

2 Phytophagie

In diesem Kapitel wird der Frage nachgegangen, welche Bedeutung die von **Phytophagen** verursachten Schäden für die Lebens- und Reproduktionsfähigkeit der Pflanzen haben. Dabei geht es zum einen um die Fresstätigkeit von Herbivoren, die indirekt auf die Bildungsrate von Samen oder anderen Vermehrungseinheiten Einfluss nehmen, zum anderen um die von Granivoren, die als direkte Konsumenten von Samen in Erscheinung treten. Dass Tiere mit diesen Ernährungsformen in terrestrischen Biozöosen bedeutend sind, lässt sich anhand der Schätzung von Strong (1983) vermuten, wonach allein schon die phytophagen Insekten $\frac{1}{4}$ aller makroskopischen Organismenarten der Erde ausmachen.

2.1

Wirkungen von Phytophagen auf die Pflanzenfitness

Fitness kann definiert werden als der relative Beitrag eines Individuums zur Nachkommenschaft einer Population. „Fit sein“ im Darwinschen Sinne ist die Fähigkeit eines Genotyps, vorzeitigem Tod zu entkommen und einen möglichst hohen Reproduktionserfolg zu erzielen. Als Indikatoren für die Pflanzenfitness lassen sich Frucht- bzw. Samenproduktion, Wachstums- und Überlebensraten sowie in bestimmten Fällen die vegetative Ausbreitungsfähigkeit heranziehen (Colinvaux 1993; Tschardtke 1991).

2.1.1

Fitnessverluste

Sind Phytophagen natürlicherweise in der Lage, die Fitness ihrer Wirtspflanzen zu reduzieren? Dies ist eine nahe liegende Vermutung, und viele Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen deuten darauf hin.

Herbivore Blattkäfer (Chrysomelidae) reduzierten die Blattfläche von Individuen des Schaumkrautes *Cardamine cordifolia* (Brassicaceae) an natürlichen

Standorten in den Rocky Mountains in Nordamerika um etwa 25 %. Dies resultierte in geringerem Wachstum und in einer geringeren Samenproduktion im Vergleich zu Pflanzen, die experimentell vor Fraß geschützt waren (Louda 1984).

Auf Isle Royale im nordamerikanischen Lake Superior ist *Aralia nudicaulis*, ein perennierender Vertreter der Araliaceae, im Frühjahr eine stark genutzte Nahrungsquelle für Elche (*Alces alces*). Eine Simulation des Herbivorenfraßes durch Abschneiden von Blättern der Pflanzen zeigte, dass die beschädigten Triebe signifikant weniger Früchte produzierten als intakte Pflanzen. Fitnessverluste waren auch noch im darauf folgenden Jahr feststellbar (Edwards 1985).

Crawley (1985) führte einen 4-jährigen Versuch mit Eichen (*Quercus robur*) durch und stellte fest, dass junge Bäume natürlicherweise etwa 10 % ihrer Blattfläche durch Herbivorenfraß verlieren. Werden solche Bäume mit Insektizid besprüht, lässt sich der Blattflächenverlust auf etwa 5 % reduzieren. Trotz der insgesamt geringen natürlichen Schädigung produzierten die insektizidbehandelten Bäume zwischen 2,5- und 4,5-mal mehr Eicheln als die unbehandelten Pflanzen (Abb. 2.1).

Es steht außer Frage und bedarf keiner ausgewählten Beispiele, dass Phytophagen starke Ertragsminderungen an Nutzpflanzen verursachen können. Eine nahezu vollständige Vernichtung von Pflanzenkulturen und Ernteverluste von 100 % durch entsprechende Schädlinge bei fehlender Bekämpfung stellen keine Besonderheit dar (Kranz et al. 1979).

Andererseits sind in Agrarökosystemen Fitnessverluste erwünscht, und zwar bei Wildpflanzen, die als Konkurrenten der Nutzpflanzen in Erscheinung treten. Bei der **biologischen Unkrautbekämpfung** wird versucht, mit geeigneten Organismen die Konkurrenzkraft der Wildpflanzenpopulationen gegenüber derjenigen der Nutzpflanzen so weit zu vermindern, dass sie keinen ökonomischen Schaden verursachen. Dieses Ziel wurde in einigen Fällen bei eingeschleppten Unkräutern erreicht, wobei auch die Antagonistenarten aus dem Herkunftsgebiet der Pflanze stammen. Das Tüpfeljohanniskraut (*Hypericum perforatum*; Abb. 2.2) wurde um 1900 aus Europa nach Kalifornien eingeschleppt und verbreitete sich bis 1944 auf mehr als 8000 km² Weideland, über weite Flächen in fast reinen Beständen. Es ist für Weidetiere giftig und daher als Futter ungeeignet. 1945/46 wurden die ebenfalls aus Europa stammenden, auf *Hypericum perforatum* spezialisierten Blattkäferarten *Chrysolina hyperici* und *Chrysolina quadrigemina* freigelassen. Nach kurzer Zeit setzte sich *C. quadrigemina* (Abb. 2.2) erfolgreich durch. Die Larven dieser Art fressen die jährlich nachwachsenden Triebe vollständig ab und verhindern damit Blüten- und Samenproduktion. Nach etwa 3 Jahren sind die Wurzelreserven der Pflanze aufgebraucht und sie stirbt ab. Innerhalb eines Jahrzehnts wurde dadurch das Tüpfeljohanniskraut in Nordamerika auf weniger als 1 % seiner vorherigen Fläche reduziert und kommt jetzt nur noch auf marginalen, beschatteten Standorten vor (DeBach 1964; Zwölfer 1973).

Der Erfolg einer derartigen biologischen Bekämpfung hängt unter anderem davon ab, inwieweit auch die Phytophagen an die klimatischen Bedingungen in

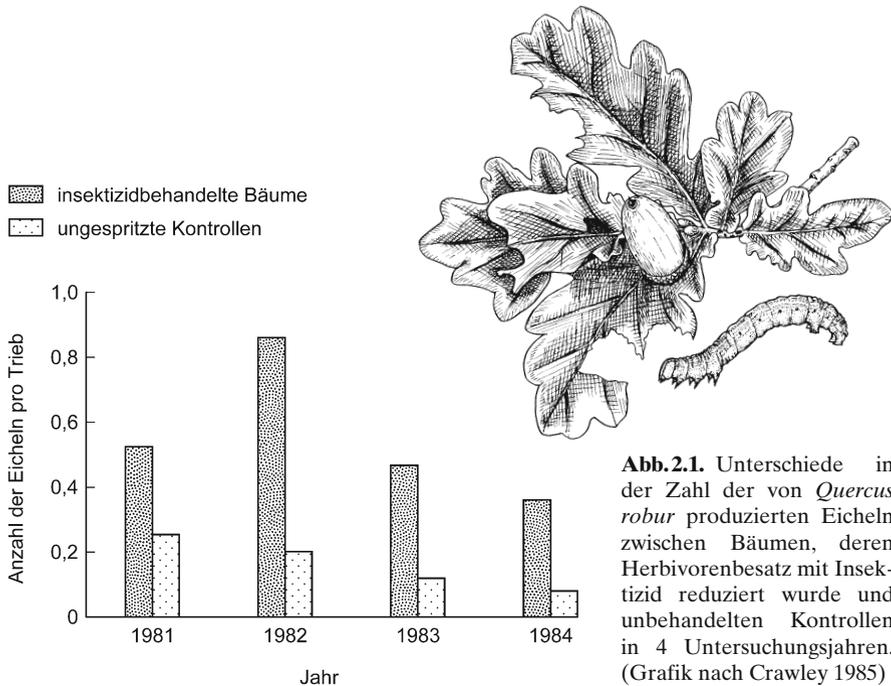


Abb. 2.1. Unterschiede in der Zahl der von *Quercus robur* produzierten Eicheln zwischen Bäumen, deren Herbivorenbesatz mit Insektizid reduziert wurde und unbehandelten Kontrollen in 4 Untersuchungsjahren. (Grafik nach Crawley 1985)

