dann aus dem mittleren Pliozän im östlichen Holland (d.h. vor ca 6 Millionen Jahren) sowie aus dem oberen Pliozän in Suffolk (vor ca 3 Millionen Jahren). Dagegen sind 7 Insektengattungen (z.B. *Apion*, *Larinus*, *Cleonus*, *Lixus*, *Cassida*, *Altica*, *Tingis*), die in der heutigen Distelfauna vertreten sind, bereits seit dem unteren Oligozän (vor ca 35 Millionen Jahren) fossil nachweisbar (SCUDDER, 1891).

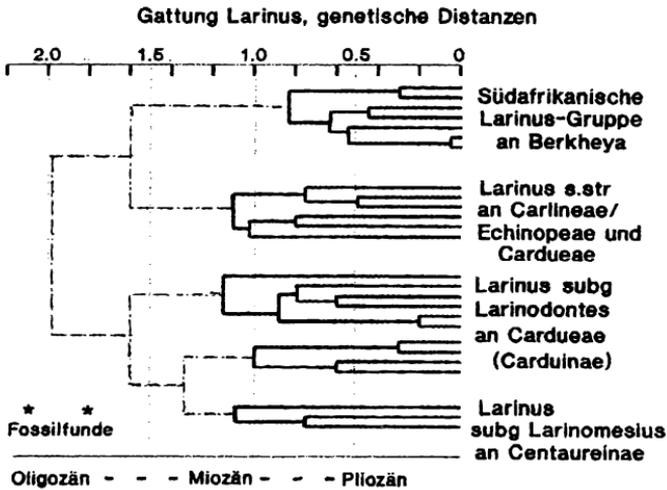


Abb. 1: Genetische Distanzen (Berechnung nach NEI, UPGMA cluster-Methode) innerhalb der Rüsselkäfergattung *Larinus*. Nach Daten von J.HERBST (teilweise publiziert bei JENSEN & ZWÖLFER, 1993). Die unten eingefügte Zeitachse beruht auf der Annahme, daß eine Einheit der NEI-Distanz einer Zeitspanne von 14-18 Millionen Jahren entspricht. Da bei NEI-Distanzen oberhalb dieses Wertes die lineare Beziehung zur Zeitachse zunehmend unsicherer wird, sind die Beziehungen zwischen den *Larinus*-Gruppen in diesem Bereich mit gestrichelten Linien angegeben. Die Daten der oligozänen Fossilfunde sind SCUDDER (1891) entnommen.

Einen wichtigen Hinweis, daß die Stammform der "Disteln" bereits zu Beginn des Oligozän existiert haben könnte, liefern dabei die Fossilfunde der Gattung *Larinus* aus dem Unter-Oligozän in Aix-en-Provence (vor ca 35 Millionen Jahren) sowie aus dem Mittel-Oligozän im Elsaß. Denn die ausschließlich mit den Distel-Triben

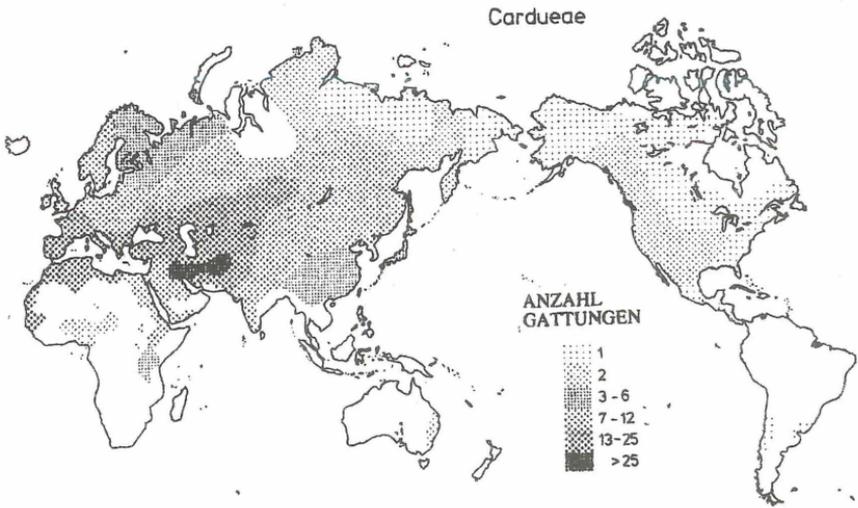


Abb. 2: Die globale Verteilung und regionale Dichte der Gattungen der Asteraceen-Tribus Cardueae (nach Daten von JÄGER (1987)).

