

INHALT

Einleitung

1. Parasitismus & Gallenkunde

- 1.1. Parasiten, Parasitoide und Predatoren
- 1.2. Definition des Begriffs Pflanzengalle

2. Cynipidengallen als häufigste Eichenblattgallen

- 2.1. Cynipidae – die eigentlichen Gallwespen
- 2.2 Parasit und Wirtspflanze – eine besondere Beziehung
- 2.3 Gallenerreger und ihre Feinde
- 2.4 Abwehrmechanismen der Cynipidengalle

3. Beispiele parasitärer Beziehungen anhand der Gallwespenarten *Neuroterus quercus-baccarum* und *Cynips divisa*.

- 3.1. Portrait von *N. quercus-baccarum*
- 3.2. Portrait von *C. divisa*
- 3.3. Nahrungsnetz der Galle von *N. quercus-baccarum*
- 3.4. Vergleich der Bewohnerspektren von *N. quercus-baccarum* und *C. divisa*
- 3.5. Intraspezifische Konkurrenz und Selektion bei und um *C. divisa*

4. Schlussbetrachtung

Anmerkungen

Literaturverzeichnis

Anhang

1. Parasitismus & Gallenkunde

1.1. Parasiten, Parasitoide und Predatoren

„Parasitismus ist eine Lebensgemeinschaft zweier artverschiedener Organismen zum Vorteil des einen und zu Lasten des anderen.“ (www.wissen.de 5) Somit besteht eine gewisse Abhängigkeit des Parasiten zu seinem Wirt.

Wenn jedoch der Begriff ‚Parasit‘ verwendet wird, muss streng genommen zwischen *Parasit*, *Parasitoid* und *Predator* unterschieden werden. *Parasiten* entwickeln sich in oder an einem Wirt, wobei im Normalfall der Wirt nicht getötet wird. *Parasitoide*¹ benötigen für ihre Entwicklung meist nur einen Wirt, *Predatoren* (Räuber) aber zahlreiche, wobei in beiden Fällen der Wirt jedoch als Folge abstirbt (vgl. Pschorn-Walcher/Heitland (i. w. V.: P.-W./H.), S. 7).

1.2. Definition des Begriffs Pflanzengalle

Gallen (Cecidien) nennt man Bildungsabweichungen einer Pflanze, die aktiv von dieser durch Einwirkung eines Parasiten hervorgerufen werden (vgl. Schmidt, S. 1).

Gallen, die durch pflanzliche Parasiten (Cecidophyten) hervorgerufen werden nennt man Phytocecidien, jedoch dominieren quantitativ die Zoocecidien, diejenigen, welche durch Tiere (Cecidozoen) hervorgerufen werden und einen weitaus komplexeren Aufbau und eine höhere Entwicklungsstufe aufweisen können (vgl. Ross, S.2).

Jeder Gall-Induktor kann nur eine ganz spezifische Pflanzengalle induzieren, wobei es vorkommen kann, dass Gallenerreger Generalisten, d.h. sie befallen im Extremfall mehr als 2000 Pflanzenarten oder oligophag bzw. monophag sind, d.h. sich ausschließlich auf eine Wirtsfamilie spezialisiert wird. (vgl. Schmidt, S. 2).

Gallenerreger sind unter anderem Viren oder Viroide, sowie Bakterien, aber auch Pilze und Milben. Die Mehrzahl aller Pflanzengallen wird jedoch von Insekten hervorgerufen, vor allem durch Schmetterlinge, Schnabelkerfe, Käfer und ebenso Pflanzensauger (Homoptera), Zweiflügler (Diptera) und Hautflügler (Hymenoptera) (vgl. Schmidt, S. 2). Wirtspflanzen sind in fast jeder Hauptgruppe vorzufinden und grundsätzlich alle Teile der Pflanze können als Wirtsbereich in Frage kommen, solange sie noch jung und in der Entwicklung sind. Man unterscheidet also z.B. zwischen Wurzel-, Blüten-, Spross-, und Blattgallen, jedoch ist festzuhalten, dass auch ein Generations- und Wirtswechsel möglich ist (vgl. Schmidt, S.2).

2. Cynipidengallen als häufigste Eichenblattgallen

2.1. Cynipidae – die eigentlichen Gallwespen

Die Überfamilie Cynipoidea (Gallwespen) gehört zu der Ordnung der Hymenoptera und macht schätzungsweise 20.000 Arten aus, jedoch sind nur ca. 3.300 Arten bekannt. Nur die Arten der Familie Cynipidae, die Cynipiden als eigentliche Gallwespen, besitzen die Fähigkeit Cynipidengallen zu induzieren, die Restlichen sind vornehmlich Parasitoide¹ und ein minimaler Anteil Inquilinen² (vgl. Heitland, S.3). Auffallend ist, dass die Mehrheit der Cynipiden sehr wirtsspezifisch ist so dass sich ca. 75% der mitteleuropäischen Cynipiden–Arten auf die Eiche als Wirtspflanze spezialisiert haben (vgl. Heitland, S. 6). Diese werden zusätzlich Cynipinen genannt. Von den ca. 900 – 1000 Cynipinen-Arten werden am häufigsten die Blätter und Knospen befallen (vgl. Stone/Schönrogge/Atkinson/Bellido/Pujade-Villar (i.w.V. S/S/A/B/P-V), S. 635/636). Dabei spezialisieren sich die Tiere oftmals auch noch genauer auf einen Blattbereich. So sind viele Arten auf der Blattunterseite der Eiche zu finden, einige direkt an der Blattader und wieder welche bevorzugt an der Blattoberseite. So werden Eichenblätter oft nicht nur von einer Gallwespenart befallen, sondern es existieren verschiedene Gallarten parallel an einem Blatt.

Im Folgenden soll nun etwas genauer auf die Cynipiden, im Besonderen auf ihre Beziehung zur Wirtspflanze und darüber hinaus auf ihre parasitären Feinde und Schutzmechanismen vor diesen eingegangen werden.