der neuen Umwelt angepasst sind und in welchem Maße sie von Parasitoiden, Prädatoren und Pathogenen verschont bleiben. Es muss außerdem sichergestellt sein, dass die eingeführten Antagonisten einen ausreichenden Spezialisierungsgrad aufweisen, damit keine anderen als die Zielpflanzen befallen werden (Zwölfer 1973). Auf weitere Formen und Aspekte der biologischen Bekämpfung wird in Abschnitt 4.3 eingegangen.

Herbivorenfraß kann zu erheblichen Fitnessverlusten bei den betroffenen Pflanzen führen: Je mehr die Blattfläche reduziert wird, desto weniger Kohlenhydrate kann die Pflanze fotosynthetisch bilden, und entsprechend weniger Energie kann in Wachstum und Produktion von Samen investiert werden. Auch Pflanzensaftsauger, die dem Kormus Zucker, Stickstoffverbindungen und Wasser entziehen, können dadurch die Fitness der Pflanze negativ beeinflussen.

2.1.2 Kompensation von Fraßschäden

Fitnessverluste als Folge von mehr oder weniger starken Schädigungen sind jedoch nicht notwendigerweise die einzige Konsequenz für die Pflanze, wie sich in vielen Fällen gezeigt hat.

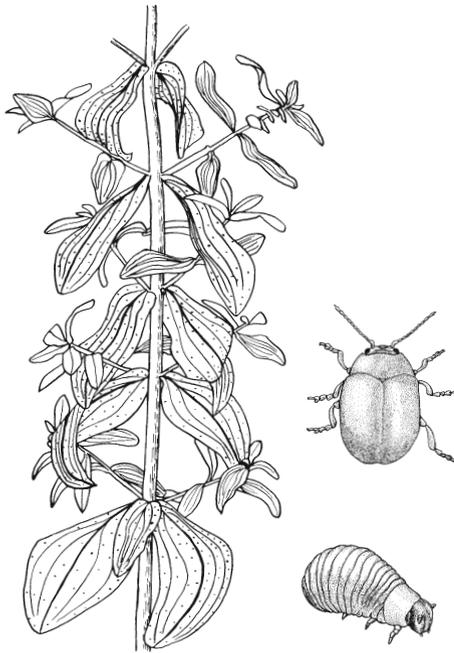


Abb. 2.2. Das aus Europa stammende Tüpfeljohanniskraut (*Hypericum perforatum*) entwickelte sich in Nordamerika zu einem bedeutenden Weideunkraut. In einem klassischen biologischen Kontrollprojekt mit dem aus Europa eingeführten Blattkäfer *Chrysolina quadrigemina* und seiner Larve konnte die Pflanze erfolgreich bekämpft werden.

Lowenberg (1994) untersuchte den Effekt der Entfernung von Blütenständen auf die Samenproduktion bei *Sanicula arctopoides* (Apiaceae) am natürlichen Standort an der nordamerikanischen Pazifikküste. Die Abtrennung von bis zu $\frac{1}{3}$ der Dolden zu Beginn der Blütezeit führte weder natürlicherweise durch Schwarzwedelhirsche (*Odocoileus hemionus*; Abb. 2.3) noch künstlich durch Abschneiden zu Einbußen an Zahl und Gewicht der Samen, da ein Ersatz durch später gebildete Dolden erfolgte. Drei Wochen nach Beginn der Blütezeit führte die Entfernung von $\frac{1}{3}$ der Dolden allerdings zu einem Rückgang der Samenproduktion von etwa 40 %.

Die Raupen des Schmetterlings *Depressaria pastinacella* (Oecophoridae) ernähren sich von den reifenden Samen des Pastinaks (*Pastinaca sativa*). Sie befallen nur die an der Spitze des Haupttriebes gelegene Primärdolde, wo sie sich in einem Netz einspinnen. Hendrix (1979) verglich die Dolden- und Samenproduktion von befallenen und unbefallenen Pflanzen und fand, dass zumindest die größeren unter den beschädigten Pflanzen die Verluste in der Samenproduktion der Primärdolde durch die übrigen Dolden kompensierten. Die Zahl der insgesamt von den Pflanzen gebildeten Samen unterschied sich nicht mehr signifikant von der nicht befallener Pflanzen.

Dass Kulturpflanzen prinzipiell in ähnlicher Weise zur Kompensation fähig sind wie natürliche Arten, haben beispielsweise verschiedene Untersuchungen an der Sojabohne (*Glycine max*) gezeigt. Die Raupen des Amerikanischen Baumwollkapselwurms (*Helicoverpa zea*; Noctuidae) fressen an den Hülsen



Abb. 2.3. Schwarzwedelhirsche (*Odocoileus hemionus*) fressen die Blütenstände von *Sanicula arctopoides*.

der Sojabohne und sind im Süden von Nordamerika ein bedeutender Schädling. Durch manuelles Entfernen von 10–80 % der Hülsen bei Pflanzen in 5 unterschiedlichen Wachstumsstadien im Feld simulierten Smith u. Bass (1972) die Fraßzerstörungen. Die Ergebnisse zeigen, dass Sojapflanzen im Stadium vor Beginn der Samenbildung in den Hülsen bis zu 80 % Hülsenverlust ohne deutliche Ertragseinbußen im Vergleich zu Kontrollpflanzen tolerieren. Bei weiter herangereiften Hülsen reduzierten jedoch bereits geringe Hülsenverluste den Ernteertrag (Abb. 2.4).

Eine ähnliche Studie an der Sojabohne, bei der außerdem der Effekt von Blattfraß simuliert wurde, führten Thomas et al. (1974) durch. Sie fanden, dass die Entfernung von $\frac{1}{3}$ der Blätter in frühen Stadien der Hülsenentwicklung keinen signifikanten Effekt auf den Ertrag hatte. Während der Samenbildung reduzierte sich aber der Ertrag nach dem Abschneiden von $\frac{1}{3}$ der Blätter deutlich, ebenso nach der Entfernung von $\frac{1}{3}$ der Hülsen.