assoziierte Gattung *Larinus* hat offensichtlich die Evolution der "Disteln" über eine lange Zeitstrecke hin "begleitet", wie ihre systematische Gliederung und ihr geographisches Verbreitungsmuster, das ein Spiegelbild der paläarktisch-afrikanischen Verbreitung der Distel-Triben ist, erkennen lassen. Die genetischen Distanzen zwischen den heutigen Vertretern der einzelnen *Larinus*-Untergattungen an den Distel-Triben Arctoteae, Carlineae, Echinopeae und Cardueae (Abb. 1) sind beträchtlich. Zusammen mit dem unteroligozänen Fossilnachweis von *Larinus* ist dies ein Indiz dafür, daß der Beginn der Entfaltung der Gattung *Larinus* bereits in das Oligozän fallen dürfte, einer geologischen Epoche, in deren Verlauf sich die feste Landverbindung zwischen der westlichen und östlichen Paläarktis entwickelte. Damit erlaubt die Rüsselkäfergattung *Larinus* die Hypothese eines Ursprungs der Cardueen und verwandter "Distel-Triben" im späten Eozän oder frühen Oligozän. Im Einklang mit dieser Hypothese steht das in denselben bzw. nur geringfügig früher liegenden geologischen Zeitraum fallende Auftreten zahlreicher Stammlinien der Huftiere, also einer mannigfachen Gruppe von Großweidetieren, deren selektiver Einfluß die Ausbildung des stachligen Distelhabitus begünstigt haben dürfte. Einen Hinweis, daß andererseits die "Disteln" im frühen und mittleren Eozän entweder noch nicht existierten oder sich doch erst ganz am Anfang ihrer Entwicklung befanden, liefert ihr heutiges Verbreitungsbild (in Abb. 2 für die Cardueen dargestellt): Es deckt das Gesamtgebiet der Paläarktis und das südliche und östliche Afrika ab und - mit den Gattungen *Cirsium* und *Saussurea* - Teile des westlichen Nordamerikas (JÄGER, 1987). Die wenigen nearktischen Cardueen geben in ihrem

Verbreitungsareal, ihrem Differenzierungsgrad und ihrer Phytophagenfauna keinerlei Anhaltspunkt dafür, daß ihre Vorfahren bereits im mittleren Eozän (d.h. vor etwa 50 Millionen Jahren) über die damals Nordamerika mit der Westpaläarktis verbindenden (und von vielen Säuger-Arten benutzte) Thule-Landbrücke eingewandert wären. Die offensichtlich von der Ostpaläarktis aus erfolgte Besiedlung Nordamerikas durch Cardueen (STECK, 1981) war erst über die seit dem mittleren Tertiär immer wieder bestehende Bering-Brücke möglich.

### 5.2. Miozän (Periode vor 5-24 Millionen Jahren)

In diese Epoche fällt vor etwa 17-20 Millionen Jahren die "miozäne Zeitenwende" (HEIZMANN et al, 1996): Ausgelöst durch plattentektonische Bewegungen kam es zu Gebirgsbildungsprozessen, zu neuen Landverbindungen und zum Übergang von einem ausgeglichenen maritimen zu einem mehr kontinentalen und saisonal geprägten Klima. Der mit den neuen Ausbreitungswegen verbundene Faunenwechsel wird von den Paläontologen als "Geburtsstunde unserer aktuellen Säugetierwelt" bezeichnet. Daß dieser paläogeographische und klimatische Umbruch auch auf die Disteln und ihre Fauna eingewirkt hat, läßt sich zwar nicht fossil belegen, aber wieder durch biogeographische bzw. genetische Indizien erschließen. Vertreter der Distelgattung *Cirsium* wanderten über die Bering-Brücke von Ostasien nach Nordamerika ein und bildeten dort ca 50 endemische nearktische Arten aus, die vor allem im Westen Nordamerikas verbreitet sind (HEYWOOD et al, 1977) und sich im Verlauf ihrer Speziation an unterschiedliche Boden- und Klimabedingungen anpassen konnten. Nach biosystematischen und gel-elektrophoretischen Untersuchungen von STECK (1981) haben sich die Gattungen der großen monophyletischen (KORNEVEV, 2000) Bohrfliegen-Tribus der Terelliini im Miozän entwickelt. Sie sind ganz auf den Befall von Disteln spezialisiert, wobei in den Gattungen *Cerajocera*, *Terellia*, *Chaetostomella*, *Chaetorellia* die Radiation auf paläarktischen Cardueen und in der afrikanischen Gattung *Craspedoxantha* auf der afrikanische "Distel"-Gattung *Berkheya* (Tribus Arctoteae) stattfand. STECK (1981) nimmt an, daß die Terelliini sich von der Westpaläarktis aus nach Osten ausgebreitet haben und im späten Miozän die zu dieser Zeit nicht passierbare Bering-Straße erreicht haben. Für die Divergenz der Gattungen *Chaetostomella* und *Terellia* berechnet STECK (1981) einen Zeitpunkt vor 4-10 Millionen Jahren (oberes Miozän bzw. Beginn des Pliozäns). Auch die in unserer Bayreuther Arbeitsgruppe für typische Vertreter der Cardueen-Fauna (*Tephritis* spp (KOMMA, 1990, EBER et al., 1991), *Isocolus* (BAUMANN & BRANDL, 1993), *Larinus* (ZWÖLFER & HERBST, 1988)) gefundenen genetischen Distanzen (Nei-Distanzen) zwischen kongenerischen Arten erlauben den Schluß, daß der Großteil der auf den Befall von Cardueen spezialisierten Phytophagen von der zweiten Hälfte des Miozäns an entstanden ist.

