

# Kapitel 1

## Einleitung

Insekten (Insecta), auch Kerbtiere genannt, sind die artenreichste Klasse der Gliederfüßer (Arthropoda) und übertreffen an Artenvielfalt alle übrigen vielzelligen Lebensformen zusammen. Annähernd 80% aller auf der Erde lebenden Tiere sind Insekten (Berenbaum, 2004). Etwa 860.000 Insektenarten sind der Wissenschaft bekannt und sie sind in beinahe jedem Lebensraum anzutreffen. Man schätzt die Gesamtzahl der Insekten auf zehn Trillionen Individuen (Berenbaum, 2004).

Die ältesten fossilen Insekten sind auf 400 Millionen Jahre zur Zeit des Devons datiert. Im Karbon und Perm kam es zu einer Formenexplosion aufgrund der Evolution der Flugfähigkeit, die einen Vorteil gegenüber anderen Organismen, vor allem den Feinden, bedeutete (Campbell und Reece, 2003). Fossilienfunde von Mundwerkzeugen aus verschiedenen Entwicklungsstufen der Insekten in der Zeit des Karbons haben gezeigt, dass eine Spezialisierung in der Ernährung ebenfalls zu einer Radiation der Insekten beitrug. Weit verbreitet ist die These, dass die größte Diversifizierung der Insekten parallel zur Radiation der Blütenpflanzen während der Kreidezeit vor ca. 65 Millionen Jahren verlief (Campbell und Reece, 2003). Ob erst eine Diversifizierung der Blütenpflanzen stattfand, die zu einer Formenexplosion der Insekten führte, oder ob sich erst Herbivoren zu Blütenbestäubern entwickelten, die ihrerseits zu einer Entwicklungsexplosion der Blütenpflanzen führte, ist bis heute unter Forschern umstritten (Campbell und Reece, 2003). Sicher ist aber eine Koevolution von Pflanze und Insekt. Dabei müssen sich sowohl Pflanze als auch Insekt ständig den neuen Gegebenheiten anpassen. Stirbt zum Beispiel eine Pflanze aufgrund von Klimaveränderungen aus, muss sich das darauf lebende Insekt eine neue Wirtspflanze suchen. Die neue Wirtspflanze wiederum, die nun einen neuen Herbivor beherbergt, muss sich gegen diesen zur Wehr setzen und entwickelt Abwehrstrategien, um die eigene Art zu erhalten. Das Insekt muss sich an den Sekundärmetabolismus der Pflanze anpassen und sich zusätzlich gegen andere Herbivoren behaupten. Die Abwehrmechanismen der Insekten sind vielfältig. Einige synthetisieren Substanzen, die sie in bestimmten Sekretbehältern aufbewahren, andere übernehmen (sequestrieren) die zur Abwehr von Herbivoren produzierten Stoffe der Pflanzen für ihre eigene Feindabwehr.

Blattkäfer (Chrysomelidae) bilden mit rund 50.000 beschriebenen, weltweit verbreiteten Arten eine große Familie unter den Käfern (Coleoptera), die mit über 350.000 weltweit verbreit-

teten Arten die größte Ordnung aus der Klasse der Insekten darstellt. Die große Vielfalt der Blattkäfer spiegelt sich in der großen Vielfalt der Abwehrstrategien wider, die im Folgenden beschrieben werden.

## 1.1 Wehrmechanismen der Blattkäfer (Coleoptera: Chrysomelidae)

Blattkäfer verbringen als phytophage Insekten die meiste Zeit ihres Lebens mit Fressen. Dabei sitzen sie meist auf der Blattoberseite ihrer Wirtspflanze, die sie im Laufe ihres Lebens selten verlassen. Aufgrund ihrer geringen Mobilität und dem ungeschützten Leben auf der Wirtspflanze offerieren sie eine gute Futterquelle für Fraßfeinde wie Vögel oder Ameisen. Daher haben die Blattkäfer verschiedene Strategien der Verteidigung ihrer Art entwickelt, die innerhalb dieser Familie sehr vielfältig sind. Ein Merkmal aller Käfer ist ihr Körperbau: ihre Vorderflügel sind zu harten Flügeldecken (Elytren) umgebildet, die die darunterliegenden Hinterflügel schützen, und sie besitzen ein stark sklerotisiertes Exoskelett. Beides trägt zum Schutz der Tiere bei. Alle Käfer besitzen Flügel, nicht alle können diese aber zum Erreichen genügend großer Distanzen zum Angreifer verwenden.

