Untersuchungen zur Ökologie der Weidengallen-Blattwespen *Nematus [Pontania] proximus Lepeletier* und *N. vesicator Bremi*

(*Hymenoptera*: *Tenthredinidae*)

Von Otto Friedrich Niklas

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für biologische Schädlingsbekämpfung und Kartoffelkäferforschung, Darmstadt

(Mit 7 Textfiguren)

Inhalt

Seite
A. Die Untersuchungs-Grundlagen 129
1. Einleitung, Material und Methode 129
2. Die Wirtspflanzen 132
3. Die Biologie der Gallenbewohner 132
B. Die Biologie der Gallenbewohner im Zusammenhang mit der Wirtspflanze . . . 135
1. Die Entwicklungsgeschwindigkeit 135
2. Leere und deformierte Gallen 136
3. Gallendichte und Gallengröße 139
4. Gallenbesatz und Blattentwicklung 141
5. Die Larvenentwicklung 143
6. Parasitierung und Sterblichkeit der Larven 144
C. Der Massenwechsel beider *Nematus*-Arten im Untersuchungsgebiet 145
D. Diskussion der Ergebnisse 149
Zusammenfassung der Hauptergebnisse 151
Literatur 151

A. Die Untersuchungs-Grundlagen

1. Einleitung, Material und Methode

Die als „aktive Formanomalien" der Pflanzen definierten Gallen (Ross, 1932) entstehen als wirtsspezifische Reaktion auf stoffliche und mechanische Reize seitens des Gallerzeugers. Als stoffliche Agentien nehmen wir Substanzen von der Wirkungsweise der Auxine an, die mechanischen Reize bei der Verletzung des Pflanzengewebes dürften für die Gallbildung von sekundärer Bedeutung sein (siehe z. B. Nolte, 1954). Die zu den charakteristischen Formen der Gallen führende wirtsspezifische Reaktion auf beide Reize ist ursächlich noch wenig geklärt. Hier sind Form und Größe einer Galle von der Pflanzenart oder von einer begrenzten Artengruppe abhängig, bei deren Bastarden die Reaktion auf Anstiche

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

des gleichen Gallerzeugers alle Übergänge zwischen typischer Ausprägung und völligem Ausbleiben aufweisen kann.

Anlaß zu der vorliegenden Arbeit war zunächst nur das Interesse an Biologie und Ökologie von Gallerzeugern und -bewohnern der Weidenblattgallen von *Nematus* [*Pontania*] *proximus Lepeletier* und *N. vesicator Bremi* (*Hymenoptera*: *Tenthredinidae*). Im Verlauf der Untersuchungen ergaben sich jedoch weitere Fragestellungen. Starke des Gallenbesatzes und Entwicklung der Gallenbewohner schienen von der Wirtspflanze abhängig zu sein, konnten umgekehrt deren Entwicklung aber auch bis zu einem gewissen Grade beeinflussen, und zwar bei den einzelnen Wirtspflanzen in verschiedenem Maße, so daß sich hier morphologisch nicht mehr erkennbare Unterschiede andeuteten.

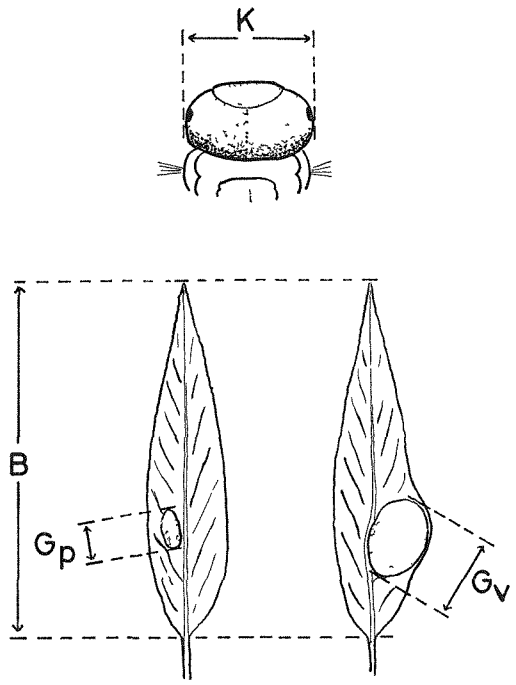

Fig. 1. Meß-Schema für Blatt-, Gallen und Larvenuntersuchungen. Oben: K = Larvenkopfkapselbreiten (in mm, auf 2 Dezimalstellen genau). Unten: B = Blattlangen (in vollen mm, nur normal entwickelte, unbeschadigte Blatter verwendet); G_p = Große der *N. proximus*-Gallen (in mm, auf 1 Dezimalstelle genau); G_v = Maximaldurchmesser der *N. vesicator*-Gallen (in vollen mm)

Die Arbeit begann im Spatsommer 1951, lief 1952 wahrend der ganzen Vegetationsperiode und konnte 1953 durch Stichprobenentnahmen im Freilande erganzt und abgeschlossen werden.

Das Material lieferten Weiden im Stadtrandgebiet Hamburgs; 1951 erfolgte ihre Auswahl neben leichter Erreichbarkeit nach einem gewissen Gallen-Mindestbesatz, 1952 wurden moglichst viele Weiden unterschiedlichen Gallenbefalls in einem annahernd gleichformigen Biotop untersucht. Als solches ergab sich ein Abschnitt des Alster-Mittellaufes im nordlichen Stadtrandgebiet Hamburgs mit insgesamt 41, die des Vorjahres einschließenden Weidenbuschen.

Von allen Weiden wurden in regelmaßigen Zeitabstanden (1951 4-tagig, 1952 wochentlich, 1953 einmal monatlich) moglichst gleichmaßig aus allen Teilen des Weidenbusches bzw. -baumes Zweige mit befallenen Blattern zur Untersuchung entnommen. Hier bestimmte ich den Anteil Gallen-besetzter Blatter und nahm diese sowie zweimal wahrend der beiden sommerlichen Blattwespen-Generationen auch die unbefallenen Blatter zu weiterer Untersuchung mit. An den befallenen Blattern erfolgte Auszahlung der Gallen je Blatt, an allen Messungen der Blattlange (über Millimeterpapier) und anschließend Messung der Gallenlange (*N. proximus Lep.*) bzw. des größten Gallendurchmessers (*N. vesicator Bremi*), dann bei 150—200 Gallen je Tagesprobe Untersuchung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

von Gallenzustand und -inhalt unter genauer Protokollierung aller Einzelheiten (Binokular 8-fach). Aus den weiter gemessenen Kopfkapselbreiten der Gallenbewohner (Binokular 12,5-fach) ließ sich schließlich deren Entwicklungszustand bestimmen.

Nicht sofort zu verarbeitendes Material kam in Alkohol 70%, der für 3—4 Monate Blätter wie Gallen voll untersuchungsfähig erhielt, den Galleninhalt sofort abtötete und das Ausbohren der Larven unterband. Im Vergleich mit frisch untersuchtem Material fand eine nennenswerte Schrumpfung nicht statt, sogar die Eier der Insekten in den Gallen behielten ihre normale Form [1]).

Fig. 1 gibt das Meß-Schema, Tab. 1 den Umfang des untersuchten Materials wieder.

Bei Gallen sind die Wechselbeziehungen zwischen Wirtspflanze und Insekt besonders eng und beide Partner mehr noch als bei anderen ökologischen Untersuchungen an Insekten gleichwertig. Wenn im vorliegenden Fall das Insekt im Vordergrund steht, so sei dies dem Entomologen als Verfasser zugute gehalten und der Schwierigkeit für ihn, beide Seiten unter den gegebenen zeitlichen Beschränkungen gleich eingehend zu bearbeiten.

Herrn Benson-London danke ich für die Determination der Nematus-Arten, der Vermittlung von Herrn Professor Dr. Sachtleben-Berlin für die der Parasiten und Inquilinen; den Herren Dr. Franz-Darmstadt und Dr. Laven-Hamburg (jetzt Tübingen) für leihweise Überlassung von Binokular und Mikroskop und Herrn Dr. Franz besonders für kritische Durchsicht des Manuskriptes.

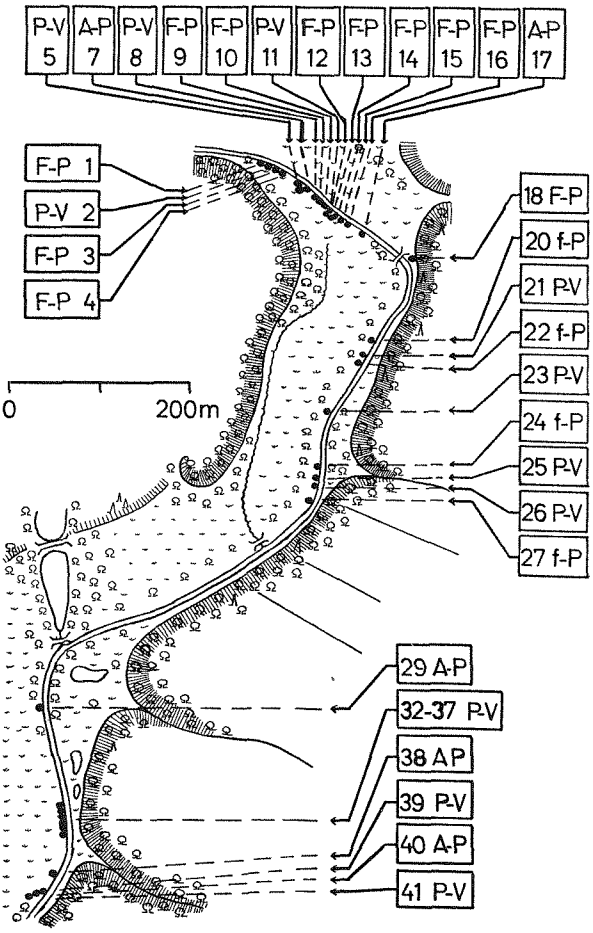

Fig. 2. Lageskizze des Untersuchungsgebietes. Übliche Kartensignatur; schraffiert = Talhänge, volle Kreise =Weiden. Darstellung halbschematisch, kartographisch nicht genau, Entfernungen der Weidengruppen voneinander maßstabgetreu. Die Zahlen am Rande geben die Nummern der Weidenbüsche, die zugehörigen Buchstaben bedeuten Weidenart (erster Buchstabe: P = *Salix purpurea*, F = *S. fragilis*, f = *S. fragilis*-Kümmerform) und Blattwespenart (zweiter Buchstabe: P = *Nematus proximus*, V = *N. vesicator*)

