

Chapter 10: Summary

Coexistence of species can be explained by several mechanisms. In equilibrium or deterministic models species are specialized and occupy niches with small overlaps; niche separation is mainly driven by interspecific competition. Causes for a specialization of phytophagous insects have recently, however, been found to be more diverse and include also factors like escape from natural enemies, physiological trade-offs, mating rendezvous, and optimal foraging. On the other hand, stochastic or non-equilibrium systems are characterized by broad niche overlaps of the species and an unpredictable community composition. Such stochasticity is thought to be caused by intermediate disturbances.

Mechanisms of coexistence are most interesting where species interactions are strongest and species packing is highest. In this study, I investigated patterns of coexistence and resource use in a community of seven closely related species of leaf beetles (Chrysomelidae: Cassidinae), that occur syntopically on a common host plant system (Convolvulaceae) in a tropical savanna in West Africa. I analyzed community organization in the light of classical niche theory, by studying the three niche-dimensions food, time and space (Hutchinson 1957), in order to assess the relative importance of deterministic vs. stochastic mechanisms in maintaining the coexistence of these beetles.

Food: The beetle species were differently specialized on host plants within the family Convolvulaceae. They could be separated roughly in two groups with regard to their host plant preferences in the field. One group fed on two *Ipomoea*-species in the savanna, the other on *Merremia hederacea* at the river side. The five beetle species at the river side fed on a single host plant species, *Merremia hederacea*, and therefore had a large niche overlap in host plant use. In laboratory choice tests, however, all beetle species tested were oligophagous on both host plant genera.

Time: There was a broad overlap in the phenology of the beetle species examined. Six of the seven beetle species were found to be active throughout the whole vegetation period of the host plants, from April till December. The exception was *Acrocassis roseomarginata*, which was the first species to occur after the onset of the rainy season in March, disappeared, however, already in July/August.

Space: While the five beetle species at the river side had a broad niche overlap in food plant use and phenology, they differed in their small scale spatial resource use. A correspondence analysis revealed that species composition at different sites was predictable by the degree of shade (microhabitats). Still not all species were equally strongly separated

and some coexisted in similar niches. *A. confinis*, *C. opposita* and *A. submutata* had a broad niche overlap in the microhabitat “shade” at the river side and *A. indistincta* and *A. nigromaculata* had a similarly broad overlap in the microhabitat “light shade” in the savanna.

I further asked why some of the species, *A. roseomarginata*, *A. quinquefasciata* and the three “shade”-species, used different microhabitats. I investigated several mechanisms which could be responsible for the spatial niche separation: interspecific competition, natural enemies (enemy free space), plant quality and microclimate. Interspecific competition was investigated indirectly in the field, by a leaf damage analysis. Food resources were not limited throughout the year at the sites investigated and competition was therefore unlikely to occur. Neither parasitism nor total mortality of larvae differed significantly between sun and shade microhabitats in a replicated field experiment for two beetle species and natural enemies were therefore probably not responsible for spatial specialization. Plant quality and microclimate, as strongly interacting factors were tested in combination and separately. For all three beetle species tested larval development was significantly faster on shade plants than on sun plants. This was probably due to a higher quality of the host plants in the shade. Therefore the microhabitat “shade” should be the optimal habitat for all beetle species. If, however, the factor “microclimate” was tested alone the three beetle species performed differently. Laboratory experiments confirmed the results of the field experiments that larvae of *A. roseomarginata* showed a better tolerance towards high temperatures (40°C) than the two “shade” species, *A. quinquefasciata* and *A. confinis*. Thus, *A. roseomarginata* was the only species that could survive in the open sun at the river side, where a maximum daytime temperature of up to 50°C was measured on the lower side of the leaves. *A. roseomarginata* probably made up for the lower quality of the plants in the sun by an early occurrence when seedlings provide much nitrogen. I conclude that physiological trade-offs between microclimate, plant quality and time of occurrence in the season were responsible for the observed spatial niche differentiation.

Among the other species, *A. quinquefasciata* differed in three characters: by its microhabitat use (light shade), by the within plant feeding site of its larvae (lower side of the leaves), and by ovipositing egg-clutches. The remaining three beetle species which coexisted in the microhabitat “shade” at the river side were very rare. Thus, interspecific competition probably did not occur.

Top down effects by natural enemies could also have contributed to keep beetle populations below carrying capacity and therefore prevented competition. The results support this hypothesis. Egg and larval mortality of two of the beetle species due to natural enemies

and abiotic factors were rather high (only 1,1 adults survived of 100 eggs laid by *A. roseomarginata*).