Einige Abwehrmaßnahmen sind ständig aktiv, wie die kryptische Tracht (griechisch *kryptein*, verbergen) oder Tarntracht. Der grüne Schildkäfer (*Cassida viridis*) ist grün gefärbt und hat einen flachen Körperbau, so dass er auf seiner Nahrungspflanze kaum zu erkennen ist. Eine weitere Form der Tarnung ist die Mimese, die Nachahmung von etwas Unbeweglichem und nicht Verzehrbarem. Manche Käfer, wie der Ameisen-Sackkäfer (*Clytra laeviuscula*), tarnen ihre Eier mit Kot. Die Larven leben nach dem Schlüpfen im sogenannten Kotsack weiter und können sich geschützt von Ameiseneiern ernähren ohne selbst gefressen zu werden (Bellmann, 1999).

Die Nachahmung von anderen Organismen wird Mimikry genannt. Insekten ahmen oft Signaleigenschaften eines zweiten Organismus nach, der für einen dritten Organismus zum Beispiel Ungenießbarkeit bedeutet. Dazu können visuelle und chemische Eigenschaften gehören (Dettner und Peters, 1999).

Eine weitere häufig vorkommende Strategie ist der Totstellreflex (Thanatosis). Eine sich nicht bewegende Beute wird von vielen Räubern nicht beachtet und nicht angegriffen. Bei den extrem langsamen Pillenkäfern (*Byrrhidae*) werden die Beine bei Störung angewinkelt und in genau passende Vertiefungen an der Bauchseite gelegt. Somit wird der Käfer für kurze Zeit zu einer kaum angreifbaren Kugel (Dettner und Peters, 1999).

Viele Arten der Chrysomeliden lassen sich bei Gefahr von ihrer Pflanze fallen und ziehen sowohl Beine als auch Fühler eng an ihren Körper. Sie liegen dabei auf dem Rücken und verharrten so lange bis die Gefahr vorbei ist. Die akustische Abwehr mittels Stridulation ist bei Insekten weit verbreitet. So vertreiben Grashüpfer ihren Angreifer mit lauten Geräuschen, die sie durch Schieben einer Kammstruktur über eine Kante hervorrufen (Deroe und Passteels, 1977).

Der Bombadierkäfer (*Brachinus spec.*) hat eine originelle Art der Verteidigung. Bei Gefahr

kann er einen deutlich hörbaren zischenden Knall erzeugen, indem er selbst produzierte Substanzen in einen Hohlraum seines Körpers zusammenbringt, die dort aufgrund vorhandener Enzyme reagieren und zum Knall führen und gleichzeitig das stark reizende Produkt, Benzochinon, in Richtung des Angreifers spritzen (Eisner, 2004).

Festkleben oder Haften auf glatten Oberflächen kann bei Käfern eine besondere Art der Abwehrstrategie sein. *Hemisphaerota cyanea* besitzt verbreiterte Tarsenunterseiten mit Saughaaren auf den Tarsen der sechs Extremitäten. Mittels kohlenwasserstoffhaltiger Flüssigkeitstropfen kann sich der Käfer durch Adhäsion auf der Oberfläche festsaugen, ohne dass ein Angreifer in der Lage wäre, ihn von der Blattoberfläche abzulösen. Folgende Tabelle zeigt die wichtigsten Abwehrmechanismen von Insekten (Dettner und Peters, 1999).