Unterscheiden sich Wildformen und Kulturpflanzen in ihrer Fähigkeit, Blattverluste durch Herbivorenfraß zu tolerieren? Mit dieser Frage befassten sich Welter u. Steggall (1993) am Beispiel der Tomate (*Lycopersicon esculentum*). Wild- und Kulturpflanzen wurden 5 Wochen vor der ersten Ernte verschiedene Anteile der Blattfläche durch Einstanzen von Löchern entfernt und die Folgen für den Fruchtertrag bestimmt. Unbeschädigte Kontrollpflanzen der Kulturform erzielten zwar ein höheres Fruchtfrischgewicht als solche der Wildform (Abb. 2.5), die Trockengewichtserträge unterschieden sich jedoch kaum. Blattflächenverluste bis 30 % hatten bei beiden Tomatenformen keinen signifikanten Einfluss auf den Ertrag. Die Entfernung von 70 % der Blattfläche führte bei beiden zu Ertragsverlusten: bei der Kulturform wurde 20 % weniger Fruchtfrischgewicht als bei den Kontrollen erreicht, bei der Wildform aber nur 12 % weniger (Abb. 2.5). Welter u. Steggall ziehen daraus den Schluss, dass die Zucht

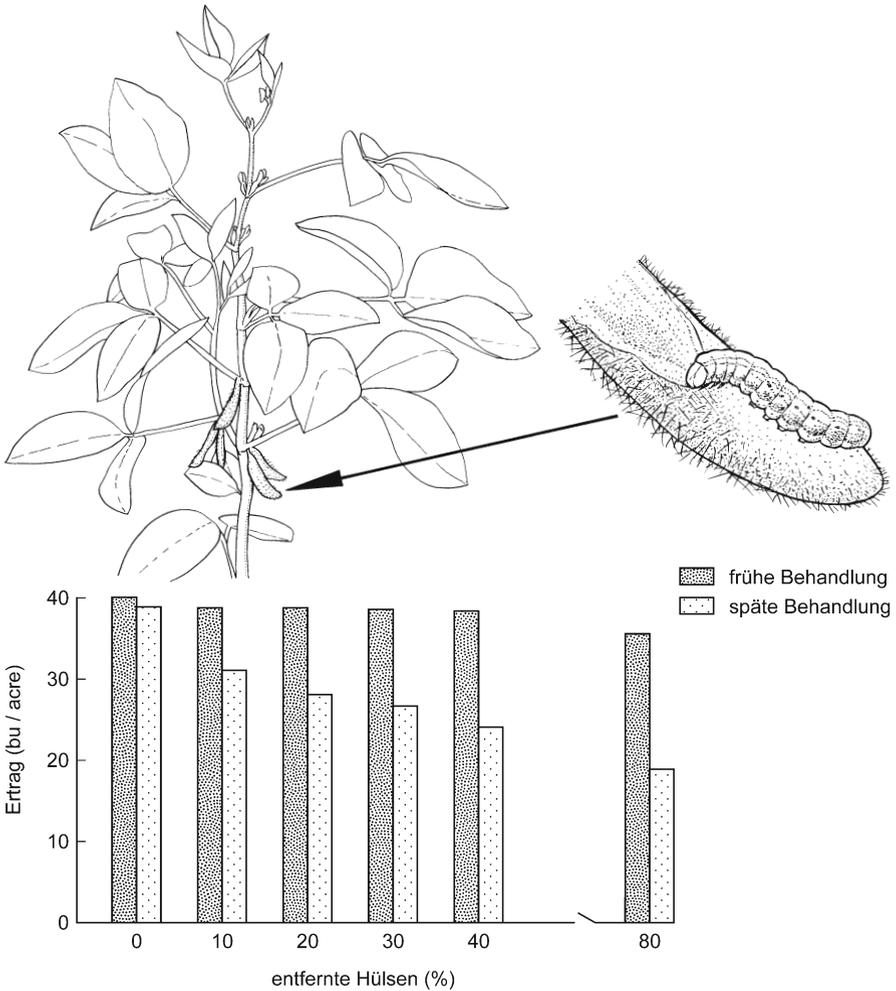


Abb. 2.4. Durch Entfernung verschiedener Anteile der Hülsen von Pflanzen der Sojabohne (*Glycine max*, Bild links) lassen sich die durch Raupen des Amerikanischen Baumwollkapselwurms (*Helicoverpa zea*, Bild rechts) verursachten Schäden simulieren. Bei früher Behandlung (vor der Samenbildung) werden die Hülsen größtenteils neu gebildet, bei später Behandlung (nach der Samenbildung) jedoch nicht mehr. (Grafik nach Daten von Smith u. Bass 1972)

größerer Früchte die relative Toleranz der Pflanzen gegenüber Herbivoren wie dem Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) und Schwärmmerrauen (*Manduca*-Arten) verringert hat.

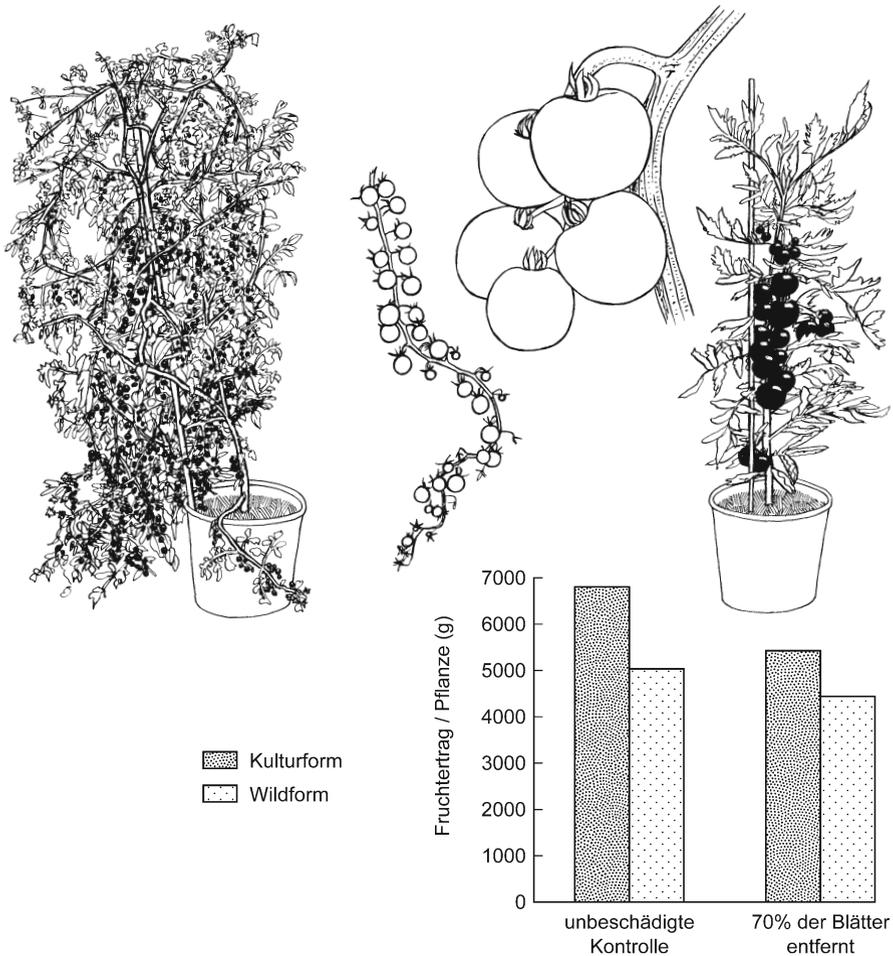


Abb. 2.5. Bei der Tomate (*Lycopersicon esculentum*) toleriert die Wildform (Bild links) Herbivorenfraß in höherem Maße als die Kulturform (Bild rechts). Grafik: Die Entfernung eines Großteils der Blätter führt bei der Wildform zu einem relativ geringeren Ertragsverlust im Fruchtfrischgewicht als bei der Kulturform. (Grafik nach Daten von Welter u. Stegall 1993)

