

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN AN ALPINEN UND NICHT-ALPINEN POPULATIONEN VON *LARINUS STURNUS* SCHALL. (COL.: CURCULIONI-DAE): DIVERSITÄT UND PRODUKTIVITÄT IM ÖKOLOGISCHEN GRENZBEREICH

H. ZWÖLFER

Abstract

A comparative study of Alpine and non-Alpine populations of the weevil species *Larinus sturnus* Schall. shows a number of morphological (body size, length and width of female rostrum) and biological (larval feeding habits) differences. The peculiarities of the Alpine populations can be interpreted as adaptations to the special structure of the capitula of their host plant, the Alpine Thistle (*Cirsium spinosissimum* (L.) SCOP.). The life-system of the Alpine *L. sturnus* populations is characterized by a single host plant species, a single phytophagous competitor and a single entomophagous enemy, whilst the lowland populations of *L. sturnus* form part of a complicated system involving several host plants, phytophagous competitors and entomophagous enemies. There is a clear negative correlation between the general diversity of the *L. sturnus* life-systems, on the one hand, and the frequency and productivity of the weevil species, on the other hand. The biomass production per host plant unit in Alpine *L. sturnus* populations is often considerably higher than the total production of phytophagous biomass by comparable host plants in non-Alpine *L. sturnus* life-systems. The Alpine *L. sturnus* populations demonstrate that an autecologically marginal zone with reduced interspecific competition and enemy pressure may become an optimal zone for ecologically flexible species.

1. Einleitung

Was geschieht dort, wo Populationen einer Tierart in ökologische Grenzbereiche ihres Areals vorstoßen? Da die Annahme nahe liegt, daß solche Populationen immer individuenärmer und lokalisierter auftreten, je weiter sie sich von ihrer autökologischen Optimalzone entfernen, scheint dies zunächst eine triviale Frage. Ein populationsökologischer Vergleich von alpinen und nicht-alpinen Rassen der Rüsselkäferart *Larinus sturnus* Schall, zeigt aber, daß die eingangs gestellte Frage nicht verallgemeinernd beantwortet werden kann. Die Auswirkungen eines ökologischen Grenzbereichs sind nicht zwangsläufig nur negativ, da günstige synökologische Bedingungen ungünstige autökologische Faktoren ausgleichen können.

Der hier erörterte Befund ist Teilergebnis einer 12jährigen, großräumig durchgeführten Bestandesaufnahme der Insektenfauna europäischer Distelarten und verwandter Gattungen aus der Tribus der Cynareae (Familie Compositae), die als Grundlagenuntersuchung zur Biologischen Unkrautbekämpfung (ZWÖLFER, 1965) im Commonwealth Institute of Biological Control (Direktor: Dr. F.J. SIMMONDS, Trinidad) erarbeitet wurde. Für mannigfache Unterstützung und Anregung danke ich meinen Kollegen von der European Station (Delémont, Schweiz) sowie meinem ehemaligen kanadischen Auftraggeber (Dr. P. HARRIS, Regina, Saskatchewan).

2. Morphologische und biologische Eigentümlichkeiten der alpinen *L. sturnus*-Populationen

Die mit der Alpenkratzdistel, *Cirsium spinosissimum* (L.) Scop., vergesellschafteten alpinen *L. sturnus*-Populationen unterscheiden sich in mehreren Merkmalen von den nicht-alpinen Populationen dieser Rüsselkäferart. Da ZWÖLFER (1975) eine ausführliche Beschreibung der alpinen Form von *L. sturnus* bringt, soll hier nur kurz auf einige ihrer morphologischen und biologischen Eigentümlichkeiten hingewiesen werden: a. Der Körper der Imagines (♂ und ♀) ist länger ($P < 0.1\%$); b. Der Rüssel der ♀♀ ist kürzer und dicker ($P < 0.1\%$); c. Der Korrelationskoeffizient Rüssellänge ♀♀/Körperlänge ♀♀ ist kleiner ($P < 1\%$); d. Der bei den nicht-alpinen *L. sturnus*-Populationen deutliche Sexualdimorphismus ist verwischt; e. Die Larven können während ihrer Entwicklung die Einzelblütenköpfe ihrer Wirtspflanze wechseln und auch an den Blütenstengeln fressen, während die nicht-alpinen Populationen darauf angewiesen sind, ihre ganze Larvalentwicklung in dem vom ♀ belegten Blütenkopf zu durchlaufen.