[1]) Durchführung der statistischen Berechnungen nach Ringleb (1937), die der Korrelationskoeffizienten nach Gebelein-Heite (1951).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

Tabelle 1. Umfang des untersuchten Blatt- und Gallenmaterials 1951—53

	1951	1952	1953
Entnommene Tagesproben	82	528	106
Untersuchte und gemessene Blätter	6 581	12 444	6 479
Untersuchte und gemessene Gallen	10 582	18 660	4 407
Untersuchte und gemessene Insektenlarven	4 005	3 621	2 190

2. Die Wirtspflanzen

Die Lage der das Untersuchungsmaterial liefernden Weiden ist in der Kartenskizze Fig. 2 eingetragen. Es handelt sich um den Mittellauf der Alster, eines von Norden her in das Stadtgebiet eintretenden, südwärts im Zentrum Hamburgs zu einem See erweiterten Flüßchens. Das flach eingeschnittene Wiesental des Beobachtungsgebietes ist in seinem Charakter als Parklandschaft zu bezeichnen. Die westlich flach, östlich steiler ansteigenden Talhänge sind mit Laubholz in meist starken, alten Bäumen bestanden, eingesprengt Nadelholz. Der Fußweg entlang der Alster ist teilweise von alten Laubbäumen gesäumt (Linden, Ulmen, einzelne Buchen und Eichen), die Weiden selbst befanden sich alle unmittelbar am Flußufer. Ergänzt wird die Lageskizze durch Angaben über die Artzugehörigkeit der untersuchten Weiden und deren befallende Nematus-Arten.

An nur vier Weidenarten fanden sich im Untersuchungsgebiet die Gallen der beiden *Nematus*-Arten. *N. proximus* befiel *Salix fragilis L.* (Weiden Nr. 1, 4, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16 und 18), ferner eine nicht näher bestimmbare Form von *S. fragilis L.* (Nr. 20, 22, 24, 27). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um Kümmerformen; es waren alles dürftig entwickelte, kleine Büsche ohne Blütenbildung, sonst aber in den morphologischen Merkmalen den *S. fragilis*-Formen des Gebietes gleich. Alle diese Weiden wurden von *N. proximus* mittel bis stark befallen. Von der gleichen Art sehr schwach belegt war dagegen *Salix amygdalina L.* (Nr. 7, 17, 29, 38 und 40). *Nematus vesicator Bremi* befiel ausschließlich *Salix purpurea L.* (Nr 2, 3, 5, 8, 11, 21, 23, 25, 26, 32—37, 39 und 41); diese Büsche, teils einzeln, teils gruppenweise zusammen stehend, waren alle gut entwickelt und immer nur schwach mit Gallen besetzt.

Nach äußeren Merkmalen wie Blattform und -größe sowie Blütenbau waren die unter dem jeweiligen systematischen Namen zusammengefaßten Einzelbüsche nicht verschieden, ebensowenig ließen sich im Austrieb und Blühtermin beobachtete Differenzen sicher danach trennen, ob sie individuell-genetisch oder standörtlich-physiologisch bedingt waren. Daß Unterschiede bestanden, mit erheblichen Auswirkungen auf die Ökologie der Gallenbewohner, sollen die nachfolgenden Abschnitte zeigen.

3. Die Biologie der Gallenbewohner

Zum Verständnis des Folgenden ist eine kurze Schilderung der Biologie beider Nematus-Arten, ihrer Einmieter (Inquilinen) und Parasiten erforderlich [1]).

[1]) Für *N. proximus* auf der Arbeit von Carleton (1939), für *N. vesicator* auf der Bearbeitung Dittrich's (1924) fußend, diese in Einzelheiten nach eigenen Beobachtungen ergänzend.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

N. proximus-Gallen:

Gallerzeuger: *Nematus proximus Lepeletier* (im Folgenden *N. prox.* abgekürzt), Überwinterung als Kokon in Fallaub und oberen Bodenschichten, Schlüpfen und Paarung der Imagines je nach Witterung in den ersten Maiwochen, Eiablage in die sich entfaltenden Weidenblättchen, Gallen mit diesen zur vollen Größe heranwachsend. Das Ei liegt der Galleninnenwand an, von deren Gewebe die Larve lebt. 5 Larvenstadien, der Kot wird etwa ab L_3 durch ein von der Larve genagtes Loch ausgeworfen, zwei Generationen. Kokonruhe der Gen. I wieder im Boden, Eiablage der Gen. II im Juli/August, Verpuppung von deren Altlarven ab Ende September bis zum Schluß des herbstlichen Blattfalls. Erhebliches Überschneiden beider Generationen. Galle bohnenförmig (engl.: „bean-gall sawfly"), beidseitig der Blattfläche ausgebildet, bis zu 22 Gallen je Blatt Differentialdiagnose gegenüber anderen *Nematus*-(*Pontania*-)Gallen an Weiden siehe Benson (1954).

Inquiline: *Balanobius salicivorus Payk.* (*Coleoptera*: *Curculionidae*), (abgekürzt: *B. salic.*), Auftreten des Käfers mit Beginn der Gallentwicklung von *N. prox.*, Eiablage hauptsächlich in das Gewebe dieser Gallen, selten in das der unentwickelt-flach gebliebenen *N. vesicator*-Gallen. Vier Larvenstadien, Larven leben vom Gallengewebe. Kot, heller als der der *N. prox.*-Larven, wird nicht ausgeworfen. Verpuppung im Boden, zwei Generationen angedeutet erkennbar, jedoch weitgehende Überschneidung beider. *B. salic.*-Junglarven neben *N. prox.*-Altlarven scheinen deren Entwicklung nicht zu beeinflussen, mehrere Käferlarven (bis zu 5 aller Stadien) können durch Nahrungs- und Raumkonkurrenz und durch den nicht ausgeworfenen Kot (der das Gall-Lumen völlig verpackt), jedoch nicht durch direkten Angriff die Entwicklung von den *N. prox.*-Larven verhindern. Schließlich wird die Wirtsgalle infolge der Käfer-Eiablage um so stärker deformiert, je früher diese während der Gallbildung erfolgte. *B. salicivorus Payk.* ist besser als Feind denn als Einmieter (Inquiline) von *N. proximus Lep.* anzusehen, mindestens in Zeiten seiner Übervermehrung.

Parasiten: Regelmäßig, wenn auch zahlenmäßig schwach und daher hier zusammen besprochen, traten drei Arten von Parasiten in den Gallen auf: *Pimpla vesicaria Ratz.*, *Habrocytus capreae Thoms.* und *Microbracon picticornis Wesm.* (Ganz vereinzelt schlüpften in Zuchten Imagines von *Eulophus tischbeinii Ratz.*). *P. vesicaria Ratz.* (*Hym.-Ichneumonidae*) und *H. capreae Thoms.* (*Hym.-Pteromalidae*) schienen nur die Larven von *N. prox.* zu befallen, *M. pictornis Wesm.* (*Hym.-Braconidae*) nur die von *B. salic.*; wegen des häufigen Nebeneinanders beider Wirtslarven in der gleichen Galle war dies mit Sicherheit jedoch nicht immer festzulegen. Die Lebensweise aller drei Parasiten ist sehr ähnlich: Eiablage durch die Gallwand hindurch, Eier den Wirtslarven anliegend, Larven ectoparasitisch an diesen; Zahl der Stadien unbekannt (nach der bloßen Larvengröße nicht sicher abzugrenzen), zwei Generationen schwach ausgeprägt, denen der Wirtslarven entsprechend. Verpuppung von *P. vesicaria* und *H. capreae* frei in der Galle, bei *M. picticornis* in kleinem, weißlichen bis bräunlichen Kokon.

N. vesicator-Gallen:

Nematus vesicator Brem: Schlüpfen der Imagines und Eiablage im Untersuchungsgebiet etwas später als bei *N. prox.*; Eiablage ebenfalls an die sich entfaltenden Weidenblättchen, vornehmlich im Endabschnitt der Zweige. Gallenwachstum mit dem des Blattes, Ei der Gallen-Innenwand anliegend, 6 Larvenstadien, Ernährung vom Gallengewebe, Kot wird nicht ausgeworfen. Zwei unscharf ausgeprägte Generationen, Verpuppung der Altlarven beider in relativ großem Kokon im Boden. Gallen groß, blasenförmig, dünnwandig, die Blattfläche durchsetzend, nicht selten unentwickelt flach bleibend. In diesen gelegentlich Larven von *B. salic.* Parasiten nicht aufgetreten, im Spätherbst Vernichtung der Larven in den Gallen durch Meisen (*Parus* spec.). Höchstens 5 Gallen je Blatt, meist nur 1—3, Gesamtbefall der Weiden weitaus geringer als bei den entsprechenden durch *N. prox.*

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

In Fig. 3 ist eine schematische Darstellung der Biologie aller Gallbewohner versucht worden. Der Anteil befallener Blätter steigt bei *N. prox.* bis Ende Juli nur schwach, dann deutlich stärker (erneute Eiablage!) an und erreicht mit Aufhören der Eiablage Höchst- und Endwert. Bei *N. vesic.* bleibt der Blattbefall wesentlich niedriger, ohne nennenswerten Anstieg in der Gen. II, beginnt etwas später und endet früher. Die Befall-