2.1.3 Überkompensation

Während durch Phytophagen bedingte Fitnessverluste von Pflanzen sowie deren Fähigkeit, diese zu gewissen Anteilen zu kompensieren, vielfach nachgewiesen wurden, gibt es kontroverse Diskussionen darüber, ob Phytophagenfraß bei bestimmten Arten sogar zu einer Erhöhung des reproduktiven Potenzials führen kann.



Abb.2.6. Wird der im Frühjahr von *Ipomopsis aggregata* gebildete Blütenstand von Wildtieren an seiner Basis abgetrennt (*links, Pfeil*), bilden sich multiple Infloreszenzen nach (*rechts*). Gemessen an der Zahl der neu gebildeten Blüten, Früchte und Samen stellt dies eine deutliche Überkompensation des ursprünglichen Verlustes dar.

Belsky (1986) prüfte über 40 Arbeiten, in denen die Hypothese, dass in bestimmten Fällen Phytophagen die Fitness ihrer Wirtspflanzen erhöhen, unterstützt wird. Er kommt zu der Auffassung, dass in allen Studien überzeugende Beweise für die Existenz solcher Mechanismen fehlen, zumindest in natürlichen Systemen. In Kenntnis dieser Analyse zeigten Paige u. Whitham (1987), dass *Ipomopsis aggregata*, ein krautiger Vertreter der Polemoniaceae in Nordamerika, unter natürlichen Bedingungen Vorteile durch Herbivorie von Säugetieren haben kann. Die Art bildet nach der Keimung zunächst eine Blattrosette und nach 1–8 Jahren die Infloreszenz; die Pflanzen sterben dann nach der Blüte im Sommer ab. Im Frühjahr, also vor der Blüte, sind die Pflanzen im Untersuchungsgebiet von Arizona der Beweidung von Hirschen ausgesetzt, und bei etwa der Hälfte aller Individuen wird der Blütenstand abgefressen. Innerhalb von 3 Wochen bilden diese Pflanzen jedoch multiple Infloreszenzen nach, die bis zu 3-mal so viele Blüten, Früchte und Samen aufweisen wie die nicht befreunden Kontrollpflanzen (Abb. 2.6). Im Durchschnitt resultiert ein 2,4facher Fitnessgewinn gegenüber letzteren. Paige u. Whitham ziehen den Schluss, dass es in diesem Fall „ein Vorteil ist, gefressen zu werden“. Unter natürlichen Bedingungen werden lediglich die Spitzen von $\frac{1}{3}$ der sekundär gebildeten Infloreszenzen erneut abgefressen. Dies hatte keine Auswirkung mehr auf die Zahl der gebildeten Früchte und Samen, d. h. der Fitnessgewinn, der durch den ersten Fraß erzielt wurde, blieb erhalten. Würden von den sekundär nachgewachsenen Trieben jedoch experimentell mehr als nur die Spitzen entfernt, resultierten starke Fitnessverluste. Da dies jedoch natürlicherweise nicht geschieht, vermu-

tet Paige (1992), dass sich die Nahrungsqualität der sekundären Infloreszenzen verschlechtert hat und sie deshalb für die Weidetiere nicht mehr so attraktiv sind.

Diesen Ergebnissen widersprechen Bergelson u. Crawley (1992). Sie untersuchten die Reaktion von *Ipomopsis aggregata* auf künstliches Abschneiden der Infloreszenzen an 14 Standorten in Nordamerika und fanden, dass in keiner der Populationen eine Überkompensation der Verluste auftrat. Paige (1994) untermauerte daraufhin mit neuen Daten, dass zumindest an dem Standort in Arizona Überkompensation als Antwort auf Herbivorenfraß stattfindet.

Solche widersprüchlichen Ergebnisse legen die Vermutung nahe, dass die Kompensationsfähigkeit einer Pflanze keine artspezifische Eigenschaft ist, sondern vielmehr von den gegebenen Bedingungen abhängt. Entscheidend hierfür sind nicht nur das Entwicklungsstadium und der Grad der Schädigung, sondern auch bestimmte biotische und abiotische Standortfaktoren. Dies wiesen Maschinsky u. Whitham (1989) bei *Ipomopsis arizonica* nach. Bei etwa der Hälfte aller Pflanzen dieser Art werden an den natürlichen Standorten in Nordamerika jedes Jahr die jungen Blüentriebe von Rehen und Felshörnchen größtenteils verzehrt. Maschinsky u. Whitham verglichen die Zahl der gebildeten Früchte und Samen zwischen natürlicherweise angefressenen, experimentell beschnittenen und unbeschädigten Individuen, die jeweils unter verschiedenen Bedingungen aufwuchsen. Berücksichtigt wurden dabei die Faktoren Nährstoffversorgung (manipuliert durch Düngung), Konkurrenz mit anderen Pflanzenarten sowie der Zeitpunkt der Phytomasseverluste. Es wurde festgestellt, dass

- natürlicherweise 80 % der Pflanzen die Verluste durch Tierfraß vollständig kompensierten und alle diejenigen, die Fitnessverluste erlitten, in Assoziation mit Gräsern wuchsen;
- Düngung als einziger Faktor zur Überkompensation führte und dadurch bei isoliert stehenden Pflanzen zwischen 33 und 120 % höhere Fruchterträge erzielt wurden als bei unbeschädigten Kontrollpflanzen;
- nur bei früh in der Saison erfolgtem Verlust ein vollständiger Ersatz an Früchten gebildet wird und zunehmend höhere Fitnessverluste auftreten, je später die Schädigung stattfindet;
- der Kompensationseffekt durch die Kombination verschiedener Faktoren beeinflusst werden kann: Wenn Pflanzen spät in der Saison beschnitten und anschließend gedüngt werden, erreichen sie denselben Kompensationsgrad wie Pflanzen, die früh in der Saison beschnitten, aber nicht gedüngt werden.

Schädigungen von Pflanzen durch Phytophagen führen nicht in allen Fällen zu Fitnessverlusten. Es gibt Beispiele, die gezeigt haben, dass auch eine Kompensation oder sogar eine Überkompensation der Gewebeverluste stattfinden kann. Die Fähigkeit einer Pflanze, Verluste durch Phytophagenfraß auszugleichen, ist gering, wenn Konkurrenz mit anderen Arten hoch ist, die Nährstoffversorgung schlecht und die Schädigung relativ spät in der Wachstumsaison erfolgt. Die Wirkungen dieser drei Faktoren, zusammen

mit dem Einfluss der Witterung, entscheiden dann in hohem Maße darüber, in welchem Bereich des Kontinuums zwischen Fitnessverlust und Überkompensation die jeweilige Reaktion stattfindet.