Alle hier aufgeführten Besonderheiten können mit der Struktur der *C. spinosissimum*-Blüten (dicht gepackte Konglomerate von Einzelköpfen, die von einem gemeinsamen extrafloralen Schauapparat umgeben sind) in Zusammenhang gebracht werden. Die morphologischen Eigentümlichkeiten der alpinen Populationen zeigen an, daß ihr Genaustausch mit den nicht-alpinen Populationen zumindest stark eingeschränkt ist.

3. Das synökologische Beziehungsgefüge bei alpinen und nicht-alpinen Populationen

Bei der untersuchten *Larinus*-Art und ihren Nahrungskonkurrenten spielen sich Ei-, Larven- und Puppenphase im Nahrungssubstrat ab. Daher kann eine systematische Untersuchung der Blütenköpfe der Wirtspflanzen quantitative verwertbare Daten über Nahrungs-, Konkurrenz- und Feindbeziehungen liefern. Zwar erfassen diese Beobachtungen lediglich den Zeitraum zwischen der Eiablage und dem Schlüpfen der Imagines, aber diese Einschränkung beeinträchtigt den im folgenden durchgeführten Populationsvergleich (Abb. 1 und 2) nicht.

3.1. Wirtspflanzen

Von den in ihrem Lebensraum (Alpen, 1600–2300 m Meereshöhe) zur Verfügung stehenden Vertretern der Cynareae verwerten die alpinen *L. sturnus*-Populationen praktisch nur *C. spinosissimum*. Nur an einem Fundort (Gletsch, Wallis) wurden vereinzelte *L. sturnus*-Larven auch in den Köpfen von *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill festgestellt.

Demgegenüber ist das Wirtspflanzenspektrum der nicht-alpinen Populationen breit gestreut: Eigene Brutnachweise liegen vor für 3 *Arctium*-Arten, 3 *Carduus*-Arten, 4 *Cirsium*-Arten sowie für *Centaurea scabiosa* L. (ZWÖLFER et al., 1971). Allerdings beschränken sich auch hier viele lokale *L. sturnus*-Populationen in der Wirtswahl, aber es werden in der Regel doch jeweils mehrere Wirtspflanzenarten ausgebeutet. Da hierdurch die Abhängigkeit von den einzelnen Wirtsarten gemindert

wird, stellt dieses breitere Wirtswahlverhalten vieler nicht-alpiner *L. sturnus*-Populationen eine „ökologische Risikostreuung“ dar.

Die Wirtspflanze und die abweichende Lebensweise der alpinen *L. sturnus*-Larven bringen es mit sich, daß sich das Lebendgewicht alpiner Käfer (Mittelwert und Streuung von 87 frisch geschlüpften Tieren: 81.13 ± 12.92 mg) von dem nicht-alpiner Tiere (Werte von 42 aus *Carduus* bzw. *Centaurea* frisch geschlüpften Käfern: 66.32 ± 13.26 mg) unterscheidet ($P < 0.1\%$).

3.2. Phytophage als Konkurrenten

An mehreren Schweizer und Tiroler Fundplätzen wurden die alpinen *L. sturnus*-Larven zusammen mit Puppen der Bohrfliege *Tephritis conura* Loew gefunden. *T. conura* befällt in den Alpen hauptsächlich Köpfe von *Cirsium acaule* (L.) Scop. und *C. heterophyllum*, sie kommt in *C. spinosissimum* meist nur in relativ geringer Dichte vor. Da überdies die Larven der alpinen *L. sturnus*-Populationen innerhalb einer Blütenkopfgruppe befallenen Einzelköpfen ausweichen können, ist hier interspezifische Nahrungs- und Raumkonkurrenz nur wenig ausgeprägt (Abb. 1).