### 5.3 Pliozän (Periode vor 1.6 bis 5 Millionen Jahren)

Nach STECK (1981) ist es im Pliozän (oder frühen Pleistozän) der Gattung *Terellia* gelungen, von Ostasien über die wieder "geöffnete" Bering-Brücke nach

Nordamerika einzuwandern. In der Paläarktis sind nun erstmals die Cardueen-Gattungen *Cirsium* und *Carduus* fossil nachweisbar (SMALL, 1919). Die Entfaltung der Cardueen und ihrer Fauna ist vor allem in der Westpaläarktis weiter vorangeschritten. Bei der großen, monophyletischen und fast ausschließlich paläarktisch verbreiteten Bohrfliegengattung *Urophora*, deren Ursprung vermutlich in das Miozän hinab reicht, weisen die genetischen Abstände zwischen den Arten (KNOLL, 1991, MANN & BRANDL, 1991) darauf hin, daß ihre eigentliche Radiation wohl erst im Pliozän voll in Gang gekommen ist. Von ihren derzeit beschriebenen 57 Arten (FREIDBERG & NORRBOM, 2000) leben 54 als Gallbildner an Cardueen, eine aus drei Arten bestehende mutmaßliche Schwestergruppe dagegen an den Echinopeae (Kugeldisteln). *Urophora*-Gallen kommen in Distelblütenköpfen (an der Ackerdistel dagegen als Stengelgalle) in unterschiedlicher Komplexität (ZWÖLFER & ARNOLD-RINEHARDT, 1992) vor und bilden mit den assoziierten Parasitoiden, Inquilinen und weiteren Nutzern von Gallgewebe ökologische Kleinsysteme, die wesentlich zur Artenvielfalt der heutigen paläarktischen Distelfauna beitragen (ZWÖLFER, 1990). Einen großen Kontrast zur westpaläarktischen bildet die nearktische Distelfauna. Die rund 50 nearktischen *Cirsium*-Arten werden zwar von den genannten, ursprünglich aus der Paläarktis stammenden *Terellia*- und *Chaetostomella*-Arten und natürlich auch von polyphagen, von anderen Asteraceen-Triben stammenden Phytophagen genutzt, sie sind aber nie in dem Ausmaß zum Radiationsfeld für spezialisierte artenreiche Phytophagen-Taxa geworden, wie das in der West-Paläarktis bei dem Wirts-Taxon *Cirsium* der Fall war. Daran ändern auch einige nearktische Phytophage mit enger Bindung an nearktische *Cirsium*-Arten, etwa Vertreter der nearktischen Bohrfliegengattung *Paracantha* nichts. Auffallend an der nearktischen Distelfauna ist vor allem das völlige Fehlen von Gallerzeugern sowie der sehr geringe Anteil endophytisch lebender Arten (GOEDEN & RICKER, 1986).

