# Von Käfern erzeugte Pflanzengallen.

## Versuch einer zusammenfassenden Darstellung.

Von H. v. Lengerken.

Mit 21 Figuren und 3 Tafeln.

Da es ein Wagnis ist, trotz der Unübersichtlichkeit und Zerstreutheit des entomologischen einschlägigen Schrifttums eine Darstellung der von Käfern an Pflanzen hervorgerufenen Gallen zu geben, so kann die folgende Arbeit nur als ein Versuch gewertet werden. Eine lückenlose Zusammenstellung der Literatur ist nicht beabsichtigt, zumal ungenaue und zweifelhafte Angaben meist unerwähnt bleiben. Das Schrifttum dürfte außerdem bei einigen der aufgeführten Verfasser bereits hinreichend zusammengetragen sein. Wenn ich mich auch der Unterstützung des Herrn R. Korschefsky in bezug auf den Nachweis und die Beschaffung schwer zugänglicher Schriften aus dem Deutschen Entomologischen Institut der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft in Berlin-Dahlem zu erfreuen habe und mir die große Bücherei des Zoologischen Museums der Universität Berlin zur Verfügung steht, werde ich voraussichtlich doch manches übersehen haben. Deshalb würde ich es im Interesse der Sache begrüßen, auf vorhandene Lücken aufmerksam gemacht zu werden.

## I. Allgemeiner Teil.

Pflanzengallen sind krebsartige Wucherungen oder Verbildungen an Pflanzenteilen. Als Gallenerreger kennen wir endoparasitische Tiere sowie parasitische oder symbiontische pflanzliche Organismen. Die Gallenbildung ist eine Reaktion der Pflanze auf noch unbekannte Reize, die von dem Erreger ausgehen. Die pflanzliche Reizbeantwortung besteht in hypertrophischer Ausbildung von Zellen, Geweben, Organen und ganzer Organkomplexe. Manchmal führt der Reiz zu Neubildungen von verwickeltem Aufbau. Mit der Vergallung können andererseits Hemmungserscheinungen: Verkrümmmungen, Verkürzungen, Stauchungen sowie Vergrünungen an Geweben, Organen und ganzen Pflanzen ursächlich verknüpft sein. Symbiontische Wechselbeziehungen zwischen Pflanze und Gallentier kennen wir nicht. Dagegen ist z. B. das symbiontische Verhältnis zwischen Knöllchenbakterien und Leguminosen sehr bekannt.

Die Galle allgemein wird als Cecidium bezeichnet. Durch Tiere verursachte Gallen heißen Zoocecidien, ihre tierischen Erreger Cecidozoën. Pflanzliche Erreger, Cecidophyten, erzeugen Phytocecidien.

Doppelgallen entstehen durch Verschmelzung von Gallen artgleicher Erreger; sobald es sich um die Vereinigung von mehr als zwei Cecidien handelt, dürfte die Bezeichnung „Mehrfachgallen" angebracht sein. Von Mischgallen wird gesprochen, wenn fremdartige Cecidien teilweise miteinander verschmelzen.

Kleine, durch die Eiablage in das Blattgewebe hinein verursachte, pustelförmige Gallen, wie wir solche u. a. bei einigen minierenden Käferarten finden, nennt man Procecidien.

Über die sonstigen Beziehungen, die zwischen gewissen Minierern und den Fragen der Gallenkunde bestehen, habe ich mich an anderer Stelle geäußert [1]).

Da die Galle bis zur Ausbildung ihres endgültigen Zustandes dauernd von ihrem Insassen beeinflußt wird, so ist verständlich, daß parasitierte Erreger abnorme Gallenbildungen verursachen können. Wir haben hier ein Parallelbeispiel für die abweichende Ausführung von Blattminen durch parasitierte Minierer vor Augen. Auch von Einmietern, Inquilinen, besetzte Gallen können vom Normaltyp abweichen.

Der Erreger der Galle braucht nicht stets unmittelbar in der von ihm hervorgerufenen Bildungsabweichung anwesend zu sein. Er kann in Einzelfällen z. B. in der Wurzel leben und einen Veränderungszustand der Blüten verursachen.

Die Gallenkunde Europas und des Mittelmeerbeckens ist in umfangreicher

---

[1]) „In Blättern minierende Käferlarven" in Biologia Generalis, Bd. 15, 1941, S. 236.

Weise von dem Franzosen Houard bearbeitet worden. Die Deutschen Roß und Hedicke haben um die Kenntnis der Gallentiere Mittel- und Nordeuropas besondere Verdienste.

Die Insekten stellen die meisten Galltiere; sie liefern Entomocecidien. Die Gallen der Käfer werden als Coleopterocecidien bezeichnet. Unter den Käfern weisen die Rüßler die meisten Gallenerreger auf, wie aus der tabellarischen Zusammenstellung am Schlusse dieser Übersicht hervorgeht. Abgesehen von den *Curculionidae* sind die Familien der *Ipidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Buprestidae, Mordellidae* und *Nitidulidae* in Europa und im Bereich des Mittelmeerbeckens nur mit wenigen Galltieren vertreten.

Besonders zahlreich sind Gallen an dicotylen Pflanzen.

Die Gallen sollen hier in bezug auf die Organisation der Pflanze in üblicher Weise eingeteilt werden. Wir unterscheiden:

1. *Wurzelgallen*;
2. *Verbildungen des Sprosses* (Sproßachse und Blätter);
3. *Vergallung des Sprosses im Knospenzustand* (Sproßknospe);
4. *Vergallung der Sproßspitze,*
5. *der Sproßachse* (Stengel, Zweige),
6. *der Blätter,*
7. *der Blüten,*
8. *der Staubfäden,*
9. *der Fruchtblätter* (Fruchtknoten) und
10. *der Früchte.* Als besondere Kategorie kann die
11. *Vergallung des gesamten oberirdischen Pflanzenkörpers* oder *die Mißbildung meist aller Blüten* einer Pflanze durch „Fernwirkung" einer etwa im Wurzelteil vorhandenen Gallbildung hinzugefügt werden.

Wenn auch jede Gallenkäferart in der Regel auf einen bestimmten Teil der Wirtspflanze beschränkt bleibt, so gibt es doch Fälle, in denen sehr verschiedene Organe einer Pflanze von einundderselben Käferspezies heimgesucht werden. So verursacht nach Buhr z. B. *Ceutorrhynchus (Marklissus) chalybaeus* Germ. spindelförmige Anschwellungen an allen Teilen der Sproßachse, auch in der Blütenstandsregion, am Blattstiel oder am Blattnerv. — Was die

## 1. Wurzelgallen

betrifft, so sind bisher wegen des verborgenen Vorkommens dieser Gallenkategorie sicherlich noch viele Tatsachen den Beobachtern entgangen. Ferner sei darauf hingewiesen, daß öfters die von *Bacterium radicola* an den Wurzeln von Leguminosen hervorgerufenen Knöllchen sowie die manchmal sehr umfangreichen Vergallungen an den Wurzeln von Kreuzblütern (Kohlhernie), besonders an Kohl, infolge Befalles durch den Schleimpilz *Plasmodiophora brassicae* irrtümlich für Rüsselkäfergallen gehalten werden (Fig. 8). Charakteristisch für die beiden genannten Gallen ist im Gegensatz zu den Coleopterocecidien, daß sie keine Fraßhohlräume im Innern enthalten. Die durch Käferlarven hervorgerufenen Wurzelgallen beeinflussen das Pflanzengewebe in verschiedener Weise. Es werden entweder nur einzelne Gewebeteile oder ganze Wurzelabschnitte umgestaltet. In einigen Fällen trifft man die Gallen am Wurzelhals, dicht unter der Erdoberfläche an (Fig. 5 u. 8). Nebenwurzeln werden selten, Faserwurzeln nur in Ausnahmefällen mit Eiern beschickt. Dagegen sind die unterirdischen Ausläufer von *Linaria* ein beliebter Angriffspunkt für *Gymnetron linariae* Panz. (Taf. III, Fig. 1). Die Art der Verunstaltung der Wurzel hängt, soweit wir wissen, vor allem davon ab, bis in welche Tiefe der Gewebe das Ei jeweilig abgelegt wird. Je tiefer das Ei in die Wurzel versenkt ist, desto umfangreichere Gewebsanteile scheinen der Vergallung zu unterliegen. Da die Tiefe der Eiablage für die uns bekannten Käferarten je nach der Artzugehörigkeit verschieden ist, erklärt sich schon allein aus diesem Umstand die verschiedene Gallenform der einzelnen Wurzelgallenkäfer. Jedoch sind manche Gallen verschiedener Erzeuger einander manchmal außerordentlich ähnlich. So werden zweifellos die einzelnen Eier von *Gymnetron collinum* Gyllh. in sehr peripheren Teilen des Wurzelgewebes von *Linaria*-Arten untergebracht, so daß die Gallen (Fig. 2) als seitliche Anhänge der Wurzel

Fig. 1. *Linaria*-Individuum mit a Wurzelgallen von *Gymnetron linariae* Panz. und b Fruchtgallen von *Gymnetron netum* Germ. Habitusbild nach dem Leben. 1/2 natürliche Größe. Daneben c der Käfer, 4mal vergrößert.

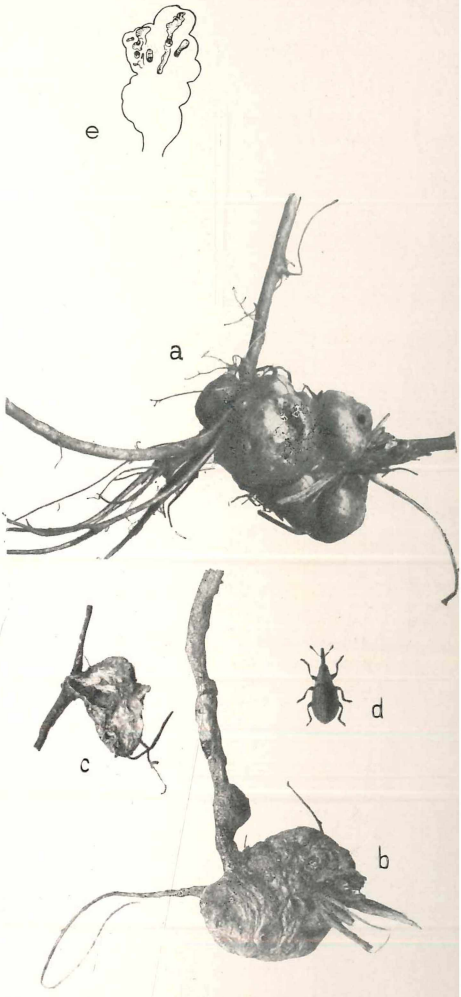


Fig. 3. Wurzelgalle von *Apion marchicum* Hrbst. an *Rumex acetosella* (23. 9. 1929). a die einzelnen Komponenten der Gallenbildung sind noch zu erkennen, rechte obere Teilgalle mit Flugloch des Jungkäfers; b Wurzelhalsgalle, deren Komponenten zu einem rundlichen, einheitlichen Gebilde verschmolzen sind, außerdem am Wurzelhals eine kleine Einzelgalle; c Einzelgalle halbiert, um den länglichen Fraßraum der Larve zu zeigen; a, b, c natürl. Größe; d Käfer 4mal vergrößert; e verschmolzene Galle der Länge nach geöffnet, um die sich teilweise überschneidenden Fraßgänge der Larven im Innern zu zeigen.

H. v. Lengerken: Von Käfern erzeugte Pflanzengallen.

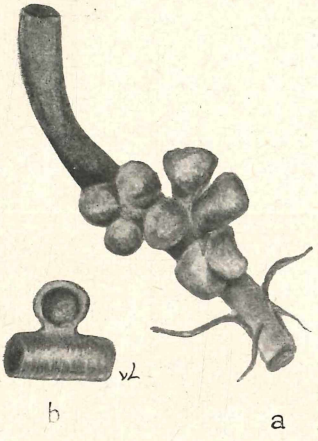


Fig. 2. a Wurzelhalsgallen von *Gymnetron collinum* Gyllh. an *Linaria vulgaris*; b eine Einzelgalle geöffnet, im Innern der kugelige Fraßraum der Larve, in dem auch die Verpuppung stattfindet. Natürliche Größe.

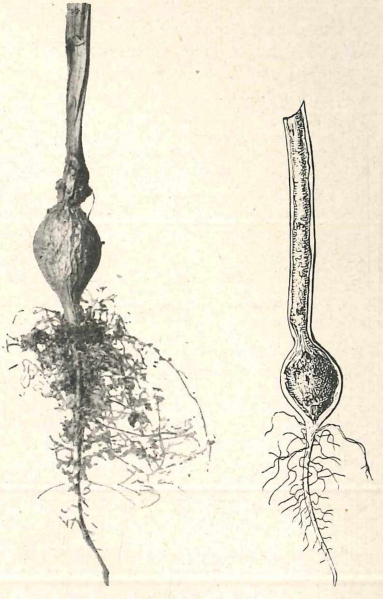

Fig. 4. a Wurzelhalsgalle (Markgalle) von *Baris laticollis* Mars. an *Raphanus radicula*, natürliche Größe, b die Galle im Längsschnitt, um den ausgefressenen zentralen Raum in der Galle und den aufwärts steigenden Fraßkanal im Stengel zu zeigen.

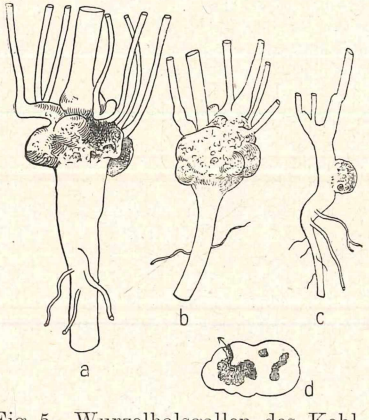


Fig. 5. Wurzelhalsgallen des Kohlgallenrüßlers *Ceutorrhynchus sulcicollis* Gyllh. (*pleurostigma* Mrsh.) an Hederich (*Raphanus raphanistrum*) (17. X. 1929), $^2/_3$ natürliche Größe, a, b, c verschiedene Gallenformen, d geöffnete Galle mit den geschlängelten Fraßgängen der Larven. Die Fraßgänge mehrerer Larven kreuzen sich manchmal in den verschmolzenen Einzelgallen, der Pfeil zeigt das Flugloch des Jungkäfers.