2.2

Granivorie und Zoochorie

Die Interaktionen zwischen Samen und Tieren können aus Sicht der Pflanzen primär zwei Effekte haben: Einen negativen, der darin besteht, dass die Samen gefressen werden (**Granivorie**), und einen positiven, der auf der Verbreitung der Samen durch die Tiere beruht (**Zoochorie**). Dies sind die beiden extremen Formen, und es gibt Beispiele, die zeigen, dass sich beide nach ihren Wirkungen nicht immer klar trennen lassen.

Levey u. Byrne (1993) gingen dem Schicksal der Samen zweier Arten der Gattung *Miconia* (Melastomataceae) im Tieflandregenwald Costa Ricas nach. *Miconia*-Früchte werden von Vögeln gefressen, die Samen gelangen über deren Kot gewöhnlich auf den Boden. Die Wahrscheinlichkeit, dass sie an der aufgetroffenen Stelle verbleiben, ist gering: Sie werden von waldbewohnenden Ameisen der Gattung *Pheidole*, die in hoher Individuendichte vorkommen (über 300 Tiere/m²) und deren Nester sich in teilweise verrottetem Holz befinden, erbeutet. Etwa $\frac{2}{3}$ der Samen werden von den Ameisen gefressen, die meisten der Übrigen werden im Nest gelagert, und etwa 6 % landen auf dem „Abfallhaufen“ der Kolonien. Experimente von Levey u. Byrne zeigten, dass *Miconia*-Keimlinge auf dem Substrat des Ameisenmülls höhere Überlebensraten aufweisen und rascher wachsen als auf dem Oberboden des Waldes, selbst bei verschiedenen Lichtbedingungen (Abb. 2.7). Sie führen dies auf das unterschiedliche Nährstoffangebot der beiden Substrate zurück, wobei vermutlich dem Phosphor in den organischen Pflanzen- und Tierresten der Ameisendeponien entscheidende Bedeutung zukommt. Auf Grund dieses Effekts sehen Levey u. Byrne die Ameisen nicht ausschließlich als Samenprädatoren an, sondern bewerten deren Tätigkeit gleichzeitig als fördernd, da sie einem Teil der Samen günstigere Entwicklungsbedingungen verschaffen. Ob die *Miconia*-Populationen durch die Ameisen insgesamt positiv oder negativ beeinflusst werden, ließ sich jedoch nicht klären.

Wie nicht anders zu erwarten, zeigen verschiedene Studien zum Einfluss von Granivoren auf die Samenbestände einzelner Pflanzenarten große Unterschiede in Bezug auf die jeweils gefressenen Anteile. Kjellsson (1985 a) ging dem Verbleib der Samen eines Bestandes der Segge *Carex pilulifera* in Dänemark nach. Er stellte fest, dass etwa 86 % der jährlich gebildeten Samen von Tieren gefressen wird, und zwar 21 % von der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) und 65 % von dem Laufkäfer *Harpalus fuliginosus*. Die Mäuse leben außerhalb des *Carex*-Bestandes und dringen in diesen nur zur Nahrungssuche ein. Sie fressen die reifen Samen direkt von den Pflanzen ab, daher ist die Nutzung dieser Ressource auf einen Zeitraum von 2–3 Wochen im Sommer be-

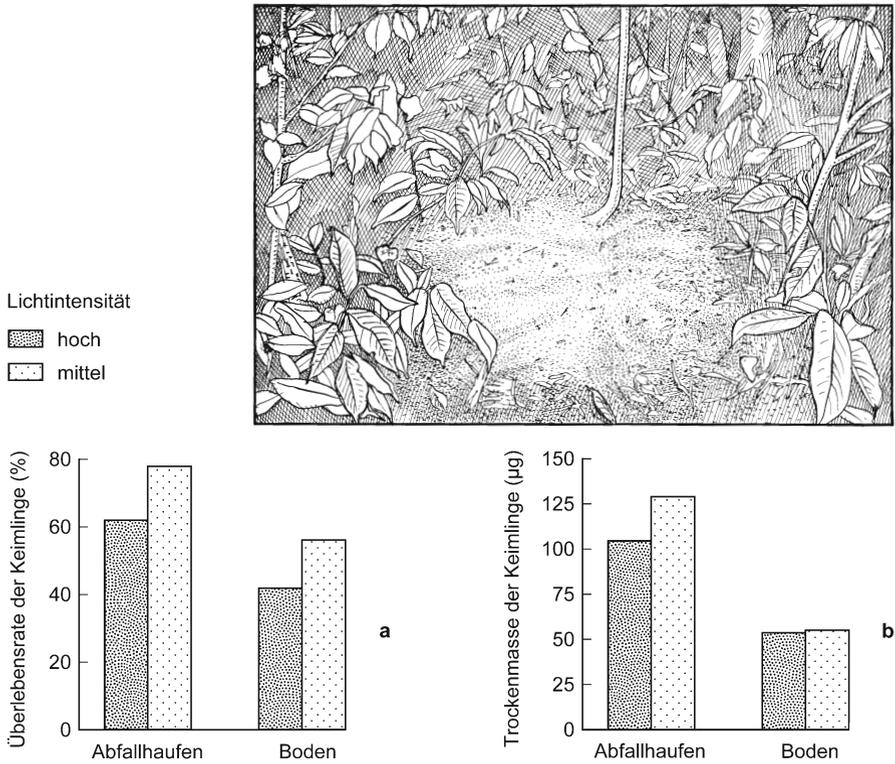


Abb. 2.7. Abfallhaufen von Ameisenkolonien im Regenwald von Costa Rica (Bild) bieten für Pflanzen der Gattung *Miconia* günstigere Entwicklungsbedingungen als der Waldboden. Grafiken: **a** Überlebensrate der Keimlinge auf Abfallhaufen von Ameisenkolonien und auf dem Boden, **b** Unterschiede in der Biomasse der Keimlinge auf den beiden Substraten nach 4-wöchiger Wachstumszeit; jeweils unter verschiedenen Lichtbedingungen. (Grafiken nach Levey u. Byrne 1993)

schränkt. Die Laufkäfer dagegen leben ständig auf der *Carex*-Fläche und ernähren sich wahrscheinlich fast ausschließlich von den Samen dieser Segge. Sie werden am Boden erbeutet und stammen meist vom Vorjahr. Auch Ameisen, vor allem die Art *Myrmica ruginodis*, haben Interesse an den Samen von *Carex pilulifera*. Nach Beobachtungen von Kjellsson (1985 b) wurden von den Tieren Samen am Boden des Pflanzenbestandes gesammelt und in das etwa 2 m außerhalb davon gelegene Nest getragen (Abb. 2.8). Die Ameisen haben es jedoch nicht auf die Samen selbst abgesehen, sondern auf die daran haftenden Elaiosomen. Hierbei handelt es sich allgemein um fett-, eiweiß- oder zuckerreiche Samenanhängsel, die bei verschiedenen Pflanzenarten ausgebildet sind und deren Bedeutung wahrscheinlich die Anlockung von Ameisen ist. Dementsprechend heißt diese Form der Verbreitung von Samen durch Ameisen Myrmecochorie. Nach Entfernung der Elaiosomen werden die Samen von den Ameisen wieder