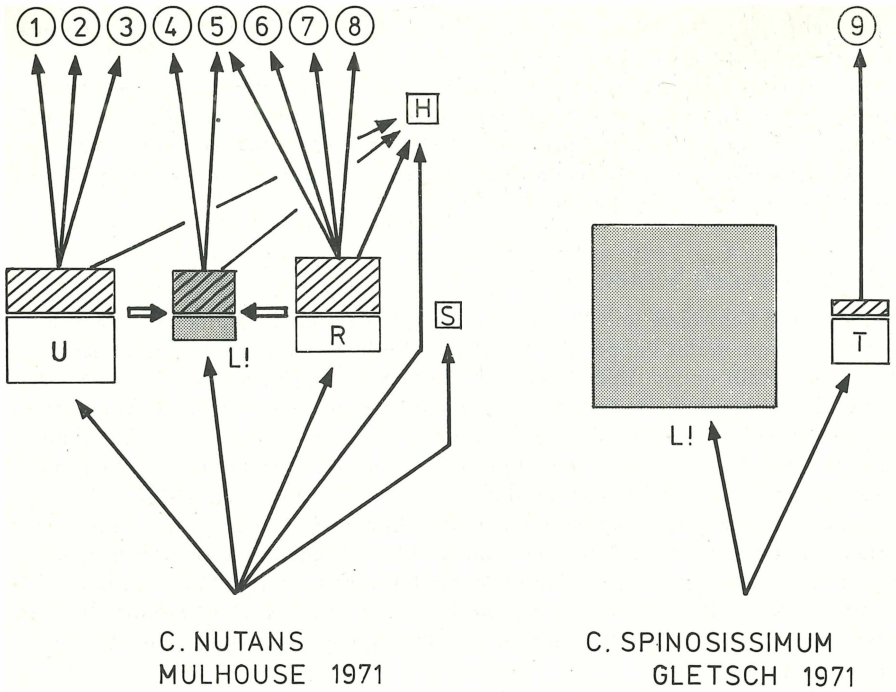
Ganz anders ist die Situation bei den nicht-alpinen *L. sturnus*-Populationen. Hier konnte bei Reihenuntersuchungen befallener Blütenköpfe immer wieder nachgewiesen werden, daß Konkurrenz mit anderen Phytophagenarten bei *L. sturnus* Larvenmortalität hervorrufen kann (ZWÖLFER, 1975a). Tabelle 1 vermittelt einen Eindruck, auf welche Zahl konkurrierender Phytophagenarten *L. sturnus*-Larven treffen können.

In dieser Tabelle sind nur solche Phytophagenarten aufgeführt, die von mir zumindest in einer Probe der betreffenden Wirtspflanzengruppe zusammen mit *L. sturnus* beobachtet wurden. Gallmückenlarven sind dabei als Konkurrenten nicht berücksichtigt worden. Die Tabelle zeigt, daß in den jeweiligen Phytophagenlisten die alpine Form den ersten Rang, die nicht-alpinen Formen aber lediglich den dritten, vierten und fünften Rang einnehmen. Überdies ergibt sich eine klare negative Korrelationen zwischen der Zahl der in den jeweiligen Wirtspflanzengruppen festgestellten konkurrierenden Phytophagen (1 bis 9 Arten) und der Regelmäßigkeit, mit der *L. sturnus*-Larven in den Proben gefunden wurde (Praesenzwerte von 73.8% bis 25%).

3.3. Entomophage als Feinde

In weniger als 50% der untersuchten alpinen Proben wurden entomophage Feinde angetroffen: Es handelte sich dann immer um die Schlupfwespe *Exeristes roborator* F., einen solitären Larvenparasiten, den wir auch aus anderen *Larinus*-Arten gezogen haben. Im Gebiet von Gletsch habe ich an einem Fundplatz, auf dem im Beobachtungsjahr die alpine *L. sturnus*-Populationen in hoher Dichte auftrat (60%iger Befall der Blütenkopfgruppen von *C. spinosissimum*) eine 85%ige Larvenmortalität durch *E. roborator* festgestellt. In anderen Beobachtungsjahren wurde der Parasit dort entweder gar nicht oder nur in geringer Dichte gefunden.

