

Eichengallen als ökologische Kleinsysteme: Analytische Studien zur strukturellen und funktionellen Organisation ihrer Bewohner*

Von Hans Jürgen Braune

Summary

Oak galls as miniature ecosystems: Analytical studies on the structural and functional organization of their inhabitants.

The single chambered galls of the alternate generations of *Neuroterus quercus-baccarum* (Hymenoptera: Cynipidae) represent miniature ecosystems on oak trees. The dissection and rearing of a total of more than 13 000 galls collected at different sites in the surrounding of Kiel (Schleswig-Holstein, FRG) showed that the larvae of the gall former and the nutritive gall tissue attract seven additional insect species. These inhabitants of oak galls pass their immature stages inside the galls and constitute a structured community which is characterized by their inter-relationships within the food web. The species composition and dominance differ distinctly between galls of the alternate generations. The life cycles and biology of all members of the community are described and the factors which determine their presence in one or both of the alternate gall generations are discussed.

1. Einleitung

Durch Insekten hervorgerufene Gallbildungen sind weithin gegen die Umwelt abgeschlossene Pflanzenorgane, die durch ein kompliziertes Wechselspiel zwischen Stimuli des Gallerregers (Cecidozoons) und physiologischen Reaktionen der Wirtspflanze entstehen (SHORTHOUSE 1982). Gallen wirken gleichsam als „sink“ für den Assimilatfluß der Pflanze und bieten somit als reich mit Nährstoffen versorgte Gebilde den Juvenilstadien der Gallerreger, aber auch eventuellen Einmietern (Inquilinen) als Primärkonsumenten günstige Entwicklungsbedingungen. Diese phytophagen Insekten werden ihrerseits durch Sekundär- und Tertiärkonsumenten, Entomophage aus der vielfältigen Gruppe der Parasitoide ausgebeutet.

Gallbewohnende Insektenarten durchlaufen Lebensphasen auf verschiedenen „ökologischen Ebenen“ (ZWÖLFER 1980). Dabei sind zwei Aktionsräume zu unterscheiden: Einerseits besteht für die adulten Stadien ein weiträumiges externes Aktionsfeld, das die Wirtspflanzenpopulation sowie deren Standort umfaßt und als Arena für die Partnersuche, Paarung und Auswahl des Eiablageortes dient. Die Phänologie der Adulten sowie ihr artspezifisches Wirtssuch- und Eiablageverhalten bestimmen das räumlich-zeitliche Verteilungsmuster der Gallbewohner eines Standortes. Die Adulten setzen gleichsam die Rahmen-

* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Tischler, zum 80. Geburtstag gewidmet.

bedingungen für die Interaktionen bei der Nutzung der Nahrungsressourcen in dem eng begrenzten internen Aktionsfeld der besiedelten Gallen (KOPELKE 1988). Hier nehmen die Larvenstadien Nahrung auf, setzen sich mit Raum- und Nahrungskonkurrenten auseinander und werden eventuell ihrerseits von Freßfeinden ausgebeutet. Derartige abgeschlossene Kleinsysteme bilden überschaubare Einheiten, die für analytische Untersuchungen leicht zugänglich und daher besonders geeignet sind, Erkenntnisse über die strukturelle und funktionelle Organisation der Systemkomponenten auf den verschiedenen trophischen Ebenen zu gewinnen.

Die durch Gallwespen (Hymenoptera: Cynipidae) hervorgerufenen Gallbildungen zeichnen sich durch einen differenzierten, komplexen Aufbau mit artspezifischer Formenkonstanz aus, so daß eine Diagnose des Erregers bereits aufgrund morphologischer Merkmale der Galle möglich ist (BUHR 1965). Die Unterfamilie der Cynipinae umfaßt in Europa ca. 200 Arten, von denen annähernd zwei Drittel Gallbildungen an Fagaceen – überwiegend *Quercus*-Arten – induzieren, 5 % an Rosaceen, während die restlichen Arten sich auf fünf weitere Pflanzenfamilien verteilen (ASKEW 1984). Gallbildungen können am Stamm, den Wurzeln, Blüten, Früchten, Knospen und Blättern der Pflanzen hervorgerufen werden. In der Wirtspflanzengattung *Quercus* bilden die Blätter den Hauptbefallsort zahlreicher Gallwespenarten.

Der Lebenszyklus einiger bivoltiner Gallwespen ist durch einen Generationswechsel in Form der Heterogonie gekennzeichnet: Auf eine eingeschlechtliche, nur aus Weibchen bestehende und sich parthenogenetisch fortpflanzende Frühjahrsgeneration folgt eine zweigeschlechtliche Sommergeneration, deren Weibchen befruchtete Eier ablegen. Die Weibchen der beiden Generationen induzieren bei der Eiablage Gallbildungen, die hinsichtlich ihrer Form und Größe sowie der Lage an der Wirtspflanze so stark voneinander abweichen können, daß man sie in einigen Fällen lange Zeit unterschiedlichen Erregerarten zuordnete (ROSS 1932). Dies trifft auch für die im Rahmen dieser Arbeit untersuchte Eichengallwespe *Neuroterus quercus-baccarum* (L.) zu.

In den späten fünfziger Jahren führte ASKEW (1961b) in England umfangreiche Studien an Cynipidengallen der Stieleiche (*Quercus robur* L.) durch. Er verglich die Artenspektren cecidikoler Insekten in den Gallen verschiedener Erregerarten und kam zu dem Schluß, daß der Parasitoidenbesatz der Gallen maßgeblich durch drei Faktoren bestimmt wird: 1. durch die jahreszeitliche Präsenz der Gallen, 2. durch ihre Lage an der Wirtspflanze sowie 3. durch ihre Gestalt und Größe. Stimmen durch verschiedene Arten hervorgerufene Gallen hinsichtlich dieser Faktoren weitgehend überein, so ist auch eine große Ähnlichkeit in den Artenspektren und Dominanzverhältnissen ihrer Parasitoidenkomplexe gegeben. Deutliche Abweichungen treten hingegen zwischen den Parasitoidengarnituren in Gallen der alternierenden Generationen bivoltiner Arten auf, wenn diese sich in ihrer Gestalt und Lage an der Wirtspflanze unterscheiden.

Weiterhin stellte ASKEW (1980, 1984) fest, daß sowohl das Arteninventar als auch die Dominanzverhältnisse des Parasitoidenbesatzes einer Gallart über große Zeiträume und weite geographische Regionen erstaunlich konstant seien. Der Allgemeingültigkeit dieser Aussagen widersprach jedoch das Artenspektrum an Parasitoiden, die von BRAUNE (1979) im Rahmen experimenteller Studien zur Dormanz der Eichengallwespe *Neuroterus quercus-baccarum* (L.) in Schleswig-Holstein aus überwinterten Linsengallen gezogen wurden. Da sich bereits hier erhebliche Unterschiede zu dem von ASKEW (1961b) für dieselbe Art und Gallgeneration in England festgestellten Parasitoidenkomplex zeigten und für den norddeutschen Raum hierzu nur spärliche Angaben vorliegen (WEIDNER 1960, NEHLSSEN 1986, SCHÖNRÖGGE 1990), sollten entsprechende Untersuchungen auch auf die Weinbeerengallen der zweiten Generation ausgeweitet werden, um so einen umfassenden Vergleich zu ermöglichen.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet und Probennahmen

Das Untersuchungsgebiet umfaßte sieben Standorte im Stadtbereich und dem näheren Umland von Kiel (Schleswig-Holstein), von denen das Waldgebiet „Grüner Jäger“ (bei Ekkernförde) mit ca. 25 km am weitesten vom Stadtzentrum entfernt lag. An diesen Standorten suchte ich über den Zeitraum von April 1984 bis Juni 1990 in Abständen Stieleichen (*Quercus robur* L.) auf, um Linsengallen bzw. Weinbeerengallen der alternierenden Generationen von *Neuroterus quercus-baccarum* als Stichproben einzubringen. Die Entnahme der Weinbeerengallen erfolgte direkt von den Bäumen, während Linsengallen erst nach Beginn des Laubfalls, als sie sich bereits von den Blättern gelöst hatten, aus der Bodenstreu unter den Eichen aufgesammelt wurden.

Die Zusammensetzung des ausgewerteten Probenmaterials von insgesamt mehr als 13 000 Linsen- und Weinbeerengallen ist, aufgeschlüsselt nach Standorten und den jeweiligen Zeiträumen der Probennahmen, aus Tabelle 1 ersichtlich. Die durch einen * gekennzeichneten Stichproben wurden von einer Examenskandidatin im Rahmen ihrer Hausarbeit zur Wissenschaftlichen Prüfung für das Lehramt an Gymnasien bearbeitet (NEHLESEN 1986). An den Standorten 1 bis 4 konnten Gallen beider Generationen untersucht werden, während am Standort 5 ausschließlich Linsengallen und an den Probennahmestellen 6 und 7 nur Weinbeerengallen in ausreichender Zahl für eine quantitative Auswertung zur Verfügung standen. Durch die zeitliche Staffelung mehrerer Probennahmen ließ sich für einige Standorte der Parasitierungsverlauf mit voranschreitendem Wachstum der Gallen erfassen.