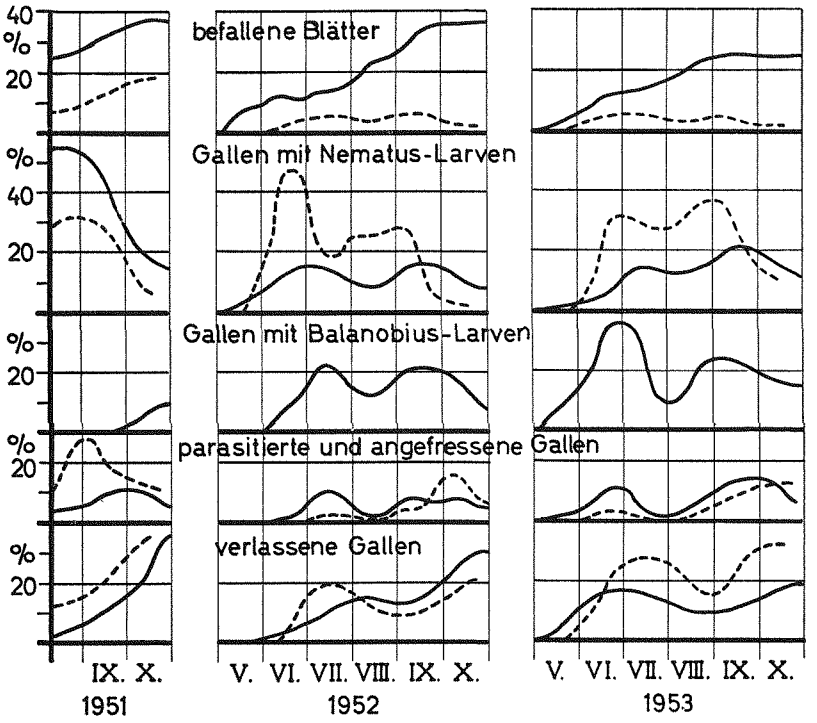

Fig. 3. Vermehrungsablauf von *Nematus proximusLep.* (————) und *N. vesicator Bremi* (— — — —) sowie ihrer Inquilinen und Parasiten 1951—1953. Schematisiert nach den Befunden der Blatt- und Gallenuntersuchungen; Parasiten (nur in den *N. prox.*-Gallen) für beide Wirts- und alle Parasitenarten zusammengefaßt; angefressene Gallen (durch Vögel) nur bei *N. vesic.*; verlassene Gallen von *N. prox.* und *B. salic.* zusammen

stärke insgesamt geht von Jahr zu Jahr bei *N. prox* mehr, bei *N. vesic.* weniger zurück. Der Anteil der mit Larven besetzten Gallen hat zwei den beiden Generationen entsprechende Höchstwerte, er liegt 1951 bei *N. prox.* erheblich höher als 1952 und 1953, bei *N. vesic.* umgekehrt. Larvenbesetzte Gallen sind bei *N. prox.* in der Gen. II immer in etwas höherem Anteil vorhanden als in der Gen. I, für die *N. vesic.*-Gallen trifft das jedoch nur 1953 zu. Im Verlauf der drei Beobachtungsjahre nimmt der Anteil von *B. salic.* in den Gallen stetig zu. Gallen mit parasitierten Larven (nur bei *N. prox.* vertreten und hier für alle Parasiten von Wirt und In-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

quiline zusammengefaßt) folgen wieder den Wirtsgenerationen und erreichen keine hohen Werte im Jahresablauf wie nennenswert unterschiedliche in den verschiedenen Jahren. Verlassene Gallen zeigen wieder die den beiden Generationen entsprechenden Maxima, ihr Anteil ist insgesamt bei *N. vesic.* höher als bei *N. prox.*, entsprechend der verschiedenen Gesamtsterblichkeit.

B. Die Biologie der Gallenbewohner im Zusammenhang mit der Wirtspflanze

1. Die Entwicklungsgeschwindigkeit

In gleichzeitig entnommenen Gallen verschiedener Weiden war eine ungleich rasche Larvenentwicklung feststellbar, am besten gekennzeichnet durch die Grenzen zwischen dem Auftreten der L_5 aus der Gen. I und der L_1 aus der Gen. II, Tab. 2.

Bei den *N. prox.*-Weiden liegt zwischen der frühesten und spätesten Generations-Grenze eine Differenz von nahezu 8 Wochen. Ähnlich, wenn auch nicht so extrem, verhalten sich die *N. vesic.*-Weiden: hier liegen früheste und späteste Generations-Grenze nur rund 4 Wochen auseinander. Kleinklimatische oder standörtliche Unterschiede entsprechenden Ausmaßes können hierfür nicht verantwortlich sein, denn es liegen z. B. die Weiden 9 und 10 bei um 4 Wochen differierender Larvenentwicklung dicht nebeneinander, die Weiden 16 und 18 dagegen, mit gleichzeitig ablaufender, sind rund 50 m voneinander entfernt. Für die *N. vesic.*-Weiden

Tabelle 2. Grenzen zwischen der I. und II. Generation bei *Nematus proximus Lep.* und *N. vesicator Bremi* in den Gallen der untersuchten Weiden (1952)

Datum der Probennahme	*Nematus proximus Lep.*		*Nematus vesicator Bremi*	
	Nr. der Weiden	Reihenfolge des Austriebs im Labor	Nr. der Weiden	Reihenfolge des Austriebs im Labor.
20.—**23.**—26. 7.	16 18	früh 10		früh 11,21
26.—**29.**— 2. 8.		15		37
		9		8
2.— **5.**— 9. 8.	1 (12)	14	23 26 41	25,39
				5
9.—**12.**—16. 8.	14	16	3 8 21 39	26,34
16.—**20.**—24. 8.	4 (10) (13)	4	5 25 32—37	2
		13		32
24.—**27.**—30. 8.	15?	18	2 11	41
20.— **2.**— 5. 9.		12		35
		↓		↓ 36
5.— **8.**—12. 9.	9	spät 1		spät 33

Daten = Tage der Probennahmen, **23** = Mitte zwischen beiden; Nr. der Weiden siehe Lageskizze Fig. 2; (12) = Generationsgrenze unsicher, 15? = nur eine Generation vorhanden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

gilt das Gleiche: solche übereinstimmender Larvenentwicklung (z. B. Nr. 23 und 41) können räumlich weit auseinander liegen und umgekehrt (Nr. 25 und 26).

Die in der Tab. 2 ebenfalls vermerkte Austriebsfolge[1]) entspricht in keiner Weise der Reihe, wie sie sich aus den Daten der Generationsgrenzen ergibt. Zeitlich verschiedener Austrieb der Weiden dürfte also primär nicht für die verschieden schnelle Larvenentwicklung maßgebend sein. Es ist dies auch wenig wahrscheinlich, denn Blattaustrieb wie Eiablage erstrecken sich über mehrere Wochen, während derer also ständig neu austreibende Blättchen verfügbar sein müssen. Eher noch wäre an eine Auswahl der Weiden durch das Wespen-♀ zu denken, derart, daß die bevorzugten früher, die anderen entsprechend später belegt werden. Wahrscheinlich aber sind die Generationsgrenzen tatsächlich eine Folge verschieden rascher Larvenentwicklung und diese wieder ist bedingt durch physiologische Verschiedenheiten der Weiden.

2. Leere und deformierte Gallen

N. proximus Lep.: Eier fanden sich sowohl in den durch Größe, Form und Lage an noch nicht voll gestreckten Blättern als frisch gesetzt erkennbaren Gallen als auch häufig in schon voll entwickelten (Eientwicklung nach Carleton 10—14 Tage). Daneben aber wiesen zahlreiche voll ausgebildete Gallen weder Eier noch Anzeichen irgendeines Larvenbesatzes auf. Die frisch gesetzten wurden als „Anstich", die anderen als „leer" protokolliert. (Übersehen der opak-durchscheinenden Eier im Schwammparenchym der Gallen-Innenwand war möglich, jedoch unwahrscheinlich; eher noch Zerstörung der Eier beim Präparieren der Gallen. Ein nennenswertes Ausmaß können beide Fehler jedoch nicht gehabt haben.)

Die leeren Gallen waren im vorliegenden Material zu einem erheblichen, allerdings von Weide zu Weide verschiedenen und auch im Verlauf des Sommers wechselnden Anteil vertreten. Von anfänglich hohen Werten fällt ihr Prozentsatz, mit einem schwächeren Gipfel Ende Juni, bis zum Ende der Gen. I ab, steigt im August wieder an, fällt erneut im September ab und nimmt dann bis zum Ende der Vegetationsperiode wieder erheblich zu.

Bei den Anstichen liegt ebenfalls ein zweites, schwächeres Maximum Ende Juni; das nächste um den 20. Juli deutet den Beginn der Gen. II an. Dem schwächeren Anstieg frisch gesetzter Gallen im August ist, wie bei dem im Juni, keine entsprechende Zunahme der L_1 in den Gallen zuzuordnen.

Nach den für die Zeitabschnitte der Blattwespengenerationen errechneten Mittelwerten steigt der Anteil leerer Gallen allgemein von der

[1]) Aus zeitlichen Gründen waren Austriebskontrollen der Weiden im Freiland nicht möglich, sie erfolgten an abgeschnittenen Zweigen im Zimmer. Die so ermittelte Austriebsfolge braucht mit der des Freilandes also nicht übereinzustimmen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

Gen. II/1951 zur Gen. I/1952 erheblich an, nimmt bis zur Gen. I/1953 ab und in der Gen. II/1953 wieder zu, die fruheren Hochstwerte meist aber nicht erreichend. Bei den *S fragilis*-Weiden der Gruppe 1—18 sind leere Gallen am starksten, bei denen der Gruppe 20—27 wesentlich schwacher und bei den *S. amygdalina*-Weiden am schwachsten vertreten.

Der Anteil leerer Gallen war regelmaßig dort besonders hoch, wo sich Eier und Larven von *Balanobius salicivorus Payk.* zahlreich in dem Gallenmaterial fanden und die Gallen mehr oder weniger deformiert waren. Die gestreckt-ovale Bohnenform der normalen Galle war in diesen Fallen durch Einschnurungen und Wulste zu unregelmaßig-hockrigen bis zu regellos zerfallenen und auch in der Große reduzierten Gebilden verformt, Fig. 4. „Normal" und „deformiert" wurden (erst ab 1952) verzeichnet und als „deformiert" alles protokolliert, was der Fig. 4b und starker entsprach.