Die Liste der bei den nicht-alpinen *L. sturnus*-Populationen schmarotzenden Entomophagen ist umfangreicher. Neben *E. roborator* treten hier die Brackwespen *Bracon urinator* F. und *B? variator* Nees sowie die Erzwespen *Entedon* sp., *Eurytoma* (noch nicht beschriebene Art) und *Tetrastichus crassicornis* Erdös auf. Als



□ = 10mg BIOMASSE

▨ BIOMASSE-
VERLUST

● LARINUS
STURNUS

Abb. 1. Schematische Darstellung des Nahrungssystems in einem nicht-alpinen Komplex (Mulhouse, 1971) und einem alpinen Komplex (Gletsch, 1971). Die Pfeile verbinden die Partner der Systeme in Richtung des Energieflusses. Die Größe der Rechtecke gibt die pro g Wirtstrockensubstanz (Blütenköpfe ohne Achänen) erzeugte Phytophagenbiomasse (frisch geschlüpfte Imagines) in mg an (siehe Maßstab unten links im Diagramm). Quer schraffiert ist der durch Entomophage (runde Kreise) entstehende Verlust an Phytophagenbiomasse. Graue Rechtecke = *Larinus sturnus*. Erklärung der Abkürzungen: Rechtecke (Phytophage): U = *Urophora solstitialis* L., L! = *Larinus sturnus*, R = *Rhinocyllus conicus* Froel., S. = weitere Arten, H = *Homoeosoma* spp. (gleichzeitig phytophag und entomophag), T = *Tepbritis conura* Loew. Kreise (entomophage Parasitoide): 1 = *Eurytoma tibialis* Boh., 2 = *Eurytoma robusta* Mayr, 3 = *Torymus* sp., 4 = *Tetrastichus crassocirnis* Erdos, 5 = *Bracon urinator* F., 6 = *Bracon* sp., 7 = *Pterandrophysalis levantina* Novicky, 8 = *Habrocytus* sp., 9 = *Habrocytus* sp.

Prädatoren haben wir Larven einer Dipterenart (*Lonchaea* sp.) sowie zweier Kleinschmetterlingsarten (*Homoeosoma* spp.) nachgewiesen.

Eine durch Parasitoide und Räuber verursachte Larvenmortalität (oft über 50%!) haben wir bei praktisch allen eingehender untersuchten nicht-alpinen *L. sturnus*-Populationen beobachtet. Bemerkenswert ist dabei, daß bestimmte Feinde *L. sturnus* nur an bestimmten Wirtspflanzen befallen (z.B. *Entedon* sp. nur in den Köpfen von *Centaurea scabiosa*).

Tabelle 1. Nahrungskonkurrenten von *L. sturnus* in verschiedenen Wirtspflanzengruppen. Berücksichtigt wurden nur Arten, die mit *L. sturnus* -Larven zusammen beobachtet worden waren. Die Rangfolge der Phytophagen gibt die Regelmäßigkeit ihres Auftretens in den untersuchten Proben (je 50 – 200 Blütenköpfe) an. Bei *Arctium* spp. wurden nur österreichische Proben ausgewertet, da ein *Arctium*-Befall durch *L. sturnus* nur in diesem Gebiet nachgewiesen ist.

Wirtspflanze	<i>Cirsium spinosissimum</i>	<i>Arctium</i> spp.	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Carduus</i> spp.
Zahl der Proben	42	20	120	152
% Proben mit <i>Larinus sturnus</i>	73,8%	40,0%	29,2%	25,0%
Rangfolge und Namen der phytophagen Arten	1. <i>Larinus sturnus</i> 2. <i>Tephritis conura</i> Loew 3. – 4. – 5. – 6. – 7. – 8. – 9. – 10. –	1. <i>Tephritis</i> spp. 2. <i>Metzneria lappella</i> L. 3. <i>Larinus sturnus</i> 4. <i>Myelois cribrumella</i> Hb. 5. – 6. – 7. – 8. – 9. – 10. –	1. <i>Urophora cuspidata</i> Mg. 2. <i>Orellia colon</i> Mg. 3. <i>Chaetorellia lorica</i> Rond. 4. <i>Isocolus roggendorferi</i> Wcht. 5. <i>Larinus sturnus</i> 6. <i>Lasioderma redtenbacheri</i> Bach. 7. <i>Homoeosoma</i> spp. 8. <i>Ceriocera ceratocera</i> Hd. 9. <i>Myelois cribrumella</i> Hb. 10. –	1. <i>Urophora solstitialis</i> L. 2. <i>Rhinocyllus conicus</i> Froel. 3. <i>Cochylis posterana</i> Z. 4. <i>Larinus sturnus</i> 5. <i>Tephritis</i> spp. 6. <i>Chaetostomella onotrophes</i> Loew 7. <i>Homoeosoma</i> spp. 8. <i>Pyroderces argyrogrammos</i> Z. 9. <i>Terellia serratulae</i> L. 10. <i>Xyphosia miliaria</i> Schr.