| Art der Abwehr                                  | Prozentualer Anteil der wichtigsten Abwehrmechanismen |
|---|---|
| Chemische Abwehr                                | 46%   |
| Aktive Abwehr (Kampf)                           | 11%   |
| Kryptische Färbung                              | 9%  |
| Flucht  | 8%  |
| Mimikry   | 5%  |
| Aposematismus                                   | 5%  |
| Optische Abwehr                                 | 4%  |
| Abwehr in Gruppen                               | 3%  |
| Mechanische Abwehr<br>(z.B. Festkleben, Haften) | 3%  |
| Akustische Abwehr                               | 2%  |
| Thanatose                                       | 1%  |
| andere  | 3%  |

Die Abwehrmechanismen lassen sich in die aktive und passive Verteidigungsstrategie einteilen. Die aktive Abwehr beinhaltet z. B. Kämpfen, Verstecken und Thanatose während die passive Strategie z. B. aus chemischer Abwehr, kryptischer Färbung oder Mimikry besteht.

Die chemische Abwehr zählt zu den häufigsten Abwehrmechanismen bei Insekten. Chrysomeliden schaffen es, durch diese Substanzen ungenießbar zu sein. Den schlechten Eigengeschmack erreichen sie durch die Freisetzung chemischer Substanzen bei Gefahr, die entweder selbst synthetisiert oder aus der Futterpflanze angereichert werden. Fast ausnahmslos geht der schlechte Geschmack mit einer aposematischen Färbung einher (Pasteels et al., 1982; Pasteels et al., 1988). Aposematismus ist das auffällige Erscheinungsbild eines Organismus, der wehrhaft oder giftig ist oder unangenehm schmeckt.

Mit Hilfe dieser vielfältigen Abwehrmechanismen ist es dem Blattkäfer in allen seinen Lebensphasen über Ei, Larve und Puppe bis hin zum Käfer möglich, sich vor Fraßfeinden zu schützen und das Überleben der Art zu sichern (Termonia und Pasteels, 1999).

### 1.1.1 Chemische Abwehr der adulten Käfer

Der Name Chrysomelidae stammt von den griechischen Wörtern *chrysos* (gold) und *melanthon* (Käfer) ab und bezieht sich auf die leuchtende metallische Färbung vieler Vertreter dieser Familie (Pasteels et al., 1989). Zusätzlich zur aposematischen Färbung der Käfer sind diese mit Drüsen ausgestattet, die sich im Bereich des Pronotum (Halsschild) und der Elytra (obere harte Flügeldecke) befinden. Diese kommen in den vier Unterfamilien *Criocerinae*, *Chrysomelinae*, *Alticinae* und *Galerucinae* vor (Deroe und Pasteels, 1982). Die Verteilung der Drüsen ist in den einzelnen Unterfamilien unterschiedlich. Im Allgemeinen ist aber eine Verteilung im lateralen Bereich des Pronotum und der Elytra zu beobachten (Deroe und Pasteels, 1982):

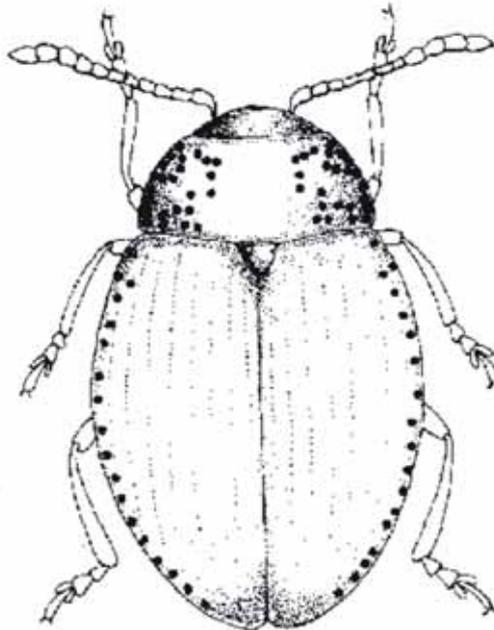


Abbildung 1.1: Verteilung der Drüsen bei *Phaedon cochlearia* (Deroe und Pasteels, 1982)

Werden die Käfer von einem Fraßfeind gestört, setzen sie ein Sekret aus den Drüsen frei, deren Öffnungen sich auf der Oberfläche des Integumentes befinden (in Abbildung 1.1 durch schwarze Punkte markiert).