2.2 Bearbeitung des Probenmaterials

Da nicht nur das Artenspektrum und die Dominanzstruktur der Gallbewohner erfaßt, sondern darüber hinaus auch ihre funktionelle Stellung auf den verschiedenen trophischen Ebenen im Nahrungsnetz des Kleinsystems „Galle“ geklärt werden sollte, wurde das Probenmaterial nach zwei methodischen Ansätzen bearbeitet. Dazu wurde etwa die Hälfte der pro Entnahmeterrain eingebrachten Gallen unter dem Binokular mit einem feinen Skalpell geöffnet und auf das Entwicklungsstadium und die Artzugehörigkeit des oder der Gallbewohner hin untersucht. Diese seziierten Gallen wurden anschließend einzeln in 5-ml-Schnappdeckelgläsern (Weinbeerengallen) bzw. 1-ml-Hartgelatine kapseln der Firma Pohl-Boskamp, Hohenlockstedt (Linsengallen) überführt und bei Zimmertemperatur bis zum Schlupf der Imagines oder Absterben der Gallbewohner gehältert. In täglichen Kontrollen wurde die Weiterentwicklung der bei den Sektionen festgestellten Entwicklungsstadien der Gallbewohner verfolgt. In vielen Fällen wurde so erst eine sichere Bestimmung der in frühen Juvenilstadien eingebrachten Parasitoidenarten möglich. Die Zeitdauer zwischen dem Einbringen der Gallen aus dem Freiland und dem Schlupf der adulten Gallbewohner wurde anhand der Schlupfprotokolle ermittelt. Durch einen Vergleich dieser Inkubationszeiten ließ sich die Schlupfsequenz der verschiedenen Gallbewohner erfassen.

Das restliche Probenmaterial wurde ungeöffnet in Einzelzucht genommen, um so eine mögliche Einflußnahme der Sektion auf den Entwicklungsverlauf und die Überlebensrate der Gallbewohner zu vermeiden. Durch diese Zuchtansätze konnten zwar die Anzahl und Artzugehörigkeit der pro Galle schlüpfenden Individuen, nicht aber deren Stellung im Nahrungsgefüge der Galle bestimmt werden. So blieb zwangsläufig ungeklärt, ob ein geschlüpfes Tier Primärparasitoid des Gallerregers war oder sich hyperparasitisch an ande-

Tab. 1: Zusammensetzung des untersuchten Probenmaterials

Standorte	Linsengallen				Weinbeerengallen				
	an Blättern		an Kätzchen		an Blättern		an Kätzchen		
	Zeitraum	Proben- nahmen	ausgewertete Gallen	Zeitraum	Proben- nahmen	ausgewertete Gallen	Zeitraum	Proben- nahmen	ausgewertete Gallen
1 Biologie- zentrum	05.12.84-06.05.85	8	969	31.05.85-17.06.85	6	452*	31.05.85-15.06.85	4	71*
	27.01.86-06.05.86	7	1065	02.06.86-13.06.86 18.05.90-31.05.90	2 2	74 721	13.06.86	1	8
2 Metten- hof	06.04.86-06.05.86	2	298	22.05.85-09.07.85	11	829*			
				01.06.86-05.06.86 11.05.90	2 1	48 218	01.06.86-05.06.86 11.05.90	2 1	66 285
3 Grüner Jäger	27.11.84-22.04.85	8	936	22.05.85-13.08.85 15.05.90	15 1	923* 121	01.06.85 15.05.90	1 1	10* 297
	15.04.84	1	88						
4 Vieburger Gehölz	06.11.84-05.05.85	10	1235	15.06.85	1	121*			
	29.01.86-23.04.86	6	763	03.06.86-11.06.86 17.05.90	2 1	202 385	03.06.86	1	40
5 Altenholz- Stift	04.11.84-21.04.85	8	942						
	28.01.86-04.05.86	7	1037						
6 Falken- stein				01.06.86-12.06.86 16.05.90-13.06.90	3 3	183 531	01.06.86-12.06.86 16.05.90-01.06.90	3 2	114 241
				29.05.86	1	44	29.05.86	1	48
7 Alt. Eider- kanal									
Gesamtzahl untersuchter Gallen:			7333	4852			1180		

ren Gallbewohnern entwickelte. Erst die Kombination der Sektionsbefunde mit den Schlupfergebnissen der Zuchtansätze ermöglichte eine Analyse der Verknüpfungsart der Gallbewohner in Form eines Nahrungsnetzes und lieferte ein Bild von den bestehenden Interaktionsmustern zwischen den verschiedenen Systemkomponenten des Kleinsystems Galle.

Sämtliche Gallen wurden direkt nach der Probennahme auf Schlupflöcher hin untersucht, um so Hinweise auf den Schlupfzeitpunkt der Gallbewohner im Freiland zu erhalten. Für die mehr oder weniger kugelförmigen Weinbeerengallen wurde zudem mit Hilfe einer Schublehre der größte Durchmesser ermittelt und protokolliert. Dadurch konnte später geklärt werden, ob der Befall durch bestimmte Parasitoidenarten im Vergleich zu unparasitierten Gallen durch frühes Abtöten des Gallerregers zu einer Beeinträchtigung des Gallwachstums führte.

2.3 Auswertung und Darstellung der Ergebnisse

Zur quantitativen Beschreibung der in den verschiedenen Galltypen festgestellten Artengemeinschaften und für deren Vergleich zwischen den Standorten wurden folgende biozönotische Indices nach den von MÜHLENBERG (1989) angegebenen Formeln berechnet:

1. Die **Dominanz** als Maß für die relative Häufigkeit einer Art im Vergleich zur Gesamtindividuenzahl der Artengemeinschaft des jeweiligen Standortes,
2. der **JACCARD-Index** (JZ) für einen Vergleich der Artenidentität zwischen zwei Artengemeinschaften,
3. die **RENKONENSche Zahl** (Re) als Maß für die Übereinstimmung in den Dominanzverhältnissen von zwei Artengemeinschaften sowie
4. der **Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN** ($K_w = \frac{JZ \cdot Re}{100}$), der bei einem Vergleich zweier Artengemeinschaften nicht nur die gemeinsam vorkommenden Arten, sondern auch ihre relativen Häufigkeiten berücksichtigt.

Zur Charakterisierung der strukturellen Mannigfaltigkeit der Artengemeinschaften in den verschiedenen Galltypen wurde die **Diversität** nach dem **SHANNON-WEAVER-Index** (Hs) und die **Evenness** (E) als Maß für den Ausbildungsgrad der Diversität berechnet.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Phänologie, Lebenszyklus und Generationswechsel von *Neuroterus quercus-baccarum* (L.)

Besonders auffällig sind bei dieser bivoltinen Art die Gallen der eingeschlechtlichen Generation, die im Spätsommer oft in großer Zahl an den Unterseiten der Eichenblätter in Erscheinung treten. Im Extremfall konnten an einem einzelnen Eichenblatt mehr als 1000 *Neuroterus*-Gallen festgestellt werden (BAUDYS 1917). Diese Gallen sind stark abgeflacht, erreichen einen Durchmesser von bis zu 5 mm und werden als Linsengallen bezeichnet. Mit dem Laubfall im Herbst lösen sie sich von den Blättern und gelangen in die Streuschicht, wo die Überwinterung erfolgt. Im Frühjahr schlüpfen aus ihnen die Weibchen der eingeschlechtlichen Generation, die unbefruchtete Eier in sich gerade öffnende Knospen ihrer Wirtspflanze ablegen. Erfolgte die Eiablage in eine Blattknospe, so entstehen nach

dem Austreiben an den Blättern kugelförmige Gallen, die einen Durchmesser von 10 bis 12 mm erreichen. Sie besitzen einen hohen Wassergehalt, ähneln in ihrer Größe und Turgeszenz den Beeren einer Weintraube und werden daher als Weinbeerengallen bezeichnet. Wurden hingegen Blütenknospen belegt, so treten die Weinbeerengallen an den Blütenständen auf und werden Kätzchengallen genannt. Aus den Weinbeerengallen schlüpfen bereits Ende Mai bis Anfang Juni die Imagines der zweigeschlechtlichen Generation. Deren Weibchen legen befruchtete Eier in das Gewebe von Eichenblättern und induzieren die Ausbildung von Linsengallen, aus denen im folgenden Frühjahr wiederum die eingeschlechtliche Weibchengeneration schlüpft.

Trotz unterschiedlicher Form und Größe sind die Gallen der alternierenden Generationen histologisch sehr ähnlich differenziert (MANI 1964). Es handelt sich um einkammerige Lysenchymgallen, in deren Zentrum die Larve des Gallerregers, umgeben von ihrer Nahrungsressource, einer proteinreichen Nährschicht, heranwächst, die sie im Verlauf ihrer Entwicklung konsumiert. Dieser Bereich der inneren Galle ist durch eine sklerotisierte Schutzschicht von dem umgebenden Gallparenchym getrennt, das sich bis zur Epidermis erstreckt. Für die Weibchen der anderen Gallbewohner, d. h. der cecidikolen Inquilinen und Parasitoide, gilt es, diese Schichten mit dem Ovipositor zu durchdringen, um ein Ei in die zentrale Kammer oder direkt an den Gallerreger zu plazieren. Sämtliche Gallbewohner verpuppen sich in der Galle und verlassen diese durch eine Schlupföffnung, die sie als adulte Tiere durch die Gallwand nagen müssen.