2.2. Parasit und Wirtspflanze – eine besondere Beziehung

Wie bereits in 1.2. erwähnt, wird die Gallenbildung aktiv von der Pflanze verursacht, allerdings zuvor von dem Parasiten induziert. Dies geschieht durch spezielle Reizwirkungen unterschiedlichster Art, ausgelöst entweder durch das Weibchen bei der Eiablage oder später durch die fressende Larve (bei Cynipidengallen tritt fast immer der zweite Fall ein). Wahrscheinlich handelt es sich bei den Reizen größtenteils um chemische Stoffe (Gallengifte), die wie Enzyme oder pflanzliche Hormone wirken, und um Wundreiz (vgl. Ross, S. 3). Die Wirtspflanze reagiert als Folge auf diese Reize und beginnt mit der Gallenbildung.

Festzuhalten ist, dass die Pflanze keinerlei Vorteil aus der Lebensgemeinschaft mit dem Parasiten zieht und dennoch den weitaus aktiveren Part der Gallenbildung übernimmt. Als Erklärung dient vor allem die Vermutung, dass die Pflanze versucht den

Phytophagen abzukapseln um somit den Schaden für sie weitgehend einzugrenzen. Jedoch verschafft sie ihrem Schmarotzer dadurch mehrere Vorteile (vgl. Heitland, S. 2). So existieren drei Hypothesen zur Erklärung der Galleninduktion:

„*The enemy hypothesis*“ (Stone/Schönrogge, S. 516) beinhaltet, dass die Galle die Gallenerreger vor ihren natürlichen Feinden schützen soll, „*The Nutrition hypothesis*“ (Stone/Schönrogge, S. 515) sagt aus, dass die Galle durch die Bildung von Nährgewebe den Parasiten ernährt und darüber hinaus ihm zu optimalen Entwicklungs- und Lebensbedingungen verhilft, was unter „*The Microenvironment hypothesis*“ (Stone/Schönrogge, S.516) zu verstehen ist. So wird er z.B. weitgehend vor dem Austrocknen geschützt. Dies gilt ebenfalls im Besonderen für die Überwinterung vieler Larven, denen durch die Galle und meistens auch noch durch das Laub, welches mit oder kurz nach ihnen zu Boden fällt, optimale klimatische Bedingungen während ihrer Fressphase und der anschließenden Verpuppung oder Diapause gewährleistet werden (vgl. Heitland, S. 5).

Abschließend kann man sagen, dass die Pflanze durch die Gallenbildung nicht nur die Erhaltung des parasitären Individuums sondern darüber hinaus auch die Ausbreitung der ganzen Art sichert, dafür aber keine Gegenleistung zurück bekommt. In dem schlimmsten Fall wird sie sogar so stark beeinträchtigt, dass sie abstirbt (vgl. Ross, S.2).

2.3. Gallenerreger und ihre Feinde

In diesem Kapitel soll kurz etwas genauer auf die Hypothese eingegangen werden, dass die Galle dem Gallenerreger als Schutz dient. Sofern sie aus diesem Grund von der Gallwespe induziert wird, hat sie als Schutzmechanismus allerdings im Laufe der Evolution an Wirkung verloren, denn viele Parasitoide und Inquilien haben sich gerade auf die Cynipidengallen spezialisiert um sich die Vorteile der Galle für ihre eigene Entwicklung zu Nutzen zu machen (vgl. Heitland, S. 7). Dies bedeutet, dass die Gallen folglich nicht nur dem Gallenerreger, sondern darüber hinaus noch weiteren Insektenarten (cecidikolen Insekten) als Lebensraum dienen und somit ein komplexes Nahrungsnetz auf mehreren trophischen Ebenen darstellen (vgl. Braune, S.316). Nach dem Gauseschen oder Monardschen Prinzip können „zwei Organismenarten mit gleicher ökologischer Nische nicht nebeneinander existieren“ (P.-W./H., S. 14). Daraus resultiert ein Verdrängungswettbewerb (competitive displacement) um meist limitierte Faktoren (wie z.B. Nahrung). Man unterscheidet im weiteren zwischen intraspezifischer

(innerartlicher) und interspezifischer (zwischenartlicher) Konkurrenz (vgl. P.-W./H., S. 14).

2.4. Abwehrmechanismen der Cynipidengalle

Um die Larve vor den zahlreichen feindlichen Angriffen dennoch weitgehend zu schützen, ist die Galle mehrschichtig konzipiert. So ist der prinzipielle anatomische Grundaufbau jeder Cynipidengalle folgendermaßen (siehe M1):

In der Innengalle um die Larvenkammer herum befindet sich zunächst eine Nährschicht, die reich an Eiweißen, Stärke und Öl ist, und darum eine Hart- oder Schutzschicht. Diese neigt leicht zu Verholzung, da oftmals auch Lignin eingelagert ist. Die Außengalle stellt eine Rindenschicht dar, welche ein Parenchymgewebe mit jeweils unterschiedlicher Konsistenz für die jeweilige Gallenart ist. So ist es je nach Fall mehr oder weniger holzartig, schwammig, porös, chlorophyllhaltig oder saftig. Abschließend wird die Galle von der sogenannten Außenschicht (Epidermis) umgeben. Dabei ist festzuhalten, dass jede Art von diesem Grundaufbau abweicht, und eine ganz charakteristische Form besitzt. Die Abweichungen können sein, dass das Parenchymgewebe im speziellen Fall mehr oder weniger ausgeprägt ist, die Innen- und Außengalle weitgehend als „homogene Einheit“ (Heitland, S.4) in einander übergehen oder sich die Innengalle gegen Ende der Larvalentwicklung fast vollständig von der Larvenkammer trennt (vgl. Heitland, S.4).

Der Sinn dieser verschiedenen Schichten ist das Eindringen des Ovipositors (Legeapparat der Parasitoide und Inquilien zum Ablegen ihrer Eier) zu erschweren (vgl. Braune, S. 304). So ist der Legeapparat jeder gallenbefallenden Art nur auf bestimmte Gallen angepasst (vgl. Radtke, S. 4).

Des Weiteren haben neuste Untersuchungen gezeigt, dass sehr wahrscheinlich auch morphologische Beeinflussungen der Gallen auf die natürlichen Feinde eine große Rolle spielt. So reagieren die Angreifer z.B. auf Größe und Farbe der Gallen, weshalb oftmals ein Farbwechsel während der Gallentwicklung stattfindet. Auch der sogenannte Generations- u Wirtswechsel vieler Cynipidenarten stellt einen Schutzmechanismus dar, denn die Gallen der verschiedenen Generationen unterscheiden sich in ihrer Form und Konsistenz oftmals drastisch und sind teilweise sogar noch zusätzlich mit einem Wirtswechsel verbunden (vgl. S/S/A/B/P-V, S. 649-650).