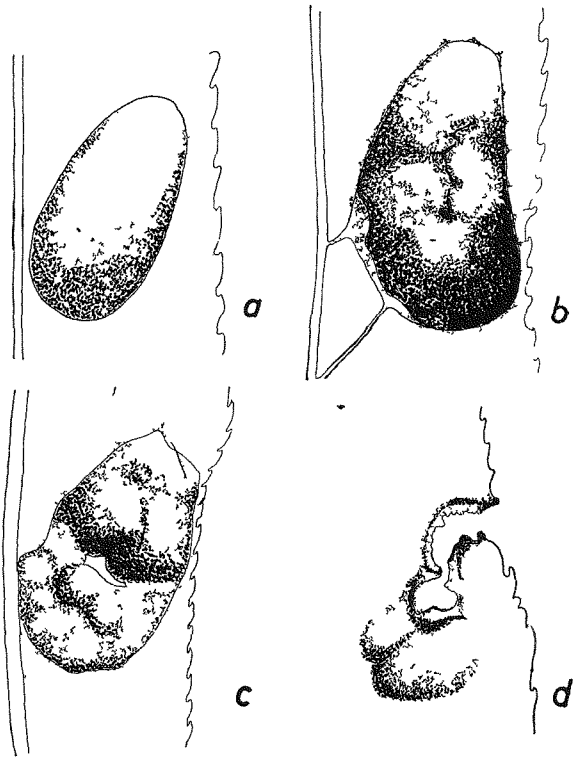

Fig. 4. Normale (a) und deformierte (b—d) Gallen von *N. proximus Lep.* (Aufsicht, naturl. Große ca. 7 mm)

Zwischen dem Anteil deformierter Gallen in % und dem mit Entwicklungsstadien von *B. salic.* besetzter (ebenfalls in %) nach den generationsweise zusammengefaßten Mittelwerten[1]) aller von *N. prox.* befallenen Weiden errechneten sich folgende Korrelationskoeffizienten:

Gen. I	1952	$r = +0{,}6965$ $(n = 18)$
Gen. II	1952	$r = +0{,}8578$ $(n = 16)$
Gen. I	1953	$r = +0{,}6172$ $(n = 13)$
Gen. II	1953	$r = +0{,}8958$ $(n = 13)$

[1]) Der Vergleich von Mittelwerten großerer Zeitabschnitte, hier zweckmaßigerweise denen einer Wespen Generation, war erforderlich, weil der Einfluß der Kafer Eiablage zwar sofort einsetzte, sich aber erst im Verlauf einiger Zeit auswirkte und all diese Vorgange aufeinander folgten und sich uberschnitten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

Jeweils in der zweiten Generation beider Beobachtungsjahre besteht eine gute Korrelation zwischen dem Anteil deformierter Gallen und dem *B. salic.*-besetzter. Die schlechtere Korrelation in den beiden ersten Generationen deutet an, daß sich hier der Einfluß von Anstich und Eiablage durch den Käfer noch nicht so stark auszuwirken vermochte.

Auf 100 deformierte Gallen aller *N. prox.*-Weiden zusammen entfielen (abgerundet):

		leere Gallen	mit *N. prox.* besetzte Gallen	mit *B. salic.* besetzte Gallen	Rest (verlassen, Anstich usw.)
Gen. I	1952	60	0	11	29
Gen. II	1952	48	1	20	31
Gen. I + II	1953	50	4	32	14

Unter allen deformierten Gallen stellen die leeren den höchsten Anteil, als nächstes kommen die mit *B. salic.*-Stadien besetzten, und Gallen mit Larven von *N. prox.* sind nur gering vertreten. Die Zahl leerer Gallen unter den deformierten nimmt im Verlauf beider Jahre etwas ab, die *B. salic.*-besetzter dagegen steigt erheblich und die *N. prox.*-besetzter in der gleichen Zeit schwach an.

Die Korrelation zwischen den Generations-Mitteln leerer und deformierter Gallen aller *N. prox.*-Weiden (in % ausgedrückt) verschlechtert sich im Verlauf der Beobachtungszeit immer mehr:

Gen. I 1952 $r = +0{,}9242$ $(n = 16)$
Gen. II 1952 $r = +0{,}6725$ $(n = 13)$
Gen. II 1953 $r = +0{,}2112$ $(n = 13)$.

Das *B. salic.*-♀ legt seine Eier in die Wandungen der *N. prox.*-Gallen, sie fanden sich überwiegend in Bereichen besonders auffälliger Deformationen. Deren Ausmaß dürfte um so größer sein, je früher die Eiablage des Käfers während der Gallbildung erfolgte. Leere Gallen als Folge von Anstichen ohne begleitende Eiablage sind auch beobachtet worden, wo *B. salic.* nicht nennenswert auftrat (Magnus, 1924; Carleton, 1939), doch ist ihr hoher Anteil hier zweifellos eine Folge des starken Käferauftretens. So erklärt sich die gute Korrelation zwischen dem Anteil deformierter und dem *B. salic.*-besetzter Gallen jeweils in der zweiten Generation jeden Jahres: der Einfluß des Käfers wirkt sich erst nach und nach stärker aus. Nun aber treten immer mehr deformierte Gallen auf, infolgedessen wird es stetig schwieriger, den Einfluß von Eiablage und Larvenbesatz des Käfers auf Gall- und Larvenentwicklung von *N. prox.* zu erfassen. Zuletzt waren fast alle Gallen, gleich welchen Alters, von *B. salic.* belegt, so daß nun auch deformierte Gallen noch *N. prox.*-Larven enthielten und umgekehrt normale Gallen solche von *B. salic.* (wenn diese nämlich einige Zeit nach Abschluß der Gallbildung vom Käfer belegt

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

wurden). Dies erklärt die immer schlechter werdende Korrelation zwischen leeren und deformierten Gallen im Verlauf der Beobachtungszeit. Schließlich braucht nicht jede deformierte Galle auch Stadien von *B. salic.* aufzuweisen, denn hier (wie übrigens auch bei *N. prox.*) dürfte ein Teil der Eier wie der Eilarven aus anderen Gründen absterben.

Auffallenderweise fehlte in den Gallen der Weiden 20—27 jeder nennenswerte *B. salic.*-Befall. Welche Gründe hierfür verantwortlich sein können, ließ sich nach dem vorliegenden Beobachtungsmaterial nicht sicher klären.

N. vesicator Bremi: Neben den normal großen und häufig kleinere, flach gebliebene, teils allein, blasigen Gallen dieser Art fanden sich teils zusammen mit Blasengallen am gleichen Blatt, Fig. 5. Eier konnten nie in ihnen festgestellt werden, gelegentlich waren sie mit Larven von *B. salic.* besetzt. Es scheint jedoch das Käfer-♀ hier nur den gewebereicheren Wulst am Übergang von der Galle zur Blattspreite als analog dem massiven Gallenkörper von *N. prox.* für die Eiablage benutzt zu haben, jedenfalls fanden sich die Käferlarven nur in diesem Bereich (Fig. 5c).

Der Anteil der Flachgallen betrug meist um 60%, lag gelegentlich tiefer, häufig aber höher und konnte im Generationsmittel auf 95% ansteigen. Der naheliegende Verdacht, auch diese Flachgallen könnten durch *B. salic.* wenigstens mit verursacht worden sein, bestätigte sich nicht. Der Anteil von Käferlarven in ihnen nahm zwar von Jahr zu Jahr zu, doch nicht in dem ihrer Häufigkeit entsprechenden Ausmaße, zudem waren die Flachgallen zu Beginn der Untersuchungen bereits zu rund 40% vertreten, als Käferlarven in ihnen nur ganz gelegentlich auftraten. Deren Zunahme hier ist wohl nur eine Folge der Käfer-Gradation und des dadurch erzwungenen Ausweichens auf andere, irgend geeignete Gallen. Ob die Flachgallen durch Anstiche ohne Eiablage entstanden oder ob Abwehrkräfte der Wirtspflanze mitspielten, dürfte erst durch eingehende Beobachtung oder durch Experimente zu klären sein.

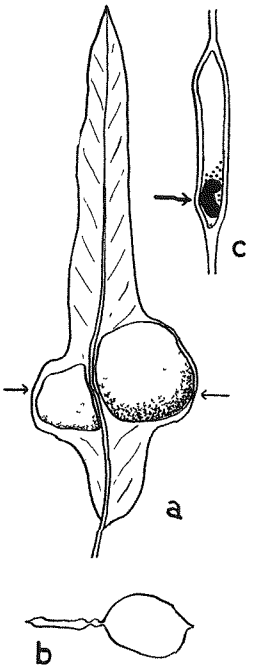

Fig. 5. *Nematus vesicator Bremi*: a) Blasen- (rechts) und Flachgalle (links) an Weidenblatt. — b) Schematischer Querschnitt in Höhe der Pfeile bei a. — c) Schematischer Längsschnitt durch eine Flachgalle mit Larve von *Balanobius salicivorus Payk.* (Pfeil)

3. Gallendichte und Gallengröße

An den *N. prox.*-Weiden zeigt die Gallendichte, definiert als die mittlere Zahl der Gallen je Blatt, bereits direkter Beobachtung auffallende Unterschiede zwischen den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

einzelnen Weiden. Mit 1—22 Gallen je Blatt ergeben sich variationsstatistisch errechenbare Mittelwerte, die für das gesamte Material zwischen 1,1 und 7,5 liegen.

Die *N. vesic.*-Weiden, mit meist 1—3 und maximal (nur selten erreicht) 5 Gallen je Blatt, hatten Mittelwerte der Gallendichte zwischen 1,1 und 1,5, ohne nennenswerte Differenzen zwischen dem Material verschiedener Weiden.

Die Gallengröße, bei den *N. prox.*-Weiden als Maximallänge gemessen, war statistischer Auswertung ebenso zugänglich wie die Gallendichte, die Differenzen zwischen den Mittelwerten des Materials verschiedener Weiden waren jedoch nicht groß.

Tabelle 3. Gallendichte und Gallengröße bei den *N. proximus*-Weiden in Mittelwerten aller Messungen der Jahre 1951—1953

Weide Nr.	Blattbefall in %	Gallendichte	Gallengröße in mm	*B. salic.* Befall der Gallen in %
		Salix amygdalina L.		
X+	1	1,4 ± 0,07	7,4 ± 0,20	0
		Salix fragilis L.		
10	10	2,1 ± 0,01	6,1 ± 0,06	34
14	15	2,6 ± 0,01	6,7 ± 0,04	36
12	16	2,7 ± 0,01	6,5 ± 0,04	35
9	17	2,5 ± 0,09	6,2 ± 0,04	41
13	20	3,0 ± 0,01	6,6 ± 0,04	39
15	25	3,2 ± 0,02	7,0 ± 0,03	21
4	26	3,3 ± 0,01	6,5 ± 0,04	27
1	29	3,3 ± 0,01	6,5 ± 0,04	33
18	32	3,8 ± 0,01	6,9 ± 0,03	19
15	32	3,2 ± 0,02	7,0 ± 0,03	21
20	10	2,0 ± 0,01	6,9 ± 0,09	11
24	17	2,2 ± 0,01	7,2 ± 0,07	1
22	17	3,3 ± 0,02	7,0 ± 0,06	1
27	33	3,1 ± 0,01	7,3 ± 0,04	2

Blattbefall und *B. salic.*-Besatz der Gallen = abgerundete Durchschnittszahlen; X+ = alle *S. amygdalina*-Weiden zusammengefaßt (Nr. 7, 17, 29, 38 und 40).