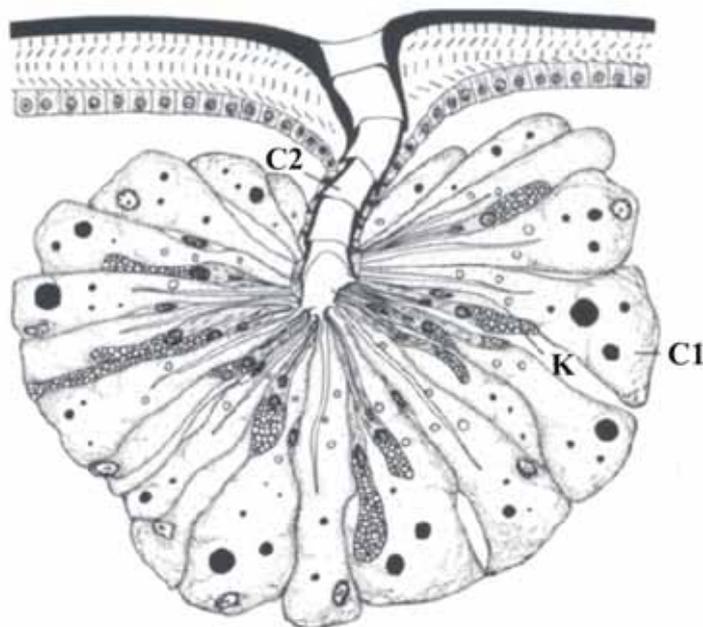


Abbildung 1.2: Wehrdrüse von *Leptinotarsa decemlineata*. C1 und K: Drüsenzellen. C2: Hauptkanal (Pasteels et al., 1989).

Innerhalb der Chrysomeliden variiert die Zusammensetzung des Wehrsekrets stark, eine Übersicht verschiedener Wehrsekrete gibt folgende Tabelle (Pasteels et al., 1988; Pasteels et al., 1994):

**Unterfamilie: Chrysomelinae**

---

**Unterunterfamilie: Chrysomelina**

|                                   |                       |
|-----------------------------------|-----------------------|
| <i>Chrysomela tremulae</i>        | Isoxazolinon-Derivate |
| <i>Chrysomela populi</i>          | Isoxazolinon-Derivate |
| <i>Chrysomela vigintipunctata</i> | Isoxazolinon-Derivate |

**Unterunterfamilie: Chrysomelinina**

|                                 |   |
|---------------------------------|---|
| <i>Chrysolina fuliginosa</i>    | Cardenolide, Ethanolamin                  |
| <i>Chrysolina brunsvicensis</i> | Polyoxygenierte Steroidgluc., Ethanolamin |
| <i>Chrysolina aurichalcea</i>   | Aminosäure-Derivate, Ethanolamin          |
| <i>Oreina gloriosa</i>          | Cardenolide, Ethanolamin, Tyrosinbetain   |
| <i>Oreina cacaliae</i>          | Pyrrolizidin-Alkaloide, Ethanolamin       |

**Unterunterfamilie: Phyllodectina**

|                            |                       |
|----------------------------|-----------------------|
| <i>Phratora vitellinae</i> | Isoxazolinon-Derivate |
| <i>Phratora laticollis</i> | Isoxazolinon-Derivate |

### Unterfamilie: Galerucinae

---

*Diabrotica balteata*

Cucurbitacine

### Unterfamilie: Alticinae

---

*Diabolia borealis*

Iridoide Glucoside

### Unterfamilie: Criocerinae

---

*Lilioceris lili*

Aminosäure-Derivate

Isoxazolinon-Derivate (Pasteels et al., 1982; Randoux et al., 1991), Cardenolide (Daloze und Pasteels, 1979; Hilker et al., 1992; Van Oycke et al., 1988), polyoxygenierte Steroidglucoside (Daloze et al., 1991; Daloze et al., 1985; Randoux et al., 1990) und Aminosäure-Derivate (Daloze et al., 1991; Pasteels et al., 1989; Timmermans et al., 1992) werden autogen hergestellt, während Pyrrolizidin-Alkaloide (PAs) von den Wirtspflanzen sequestriert werden (Hartmann, 1999; Hartmann und Ober, 2000; Hartmann, 2004; Ober und Hartmann, 2000; Pasteels et al., 2003).