3. Beispiele parasitärer Beziehungen anhand der Gallwespenarten *Neuroterus quercus-baccarum* und *Cynips Divisa*.

3.1. Portrait von *N. quercus-baccarum*

N. quercus-baccarum ist der Familie der Cynipidae zuzuordnen und wird im Deutschen mit „Eichenlinsengallwespe“ übersetzt. Die Tiere sind im Vergleich zu anderen Cynipiden eher klein und ihr Thorax ist schwarz, der Hinterleib braun.

Die Gallwespengattung *N. quercus-baccarum* wird durch einen Generationswechsel (Heterogonie³) ausgezeichnet und bildet deshalb jährlich zwei verschiedene Galltypen auf der Eiche: Die *Linsengallen* und die *Weinbeergallen* (vgl. Heitland, S. 8). Die Weibchen werden dabei ca. 2,5 – 2,8 mm lang, die Männchen hingegen ca. 2,7 – 2,9mm (vgl. Funk, S.1).

Die Induktion der *Linsengallen* findet im Juni statt. Das Weibchen führt ihre Legeröhre in das junge Blattgewebe auf der Blattunterseite ein und legt dann in eine kleine Höhlung ein Ei ab (vgl. Ross S. 264). Die Larve induziert daraufhin das Gallenwachstum. Die entstehenden Gallen sind also uniokular, d.h. sie werden nur von einer Larve bewohnt und erreichen einen Durchmesser von bis zu 5mm (siehe M2a). Besonders auffällig sind ihre linsenähnliche Form und das oftmals sehr große Vorkommen an einem einzigen Eichenblatt (vgl. Braune, S.303) (siehe M2b). Dabei liegen keine Angaben vor, ob durch intraspezifische Konkurrenz, hervorgerufen von einer zu hohen Zahl an Gallen an einem Blatt, irgendwelche Nachteile bei der Entwicklung der Gallen entstehen (z.B. Gallgröße als Indikator)

Im Herbst fallen dann die Gallen zusammen mit den Blättern vom Baum, die Larven ernähren sich dann von dem Nährgewebe der Galle, entwickeln sich weiter und überwintern so bis zum kommenden Frühling, wo dann die Verpuppung stattfindet (vgl. Heitland, S.8). Im März schlüpft dann die eingeschlechtliche Generation und legt ihre Eier in die Knospen der Eiche. So entstehen dann die *Weinbeergallen*, wiederum uniokular jedoch mit weintraubenähnliches Aussehen und dem Vorkommen an der Blattunterseite oder am Blattrand, aber auch an den Kätzchen der Eiche (vgl. Ross, S. 267) (siehe M3). Nach 30-40 Tagen schlüpft schon die zweigeschlechtliche Generation und nach der Begattung legen die Weibchen ihre Eier wieder auf der Unterseite der Blätter zur ab. Der Zyklus beginnt nun wieder von Neuem mit der Induktion zur Bildung der Linsengallen (vgl. Ross, S. 268) (siehe M4).

3.2. Portrait von *C. Divisa*

Ebenso wie *N. quercus-baccarum* ist *Cynips divisa* zu den Cynipiden zuzuordnen und in Europa sehr weit verbreitet. Sie kann ihre Gallen auf einer Reihe von Eichenarten induzieren, so gehören vor allem *Quercus Robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens* und *Q. pyrenaica* dazu. Auch wird *C. divisa* durch Heterogonie ausgezeichnet, so befinden sich die uniokularen einheitlich roten Gallen der agamen Generation ab Juni auf der Unterseite der Eichenblätter direkt an der Blattader (siehe M5). Der Durchmesser beträgt ca. 4-6mm und schon Mitte August fallen sie vor den Blättern zu Boden, woraufhin dann zwischen September und November die Imagines schlüpfen. Die zylindrig geformten Gallen der sexuellen Generation werden in den Wintermonaten an den Knospen gebildet, ähneln denen der agamen Generation, sind jedoch kleiner. Im Mai schlüpfen dann wiederum die Imagines und der Zyklus beginnt von vorne (vgl. Heitland, S. 10)

Im Unterschied zu *N. quercus-baccarum* findet also keine Überwinterung der Larven in den zu Boden gefallen Gallen statt.

3.3. Nahrungsnetz der Galle von *N. quercus-baccarum*

Die Galle dient nicht nur der Larve von *N. quercus-baccarum* als Lebensraum, sondern darüber hinaus wird diese auch von einer ganzen Reihe Parasitoide und Inquilien befallen. Dabei nimmt jeder Organismus einen bestimmten Platz in dem abgegrenzten ökologischen Kleinsystem ein und nutzt „die ursprünglich durch die Wirtspflanze bereitgestellte Nahrungsressource der Gallen auf drei trophischen Ebenen“ (Braune, S.316) (siehe M6).

So konkurrieren zunächst als Phytophagen die Larve von *N. quercus-baccarum* mit der der inquilinen Gallwespe *Synergus albipes*. Alle anderen Arten sind Parasitoide und ernähren sich entomophag von den Phytophagen weshalb sie als Primärparasitoide bezeichnet werden oder auf der dritten Ebene wiederum hyperparasitisch von den Primärparasitoiden (vgl. Braune, S. 316).

Im Folgenden werden nun die Konkurrenzbeziehungen verschiedener cecidikoler Insekten untereinander und zu dem ursprünglichen Gallenerreger genauer betrachtet.

Die hier verwendeten Ergebnisse stammen ausschließlich aus weitreichenden Untersuchungen in Schleswig-Holstein aus den Jahren 1984 bis 1990 von H.J. Braune.