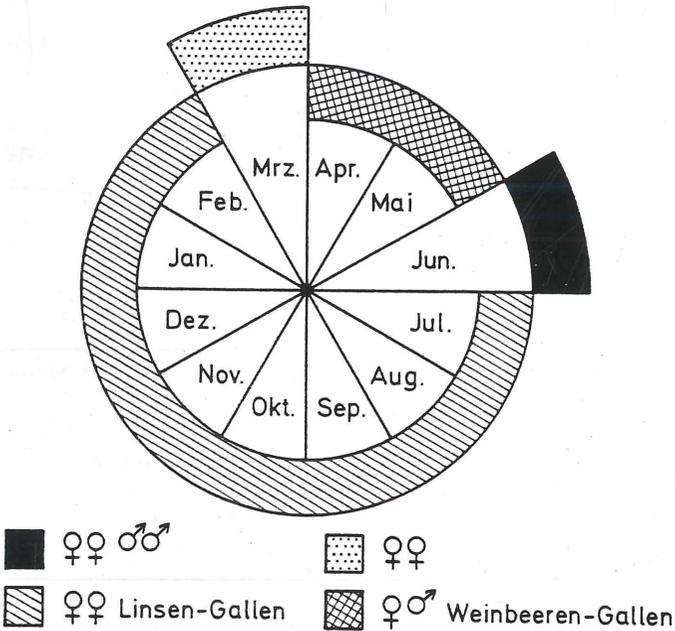


Abb. 1: *Neuroterus quercus-baccarum* (L.). Lebenszyklus der Gallwespe und Phänologie ihrer an Eichen hervorgerufenen Gallen (verändert nach MANI 1964)

Der in Abbildung 1 dargestellte Lebenszyklus von *Neuroterus quercus-baccarum* läßt erkennen, daß die Adulten dieser bivoltinen Art insgesamt nur für ca. zwei Monate in dem weiträumigen externen Aktionsfeld des Standortes ihrer Wirtspflanzen anzutreffen sind. Der überwiegende Teil des Jahres wird von den Juvenilstadien in dem internen Aktionsraum der beiden Gallgenerationen durchlaufen. Auffällig ist die weitaus längere Entwicklungszeit in den überwinternden Linsengallen, die nach BRAUNE (1979) durch das Auftreten einer Dormanz während der späten Larvalentwicklung bedingt ist. Diese Entwicklungsruhe ist als thermisch gesteuerte Parapause in das von MÜLLER (1976) vorgeschlagene System der Dormanzformen bei Insekten einzuordnen. Sie kommt dadurch zustande, daß der wirksame Temperaturbereich für den Ablauf einer späten Phase der Larvalentwicklung bei dieser Gallwespengeneration in Richtung der niedrigeren Temperaturen verschoben ist. Unter Freilandbedingungen setzt bei noch relativ hohen Temperaturen im Spätsommer und Herbst zwangsläufig eine Entwicklungsruhe der Larven ein. Erst bei absinkenden Freilandtemperaturen wird der kälteerfordernde Ontogeneschritt durchlaufen. Ende Dezember schließt sich dann eine zweite Phase der Morphogeneseruhe an, wenn niedrige Temperaturen ausreichend lange gewirkt haben, aber ein Temperaturanstieg noch nicht gegeben ist, ohne den eine Fortsetzung der Entwicklung über die Verpuppung bis zum Schlupf der Weibchen nicht möglich ist. Diese zweite Dormanzphase ist eine thermische Quieszenz, da die Entwicklungsruhe jederzeit experimentell durch Überführen der Gallen in höhere Temperaturen beendet werden kann. Aufgrund dieser zweiten Dormanzphase ist der Schlupftermin der Weibchengeneration im Frühjahr variabel und vom jeweiligen Temperaturverlauf abhängig, wodurch eine weitgehende Synchronisation mit der Entwicklung der Wirtspflanze erzielt wird.

3.2 Artenspektrum der cecidikolen Insekten und ihre funktionelle Stellung im Nahrungsnetz der Gallen

Tabelle 2 zeigt vergleichend die Artenspektren cecidikoler Insekten, die bei meinen Untersuchungen in Schleswig-Holstein und von ASKEW (1961b) in England aus Gallen der alternierenden Generationen von *N. quercus-baccarum* gezogen wurden. Trotz meines bedeutend umfangreicheren Probenmaterials konnte ich nur sieben der insgesamt 12 für England angeführten Arten nachweisen. Diese Arten sind durch Fettdruck hervorgehoben und gehören zwei biologisch unterschiedlichen Gruppen an, den phytophagen inquilinen Gallwespen und den entomophagen Parasitoiden aus insgesamt vier Familien der Chalcidoidea. Die entomophagen Arten weisen alle eine ektoparasitische Lebensweise auf.

Ein Vergleich der Artengemeinschaften anhand des JACCARD-Index (JZ) ergibt für Linsen- und Weinbeerengallen in Schleswig-Holstein mit 57 % eine größere Übereinstimmung als zwischen den Bewohnerspektren der alternierenden Gallgenerationen in England (JZ = 33 %) sowie den cecidikolen Insekten in Weinbeerengallen der beiden geographischen Gebiete (JZ = 36 %). Die höchste Artenidentität ist mit 71 % zwischen den Bewohnerspektren der Linsengallen in Schleswig-Holstein und England gegeben.

Auf welchen trophischen Ebenen im Nahrungsnetz der Gallen die verschiedenen Arten vertreten sind und welche Interaktionsmuster sich nach meinen Sektionsbefunden feststellen ließen, ist aus Abbildung 2 ersichtlich. Auf der Ebene der Phytophagen ist in beiden Gallgenerationen nur *Synergus albipes* als Nahrungskonkurrent des Gallerregers zu verzeichnen. Diese inquiline Gallwespe kann selbst keine Gallbildung hervorrufen, sondern ist darauf angewiesen, ihre Eier nach Kuckucksart in die Gallen anderer Cynipidenarten zu legen. In der Konkurrenz um die begrenzte Nahrungsressource des Gallgewebes sind die Inquilinenlarven stets dem Gallerger überlegen. Dieser wird bereits im Larvenstadium

Tab. 2: Artenspektrum der aus Gallen von *N. quercus-baccarum* in Schleswig-Holstein und England gezogenen Inquilinen und Parasitoide. Weitere Erläuterungen im Text.

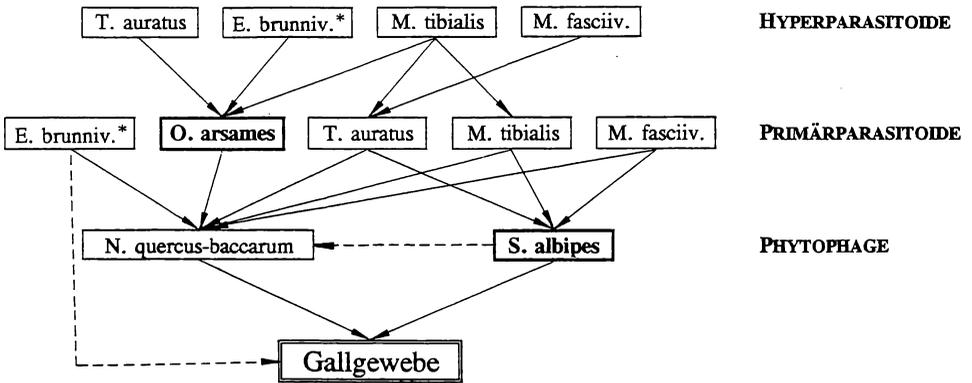
	Weinbeerengallen		Linsengallen	
	eigene Befunde n = 6032	ASKEW (1961) n = 382	eigene Befunde n = 7333	ASKEW (1961) n = 81
CYNIPOIDEA				
CYNIPIDAE				
<i>Synergus albipes</i>	*	*	*	*
<i>S. gallae-pomiformis</i>		*		
CHALCIDOIDEA				
EURYTOMIDAE				
<i>Eurytoma brunniventris</i>	*	*		*
TORYMIDAE				
<i>Torymus auratus</i>	*	*	*	*
<i>Torymus nigricornis</i>		*		
PTEROMALIDAE				
<i>Mesopolobus tibialis</i>	*	*	*	*
<i>Mesopolobus dubius</i>			*	*
<i>Mesopolobus fasciiventris</i>	*		*	*
<i>Mesopolobus jucundus</i>		*		
EULOPHIDAE				
<i>Olynx arsames</i>	*	*		
<i>Olynx gallarum</i>				*
EUPELMIDAE				
<i>Eupelmus urozonus</i>		*		

abgetötet und nach meinen Sektionsbefunden auch verzehrt. Für einen frühzeitigen Befall und ein sofortiges Abtöten des Gallerregers spricht auch die Häufigkeitsverteilung der Gallgrößen, aus denen *S. albipes* gezogen wurde (Abb. 3). Im Vergleich zu unparasitierten Weinbeerengallen sind die von dieser Inquilinenart besiedelten Gallen mit einer mittleren Größe von 6,6 mm signifikant kleiner, was nahelegt, daß das Gallwachstum durch Stimuli der Larve des Gallerregers gesteuert wird. Durch dessen frühzeitiges Abtöten kommt das Gallwachstum zum Stillstand.