## 6. Quartär

### 6.1 Pleistozän (Periode vor 0.01 bis 1.6 Millionen Jahren)

Fossil sind vom Pleistozän an nun auch die Cardueen-Gattungen *Arctium* und *Centaurea* in Europa nachgewiesen (SMALL, 1919). Die Bohrfliegen-Gattung *Chaetostomella*, deren Verbreitungsschwerpunkt in Ostasien liegt, dringt über die Bering-Brücke nach Nordamerika und bildet dort die auf nearktischen *Cirsium*-Arten in kühl-montanen Gebieten Nordwestamerikas spezialisierte nearktische Art *C. undosa* aus (STECK, 1981). Die artliche Differenzierung der an nearktischen *Cirsium*-Arten lebenden nearktischen Bohrfliegen *Terellia palposa* und *T. occidentalis*, deren Vorfahren ebenfalls über die Bering-Brücke eingewandert waren, hat sich nach STECK (1981) wegen der sehr geringen genetischen Distanzen ebenfalls erst im Pleistozän abgespielt.

In Europa kam es durch die pleistozänen Eiszeiten zu weiträumigen Arealverschiebungen vieler Distelarten und deren Fauna. Die dabei entstehenden Kontakte mit neuen potentiellen Wirtsarten und immer wieder auftretende geographische

Arealtrennungen dürften die Vielfalt an Arten und Rassen der europäischen Distelfauna beträchtlich vermehrt haben. Die im Vergleich zum mediterranen Raum deutliche relative Artenarmut (bei gleichzeitig oft hoher Individuendichte) heutiger mittel- und nordeuropäischer Cardueen-Faunen (SOBHIAN & ZWÖLFER, 1985) dürfte eine Auswirkung eiszeitlicher Einflüsse sein.

## 6.2 Holozän (vor 10 000 Jahren beginnende Periode)

In den Beginn des Holozäns fällt in Europa die mit der Besiedlung eisfrei werdender Areale im alpinen und nordischen Bereich verbundene Bildung neuer, an diesen Lebensraum angepassten Rassen von Distelinsekten. Beispiele sind etwa die alpine Rasse von *Larinus sturnus* (ZWÖLFER, 1975) oder die schottischen und alpinen Wirtsrasse von *Tephritis conura* (ROMSTÖCK & ARNOLD, 1988, ZWÖLFER & ROMSTÖCK-VÖLKL, 1991).

Während der vergangenen 150 Jahre haben dann europäische Cardueen-Arten aus den Gattungen *Cirsium*, *Carduus*, *Onopordum*, *Silybum*, *Cynara*, *Arctium*, *Centaurea* und *Carthamus* eine gewaltige, anthropogen bedingte Arealausweitung erfahren. Insbesondere in Nordamerika, Argentinien, Südafrika und Australien treten eingeschleppten Cardueen-Arten nicht nur als Ruderalpflanzen sondern auch als aggressive Weide- und Ackerunkräuter auf. Die Phytophagenfauna dieser eingeschleppten Disteln europäischen Ursprungs setzt sich aus drei unterschiedlichen Komponenten zusammen: Da sind einmal die zusammen mit ihren Cardueen-Wirten unbeabsichtigt nach Übersee miteingeschleppten Distelphytophagen. Beispiele in Nordamerika sind etwa Vertreter der Rüsselkäfergattung *Cleonus*, der Blattkäfergattung *Cassida*, der Bohrfliegen-Gattungen *Terellia* und *Urophora* oder der Blattlausgattungen *Capitophorus*, *Brachycaudus* und *Dactynotus*. Weiterhin vertreten sind unspezialisierte, ektophytisch lebende Opportunisten, die primär an nearktischen Asteraceen leben und von der reichhaltigen Ressource angelockt werden, die eingeschleppte Unkräuter dort bilden, wo sie in hoher Dichte vorkommen. Nachdem in den sechziger Jahren systematische Untersuchungen zur biologischen Bekämpfung von Europa nach Übersee eingeschleppter Cardueen begonnen wurden, gewinnt eine dritte Gruppe von Phytophagen zunehmend an Bedeutung: Dies sind auf die Ausbeutung der jeweiligen Cardueen-Wirte spezialisierte Arten, deren Biologie zunächst eingehend untersucht wird und die nach dem Bestehen umfangreicher Sicherheitstests (ZWÖLFER & HARRIS, 1971) in die überseeischen Zielgebiete eingeführt und dort angesiedelt werden. Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die Arten, bei denen bis jetzt Ansiedlungsversuche in Nordamerika erfolgreich waren. Eine Zusammenfassung und Bewertung der gegenwärtigen Bekämpfungserfolg geben JULIEN & GRIFFITHS (1998). Insgesamt hat sich gezeigt, daß bei den meisten als Unkraut auftretenden Cardueen-Arten eine erfolgreiche biologische Bekämpfung den Aufbau eines aus sorgfältig ausgewählten Phytophagen bestehenden Artenkomplexes erfordert (HARRIS, 1997). Lediglich bei *Carduus nutans*-Populationen gelang in vielen Gebieten Nordamerikas schon durch eine einzelne eingeführte