Zunächst geht es hauptsächlich um die interspezifische Konkurrenz zwischen den zwei phytophagen Gallwespenarten *N. quercus-baccarum* als Gallenerreger und *Synergus albipes* als inquiline Gallwespe. Da *S. albipes* selbst keine Gallen induzieren kann, ist sie darauf angewiesen ihre Eier in die Gallen ihrer Schwesterarten zu legen. Bei dem Kampf um die Nahrung ist die Inquilinen-Larve der des Gallenerregers stets überlegen, da dieser bereits im Larvenstadium abgetötet und sogar verzehrt wird. Bei den Linsengallen ist grundsätzlich nur eine Einfachbelegung der Gallen möglich, wobei in Weinbeergallen auch gelegentlich Mehrfachbelegung stattfindet, was noch einen weiteren Konkurrenzfaktor hinzufügt, und durch die aus der hohen Fraßaktivität resultierende Dünnwandigkeit einen späteren Befall von Parasitoiden begünstigt (vgl. Braune, S.305-307).

Alle Parasitoide, die entweder als Primär- oder Hyperparasitoide in Gallen von *N. quercus-baccarum* leben, stammen aus der Superfamilie Chalcidoidea. Darunter sind die Erzwespen im weiteren Sinne gefasst, von denen weltweit ca. 21.300 Arten in 2040 Gattungen bekannt sind, jedoch eine weitaus höhere Anzahl vermutet wird.

Charakteristisch ist die metallische Färbung (grün, blau, bronze oder purpur) (vgl. P.-W./H., S. 2).

Spezielle Vertreter aus vier verschiedenen Familien sollen nun im folgenden mit Berücksichtigung ihrer Stellung innerhalb des Beziehungsgeflechts der hier behandelten Galle etwas genauer vorgestellt und somit das allgemeine Bewohnerspektrum der Gallen von *N. quercus-baccarum* ergänzt werden. Dabei werden im weiteren Verlauf Linsen- und Weinbeergallen weitgehend getrennt voneinander betrachtet.

<u>Parasitoide Art</u>	<u>Familie</u>	<u>Stellung im Parasitenkomplex</u>	<u>Vorkommen in:</u>	
			L	WB
Eurytoma brunniventris	Eurytomidae	Primärparasitoid o. Hyperparasitoid		X
Torymus auratus	Torymidae	Primärparasitoid	X	X
Olynx arsamem	Eulophidae	Primärparasitoid		X
Mesopolobus tibialis	Pteromalidae	Primärparasitoid o. Hyperparasitoid	X	X
Mesopolobus dubius	Pteromalidae	Primärparasitoid	X	
Mesopolobus fasciventris	Pteromalidae	Primärparasitoid o. Hyperparasitoid	X	X

L: Linsengallen **WB:** Weinbeergallen

Eyrytoma brunniventris gehört zu der Familie der Eurytomidae und ist äußerst polyphag. Sie befällt Gallenerreger sowie deren Inquilinen und Parasitoide, entwickelt sich zunächst entomophag an den Gallbewohnern und ernährt sich später auch phytophag vom Gallgewebe (Siehe M7). Sie nimmt somit eine gewisse Sonderstellung innerhalb des Parasitenkomplexes ein. Bisher konnte sie in Schleswig-Holstein nur in den Weinbeer- in England von R.R. Askew allerdings auch in den Linsengallen gefunden werden (vgl. Braune, S. 309).

Torymus auratus ist einer der häufigsten Parasitoide in den Gallen und ebenfalls polyphag, so befällt er als Primärparasitoid, allerdings erst sehr spät in der Entwicklungsphase der Galle, am häufigsten den Gallenerreger selbst, aber auch *S. albipes* oder lebt hyperparasitisch von *O. arsamem* (vgl. Braune, S.309) (siehe M8).

Bei *Olynx arsamem* handelt es sich um einen oligophagen Primärparasitoiden, da nur Larven von *N. quercus-baccarum* der Weinbeergallengeneration befallen werden. Ein sehr früher Befall findet statt, der Wirt wird abgetötet und somit das Gallenwachstum gestoppt. Die Gallen sind folglich kleiner und darüber hinaus kann eine Strukturänderung festgestellt werden. So ist sie dickwandiger und fester, was einen Schutz vor weiteren Parasitoiden von *O. arsamem* bei der sehr langen Entwicklungszeit (ein teilweise mehrjähriger Lebenszyklus ist vorhanden) in den Gallen darstellt (vgl. Braune S. 309).

Mesopolobus tibialis, *Mesopolobus fasciiventris* und *Mesopolobus dubius* sind Pteromaliden-Arten der Gattung *Mesopolobus* und polyphag. *M. tibialis* ist in beiden Gallgenerationen vertreten und hat das größte Vorkommen der drei oben genannten Arten. Dabei ist anzumerken, dass sie nicht nur als Primärparasit von *N. quercus-baccarum* und *S. albipes* sowie als Hyperparasitoid anderer Parasitoide agiert, sondern darüber hinaus sogar gelegentlich von Individuen der eigenen Art als Folge von intraspezifischer Konkurrenz lebt. *M. fasciiventris* durchläuft jährlich mindestens drei Generationen, bevorzugt hauptsächlich kleine Gallen und ist am häufigsten als Primärparasitoid von *S. albipes* zu finden. Die Generationsverhältnisse von *M. dubius* sind bisher noch weitgehend ungeklärt jedoch wird vermutlich ausschließlich *N. quercus-baccarum* befallen (vgl. Braune S. 310).

Bei einer genaueren Betrachtung fällt also auf, dass das Bewohnerspektrum der Weinbeerengallen von *N. quercus-baccarum* im Gegensatz zu den Linsengallen weitaus ausgeprägter ist. Dies unterstützt die These, dass der Generationswechsel ebenfalls als eine Art Schutzmechanismus dient (siehe. 2.4.), da ein leicht verändertes Nahrungsnetz für die unterschiedlichen Gallgenerationen zu Stande kommt.

3.4. Vergleich der Bewohnerspektren von *N. quercus-baccarum* und *C. divisa*

Wie bei *N. quercus-baccarum* ist auch in den Gallen von *C. divisa* ein sehr ausgeprägtes Bewohnerspektrum zu finden (siehe M9), also ist auch diese Gallwespenart Teil eines kompliziert verknüpften Nahrungsnetzes.

