

## Zur Geschlechterverteilung und zum Geschlechtsverhältnis der Sommergeneration der Eichen-Schwammgallwespe *Biorhiza pallida* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Cynipidae)

PAUL STEINBACH

### Einleitung

Ein spannendes biologisches Beobachtungsfeld sind Pflanzengallen, verursacht durch pflanzliche und tierische Organismen. Ein vorzüglicher Wirt ist die Stieleiche, eine ihrer auffälligsten Gallen der Eichapfel. Die rundliche Wucherung entsteht an den Endknospen der Zweigspitzen und erreicht bisweilen die Größe einer kleinen Kartoffelknolle. Sie ist das Werk der Eichen-Schwammgallwespe *Biorhiza pallida* (Olivier, 1791), eines 2-3 mm kleinen Hautflüglers, der als sexuelle Sommer- und asexuelle Winter- oder Wurzelgeneration in Erscheinung tritt.

ATKINSON et al. (2003) untersuchten Ende der 1990er Jahre in großem Umfang die Geschlechterverteilung und das Geschlechtsverhältnis der Sommergeneration. Die Imagines gewannen sie aus Galläpfel-Herkünften von sechs europäischen Ländern. Eine Kollektion aus Deutschland benutzten sie nicht. Diese Lücke füllt vermutlich nun eine Untersuchung, die der Autor des vorliegenden Beitrages in Freizeitforschung ein Jahrzehnt später vornahm.

### Material und Methodik

Analysiert wurden aus 65 Galläpfeln geschlüpfte Imagines. Die Galläpfel wurden von Zweigen der Stieleiche (*Quercus robur*) entnommen und durften keine Indizien bereits begonnenen Gallwespen-schlupfes aufweisen (Abb. 1).

Das Untersuchungsmaterial stammte aus drei Jahren (2010, 2012 und 2016) und von sechs Orten im Südwesten Mecklenburgs (Karrow, Leisten, Hof Hagen, Gnevsdorf, Plauerhagen, Quetzin). Für drei Orte wurde die Analyse dabei in zwei aufeinander folgenden Befallsjahren vorgenommen.

Beurteilt wurde die Geschlechterverteilung – **die Anzahl je Gallapfel geschlüpfter Geschlechtstiere** – und das Geschlechtsverhältnis – **das Zahlenverhältnis zwischen ♂♂ und ♀♀**.

Ferner wurden elf Galläpfel auf einen möglich erscheinenden Zusammenhang zwischen Imaginesanzahl und Gallapfelgröße untersucht. Dazu wurde der Gallapfel-Durchmesser gemessen und das nach der Formel  $V = (4\pi/3) \times r^3$  berechnete Gallapfelvolumen der Anzahl der geschlüpften Gallwespen gegenübergestellt.

Der Schlupf der Gallwespen vollzog sich in mit Gaze bedeckten, im Wohnzimmer positionierten Plastikgefäßen. Nach Aufbewahrung in Glasfläschchen wurden später unter Zuhilfenahme eines Auflichtmikroskops Anzahl und Geschlecht

bestimmt. Ein spindelförmiger Hinterleib und lange Flügel charakterisierten die Männchen (Abb. 2), ein gedrungener mit Legeröhre die Weibchen. Bei Weibchen war zudem zwischen langflügeligen, stummelflügeligen und flügellosen Individuen zu unterscheiden. Die erhobenen Daten wurden massenstatistisch aufbereitet.

### Ergebnisse

Die Analyse der Gallapfel-Kollektion zeigte, dass sich die Geschlechtstiere im Wirtsorganismus getrennt oder gemeinsam entwickeln (Tab.1).

Bezüglich der Geschlechterverteilung dominierten ♂♂ (Tab. 2), auch in Gemeinschaft mit ♀♀ (Tab. 3). Sie lässt jahresweise Unterschiede erkennen (Tab. 4). Im ersten Jahr (2010) wuchsen im Durchschnitt mehr ♂♂ heran, im darauf folgenden zweiten Befallsjahr (2012) mehr ♀♀. Zum Geschlechtsverhältnis gibt Tab. 5 Auskunft, bezüglich Gallapfelgröße und Imagineszahl bringt ein erstes Ergebnis Tab. 6.