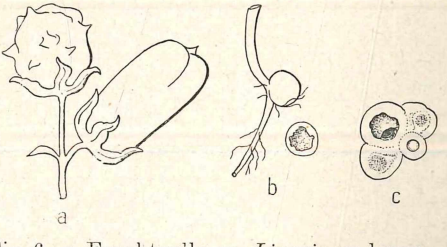


Fig. 6. a Fruchtgalle an *Linaria* und normale Frucht. Erzeuger der Galle: *Gymnetron netum* Germ.; b Einzelgalle an der Hauptwurzel, daneben Galle geöffnet, Erzeuger: *Gymnetron linariae* Payk.; c zusammengedrängte Einzelgallen von *Gymn. linariae*, geöffnet. Mittlere Galle mit Jungkäfer in der Gallenhöhle. Die beiden anderen Gallenbildungen ohne Insassen, massiv, jede mit einem gelblichen Kern (punktiert) im Zentrum. In der Mitte rechts Querschnitt der Hauptwurzel. Etwa natürliche Größe.

erscheinen. Einschneidender ist bereits die durch *Apion marchicum* Hrbst. am Wurzelhals von *Rumex acetosella* hervorgerufene Gewebsverbildung (Taf. I, Fig. 3), und der Eingriff der Larven von *Baris laticollis* Mars. schließlich erzeugt eine allseitige, gleichmäßig zwiebelförmige Anschwellung des ganzen oberen Wurzelabschnittes (Fig. 4). Solche allseitig gleichmäßig verdickten Teile treten bei dünneren Wurzeln oft in Erscheinung. Dickere Wurzeln tragen dagegen in der Regel einseitige Anschwellungen, wie solche z. B. *Ceutorrhynchus sulcicollis* Gyllh. an *Raphanus raphanistrum* (Fig. 5c) verursacht.

Natürlich hängt der Habitus der Einzelgalle und der Gesamtvergallung der Pflanze wesentlich von der Zahl der vorhandenen Gallen ab. Wohl in den meisten Fällen werden mehrere Eier von einem Weibchen an einer Wurzel untergebracht. Die sich entwickelnden Gallen müssen sich gegenseitig in ihrer Wuchsform beeinflussen und können unter Umständen äußerlich fast völlig miteinander verschmelzen (Fig. 5b). Trotz starker Zusammendrängung von mehreren Gallen bleiben die einzelnen Larven im Innern des Gebildes vielfach isoliert, wie das z. B. bei *Gymnetron linariae* Payk. (Fig. 6c) und *Ceutorrhynchus plumbeus* Bris. (Abb. 7) der Fall ist. Im Gegensatz hierzu minieren die Larven von *Apion marchicum* Hrbst., wie wir feststellten, gemeinsam in den sekundär verschmolzenen Einzelgallen (Fig. 3e). Die Larven der verschiedenen Arten fressen im Innern der Galle kugelige (Fig. 2b) bis ovale (Fig. 7c) Hohlräume oder längliche, gewundene Gänge (Fig. 3e). Im Einzelfall, wie z. B. bei *Baris laticollis* Mars. bietet die Galle den Insassen nicht genügend Nährstoff, so daß sie sich infolgedessen von der Galle aus im Mark des Stengels etwa 10 cm aufwärts fressen müssen (Fig. 4b). Ähnlich gibt Buhr für die Larven von *Miarus campanulae* L. an, daß diese auch das angrenzende gesunde Parenchym nach Art von Minierern ausfressen, wenn das Gallengewebe nicht ausreicht.

Eine Pflanze kann außer von einem Wurzelgallenerreger noch von dem Erzeuger etwa einer Fruchtgalle befallen sein, eine Erscheinung, die man recht oft bei *Linaria*-Individuen feststellen kann, an deren Wurzeln bzw. unterirdischen Ausläufern Gallen von *Gymnetron linariae* Payk., und an deren Früchten die Cecidien von *Gymnetron netum* Germ. (Taf. III, Fig. 1) sich vorfinden.

Die Verpuppung der *Apion*- und *Gymnetron*-Arten geht stets in der Galle vor sich. Der Jungkäfer frißt sich durch ein kreisrundes Loch (Fig. 3a) nach außen, und zwar, wie feststeht, in sehr vielen Fällen im Spätsommer oder Spätherbst. Ob es auch Arten gibt, die in der Galle als Jungkäfer überwintern, scheint uns bisher zweifelhaft, obgleich Urban für *Gymnetron collinum* Gyllh. annimmt, die Imagines brächten den Winter in der Galle zu. Urban hat jedoch nur an im Zimmer aufbewahrten Wurzeln gesehen, wie ein Teil der Käfer nicht im Herbst die Galle verließ, sondern in ihr verharrte.

Was die Konsistenz des Gallengewebes anbelangt, so ist es in vielen Fällen weicher und vor allem saftreicher als das normale Wurzelgewebe. So sind die Gallen von *Gymnetron linariae* Payk. sehr saftig und weich, das eigentliche Wurzelgewebe dagegen ist zäh und relativ wasserarm. Aus dem Erdreich entfernte Gallen von *Gymnetron linariae* Payk. und *Gymn. collinum* Gyllh. verlieren an der Luft sehr schnell Wasser und schrumpfen daher in kurzer Zeit. Andere Gallen wie die von *Ceutorrhynchus sulcicollis* Gyllh. (Fig. 8) und von *Baris laticollis* Mars. (Fig. 4) verholzen mehr oder weniger, besonders mit zunehmendem Alter der Pflanze.

Im folgenden sei auf wenige Wurzelgallen etwas näher eingegangen.

Die Wurzelgallen von *Gymnetron linariae* Panz. findet man — wie oben schon erwähnt — oft mit den Fruchtgallen von *Gymn. netum* Germ. an ein und derselben *Linaria*-Pflanze (Fig. 1). Das Weibchen von *Gymn. linariae* Panz. bevorzugt die oberen, dickeren Teile der Wurzel des Leinkrautes für die Eiablage, geht aber gelegentlich auch etwas tiefer in die Erde. Jedes Ei wird im peripheren Teil der Wurzel einzeln untergebracht, und um jedes Ei herum entwickelt sich eine kugelige, oft milchigweiße Galle, die im Maximum etwa 5 mm Durchmesser aufweist (Fig. 6b). Da nun ein einzelnes Weibchen aber in der Regel einen Eiersatz so unterbringt, daß die Entfernung zwischen den Einzeleiern nur

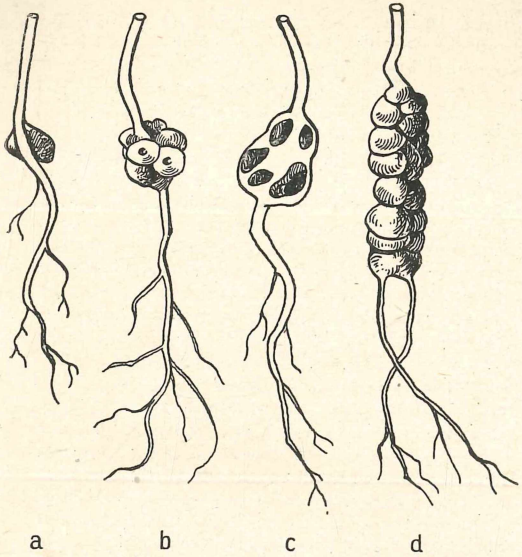


Fig. 7. Wurzelgallen von *Ceutorrhynchus plumbeus* Bris. an *Erysimum cheiranthoides* L., a einkammerige Galle, b Mehrfachgalle, c geöffnete Mehrfachgalle mit Larvenkammern, d langgestreckte Mehrfachgalle. Etwa natürliche Größe. (Nach Figuren von Neresheimer und Wagner gezeichnet vom Verfasser.)

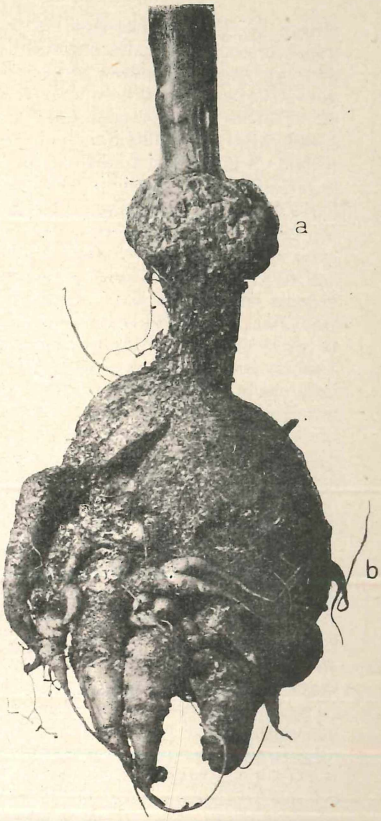


Abb. 8. a ringförmig um den Wurzelhals einer Kohlrabipflanze angeordnete Gallen von *Ceutorrhynchus sulcicollis* Gyllh., b Wurzelgalle von *Plasmodiophora brassicae* (Kohlhernie) [etwas verkleinert].

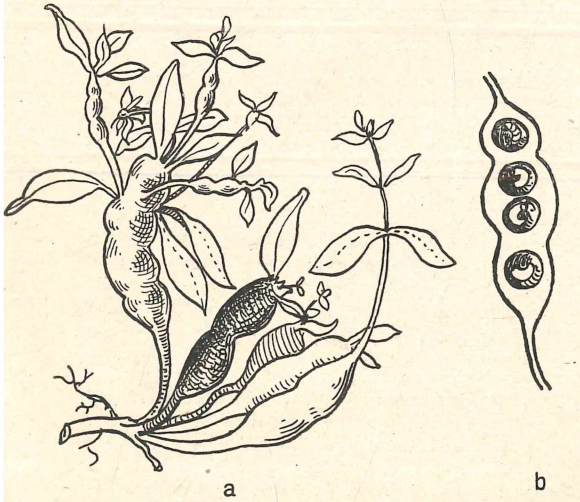


Fig. 10. a verbildete Sprosse von *Linaria reflexa* infolge starker Sproßachsenvergallung durch *Gymnetron hispidum* Brullé. b vier übereinanderliegende, äußerlich verschmolzene Sproßachsengallen geöffnet, im Innern je eine Larve im kugeligen Fraßraum je einer Einzelgalle (nach Houard).

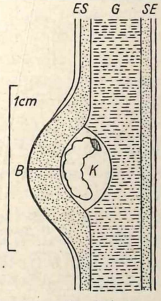


Fig. 9. Längsschnitt durch eine Galle von *Ceutorrhynchus pleurostigma* Marsh. an Blumenkohl. E Epidermis; S Siebteilzone, G Gefäßteilzone; B Bohrkanal für die Eiablage, K Fraßkammer der Larve; schemat. (nach Madle).

einige Millimeter beträgt, so werden die Einzelgallen aneinader und ineinander gedrängt, und es entsteht ein Konglomerat von Gallen (Fig. 1a), das insgesamt 3-5 cm Länge besitzen kann. Solche Gallen bilden im Verhältnis zu den Maßen der Pflanze sehr erhebliche Anschwellungen. Trotzdem scheint die Wirtspflanze des Käfers, soweit sich das beurteilen läßt, nicht unter den Gallen zu leiden. Jedenfalls unterscheiden sich vergallte Individuen von „gesunden" ein und desselben Standortes nicht. Die Gallen sind, was sich auf Querschnitten leicht erkennen läßt, seitliche Anhängsel der Wurzel und beeinträchtigen den histologischen Aufbau des eigentlichen Wurzelgewebes offenbar sehr wenig. Die Galle ist sehr saftig und weich, die Wurzel dagegen zähe und wenig feucht.

Öffnet man eine Galle, deren Einzelelemente zu einer Knolle zusammengedrängt sind, so findet man, daß nicht alle Einzelwucherungen von dem Käfer besetzt sind (Fig. 6c). Neben bewohnten Gallen liegen unbewohnte, kompakte Gebilde, die im Zentrum einen gelblichen Kern enthalten, über dessen histologische Beschaffenheit wir nichts aussagen können. Auch in einer verschmolzener Galle bleiben die Insassen völlig selbständig, die Fraßräume der Larven gehen nicht ineinander über. Jede Larve frißt, genau wie in einer isolierten Kugelgalle, einen unregelmäßigen Hohlraum um sich herum aus (Fig. 6c). In dem Fraßraum sind nur verhältnismäßig sehr wenig Kotkrümel zu entdecken. In der Höhle geht auch die Verpuppung vor sich. Anfang Oktober findet man in der Mark Brandenburg die fertigen Jungkäfer in der Galle vor. Ob die Jungkäfer in der Galle fressen, wissen wir nicht. Desgleichen vermögen wir nicht anzugeben, in welchem Monat der Jungkäfer schlüpft.

Sehr ähnlich ist die Galle von *Gymnetron collinum* Gyllh. beschaffen, eine Art, die gleichfalls ihre Eier in sehr oberflächliche Schichten der Wurzel besonders von *Linaria vulgaris* L. (Leinkraut) ablegt, und zwar auch am obersten Teil der Wurzel, ziemlich dicht unter der Erdoberfläche. Die weißlich-gelblichen Gallen sind ebenfalls weich und unregelmäßig kugelig (Fig. 6b). Die Tendenz zur Verschmelzung der einzelnen Gallen ist vielleicht etwas geringer als bei *Gymn. linariae* Panz., obgleich auch bei *collinum* Gyllh. Verschmelzungen bis zu 15 mm vorkommen. Im Querschnitt mißt die Einzelgalle etwa 5-6 mm. Anfang Oktober findet man in jeder Einzelgalle je einen, oft um diese Zeit noch völlig unausgefärbten Käfer. Er befindet sich in einem kugeligen Hohlraum, dem Fraßraum der Larve. Auch bei dieser Art kommen zwischen bewohnten gänzlich kompakte, unbewohnte Gallen vor. Eine einzelne Pflanze trägt an ihrer Wurzel manchmal bis zu 40 Wucherungen. Die Pflanze leidet unter den Gallen von *Gymn. collinum* Gyllh. nicht.