Während sich in Linsengallen stets nur eine Inquilinenlarve entwickelt, sind Mehrfachbelegungen bei Weinbeerengallen recht häufig. In diesen Fällen wird die zentrale Larvenkammer stark erweitert und von den *Synergus*-Larven durch dünne Wände aus Gallgewebe und Schleim unterteilt. Aufgrund der starken Fraßaktivität der Inquilinenlarven werden

solche Gallen sehr dünnwandig, wodurch ein späterer Befall durch Parasitoide begünstigt werden dürfte. Aus einzelnen Weinbeerengallen konnten bis zu fünf Individuen gezogen werden. Waren diese nicht ausschließlich Inquilinen, so wurde als Endbewohner der Galle für die quantitative Auswertung stets die Art angesehen, die in der höchsten Individuenzahl vertreten war. Nach ASKEW (1984) ist *Synergus albipes* nur wirtspflanzenspezifisch und in einer größeren Zahl verschiedener Eichengallen vertreten. In Schleswig-Holstein wäre das Vorkommen dieser bivoltinen Art bereits durch die alleinige Präsenz der Gallen von *N. quercus-baccarum* gesichert.

a) WEINBEERENGALLEN



b) LINSENGALLEN

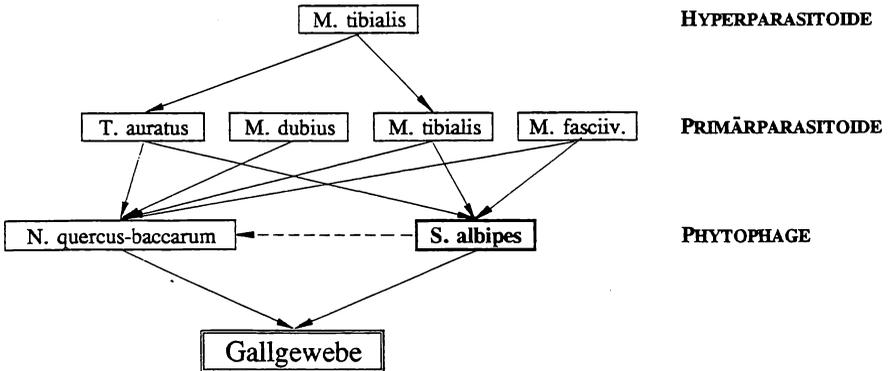


Abb. 2: Funktionelle Stellung der cecidikolen Arten im Nahrungsnetz der Gallen. (Die mit einem * gekennzeichnete Art kam ausschließlich in Weinbeerengallen an Blättern vor.)

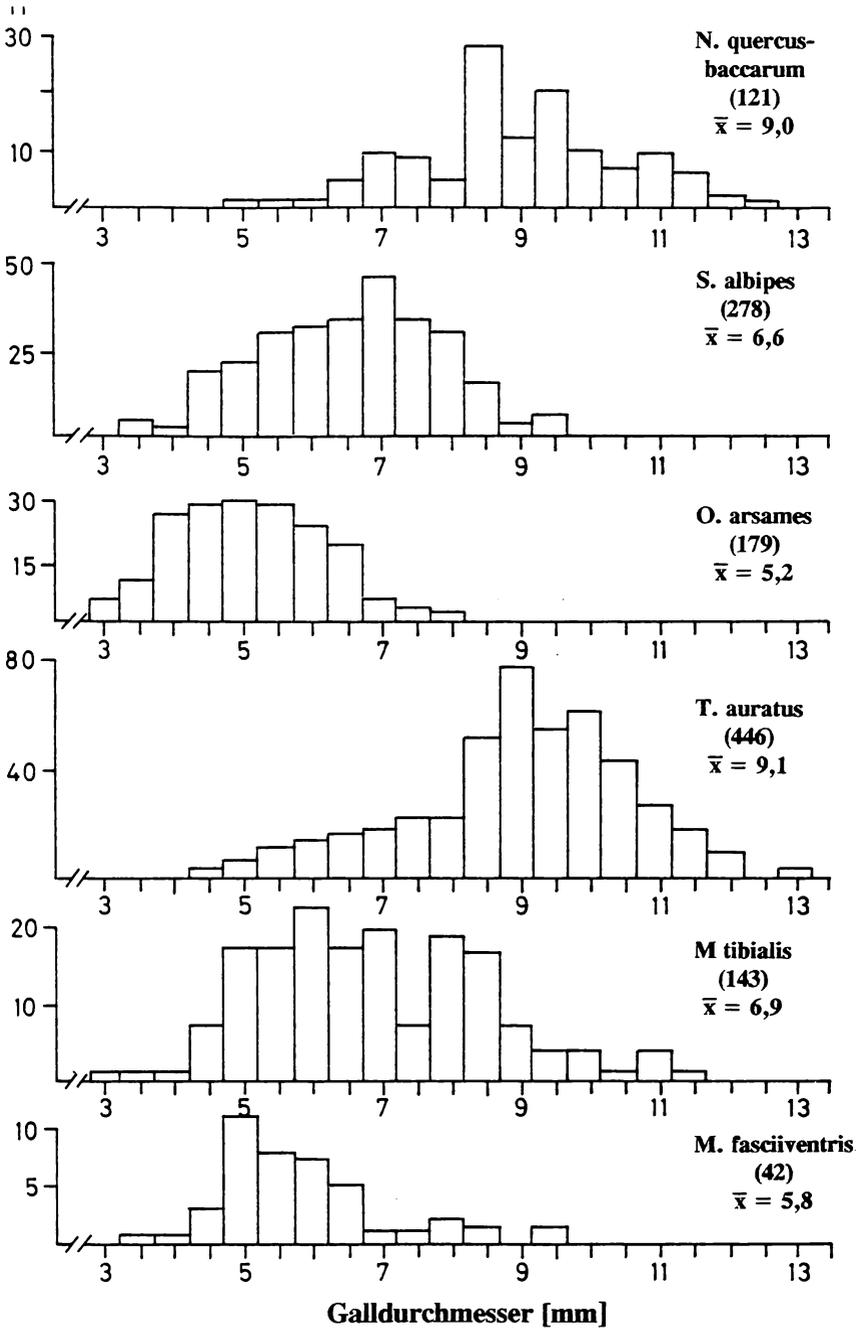


Abb. 3: Vergleich der Größenverteilung von Weinbeerengallen, aus denen der Gallerreger oder einige der häufigeren cecidikolen Arten schlüpften (Klassenbreite: 0,5 mm)

Auch für *Olynx arsames* ist aufgrund der in Abbildung 3 dargestellten Gallgrößen ($\bar{x} = 5,2$ mm) und nach meinen Sektionsbefunden ein frühzeitiger Befall und sofortiges Abtöten des Gallerregers anzunehmen. Nach ASKEW (1961c) ist das Wirtsspektrum dieser Eulophide im Vergleich zu den restlichen in Gallen von *N. quercus-baccarum* vertretenen Parasitoidenarten sehr begrenzt. Da nur Larven der Gallerreger parasitiert werden, handelt es sich bei dieser Art um einen oligophagen Primärparasitoiden. *Olynx arsames* kam ausschließlich in Weinbeerengallen an Blättern und Kätzchen vor. Solche Gallen waren nicht nur wesentlich kleiner als unparasitierte, sondern wiesen auch auffällige Strukturänderungen auf. Sie sind weitaus dickwandiger und fester, wodurch sie ihre kugelige Form auch dann noch behalten, wenn die übrigen Gallen nach dem Ausschlüpfen ihrer Bewohner geschrumpft oder bereits von den Eichen abgefallen sind. ASKEW (1961c) hat die mechanische Belastungsfähigkeit von Weinbeerengallen untersucht und festgestellt, daß der erforderliche Kraftaufwand zum Durchdringen der Gallwand mit einer Nadel bei den von *Olynx arsames* befallenen Gallen dreimal so groß ist wie bei unparasitierten. Diese veränderte Gallstruktur dürfte einen weitgehenden Schutz vor späterem Parasitoidenbefall bieten, was sich wegen der langen Entwicklungszeit dieser Art in den Weinbeerengallen als günstig erweist. *O. arsames* ist der einzige Gallbewohner mit einem univoltinen, z. T. auch mehrjährigen Lebenszyklus. Die Überwinterung in den Weinbeerengallen erfolgt zumeist im Puppenstadium. Nur ein geringer Anteil von Überliegern, die zwei oder noch mehr Jahre in den Gallen verbleiben, überwintern zunächst als Larven. Aufgrund des univoltinen Lebenszyklus wäre das Vorkommen dieser Art in Schleswig-Holstein bereits durch die alleinige Präsenz der Gallen von *N. quercus-baccarum* gesichert.