Phytophagenart eine vollständige Kontrolle. Es handelt sich dabei um den Rüsselkäfer *Rhinocyllus conicus*, der sich dort ohne seine Gegenspieler und konkurrierende Phytophage optimal entfalten konnte (ZWÖLFER & HARRIS, 1984). Die Geschichte der Cardueen und ihrer Fauna im Holozän zeigt, daß Arealveränderungen, deren Ausmaß zuvor Millionen von Jahren beansprucht hatte, durch den Einfluß des Menschen eine gewaltige Beschleunigung erfahren haben.

Tab. 2: Nach Übersee (Nordamerika, Australien, Neuseeland) exportierte und dort zur biologischen Bekämpfung von eingeschleppten Distelarten erfolgreich angesiedelte Cardueen-Insekten europäischer Herkunft. (Stand 1998: JULIEN & GRIFFITHS, 1998)

---

### **Coleoptera: Curculionidae**

- Rhinocyllus conicus* (Froel). (gegen *Carduus* spp.)
- Bangasternus orientalis* (Cap.) (gegen *Centaurea solstitialis*)
- Bangasternus faustii* (Reitter) (gegen *Centaurea diffusa*)
- Larinus minutus* Gyll.(gegen *Centaurea maculosa*)
- Larinus obtusus* Gyll. (gegen *Centaurea maculosa*)
- Larinus latus* Herbst (gegen *Onopordum* spp.)
- Larinus curtus* Hochhut (gegen *Centaurea solstitialis*)
- Larinus latus* Herbst (gegen *Onopordum* spp.)
- Eustenopus villosus* (Bohem.) (gegen *Centaurea solstitialis*)
- Lixus cardui* Oliv. (gegen *Onopordum* spp.)
- Cyphocleonus achates* (Fahr.) (gegen *Centaurea maculosa*)
- Trichosirocalus horridus* (Panzer) (*Carduus* spp.)
- Ceutorhynchus litura* (Fabr.) (gegen *Cirsium arvense*)

---

### **Coleoptera: Chrysomelidae**

- Lema cyanella* (L.) (gegen *Cirsium arvense*)

---

### **Coleoptera: Buprestidae**

- Sphenoptera jugoslavica* Obenb.(gegen *Centaurea maculosa*)

---

### **Diptera: Tephritidae**

- Urophora solstitialis* (L.) (gegen *Carduus* spp.)
- Urophora affinis* (Frauenfl.) (gegen *Centaurea maculosa*)
- Urophora quadrifasciata* (Meig.) (gegen *Centaurea maculosa*)
- Urophora sirunaseva* (Hering) (gegen *Centaurea solstitialis*)
- Urophora stylata* (Fabr.) (gegen *Cirsium vulgare*)
- Urophora cardui* (L.) (gegen *Cirsium arvense*)
- Chaetorellia australis* Hering (gegen *Centaurea solstitialis*)
- Chaetorellia acrolophi* W. & M. (gegen *Centaurea diffusa*)
- Terellia virens* (Loew) (gegen *Centaurea diffusa*)

---

### **Lepidoptera: Tortricidae**

- Agapeta zoegana* L. (gegen *Centaurea diffusa*)