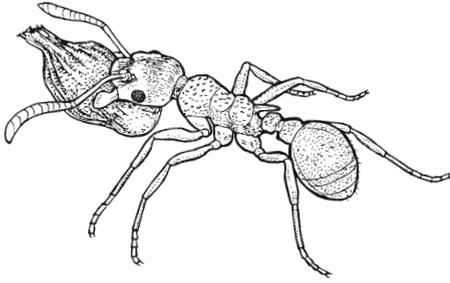


Abb. 2.8. Eine Ameise schleppt einen Samen von *Carex pilulifera* in das Nest ihrer Kolonie. Dort werden nicht die Samen selbst, sondern die daran haftenden Elaiosomen verzehrt.

aus dem Nest geschleppt und entlang dem Korridor zum *Carex*-Bestand fallen gelassen. Daraus resultiert eine von Kjellsson gemessene maximale Distanz von 1,4m, die ein Samen mit Hilfe der Ameisen vom Rand des Bestandes aus überwinden kann. Da die Samen nur in einem Umkreis von höchstens 40cm um die Mutterpflanze auf den Boden treffen, stellt der Ameisentransport daher einen nennenswerten Beitrag zur Ausbreitung von *Carex pilulifera* dar.

Samen ohne Elaiosomen können dagegen für bestimmte Ameisen als Beute dienen. Die mittelamerikanische Art *Solenopsis geminata* kommt auf landwirtschaftlichen Kulturfleichen und in jungem Sekundäraufwuchs vor und ernährt sich unter anderem von Samen. Carroll u. Risch (1984) untersuchten den Einfluss dieser Art auf die Samenbänke verschiedener Pflanzenarten in Mexiko, die dort als Unkräuter in Erscheinung treten. In verschiedenen Experimenten stellten sie fest, dass *Solenopsis geminata* die Samen von Gräsern (v. a. der Gattungen *Cynodon*, *Paspalum* und *Setaria*) gegenüber denjenigen dikotyler Pflanzen bevorzugt. Grasreiche Feldparzellen wiesen eine höhere Siedlungsdichte der Ameisen (mehr und größere Nester) auf als solche mit höheren Anteilen anderer Pflanzen. Ein weiterer Feldversuch ergab, dass die Ameisen die Samendichte des Grases *Paspalum conjugatum* um 97 % reduzieren konnten, während diejenige von *Bidens pilosa* (Asteraceae) von den Ameisen unbeeinflusst blieb.

Andersen (1989) bestimmte die Samenverlusten von 4 Baum- und Straucharten der Familien Myrtaceae und Casuarinaceae an Wald- und Heidestandorten im Südosten Australiens. Er stellte fest, dass in allen Fällen etwa 95 % der gebildeten Samen durch verschiedene granivore Insekten zerstört wurde. Andersen zieht daraus jedoch nicht den nahe liegenden Schluss, dass diese hohen Verluste einen starken Einfluss auf die Populationen der entsprechenden Arten haben. Nach seinen Ergebnissen ist es nicht entscheidend, wie viele Samen am Leben bleiben, sondern vielmehr, ob diese auch geeignete Standorte für die Keimung und das Überleben der Sämlinge finden. Wenn es nur wenige Stellen gibt, an denen die Voraussetzungen hierfür gegeben sind, ist ein Überangebot an Samen kaum nützlich, da die keimenden Pflanzen dann starker intraspezifischer Konkurrenz ausgesetzt wären und sowieso nur wenige überleben könnten. Eine hohe Samenzahl erfüllt nur dann ihren Zweck, wenn ausreichend große Flächen zur Verfügung stehen, auf denen die Pflanzen sich

etablieren können. Ist dies nicht der Fall, dann kommt es selbst bei extrem hohen Verlusten durch Insekten im Laufe der Jahre noch zum Aufbau großer Samenbänke im Boden, wie Andersen an den von ihm untersuchten Arten und Standorten zeigen konnte.

Es ist sehr schwierig, die tatsächlichen Effekte von Granivorie auf die Populationsentwicklung von Pflanzen zu bewerten. Man kann vermuten, dass bei vielen zoochoren Pflanzenarten letztlich nicht die Samenfresser, sondern die Samenverbreiter entscheidend auf die Vermehrungsrate Einfluss nehmen: Je mehr Samen gebildet werden, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass einige davon an für ihre Entwicklung günstige Standorte transportiert werden. Von denen, die übrig bleiben, profitieren tierische und mikrobielle Konsumenten.

2.3

Effekte von Pathogenen auf Pflanzenpopulationen

Ähnlich wie phytophage Tiere können auch **pilzliche Pathogene** als Pflanzenparasiten angesehen werden, da sie sich vom Gewebe lebender Pflanzen ernähren. Im Gegensatz zu den viel beachteten Effekten von Phytophagen auf Pflanzen, stellen Analysen zur Bedeutung pilzlicher Pathogene ein relativ vernachlässigtes Gebiet der ökologischen Forschung dar. Ein Grund hierfür ist die geringe Auffälligkeit von pilzlichem Befall an Pflanzen in natürlichen Gemeinschaften und der daraus vielfach gezogene Schluss, dass derartige Erkrankungen nur sporadisch auftreten und selten zu Epidemien mit feststellbaren Fitnessverlusten führen (Burdon 1982; Augspurger 1989).

Es gibt aber auch eine Reihe von Untersuchungen an natürlichen Pflanzenpopulationen, die belegen, dass Pathogene durchaus einen bedeutenden Mortalitätsfaktor für Pflanzen in verschiedenen Lebensstadien darstellen können. In Experimenten zu den Samenverlusten verschiedener Pflanzenarten in der nordamerikanischen Prärie konnten Crist u. Friese (1993) zeigen, dass durch Pilze erhebliche Reduktionen der Samenbank im Boden hervorgerufen werden können. Bei 5 Arten wurden die wahrscheinlich durch verschiedene Pilze bedingten Zersetzungsraten der Samen über die Wintermonate ermittelt. Extreme Verluste von rund 93 % erlitt *Artemisia tridentata* (Asteraceae). Bei den Gräsern *Poa canbyi* und *Bromus tectorum* lagen diese bei 30–40 %. Sehr geringe Rückgänge in der Zahl der Samen wurden bei einer weiteren Grasart, *Oryzopsis hymenoides*, sowie bei *Purshia tridentata* (Rosaceae) festgestellt (Abb. 2.9). Diese Unterschiede standen offensichtlich in Beziehung zur Samengröße der Pflanzen, die in umgekehrtem Verhältnis zur Zersetzungsrate steht: *P. tridentata* hat von diesen Arten die größten Samen (27 mg) und *A. tridentata* die kleinsten (0,2 mg). Crist u. Friese vermuten, dass die damit verbundenen Unterschiede in der Struktur, Dicke und Festigkeit der Samenschale die Empfindlichkeit gegenüber den Enzymen der Pilze (Cellulase und andere) beeinflussen.