Eine Sonderstellung im Parasitoidenkomplex von *N. quercus-baccarum* nimmt *Eurytoma brunniventris* ein, indem sich ihre Larven nicht nur entomophag an Gallbewohnern, sondern nach deren Verzehr auch phytophag vom Gallgewebe ernähren. Nach ASKEW (1975) kommt diese multivoltine und ausgesprochen polyphage Art in fast sämtlichen Eichengallen vor und befällt nicht nur die Gallerreger, sondern auch deren Inquilinen und Parasitoide. In meinem Probenmaterial konnte *E. brunniventris* in nur geringer Zahl ausschließlich in Weinbeerengallen an Blättern als Primärparasitoid des Gallerregers und hyperparasitisch an *Olynx arsames* festgestellt werden. Auch nach den Befunden ASKEWS (1961b) ist dieser Parasitoid niemals in Kätzchengallen nachgewiesen worden, was auf eine Spezialisierung der Wirtssuche auf Blattgallen deutet. Die Abundanzwerte dieser Art dürften weitgehend durch das Spektrum der an einem Standort vergesellschaftet vorkommenden Gallarten bestimmt sein, da *E. brunniventris* wegen des multivoltinen Lebenszyklus auf ein jahreszeitlich gestaffeltes Auftreten mehrerer Gallarten angewiesen ist.

Torymus auratus ist einer der häufigsten Parasitoide von *N. quercus-baccarum*. Diese ausgesprochen polyphage Art besitzt einen bivoltinen Lebenszyklus (ASKEW 1965) und kam in den Gallen beider Generationen als Primärparasitoid des Gallerregers sowie des Inquilinen und in Weinbeerengallen zusätzlich hyperparasitisch an *Olynx arsames* vor. Besonders häufig war *T. auratus* nach meinen Sektionsbefunden als Primärparasitoid des Gallerregers vertreten. Dabei wurden die Larven dieses Parasitoiden fast ausnahmslos erst an unpigmentierten *Neuroterus*-Puppen festgestellt. Ein recht später Befall der Gallen ergibt sich auch aus der Häufigkeitsverteilung der Gallgrößen (Abb. 3), die keine signifikante Abweichung zu unparasitierten Gallen zeigt.

Als ausgesprochen polyphage Parasitoide sind weiterhin drei Pteromaliden-Arten der Gattung *Mesopolobus* vertreten, von denen *M. tibialis* und *M. fasciiventris* in beiden Gallgenerationen, *M. dubius* hingegen nur in Linsengallen vorkamen. Die bei weitem häufigste Art ist unter ihnen *M. tibialis*, deren Vorkommen bei einem bivoltinen Lebenszyklus in Schleswig-Holstein bereits durch die alleinige Präsenz der Gallen von *N. quercus-baccarum* gesichert wäre. Dies trifft nicht für die beiden anderen Arten zu, von denen *M. fas-*

ciiventris nach ASKEW (1961a) jährlich mindestens drei Generationen durchläuft und *M. dubius* bei ungeklärten Generationsverhältnissen nur als Primärparasitoid des Gallerregers in Linsengallen vorkam. Diese Arten dürften – wie bereits für *Eurytoma brunni-ventris* erläutert – auf das jahreszeitlich gestaffelte Auftreten mehrerer Gallarten an einem Standort angewiesen sein. Das vielfältigste Interaktionsmuster ergab sich nach meinen Sektionsbefunden für *M. tibialis*, wobei diese Art in beiden Gallgenerationen nicht nur als Primärparasitoid des Gallerregers und Inquilinen, sondern auch hyperparasitisch an anderen Primärparasitoiden, in einigen Fällen sogar an Individuen der eigenen Art festgestellt wurde.

Die in Abbildung 3 dargestellte Größenverteilung der Weinbeerengallen, aus denen *M. tibialis* und *M. fasciiventris* schlüpften, läßt bei Mittelwerten von 6,9 bzw. 5,8 mm auf einen frühzeitigen Befall schließen; doch konnte ich bei meinen Sektionen *Mesopolobus*-Larven als Primärparasitoide von *N. quercus-baccarum* stets erst an Puppen des Gallerregers feststellen. Eine Erklärung für diesen offensichtlichen Widerspruch ergibt sich aus Verhaltensstudien, die von ASKEW (1961a) vergleichend an einigen *Mesopolobus*-Arten durchgeführt wurden. Durch Auswahlversuche, in denen er den Testtieren Knetgummikugeln verschiedener Größen anbot, konnte ASKEW artspezifische Unterschiede in der Präferenz bestimmter Gallgrößen bei der Wirtssuche der Weibchen aufzeigen. Die kleinsten Kugeln wurden dabei von *M. fasciiventris* bevorzugt, was auch mit den von mir festgestellten Gallgrößen übereinstimmt und dazu führt, daß diese Art in Weinbeerengallen hauptsächlich als Primärparasitoid an *S. albipes* vorkommt. Durch *O. arsames* parasitierte Gallen gehören auch der bevorzugten Größenklasse an; doch dürfte bei ihnen die verhärtete Gallwandung einen weitgehenden Schutz vor einer Parasitierung bieten. Leider finden sich keine Angaben für *M. tibialis*. Ähnlich wie es von ASKEW für die Weibchen von *M. jucundus* nachgewiesen wurde, ist bei dieser Art aufgrund der Körpergröße eine Bevorzugung etwas größerer Gallen zu erwarten, was auch durch die Häufigkeitsverteilung der von mir festgestellten Gallgrößen nahegelegt wird.

Die relativen Häufigkeiten der vorgestellten Arten in dem untersuchten Stichprobenmaterial sind in einer zusammenfassenden Auswertung sämtlicher Standorte für Linsengallen sowie Weinbeerengallen an Blättern und Kätzchen aus Abbildung 4 ersichtlich. Auffällig sind die recht hohen Parasitierungsraten, die mit 59 % für Linsengallen und sogar noch höheren Werten für Weinbeerengallen an Blättern (89 %) und Kätzchen (91 %) verdeutlichen, daß *Neuroterus quercus-baccarum* als gallbewohnende Art keineswegs besser vor Feinden geschützt ist als freilebende phytophage Insekten.

Von den insgesamt sieben bei meinen Untersuchungen festgestellten cecidikolen Arten des Feindkomplexes dieser Gallwespe waren in Linsengallen sowie Weinbeerengallen an Kätzchen jeweils fünf, in Weinbeerengallen an Blättern hingegen sechs Arten vertreten. Bei ähnlichen Werten der Evenness ist die strukturelle Mannigfaltigkeit dieser Artengemeinschaften mit Diversitätsindices von 1,23 und 1,29 (Linsengallen und Weinbeerengallen an Blättern) sowie $H_s = 1,05$ für Kätzchengallen deutlich geringer als die von ASKEW (1980) in England für den 12 Arten umfassenden Feindkomplex von *N. quercus-baccarum* in Weinbeerengallen mit $H_s = 1,78$ angegebene Diversität. Für die weitere quantitative Auswertung wurden nur die von Inquilinen und Parasitoiden besiedelten Gallen berücksichtigt.

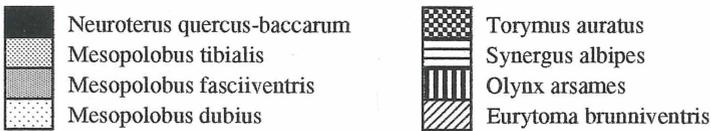
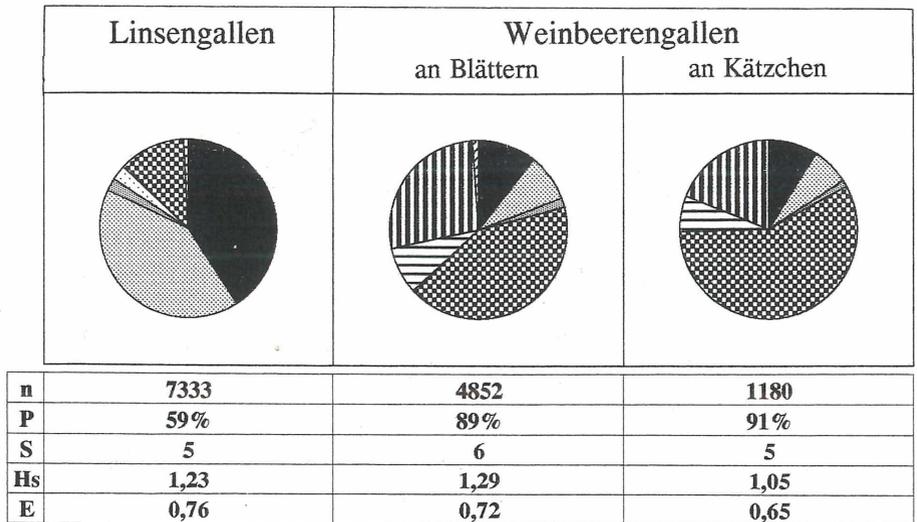


Abb. 4: Vergleich der Bewohnergemeinschaften von Linsen- und Weinbeerengallen bei der Gesamtauswertung des Probenmaterials sämtlicher Standorte (n: Stichprobenumfang, P: Parasitierungsgrad, S: Anzahl der cecidikolen Arten, Hs: SHANNON-WEAVER-Index, E: Evenness). Bei der Berechnung der Diversität fanden nur die cecidikolen Arten Berücksichtigung

3.3 Arteninventar und Dominanzstruktur der cecidikolen Insekten an den verschiedenen Standorten

Kennzeichnend für die Gemeinschaft der Gallbewohner eines Standortes sind nicht nur die vorkommenden Arten, sondern auch die relativen Häufigkeiten, mit denen sie dort vertreten sind. Die von den einzelnen Arten erzielten Abundanzwerte sind aufgeschlüsselt nach Galltypen (L: Linsengallen, WB: Weinbeerengallen an Blättern und WK: Weinbeerengallen an Kätzchen) und Standorten (1 bis 7) in Abbildung 5 dargestellt. Zur besseren Übersichtlichkeit wurden die Abundanzwerte der nach der Klassifizierung von ENGELMANN (1978) in der jeweiligen Gemeinschaft dominanten Arten (Individuenanteile von 10,0 bis 31,9 %) mit einem Punkteraster unterlegt und die eudominanten Arten (≥ 32 %) zusätzlich durch eine fette Umrahmung hervorgehoben.