### Diskussion

Basis der hiesigen Arbeit waren 65 Galläpfel aus Aufsammlungen von drei Jahren, woraus 3031 Imagines hervorgingen, ATKINSON et al. (2003) nutzten 627 Galläpfel aus zwei Jahren, aus denen 41397 Gallwespen zur Untersuchung anfielen. Je Gallapfel schlüpften in der 10x größeren Aufsammlung 66 Adulte, in der kleineren deutschen Gallapfelkollektion 47. Der Höchstwert betrug 187 ♀♀, reichlich hundert Individuen weniger als der Durchschnitt in einer zwölf Gallen umfassenden englischen Herkunft bei ATKINSON et al. (2003).

Deutlich zeigte sich bei ♀♀ die Vielgestaltigkeit der Ausbildung der Flügel. 12 % waren langflügelig, 38 % stummelflügelig und 50 % hatten gar keine Flügel. Die Flügelbildung kann nach SCHWENKE (1982) regional verschieden ausfallen. So schlüpften aus Eichäpfeln des Sarntales in Tirol ausschließlich geflügelte, aus jenen vom Höllental im Schwarzwald hingegen in etwa gleichen Anteilen geflügelte und flügellose ♀♀. SEDLAG (1959) bringt die Tendenz der Flügelrückbildung in Zusammenhang mit der Eiablage, wozu den begatteten ♀♀, die in den Boden zu den Eichenwurzeln kriechen, Flügel hinderlich sind.

Bemerkenswert übereinstimmend mit den Ergebnissen von ATKINSON et al. (2003) waren die Befunde zur Geschlechterdominanz. Bestätigt wird

das für die Eichen-Schwammgallwespe arttypische Phänomen der getrennten oder gemeinsamen Entwicklung der Geschlechter (vgl. Tab. 1). Mit 22,7 % zu 25 % erweist sich der Anteil gemeinsamer Entwicklung in den quantitativ so unterschiedlichen Aufsammlungen nahezu gleich. Ähnlich gleichartig fällt auch der Anteil getrennter Entwicklung aus: 33,3 % zu 39,9 % bei ♂♂, 43,9 % zu 37,7 % bei ♀♀. Treffend bezeichneten ATKINSON et al. (l. c.) die zwei Entwicklungsorte der Gallwespen-Sommergeneration als single-sex- und mixed-sex galls, Begriffe, die in der hiesigen Arbeit übernommen wurden.

Befunde zur Geschlechterverteilung in der deutschen Herkunft (s. Tab. 2) stehen Resultate aus 52 Herkünften anderer europäischer Länder (Irland, England, Frankreich, Italien, Ungarn, Spanien) gegenüber. Aus single-sex Galläpfel deutscher Herkunft schlüpften im Mittel 52,8 ♂♂ bzw. 42,3 ♀♀. Die Gruppen-Mittelwerte von 19 Herkünften der anderen Länder Europas schwankten bei ♂♂ von 28,5 bis 235 Imagines, bei ♀♀ von 26 bis 274. Mixed-sex Galläpfel der deutschen Herkunft enthielten im Mittel 31,7 ♂♂ und 14,3 ♀♀. ATKINSON et al. (2003) nennen dazu keine konkreten Daten. Sie schätzten aber, dass in ihren 158 mixed-sex Gallen 51,3 % das in der Minderheit vorkommende Geschlecht 10 % und weniger ausmacht. In der deutschen Herkunft (s. Tab. 3) war das vergleichsweise zu 28 % der Fall (Gallen-Nummern 1, 2, 5, 11 und 13).