---

### **Lepidoptera: Gelechiidae**

- Metzneria paucipunctella* Zell.(gegen *Centaurea* spp.)
-

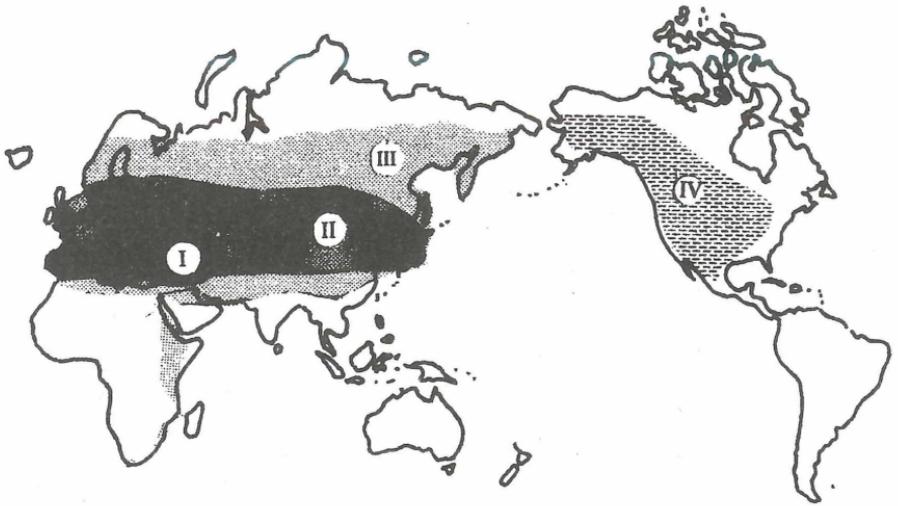


Abb. 3: Die globale Verteilung der "Phytophagendichte" der Cardueen, dargestellt als Zahl von Gattungen bzw. Untergattungen mit Arten, die auf den Befall von Cardueen spezialisiert sind. Zone I > 20 Taxa, Zone II = 10-20 Taxa, Zone III = 6-9 Taxa, Zone IV = 3-5 Taxa (darunter 2 aus der Paläarktis eingewanderte). Nicht berücksichtigt sind seit dem Holozän nach Nordamerika und anderen Kontinenten eingeschleppte oder eingeführte Arten. Für die afrikanische Region sind noch keine genaueren Angaben möglich. (Daten nach ZWÖLFER (1988)).

## 7. Schlußfolgerungen

Die für die Evolutionsgeschichte der Distelfauna vorliegenden fossilen, biogeographischen und gel-elektrophoretischen Daten geben Hinweise auf den verwandtschaftlichen Zusammenhang der Wirts-Triben Cardueae, Echinopeae, Arctoteae und den nach PETIT (1997) allerdings paraphyletischen Carlineae. Sie lassen eine Entstehung der Stammformen im späten Eozän bzw. frühen Oligozän vermuten, sie deuten auf ein Ausbreitungszentrum in der Westpaläarktis hin (Abb. 3) und sprechen für eine besonders intensive Entfaltung seit der "miozänen Zeitenwende", d.h. seit 15-20 Millionen Jahren. Auch der Zeitrahmen für evolutive Prozesse in der Distelfauna läßt sich abschätzen: Nacheiszeitlich entstandene Rassen (die man teilweise als Unterarten ansprechen könnte) haben sich im Verlauf von wenigen tausend Jahren ausgebildet. Demgegenüber benötigte die Differenzierung von Arten Zeiträume von mehreren Hunderttausend bis einigen Millionen Jahren. Die Aufspaltung der einer Verwandtschaftsgruppe angehörenden Gattungen erfolgte bei der Bohrfliegen-Tribus Terelliini vor 10-20 Millionen Jahren. Bei der Rüsselkäfergattung *Larinus* verlief dagegen die Evolution wesentlich langsamer. Hier dürften

sich in dem Zeitraum von 10-20 Millionen Jahren lediglich die Arten innerhalb der verschiedenen Untergattungen differenziert haben (Abb. 1). Die Aufspaltung der Gattung *Larinus* in Untergattungen und erst recht die Trennung der Gattung *Larinus* von den Schwestergattungen *Rhinocyllus* und *Bangasternus* muß zu einem wesentlich früheren, möglicherweise noch in das Oligozän fallenden Zeitpunkt erfolgt sein. Besonders interessant ist der Vergleich der artenarmen und biologisch wenig differenzierten nearktischen Distelfauna mit der artenreichen paläarktischen Distelfauna und ihrer Fülle an hoch spezialisierten Phytophagen (ZWÖLFER, 1988). Er zeigt einerseits, daß die Evolution von strukturierten Phytophagengilden, die die einzelnen Strukturteile ihre Wirtspflanzen voll zu nutzen vermögen (ZWÖLFER, 1990), wesentlich längere Zeitspannen benötigt als die Evolution einzelner Arten. (Bei den paläarktischen Phytophagenkomplexen an Disteln dürfte der Beginn dieses Prozesses 15 - 30 Millionen Jahre zurückliegen). Andererseits läßt der Kontrast zwischen der Situation in der Nearktis und der Paläarktis erkennen, daß die Phytophagen-Komplexe einzelner Wirtspflanzenarten sich um so reichhaltiger zu entwickeln vermögen, je mehr verwandte Wirtspflanzenart in der Region vorkommen. Da der zur Neubesiedlung eines Wirts führende Übergang von einer Wirtspflanzenart zur anderen umso leichter ist, je ähnlicher sich die Wirte strukturell und chemisch sind, kann in Pflanzen-Insekten-Systemen ein positiver Rückkopplungsprozess einsetzen: Eine bereits bestehende biologische Vielfalt begünstigt das Wachstum weiterer Vielfalt.