Auffallend ist jedoch, dass viel mehr inquiline Synergus-Gallwespenarten in den Gallen von *C. divisa* gefunden werden konnten, nämlich vier. Wieder handelt es sich bei einer Art um *Synergus albipes*. Auch *Torymus auratus* (siehe M10) und *Eurytoma brunniventris* kommen in den Gallen beider Arten vor, leider ist das Verhältnis zu *C. divisa* und die Einordnung in das Nahrungsnetz innerhalb dieser Galle nicht ganz ersichtlich, jedoch ist stark anzunehmen, dass es sich auch hier um primär- oder hyperparasitische Beziehungen handelt.

„Letztlich dürfte das Spektrum adulter Parasitoide, die sich zum Zeitpunkt der Gallbildung als potentielle Besiedler in dem weiträumigen externen Aktionsfeld des Wirtspflanzenstandortes aufhalten, darüber entscheiden, welche Artengemeinschaft sich in den abgegrenzten Kleinsystemen der Gallen einstellt.“ (Braune, S. 317)

Das Auftreten dieser drei oben genannten Arten in den Gallen der zwei unterschiedlichen Gallwespenarten, zeigt jedoch, dass sich die parasitären Beziehungen nicht nur auf das Innere der Gallen beschränken, sondern, dass darüber hinaus ein kompliziertes Netz von Parasitoiden-, Predatoren- und Inquilinenarten existiert, allerdings gibt es auch Parasitoide, die nur an einzige Gallwespen-Art gebunden sind (vgl. S/S/A/B/P-V, S. 647).

3.5. Intraspezifische Konkurrenz und Selektion bei und um *C. divisa*

Im Gegenteil zu *N. quercus-baccarum* liegen für die agame Gallgeneration von *C. divisa* genauere Angaben in Bezug auf intraspezifische Konkurrenz vor.

So wird mit Hilfe der drei Indikatoren Überlebensrate, Fruchtbarkeit und Gallengröße gearbeitet. Das Ergebnis ist, dass die Überlebensrate bei zunehmender Gallendichte und zusammen mit der Fruchtbarkeit und der Gallengröße beim Entfernen der Position der

Galle von der Hauptblattader des Eichenblatts, abnimmt. Des Weiteren werden die kleineren Gallen häufiger von Parasitoiden und Inquilinen befallen, was auf eine weniger weit entwickelte Gallenstruktur hinweist (vgl. S/S/A/B/P-V, S.659).

Ein weiteres Phänomen kann besonders in Großbritannien bei *C. divisa* beobachtet werden. So liegen die Gallen der drei Cynips-Arten *Cynips divisa*, *Cynips longiventris* (siehe M11) und *C. quercusfolii* (siehe M12) häufig sehr dicht nebeneinander an den Unterseiten der Eichenblätter. Wie auch *C. divisa* werden die Gallen der anderen beiden Arten häufig von Parasitoiden und Inquilinen befallen. Allerdings, wie in 2.4. bereits erwähnt, ist der Ovipositor jeder gallenbefallenden Art nur bestimmten Gallen angepasst. Im Falle der drei oben genannten Cynips-Arten ist festzustellen, dass keine zwei von den selben Angreifern befallen werden. Diese Tatsache wird als „Mechanismus der Selektion“ (Radtke, S. 4) gedeutet, da die gallenbildenden und gallenbefallenden Arten einen starken Selektionsdruck aufeinander ausüben (siehe 2.3. und 2.4.).

So entwickeln die Gallen also nicht nur Schutzmechanismen vor ihren Feinden und die Angreifer passen sich diesen an, sondern gehen sie auch noch durch die bewusste Vermeidung bestimmter Gallen interspezifischen Konkurrenzbeziehungen und den daraus resultierenden Nachteilen und Beeinträchtigungen aus dem Weg.

Anmerkungen

¹: alle Familien der Hymenopteren, die als **Parasitoide** leben, gehören zu den Legewespen (Terebrantes). Neben den Gallwespen zählen unter anderem die Brackwespen (Braconidae), die Erzwespen (Chalcidoidea), die Hungerwespen (Evaniidae), die Blattlauswespen (Aphidiidae), die Schlupfwespen (Ichneumonidae) und die Gichtwespen (Gasteruptiidae) dazu (vgl. Radtke, S. 2).

Parasiten können folgendermaßen eingeteilt werden (vgl. P.-W./H., S. 7-10):

1. nach dem Wirtsstadium, welches sie befallen (z.B. Eiparasitoide, Larvenparasitoide, Puppenparasitoide, Imaginalparasitoide, usw.)
2. Zustand des Wirtes bei der Parasitierung:
 - Primärparasitoide sind Parasitoide, die einen noch unbefallenen Wirt angreifen und sich an oder in ihm entwickeln
 - Sekundär-, Tertiär- o. Quartärparasitoide befallen Wirte, die bereits von einem bzw. 2 oder 3 verschiedenen Parasitoiden-Arten befallen sind.
 - Superparasitismus bedeutet, dass zu viele Eier an einem Wirt abgelegt abgelegt worden sind, so dass eine erfolgreiche Entwicklung aller nicht möglich ist
 - Multiparasitismus beinhaltet, dass an einem Wirt zwei verschiedene Primärparasitoide konkurrieren. Sekundär-, Tertiär- und Quartärparasitismus sind Formen des Multiparasitismus.
 - Hyperparasitismus bedeutet, dass sich ein Parasit an oder in einem Primärparasiten o. -parasitoiden entwickelt.
3. Anzahl der sich in einem Wirt entwickelnden Parasitoide (Solitär- o. Gregärp.)
4. Entwicklung der Parasitoide (Endoparasitoide (Entwicklung **in** dem Wirt) und Ektoparasitoide (Entwicklung **an** dem Wirt))

²: **Inquilinen** sind Einmieter, d.h. sie leben in verlassenen oder noch bewohnten Gallen, Minen, Bohrgängen, oder Nestern anderer Arten. Gegebenfalls können sie den ursprünglichen Inhaber durch Raum- oder Nahrungskonkurrenz benachteiligen (vgl. H.-P./H., S. 17).

Inquiline Arten aus der Familie Cynipidae (cynipide Inquilinen) bilden den Stamm Synergini (vgl. S/S/A/B/P-V).