Die eigenen Untersuchungen geben offenbar erstmals Auskunft über die Geschlechterverteilung von zwei aufeinander folgenden Befallsjahren (s. Tab. 4). Im Mittel kamen im ersten Befallsjahr mit 98,5 Individuen 4x mehr ♂♂ als ♀♀ zum Schlupf. Zwei Jahre später hatten ♀♀ die Mehrheit (28,2/14,3), wenn auch in deutlich geringerer Anzahl als ♂♂ in der Befallsphase zuvor. Der Wechsel in der Geschlechterverteilung trat an allen drei Orten zu Tage, mit oder ohne Einbeziehung der mixed-sex Gallen.

Die gesamte Gallapfel-Kollektion betrachtend, war das Geschlechtsverhältnis in single-sex Gallen aufwachsenden Gallwespen-Nachkommen nahezu ausgeglichen (vgl. Tab. 5). Doch scheint es nicht stabil. Je nach Befallsjahr zeigte es sich sehr verschieden. In starkem Maße von einem Zahlenverhältnis 1:1 weit abweichend erwies es sich insbesondere in 13 mixed-sex Gallen. Es verschob sich um das 5- bis 5½-Fache. Nur bei Gallapfel Nr. 14 war es (auf niedrigem Niveau) paritätisch (s. Tab. 3). Erwähnenswert, 11 der 14 mixed-sex Gallen nahmen ihre Entwicklung an Allee-Bäumen. Auch ATKINSON et al. (2003) bemerkten bei Imagines aus mixed-sex Gallen ein stark verschobenes Geschlechtsverhältnis. In

single-sex Gallen fanden sie, ausgenommen in zwei Populationen, keine signifikante Abweichung. HELLRIGL (2012) berichtet ebenfalls über das unausgeglichene Geschlechtsverhältnis bei *Biorhiza pallida*, fand in einer mixed-sex Galle 87 ♂♂ und nur 1 ♀!

Die Ursache des ungleichen Geschlechtsverhältnisses der bisexuell differenzierten Sommergeneration liegt primär in der parthenogenetischen Vermehrungsweise der Wintergeneration. Nach FOLLIOU (1964) (zit. in ATKINSON et al. 2003) erzeugt ein Teil ♂♂, ein anderer ♀♀ und ein dritter Teil beide Geschlechter. Die drei Arten variieren, doch ist die relative Häufigkeit unbekannt. Es kommt zur Ausbildung von Galläpfeln unterschiedlicher Geschlechterdominanz. Begründer oder Stammütter, wie man diese bei Blattläusen nennt, können 1, 2 oder auch 3 ♀♀ sein. In Züchtungs-Experimenten und genetischen Nachkommenschafts-Analysen erbrachten ATKINSON et al. (2003) dafür der Nachweis.

Auch andere Faktoren beeinflussen den Befall. Nicht selten sterben ♀♀ der Wintergeneration auf den Knospen ab, wenn im Dezember, dem Zeitpunkt ihrer Eiablage, die Temperatur in kritische Bereiche sinkt. Zudem nehmen Inquiline Einfluss auf die Schlüpftrate. Der Rüsselkäfer *Curculio villosus* (Fabricius, 1781) frisst das weiche Kallusgewebe des Gallapfels, nimmt den Gallwespenlarven die Nahrung, so dass diese verhungern (BELLMANN 2012). Daneben stören, wie die vorgelegte Untersuchung nachweisen konnte, auch andere Hautflügler (Abb. 3). Es schlüpften weniger ♂♂ als ♀♀, wenn diese gleichzeitig im Gallengewebe vermehrt zur Entwicklung kamen (Tab 6). Inquiline Gallwespen z. B. verursachen unter Gallwespenlarven eine hohe Mortalität, so STONE et al. (2002) (zit. in ATKINSON et al. 2003).