4. Diversität und Produktivität in alpinen und nicht-alpinen *L. sturnus*-Komplexen

Unsere vergleichende Untersuchung hat ergeben, daß sich die synökologischen Systeme der alpinen und nicht-alpinen *L. sturnus*-Populationen auf allen trophischen Ebenen unterscheiden: Der einzigen Wirtspflanze der alpinen Populationen stehen im Mittel 2–5 Wirtspflanzenarten bei den nicht-alpinen Formen gegenüber; einem einzigen Nahrungskonkurrenten stehen bis zu 9 verschiedene Nahrungskonkurrenten gegenüber; und einem einzigen Parasitoiden stehen 6 Parasitoidenarten und 3 Prädatorenarten gegenüber. Nimmt man die Zahl der in den betreffenden Proben gefundenen Nahrungsbeziehungen („Energieflußkanäle“ im Sinne MARGALEFS (1970)) zwischen der jeweiligen Wirtspflanzenpopulation (= Produzenten), den Phytophagen (= Primärkonsumenten) und den Entomophagen (= Sekundärkonsumenten) als Maß für die Diversität der Komplexe, so finden sich etwa 3 trophische Beziehungen bei der in Abb. 1 dargestellten alpinen *L. sturnus*-Population (Gletsch 1971), aber 18 trophische Beziehungen bei der nicht-alpinen, an *Carduus nutans* L. lebenden Vergleichspopulation (Mulhouse, 1971). Die Mannigfaltigkeit der Energieflußmöglichkeiten ist also bei den nicht-alpinen Populationen wesentlich größer. Auch wenn man nur die Primärkonsumentenebene herausgreift und beispielsweise mit Hilfe der SHANNON-WIENER-Funktion die allgemeine Diversität der von den Phytophagenarten produzierten Biomasse (Abb. 2) errechnet, so erhält man deut-

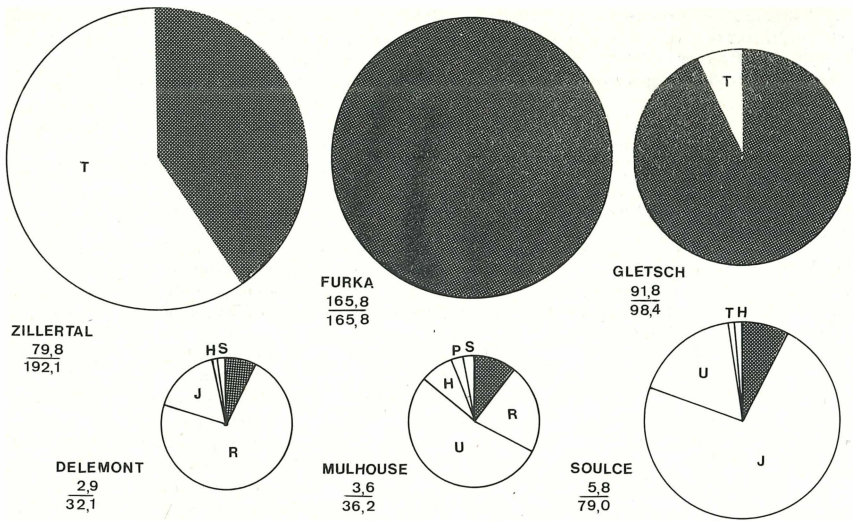


Abb. 2. Vergleichende Darstellung der Produktion an Phytophagen-Biomasse in 6 im Jahr 1971 untersuchten *L. sturnus*-Komplexen. Obere Reihe: alpine Populationen an *Cirsium spinosissimum*, untere Reihe: nicht-alpine Populationen an *Carduus nutans*. Zahlen über dem Bruchstrich = *Larinus sturnus*-Biomasse (in mg) pro g Wirtstrockensubstanz. Zahlen unter dem Bruchstrich = gesamte Phytophagen-Biomasse (in mg) pro g Wirtstrockensubstanz. Schraffiert = Anteil von *L. sturnus* an der Gesamtbionasse. T = *Tephritis conura* Loew, U = *Urophora solstitialis* L., R = *Rhinocyllus conicus* Froel., J = *L. jaceae* F., H = *Homoesoma* spp., P = *Phaloma posterana* Z., S = sonstige Arten.