Die Jungkäfer von *Apion marchicum* Hrbst. nagen, wie wir feststellten, im Spätsommer ein kreisförmiges Loch in ihre Galle (Taf. III, Fig. 3a) und arbeiten sich durch die Erde an die Oberfläche. *Apion marchicum* Hrbst. ist der Erzeuger von Wurzelgallen an Sauerampfer (*Rumex acetosella*). Das Weibchen dieses Rüßlers legt seine Eier gleichfalls mit Vorliebe in die oberen Teile der Wurzeln ab. Einzelgallen sind recht selten. Der Bau der unterirdischen knollenartigen Galle, die mehrere Zentimeter nach allen Richtungen messen kann (Fig. 3), ist ein anderer wie bei *Gymn. linariae* Panz. Die Einzelwucherungen (Fig. 3a) verschmelzen viel inniger ineinander, und die Larven sind nicht isoliert, sondern minieren in der Galle, so daß sich ihre Fraßgänge stellenweise kreuzen (Fig. 3c). Die Gangwände sind gebräunt. Die Verpuppung geht im Innern der Galle vor sich. Das Wurzelgewebe der Wirtspflanze scheint tiefgehender verändert zu sein, wahrscheinlich legt das Weibchen die Eier in inneren Geweben der Wurzel ab, was bei *Gymn. linariae* Panz. nicht der Fall ist, wie wir bereits wissen.

*Ceutorrhynchus sulcicollis* Gyllh. (*pleurostigma* Mrsh.), Kohlgallenrüßler, legt seine Eier am Wurzelhals von Cruciferen, besonders *Brassica*-Arten u. a. ab. Meistens belegt ein Weibchen eine Pflanze mit mehreren Eiern. Die Zahl der an einer einzelnen Pflanze untergebrachten Eier eines Käferweibchens hängt von dem physiologischen Zustand dieser Pflanze und von ihrem Alter ab. An schwächeren Individuen findet man oft nur eine einzelne Galle (Fig. 5c). Die Einzelgallen liegen bei kräftigen Pflanzen kranzförmig um den Wurzelhals herum (Fig. 5a und Fig. 8a) und verschmelzen mehr oder weniger eng miteinander.

In 2-3 Wochen alten Saatpflanzen von Blumenkohl (Madle) legt das ♀ das Ei an der Grenze zwischen Siebteil- und Gefäßteilzone ab. Die Siebteilzone schwillt dann stark an (Fig. G 9). Die infolgedessen sich einseitig bildende Galle besteht aus Siebteilgewebe, über dem die Epidermis platzt. Die Larve frißt fast ausschließlich in den Gefäßteilen. Sie ist ausgesprochen stationär, wandert also nicht von ihrem Fraßplatz weg. Gelegentlich kann eine vorhandene Galle abermals von einem Käfer mit einem Ei beschickt werden. Dann soll die neue Larve nur vom Siebteil fressen.

Die Einzelgalle ist fast kugelig, etwa 5-14 mm im Querschnitt groß, ziemlich weich und saftig. Die Larven fressen im Innern der Galle gekrümmte gangartige Hohlräume aus (Fig. 5d). Die Fraßhohlräume einzelner Larven kreuzen sich manchmal. Die reifen Larven verlassen von Ende Juni an bis Ende September aus je einem kreisförmigen Bohrloch die Galle und verpuppen sich in der Erde je in einem tönnchenförmigen Kokon. Die Vergallung greift sehr oft in die Basalteile der Triebe (Fig. 5a) über. Die in die chlorophyllführenden Teile der Triebe hineinreichenden Gallen sind außen grün, die Gallen der Wurzel dagegen grau und außen verholzt. Es gibt Gallen, die an der Oberfläche teils grün, teils holzig aussehen. Die Pflanze wird, trotzdem die Gallenbildung manchmal sehr umfangreich ist und auch den zentralen Teil der Wurzel zur Hypertrophie zwingt, in ihrem Wachstum keineswegs behindert. Im Gegenteil zeigen z. B. sehr stark vergallte Pflanzen des Hederichs (*Raphanus raphanistrum*) meist einen besonders kräftigen Wuchs. Wir deuteten schon an, daß ein eierlegendes Weibchen kräftige Pflanzen mit zahlreichen Eiern zu beschicken pflegt. Die kranzförmige Anordnung der Einzelgallen wird verständlich, wenn man sich vorstellt, daß das Weibchen bei der Unterbringung der Eier im Pflanzengewebe rings um den Wurzelhals herummarschiert. Die Gallen sind lokal manchmal außerordentlich häufig (bis 25 Gallen an einer Kohlpflanze) und ihre Insassen oft parasitiert. Die Einzelgallen können so eng miteinander verschmelzen, daß der Wurzelhals zwiebelartig angeschwollen aussieht.

Auch von Kohlpflanzen ist bekannt, daß sie in manchen Jahren trotz sehr starken Befalls durch die Larven des Kohlgallenrüßlers sich recht kräftig entwickeln. Andererseits stellen sich bei Kohlarten, wenn für das Wachstum der Pflanze ungünstige Witterung herrscht, gewisse Schäden im praktisch wirtschaftlichen Sinne ein, die in kleinerem Wuchs und mangelhafter Geschlossenheit der Kohlköpfe sich auswirken. Bei feuchter Witterung sind die zahlreichen Fraßgänge und die Schlupflöcher der Jungkäfer öfters der Ausgangspunkt für bakterielle Fäulnis der Wurzel in weiter Ausdehnung.

### 2. Verbildungen des ganzen Sprosses

(Sproßachse und Blätter) scheint verursacht durch die Larven von *Gymnetron hispidum* Brullé an *Linaria reflexa* (Fig. 10) vorzukommen, wenn zahlreiche Gallen übereinander in den Sproßachsen auftreten.

### 3. Vergallung des Sprosses im Knospenzustand

(Sproßknospe) ist uns von Käfern nicht bekannt.

### 4. Vergallungen der Sproßspitze

sind teilweise Hemmungsbildungen, insofern als oft nur das Längenwachstum der Sproßachse gehemmt wird, die Blätter dann gestaucht sitzen und sich an- und übereinander drängen. Neben der Verkürzung der Sproßlängsachse treten aber bei manchen Sproßspitzengallen noch hypertrophische Erscheinungen an den Blättern und der Sproßachse als charakteristische Merkmale hinzu. In manchen Fällen kann auch der Blütenstand in die Vergallung der Sproßspitze einbezogen werden. *Apion brunnipes* Boh. verursacht Hypertrophie der Blätter der Sproßspitze von *Filago gallica*, deren Endergebnis ein Verwachsen der Blätter zu einer harten Galle ist. Der verwandte *A. cyanescens* Gyllh. kann an *Cistus*-Arten einfachere Spitzentriebhemmungen hervorrufen, während *Thamnurgus euphorbiae* Küst. die Zweigspitzen von *Euphorbia amygdaloides* zu keulenförmigen Anschwellungen veranlaßt.

**5. Vergallung der Sproßachse**

d. h. des Stengels oder einzelner Zweige, werden durch Käferlarven ziemlich häufig hervorgerufen. In manchen Fällen werden diese Gallen wegen ihrer Unauffälligkeit allerdings leicht übersehen. Im allgemeinen können die Erreger von Sproßachsenvergallung im Mark, zwischen Bast und Splint, im Holzkörper oder in der Rinde leben. Käferlarven sind im Mark der Sproßachse am häufigsten. Die Sproßachsengalle ist eine längliche, oft spindelförmige oder rundliche Anschwellung des Stengels oder Zweiges. Diese Verdickung kann nach allen Seiten hin gleichartig ausgedehnt sein oder aber nur einseitig in Erscheinung treten. Dünne Sprossen tragen in der Regel allseitige Anschwellungen. Oft findet man mehrere Einzelgallen übereinanderliegend an ein und demselben Stengel oder Zweig. Im Mark frißt die Larve einen Hohlraum, um den herum meist die Gallbildung deutlich wird.

Folgende Käfergattungen sind in Europa und im Mittelmeergebiet durch Erreger von Sproßachsenanschwellungen in der Hauptsache vertreten: Rüßler: *Baris, Apion, Ceutorrhynchus* (Abb. 14), *Tychius, Miarus, Craponius, Gymnetron, Mecinus, Nanophyes, Sibinia, Smicronys* und *Lixus*. Borkenkäfer: *Thamnurgus*. Blattkäfer: *Psylliodes*. Prachtkäfer: *Agrilus*. Bockkäfer: *Saperda*. Stachelkäfer: *Mordellistena brevicauda* Boh.

Als Beispiel für eine einseitige Anschwellung der Sproßachse führen wir *Apion amethystinum* Mill. an *Trifolium pratense* an.

Die bekannteste Zweiggalle ist die des Bockkäfers *Saperda populnea* L. an jungen Zweigen von Pappeln und gelegentlich auch von Weiden.

Die häufigste Wirtspflanze des Käfers ist die Zitterpappel, an deren etwa 1 cm im Querschnitt messenden Trieben die Weibchen mit Vorliebe einzeln ihre Eier unterbringen. Soweit die Maßnahmen des Tieres zum Problem der Brutfürsorge gehören, sei auf mein diesbezügliches Buch hingewiesen[2]). Hier möge die Taf. IV, Fig. 11, die Verhältnisse erläutern.

Wenn das Ei unter der Rindenhalbinsel (Fig. 11a) untergebracht und von der in einigen Stunden sich bräunenden Eiinsel umgeben ((Fig. 11c) ist, bedingen die herrschenden Spannungsverhältnisse der Umgebung, daß das länglich-spitzpolige Gebilde recht flach gepreßt zwischen Rinde und Splint eingezwängt ruht. Würden nicht erhebliche Veränderungen in der Eiumgebung sich abspielen, so wäre dem Keim keinerlei Möglichkeit zur Entwicklung gegeben. Erst 1917 gelang Scheidter die Entdeckung, daß von den Rändern der Eiinsel her, zwei Tage nach der Eiablage, ein Wuchergewebe entsteht, das sich gegen das Ei konzentrisch vorschiebt (Fig. 11d). Es handelt sich um ein Wundgewebe, einen Callus, wie wir einen solchen auch bei den Minierern kennen. „Nach etwa 8 Tagen haben diese Neubildungen schon das ... Ei an den beiden Polen berührt und diese manchmal auch schon überwachsen.“ Durch den Druck des Wundgewebes wird die Rindenhalbinsel nach außen gepreßt und es entsteht um das Ei ein kleiner Hohlraum, der die Ausdehnung des Eies zu normalem Umfang gestattet. Scheidter konnte feststellen, daß Eier, um die herum sich kein Wuchergewebe ausbildet, erdrosselt werden. Die Callusbildung ist demnach Vorbedingung für die Entwickelung des Eies. Aber sobald das Ei Raum bekommen hat, muß die Entwickelung des Embryos sofort einsetzen, wenn nicht der Förderer zum Würger werden soll. Es beginnt ein Wettwachsen zwischen Keim und Wundgewebe, das gar nicht sehr selten mit einem Siege des Callus endet. Das Ei wird dann von allen Seiten umwallt und geht zugrunde. „Dies ist namentlich der Fall,“ schreibt Scheidter, „wenn zur Zeit der Eiruhe regnerische, kühle Witterung einsetzt und einige Zeit andauert. Alsdann wuchert das Wundgewebe infolge der erhöhten Feuchtigkeit bedeutend rascher als bei ständigem Sonnenschein, die Entwicklung im Ei verzögert sich aber infolge der niederen Temperaturen.“ Ja, selbst wenn der Vorsprung der jungen Larve, die bereits die Eihüllen verlassen hat, zum Wachstum des Wundgewebes nicht in einem ganz bestimmten Verhältnis steht, gehen noch viele junge Larven zugrunde, weil sie durch Verzehren

---

[2]) Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer, Leipzig 1939, S. 127.

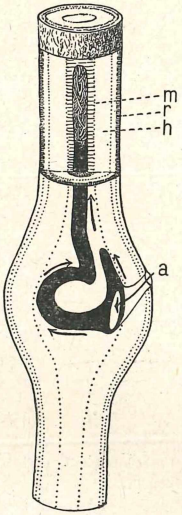


Fig. 12. Schematisierte Darstellung des Larvenfrasses von *Saperda populnea* L. a später vernarbende Auswufsöffnung. Ringfraß in der Galle und aufsteigender Fraßkanal im Mark des Pappelastes mit Puppenlager am Ende. m Mark, h Holz, r Rinde. Die Pfeile deuten die Richtung der Fraßtätigkeit an.

Fig. 14. Stengelgalle von *Ceutorrhynchus chalybaeus* Germ. f. *timidus* (Wse.) Künn. an *Thlaspi arvense* (nach Speyer-Voigt).

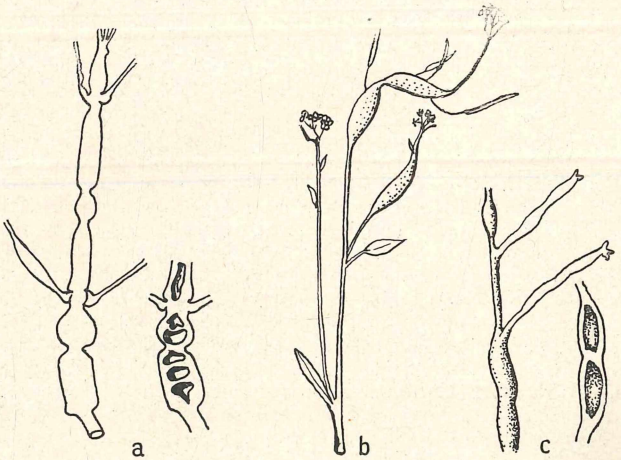


Fig. 15. Sproßachsengallen von a *Sibinia femoralis* Germ. an *Silene otites*, b *Ceutorrhynchus atomus* Boh. an *Stenophragma thalianum* und c *Baris coerulescens* Scop. an *Matthiola tristis* (in Anlehnung an Houard).

des Callus dessen Wachstum nicht genügend entgegenzuwirken vermögen. Sie werden von der ihnen zugedachten Nahrung erstickt. Ei und Junglarve werden also im Prinzip von der Pflanze wie Fremdkörper behandelt und nach Möglichkeit isoliert, etwa in gleicher Weise wie die in der verlassenen Blattrippenmine zurückgelassenen Exkremente der *Rhynchaenus*-Larve.