Nimmt nun aber die Imagineszahl, die Larvendichte Einfluss auf die Gallapfelgröße? Diesem Problemkreis sollten erste Versuche zur Ermittlung des von den Larven erzeugten und genutzten Gallenvolumens gelten (s. Tab. 6). Es scheint, dass prospektive ♀♀ in 0,3 cm<sup>3</sup> größeren Galläpfeln zur Imago werden als die ♂♂ und 70 % mehr Kallus- oder Wirtsgewebe erzeugen. Bei einem kalkulierten Larvenkammer-Volumen von 16 mm<sup>3</sup> je Imago verbliebe in den Galläpfeln Raum für viele weitere Gallenbewohner. Merkwürdig ist, dass andere Hautflügler prioritär ♂♂ dominante single-sex Gallen besiedelten.

Die Gallenbildung selbst ist bis heute noch nicht endgültig geklärt. Feststeht, dass fortwährend vom Gallen induzierenden Organismus Reize auf das Pflanzengewebe ausgehen müssen, hormonell wirkende Stoffe abgegeben werden. Eine Induktion durch das abgelegte Ei gilt als unwahrscheinlich.

VARDAL (2004) brachte gar die Giftdrüse der Gallwespenweibchen ins Gespräch und fragt, ob deren Gift, das nun nicht mehr gebraucht werde, sich etwa zu einem Gallen induzierenden Agens wandle?

Erst wenn die Eilarve geschlüpft ist, beginnt die Gallenbildung (WERMELINGER 2003, HELLRIEGL 2010). Die cecidogene Substanz gelangt aus der Gallenanlage in die Nachbarzellen und verändert das Wachstumsprogramm des Pflanzengewebes. Der Autor des vorliegenden Beitrages hat dies bei Larven des Kartoffelnematoden *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) beobachtet. Ständiger Reizeinfluss im Zuge der Nahrungsaufnahme des Parasiten führte in der Wirtswurzel zu einer Riesenzelle, zu einer inneren Vergallung (STEINBACH 1973).

Bei der Eichen-Schwammgallwespe wird der Vergallungsprozess des Knospengewebes durch die Fraßtätigkeit der beinlosen Larve initiiert und in Gang gehalten. Wahrscheinlich ebenso verläuft die Gallenbildung an den Wurzeln, zu denen die begatteten Weibchen der Sommergeneration hinwandern und mit der bohrerartigen Spitze der Legeröhre (Abb. 4) in Faserwurzeln dann ihre Eier legen. In bis zu 1 m Tiefe entstehen einkammerige, einzeln nebeneinander oder knollenartig verwachsen, Wurzelgallen (SCHWENKE 1982). In ihnen entwickeln sich sodann die ungeflügelten ameisenähnlichen ♀♀ der Wintergeneration, die nach 1-1½ Jahren an die Erdoberfläche kommen, mitten im Winter zu den Eichenknospen finden, mit der Eiablage die Sommergeneration begründen und damit den faszinierenden Generationswechsel von *Biorhiza pallida* vollenden.

#### Danksagung

Frau Birgit Brüggemann (Hof Hagen) danke ich für Hilfe bei Auswahl und Aufsammlung der Galläpfel, Herrn Dr. Peter Steinbach (Kadow) für die Fotos der Abbildung 4.

#### Zusammenfassung

Berichtet wird über die Geschlechterverteilung und das Geschlechtsverhältnis einer aus Galläpfeln geschlüpften Population der Sommergeneration von *Biorhiza pallida* aus dem Gebiet Plau-Goldberg im Südwesten Mecklenburg-Vorpommerns. Der Beitrag ergänzt die von ATKINSON et al. (2003) an 52 Herkünften gemachten Studien um eine Herkunft aus Deutschland. Die Entwicklung der Sommergeneration verlief in der bekannten Weise geschlechterdominant getrennt in single-sex Gallen oder gemeinsam in mixed-sex Gallen. Bestätigt wurde gleichermaßen das stark unausgeglichene Geschlechtsverhältnis bei Imagines in mixed-sex Gallen. Neu ist der Befund über seine jahresweise Änderung bei Imagines aus single-sex-Gallen. Das Gallenwachstum wird wahrscheinlich durch die Larvendichte beeinflusst, doch bedarf es weiterer

Untersuchungen, den Einfluss signifikant nachzuweisen.