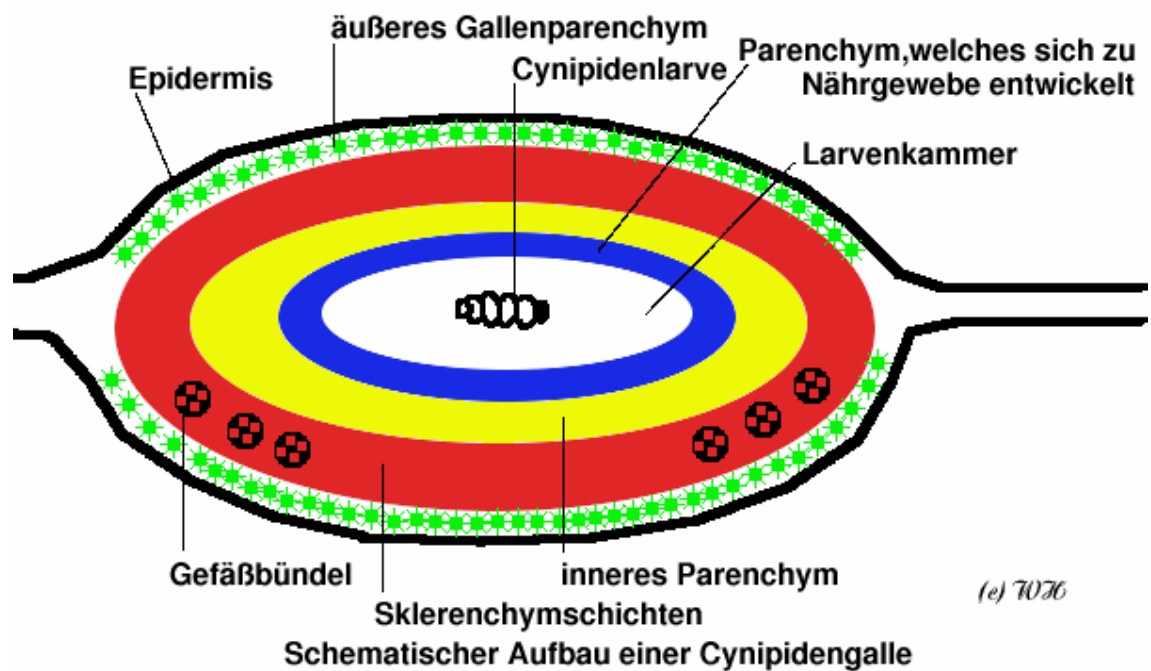
³: **Heterogonie** ist eine Form des sekundären Generationswechsels (vgl. wissen.de,). Dabei wechseln sich eine agame und eine sexuelle Generation fortlaufend ab. Die agame weibliche Generation pflanzt sich parthenogenetisch fort, d.h. die Männchen fehlen oder sind nicht funktionsfähig und es können nur unbefruchtete Eier produziert werden. Um Weibchen zu erzeugen wird durch verschiedene Regulationsmöglichkeiten ein diploider Chromosomensatz aufreguliert, wobei die Männchen haploid bleiben. In der sexuellen Generation findet dann eine Befruchtung statt, woraufhin in der folgenden Generation abermals nur diploide Weibchen erzeugt werden. Dieser Zyklus findet fortlaufend statt (vgl. P.-W./H., S. 16).

ANHANG

M1: Der prinzipielle Aufbau einer Cynipidengalle

Der Aufbau der Cynipidengallen ist sehr variabel. Es gibt jedoch einen gemeinsamen Grundbauplan. Ausgehend von der innersten Larvenkammer kann man verschiedene Schichten unterscheiden.

Typ	Schicht	Aufbau
Innen- galle	Nährschicht	Sie besteht aus einigen Schichten kleiner, dünnwandiger Zellen, die reich an Eiweißen, Stärke und Öl sind. Sie dient der Ernährung der Larven.
	Hart- oder Schutzschicht	Größere, dickwandige Zellen, die zur Verholzung neigen. Sie geben der Galle ihre Festigkeit.
Außen- galle	Rindenschicht	Ein Parenchymgewebe mit je nach Art unterschiedlicher Ausdehnung und Konsistenz: holzartig, porös, schwammig, chlorophyllhaltig oder saftig.
	Außenschicht = Epidermis	Sie umgibt die Galle und ähnelt meist der normalen Pflanzen-Epidermis.



Quelle: http://www.faunistik.net/DETINVERT/_ARTEN/index.html

M2: Linsengallen von *Neuroterus quercus-baccarum*

a)



Quelle:
http://www.btinternet.com/~arb_exchange/trunkline/pests/aie_pd_spangle.html

b)



Quelle:
http://www.bioimages.org.uk/MMWSt-/BW9630SP/1997/97-09/97-09-13/97I13N_2.jpg

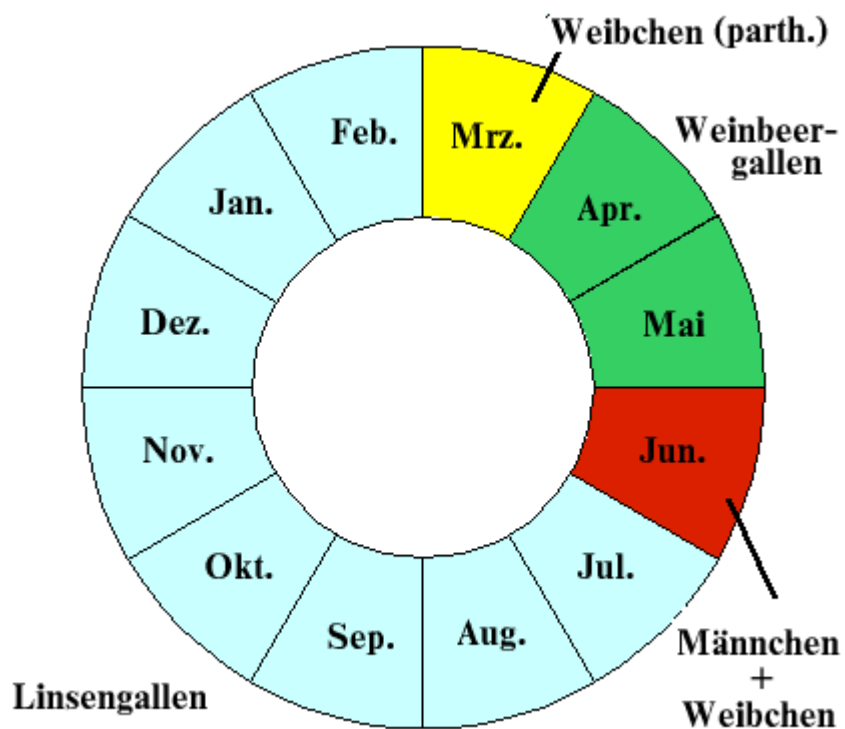
M3:

Weinbeergallen von *N. quercus-baccarum*



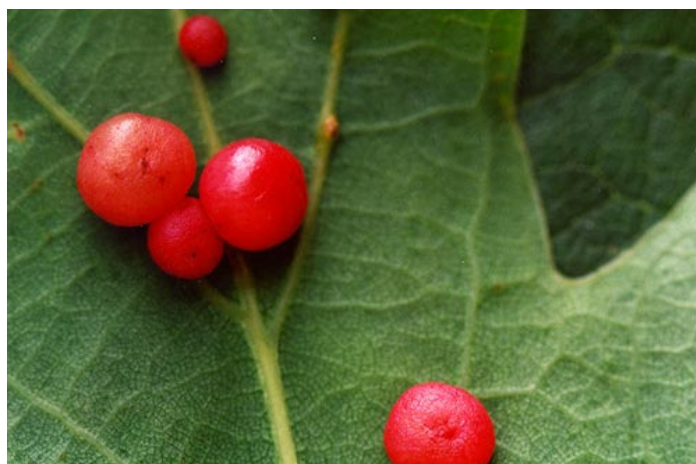
Quelle: <http://entomologia.rediris.es/aracnet/8/agallas/fig09.jpg>

M4: Lebenszyklus der Gallwespe *N. quercus-baccarum*



Quelle: http://www.faunistik.net/DETINVERT/_ARTEN/index.html

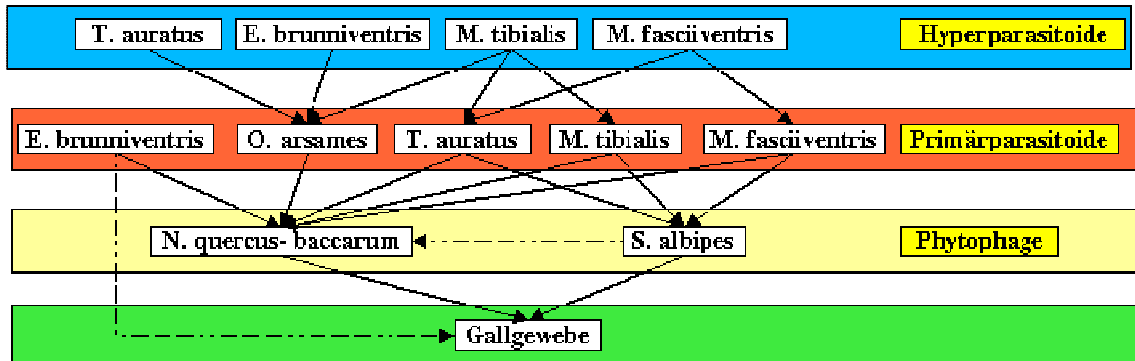
M5: Gallen der agamen Generation von *C.divisa*



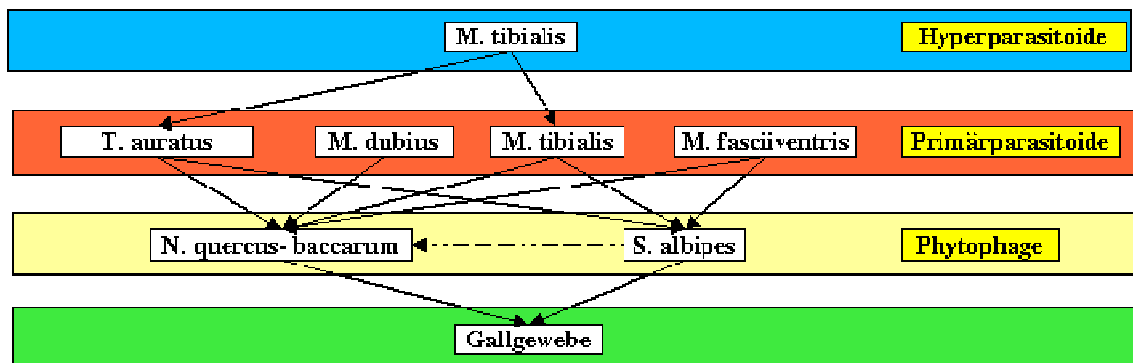
Quelle: http://www.br.fgov.be/PUBLIC/IMAGES/PICTURES/cynips_divisa_on_oak.jpg

M6: Funktionelle Stellung der cecidikolen Arten im Nahrungsnetz der von der Gallwespe *N. quercus-baccarum* erzeugten Gallen. (Braune 1992)

Weinbeergallen



Linsengallen



Quelle: http://www.faunistik.net/DETINVERT/_ARTEN/index.html

M7: Eine Larve von *Eurytoma brunniventris* auf ihrem Weg aus der Galle



Quelle:

http://dorset.ceh.ac.uk/Population_and_Conservation_Ecology/Myrmecophily/Cynipid_Gall_Wasps.htm

M8: *Torymus auratus*



Quelle:

http://dorset.ceh.ac.uk/Population_and_Conservation_Ecology/Myrmecophily/Cynipid_Gall_Wasps.htm