Bei den *N. vesic.*-Weiden mußte die Gallengröße deren unregelmäßiger Form wegen als Maximaldurchmesser bestimmt werden, was aber weder die sehr verschiedenen Volumina noch die Tatsache berücksichtigte, ob es sich um blasige oder um flache Gallen handelte. Starke Streuung ohne klare Häufigkeitsverteilung erlaubten hier eine weitere Berechnung nicht.

Tabelle 3 faßt für die *N. prox.*-Weiden die Mittelwerte von Gallendichte und -größe zusammen, ergänzt durch die jeweiligen Mittelwerte des Blattbefalls und durch den mittleren Gallenbesatz mit *B. salic.* Die mittlere Gallengröße hat die höchsten Werte bei den Gallen an *Salix amygdalina L.*, dann folgen die *S. fragilis*-Büsche der Gruppe 20—27 und zuletzt die der Gruppe 1—18. Der Blattbefall durch Gallen steigt umgekehrt von geringen Werten bei *S. amygdalina* zu hohen bei *S. fragilis* an,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

jedoch sind hier die Unterschiede zwischen den beiden *S. fragilis*-Gruppen gering. Deutlich steigt jedoch in der gleichen Reihenfolge der Gallenbesatz durch *B. salic.* an, innerhalb der Weidengruppen nimmt die Gallengröße mit fallendem mittleren *B. salic.*-Besatz der Gallen mehr oder weniger deutlich ausgeprägt zu.

Mit höherem Befall der Blätter durch Gallen steigt deren Dichte ebenfalls an, stärkerem Anflug der Wespen steht eben immer nur eine begrenzte Zahl gerade sich entfaltender Blättchen gegenüber, die nun höher belegt werden müssen Umgekehrt wäre mit steigender Gallendichte abnehmende Gallengröße zu erwarten, als Folge der Raumkonkurrenz. Nach der Tab. 3 wird diese Erwartung nur sehr allgemein bestätigt. Vergleicht man jedoch die generationsweise errechneten Mittelwerte von Gallendichte und -größe, so ergibt sich folgendes Bild:

Weide Nr.	Gen. II 1951	Gen. I 1952	Gen. II 1952	Gen. I 1953	Gen. II 1953
18 Dichte	6,1 ± 0,03	3,0 ± 0,09	4,7 ± 0,02	2,4 ± 0,02	3,3 ± 0,30
Größe in mm	6,9 ± 0,05	7,2 ± 0,07	6,9 ± 0,05	7,8 ± 0,20	6,6 ± 0,06
27 Dichte		2,5 ± 0,01	3,5 ± 0,01	2,2 ± 0,04	5,1 ± 0,04
Größe in mm		7,7 ± 0,06	7,1 ± 0,05	8,3 ± 0,04	7,0 ± 0,10

Jedem Rückgang der Gallendichte entspricht eine Zunahme der Gallengröße und umgekehrt, und zwar sowohl bei einer Weide mit ausgesprochen hohem *B. salic.*-Befall der Gallen als auch bei einer solchen mit geringem (Nr. 18 bzw. 27); im übrigen finden sich die gleichen Verhältnisse auch bei allen anderen durch *N. prox.* befallenen Weiden. Es ist aber nur die Tatsache der gegenläufigen Entwicklung beider Größen zu verzeichnen, das Ausmaß der Veränderungen ist in jeder der beiden zueinander gehörenden Reihen verschieden.

Stärkerer Befall der *N. prox.*-Gallen durch *B. salic.* deformiert also diese und beeinträchtigt die Entwicklung der Wirtslarven darin, um so mehr, je früher die Eiablage des Käfers während der Gallenentwicklung erfolgte und je mehr Käferlarven in der Galle enthalten sind. Die Gallendichte steigt mit zunehmendem Allgemeinbefall der Blätter an, die Gallengröße nimmt entsprechend ab.

4. Gallenbesatz und Blattentwicklung

Die Längen-Mittelwerte befallener Blätter (B_b) erwiesen sich oft als ungleich denen unbefallener (B_u), sie konnten länger oder kürzer sein. Vereinfachten Ausdruck findet dieses Längenverhältnis in dem Blattlängenindex „B_I“:

$$B_I = \frac{B_b\,(\text{mm}) \cdot 100}{B_u\,(\text{mm})}.$$

Der Index ist kleiner als 100, wenn die Mittelwerte befallener Blätter länger und größer als 100, wenn sie kürzer als die unbefallenen sind; nur Blattlängenpaare mit statistisch

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

gesicherten Differenzen wurden verwendet. Alle Blattlängenpaare mit nicht gesicherten Differenzen zählten zu Indices = 100, also „befallen" und „unbefallen" gleich lang.

Nach der Tabelle 4 sind die befallenen Blätter der vier *S. fragilis*-Weiden aus der Gruppe Nr. 20—27 im Mittel bedeutend länger als die unbefallenen (Blattlängen-Indices weit über 100). Bei den Weiden der Gruppe Nr. 1—18 liegen vier Indices über 100, einer gesichert und zwei nahezu gesichert darunter und bei dreien sind befallene und unbefallene

Tabelle 4. Blattlängen-Indices (B_I) von *Nematus proximus*- und *N. vesicator*-Weiden nach allen Messungen der Jahre 1951—1953

Von *Nematus proximus Lep.* befallene Weiden			Von *Nematus vesicator Bremi* befallene Weiden.		
Weide Nr.	B_I	K	Weide Nr.	B_I	K
16	116	(6,5)	5	85	(7,9)
15	115	(5,5)	3	86	(8,1)
18	113	(6,7)	26	87	(7,5)
10	108	(3,5)	41	87	(5,3)
1	100		25	89	(5,3)
13	98	(0,8)	21	89	(6,3)
14	97	(1,7)	32—37	91	(7,3)
12	95	(2,6)	39	91	(7,3)
4	94	(2,7)	23	94	(3,2)
9	93	(3,9)	2	94	(2,7)
			8	94	(2,3)
24	170	(19,1)	11	97	(1,6)
20	147	(12,9)			
22	140	(10,4)			
27	130	(7,8)			

K = signifikante Differenz der Blattlängen befallener und unbefallener Blätter; gesichert wenn K = 3 und größer ist.

Blätter gleich lang. Ebenso ist es bei den Blättern der sehr schwach befallenen *S. amygdalina*-Weiden (die der geringen Zahl befallener Blätter wegen alle zusammengefaßt werden mußten, um überhaupt Mittelwerte errechnen zu können).

Kennzeichnet man die einzelnen Weidenbüsche durch die mittleren Längen ihrer unbefallenen Blätter, so fällt bei den Weiden der Gruppe Nr. 20—27 der Blattlängen-Index mit steigender Länge unbefallener Blätter ab. Bei den Weiden der Gruppe Nr. 1—18 ist eine ähnliche Beziehung nur angenähert festzustellen. Längenindices von Blättern mit überwiegend deformierten Gallen waren nicht verschieden von denen des Gesamtmaterials, die Gallendeformation kann also keinen nennenswerten Einfluß auf die Blattstreckung haben.

Allgemein läßt sich nach diesen Befunden sagen: Weiden der gleichen Art, morphologisch nicht sicher unterscheidbar, zeigen individuell ver-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

schiedene Reaktionen auf den Befall durch Gallen von *Nematus proximus Lep.* Die Einflüsse von Eiablage und Larvenentwicklung des Rüßlers *Balanobius salicivorus Payk.* in den Gallen scheinen diese Reaktionen weiter zu modifizieren. Sie müssen wesentlich von der Physiologie der Weide her bestimmt sein. Offen bleibt hier, ob diese Reaktionen der Weiden genetisch (etwa in der Form abgestufter Hybride) oder standörtlich bedingt sind. Da alle hier untersuchten Weiden auf eng begrenztem Raum unter, soweit zu beurteilen möglich, sehr ähnlichen Standortsbedingungen wuchsen, haben genetisch bedingte Reaktionsunterschiede die größere Wahrscheinlichkeit.

Bei den *N. vesic.*-Weiden lagen die Blattlängen-Indices zum größten Teile unter, nur in drei Fällen gleich 100. Zusammenhänge zwischen diesen Indices und den mittleren Blattlängen unbefallener Blätter waren nicht erkennbar. Hier wird also auch das sich streckende Blatt durch die Gallbildung individuell verschieden gehemmt; weniger ausgeprägt, weil der Gesamtbefall bei dieser Weidenart schwach und bei ihren Individuen nahezu gleich war.

In die von der Pflanze wie vom Gallinsekt und außerdem von der Gesamt-Befallstärke abhängige Gallenbildung greift bei den *N. prox.*-Gallen außerdem noch der Einfluß von Eiablage und Larvenentwicklung des Rüßlers *B. salic.* ein, seinerseits aber durch den Komplex der Gallbildung erst ermöglicht. Die schließlichen Auswirkungen sind für jedes Wirtspflanzen-Individuum anders, sie kausal zu klären dürfte nach den ökologischen Befunden allein, ohne Experiment, kaum möglich sein.

5. Die Larvenentwicklung

Nach Fig. 6 ist in den Gallen der *N. prox.*-Weide Nr. 18 (als Beispiel) die Gen. I zeitlich zusammengedrängt, auseinandergezogen dagegen bei der Weide Nr. 27; die Gen. II bei Nr. 18 wiederum länger (mit einem Zwischenmaximum von L_5 Anfang September, wohl von einem zweiten Eiablageschub herrührend), die Gen. II bei der Weide Nr. 27 aber etwa gleich lang der Gen. I. (Auffallenderweise fehlen hier ganz die L_1 der Gen. II, obwohl nach den L_5-Maxima zwei Generationen vorhanden waren.)

Bei den *N. vesic.*-Weiden Nr. 23 und 39 sind die Unterschiede in der Dauer beider Generationen gering, bei Nr. 39 ist jedoch die Gen. I deutlich kürzer und die Gen. II länger als bei der Weide Nr. 23.