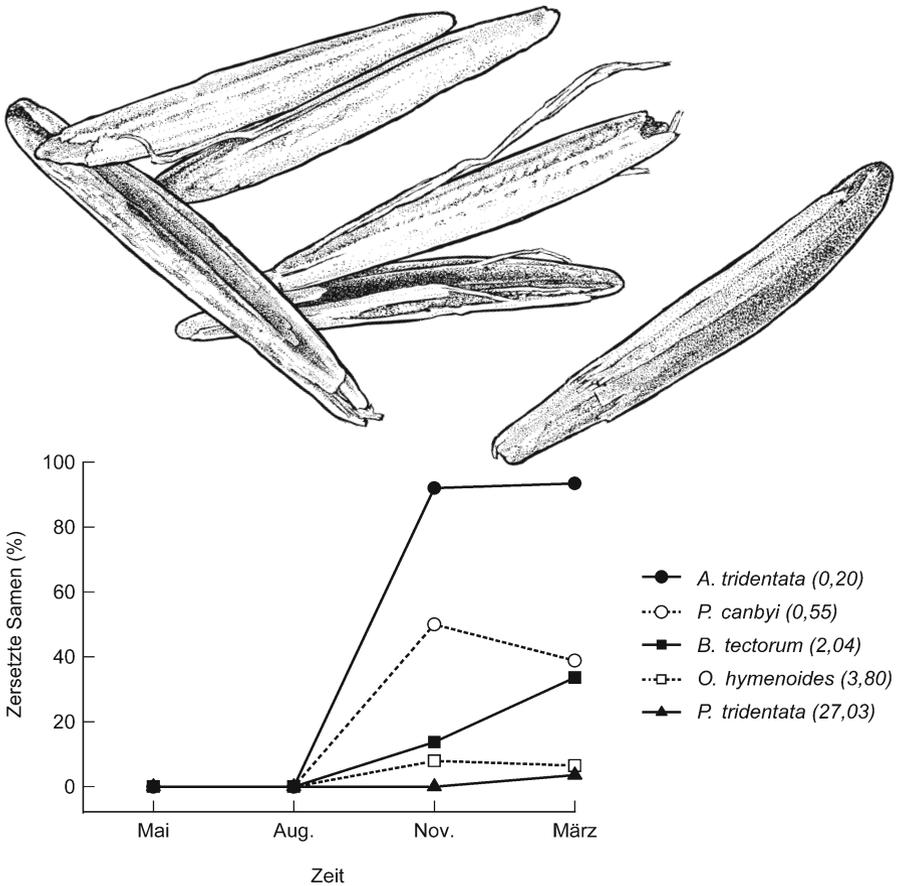


Abb. 2.9. Hauptsächlich durch Pilzbefall hervorgerufene Zersetzungsraten der Samen von *Artemisia tridentata*, *Poa canbyi* (Bild), *Bromus tectorum*, *Oryzopsis hymenoides* und *Purshia tridentata* im Boden der nordamerikanischen Prärie innerhalb eines Zeitraumes von 10 Monaten (Zahlen in Klammern: Samengewicht der Art in mg). Je kleiner und leichter die Samen, desto höher sind die Verluste ihrer Vorräte im Boden. (Grafik nach Crist u. Friese 1993)

Jennersten et al. (1983) untersuchten die Wirkung des Brandpilzes *Ustilago violacea* auf Populationen der Gemeinen Pechnelke (*Viscaria vulgaris*) in Schweden, wo diese perennierende Art an offenen, trockenen Standorten vorkommt. Jede Pflanze hat bis zu 10 einzelne Blütenstände, die von zahlreichen Insektenarten besucht werden. Unter diesen sind Hummeln und Schmetterlinge die vermutlich wichtigsten Bestäuber und gleichzeitig auch die Verbreiter der Sporen von *U. violacea*. Die von dem Pathogen befallenen Blüten können keine Samen mehr bilden. Die Befallsrate der Individuen von *V. vulgaris* stand in positiver Beziehung zur Bestandesgröße. Bestände von weniger als 35 Indivi-

duen waren in keinem Fall infiziert, solche mit mehreren hundert Pflanzen wiesen Befallsraten von durchschnittlich 25 % auf. Jennersten et al. führen dies auf die häufigeren Besuche der größeren Bestände durch die Bestäuber zurück, da solche attraktiver wirken und leichter zu entdecken sind als kleine. Dies legt den Schluss nahe, dass *U. violacea* zu einem begrenzenden Faktor für die Bestände der Pechnelken wird, sobald diese eine bestimmte Größe erreicht haben. Der dann zunehmende Anteil unfruchtbarer Pflanzen verlangsamt die Zuwachsrates und schränkt die Verbreitung der Art ein.

Verschiedene andere Untersuchungen belegen, dass die Individuendichte einer Pflanzenpopulation die Ausbreitung pilzlicher Pathogene stark beeinflussen kann. In Laborexperimenten zeigten Burdon u. Chilvers (1975), dass Keimlinge der Gartenkresse (*Lepidium sativum*), die künstlich mit dem Pilz *Pythium irregulare* infiziert wurden, in dichten Beständen einen höheren Befall aufwiesen als in solchen mit größeren Pflanzenabständen. So war beispielsweise auf Probeflächen mit 1800 Pflanzen/m² nach 9 Tagen rund 40 % der Individuen befallen, in Beständen mit 3600 Pflanzen/m² im gleichen Zeitraum dagegen bereits 80 % (Abb. 2.10). Vergleichbare Ergebnisse erzielten die Autoren (Burdon u. Chilvers 1976) auch in Experimenten mit Gerste und dem Mehltau *Erysiphe graminis*.

Solche Beobachtungen können erklären, warum in agrarischen und forstlichen Monokulturen Pilzepidemien eine viel häufigere Erscheinung sind als in natürlichen Pflanzengemeinschaften mit höherer Artenvielfalt und größeren und unregelmäßigeren Abständen zwischen den Individuen derselben Art. Für die Gestaltung von Agrarökosystemen bestehen somit relativ einfache Möglichkeiten, den Befall der Nutzpflanzen durch Pathogene zu vermindern. An Stelle von großflächigen Monokulturen könnten Mischbestände aus verschiedenen Nutzpflanzenarten mosaik- oder streifenförmig angeordnet werden, so dass insgesamt eine heterogene Struktur entsteht. Diese schafft große Abstände zwischen gleichartigen Kulturflächen, womit auch bei hoher Pflanzendichte die Ausbreitung von Pathogenen behindert wird (Burdon u. Chilvers 1982; Dinooor u. Eshed 1984).