liche Unterschiede in der Diversität der alpinen und nicht-alpinen Komplexe: Die Indices (\bar{H}) betragen für die nicht-alpinen Populationen von Mulhouse (1971) = 1.78, von Delémont (1971) = 1.37 und von Soulce (1971) = 1.37; aber für die alpinen Populationen am Furka-Paß (1971) = 0.0, bei Gletsch (1971) = 0.43 und im Zillertal (1971) = 0.98. Die Diversität der einzelnen synökologischen Systeme verhält sich umgekehrt proportional zur Praesenz (Tab. 1) und zur Produktivität (Abb. 1, 2) der *L. sturnus*-Populationen. Im ökologischen Grenzbereich des Hochgebirges, wo *L. sturnus* in einen biozönotischen Konnex von minimaler Diversität eingegliedert ist, treten die Populationen des Rüsselkäfers nicht nur in größter Häufigkeit auf, sondern sie vermögen ihre Nahrung auch am erfolgreichsten in Populations-Biomasse umzusetzen. Auffallend ist, daß dabei vielfach in den einfachen alpinen Systemen die Biomasseproduktivität von *L. sturnus* die gesamte Produktivität der Phytophagen komplexer, nicht-alpiner Systeme deutlich übertrifft (In Abb. 2 kommt dies durch die Größenunterschiede der Kreisdiagramma zum Ausdruck). Da die Biomasseproduktion ein Maß des Energieflusses ist, heißt das: Bei Produzenten vergleichbarer Größenordnung kann in einem wenig gegliederten trophischen System im ökologischen Grenzbereich der Energiefluß beträchtlich höher sein als in komplexen, durch zahlreiche Nahrungsbeziehungen und entsprechende Redundanz gekennzeichneten Systemen im ökologischen Optimalbereich.

Voraussetzung hierfür ist allerdings ein Konsument, der eine breite ökologische

Valenz besitzt und genügend flexibel ist, um sich den veränderten Bedingungen im ökologischen Grenzbereich anzupassen. Unter allen von uns (ZWÖLFER et al., 1971) untersuchten europäischen *Larinus*-Arten besitzt gerade *L. sturnus* diese Voraussetzungen: Sein Verbreitungsareal (vom Mittelmeer bis nach Finnland) zeigt die weiteste Nord-Süd-Ausdehnung, sein Wirtspflanzenspektrum ist am breitesten und die innerartliche Differenzierung (ökologische Rassenbildung) ist bei dieser *Larinus*-Art nach unsern Befunden am stärksten ausgebildet. Dieser ökologisch-biologische Spielraum hat *L. sturnus* zum erfolgreichen Vorstoß in die Hochgebirgsregionen praeadaptiert.

LITERATUR

- MARGALEF, R. (1970): Perspectives in ecological theory. Univ. Chicago Press, Chicago – London. *
- ZWÖLFER, H. (1965): Preliminary list of phytophagous insects attacking wild Cynareae (Compositae) species in Europe. *Technical Bull. Commonwealth Inst. Biological Control*, 6:81–154.
- ZWÖLFER, H. (1975): Biosystematische und ökologische Untersuchungen an alpinen Populationen von *Larinus sturnus* Schall. (Col. Curculionidae). Stuttgarter Beitr. Naturkunde, Ser.A (im Druck).
- ZWÖLFER, H. (1975a): Competitive co-existence of phytophagous insects in the flower heads of *Carduus nutans* L. Proc. 2nd Int. Symposium biol. control weeds (Rome, 1971). Im Druck.
- ZWÖLFER, H., K.E. FRICK & L.A. ANDRES (1971): A study of the host plant relationships of European members of the genus *Larinus* (Col.: Curculionidae). *Technical Bull. Commonwealth Inst. Biological Control*, 14:97–143.

Anschrift des Verfassers

Dr. H. ZWÖLFER, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle
714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.