Die verschiedenen Generationsgrenzen sind also nicht durch früher oder später begonnene Eiablage bedingt (alle hier nicht einzeln aufgeführten Weiden weisen den oben gegebenen Beispielen analoge Verhältnisse auf), sie beruhen vielmehr auf verschieden schneller Larvenentwicklung. Diese muß aber wieder durch individuelle, stoffliche Einflüsse der Wirtspflanzen verursacht sein.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

Zu den vorstehend verwendeten Ergebnissen ist eine Einschränkung nötig. Die Verteilung der Larvenstadien in % errechnete sich nach den in den Gallen gefundenen Larven. Nicht gefunden wurden jedoch die durch *B. salic.*-Larven vernichteten; ihr Anteil läßt sich nicht einmal schätzen. Auf die Entwicklungsgeschwindigkeit dürfte diese Störung ohne Einfluß geblieben sein, betroffen wird nur die Stadienverteilung (relativ schmales Maximum der L_5 bei Weide Nr. 18 mit hohem Käferbefall, breites L_5-Maximum bei Weide Nr. 27 mit wenigen Käferlarven in den Gallen). Bei den *N. vesic.*-Weiden bestand diese Störung nicht.

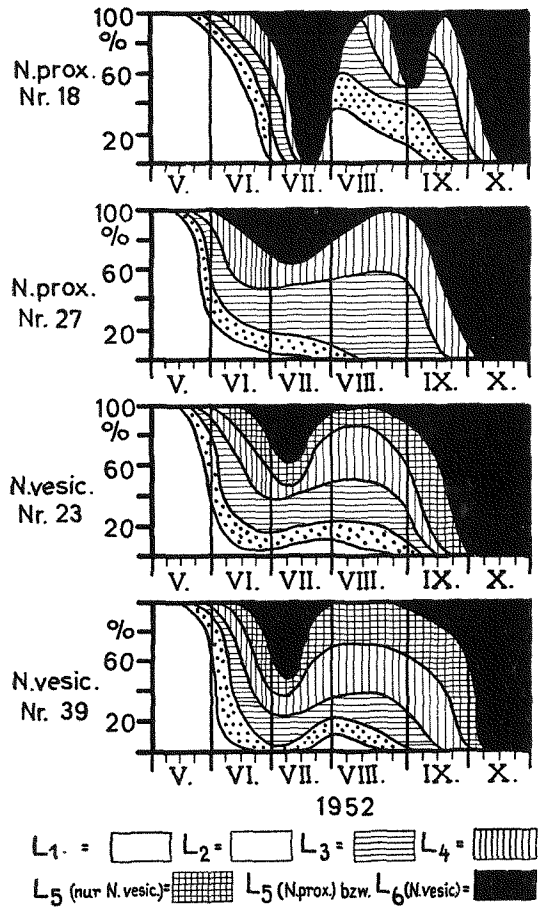

Fig. 6. Larvenentwicklung von *Nematus proximus Lep.* und *vesicator Bremi* in je zwei ausgewählten Weiden. Häufigkeitsverteilung der Larvenstadien in %; bei *N. prox.* = 5 Stadien, bei *N. vesic.* = 6 Stadien

6. Parasitierung und Sterblichkeit der Larven

Die Larven von *N. prox.* und *B. salic.* waren in den Gallen regelmäßig aber nicht erheblich von Parasiten befallen, deren Arten hier insgesamt als Gruppe behandelt sind. Einen wesentlich höheren Vernichtungsanteil bewirkte eine Krankheit beider Larven[1]). *N. vesic.* war im vorliegenden Material überhaupt nicht parasitiert und sehr wenige Larven nur erkrankten. Diese Art wurde dagegen gelegentlich als voll entwickelt Larven in den Gallen durch Vögel vernichtet.

Nicht unter „Larvensterblichkeit" gezählt sind hier die durch Doppeltbesatz der Gallen mit Wirts- und *B. salic.*-Larven abgestorbenen Stadien des Gallerzeugers, weil deren Anteil zahlenmäßig nicht erfaßt werden konnte.

Die Parasitierung erreichte nur selten 15% und hatte ihr Maximum jeweils kurz vor dem Ende einer jeden Generation, die Larvensterblich-

[1]) Ob Bakteriose oder Virose wurde nicht untersucht; die Symptome waren glasiggraue, von den vorderen oder hinteren Segmenten ausgehende Flecken, die schließlich die ganze Larve erfaßten und sie in eine schwarze, eingeschrumpfte Mumie verwandelten. Ab L_2 (bei *B. salic.*) bzw. L_3 (bei *N. prox.*) sicher erkennbar.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

keit durch Krankheit hingegen konnte bis zu rund 50% betragen und hatte ihre Höchstwerte stets am Generationsende. Gegenüber diesen Verhältnissen bei *N. prox.* war die Larvensterblichkeit durch Krankheit bei *N. vesic.* nur gering, höher, allerdings nicht in jedem Jahr, die durch Vögel.

C. Der Massenwechsel beider Nematus-Arten im Untersuchungsgebiet

Die Fig. 7 stellt schematisch die Biologie beider *Nematus*-Arten und die ihrer Gallen-Mitbewohner und Feinde im Zusammenhang mit der Wirtspflanze dar.

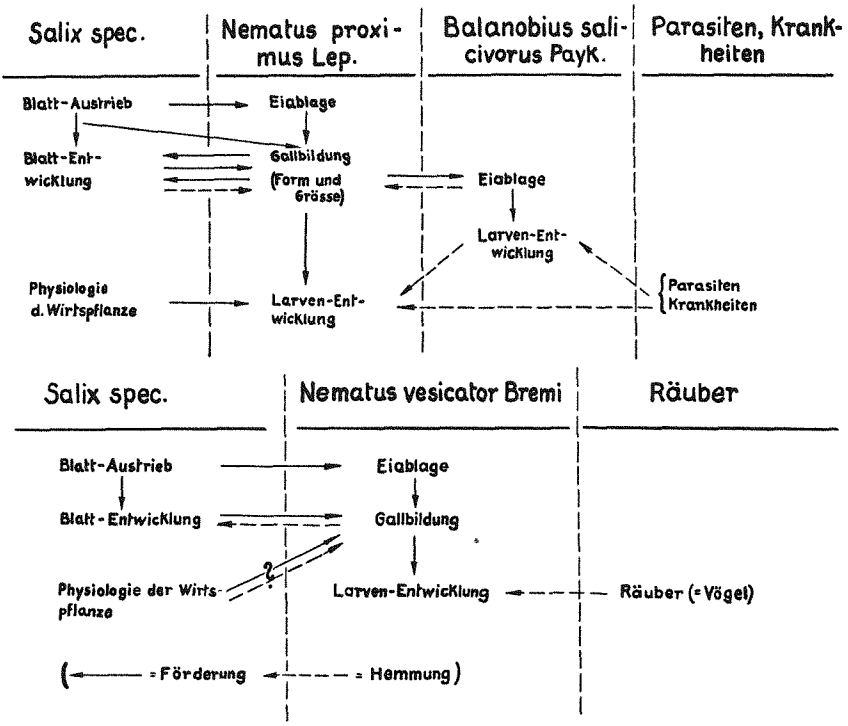

Fig. 7. Schema der Wechselbeziehungen zwischen Pflanze, Gallerzeuger, Inquiline, Parasiten, Krankheiten und Räubern bei *N. proximus Lep.* und *N. vesicator Bremi*

Bei *N. proximus Lep.* ist Vorbedingung der Blattaustrieb, dieser und die weitere Blattentwicklung ermöglichen und begünstigen die Gallbildung als Folge des Blatt-Anstiches durch das *Nematus*-♀. Im Rahmen der genetisch oder standörtlich bedingten Eigenart einer jeden Weide wird die Gallbildung durch die Blattentwicklung gehemmt oder gefördert, wie umgekehrt auch. Weiter wird die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von der Wirtspflanze her beeinflußt. Die Eiablage von *B. salicivorus* wirkt

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

Tabelle 5. Verlauf des *Nematus proximus*-Befalls 1951—1953 und Untersuchungsbefunde des zugehörigen Gallenmaterials an einigen ausgewählten Weiden

Weide Nr.		1951 Gen. 2II	1952 Gen. I	1952 Gen. II	1953 Gen. I	1953 Gen. II
18	Blattbefall %	43	15	37	10	25
	Gallendichte	6,1	3,0	4,7	2,4	3,3
	Anstiche %	9	23	6	0	22
	prox.:*sal.*%	13:9	1:12	4:16	0:25	3:20
	verlassen %	14	9	17	39	13
	leere Gall. %	36	38	44	14	27
	Verluste %	19	17	13	22	15
15	Blattbefall %	39	12	—	—	—
	Gallendichte	6,7	1,7	—	—	—
	Anstiche %	6	5	—	—	—
	prox.:*sal.*%	5:16	2:18	—	—	—
	verlassen %	19	9	—	—	—
	leere Gall. %	36	55	—	—	—
	Verluste %	18	11	—	—	—
27	Blattbefall %	—	29	36	20	50
	Gallendichte	—	2,5	3,5	2,2	5,1
	Anstiche %	—	8	1	0	9
	prox.:*sal.*%	—	28:2	14:0	16:0	45:2
	verlassen %	—	16	46	20	7
	leere Gall. %	—	27	29	13	18
	Verluste %	—	19	10	51	19
20	Blattbefall %	—	10	—	—	—
	Gallendichte	—	2,0	—	—	—
	Anstiche %	—	10	—	—	—
	prox.:sal.%	—	6:10	—	—	—
	verlassen %	—	25	—	—	—
	leere Gall. %	—	36	—	—	—
	Verluste %	—	13	—	—	—

Generationsweise errechnete Mittelwerte, der Übersichtlichkeit wegen abgerundet und ohne mittl. Fehler. *Prox.*: *sal.* = Gallen mit Stadien von *P. prox.* und *B. salic.* in %; Verluste = Gallen mit parasitierten und kranken Larven.

sich auf die Bildung, Form und Größe der Gallen aus, seine Larvenentwicklung kann die der Wirtslarven stören oder ganz unterdrücken und schließlich reduzieren Parasiten und Krankheiten sowohl die *N. prox.*- als auch die *B. salic.*-Populationen in den Gallen.