Scheidter hat als erster richtig erkannt, daß das Wundgewebe der Larve als Anfangsnahrung dient. Genau wie etwa im Innern einer morphologisch sich vom Muttergewebe deutlich abhebenden Galle wird hier von der *Saperda*-Larve das ständig nachwachsende Nährgewebe abgeweidet. Nach einigen Tagen ist das Wuchergewebe von der inzwischen gewachsenen Larve restlos verzehrt (Fig. 11f) und das Tier frißt nun einen zunächst englumigen horizontalen Gang zwischen Bast und Splint. Dieser Gang wird von Bohrmehl und Exkrementen freigehalten und aller Abfall durch die seinerzeit vom Weibchen geschaffene, inzwischen von der Larve erweiterte „Einbohröffnung" nach außen geschafft. Die Einbohröffnung, ursprünglich zur Einführung des weiblichen Legeapparates unter die Rindeninsel bestimmt, ist zur Auswurfsöffnung geworden (Fig. 11m, u. Fig. 12a). Die Öffnung hat dauernd die Tendenz zu vernarben. Das immer wieder neu entstehende Wuchergewebe unter der Rindenhalbinsel würde den Verschluß des Loches bald bewerkstelligt haben, wenn nicht die Larve es stets von neuem abweidete.

Der anfangs dicht unter der Rinde liegende Gang wird mit wachsendem Körpervolumen der Larve weitlumiger. In der Regel beobachtet man, daß das Tier, nach dem es sich etwas tiefer in den Splint hineingefressen hat, den Fraßplatz nach oben und unten erweitert. Auf dem Längsschnitt durch den befallenen Ast (Fig. 11l und Fig. 12) erscheint die Aushöhlung als kurzer Längsgang. Der Ringfraß umschreibt bei dünnen Zweigen manchmal den ganzen Umfang des Triebes. In kräftigeren Ästen umzirkt der Ringkanal (Fig. 11m und Fig. 12) nur den halben Trieb oder zwei Drittel des Zweiges. In diesen Fällen dringt die Larve vom Ende des peripheren Horizontalganges immer mehr in den Splint ein und gelangt in den Markzylinder, in dem sie sich hochfrißt (Fig. 12, Fig. 11k, l). Über dem Ringkanal bildet sich gleichfalls im „Bastgewebe" ein Wuchergewebe aus, es entsteht die Zweiggalle (Fig. 11n), deren Histologie Boas näher untersucht hat, der fand, daß in ihrer Rinde abnorme Holzbildungen vor sich gehen.

Da sich die Anschwellung des Zweiges nur über dem Ringkanal ausbilden kann, so wird verständlich, daß die Galle an dünnen Trieben, in denen der periphere Horizontalfraß ganz um den Zweig herumläuft, die Galle allseitig gleichmäßig ausgebildet wird, während an dickeren Zweigen die Anschwellung oft nur einseitig ist (Fig. 11k, oben) und an der Seite fehlt, wo der Ringkanal nicht vorhanden ist.

Auch die Länge des senkrechten Markkanals hängt von der Dicke des Zweiges ab. Der fertige Marktunnel ist in dünnen Ästen länger als in dicken Trieben (vergleiche Fig. 11k mit l). Allerdings wird die Längenausdehnung des Zentralfraßes noch durch einen anderen Umstand wesentlich beeinflußt, nämlich durch den Abstand der einzelnen Larven voneinander, die in einem Zweige hausen. Liegen die Gallen dicht übereinander, so sind die einzelnen Zentralkanäle kurz und breit (Fig. 11k), da die Tiere es vermeiden, sich gegenseitig ins Gehege zu kommen. Es bleibt zwischen den einzelnen Gangsystemen nach Möglichkeit stets eine, wenn auch manchmal recht dünne Trennungswand stehen (Fig. 11k).

Um den Endabschnitt des im Mark verlaufenden Zentralfraßkanales herum zeigt der Zweig keine gallenartige Verdickung (Fig. 11l) und es gibt ähnliche Fälle, in denen Pflanzen gleichfalls nicht auf einen in ihrem Markteil fressenden Parasiten durch Vergallung reagieren. Wir erinnern in dieser Beziehung beispielsweise an den ausgedehnten Markröhrenfraß der Larve von *Oberea oculata* L. (Cerambyc.) in Trieben von Weiden.

Wie überall, so können auch im vorliegenden Falle die zur Gallenbildung führenden Gewebewucherungen nur solange ausgelöst werden, wie sich der befallene Pflanzenteil noch im Wachstum befindet und regenerationsfähig, d. h.

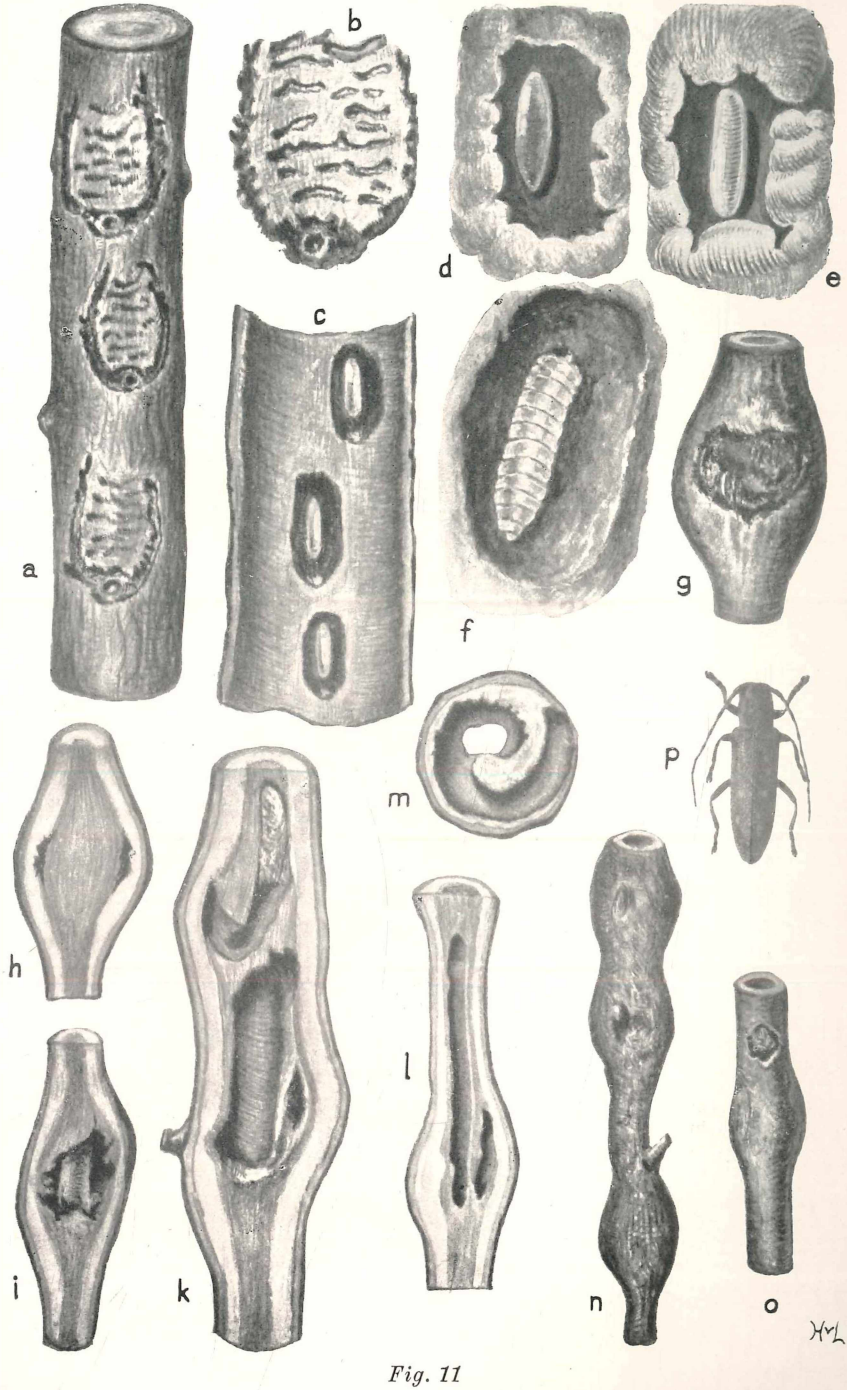


*Fig. 11*

H. v. Lengerken: Von Käfern erzeugte Pflanzengallen. Tafelerklärung S. 144.

„jung" ist, und in der Tat bevorzugt das eierlegende Käferweibchen ja ganz junge Schößlinge, bei denen die Wundgewebswucherung unter der verletzten Rinde, unterstützt durch den lebhaften Säftezustrom zur Zeit der Eiablage, sofort schnell einsetzen kann. Die für die anfängliche Ernährung der Larve so wichtige Callusbildung hat mit der Gestaltausbildung der eigentlichen, meist spindelförmigen Galle des Astes direkt nichts zu tun. Die Hypertrophie des Holzkörpers setzt erst als Reaktion auf den Ringfraß ein, der das Cambium des Triebes, also seine regenerationsfähige Zone, beeinflußt.

Wenn der Fraß in ganz jungen Schößlingen erfolgt, so besitzen noch sämtliche Gewebsteile soviel regenerative Plastizität, daß sie auf Verwundung mit Wucherungen zu reagieren vermögen.

Es wurde schon erwähnt, daß die Eiablage des Käfers auch gelegentlich in Weiden erfolgt, so in *Salix viminalis, caprea* und *cinerea* nach Boas sowie in *Salix fragilis, aurita* und *alba*. Es ist nun sehr interessant, daß nach Beobachtungen von Scheidter an Weidenschößlingen ganz allgemein keine Gallen auftreten sollen, auch wenn die Triebe zahlreich von den Larven besetzt sind. Diese Angabe bedarf aber offenbar einer Einschränkung, insofern als nur gewisse Weidenarten (nach Czech[3]): *Salix alba* und *fragilis*) nicht durch Vergallung reagieren, während an *Salix caprea* von Eggers[3]) Gallen des Aspenbockes gefunden worden sind. Es steht hier die Frage offen, ob bestimmte Weidenarten nie oder gelegentlich doch unter gewissen Bedingungen infolge der Tätigkeit der Larve von *Saperda populnea* vergallen. An Pappelarten (*Populus tremula, alba, italica, canescens, nigra, pyramidalis, heterophylla, balsamifera, canadensis, ontariensis* und *virginiana*) sind jedenfalls stets Gallen beobachtet worden.

Die Larve braucht zu ihrer Entwicklung zwei Jahre. Sie verpuppt sich schließlich in einem aus langen, gleichmäßigen Spänen gefertigten Lager am blinden Ende des bis 6 cm langen Zentralganges (Fig. 11 k, oben), und zwar mit dem Kopfende abwärts. Der Käfer nagt sich später aus einem rundlichen Loch seitlich (Fig. 11 o) aus dem Zweig heraus.

Die Eiablagen sind manchmal sehr zahlreich an einem einzigen Trieb, so zählte Scheidter z. B. auf 50 cm 28 charakteristische Hufeisen. Entsprechend reich sind die Schößlinge später vergallt. Oft findet man Bäumchen, an denen kein Zweig von Gallen verschont geblieben ist. Sträucher mit nur wenigen Trieben tragen unter Umständen hundert und mehr Eiablagen, von denen sich aber durchaus nicht alle normal zu entwickeln brauchen.

Mit zunehmendem Wachstum der Galle werden der Hufeisenschnitt und die Querfurchen auf der Rindenhalbinsel immer mehr verzerrt. Schon im ersten Herbst verbreitern sich die anfangs winzigen Querfurchen bis zu 3 mm. Später verschwinden die Furchen ganz, und es ist schließlich nur noch ein mehr oder weniger hufartig umgrenzter Fleck auf der Rinde sichtbar (Fig. 11 g). Solange die Larve im Innern des Zweiges frißt, fällt die Auswurfsöffnung als oft bis 4 mm Durchmesser haltendes, meist inmitten der hufartig begrenzten Fläche gelegenes Loch in der Galle auf, das im Sommer von der Larve offen gehalten, im Winter aber mit Nagespänen verschlossen wird. Stirbt die Larve, so vernarbt die Öffnung bald gänzlich.

Legen wir uns die Frage vor, ob die Galle im unmittelbaren Dienst der Larvenernährung steht, so ist die Antwort nicht so ohne weiteres zu finden. Daß der Callus unter der Rindenhalbinsel für die Junglarve geradezu lebensnotwendig ist, wissen wir schon. Die eigentliche Galle jedoch kann wohl nicht so ausschlaggebend für die Larvenernährung sein, da es ja bei manchen Weidenschößlingen zu gar keiner Gallbildung kommt und sich die Larve trotzdem normal entwickelt. Nun wird aber sehr wahrscheinlich an den Wänden des Ringkanals gleichfalls Wundgewebe entstehen, das von der Larve immer wieder abgeweidet wird, und insofern dürfte auch spezifisches Gallengewebe an der Ernährung des Tieres beteiligt sein. Im übrigen verzehrt die Larve wohl direkt Holz.

Wegen ihrer Größe — bis zu 20 cm lang und 7 cm breit — auffallende Stengel- bzw. Zweiggallen erzeugen die Sagrinen, eine im tropischen Afrika u. Asien

[3]) Zitiert nach Escherich.

beheimatete Unterfamilie der Chrysomeliden (Taf. V, Fig. 13 d, e). In ihre nächste Verwandtschaft gehören die Schilfkäfer (Donacien) und die als Blattminierer bekannten Vertreter der Gattung *Zeugophora*. Die prachtvoll metallisch schimmernden *Sagra*-Arten zeichnen sich durch einen ausgesprochenen Geschlechtsdimorphismus und sehr auffallend dicke Oberschenkel der Hinterbeine aus. Leider sind wir nicht in der Lage, in zuverlässiger Weise eine biologische Beziehung zwischen dieser morphologischen Eigenart und irgendeiner Lebensäußerung des Käfers herzustellen. Wir deuten nur an, daß nach gewissen Berichten die Hinterbeine der Weibchen zum Abschneiden von Trieben angeblich Verwendung finden sollen. Eine exakte Untersuchung der Lebenserscheinungen der Sagrinen steht aus und wäre sehr zu begrüßen.