Günstige Voraussetzungen für die Ausbreitung von Pilzkrankheiten bieten feucht-warme Bedingungen. Daher sind Nutzpflanzenmonokulturen in den Feuchttropen besonders anfällig für Epidemien, und der Anbau von Mischkulturen ist deshalb geradezu eine Voraussetzung für die Reduktion von Ertragsverlusten durch Pathogene. Regenwälder, die natürliche Vegetation dieser Breiten, haben nicht nur eine hohe Artendiversität, sondern zeigen auch eine charakteristische Verteilung: Individuen derselben Baumart stehen gewöhnlich weit voneinander entfernt und treten nur selten benachbart oder in Gruppen auf. Die gesamte Vegetation zeigt somit ein sehr heterogenes Muster, was den Ausbruch einer natürlichen Epidemie spezifischer Pathogene weniger wahrscheinlich macht (Harlan 1976).

■ Pilzliche Pathogene können ebenso wie Phytophagen Einfluss auf die Fitness der Pflanzen nehmen, indem sie vegetative oder reproduktive Gewebe

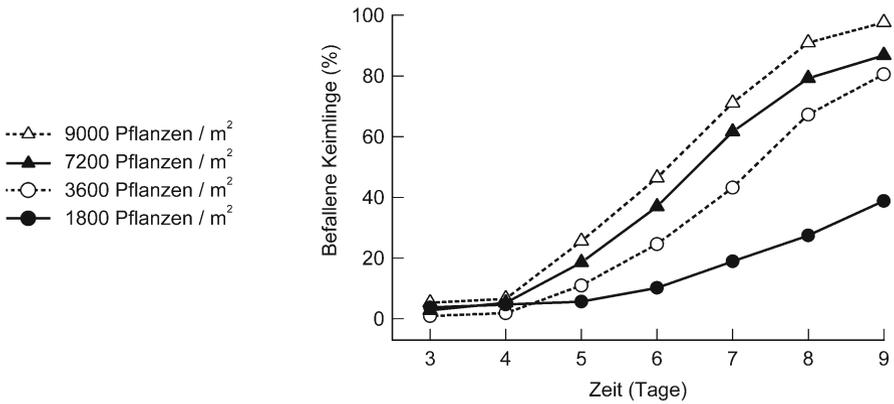
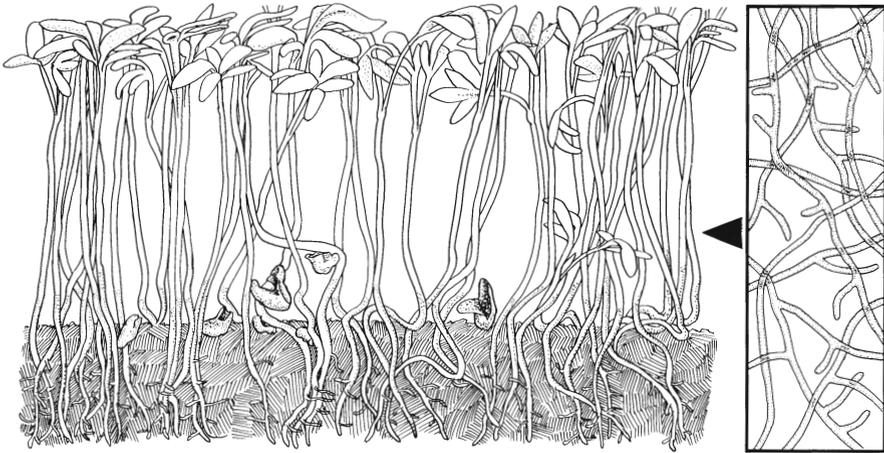


Abb. 2.10. Befallsrate von Keimlingen der Gartenkresse (*Lepidium sativum*, Bild links) durch den Pilz *Pythium irregulare* (Bild rechts) bei unterschiedlicher Pflanzendichte im Verlauf von 9 Tagen. Je dichter die Pflanzen stehen, desto größer wird der Anteil erkrankter Individuen. (Grafik nach Burdon u. Chilvers 1975)

befallen. Ausbreitung und Infektionsrate phytophager Pilze wird durch hohe Bestandesgröße und Individuendichte der Pflanzen sowie durch feucht-warme Bedingungen begünstigt.

Zusammenfassung von Kapitel 2

Phytophagen können auf Wachstum, Samenproduktion und damit insgesamt auf die Fitness von Pflanzen Einfluss nehmen. In landwirtschaftlichen Kulturen verursachen Phytophagen, überwiegend Insekten, oft erhebliche Ertragsverluste. Auch in natürlichen Systemen wirkt sich die Fresstätigkeit von Tieren oft negativ auf die Zahl der gebildeten Samen aus. Wohl vor diesem Hintergrund wird meist davon ausgegangen, dass Fitnessverluste die einzige Konsequenz für die betroffene Pflanze sind. Es gibt aber auch Untersuchungen, die gezeigt haben, dass Pflanzen ihre Verluste kompensieren oder sogar überkompensieren können, d. h. die Frucht- und Samenerträge sind gleich oder höher im Vergleich zu Pflanzen, die keine Schädigungen durch Phytophagen erlitten haben. Einen wichtigen Einfluss darauf, inwieweit Phytomasseverluste ausgeglichen werden können, haben Faktoren wie das Entwicklungsstadium der Pflanze, die Nährstoffversorgung und Konkurrenz. Überkompensation und Fitnessgewinne sind bei Pflanzen wohl eher eine Ausnahmerecheinung und treten allenfalls bei außergewöhnlich guten Existenzbedingungen auf. Allgemein sind Fitnesseffekte durch Phytophagie nicht einfach zu messen. Sie lassen sich oft nur dann richtig einschätzen, wenn sie über mehrere Generationen hinweg und ggf. unter verschiedenen Bedingungen untersucht werden.

Auch die Wirkungen von Granivorie auf die Vermehrungsrate von Samen sind nicht pauschal zu bewerten. Sicher ist jedoch, dass der Verbreitung von Samen eine zentrale Rolle beim Reproduktionserfolg zukommt. Hierfür können durchaus auch Granivoren einen Beitrag leisten, da sie Samen oft nicht an Ort und Stelle verzehren, sondern weiter verbreiten. Selbst wenn nur ein geringer Teil davon zufällig an Standorte gelangt, wo für Keimung und Wachstum günstige Bedingungen herrschen, ist dies für die Pflanzenvermehrung unter Umständen von größerer Bedeutung als der Verlust an gefressenen Samen.

Weniger auffällig als der durch Phytophagen verursachte Schaden an Pflanzen ist der Befall durch pilzliche Pathogene. Das muss aber nicht heißen, dass diese deshalb einen weniger bedeutenden Einfluss auf die Pflanzenfitness haben. Beispiele zeigen, dass sowohl die Samenbänke im Boden als auch die Samenanlagen an der Pflanze durch Pathogene deutlich reduziert werden können. Pilzinfektionen begünstigende Faktoren sind u. a. hohe Bestandesdichte und feucht-warme Witterungsbedingungen.



<http://www.springer.com/978-3-642-20627-6>

Ökologie der Biozönosen

Martin, K.; Allgaier, C.

2011, XIII, 370 S. 150 Abb., Softcover

ISBN: 978-3-642-20627-6