Für *N. vesicator Bremi* ist wieder die Blattbildung Vorbedingung für Gallen- und Larvenentwicklung, weiter ist es die Blattstreckung. Diese kann ebenfalls von der Gallbildung beeinflußt werden, und zwar wohl positiv wie negativ. Weiter hängt wahrscheinlich auch die Gallbildung von der Wirtspflanze ab, denn der hohe Anteil unentwickelt-flach gebliebener Gallen dürfte nicht ausschließlich auf Anstiche ohne Eiablage

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

zurückgehen. Für Einflüsse der Wirtspflanze auf die Larvenentwicklung liegen bei den geringen Befallsunterschieden der einzelnen Weiden Anhaltspunkte nicht vor. Das Fehlen von *B. salic.*-Larven in den *N. vesic.*-Gallen schaltet einen erheblichen Störungsfaktor aus (der geringe Käferlarven-Anteil in den Flachgallen kann unberücksichtigt bleiben), Parasiten fehlten ganz und Räuber (= Vögel) dezimierten gelegentlich die Altlarven in den Gallen.

In Tabelle 5 ist der Ablauf der *N. prox.*-Vermehrung bei einigen ausgewählten Weiden zusammengestellt, wobei zur Kennzeichnung der Bevölkerungsdichte Blattbefall und Gallendichte sowie die Untersuchungsbefunde der entsprechenden Gallen dienen. Im wesentlichen gilt für alle Weiden das gleiche Schema: Die Gradation von *N. proximus Lep.* wurde im Beobachtungsgebiet und -zeitraum von einer solchen des Rüßlers *B. salicivorus Payk.* überlagert. Jeweils geringer Befallsdichte in der Gen. I jeden Jahres folgt eine höhere in der Gen. II, insgesamt geht sie von Jahr zu Jahr zurück. Blattbefall und Gallendichte wechseln bei jeder Weide gleichsinnig, ihre absoluten Höhen entsprechen einander nicht. Wo die *B. salic.*-Larven in den Gallen überwiegen, werden die Wirtslarven immer stärker behindert, ihre Zahl geht zurück, damit auch Blattbefall und Gallendichte. Daß beide nicht ganz absinken, liegt an dem räumlich engen Nebeneinander der Weiden, das immer wieder einen Befallsausgleich ermöglicht.

Bei einigen Weiden war die *N. prox.*-Vermehrung bereits mit der Gen. I/1952 beendet (Tab. 5: Nr. 15 und 20). In beiden Fällen scheint die Ursache in den Weiden gelegen zu haben, die bereits im Frühjahr 1952 bedeutend weniger Knospen trieben, im Sommer kaum noch welche. Bei Nr. 20, einem kümmerlichen Strauch, könnte die mangelhafte Blattentwicklung eine Folge des starken Gallenbesatzes gewesen sein, bei Nr. 15, einem mittelgroßen Baum, jedoch nicht. Dessen Gallenbesatz lag schon 1951 unter dem der Weide 18, bei welcher die *N. prox.*-Vermehrung weiterging.

Für die Untersuchungsbefunde der Gallen in der Tab. 5 sind 100 Gallen, einschließlich der Anstiche, Bezugsgröße; an ihnen wurde unterschieden: Anstiche = frisch gesetzte Gallen oder voll entwickelte mit Ei; *N. prox.* = normale Larven aller Stadien nach Abzug parasitierter und kranker; *B. salic.* = normale Larven (wie bei *N. prox.*); verlassen = von einem der beiden Gallenbewohner (nicht getrennt unterscheidbar) normal verlassen; leere Gallen = solche ohne Spur von Eiablage oder Insektenbesatz; Verluste = Gallen mit parasitierten, kranken, jedoch nicht verdrängten (durch Doppeltbesatz umgekommenen) Larven.

Auffallend hoch ist ganz allgemein der Anteil leerer Gallen. Zusammen mit den Verlusten ist er, mindestens während der ersten drei Generationen, nahezu gleich. 1953 fällt er anfangs ab, steigt in der Gen. II aber wieder an. Der Anteil der *N. prox.* fällt im allgemeinen ständig, der von *B. salic.* steigt entsprechend. Bei Weide Nr. 15 wie bei Nr. 20 deutet im

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

Tabelle 6. Verlauf des *Nematus vesicator*-Befalls 1951—1953 und Untersuchungsbefunde des zugehörigen Gallenmaterials an einigen ausgewählten Weiden

Weide Nr.	1951 Gen. II	1952 Gen. I	1952 Gen. II	1953 Gen. I	1953 Gen. II
21 Blattbefall %	27	9	9	10	10
Gallendichte	1,4	1,4	1,3	1,2	1,2
N. vesic. %	6	35	6	65	37
verlassen %	39	11	24	23	23
Flachgall. %	45	50	67	12	20
Verluste %	10	4	3	0	20
32—37 Blattbefall %	12	4	4	5	5
Gallendichte %	1,4	1,5	1,4	1,4	1,4
N. vesic. %	15	26	9	49	36
verlassen %	18	8	9	14	15
Flachgall. %	47	62	76	31	37
Verluste %	20	4	6	6	12
2 Blattbefall %	—	5	7	5	5
Gallendichte %	—	1,2	1,6	1,4	1,4
N. vesic %	—	25	29	13	24
verlassen %	—	13	10	33	10
Flachgall. %	—	58	61	47	48
Verluste %	—	4	0	7	18

Generationsweise errechnete Mittelwerte, der Übersichtlichkeit wegen abgerundet und ohne mittl. Fehler. *N. vesic.* = Gallen mit Entwicklungsstadien des Wirtes; Verluste = von Vögeln vernichtete Gallen und solche mit kranken Larven.

Gallenbefund gegenüber den anderen Weiden nichts auf den frühen Zusammenbruch der Vermehrung hin. In den Gallen der Weide Nr. 27 erreichen „leer + Verlust" nur vorübergehend einen hohen Wert, im allgemeinen ist dieser Anteil hier geringer als bei den anderen Weiden.

Die *S. fragilis*-Weiden Nr. 1—18 stellen eine räumlich ziemlich geschlossene Gruppe dar, die der Gruppe Nr. 20—27 liegen alle weit auseinander. Trotzdem verläuft auch bei den Weiden der erstgenannten Gruppe die *N. prox.*-Gradation in jedem Falle anders ab, obwohl das enge Nebeneinander der Büsche mindestens mit jeder neuen Generation einen Ausgleich der Populationen ermöglicht hätte. Dies ist ein weiterer Hinweis auf die Rolle, die in der Vermehrung von *N. prox.* die Wirtspflanze spielt.

N. vesicator Bremi wies im Beobachtungsgebiet und -zeitraum keine Anzeichen einer Gradation auf, Vermehrungsablauf und Untersuchungsbefunde der Gallen sind in Tab. 6 in der gleichen Weise wie bei *N. prox.* dargestellt. Außer in der Gen. II/1951 liegt der Blattbefall durch Gallen durchweg unter 10%, die Gallendichte ist sehr gering.

Die Untersuchungsbefunde der Gallen zählen hier Anstiche nicht gesondert (Abgrenzung gegen Flachgallen in diesem frühen Entwicklungszustand schwierig), die mit

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

N. vesic. bezeichnete Gruppe enthält wieder nur gesunde Larven, der *B. salic.*-Besatz, auf die Flachgallen beschränkt, ist in deren Zahl enthalten und Verluste umfassen hier durch Vögel vernichtete Gallen und solche mit kranken Larven.

Der Anteil gesunder Larven in den Gallen geht im Verlauf der Beobachtungszeit schwach zurück bei einigen Weiden (in Tab. 6 Nr. 2 als Beispiel), steigt im allgemeinen jedoch an (Beispiele: Nr. 21 und Nr. 32—37, des schwachen Einzelbefalles und der sehr gleichartigen Weiden dieser Buschgruppe wegen zusammengefaßt). Annähernd gleich bleibt der Anteil gesunder Wirtslarven nur in einigen Fällen.

Der Anteil flacher Gallen macht meist um 50% aus, oft liegt er jedoch darüber. Im Einzelfalle sind allerdings merkliche Unterschiede vorhanden; zusammen mit den Verlusten bleibt der Betrag in den ersten drei untersuchten Generationen nahezu gleich und ändert sich erst 1953. Hierin liegt eine auffallende Parallele zu den Verhältnissen bei den *N. prox.*-Gallen, bei denen die Werte für „leer + Verlust" ganz ähnlich waren. Die Gruppe „Verluste" allein spielt bei den *N. vesic.*-Gallen nur eine geringe Rolle, ihr Anteil übersteigt 10% nur dort, wo Vögel die Gallen anpickten.

D. Diskussion der Ergebnisse

Die Untersuchungen hier befaßten sich mit der Ökologie zweier gallbildender *Nematus*-Arten an Weiden. *N. proximus* fand sich an zwei *Salix*-Arten, an *S. fragilis* und an *S. amygdalina*. Letztere war nur schwach, erstere stark befallen, hier ließen sich weiter zwei Formen unterscheiden, deren eine auf Kümmerwuchs deutete, die andere jedoch typisch war. Nach grob-morphologischen Merkmalen waren innerhalb jeder Gruppe wie gemeinsam keine Unterschiede zwischen den einzelnen Weiden erkennbar. Das gleiche gilt für die einzige im Untersuchungsgebiet befallene Wirtspflanze von *N. vesicator*: *Salix purpurea* (bei der jedoch nur die Übereinstimmung aller Einzelpflanzen, soweit grob morphologisch möglich, festgestellt wurde, nicht aber, ob es sich um die Stammform oder eine Varietät handelte).

Den morphologisch mindestens geringfügigen Unterschieden zwischen den Wirtspflanzen standen erhebliche in der Biologie der Blattwespen gegenüber: in der Gallbildung, in der Reaktion des Blattgewebes auf diese, in der Entwicklungsgeschwindigkeit der *Nematus*-Larven und in der Reaktion all dieser Vorgänge auf die Anwesenheit des Inquilinen *B. salicivorus*. Hier zeichneten sich, verschieden stark, typische Unterschiede zwischen den *Nematus*-Populationen der einzelnen Weiden ab. Sie legten den Schluß nahe, bei den Weiden müssen den geringen morphologischen erhebliche physiologische Unterschiede gegenüberstehen. Die Befunde an den *N. prox.*-Populationen waren hierbei ausgeprägter als die an den *N. vesic.*-Gallen, dort zudem verwickelter durch die Anwesenheit von *B. salicivorus*; grundsätzlich schienen die Reaktionen jedoch in allen Fällen gleich oder sehr ähnlich zu sein.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1.2.129-152

Diese können genetisch, physiologisch oder ökologisch-standörtlich von der Wirtspflanze aus, kleinklimatisch oder sinnesphysiologisch (= Wirtspflanzenwahl) von der Blattwespe aus bedingt sein. Kleinklimatische Einflüsse hatten wenig Wahrscheinlichkeit, das gleiche gilt für standörtlich bedingte Unterschiede zwischen den Wirtspflanzen. Es bleiben nur genetische, äußerlich nicht erkennbare Unterschiede der einzelnen Weiden zur Erklärung übrig; welcher Art diese jedoch waren und wie sie wirkten, lag zu klären außerhalb der Untersuchungsmöglichkeiten.