Nach älteren Angaben sollen die *Sagra*weibchen Eier mit Hilfe eines Sekretes außen an die Zweige der Wirtspflanzen festkleben. Das wird von chinesischen (Lucas) und indischen Arten (Maxwell-Lefroy u. Howlett) angegeben. Die jungen Larven müßten sich dieser Sachlage entsprechend erst in den Trieb der Pflanze hineinbohren. Wahrscheinlich aber werden wohl alle Sagrinen ihre Eier in das Innere von Pflanzenteilen hinein ablegen, wie das für *Sagra nigrita* Oliv. berichtet wird (Subramania Iyer).

Am verhältnismäßig besten bekannt dürfte die Lebensweise von *Sagra purpurea* Lichtenstein (= *spendidula* Weber) sein. Nach Lucas lebt die Art in den Zweigen von *Dioscoraea batatas*, der Yamswurzel oder Chinesischen Kartoffel, die in Ostasien im großen angebaut wird und deren Rhizome man ist. Die Pflanze ist eine Monocotyledone aus der Liliaceenverwandtschaft und besitzt dünne, windende Stengel. An der Batate oder Süßen Kartoffel, *Ipomoea batates*, die angeblich ursprünglich aus dem tropischen Amerika herstammen soll, die zu den Windengewächsen (*Convolvulaceae*) gehört und in China ebenfalls angebaut wird, ist dagegen die Galle des Käfers bisher nicht festgestellt worden. Dr. Mell[4]) sammelte Gallen von *Sagra purpurea* Lichtenst. in China von einer *Pueraria*-Art. Die Gattung rechnet zu den Papilionaceen, ist hochwindend und gehört in den Verwandtschaftskreis der Bohnen (*Phaseolus*).

Die weißlich-gelblichen Larven halten sich in einer der langgestreckt-spindelförmigen Gallen an *Diocoraea batatas* bis zu 20 Individuen auf. Sie fressen anfänglich Gänge in das Pflanzengewebe.

Die Larve zeigt eine engerlingartige Krümmung ihrer Körperlängsachse (Fig. 13b).

Mit fortschreitender Entwicklung der Larven entsteht schließlich ein gemeinsamer großer Fraß- und Wohnraum im Innern der Galle, der von feuchtem Nagsel und Exkrementen der Larven angefüllt ist. In diesem Medium kriechen die Larven umher. Die ausgebildete Galle ist eine allseitige Auftreibung des Stengels. Die Verpuppung findet in der Galle statt. Jede Larve drückt sich, wenn sie etwa 3 cm lang und 1 cm breit geworden ist, einen ovalen Hohlraum von etwa 1-2 cm Länge innerhalb der die Galle ausfüllenden Abfälle zurecht und fertigt einen ovoiden Kokon, der innen ganz glatt ist und außen in direkter Berührung mit dem Abfallmaterial steht (Fig. 13f). Der braune Kokon (Fig. 13c) erinnert in seiner elastischen Beschaffenheit sehr an die von den Donacien „gesponnenen" Kokons von gleicher Gestalt, nur das eben die Sagrinen-Kokons nicht frei wie diejenigen der Schilfkäfer an Pflanzenteilen befestigt sind. Ob der Puppenkokon der Sagrinen gesponnen wird, oder ob es sich um eine einfache Bildung aus erhärtetem Sekret handelt, bleibt noch zu untersuchen. In der Regel ruhen die Kokons in der Galle nebeneinander, nur durch Wände aus Freßabfall voneinander getrennt (Fig. 13f), so daß die Längsachse des Kokons mit derjenigen der Galle zusammenfällt. Wir können nicht angeben, in welcher Weise der fertige Käfer die Galle, falls diese nicht infolge ihrer eigenen physikalischen Bedingtheiten aufplatzt, verläßt.

---

[4]) Die von Mell gesammelten Gallen befinden sich im *Zoologischen Museum der Universität Berlin*. Sie wurden von mir untersucht und liegen der von mir angefertigten Zeichnung 13 zugrunde.

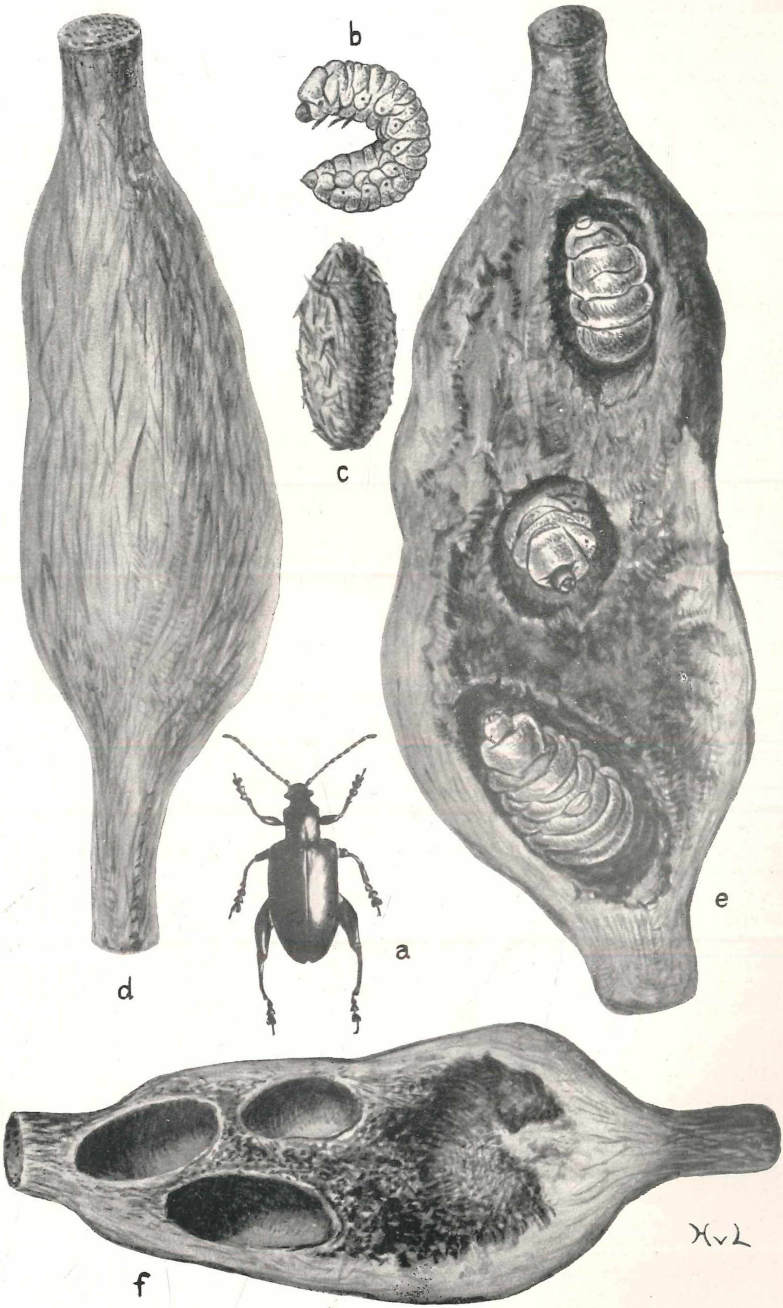


*Fig. 13*

H. v. Lengerken: Von Käfern erzeugte Pflanzengallen. **Tafelerklärung S. 144.**

In Hongkong wurden die Puppen, wie Lucas berichtet, anfangs April gefunden. Ob die Yamswurzeln durch die Parasiten geschädigt werden, entzieht sich unserer Kenntnis.

Die Angehörigen der Gattung *Pueraria* ranken nach Art der auch in Europa bekannten Glycinen und benutzen sich bietende Stangen als Stützen. Während nun die Galle an einem freien Trieb ringsum geschlossen ist, erweisen sich die verholzten Gallen in den einer Stütze angeschmiegten Windungen des Sprosses sehr oft als aufgeplatzt, und zwar an derjenigen Seite der Ranke, die dem Pfahl oder der Stützstange anliegt. Dadurch wachsen die Gallen in die Breite — bis zu 7 cm an der breitesten Stelle — und werden auffallend flach. Die Larven verkleben die Öffnung ihrer Behausung mit Exkrementen und Nagsel.

Die Larven von *Sagra bouqueti* Lesson erzeugen in Indien Holzgallen auf Bäumen, und *S. longicollis* Lac. sowie *S. jansoni* Balz verursachten gleichfalls in

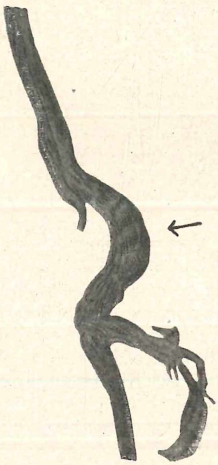

Fig. 16. Stengelgalle von *Psylliodes napi* Koch an *Cardamine pratensis*.

Fig. 17. Blattgallen von *Tychius crassirostris* Kirsch an *Melilotus alba*.

Fig. 18. Nadelgalle von *Brachonyx pineti* Payk. an *Pinus silvestris*. a Das verbildete Nadelpaar bleibt in der Scheide stecken, b Scheide entfernt, die beiden Nadeln auseinandergelegt, im Basalteil mit der Puppenhöhle.

Fig. 19. Von fünf Blütenknospen einer Infloreszens des Apfelbaumes sind drei zu „Roten Mützen" umgewandelt und bergen im Innern je eine Larve („Kaiwurm") von *Anthonomus pomorum* L. Zwei Blüten normal. Natürliche Größe.

indischen Wäldern Gallen an *Tectona grandis*. *S. nigrita* Oliv. brütet in Bangalore in großer Zahl in den Haupttrieben von Kletterbohnen (Stangenbohnen). Die Imagines werden in der Zeit von Juni bis September (Subramania Iyer) angetroffen. Die Weibchen dieser Art legen, wie oben schon gesagt wurde, Eier in die Ranken hinein. 2 1/2 Monate nach der Eiablage werden die Gallen sichtbar. Der Jungkäfer erscheint erst 4-5 Monate nach erfolgter Verpuppung.

### 6. Blattgallen

sind besonders zahlreich unter den Insektengallen. Auch Käferarten erzeugen an Blättern gallige Verbildungen. Die Galle kann auf einem Blattnerv, häufig dem Mittelnerv, auf dem Blattstiel oder der Blattfläche erregt werden. Verbildungen ganzer Blätter entstehen durch Aufrollung der Blattfläche nach unten oder nach oben „infolge ungleichmäßigen Wachstums einer Blattseite" (Ross-Hedicke). Der eingerollte Blatteil ist meist verdickt, geweblich aber wenig verändert.

*Apion curtirostre* Germ. und *frumentarium* Germ. rufen auf dem Mittelnerv oder dem Blattstiel von *Rumex*-Arten spindelförmige Anschwellungen von gelber oder roter Farbe hervor. *Apion miniatum* Germ. verursacht in ähnlicher Weise spindelartige Verdickungen des Blattmittelnerves von *Rumex*-Arten. Die Larve von *Ceutorrhynchus chalybaeus* Germ. lebt in einer ovoiden, einkammerigen Anschwellung des Mittelnervs oder des Blattstieles u. a. von *Sisymbrium officinale* [5]), jedoch auch von *Capsella bursa pastoris*, von *Cochlearia armoracia* u. a.

Eine verwandte Art, *Ceutorrhynchus pectoralis* Weise, erregt mehr oder weniger ausgedehnte, mehrkammerige Anschwellungen am Mittelnerv von *Cardamine*-Arten.

Die Larve von *Apion minimum* Hrbst. verrät ihre Anwesenheit im unteren Teil des Blattstieles von *Salix aurita* durch eine Verbreiterung des von ihr bewohnten basalen Blattstieles, der außerdem noch einen kleinen, kegelförmigen Auswuchs trägt. *Apion semivittatum* Gyllh. ist der Erzeuger länglicher Gallen an den Blattstielen von *Mercurialis*. Die Larve von *Mecinus collaris* Germ. haust in einer spindelförmigen Anschwellung des Blattstieles von *Plantago*-Arten. Ausgesprochen karminrote, rundliche oder ovoide, harte Blattstielgallen an *Cotyledon*-Arten sind das Werk von *Nanophyes durieui* Lucas. Ein buckelförmiger, kleiner Auswuchs auf dem Blattstiel von *Lepidium campestre* charakterisiert die Larve von *Ceutorrhynchus coerulescens* Gyllh.

Während die Larve von *Ceutorrhynchus leprieuri* Bris. ihre linsenförmige, fleischige Galle bald auf bald neben dem Seitennerv der Blätter von *Brassica*-Arten entstehen läßt, ruft *Tychius crassirostris* Kirsch. (Fig. 17) rundliche oder längliche Anschwellungen nur auf der Blattfläche von *Medicago falcata* hervor.

Hemmungsbildung und partielle Hypertrophie vereinigen sich, um die für die Larve von *Brachonyx pineti* Payk. typische Vergallung eines Nadelpaares von Pinus *silvestris* hervorzubringen (Abb. 18). Der Rüßler, dessen Larve anfangs unter der Epidermis einer der beiden Nadelpartner miniert, bringt das in der Nadelscheide stecken bleibende junge Nadelpaar zum Absterben. Außerdem zeigen die beiden Nadeln beulige, gelbliche Verdickungen.

*Apion columbinum* Germ. bringt Blättchen von *Lathyrus silvestre* dazu, sich der Länge nach aufzurollen.

Die den Gärtnern bekanntesten, von Käferlarven hervorgerufenen

### 7. Blütengallen

sind die „Roten Mützen" (Fig. 19) an Apfel- und Birnbäumen. In jeder Roten Mütze haust einsiedlerisch der weiße „Kaiwurm", die gegen Licht sehr empfindliche Larve des Apfelblüten- und des Birnblütenstechers. *Anthonomus pomorum* L. bevorzugt Apfelbäume und ist auf Birnbäumen seltener. Bei *Anthonomus cinctus* Kollar liegen die Dinge umgekehrt.

Das Käferweibchen legt je ein Ei in eine noch geschlossene Blütenknospe (Fig. 20), die beim Apfelbaum meist zu 5 aus einer Infloreszenz hervorbrechen,

---

[5]) Auch in Stengelgalle von *Thlaspi arveuse* (Fig. 14).