Von den insgesamt sieben Arten zeichnen sich *M. tibialis* und *T. auratus* durch die größte Konstanz aus, indem sie an sämtlichen Standorten in den verschiedenen Galltypen vertreten waren. Als Ausdruck einer starken Dominanz der polyphagen Parasitoide stellten diese beiden Arten additiv mit Werten zwischen 64 und 93 % die höchsten Individuenanteile in den Artengemeinschaften der meisten Standorte. Eine vergleichsweise hohe Konstanz ergibt sich nur noch für die Inquiline *Synergus albipes*, die mit Ausnahme der Lin-

sengallen am Standort 3 in sämtlichen Galltypen der verschiedenen Standorte vorkam, aber nur in den Weinbeerengallen einiger Standorte zu den dominanten Arten zählte. Die ausschließlich als Primärparasitoid des Gallerregers auftretende Eulophide *O. arsames* bildete an sämtlichen Standorten einen festen Bestandteil der Artengemeinschaften in Weinbeerengallen und kam teilweise als dominante, in einigen Fällen sogar als eudominante Art vor. Die restlichen drei Parasitoidenarten sind aufgrund ihrer geringen Abundanzwerte eher als Begleitarten einzustufen. Von ihnen war *M. fasciiventris* an sämtlichen Standorten, aber meist nicht in allen Galltypen vertreten, während *M. dubius* ausschließlich in Linsengallen und *E. brunniventris* nur in Weinbeerengallen an Blättern vorkamen.

	1			2			3			4			5			6		7	
	L	WB	WK	WB	WK														
1. <i>M. tibialis</i>	76	13	12	40	11	14	87	13	5	53	3	6	69	4	4	7	10		
2. <i>M. fasciiventris</i>	8	2		1	1	4	4	2	2				1	2	1		2		
3. <i>M. dubius</i>	3			6			3			10			4						
4. <i>T. auratus</i>	12	52	78	50	53	75	6	51	30	33	32	78	23	41	75	81	83		
5. <i>S. albipes</i>	1	11	3	4	4	1		10	11	2	9	3	3	15	11	5	2		
6. <i>O. arsames</i>		21	7		30	9		18	52		56	13		38	9	7	3		
7. <i>E. brunniventris</i>		1			1			4			1			1					
1. + 4.	88	65	90	90	64	89	93	64	35	86	35	84	92	45	79	88	93		
5. + 6.	1	32	10	4	34	10	0	28	63	2	65	16	3	53	20	12	5		

Abb. 5: Arteninventar und Dominanzstruktur der cecidikolen Insekten an den verschiedenen Standorten. Weitere Erläuterungen im Text

Ein Vergleich der Artenidentität zwischen den verschiedenen Galltypen und Standorten ist als Trellis-Diagramm in Abbildung 6a dargestellt. Die höchste Übereinstimmung besteht hiernach für die Bewohnerspektren des jeweils gleichen Galltyps zwischen den verschiedenen Standorten. Diese Werte sind zur Verdeutlichung in dem Diagramm gesondert unterhalb der Diagonalen eingetragen und ergeben im Mittel für Kätzchengallen $JZ = 89\%$ > Weinbeerengallen an Blättern (85%) > Linsengallen (84%). Eine vergleichbar hohe Artenidentität mit $JZ = 78\%$ ist auch zwischen den Weinbeerengallen an Blättern und Kätzchen festzustellen (diese Werte sind in dem Feld oberhalb der Diagonalen mit einem Punkteraster unterlegt). Die größten Unterschiede zeigen sich bei einem Vergleich der Artenspektren in Linsengallen und Weinbeerengallen an Blättern bzw. an Kätzchen mit einem mittleren JACCARD-Index von 55% bzw. 48% .

Die gleichen strukturellen Übereinstimmungen ergeben sich nach dem WAINSTEIN-Index (Abb. 6b), der nicht nur die Zahl der gemeinsam vorkommenden Arten, sondern auch die Übereinstimmung in den Dominanzverhältnissen der zu vergleichenden Artengemeinschaften berücksichtigt. Auch hier zeigt sich die größte Ähnlichkeit zwischen den Artengemeinschaften des jeweils gleichen Galltyps an den verschiedenen Standorten mit mittleren Kw-Werten von 69% (Kätzchengallen) > 63% (Weinbeerengallen an Blättern) > 62% (Linsengallen). Deutliche Unterschiede treten hingegen zwischen den Bewohnergemeinschaften in Gallen der alternierenden Generationen auf, für die sich Ähnlichkeitsindices von im Mittel nur ca. 20% ergeben.

a) Artenidentität (JACCARD-Index)

		1			2			3			4			5			6			7			
		L	WB	WK	L	WB	WK	L	WB	WK	L	WB	WK	L	WB	WK	L	WB	WK	L	WB	WK	
1	L																						
	WB	57	50		57	67		57	67		43	50		57	67		57	67		50	67		
	WK		67	43		83	43		83	57		67	57		83			83			100		
2	L	80			43	50		43	50		50	60		43	50		43	50		60	60		
	WB	100				83	43		83	57		67	57		83			83			83		
	WK		80			50	83		67	67		67	67		83			80			80		
3	L	80		60		43	50		29	33		43	50		33	50		43	50		33	50	
	WB	100		100			83	51		67	57		83			83			83			83	
	WK		80			100			67	67		67	83		80			80			80		
4	L	100		80		80			43	50		57	67		50	67		67	50		67		
	WB	83		83		83			88	43		67	67		83			67	67		67		
	WK		100			80			80			50	67		100			100			100		
5	L	100		80		80			100			57	67		50	67		67	50		67		
	WB	100		100		100			83			83			83			83			83		
	WK		80			100			100			80			80			80			80		
6	L	100		80		80			100			57	67		50	67		67	50		67		
	WB	100		100		100			83			83			83			83			83		
	WK		80			100			100			80			80			80			80		
7	L	100		80		80			100			57	67		50	67		67	50		67		
	WB	100		100		100			83			83			83			83			83		
	WK		80			100			100			80			80			80			80		

b) Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN

		1			2			3			4			5			6			7			
		L	WB	WK	L	WB	WK																
1	L																						
	WB	17	17		14	18		17	13		6	9		10	11		10	16					
	WK		49	29		64	9		57	28		49	23		65			57					
2	L	44			28	34		29	19		19	36		21	29		37	31					
	WB	89				63	8		58	26		58	24		59			57					
	WK		94			11	63		33	30		26	48		72								
3	L	72		29		10	6		3	4		5	5		4	9							
	WB	94		85			54	25		48	23		62			56							
	WK		36			47			25	63		21	70		37								
4	L	70		64		51			16	21		23	26		21	31							
	WB	54		58		52			48	12		35			26								
	WK		94			73			40			16	41		95								
5	L	85		56		63			83			17	20		16	24							
	WB	79		80		75			68			55			43								
	WK		71			90			55	73		73			73								
6	L	48		48		46			37			38			74								
	WB	48		48		46			37			38			74								
	WK		74			89			41			71			85								

Abb. 6: Vergleich der Artenidentität und Dominanzstruktur zwischen den Bewohnergemeinschaften der beiden Gallgenerationen an den verschiedenen Standorten. Weitere Erläuterungen im Text

Besonders hervorgehoben sei die relativ hohe Übereinstimmung der Artengemeinschaften bei einem Vergleich der Weinbeerengallen an Blättern und Kätzchen mit einem mittleren WAINSTEIN-Index von 55 %. Dieser Befund stimmt nicht mit den von ASKEW (1961b) bei seinen Untersuchungen im Wytham Wood in England gewonnenen Ergebnissen überein, nach denen für Kätzchengallen nicht nur weitaus niedrigere Parasitierungsraten und geringere Anteile der Inquilinen sowie von *O. arsames*, sondern auch das Fehlen von *E. brunneviventris* und *Mesopolobus*-Arten festgestellt wurde, was er auf eine Spezialisierung des Wirtssuchverhaltens dieser Arten auf Blattgallen zurückführt. Abbildung 4 läßt erkennen, daß in den von mir untersuchten Kätzchengallen nur *E. brunneviventris* nicht vertreten war, während *M. tibialis* mit vergleichbarer Häufigkeit wie in Weinbeerengallen an Blättern vorkam und die Gesamtparasitierung sogar geringfügig höher war als in den Blattgallen. Leider macht ASKEW keine Angaben darüber, ob er sein Probenmaterial vom Boden aufgesammelt oder – wie bei meinen Untersuchungen – direkt von den Bäumen entnommen hat. Kätzchengallen lösen sich nämlich schon bei geringen Windeinflüssen frühzeitig von den Blütenständen, fallen zu Boden und dürften sich so dem Aktionsfeld für die Wirtssuche der erst später auftretenden Parasitoide entziehen.