#### Literaturverzeichnis

- ATKINSON, R. J., BROWN, G. S. & STONE, G. N. (2003): Skewed sex ratios and 3 multiple founding in galls of the oak apple wasp *Biorhiza pallida* (Hymenoptera: Cynipidae). – *Ecological Entomology* **28**: 14-24.
- BELLMANN, H. (2012): Geheimnisvolle Pflanzengallen. – 1. Aufl., Wiebelsheim: Quelle & Meyer, 312 S.
- FOLLIOU, R. (1964): Contribution a l'étude de la biologie des cynipides gallicoles. – *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* **12**: 407-564.
- HELLRIEGL, K. (2010): Pflanzengallen und Gallenkunde. – *Plant Galls and Cecidologie. Forest Observer* **5**: 207-328.  
[<https://www.zobat.at/pdf/ForestObserver-0050207-328.pdf> 27]
- HELLRIEGL, K. (2012): Gallenkunde – Cecidologie in Südtirol: Gallwespen (Hym., Cynipidae). 3. Teil. – *Forest Observer* **6**: 311-369.  
[<https://www.provinz.bz.it/land-forstwirtschaft/fortdienst-foerster/publicatia/>]
- SCHWENKE, W. (Hrsg.) (1982): Die Forstschädlinge Europas. Band 4: Hautflügler und Zweiflügler. – Hamburg: Parey, VIII+392 S.
- SEDLAG, U. (1959): Hautflügler: 3. Schlupf- und Gallwespen. – Die Neue Brehm-Bücherei 242. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verl., 84 S.
- STEINBACH, P. (1973): Die Nahrungsaufnahme von Kartoffelnematodenlarven. – *Biologisches Zentralblatt* **92**: 563-582.
- STONE, G. N., SCHÖNROGGE, K., ATKINSON, R. J., BELLIDO, D. & PUJADE-VILLAR, J. (2002): The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). – *Annual Review of Entomology* **47**: 633-668.
- VARDAL, H. (2004): From parasitoids to gall inducers an intriguing, morphological evolution in Cynipid wasps. – Diss. Univ. Uppsala, Acta Universitatis Upsaliensis.  
[<https://UU.de.divaportal.org/smash/getdiva2:164000/FULLTEXT01.pdf>]
- WERMELINGER, B. (2003): Waldentomologie (ausgewählte Kapitel). – Vorlesung am Department Forstwissenschaften. Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Professur Forstpolitik und Forstökonomie. – Zürich, 56 S.  
[<https://docplayer.org/22606807-Vorlesung-waldentomologie/>]



Abb. 1: Schwammgalle von *Biorhiza pallida* an Stieleiche (links). Sind die Gallwespen aus den Larvenkammern geschlüpft (Mitte), bedecken Bohrlöcher die Gallenoberfläche (rechts).



Abb. 2: *Biorhiza pallida*, Sommergeneration. Die ♂♂ sind langflügelig, ♀♀ zumeist flügellos.

Abb. 3: „Fremde“ Hautflügler in Schwammgalle.



Abb. 4: *Biorhiza pallida*-♀, Sommergeneration. Dornartiges Segment ventral am Abdomen (links), Legeröhre mit Tasthaaren, Legekanal und bohrerartiger Spitze (rechts).

Tab. 1: Eichen-Schwammgallwespe: Geschlechtstiere entwickeln sich getrennt oder gemeinsam.

Jahr	Galläpfel	davon mit		
	n	♂	♀	♂ und ♀
2010	27	11	10	6
2012	31	10	16	5
2016	7	1	3	3
ges.	65	22	29	14
		33,3 %	43,9 %	22,7 %

Tab. 2: Eichen-Schwammgallwespe: Geschlechterverteilung, Imaginesentwicklung, einzeln und getrennt.