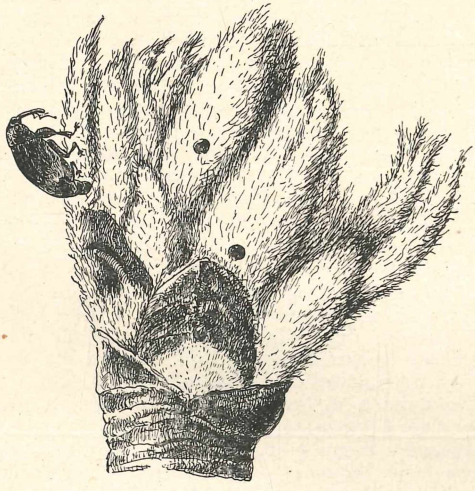

Fig. 20. Infloreszenz des Apfelbaumes. Die Blütenknospen befinden sich auf dem Stadium, das vom Weibchen des *Anthonomus pomorum* L. für die Eiablage bevorzugt wird. Zwei Knospen lassen das Loch für die Einführung des Legeapparates erkennen. Links ♀ bei der Eiablage. (Gez. v. Verfasser.)

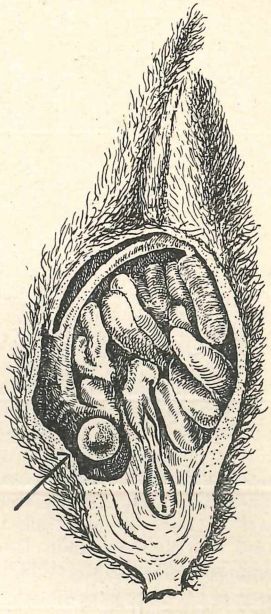

Abb. 21. Apfelblütenknospe der Länge nach geöffnet, um das im Innern zwischen den Antheren ruhende Ei (Pfeil) von *Anthonomus pomorum* L. zu zeigen. (Gez. v. Verfasser.)

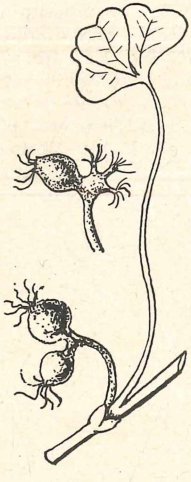

Fig. 22. Blütengalle von *Tychius polylineatus* Germ. an *Trifolium subterraneum* (in Anlehnung an Houard).

Fig. 23. Kätzchenvergallung an *Salix* durch *Dorytomus taeniatus* F. (in Anlehnung an Houard).

und zwar werden zuerst die randständigen Knospen, später dann auch die Mittelknospen beschickt. Das Ei wird mit Vorliebe an einem Staubbeutel untergebracht (Abb. 21), und die schlüpfende Larve nährt sich dann anfangs von den Pollenmutterzellen, die stark eiweißhaltig sind. Dann aber gleitet das Tier abwärts und befrißt von innen her die Blumenblätter am Grunde, dem sogenannten „Nagel", und zwar so, daß die Hauptgefäße der Kronenblätter angeschnitten werden und dadurch die Saftzufuhr in die oberen Abschnitte der Blumenblätter verhindert wird. Sind alle Blumenblätter in dieser Weise beschädigt, so bleibt die Knospe allseitig geschlossen und wölbt sich als Rote Mütze wie eine Kuppel schützend über dem Insassen. In der so entstandenen Kammer vertilgt die Larve Griffel und Staubgefäße sowie oft auch noch teilweise den Fruchtboden. Kommt die Blütenknospe in ihrem Wachstum, etwa infolge von für sie günstiger Witterung, zuvor, so kann die Larve manchmal nur 1 oder 2 Blumenblätter annagen, so daß sich die übrigen normal entfalten. Dann verschließt der Kaiwurm die offenen Wände mit Exkrementbrocken. Ja, wenn das Tier überhaupt nicht zum Beschädigen der Blumenblätter gekommen ist, so fertigt es sich nach U. K. T. Schulz als Ersatz für die Rote Mütze ein ganzes Schutzdach aus Exkrementen und benutzt dabei Griffel und Staubgefäße als Konstruktionsstützen. Alles dies zeigt, wie ausgesprochen negativ heliotaktisch die Larven sind und daß die Hemmungsbildung an der Blütenknospe ihre Entstehung in erster Linie dem Lichtschutzbedürfnis des Kaiwurmes verdankt. Die Pflanze selbst kommt scheinbar dem Schutzbedürfnis ihres Parasiten entgegen. Wenn eine Blüte sich als steril erwiesen hat, so wird sie normalerweise vom Baume abgestoßen, indem sich eine besondere Trennungsschicht bildet, eine Zone, in welcher die Ablösung des überflüssigen Gebildes vor sich geht. Die Ausbildung einer solchen Trennungsschicht unterbleibt in den allermeisten Fällen, wenn es sich um eine Rote Mütze handelt. Vielmehr trocknen sämtliche Gewebe des Blütenstieles zu einer holzigen Masse ein und die mechanischen Elemente erfahren wegen des Unterbleibens der Ausbildung einer Trennungsschicht keine Unterbrechung. Daher bleiben die Roten Mützen selbst bei heftigen Stürmen in der Regel fest am Baume sitzen, was ganz im Sinne der sich in ihnen entwickelnden Larven ist.

Wenn auch meistens die vergallte Blüte zugrunde geht, so braucht der Fruchtansatz durchaus nicht immer zu unterbleiben. U. K. T. Schulz konnte feststellen, daß ein völlig von Roten Mützen übersäter Paradiesapfelbaum (*Pirus baccata*) natürliche Fruchtbarkeit zeigte. Aber auch bei *Pirus malus* können sich unterhalb der Roten Mützen normale Äpfel entwickeln. Es kann nämlich innerhalb der Kuppel der Roten Mütze Selbstbestäubung stattfinden, ähnlich wie bei *Viola-, Vicia-* und anderen Pflanzen, die sich normal im geschlossenen Blütenzustand selbst bestäuben. Dann aber gibt es jungfernfrüchtige (parthenokarpe) Apfelsorten, bei denen überhaupt keine Bestäubung zur Erreichung der Fruchtbildung notwendig ist. In diesem Fall wird der schädliche Einfluß der Blütenstecher praktisch gleich Null.

Wir führen ferner noch folgende Blütengallen auf: *Apion aestivum* Germ. und *varipes* Germ. verbilden die ganzen Blüten von *Trifolium montanum*. Die Larve von *Larinus planus* F. verursacht schwache Vergrößerung der Blütenköpfchen von *Carlina vulgaris* und *Centaurea scabiosa*. *Tychius polylineatus* Germ. ruft an *Trifolium*-Arten eine Reduktion fast aller Blütenorgane hervor. Nur der Kelch ist eiförmig-kugelig aufgebläht (Fig. 22).

*Apion apricans* Hrbst. verwandelt die Blüten von *Trifolium montanum* in harte, knotige Gallen und treibt den Blütenkelch von *Trifolium*-Arten auf. Der Blütenboden von *Anthemis*-Arten erweist sich als zwei- bis dreimal vergrößert, kugelig oder eiförmig aufgetrieben, wenn in ihm die Larve von *Apion laevigatum* Payk. miniert. *Gymnetron antirrhini* Payk. läßt die Blüten von *Linaria*-Arten anschwellen, verhindert sie an der Entfaltung und mißbildet sie in verschiedenem Grade. *Gymnetron beccabungae* L. vergallt gleichfalls in ähnlicher Weise *Linaria*-Blüten.

Auch die Blütenstiele können Gallen tragen. So ruft *Apion semivittatum* Gyllh. an den Blütenstielen von *Mercurialis* längliche Anschwellungen hervor,

und *Mecinus collaris* Germ. ist der Erreger einkammeriger Verdickungen am Blütenschaft von *Plantago*-Arten.

Durch Befall der Achsen meist weiblicher, seltener männlicher Blütenkätzchen von *Salix*-Arten bewirkt die Larve von *Dorytomus taeniatus* F. in der Regel deren Verdickung, Verkrümmung und teilweise Vergrünung (Fig. 23). Beachtenswerte Anomalien sind die durch parasitäre Käferlarven hervorgerufenen, ausgesprochenen Blütenverlaubungen (Vergrünung). So wird die Krone von *Trifolium repens* durch die Anwesenheit einer nicht näher bekannten *Apion*-Art zu grünen Blättchen umgebildet, die Blüte verlaubt. Gleichzeitig verdickt sich die Achse des Blütenstandes. Die Larve einer ebenfalls unbestimmten *Ceutorrhynchus*-Art läßt die Blüten von *Symphytum officinale* mehr oder weniger vergrünen. Gleichzeitig verdickt sich die Krone und der Kelch vergrößert sich. Die

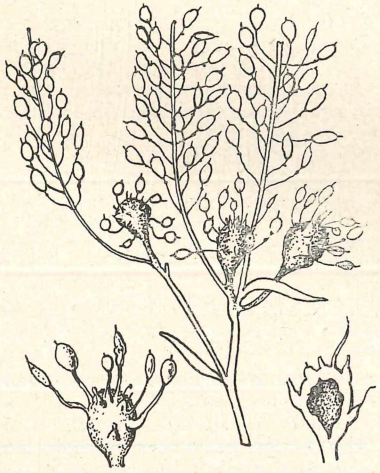

Fig. 24. Verkürzte und vergallte Blütenstandsachsen von *Alyssum argenteum* durch ein unbekanntes Coleopteron (nach Houard).

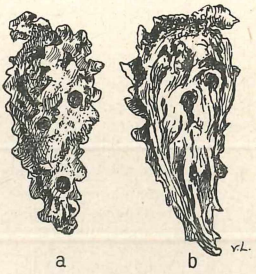


Fig. 25. Vergallte Kiefernzapfen infolge Larvenfrasses von *Pissodes validirostris* Gyllh. a Zapfengalle mit Ausschlüpflöchern der Jungkäfer, b Zapfengalle der Länge nach aufgeschnitten, um die Fraßgänge der Larven zu zeigen (nach Photos Scheidter's gezeichnet vom Verfasser).

Larve des Ipiden *Mylastinus obscurus* Marsh. lebt im Innern eines Stengelteiles, in einem von der Hauptsproßachse ausgehenden Gang und bewirkt Vergrünung von Kleeblüten.

Partielle Verdickungen der Blütenstandsachse findet man an *Trifolium*-Arten als Folge des parasitären Fraßes der Larve von *Apion assimile* Kirby. Die Blütenstandsachse von *Rumex acetosa* zeigt eine axiale Anschwellung als Reaktion auf die Larve von *Apion affine* Kirby, und *Nanophyes maculipes* Rey bringt an der Blütenstandsachse von *Sedum telephium* knotige, fleischige Anschwellungen hervor. Recht interessant ist die verkürzte und kugelig vergallte Blütenstandsachse von *Alyssum argenteum* durch ein unbekanntes Coleopteron (Fig. 24).

In manchen Jahren beobachtet man an *Pinus silvestris* besonders häufig verkümmerte, verkrümmte, steinharte, schwach verfärbte, länger grün und völlig geschlossen bleibende Fruchtstände (Zapfen), die später abfallen und kreisrunde Ausfluglöcher des Rüßlers *Pissodes validirostris* Gyllh. erkennen lassen. Diese Zapfenvergallung (Fig. 25) entsteht durch den Entoparasitismus einer oder mehrerer Larven des genannten Rüßlers in dem noch jungen Fruchtstand.

Während wir für

## 8. Vergallung von Staubblättern

durch Käferlarven keinen Beleg beizubringen vermögen, wollen wir für die Erzeugung von

### 9. Fruchtblätterhypertrophieen

einige Beispiele anführen. Die Larven von *Gymnetron beccabungae* L. verursachen Anschwellung des Fruchtknotens von *Veronica*-Arten. *Microlarinus lareyniei* Duv. verbildet den Fruchtknoten von *Tribulus terrestris*. Die Anwesenheit der Larve von *Gymnetron villosulum* Gyllh. in *Veronica anagallis* verrät sich durch Anschwellung des Fruchtknotens, dessen Wand fleischig verdickt ist, sowie durch frühzeitiges Abfallen von Blütenkrone und Staubgefäßen. Recht auffallend ist der fleischig angeschwollene Fruchtknoten nebst verdicktem Griffel und hypertrophierten Narben in Blüten von *Campanula*-Arten als Folge der Fraßtätigkeit von *Miarus campanulae* L.

### 10. Fruchtvergällungen

durch Käferlarven sind nicht allzu selten. Einfache Fruchtanschwellungen veranlaßt *Ceutorrhynchus inaffectatus* Gyllh. an *Hesperis matronalis*. Auf den Larvenfraß von *Mononychus punctum album* Hrbst. reagiert die Frucht von *Iris pseudacorus* durch Anschwellung und Verkrümmung. Die Frucht von *Tamarix*-Arten erweist sich als hypertrophiert, wenn in ihr die Larve von *Nanophyes pallidus* Oliv. vorhanden ist. Schotengallen an *Medicago*-Arten in Gestalt ovoider Taschen entstehen durch *Tychius auerolus* Kiesw., und der verwandte *T. venustus* F. verbildet die Schoten von *Genista*- und *Cystus*-Arten, deren Schoten steril werden. Eine leicht auffindbare Fruchtgalle ist die von *Gymnetron netum* Germ. an *Linaria*-Arten (Fig. 1 b und Fig. 6 a links), die oft mit Wurzel-(Rhizom)-Gallen von *Gymnetron linariae* Payk. (Fig. 1 a) gleichzeitig an einem Pflanzenindividuum auftritt. Die vergallte Frucht ist meist in der Längsachse verkürzt und stets durch zähnchenartige Protuberanzen auf der Oberfläche ausgezeichnet (Fig. 6 a links).