Another aspect of my study was a molecular phylogeny of 6 species of the Cassidinae community (mtDNA, COI-gene). The molecular phylogeny of the species was investigated in comparison with their morphological phylogeny and ecological similarity and was only partly consistent with either tree. Phylogenetically closely related species-pairs were most often not the ecological similar species. Two of three species-pairs diverged in habitat use and degree of host plant specialization (*A. roseomarginata*-*A. nigromaculata* and *A. quinquefasciata*-*A. indistincta*), only one pair of species did not diverge (*A. confinis*-*C. opposita*).

In conclusion, the shield beetle community showed a mostly deterministic organization with characteristics, like a distinct spatial niche structure, a strong impact of natural enemies, and a predictable community composition. Nevertheless, the community showed also some elements of non-equilibrium systems, like a broad niche overlap of the three beetle species living at the river side in the shade, probably no influence of interspecific competition, and a large influence of abiotic factors like temperature, floodings and the unpredictability of the first rains.

Zusammenfassung

Die Koexistenz von Arten kann mit Hilfe mehrerer Mechanismen erklärt werden. In Gleichgewichts- oder deterministischen Modellen sind die Arten spezialisiert und besetzen Nischen mit geringen Überlappungen; die Nischenseparation findet hauptsächlich durch interspezifische Konkurrenz statt. Seit Neuerem jedoch sind mehrere Gründe für eine Spezialisierung bekannt, wie z.B. Vermeidung natürlicher Feinde, physiologische trade-offs, Rendez-Vous Verhalten und Optimal Foraging. Auf der anderen Seite sind stochastische oder Nicht-Gleichgewichtsmodelle durch breite Nischenüberlappungen der Arten und eine nicht vorhersagbare Zusammensetzung der Artengemeinschaft charakterisiert. Man nimmt an, daß eine solche Stochastizität durch „mittlere Störungen“ verursacht wird.

Koexistenzmechanismen sind dort am interessantesten, wo Arteninteraktionen am stärksten sind und die „Artenpackung“ am höchsten ist. In dieser Studie habe ich Koexistenz und Ressourcennutzung in einer Gemeinschaft sieben eng verwandter Arten von Blattkäfern (Chrysomelidae: Cassidinae), die syntop auf einem gemeinsamen Wirtspflanzensystem (Convolvulaceae) in einer tropischen westafrikanischen Savanne vorkommen, untersucht. Ich habe die Organisation der Artengemeinschaft im Hinblick auf die klassische Niscentheorie analysiert und die drei Nischendimensionen Nahrung, Zeit und Raum (Hutchinson 1957) untersucht, um damit die relative Bedeutung von deterministischen vs. stochastischen Mechanismen für die Aufrechterhaltung der Koexistenz dieser Käfer zu ermitteln.

Nahrung: Die Käferarten waren unterschiedlich stark auf die Wirtspflanzen innerhalb der Familie Convolvulaceae spezialisiert. Sie konnten bezüglich ihrer Wirtspflanzenpräferenzen im Freiland grob in zwei Gruppen unterteilt werden. Eine Gruppe fraß an zwei *Ipomoea*-Arten in der Savanne, die andere an *Merremia hederacea* am Flußufer. Die fünf Käferarten am Flußufer fraßen auf einer einzigen Wirtspflanzenart, *Merremia hederacea*, und hatten daher eine breite Nischenüberlappung bei der Wirtspflanzennutzung. In Wirtswahlversuchen im Labor waren jedoch alle getesteten Käferarten oligophag auf beiden Wirtspflanzengattungen.

Zeit: Es gab eine breite Nischenüberlappung in der Phänologie der untersuchten Käferarten. Sechs der sieben Käferarten waren über die ganze Vegetationsperiode der Wirtspflanzenarten, von April bis Dezember, hinweg aktiv. Eine Ausnahme bildete *Acrocassis roseomarginata*, welche die erste Art war, die nach Beginn der Regenzeit im März auftrat, jedoch bereits im Juli/August wieder verschwand.

Raum: Während die fünf Käferarten am Flußufer eine breite Überlappung in ihrer Wirtspflanzennutzung und Phänologie hatten, unterschieden sie sich in ihrer kleinräumigen Ressourcennutzung. Eine Korrespondenzanalyse belegte, daß die Artenzusammensetzung an verschiedenen Standorten entsprechend des Beschattungsgrades (Mikrohabitat) vorhergesagt werden konnte. Jedoch waren nicht alle Arten gleich stark getrennt und einige koexistierten in ähnlichen Nischen. *A. confinis*, *C. opposita* und *A. submutata* hatten eine breite Überlappung im Mikrohabitat „Schatten“ am Flußufer und *A. indistincta* und *A. nigromaculata* hatten eine ähnlich breite Überlappung im Mikrohabitat „Halbschatten“ in der Savanne.