3.4 Zeitliche Abfolge der Gallbesiedlung

Abbildung 7a zeigt, wie sich die bei Zimmertemperaturen ermittelten Inkubationszeiten der Bewohner von Linsengallen nach erfolgter Überwinterung im Frühjahr 1985 in Abhängigkeit von den zeitlich gestaffelten Terminen der Probennahmen aus dem Freiland verkürzten. Aus diesen Daten läßt sich in grober Annäherung die Schlupfsequenz der Gallbewohner im Freiland ablesen. Die jeweils kürzesten Inkubationszeiten ergaben sich bei sämtlichen Einholterminen für den Gallerreger. Die *Neuroterus*-Weibchen der eingeschlechtlichen Generation haben den frühesten Schlupftermin, der durch das erstmalige Auftreten von Linsengallen mit Schlupflöchern (Pfeil in Abb. 7a) in den am 21. April eingebrachten Proben angezeigt wird. Bald nach dem Schlupf beginnen die Weibchen mit der Eiablage in noch ungeöffnete Knospen ihrer Wirtspflanze und induzieren die Ausbildung von Weinbeerengallen.

Erst einige Tage später schlüpfen die Inquilinen und wiederum zeitlich versetzt die Parasitoide. Auffällig ist der vergleichsweise späte Schlupftermin von *Mesopolobus dubius*, auf den das Fehlen dieser Art in Weinbeerengallen zurückgeführt werden könnte.

Für einen Befall der heranwachsenden Weinbeerengallen steht den aus Linsengallen geschlüpften cecidikolen Insekten sowie dem einzigen in Weinbeerengallen des Vorjahres überwinternden Parasitoiden *Olynx arsames* nur ein eng begrenzter Zeitraum zur Verfügung. Dies ergibt sich aus Abbildung 7b, in der das Wachstum der Weinbeerengallen nach Daten von NEHLSSEN (1986) exemplarisch für den Standort „Grüner Jäger“ im Jahre 1985 dargestellt ist. Wegen der nur kurzen Präsenzphase der Weinbeerengallen ist eine klar abgegrenzte Sukzession in der Besiedlung durch die verschiedenen Arten, wie sie von SHORTHOUSE (1973) für Rosengallen der univoltinen Gallwespe *Diplolepis polita* beschrieben wurde, nicht zu erwarten.

Die Weinbeerengallen traten unmittelbar nach Beginn der Laubentfaltung in Erscheinung und wiesen ein äußerst schnelles Wachstum auf. Dies ist an der rapiden Zunahme der mittleren Gallgröße zwischen dem 22. Mai und 6. Juni abzulesen. Anschließend folgen die Meßwerte einem plateauförmigen Kurvenverlauf, was darauf deutet, daß die Gallen bereits am 6. Juni ihre endgültige Größe erreicht hatten. Diese Annahme wird durch Sektionsbefunde gestützt, die zeigten, daß in unparasitierten Gallen, die nach dem 6. Juni als

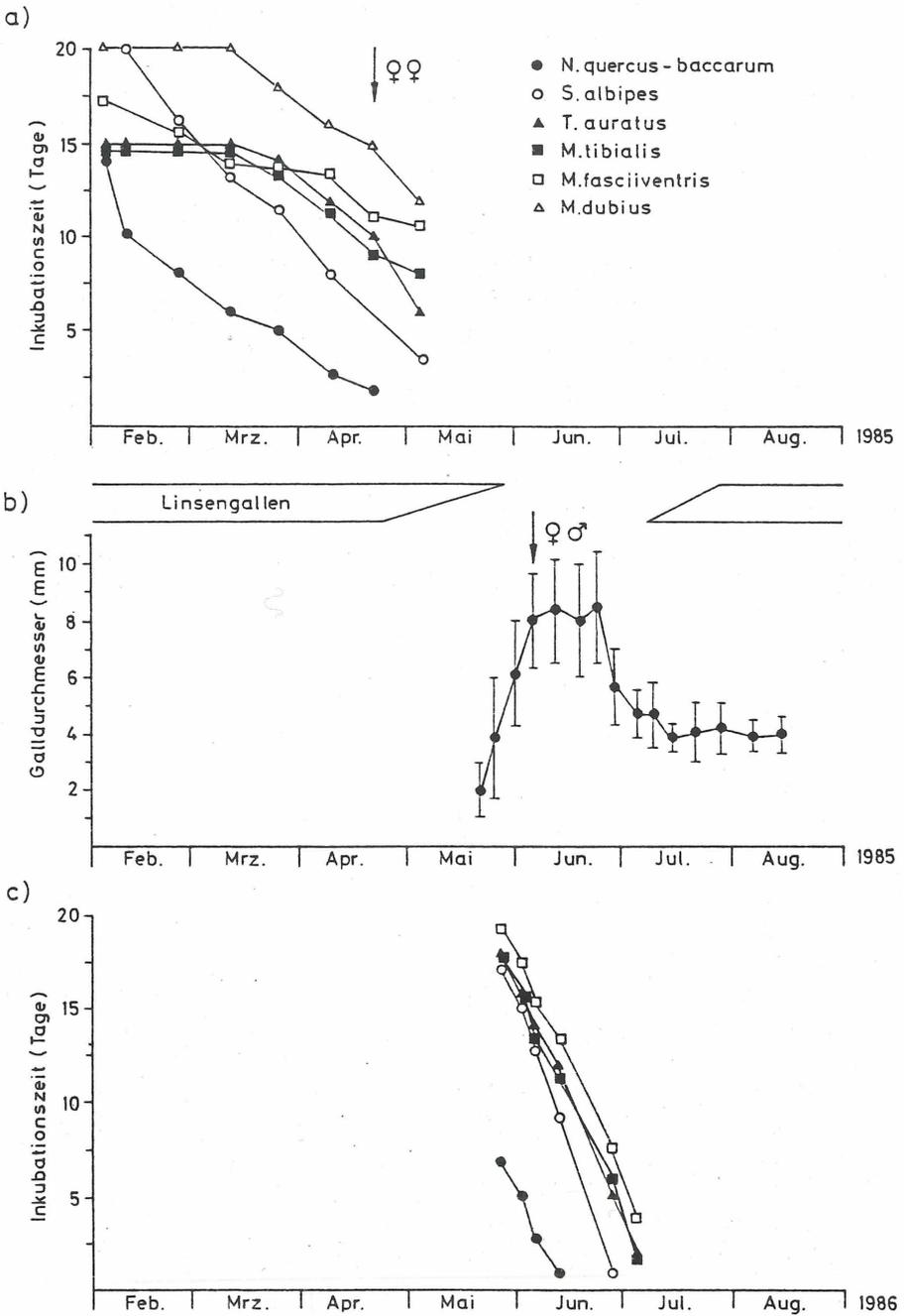


Abb. 7: Schlupfsequenz der Bewohner von Linsengallen (a), Wachstumsverlauf der Weinbeerengallen (b) und Schlupffolge ihrer Bewohner (c) am Standort „Grüner Jäger“

Stichproben eingebracht wurden, nur noch pigmentierte Puppen oder Imagines des Gallerreger festzustellen waren. Der Beginn der Schlupfphase der zweigeschlechtlichen Generation (Pfeil in Abb. 7b) ergab sich aus dem erstmaligen Auftreten von Gallen mit Schlupflöchern am 6. Juni und das Ende durch das Fehlen unparasitierter Puppen oder Imagines des Gallerreger in dem nach dem 22. Juni eingebrachten Probenmaterial. Bald nach dem Schlupf ihrer Bewohner fallen die Weinbeerengallen von den Blättern und Blütenständen ab.

Im Anschluß an die Schlupfphase des Gallerreger nahm die mittlere Größe der an den Wirtspflanzen vermessenen Weinbeerengallen stark ab, was auf die nunmehr alleinige Präsenz parasitierter Gallen zurückzuführen ist. Sämtliche cecidikolen Arten schlüpften, wie es aus Abbildung 7c bei einem Vergleich der ermittelten Inkubationszeiten deutlich wird, erst nach dem Gallerreger. Versucht man aufgrund der sich bei nachfolgenden Probenahmen verkürzenden Inkubationszeiten bei Zimmertemperaturen auf die Schlupftermine im Freiland zu schließen, so dürften die dargestellten Arten die Weinbeerengallen Mitte Juli, spätestens jedoch Ende Juli verlassen haben. Mit dem Auftreten der ersten Linsengallen konnten dann nur noch von *Olynx arsames* besiedelte Weinbeerengallen an den Eichen festgestellt werden, was sich in Abbildung 7b in dem plateauartigen Kurvenverlauf geringer Gallgrößen zum Ende der Untersuchungen widerspiegelt. Dieser Primärparasitoid des Gallerreger ist die einzige univoltine und in Weinbeerengallen überwinterte Art.