Schließlich haben wir noch der sehr interessanten

### 11. Verbildung ganzer Blütenstände

durch „Fernwirkung" zu gedenken. In den bisher behandelten Fällen von Gallbildung befand sich das Galltier stets inmitten des Cecidiums. Es kommt nun aber auch der beachtenswerte Fall vor, daß der Parasit im untersten Abschnitt der Sproßachse oder gar in der Wurzel lebt, ohne an dem Orte seines Aufenthaltes eine Reaktion der Pflanze hervorzulocken, während der ganze Sproß einschließlich des Blütenstandes in charakteristischer Weise mißbildet ist. So bewirkt eine Rüsselkäferlarve, deren Artzugehörigkeit unbekannt blieb, an *Cirsium* eine Verbildung der ganzen oberhalb der Fraßstelle befindlichen Pflanze, und dieser Fraßplatz befindet sich im Mark der basalen Sproßachse oder im Innern der Wurzel.

Eine ähnliche „Fernwirkung" erzielt die im Wurzelhals von *Crepis biennis* fressende Larve von *Lixus punctiventris* Boh. Meist die gesamten Blütenköpfchen einer parasitierten Pflanze werden tiefgreifend pathologisch verändert, indem sie vergrünen (Chloranthie) und „Durchwachsungen" zeigen. Es fragt sich, ob es sich in Fällen von „Fernwirkung" um eine auf physiologischer Zustandsänderung beruhende Eigenreaktion der Wirtspflanze oder um die Auswirkung eines vom Galltier produzierten Stoffes handelt, der durch das pflanzliche Leitungsgewebe in die Blüten gelangt und dort spezifische lokale Anomalien veranlaßt.

Es sei hervorgehoben, daß die durch Fernwirkung erzielte Vergallung der gesamten oberirdischen Pflanze, oder die Mißbildung sämtlicher Blüten, soweit wir wissen, nicht im direkten Ernährungsdienst des Gallenerregers steht, was bei allen anderen Gallbildungen, sofern sie durch Käferlarven angeregt werden, in mehr oder weniger ausgesprochener Weise der Fall ist.

Unter den Insektengallen gibt es einige von sehr verwickeltem Bau, und es ist bisher nicht gelungen, einen Zusammenhang zwischen der Konstruktion einer solchen Galle und der Tätigkeit ihres Bewohners, bezüglicherweise der Einwirkung des Muttertieres bei der Eiablage nachzuweisen. Dies gilt z. B. für die holzige, kugelige Galle des Kleinschmetterlings *Cecidoses eremita* Curt. (Wille). Sobald die Schlüpfzeit der Motte gekommen ist, wird ein konischer Deckel infolge von

Spannungsunterschieden, die in den Teilen der Galle herrschen, herausgedrückt. Die zarte Puppe würde ohne diese Deckelbildung, an deren Zustandekommen sie nicht einmal beteiligt ist, in der Galle umkommen. Hier wie auch bei der Betrachtung der einheimischen Galle der Mücke *Didymomya réaumuriana* F. Lw. ist das mystische Prinzip der fremddienlichen Zweckmäßigkeit im Sinne Bechers diskutiert worden.

Im übrigen möge die Frage aufgeworfen werden, ob die Entstehung der Trennungsgewebe, die die Grundlage für die Absonderung bestimmter Gallenteile bildet, irgendwie in Zusammenhang zu bringen sei mit der Ausbildung der Trennungsschicht an der Basis der Laubblätter beim jährlichen Laubfall im Herbst oder der spontanen Bildung solcher Trennungsschichten in den Fällen, wo z. B. Eichen und Pappeln einzelne Zweige abwerfen. In diesem Zusammenhang sei auch an den schon erwähnten Abwurf steriler Blüten des Apfelbaumes mittels eines nicht verholzenden Trennungsgewebes erinnert. Wie wir bereits wissen, unterbleibt auffälligerweise bei der von *Anthonomus pomorum* L. vergallten Apfelblüte die Entstehung des Trennungsgewebes, was in diesem Falle durchaus im Interesse der Fortentwicklung des Galltieres liegt.

Man kann, wenn man sich die Grenzen nicht zu scharf gezogen vorstellt, einen einfacheren, primitiveren Gallentyp von einem verwickelteren unterscheiden und mit Küster von histioiden und organoiden Gallen sprechen. Histioide Gallen sind solche, die ihre Entstehung einer einfachen Hypertrophie von einzelnen Zellen oder ganzer Gewebe verdanken. Organoide Gallen kommen durch tiefgreifende Umbildung von Pflanzenteilen oder Bildung ganz neuer Organe zustande.

Die durch Käferlarven erzeugten Gallen sind histoide Gebilde, vielleicht abgesehen von den Fällen, in denen Fernwirkung eine Rolle spielt.

Die Galle wird entweder nur von einer einzigen oder von vielen Larven bewohnt.

Wie schon angedeutet wurde, kann ein Gallengebilde nur entstehen, solange das Pflanzengewebe noch jung, d. h. im teilungsfähigen Zustand ist. An Dauergeweben bilden sich Gallen nur in sehr seltenen Fällen, und auch nur dann, wenn am Ort der Entstehung des Cecidiums die Zellen wieder in einen regenerationsfähigen Zustand zurückverfallen.

Unter den unmittelbaren Verwandten der speziellen Gallenkäfer gibt es eine große Anzahl, die ganz ähnlich im Innern von Pflanzenteilen leben, ohne irgendeine gallenartige Umbildung ins Leben zu rufen. So macht z. B. *Miarus graminis* Gyllh. (Curcul.) seine Larvenentwicklung in den Fruchtkapseln von *Campanula rotundifolia* durch, ohne daß es zu irgendeiner Vergallung kommt. Die Kapseln werden, wie Urban sagt, „von den Larven ganz ausgefressen, doch merkt man ihrem äußeren Ansehen nicht an, daß sie befallen sind". Der ganz genau so lebende Verwandte *Miarus campanulae* L. hingegen, gleichfalls als Larve in den Fruchtkapseln wohl sämtlicher *Campanula*-Arten fressend, ist ein ausgesprochener Gallenbildner (Abb. 26), wenn er vielleicht auch nicht an allen seinen Wirtspflanzen Gallen hervorruft.

Bei den Gallenkäfern liegt also ein besonderes Problem der Wechselbeziehung zwischen Tier und Pflanze vor.

Andererseits wissen wir schon, daß z. B. die Larve des Espenbockkäfers (*Saperda populnea* L.) selbst an ganz jungen Schößlingen mancher Weidenarten keine Gallen verursacht oder doch nur gelegentlich solche an wiederum anderen Spezies erzeugt. Trotzdem entwickeln sich die Larven normal. Die betreffenden Weiden reagieren demnach nicht, oder nicht immer, auf den von dem Parasiten ausgehenden Reiz durch Hypertrophie an der Wundstelle. Die Erklärung, das Gewebe sei nicht mehr regenerationsfähig, kann hier naturgemäß nicht gelten, da es sich ja gerade um sehr junge Triebe handelt. In Espenzweigen, die erheblich älter sind, wird jedenfalls die Galle hervorgerufen. Ein Parasit braucht also nicht unbedingt an allen seinen Wirtspflanzen cecidogen zu sein.

Es kann ferner sogar vorkommen, daß ein Parasit an ein und derselben Wirtspflanze nicht obligatorisch gallenbildend wirkt. So bringt die in der Blüten-

kätzchen-Achse von *Salix caprea* lebende Larve von *Dorytomus taeniatus* F. durchaus nicht immer eine Verkrümmung nebst Vergrünung des Blütenstandes hervor (Molliard). Auch die Larve von *Apion semivittatum* Gyllh. soll nach Pierre an der Sproßachse von *Mercurialis annua* nicht immer eine Galle entstehen lassen. Ähnliches gibt Buhr für *Ceutorrhynchus quadridens* Panz. an, dessen Larve gewöhnlich in Sproß- und Blattachsen miniert, ohne Wucherungen zu erregen; gelegentlich jedoch werden gallenartige Anschwellungen hervorgerufen, die in der Weise entstehen, „daß die an den Fraßgang grenzenden Zellen in so übermäßig starkem Maße regenerieren, daß eine äußerlich sichtbare" Gallenbildung entsteht (*Callus-Gewebe?*). Hypertrophieen dieses Typs werden als fakultative Gallen bezeichnet. Man kann natürlich mit gleichem Recht auch die betreffenden Käfer als fakultative Gallentiere ansprechen.

Als Erklärung für die soeben besprochene Erscheinung hat man angenommen, der Parasit beginne seine Tätigkeit in der Pflanze zu spät, d. h. die Gewebe seien schon zu weit entwickelt, um noch vergallen zu können. Diese Ansicht dürfte besonders im Hinblick auf die kurze Lebensdauer der Blüten nicht ganz unbegründet sein.

Die ernährungsphysiologische Bedeutung des Gallengewebes für die Käferlarve rückt in dem Falle von *Apion semivittatum* Gyllh. in ein merkwürdiges Licht, zumindest scheint es nicht unbedingt für das Gedeihen des Parasiten notwendig zu sein, oder es bildet sich in so geringem Umfang, daß es von der Larve dauernd abgeweidet wird und deswegen eine äußerliche Gallenauftreibung unterbleibt.

In diesem Zusammenhang möge ferner auf einen Versuch Speyers hingewiesen werden, der Larven verschiedener Stadien von *Ceutorrhynchus leprieuri* Bris. f. *rübsaameni* Kolbe (Kohlblattrüßler) aus ihren Gallen herausnahm und sie auf die frische Wundfläche durchschnittener Stengel und Blattrippen der Wirtspflanze setzte. Die so behandelten Larven bohrten sich in das dargebotene Substrat ein und konnten in sehr vielen Fällen ihre Entwicklung völlig beenden, ohne daß ihnen eigentliches Gallengewebe zur Verfügung stand. Buhr übertrug Eier von *Ceutorrhynchus chalybaeus* Germ. in gesundes Pflanzengewebe und beobachtete, daß die schlüpfenden Larven keine Gallen erzeugten und sich normal entwickelten, indem sie im nicht vergallten Parenchym der Stengel und Nerven minierten.

Die Kätzchenvergrünung der Weiden als solche hat, da sich die Larven *Dorytomus taeniatus* F. in unvergallten Blütenständen störungslos entwickeln sollen, keine direkte Beziehung zur Ernährung der Larve, wie wir das auch schon für die Folgeerscheinungen der „Fernwirkung" angaben.

Die Galle verdankt also ihre Entstehung einer Wechselwirkung zwischen Tier und Pflanze. Das im teilungsfähigen Zustand befindliche Gewebe reagiert in spezifischer Weise auf einen vom Parasiten ausgeübten Reiz.

Die Galle eines bestimmten Galltieres kann in den allermeisten Fällen nur an einem ganz bestimmten Teil der Pflanze sich ausbilden, was schon aus der Einteilung in Wurzel-, Blatt-, Blütengallen usw. hervorgeht (Ausnahme s. S. 122). Sehr oft ist die Entstehungsmöglichkeit außerordentlich insofern eingeschränkt, als die Galle etwa nur auf einer ganz eng umschriebenen Stelle eines Pflanzenorganes, beispielsweise auf der Unterseite einer Blattader, sich vorfindet.

Der größte Teil der Galltiere ist auf eine oder auf wenige Pflanzen angewiesen. Man kann sie vom ernährungsphysiologischen Standpunkt aus als monophag oder oligophag bezeichnen.

Zweifellos spielt bei der Entstehung der Gallen der Wundreiz eine große Rolle. Aber dieser kann keineswegs der einzige cecidogene Faktor sein. Der Anstoß zur Entwicklung eines Cecidiums kann bei näherer Überlegung nur von dem eierlegenden Weibchen oder von dem Ei bzw. der Larve ausgehen. Ein vom Weibchen abgesondertes Sekret gibt nur selten den Anstoß zur Gallenentwicklung. Beispiel: gewisse Blattwespen. Ob die Procecidien mancher Käfer durch die Einwirkung der Mutter allein oder auch durch das Ei selbst entstehen, ist wohl für Käfer bisher nicht einwandfrei festgestellt worden.

Jedenfalls steht bei den meisten Gallinsekten und, soweit wir wissen, auch den Käfern, das Wachstum der Galle in der Regel in Korrelation zur Entwicklung des Parasiten. Wird der tierische Insasse entfernt, so kommt auch die Gallbildung meist zum Stillstand. An dieser Stelle sei noch einmal an die Tatsache erinnert, daß man an der Wurzelgalle von *Gymnetron linariae* Panz. gar nicht selten Einzelwucherungen findet, die nicht von Larven besetzt sind (s. S. 126). Es handelt sich um kompakte Gebilde, deren histologische Beschaffenheit wir noch nicht genau untersuchen konnten, die aber äußerlich genau wie normale Gallen aussehen und vor allem auch durch denselben hohen Feuchtigkeitsgehalt und die gleiche konzentrische Schichtung der Gewebe ausgezeichnet sind wie diese. Hier hat sich demnach eine Galle voll entwickeln können, ohne daß ein Parasit seinen Einfluß geltend machte. Wir wissen für die Erscheinung vorläufig keine Erklärung zu geben. Ist ein Ei ursprünglich vorhanden gewesen und später abgestorben? Kann eine solche im vorliegenden Fall in engem Verbande mit den Nachbargallen stehende Einzelbildung von diesen in ihrem Wachstum beeinflußt

Fig. 26. Fruchtknotengalle (rechts) von *Miarus campanulae* L. an *Campanula rotundifolia*. Der Fruchtknoten ist fleischig verdickt, Griffel und Narben sind gleichfalls verdickt. (Links normale Blüte.)

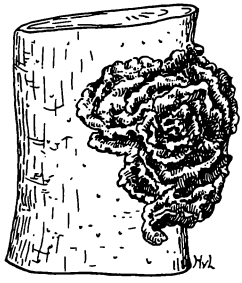

Fig. 27. „Falsche Galle", Rindenrose der Esche, Überwallungen, hervorgerufen durch den Ernährungs- oder den Überwinterungsfraß der Imagines von *Hylesinus fraxini* Panz. innerhalb der Rinde.

werden? Oder liegt hier ein Hinweis auf die Möglichkeit vor, daß der Mutterkäfer in ähnlicher Weise wie bei manchen Blattwespen, den Antrieb zur Gallbildung geben kann? Etwa dadurch, daß beim Bohren des Eiloches mit Hilfe des Rüssels Speichelsekret [6]) in die Wunde fließt und dann das Muttertier aus irgendeinem unbekannten Grunde nicht zur Eiablage schreitet?