Dieser Aufsatz ist meinem Kollegen Gerd von Wahlert, mit dem mich viele anregende Gespräche verbinden, zum 75. Geburtstag gewidmet.

## 8. Literatur

- BAUMANN, T. & R. BRANDL (1993): Evolution of host relationships in the genus *Isococcus* Först. (Hymenoptera: Cynipidae) on *Centaurea* (Asteraceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 21: 341-349.
- Diehl, S.L. & G.L. BUSH (1984): An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. - *Ann. Rev. Entomol.* 29:471-504.
- EBER, S., STURM, P. & R. BRANDL (1991): Genetic and morphological variation among biotypes of *Tephritis bardanae*. - *Biochemical Systematics and Ecology* 7: 549-557.
- FREIDBERG, A. & A.L. NORRBOM (2000): A generic reclassification and phylogeny of the tribe Myopitini (Tephritinae), S. 581-628. In: M. ALUJA & A.L. NORRBOM (eds.): *Fruitflies (Tephritidae): Phylogeny and evolution of behavior*. CRC Press, London.
- GOEDEN, R.D. & D.W. RICKER (1986): Phytophagous insect faunas of the two most common native *Cirsium* thistles, *C. californicum* and *C. proteanum*, in southern California. - *Ann. Entomol. Soc. America* 79: 953-963.
- HARRIS, P. (1997): Monitoring and impact of weed biological control agents. S.215-223. In: D.A. Andow, D.W. Ragsdale & R.E. Nyvall (eds.): *Ecological Interactions and Biological Control*. Westview Press, Boulder, Colorado.

- HEIZMANN, E.P.J., DURANTHON, F. & P. TASSY (1996): Miozäne Großsäugetiere.- Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde, Serie C, Heft 39, 60 S.
- HEYWOOD, V.H., HARBORNE, J.B. & B.L. TURNER (1977): The Biology and Chemistry of the Compositae. (2 volumes) Academic Press, London. 1189 S.
- JÄGER, E.J. (1987): Arealkarten der Asteraceen-Tribus als Grundlage der ökogeographischen Sippencharakteristik. Bot. Jahrb. Syst. 108:481-97.
- JENSEN, U. & H. ZWÖLFER (1993): Adjustment of gene flow at the population, species, and ecosystem level: Thistles and their herbivores. S.365-419 In: E.-D.-SCHULZE (ed.): Flux Control in Biological Systems, Academic Press, San Diego.
- JULIEN, M.H. & M.W. GRIFFITHS (1998): Biological Control of Weeds. A World Catalogue of Agents and their Target Weeds. 4th edition. Australian Centre for International Agricultural Research, Chippenham, 223 S.
- Knoll, S. (1991): Auf dem Weg zur Art: Die Biotypen von *Urophora solstitialis* L. (Diptera: Tephritidae). Nicht-publizierte Diplomarbeit, LS Tierökologie I, Universität Bayreuth.
- KOMMA, M. (1990): Der Pflanzenparasit *Tephritis conura* und die Wirtsgattung *Cirsium*. Dissertation Univ. Bayreuth. Wissenschaftsverlag W. Marau. Frankfurt, 119 S.
- KORNEYEV, V.A. (2000): Phylogeny of the subfamily Tephritinae: Relationships of the tribes and subtribes. S. 549-580. In: M. ALUJA & A.L. NORRBOM (eds.): Fruitflies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, London.
- MANN, W. & R. BRANDL (1991): Nuclear and mitochondrial-DNA divergence patterns: are they related to behavior?.- Zeitschr. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung 29: 157-164.
- PETIT, D.P. (1997): Generic interrelationships of the Cardueae (Compositae): a cladistic analysis of morphological data. - Plant. Syst. Evol. 207:173-203.
- ROMSTÖCK, M. (1986): Mikroevolution bei *Tephritis conura* (Dipt. Tephritidae): Biogeographische und populationsökologische Aspekte. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. S 186.
- ROMSTÖCK, M. & H. ARNOLD (1987): Populationsökologie und Wirtswahl bei *Tephritis conura* Loew-Biotypen (Dipt. Tephritidae). Zool. Anz. 219: 83-102.
- ROMSTÖCK-VÖLKL, M. (1997): Host race formation in *Tephritis conura*: determinants from three trophic levels.- S. 21-38. In: K. DETTNER, G. BAUER, W. VÖLKL (eds.): Vertical Food Web Interactions. Ecological Studies, 130. Springer, Berlin.
- SCUDDER, S.H. (1891): Index of the known fossil insects of the world. U.S. Geological Survey Bull. No 71. Government Printing Office, Washington. S. 189-696.
- SEITZ, A. & M. KOMMA (1984): Genetic polymorphism and its ecological background in Tephritid populations (Diptera, Tephritidae). S. 143-158. In: WÖHRMANN K. & V. LOESCHKE (eds.): Population Biology and Evolution. Springer, Heidelberg.
- SMALL, J. (1919): The origin and Development of the Compositae. Wesley, London, 334 S.