Weiterhin fragte ich, warum einige der Arten, *A. roseomarginata*, *A. quinquefasciata* und die drei „Schatten“-Arten unterschiedliche Mikrohabitats nutzten. Ich untersuchte mehrere Mechanismen welche für die räumliche Nischtrennung verantwortlich sein könnten: interspezifische Konkurrenz, natürliche Feinde (enemy free space), Nahrungsqualität und Mikroklima. Interspezifische Konkurrenz wurde indirekt, mit Hilfe einer Blattschadensanalyse, im Freiland untersucht. Nahrungsressourcen waren an den untersuchten Standorten das ganze Jahr hindurch nicht limitierend und das Auftreten von Konkurrenz deshalb unwahrscheinlich. Weder die Parasitierung noch die Gesamtmortalität der Larven unterschied sich für die zwei untersuchten Käferarten in einem replizierten Freilandversuch signifikant zwischen Sonnen- und Schattenmikrohabitats. Natürliche Feinde waren daher vermutlich nicht für die räumliche Spezialisierung verantwortlich. Nahrungsqualität und Mikroklima, als stark interagierende Faktoren wurden kombiniert und getrennt getestet. Bei allen drei Käferarten war die Larvalentwicklung auf Schattenpflanzen signifikant schneller als auf Sonnenpflanzen. Dies beruhte wahrscheinlich auf einer besseren Nahrungsqualität der Wirtspflanzen im Schatten. Deshalb sollte das Mikrohabitat „Schatten“ das optimale Habitat für alle Käferarten sein. Wenn jedoch der Faktor „Mikroklima“ allein getestet wurde, ergaben sich Unterschiede zwischen den drei Käferarten. Laborversuche bestätigten die Ergebnisse der Freilandversuche, daß die Larven von *A. roseomarginata* eine bessere Toleranz gegenüber hohen Temperaturen (40°C) zeigen, als die beiden „Schattenarten“, *A. quinquefasciata* und *A. confinis*. So war *A. roseomarginata* die einzige Art die am Flußufer direkt in der Sonne, wo maximale Tagestemperaturen von bis zu 50°C auf der Blattunterseite gemessen wurden, überleben konnte. *A. roseomarginata* kompensierte vermutlich die geringere Qualität der Sonnenpflanzen mit einem früheren Auftreten wenn die Keimlinge über viel Stickstoff verfügen. Ich schließe daraus, daß physiologische Trade-offs zwischen Mikroklima, Nahrungsqualität und Phänologie verantwortlich für die beobachtete räumliche Nischendifferenzierung waren.

Von den anderen Arten unterscheidet sich *A. quinquefasciata* in drei Merkmalen: in der Mikrohabitatnutzung (Halbschatten), im Fraßort der Larven innerhalb der Pflanze (Blattunterseite) und in der Ablage von Eipacketen. Die verbleibenden drei Käferarten, die im Mikrohabitat „Schatten“ am Flußufer koexistierten, waren sehr selten. So kam es vermutlich nicht zu interspezifischer Konkurrenz.

Auch top-down Effekte durch natürliche Feinde könnten dazu beigetragen haben die Käferpopulationen unter der Kapazitätsgrenze zu halten und so Konkurrenz zu vermeiden. Die Ergebnisse unterstützen diese Hypothese. Ei- und Larvalmortalität von zwei der Käferarten durch natürliche Feinde und abiotischen Faktoren waren relativ hoch (nur 1,1 Adulte überlebten von 100 Eiern, die von *A. roseomarginata* gelegt worden waren).

Ein anderer Aspekt meiner Arbeit war eine molekulare Phylogenie von 6 Arten der Cassidengemeinschaft (mtDNA, COI-Gen). Die molekulare Phylogenie der Arten wurde mit ihrer morphologischen Phylogenie und ökologischen Ähnlichkeit verglichen und stimmte nur teilweise mit jedem der beiden Stammbäume überein. Phylogenetisch nahe verwandte Artenpaare waren meist nicht die auch gleichzeitig ökologisch ähnlichsten Arten. Zwei der Artenpaare divergierten in der Habitatnutzung und dem Grad der Wirtspflanzen-spezialisierung (*A. roseomarginata*-*A. nigromaculata* und *A. quinquefasciata*-*A. indistincta*), nur ein Artenpaar divergierte nicht (*A. confinis*-*C. opposita*).

Zusammenfassend zeigte die Schildkäfergemeinschaft eine hauptsächlich deterministische Organisation mit Merkmalen, wie eine ausgeprägte räumliche Nischenstruktur, einen starken Einfluß natürlicher Feinde und eine vorhersagbare Zusammensetzung der Gemeinschaft. Allerdings wies die Gemeinschaft auch einige Elemente von Nicht-Gleichgewichtsmodellen, wie eine breite Nischenüberlappung der drei Käferarten am Flußufer im Schatten, vermutlich kein Einfluß von interspezifischer Konkurrenz und ein großer Einfluß von abiotischen Faktoren wie der Temperatur, Überschwemmungen und die Unvorhersagbarkeit der ersten Regenfälle, auf.