Einige Spezies, die zu den *Alticinae* und *Galerucinae* gehören, besitzen keine Drüsen mehr. Dobler *et al.* (Dobler et al., 1998) stellte zwei Thesen für die evolutive Entwicklung der Drüsen der adulten Käfer auf. Entweder sind die Drüsen allen Chrysomeliden gemein und haben sich nur in einigen Fällen zurückgebildet, oder die Drüsen haben sich innerhalb der Chrysomeliden mehrfach unabhängig voneinander entwickelt. Die Spezies, die keine Drüsen mehr besitzen, haben daher alternative Verteidigungsmechanismen entwickelt. Reflexbluten kommt beim Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) vor: bei Gefahr erscheint im Bereich des Kopfes eine Flüssigkeit in Form eines Tropfens. Es handelt sich um Hämolymphe, die wirksam gegen Ameisen ist (Deroe und Pasteels, 1977). Welche Inhaltsstoffe für die Wirksamkeit gegen Ameisen verantwortlich sind, ist noch nicht geklärt worden (Armer, 2004). Allerdings wurde vermutet, dass ein toxisches Dipeptid, welches im Wehrsekret des Kartoffelkäfers vorkommt, sich auch in der Hämolymphe befindet (Daloze et al., 1986). In einigen Spezies der *Alticinae* und *Chrysomelinae* ist auch ein Bespritzen des Feindes mit Hämolymphe beobachtet worden (Hollande, 1909). Auch hier sind die Inhaltsstoffe der Hämolymphe bisher nicht identifiziert worden.



Abbildung 1.3: Käfer von *C. tremulae*: A: Fliegender Käfer mit oberer und unterer Flügeldecke. B: Korpulierende Käfer. C, E und F: Käfer im fortgeschrittenen Alter haben einen dunkelroten Panzer, junge frisch geschlüpfte Käfer sind beige und färben sich mit der Zeit orange. D: Eigelege

### 1.1.2 Chemische Abwehr der Blattkäferlarven

Anders als die adulten Käfer sind die Larven nicht durch einen harten Panzer gegen Angreifer geschützt. Sie leben auf der Blattunterseite und bilden dichte Kolonien, so dass sie eine leichte Beute für Fraßfeinde darstellen. Häufig sind sie durch eine kryptische Färbung getarnt, wie die Larve von *Chrysomela tremulae* (Abbildung 1.4). Andere besitzen zusätzlich Haare und Sklerite. Sklerite sind durch eine Membran oder Naht abgegrenzte harte Abschnitte des Außenskeletts der Insekten.



Abbildung 1.4: Larve im dritten Entwicklungsstadium von *Chrysomela tremulae* mit kryptischer Färbung

Viele Blattkäferlarven der Unterunterfamilie Chrysomelina und Phyllodectina besitzen neun exokrine Drüsenpaare, die sich dorsal im Meso- und Metathorax und in den folgenden sieben abdominalen Segmenten befinden (Garb, 1915; Hollande, 1909). In Paropsina und einigen *Gonioctena* (Goneoctenina) findet sich nur ein Drüsenpaar zwischen dem achten und neunten Abdominalsegmenten, bei Doryphorina und Chrysolinina nur ein kleines Paar an gleicher Stelle (Garb, 1915; Hinton, 1951; Moore, 1967).

Eine Drüse besteht aus einem kutikularen Reservoir, das in die Körperhöhle versenkt ist und dem eine unterschiedliche Anzahl von Drüsenzellen ansitzt (Abbildung 1.5). Die Drüsenzellen sekretieren Enzyme, die ins Reservoir entlassen werden und dort Wehrsekrete bilden. Die Wehrsekrete enthalten oft flüchtige Substanzen zu Wehrzwecken. Bei Störung der Larve wird der Inhalt des Reservoirs durch Muskelkraft nach außen gedrückt, so dass die flüchtigen Inhaltsstoffe des Wehrsekrets freigesetzt werden (Garb, 1915; Hinton, 1951; Renner, 1970).