- SOBHIAN,R. & H.ZWÖLFER (1985): Phytophagous insect species associated with flower heads of yellow star thistle (*Centaurea solstitialis* L.).- Z. ang. Entomol. 99: 301-321.
- STECK,G.J. (1981): North American Terelliini (Diptera: Tephritidae): Biochemical systematics and evolution of larval feeding niches and adult life histories. PhD thesis, University of Texas, Austin. 250 S.
- ZWÖLFER,H. (1974): Das Treffpunkt-Prinzip als Kommunikationsstrategie und Isolationsmechanismus bei Bohrfliegen (Diptera:Trypetidae).- Entomologica Germanica, 1: 11-20.
- ZWÖLFER,H. (1975): Vergleichende Untersuchungen an alpinen und nichtalpinen Populationen von *Larinus sturnus* Schall. (Col. Curculionidae): Diversität und Produktivität im ökologischen Grenzbereich.- Verh. Ges. f. Ökologie (Erlangen, 1974), S. 47-53.
- ZWÖLFER,H. (1988): Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles.- Annual Rev.Entomology 33: 103-122.
- ZWÖLFER,H. (1990): Disteln und ihre Insektenfauna: Makroevolution in einem Phytophagen-Pflanzen-System. S. 255-278. In: B.Streit (Hrg): Evolutionsprozesse im Tierreich. Birkhäuser Verlag, Basel.
- ZWÖLFER,H. & H.ARNOLD-RINEHARDT (1992): The evolution of interactions and diversity in plant-insect systems: The *Urophora-Eurytoma* food web in galls on Palearctic Cardueae. S. 210-233. In: E.-D. SCHULZE & H.MOONEY (eds.): Biodiversity and Ecosystem Function. Ecological Studies 99, Springer, Berlin.
- ZWÖLFER,H. & G.L.BUSH (1984): Sympatrische und parapatrische Artbildung.- Zeitschr. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung 22: 211-233.
- ZWÖLFER,H. & P.HARRIS (1971): Host specificity determination for the biological control of weeds. Annual Rev. Entomol. 16: 159-178.
- ZWÖLFER,H. & P.HARRIS (1984): Biology and host specificity of *Rhinocyllus conicus* Froel. (Col.:Curculionidae), a successful agent for biocontrol of the thistle, *Carduus nutans* L.- Z.ang.Entomol. 97: 36-62.
- ZWÖLFER,H. & J.HERBST (1988): Präadaptation, Wirtskreiserweiterung und Parallel-Evolution in der Evolution von phytophagen Insekten.- Zeitschr. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung, 26: 320-340.
- ZWÖLFER,H. & M.ROMSTÖCK-VÖLKL (1991): Biotypes and the evolution of niches in phytophagous insects on Cardueae hosts. S.487-507. In: P.W.PRICE et al. (eds.): Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. John Wiley & Sons, New York.

Prof. em. Dr. Helmut Zwölfer  
 c/o LS Tierökologie I  
 Universität Bayreuth, NW1  
 D 95440 Bayreuth

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1999](#)

Autor(en)/Author(s): Zwölfer Helmut

Artikel/Article: [Disteln und ihre Insektenfauna: Ein Beitrag zur Evolution eines Insekten-Pflanzen-Systems 1-14](#)