Angaben zur Besiedlung der Linsengallen lassen sich aufgrund meiner Untersuchungen nicht machen, da die frühesten Probenahmen erst nach Einsetzen des Laubfalls im November erfolgten. Zu diesem Zeitpunkt war bereits der „Endzustand“ der Besiedlung erreicht, was sich darin zeigte, daß sich weder die Parasitierungsraten noch die relativen Anteile der verschiedenen Gallbewohner in dem Probenmaterial der späteren Einholtermine bis zum folgenden Frühjahr änderten.

4. Schlußbetrachtung

Die einkammerigen Linsen- und Weinbeerengallen der alternierenden Generationen von *Neuroterus quercus-baccarum* stellen abgegrenzte ökologische Kleinsysteme an Eichen dar, die nicht nur dem Gallerreger, sondern auch einer beachtlichen Zahl cecidikoler Insektenarten als Lebensraum dienen. Die Larvalstadien dieser Systemkomponenten nutzen die ursprünglich durch die Wirtspflanze bereitgestellte Nahrungsressource der Gallen auf drei trophischen Ebenen: Als Phytophage konkurrieren der Gallerreger und die inquiline Gallwespe *Synergus albipes* um die begrenzte Nahrungsressource des Gallgewebes. Die restlichen Arten ernähren sich entomophag entweder als Primärparasitoide der Phytophagen oder auf der nächsten trophischen Ebene hyperparasitisch von anderen Gallbewohnern.

Deutliche Unterschiede bestehen hinsichtlich des Arteninventars und der Dominanzstruktur zwischen den Bewohnergemeinschaften der beiden Gallgenerationen. Dies ist nach ASKEW (1961b) für Gallen der alternierenden Generationen bivoltiner Eichengallwespen auch zu erwarten. Deren Bewohnerspektren werden maßgeblich durch die jahreszeitliche Präsenz der Gallen, ihre Lage an der Wirtspflanze sowie durch ihre Gestalt und Größe bestimmt. Darüber hinaus dürfte aber auch der Vielfalt der am jeweiligen Standort vergesellschaftet vorkommenden Gallarten sowie deren Häufigkeit eine entscheidende

Bedeutung zukommen. Viele der cecidikolen Arten sind ausgesprochen polyphag, meist nur wirtspflanzenspezifisch und daher in den Gallen mehrerer Eichengallwespen vertreten. Letztlich entscheidet das Spektrum adulter Parasitoide, die sich zum Zeitpunkt der Gallbildung als potentielle Besiedler in dem externen Aktionsfeld des Wirtspflanzenstandortes aufhalten, darüber, welche Artengemeinschaft sich einstellt. Diese Rahmenbedingungen dürften sich nicht nur von Jahr zu Jahr, sondern auch regional in dem Gesamtverbreitungsgebiet als recht variabel darstellen. Hierauf sind vermutlich die erheblichen Unterschiede zwischen den Ergebnissen meiner Studien und den von ASKEW (1961b) in England festgestellten Artengemeinschaften der cecidikolen Insekten von *Neuroterus quercus-baccarum* zurückzuführen.

5. Zusammenfassung

An sieben Standorten in der Umgebung von Kiel (Schleswig-Holstein) wurden in dem Zeitraum 1984–1990 die Artengemeinschaften cecidikoler Insekten in Gallen der alternierenden Generationen der Eichengallwespe *Neuroterus quercus-baccarum* (L.) untersucht. Durch die Sektion und/oder Inzuchtnahme einer Gesamtzahl von mehr als 13 000 Gallen ließ sich ein sieben Arten umfassendes Bewohnerspektrum feststellen, in dem als einzige phytophage Art eine inquiline Gallwespe vertreten war. Die restlichen Arten ernähren sich als Parasitoide entomophag vom Gallerreger und/oder den anderen Gallbewohnern und gehören vier Familien der Chalcidoidea an. Die funktionelle Stellung dieser Arten im Nahrungsnetz der Gallen sowie ihre Biologie werden anhand der Sektionsbefunde beschrieben. Nur vier der Arten gehören den Bewohnergemeinschaften beider Gallgenerationen an, in denen insgesamt wirtspflanzenspezifische, polyphage Parasitoide dominieren. Da diese auch in Eichengallen anderer Cynipidenarten vorkommen, werden die Artengemeinschaften in den alternierenden Gallgenerationen von *N. quercus-baccarum* nicht nur durch die jahreszeitliche Präsenz dieser Gallen sowie durch ihre Gestalt und Größe, sondern maßgeblich auch durch die Vielfalt und die Häufigkeiten der am jeweiligen Standort vergesellschaftet vorkommenden Cynipidengallen bestimmt. 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.

Literatur

- ASKEW, R. R. (1961a): A study of the biology of species of the genus *Mesopolobus* Westwood (Hymenoptera: Pteromalidae) associated with cynipid galls on oak. Trans. R. ent. Soc. Lond. 113, 155–173.
- ASKEW, R. R. (1961b): On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. Trans. Soc. Br. Ent. 14, 237–269.
- ASKEW, R. R. (1961c): The biology of the British species of the genus *Olynx* Förster (Hymenoptera: Eulophidae) with a note on seasonal colour forms in the Chalcidoidea. Proc. R. ent. Soc. Lond. 36, 103–112.
- ASKEW, R. R. (1965): The biology of the British species of the genus *Torymus* Dalman (Hymenoptera: Torymidae) associated with galls of Cynipidae (Hymenoptera) on oak, with special reference to alternation of forms. Trans. Soc. Br. Ent. 16, 217–232.

- ASKEW, R. R. (1975): The organisation of chalcid-dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts. In: P. W. PRICE (ed.), Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press, New York/London.
- ASKEW, R. R. (1980): The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls. *J. Anim. Ecol.* 49, 817–829.
- ASKEW, R. R. (1984): The biology of gall wasps. In: T. N. ANANTHAKRISHNAN (ed.), The biology of gall insects. Oxford & IBH, New Delhi.
- BAUDYS, E. (1917): Massenhaftes Auftreten von Gallerzeugern im Jahre 1910. *Z. Insektenbiol.* 13, 251.
- BRAUNE, J. J. (1979): Experimentelle Untersuchungen zur Dormanz der überwinternden Eichengallwespen *Neuroterus quercus-baccarum* (L.) und *N. numismalis* (Fourc.) (Hymenoptera, Cynipidae). *Zool. Anz.* 202, 375–390.
- BUHR, H. (1965): Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Bd. 2, Fischer, Jena.
- ENGLMANN, H.-D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. *Pedobiologia* 18, 378–380.
- KOPELKE, J.-P. (1988): Analytische Untersuchungen eines Mikroökosystems. Die Blattwespengallen der Gattung *Pontania*. *Nat. u. Mus.* 118, 143–157.
- MANI, M. S. (1964): Ecology of plant galls. Junk, The Hague.
- MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. Quelle & Meyer, Heidelberg/Wiesbaden.
- MÜLLER, H. J. (1976): Formen der Dormanz bei Insekten als Mechanismen ökologischer Anpassung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. (69. Jahresversammlung)*, 46–58.
- NEHLSSEN, W. (1986): Studien zum Parasitoidenkomplex in Weinbeerengallen von *Neuroterus quercus-baccarum* (L.) (Hymenoptera, Cynipidae). Hausarbeit zur Wissenschaftlichen Prüfung für das Lehramt an Gymnasien, Kiel.
- ROSS, H. (1932): Praktikum der Gallenkunde (Cecidologie). Berlin.
- SCHÖNROGGE, K. (1990): Zur Biologie und Parasitierung an Eichenblättern lebender Hymenopteren. Diplomarbeit, Kiel.
- SHORTHOUSE, J. D. (1973): The insect community associated with rose galls of *Diplolepis polita* (Cynipidae, Hymenoptera). *Quaestiones entomologicae* 9, 55–98.
- SHORTHOUSE, J. D. (1982): Resource exploitation by gall wasps of the genus *Diplolepis*. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*. Pudoc, Wageningen, 193–198.
- WEIDNER, H. (1960): Die Cynipidengallen des westlichen Norddeutschlands und ihrer Bewohner. *Abh. naturw. Ver. Bremen* 35, 477–548.
- ZWÖLFER, H. (1980): Distelblütenköpfe als ökologische Kleinsysteme: Konkurrenz und Koexistenz in Phytophagenkomplexen. *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent.* 2, 21–37.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Hans Jürgen Braune
Zoologisches Institut der Universität Kiel,
Olshausenstr. 40–60, 2300 Kiel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Faunistisch-Ökologische Mitteilungen](#)

Jahr/Year: 1988-1990

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Braune Hans Jürgen

Artikel/Article: [Eichengallen als ökologische Kleinsysteme: Analytische Studien zur strukturellen und funktionellen Organisation ihrer Bewohner 299-318](#)