M9: Verschiedene Darstellungen des Nahrungsnetzes um *Cynips Divisa*

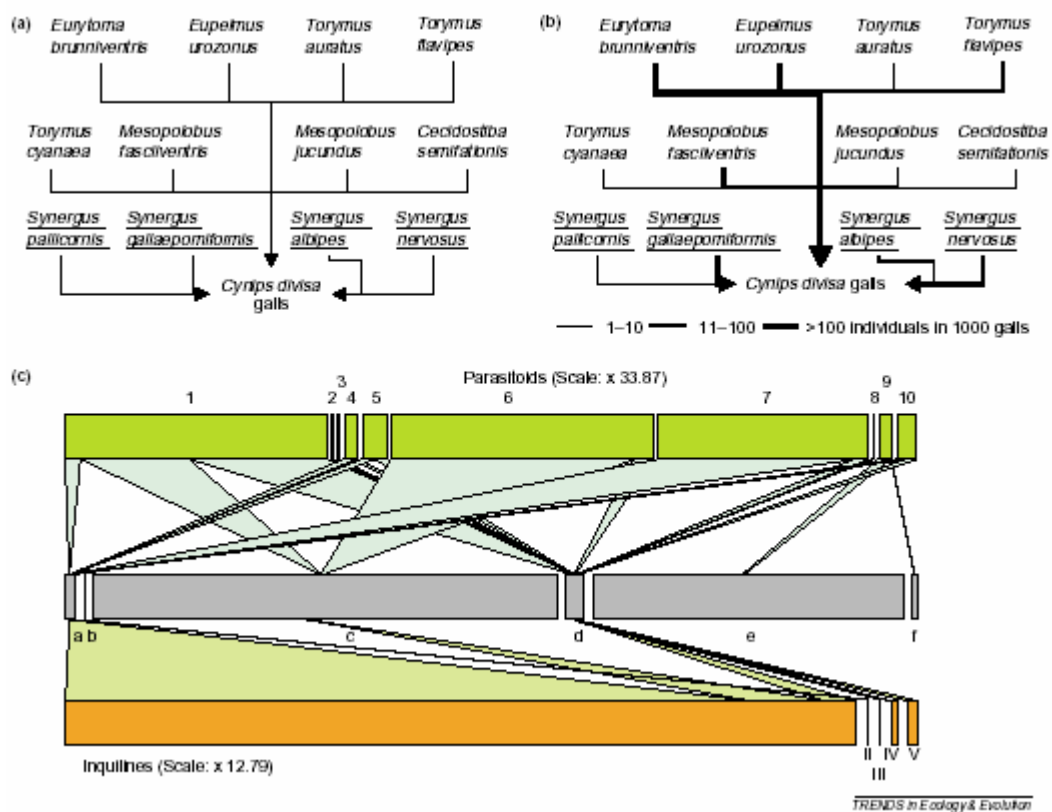


Abb. aus: "The adaptive significance of insect gall morphology" (Stone/Schönrogge) <http://homepages.ed.ac.uk/amegilla/9.pdf>

- (a) zeigt die Wechselwirkungen in den Gallen der Gallwespe *C. divisa*, ohne dabei auf quantitative Verhältnisse der Bewohner einzugehen.
- (b) zeigt ebenfalls die Wechselwirkungen in den Gallen der Gallwespe *C. divisa* und geht dabei teilweise auf die quantitativen Verhältnisse der Vorkommen in den Gallen der jeweiligen Art ein.
- (c) zeigt die quantitativen Verhältnisse der Wechselwirkungen zwischen Parasitoiden, Gallenerreger und deren Inquilinen.

Grün: verschiedene Parasitoiden-Arten; nach Nummern benannt

Grau: verschiedene Gallwespenarten als Wirte; nach Buchstaben benannt: *C. divisa* wird unter **d** dargestellt.

Orange: die verschiedenen Inquilinen; nach römischen Zahlen benannt.

Die Breite der Boxen zeigt die relative Dichte je Art in einer festgelegten Region.

Dabei stimmen die Längen der drei Balken in der Abbildung nicht realitätstreu überein. Bei den Untersuchungen gab es im Verhältnis 33,86mal so viele Gallen wie Parasitoide und 12,79mal so viele wie Inquilinen.

M10: Galle von *C. divisa* und die parasitoiden Wespe *Torymus auratus*



Quelle:
<http://chrisraper.org.uk/Galls/>

M11: Eine Galle der Gallwespe *Cynips longiventris*



Quelle:
<http://www.kulak.ac.be/facult/wet/biologie/pb/kulakbiocampus/gallen/afbeeldingen/eik-Cynips%20longiventris2.jpg>

M12: Gallen der agamen Generation Generation von *Cynips quercusfolii*



Quelle:

http://www.faunistik.net/DETINVERT/HYMENOPTERA/CYNIPIDAE/IMAGES/cynips_quercusfolii_ga01.jpg

Literaturverzeichnis

Bücher und Zeitschriftenartikel

BRAUNE, H. J.:

Eichengallen als Ökologische Kleinsysteme: Analytische Studien zur strukturellen Organisation ihrer Bewohner. In: Faunistisch-Ökologische Mitteilungen 6, Kiel 1992, 299 – 318

ROSS, H.:

Praktikum der Gallenkunde <Cecidologie>, Berlin 1932

Internet-Publikationen

FUNK, W.:

Eichenlinsengallwespe, Online im Internet:

<http://www.insektenbox.de/hautfl/neuque.htm> [Stand: 2004-02-26]

HEITLAND, W.:

Insekten. Online im Internet: <http://www.faunistik.net/DETINVERT/>

[Stand: 2004-03-15]

PSCHORN-WALCHER, H. / HEITLAND, W.:

Parasitoide-Online. Online im Internet: <http://www.faunistik.net/PONLINE/>

[Stand: 2004-03-15]

RADTKE, O. A.:

Parasitische Wespen – Hautflügler, die unter die Haut gehen, 1999.

Online im Internet: http://www.biokular.de/1999_2/Wespe.html [Stand: 2004-02-28]

SCHMIDT, Chr.:

Pflanzengallen – Formen und Entstehung. Online im Internet:

<http://www.mrg-amberg.de/naturw/Abi2000/Gall.html> [Stand: 2004-02-28]

STONE, G. N. / SCHÖNRÖGGE, K.:

The adaptive significance of insect gall morphology, Oktober 2003, 512 - 522.

Online im Internet: <http://homepages.ed.ac.uk/amegilla/9.pdf> [Stand: 2004-03-11]

STONE, G. N. / SCHÖNRÖGGE, K. / ATKINSON, R. J. / BELLIDO, D. / PUJADE-VILLAR, J.:

The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera:Cynipidae), 2002, 633 – 669.

Online im Internet: <http://www.homepages.ed.ac.uk/amegilla/3.pdf> [Stand: 2004-03-11]

WWW.WISSEN.DE 1-8: „Definitionen“, Online im Internet:

<http://www.wissen.de> [Stand: 2004-03-20]