Entwicklung der Imagines Geschlecht	Ort	Galläpfel n	Imagines n	$\bar{x}$	v
<b>Getrennt</b>	single-sex Gallen*				
♂		22	1161	52,8	186
♀		29	1226	42,3	134
<b>Gemeinsam</b>	mixed-sex Gallen*				
♂		14	444	31,7	186
♂	in ♀ dominierte n	5	115	23,0	46
♀		14	200	14,3	56
♀	in ♂ dominierte n	8	82	10,2	9

\*: Eine aus ATKINSON et al. (2003) entnommene Begrifflichkeit.

Tab. 3: Eichen-Schwammgallwespe: Geschlechterverteilung bei Entwicklung im selben Gallapfel.

Galläpfel	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
n ♂♂	187	72	61	40	32	15	8	5	11	5	2	1	2	3
n ♀♀	4	7	46	15	2	6	1	1	57	12	22	3	21	3
2010	L*	L	H			L					K		K	
2012					L					H		H	L	L
2016				P			L	H						

\*: Fundorte: L (Leisten), H (Hof Hagen), P (Plauerhagen), K (Karow).

Tab. 4: Eichen-Schwammgallwespe: Geschlechterverteilung in zwei Befallsjahren an drei Orten.

Ort	Galläpfel n*	Jahr	♂♂ n	$\bar{x}$	v	♀♀ n	$\bar{x}$	v
<b>Leisten</b>	4/4	2010	322	80,5	172	17	4,2	3
<i>Baumreihe</i>	4/9	2012	314	28,5	75	317	35,2	133
<b>Hof Hagen</b>	3/5	2010	197	65,7	93	57	11,4	44
<i>junge Allee</i>	5/3	2012	14	2,8	4	21	7	9
<b>Karow</b>	2/3	2010	368	164,0	182	160	53,3	26
<i>Park</i>	2/5	2012	44	14,7	40	146	29,2	72
alle	9/10	2010	887	<b>98,5</b>		234	<b>23,4</b>	
Orte**	12/17	2012	172	<b>14,3</b>		479	<b>28,2</b>	
alle	5/6	2010	335	67,0		171	28,5	
Orte***	7/12	2012	129	18,4		438	36,5	

\* : geschlechterweise ♂/♀

\*\* : mit mixed-sex Gallen

\*\*\*: ohne mixed-sex Gallen.

Tab. 5: Eichen-Schwammgallenwespe: Geschlechtsverhältnis der Sommergeneration.

Galläpfel Art	n	♂♂ n	♀♀ n	♂ : ♀
<b>single-sex Gallen insgesamt</b>	51	1161	1226	1 : 1,06
single-sex Gallen, 1. Befallsjahr	11	701	516	1,35 : 1
single-sex Gallen, 2. Befallsjahr	5	128	493	1 : 3,86
<b>mixed-sex Gallen insgesamt</b>	14	444	200	2,22 : 1
♀ dominierte mixed-sex Gallen	5	21	115	1 : 5,48
♂ dominierte mixed-sex Gallen	8	420	82	5,12 : 1

Tab. 6: Eichen-Schwammgallwespe: Imagineszahl und Gallapfelgröße.

Galläpfel ♀ dominiert			Galläpfel ♂ dominiert		
n ♀♀	n andere Hautflügler	Volumen mm <sup>3</sup>	n ♂♂	n andere Hautflügler	Volumen mm <sup>3</sup>
57 fl*	5, 11**	5145	40	32	3132
92 fl	4	4187	32	37	3062
22 lf	24, 2**	3167	19	19	2671
40 sf	4	2314	25	47	2201
			26	48	2071
52,7	12,5	<b>2963</b>	28,4	36,6	<b>2607</b>
Kallus/Gallenbewohner		56,7			91,8
Kallus/Gallwespe		<b>70,2</b>			<b>40,1</b>

\* : fl= flügellos; sf = stummflügelig; lf = langflügelig

\*\* : ♂♂ der Eichen-Schwammgallwespe

**Anschrift des Verfassers:**

Dr. Paul Steinbach, Ortkruger Weg 13,  
19395 Plau am See/OT Karow  
E-Mail: paulsteinbach@freenet.de