Nach Buhr geht der Anreiz zur Gallenbildung bei den Ceutorrhynchen hauptsächlich vom Muttertier bzw. dem Ei aus. Jedoch erhielt Buhr bei seinen Versuchen mit übertragenen Eiern oder „mit Extrakten und Pasten aus Eiern von *Ceutorrhynchus chalybaeus* Germ. nie nennenswerte Zellvergrößerungen". Seine Experimente scheinen mir dafür zu sprechen, daß der Mutterkäfer die Galle veranlaßt. Sei nun die Mutter oder die Larve der die Gallentstehung beeinflussende Faktor, in beiden Fällen muß angenommen werden, daß die tierischen Wesen bestimmte chemische Stoffe produzieren, auf die dann das Pflanzengewebe durch Gallbildung reagiert. Ob es sich hierbei um Sekrete, z. B. der Malpighischen Gefäße der Larve [7]), oder Stoffwechselprodukte handelt wissen wir nicht. Wir könnten nur Vermutungen über die Angelegenheit aussprechen.

---

[6]) Speicheldrüsen sind bei manchen Rüßlern vorhanden.

[7]) Rössig, H., Von welchen Organen der Gallenwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., Bd. 20, 1904, S. 1. (Ob ein Sekret der *Vasa malpighi* als cecidogener Faktor in Frage kommt, ist unentschieden.)

Der von einzelnen Insektenarten produzierte cecidogene Stoff muß außerordentlich artspezifisch sein. Das geht besonders klar aus dem Verhalten etwa ein und desselben Eichenblattes hervor, das die verschiedensten, in der Form stark voneinander abweichenden Gallformen trägt, deren Erreger verschiedene Gallwespenarten sind. Dasselbe Gewebe reagiert also auf die gleichzeitige Einwirkung mehrerer Parasitenarten in einer für jede Tierspezies ganz charakteristischen Weise, indem es artspezifische, in der Form konstante, unter sich artweise sehr differente Gallen entstehen läßt.

Die artspezifische Gestalt einer Galle bleibt sogar dann erhalten, wenn das Galltier imstande ist, an artverschiedenen Pflanzen Cecidien zu erzeugen.

In selteneren Fällen verfärbt sich die Käfergalle und hebt sich dadurch von ihrer Umgebung ab. So beobachtet man an der von *Apion curtirostre* Germ. verursachten spindelförmigen Blattnerv- oder Blattstielgalle eine gelbe oder rote Farbe. Auch die nähere Umgebung der Galle, falls diese am Blattnerv sitzt, ist gelbrot verfärbt. Ferner sind die rundlichen Gallen von *Nanophyes durieui* Lucas an der Sproßachse oder am Blattstiel von *Cotyledon*-Arten ausgesprochen karminrot.

Die Galle von *Ceutorrhynchus chalybaeus* Germ. ist auch im Innern ausgesprochen grün (Buhr). Die Galle behält diese lebhafte Grünfärbung auch dann noch, wenn das umliegende Gewebe schon längst vergilbt ist.

Im Verlauf der Darstellung haben wir schon mehrfach Gelegenheit genommen, die Frage nach der Schädigung des pflanzlichen Wirtes durch den Parasiten anzuschneiden. Oft beobachten wir, daß selbst stark durch Wurzelgallen heimgesuchte Pflanzenindividuen völlig gesund sind. Ja, wir wissen sogar, daß gerade die kraftvollsten Pflanzen von den Weibchen mancher Rüsselkäfer bei der Eiablage besonders bevorzugt werden. Bei Nutzkruziferen können sich jedoch bei ungünstiger Witterung und starker Vergallung als sekundäre Schädigung der Pflanzen Fäulnisbakterien einstellen. Eine tiefer greifende Schädigung liegt zweifellos dann vor, wenn die sämtlichen Blüten eines Individuums vergrünen und keine Früchte ansetzen.

Es sei noch auf den Umstand hingewiesen, daß man oft die Imagines der Gallkäfer auf Pflanzen antrifft, in denen ihre Larven nicht leben. Wenn nun die Pflanze, auf der Gallkäfer beobachtet werden, irgendwelche Gallen trägt, so liegt hier eine Quelle der Irrtumsmöglichkeit, weil fälschlicherweise Käfer und Gallbildung zueinander in Beziehung gesetzt werden.

Als unechte oder falsche Gallen möchten wir solche Wucherungen bezeichnen, die zwar von Käfern oder ihren Larven veranlaßt werden, aber erst sich ausbilden, wenn das Insekt die Stelle seiner Fraßtätigkeit schon verlassen hat, wo es sich also eigentlich um Wundüberwallungen handelt. So schwellen die Gewebe der Rindenminen nordamerikanischer *Agrilus*-Arten (Buprestid.), nachdem die Larve bereits verschwunden ist, gallenähnlich an. Diese Gebilde sind in der Literatur fälschlich als „Gallen" bezeichnet. Zu den unechten Gallen rechnen wir auch die durch den Ernährungs- und Überwinterungsfraß der Borkenkäfer-Imagines von *Pteleobius vittatus* F. an Ulme und von *Hylesinus fraxini* Panz. an Esche verursachten „Rindenrosen" (Fig. 27). Die Käfer bohren sich von außen her in die Rinde ein und nagen in deren grünen, bildungsfähigen Partien kurze Gänge, die später überwallen. Ein und dieselbe Stelle wird oft immer erneut von den Käfern, die manchmal zu mehreren auftreten, angegriffen, so daß dann rosettenartige Rindenwuchereungen entstehen, die bei der Esche besonders deutlich sein können.

Zu den unechten Gallen rechnen wir ferner die Überwallungen, die als Folge des Frasses von *Cryptorrhynchus-lapathi*-L.-Larven in Gestalt von Überwallungen an Erlen-, Weiden-, Pappel- und Birkenzweigen auftreten.

Zum Schluß erwähnen wir noch, daß sogenannte hüpfende Gallen[8]) von einer Käferlarve, nämlich von *Nanophyies pallidus* Oliv. (Curcul.) hervorgerufen werden können. Die in der vergallten Frucht von *Tamarix gallica* in Süd-Europa und Nord-Afrika lebende Larve liegt gekrümmt in der Larvenkammer der Galle und bringt das Cecidium durch abwechselnde Streckungen und Beugungen ihres Körpers zum Hüpfen.

Wie es unter den Milben (Eriophyiden) und Cynipiden Arten gibt, die selber keine Gallen erzeugen, sondern als Einmieter (Inquilinen) in den Cecidien anderer Arten wohnen und sich entwickeln, so kennen wir auch gewisse Rüsselkäfer, die wir als Galleneinmieter zusammenfassen wollen, obwohl sie keine einheitliche biologische Kategorie sind, denn unter den hierhergerechneten Arten befinden sich solche, deren Beziehungen zu dem Cecidium deutlich parasitärer Natur sind, wie z. B. bei den *Balanobius*-Arten, und andererseits solche Arten, die es nur auf den in den Gallen vorhandenen Abraum abgesehen haben, der ihnen zur Nahrung dient. Gelegentlich wird man Käfer in Gallen finden, die sogar in diesen nur ein geeignetes Versteck gesucht haben.

Die meisten *Balaninus*-Arten (Curcul.) legen ihre Eier in Eicheln und Nüssen ab, aber die Larven der Vertreter des Untergenus *Balanobius*, z. B. *B. crux* F., *salicivorus* Pk., halten sich in Weidengallen auf, die von verschiedenen Tenthrediniden erzeugt werden (Perris). *Balanobius pyrrhoceras* Marsh. lebt nach Reitter in frischen Eichengallen.

*Balanobius villosus* F. entwickelt sich, wie man seit langer Zeit weiß, in den bis faustgroßen, mehrkammerigen Knospen-Gallen von *Biorhiza pallida* Ol. (*Teras terminalis* F.) an Eichenarten. Die Larve lebt in einer Höhlung des Parenchyms der Galle, die sie fortdauernd vergrößert. Manchmal gelangt der Einmieter dadurch bis in das Zentrum der Galle, wo sich die Kammern der Cynipiden befinden und verwüstet diese Region. Es können mehrere Larven des Käfers in einer Galle leben, wodurch natürlich die Gallwespen erheblich geschädigt werden. Die Rüßlerlarve hat ihr Wachstum etwa um die Zeit des Schlüpfens der Cynipiden (in jeder Galle entwickeln sich etwa 100 Individuen des Hautflüglers), oder kurz vor diesem Termin beendet. Sie verläßt die Galle, fällt zur Erde, gräbt sich ein und beendet ihre Metamorphose. Das Weibchen erscheint im Frühjahr, nagt ein Kanälchen in die Galle, legt ein Ei hinein, dreht sich um und schiebt dieses mit dem Rüssel tiefer. Der Käfer ist, soweit man bisher weiß, durchaus auf die Galle von *Biorhiza pallida* Ol. spezialisiert.

Ferner soll die Larve eines anderen Rüßlers, nämlich von *Apion minimum* Herbst nach Kolbe in „den roten und gelben, kugeligen oder eiförmigen Blattgallen einiger Arten der Blattwespengattung *Pontania* (*Nematus*) und der Gallmückenart *Oligotrophus capreae* Wien" ihre ganze Metamorphose durchlaufen. Perris kennt die Art aus Gallen von *Pontania* (*Nematus*) *proxima* Lep. (*gallica* Steph., *vallisnerii* Hartig) und von *Pontania carpentieri* Konow. Andererseits wird die Art auch als selbständiger Gallenerzeuger angegeben.

Die südeuropäische Mycetophagide *Berginus tamarisci* Woll. und eine gleichfalls südeuropäische *Ptinus*-Art, die in den Knospengallen von *Biorhiza pallida* Ol. vorkommen, sind Einmieter ganz anderer Art. Sie greifen das Gallengewebe nicht an, sondern nähren sich von den Exkrementen und den Exuvien der Cynipiden sowohl als auch der *Balaninus*-Larven. Man findet die beiden Abraumfresser[9]) vor allem in alten Gallen, die von ihren rechtmäßigen Bewohnern sowie auch von den Inquilinen verlassen sind.

---

[8]) Teufelsbohnen oder tanzende Bohnen sind die Fruchkapseln mexikanischer Wolfsmilchgewächse aus der Gattung *Sebastiana*. Die Sprungbewegungen werden durch die Raupe des Kleinschmetterlings *Carpocapsa saltitans* Westw. veranlaßt.

[9]) *Berginus* frißt vielleicht auch Pilze, die sich in der Galle angesiedelt haben.

Die Nitidulide *Amphotis marginata* F. ist sonst als Gast bei *Lasius fuliginosus* Latr. bekannt. Der Käfer wird von den Ameisen gefüttert, findet sich aber auch außerhalb der Nester auf Blüten. Picard entdeckte die Art mehrfach in den Gallen von *Biorhiza pallida* Ol., hauptsächlich im Walde von Montmorency. Das Tier soll den aus den Ausbohröffnungen der Rüßlerlarve ausfließenden Saft oder den klebrigen Überzug fressen, der die Galle bedeckt, solange sie noch frisch ist. (Fortsetzung folgt.)

Erklärungen zu Tafel IV.

Fig. 11. Zweiggallenbildung von *Saperda populnea* L. an Zitterpappel. a drei vom Mutterkäfer genagte Rindenhufeisen, Rindenhalbinsel mit Querfurchen; Rinne mit Öffnung für die Eiablage („Einbohrloch"); b ein Rindenhufeisen stärker vergrößert; c ein Stück Rinde von der Innenseite gesehen mit 3 Eiern, jedes Ei von der Eiinsel umgeben; d von den Rändern der Eiinsel aus wuchert allseitig Gallengewebe auf das Ei zu; e das Ei ist vom Wuchergewebe fast erreicht; f die inzwischen geschlüpfte Larve hat das Gallengewebe abgeweidet und in das Holz eine kleine Vertiefung gefressen; g Zweiggalle mit Resten des Rindenschnittes; h Längsschnitt durch eine Galle, der Ringfraß der Larve zwischen Holz und Mark ist zweimal angeschnitten; i fortgeschrittener Ringfraß, in der Mitte die stehengebliebene Markwand; k Längsschnitt durch zwei Gallen, der aufwärts steigende, zentrale Fraßkanal vollendet, im Endabschnitt des oberen Zentralkanals ein Puppenlager; l enger und dafür längerer Zentralkanal in einem dünneren Zweig; m Galle quer geschnitten, um den Verlauf des Ringkanals zu zeigen, rechts Ausgangsstelle des Fraßes, die Eingangsöffnung (in der Mitte) zum Zentralkanal weiß; n Zweiggallen, Totalansicht; o Zweigstück mit Ausbohröffnung des Jungkäfers; p Imago. (Fig. h, i, k, l, m, p schwach vergrößert; Fig. n, o natürliche Größe; Fig. a bis g in verschiedenen Maßstäben vergrößert.) (Gezeichnet vom Verfasser.)

Erklärungen zu Tafel V.

Fig. 13. Verholzte Stengelgallen von *Sagra purpurea* Lichtenst. an *Pueraria*. China. a ♀ Käfer; b die gekrümmte engerlingartige Larve; c Sekretkokon mit anhaftenden Nagespänen und Exkrementteilen; d Galle total; e Galle (an einem Sproß der Yamswurzel, *Dioscoraea batatas*, gleichfalls aus China, nach Lucas) längsgespalten, um die im Innern fressenden Larven in ihren Gängen zu zeigen; f Galle der Länge nach gespalten mit geöffneten Puppenkokons und dem Rest der gemeinsamen Larvenfraßhöhle. Natürliche Größe. (Gezeichnet vom Verfasser.)

Nachdruck ist nur nach eingeholter Erlaubnis von der Verlagshandlung gestattet. Für den Inhalt der in den „Entomologischen Blättern" veröffentlichten Aufsätze, Referate usw. sind die Herren Autoren allein verantwortlich.
Schriftwalter: R. Korschefsky, Berlin-Marienfelde. Verlag: Hans Goecke Verlag Krefeld. Drucker: G. Uschmann, Weimar. Anzeigen: Hans Goecke, Krefeld. Pl. Nr. 1. Printed in Germany.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Blätter

Jahr/Year: 1941

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Lengerken Hanns von

Artikel/Article: Von Käfern erzeugte Pflanzengallen. 121-144