Für die Spezialisation von Insekten auf bestimmte Wirtspflanzen gibt es zahllose Beispiele; für Gallinsekten an Weiden führt Barnes (1953) bei Cecidomyiden-Arten (Diptera) eine Reihe von Fällen an, in denen z. B. die Kenntnis der Wirtspflanze eine sonst unsichere Differentialdiagnose zweier morphologisch kaum trennbarer Gallmückenarten sichert. Benson (1954) zählt ähnliche Fälle in seiner Zusammenstellung der britischen *Nematus*-(*Pontania*-)Arten an Weiden auf. Hier werden Unterschiede im Befall verschiedener *Salix*-Arten, -Varietäten und -Hybriden durch ein und dieselbe *Nematus*-Art genannt. Im einzelnen sind derartige Befalls-Unterschiede bei der Gallmücke (*Diptera*: *Cecidomyiidae*) *Rhabdophaga heterobia H. Lw.* von Barnes (1930 u. 1931) beschrieben worden. Sowohl nach Freilandbeobachtungen als auch im Versuch wurden Varietäten und Hybride der gleichen *Salix*-Art sehr unterschiedlich befallen, weiter entwickelten sich in einigen der zwar mit Eiern belegten Weiden keine schlüpfreifen Larven. Diese Beeinflussung von Larvenentwicklung und -sterblichkeit durch die Wirtspflanze findet bei *N. proximus* und *N. vesicator* ihre Parallelen (Annahme oder Ablehnung verschiedener Weiden bei der Eiablage konnte hier allerdings nicht sicher belegt werden).

Als Ursachen für Pflanzenimmunität und -bevorzugung nennt Barnes (1953) im Falle der Gallmücke: Morphologie und Phänologie der Wirtspflanze und die chemotropischen Reaktionen des Gallinsekts; nach den Untersuchungen hier wäre noch die Physiologie der Wirtspflanze anzufügen. Erklärt wird von den behandelten Phänomenen damit freilich wenig. Dies ist nur durch ein Experiment möglich, nachdem die ökologischen Befunde dafür die Richtung gewiesen haben. Wesentlich abhängen dürften solche Experimente von der Möglichkeit, typische Gallen künstlich zu erzeugen; was bisher wohl immer an den methodichen Schwierigkeiten scheiterte, die schon Magnus (1914) verzeichnet.

Zu dem Massenwechsel insbesondere von *Nematus proximus Lep.* im Zusammenspiel mit dem von *Balanobius salicivorus Payk.* bringt die verfügbare Literatur keinerlei Beispiele. Reitter (5, 1916) erwähnt nur „auf Weiden häufig, die Larve an den Blattrippen von *Salix alba*"; sonst jedoch wird der Käfer als Inquiline von *Nematus*-(= *Pontania*-)Gallen genannt (siehe Zusammenstellung bei Meixner in: Handb. d. Zool., Bd. IV, 2. Hälfte, 1. Teil, Insecta 2, S. 1229, 1935). Carleton (1939) stellt Beobachtungen über die Biologie des Rüßlers zusammen, die Einzelheiten über

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

das Zusammenleben der Käferlarven mit denen der Blattwespe in den Gallen nur streifen. Es wäre interessant, wenn sich bei anderen Gallinsekten ähnliche Fälle finden und untersuchen ließen, die Nachprüfung und Erweiterung der hier mitgeteilten Beobachtungen und vielleicht auch eine Kausal-Analyse gestatten.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse

Das häufige Auftreten zweier Gall-Blattwespen, *Nematus proximus Lep.* und *N. vesicator Bremi* an *Salix*-Arten gab Gelegenheit, deren Biologie in Abhängigkeit von der Wirtspflanze durch regelmäßige Probennahmen und messende Verarbeitung dieses Materials hinsichtlich Gallbildung, Blattentwicklung und Lebensweise der Gall-Insassen zu verfolgen.

Nematus proximus an Salix fragilis und *S. amygdalina* wurde in den bohnenförmigen Gallen häufig zusammen mit Larven des Rüßlers *Balanobius salicivorus* gefunden, Parasiten traten an beiden nur in geringem Umfange auf.

N. vesicator war in den blasigen Gallen ohne Larvenparasiten, Vögel vernichteten die Gallen gelegentlich, in unentwickelt-flach gebliebenen fanden sich vereinzelt die Rüßlerlarven.

Die Einzelexemplare der Wirtspflanzen in dem begrenzten und einheitlichen Biotop wiesen innerhalb der Arten keine grob morphologisch erkennbaren Unterschiede auf.

In den einzelnen Weiden differierte die Larven-Entwicklung bei *N. proximus* um nahezu 8, bei *N. vesicator* um maximal 4 Wochen; zeitlich verschiedene Eiablage war als Ursache hierfür unwahrscheinlich. Zahlreiche *N. prox.*-Gallen blieben ohne Insektenbesatz und waren dazu häufig deformiert. Ursache war in der Hauptsache die Eiablage von *B. salicivorus* in die Gallen, um so ausgeprägter, je früher sie während der Gallbildung erfolgte. Mit zunehmendem Käferbefall bei fortschreitender Massenvermehrung verwischen sich diese Beziehungen jedoch mehr und mehr. Die Gallen von *N. vesicator* zeigten auch Deformationen in Gestalt unentwickelt-flach gebliebener; Käferlarven fanden sich gelegentlich in ihnen, waren jedoch nicht die Ursache für ihre Entstehung.

Die Entwicklung Gallen-besetzter Blätter ist bei verschiedenen, morphologisch gleichen Weiden der selben Art gegenüber unbesetzten durch wechselnde Blattreaktion ausgezeichnet; Befallene können länger, gleich lang oder kürzer sein als unbefallene. Der *Balanobius*-Befall der Gallen scheint hierbei mitzuspielen. Dies gilt für beide *Nematus*-Arten und weist auf individuelle Unterschiede der einzelnen Weiden innerhalb einer Art hin. Ebenso differiert die Entwicklungsgeschwindigkeit der Blattwespenlarven bei den einzelnen Weiden einer Art.

Bei *Nematus proximus Lep.* lag eine Gradation vor, überlagert von einer gleichen des Rüßlers *Balanobius salicivorus*. Der von Jahr zu Jahr abnehmende Blattbefall im Beobachtungszeitraum deutet auf das Maximum der Gradation vor Beginn der Beobachtungen. Blattbefall und Gallendichte der Blätter waren jeweils in der zweiten Generation höher als in der ersten, der Wirtslarvenanteil der Gallen sank, der der Käferlarven stieg stetig an. Zusammen mit den Abgängen durch Parasitierung und Krankheit war die Zahl der leeren Gallen auffallend hoch und über mehrere Generationen hin angenähert gleich.

Bei *Nematus vesicator Bremi* lag eine Gradation nicht vor, der Befall durch *B. salicivorus* fehlte hier fast ganz, die Wechselbeziehungen zwischen Wirtspflanze und Gallinsekt waren in mehreren Punkten sehr ähnlich denen bei *N. proximus*.

Literatur

BARNES, H. F., On the resistance of basket willows to button gall formation. Ann. appl. biol., **17**, 638—640, 1930.

—, Further results of an investigation into the resistance of basket willows to button gall formation. Ann. appl. biol., 18, 75—82, 1931.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152

Barnes, H. F., The biological approach to the species problem in gall midges. Ann. ent. Fennici., 19, 2—24, 1953.
Becker, H., Untersuchungen über das Mikroklima einiger Blattgallen. Anz. Schädlingsk., 23, 129—131, 1950.
Benson, R. B., British sawfly galls of the genus *Nematus* [*Pontania*] on *Salix* (Hymenoptera, Tenthredinidae). Journ. Soc. Brit. Entomol. 4, 206—211, 1954.
Carleton, M., The biology of *Pontania proxima* Lep., the bean gall sawfly of willows. Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 40, 575—624, (1939).
Dittrich, R., Die Tenthredinidocecidien, durch Blattwespen verursachte Pflanzengallen und ihre Erzeuger. In: Rübsaamen, E. H. & Hedicke, H., Die Zoocecidien Deutschlands und ihre Bewohner. Zoologica, Heft 61 (Lfg. 4, Teil 1), p. 585—635, 1922.
Gebelein, H. u. Heite, H. J., Statistische Urteilsbildung. Berlin/Göttingen/Heidelberg, 1951.
Magnus, W., Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren. Jena, 1914.
Meixner, O., Coleoptera. In Kückenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie, Bd. IV, 2. Hälfte, 1. Teil, Insecta 2, Berlin, 1933—36.
Nolte, H.-W., Untersuchungen über die stofflichen Grundlagen der Gallenbildung. Verhandl. Dtsch. Ges. angew. Ent., 12. Mitglieder. Vers., 124—128, 1954.
Reitter, E., Die Käfer des Deutschen Reiches. 5, Stuttgart, 1916.
Ringleb, F., Mathematische Methoden der Biologie. Leipzig/Berlin, 1937.
Ross, H., Praktikum der Gallenkunde. Berlin, 1932.

Zur Technik der Blattschneidebienen *Megachile bicolor F.* und *M. maritima Schck.*

Von Rudolf Altevogt

Zoologisches Institut der Universität Münster

(Mit 6 Textfiguren)

Inhalt

Seite
A. Einleitung 152
B. Material und Methode 153
C. *Megachile bicolor F.*
1. Die Neströhre und die Brutzellen 154
2. Die Technik des Blattschneidens und die dabei angewandte „Geometrie“ . . 157
3. Die Form und Größe der Blattausschnitte 158
4. Vergleich der bei der Technik von *M. bicolor* gefundenen Faktoren mit denen von *M. maritima* 162
Zusammenfassung 164
Literaturverzeichnis 165

A. Einleitung

Die Instinktleistungen der Blattschneidebienen der Gattung *Megachile* waren zum ersten Mal in den frühen Untersuchungen von R. A. F. de Réaumur (1742) Gegenstand genauerer Beobachtungen. Später haben sich

DOI: 10.21248/contrib.entomol.5.1-2.129-152