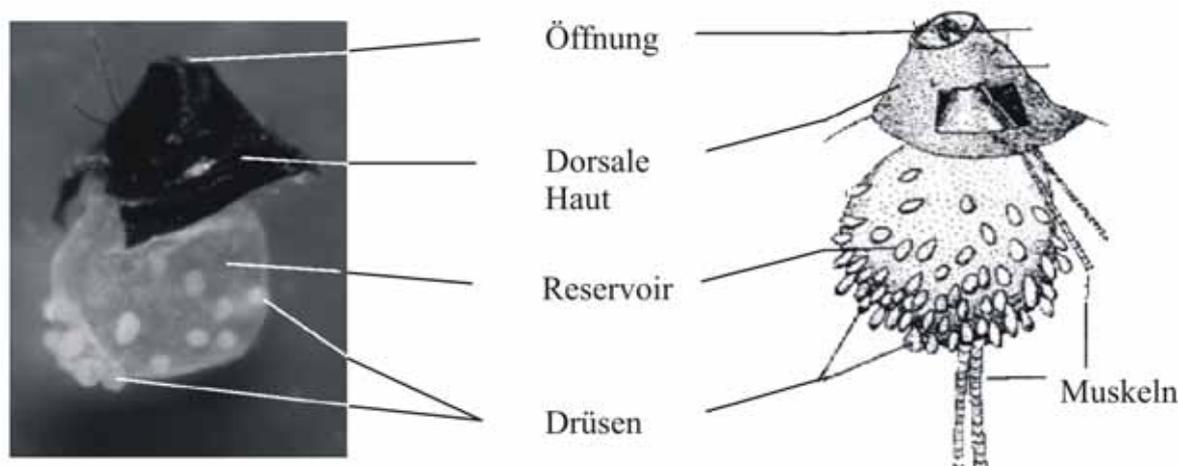


Abbildung 1.5: Exokrine Larvaldrüsen: Foto aus (Kuhn, 2005) und Detailzeichnung von Hinton (Hinton, 1951) (leicht verändert).

Innerhalb der Chrysomelinae gibt es verschiedene Zusammensetzungen der Wehrsekrete. Einige Beispiele für dominierende Inhaltsstoffe sind folgender Tabelle zu entnehmen (Pasteels et al., 1988):

### Unterfamilie: Chrysomelinae

---

#### Unterunterfamilie: Chrysomelina

|                                   |  |
|-----------------------------------|--|
| <i>Chrysomela tremulae</i>        | Salicylaldehyd                         |
| <i>Chrysomela populi</i>          | Salicylaldehyd                         |
| <i>Chrysomela vigintipunctata</i> | Salicylaldehyd, Benzaldehyd            |
| <i>Chrysomela lapponica</i>       | Ester der Iso- und 2-Methylbuttersäure |
| <i>Gastrolina depressa</i>        | Juglone                                |
| <i>Phaedon cochleariae</i>        | Iridoide Monoterpene                   |

#### Unterunterfamilie: Chrysomelinina

|                          |             |
|--------------------------|-------------|
| <i>Chrysolina polita</i> | Cardenolide |
| <i>Oreina tristis</i>    | Cardenolide |

#### Unterunterfamilie: Phyllodectina

|                              |                      |
|------------------------------|----------------------|
| <i>Phratora vitellinae</i>   | Salicylaldehyd       |
| <i>Phratora laticollis</i>   | Iridoide Monoterpene |
| <i>Phratora tibialis</i>     | Iridoide Monoterpene |
| <i>Phratora vulgatissima</i> | Iridoide Monoterpene |

Innerhalb der Unterunterfamilie Chrysomelina und Phyllodectina wurden drei verschiedene Wehrsekret-Zusammensetzungen identifiziert. Viele Larven produzieren *de novo* iridoide Monoterpene (Veith et al., 1994). Die meisten *Chryomela*-Arten und *Phratora vitellinae* se-