

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern
Band: - (1892)
Heft: 1279-1304

Artikel: Generationswechsel bei Insekten
Autor: Anderegg, Ernst
Kapitel: Cynipidae
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-319051>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 10.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Cynipidae.

Die Cynipiden sind als Hymenopteren Insekten mit vollkommener Verwandlung: das einzelne Individuum erscheint nach einander als Larve, Puppe und Imago. Als Larve wird die zum Aufbau nöthige organische Nahrung bezogen, als Puppe die vollkommeneren Funktionen- (Arbeits-) Theilung angeordnet*); als Imago ist sodann die Höhe der Ausbildung erreicht.

Die organische Nahrung beziehen die meisten Cynipiden nach der embryonalen Entwicklung, d. h. nach dem Aufbruch des Ei-Nahrungsmaterials, aus dem Saft von Holzpflanzen, wobei infolge der Fixirung des Saftzuflusses Gallen entstehen; besonders die Specien *Quercus* bieten Cynipiden zusagende Nahrung. Als Imagines verlassen diese *Gallicolae* die Wohnung für ein noch kurzes Dasein, um ihre Species wieder auf genetische Eier zu führen, theils aber auch nur, um parthenogenetische Eier an Nahrungsquellen zu bringen.

Das Vorkommen rein parthenogenetisirender Individuen bei Eichen-Gallwespen ist zunächst von Hartig festgestellt**) und später von Reinhard in dessen Widerlegung der Walsh'schen «Hypothese vom Dimorphismus der ♀♀» bekräftigt worden.***) Dass diese Individuen Protogetes (m.) sein könnten, hat erst der amerikanische Forscher Bassett 1873 ausgesprochen†), dass *ein Generationswechsel bei Eichen-Cynipiden* wirklich besteht, der deutsche Forscher Adler-Schleswig in den folgenden Jahren experimentell nachgewiesen.

Adler kam bei seinen zunächst mit *Neuroterus* begonnenen Zuchtversuchen zu dem im Jahre 1877 veröffentlichten Resultat, dass eine *Neuroterus*-Form als Protogetes und eine *Spathogaster*-Form als Sexuales in den Entwicklungsgang einer und derselben Cynipiden-Species gehören.††) Indem dadurch die *Neuroterus*-Form nicht als selbständige Species erkannt ist, erklärt sich

*) Das «Wachsthum» während der Puppenzeit muss durch Stoffe, die während der Larvenzeit im Körper aufgespeichert wurden, stattfinden. Ueber Wachsthum durch Reservestoffe vide auch *Phytophthires*.

**) Hartig, «Ueber die Familien der Gallwespen» (in : *Germer's Zeitschrift für Entom.* 1840—1843).

***) Reinhard, «Die Hypothesen über die Fortpflanzungsweise der eingeschlechtlichen Gallwespen» (in : *Berliner Entomologische Zeitschrift* 1865).

†) *The Canadian Entomologist* 1873, p. 91.

††) Adler, Dr. H., «Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden, 2) Generationswechsel» (in : *Deutsche [früher Berliner] Entomologische Zeitschrift* 1877, t. XXI, p. 218 ff.).

einerseits die scheinbar so lange Dauer der embryonalen Entwicklung vom Frühling, wo *Neuroterus* die parthenogenetischen Eier in Knospen unterbringt, bis zum Sommer, wo erst die *Neuroterus*-Gallen an den Blättern auftreten, also während einer Zeit, in welcher die Larven am leichtesten die organische Nahrung hätten erhalten können,

andererseits das scheinbar so wundervolle Anbringen ungemein zahlreicher Eier in eine Blattanlage, wenn dann im Sommer an einem und demselben Blatt eine ganze Menge Gallen auftreten.

Da die *Protogetes* als besondere und die *Sexuales* als besondereattung aufgestellt worden waren, geht hervor, dass die zu einander gehörenden Generationen im Aussehen der Imagines weiter auseinander gehen können, als die *Protogetes* verschiedener und ebenso die *Sexuales* verschiedener Specien. Adler spricht sich in jener ersten Veröffentlichung dahin aus, dass ein ähnlicher Zusammenhang, wie zwischen *Neuroterus* und *Spathogaster*, zwischen *Dryophanta* und *rigonaspis* ev. *Spathogaster* und zwischen *Aphilotrix* und *Andricus* bestehe, was er dann auch durch unermüdlich fortgesetzte Experimente und sorgfältigste Beobachtungen im Jahre 1881 als erwiesenes Faktum anlegen konnte. *) Schon im Jahre 1880 hatte Beijerinck auch auf die Zusammengehörigkeit von *Biorhiza aptera* Fbr. und *Andricus teras*) *terminalis* Fbr. hingewiesen. **)

Adler stellte den zweigliedrigen Generationswechsel für achtzehn Specien Eichen-Cynipiden fest; diese zerfallen in vier (davon drei Verwandtschafts-) Gruppen:

I. Gruppe: als <i>Protogetes</i> eine <i>Neuroterus</i> ,		eine <i>Spathogaster</i> als <i>Sexuales</i> .
Species 1:	<i>N. lenticularis</i> Ol.	+ <i>Sp. baccarum</i> L.
Species 2:	<i>N. laeviusculus</i> Schenk	+ <i>Sp. albipes</i> Schenk
Species 3:	<i>N. numismatis</i> Ol.	+ <i>Sp. vesicatrix</i> Schldl.
Species 4:	<i>N. fumipennis</i> Htg.	+ <i>Sp. bicolor</i> Htg.
II. Gruppe: als <i>Protogetes</i> eine <i>Dryophanta</i> ,		eine <i>Spathogaster</i> als <i>Sexuales</i> .
Species 5:	<i>Dr. scutellaris</i> Htg.	+ <i>Sp. Taschenbergi</i> Schldl.
Species 6:	<i>Dr. longiventris</i> Htg.	+ <i>Sp. similis</i> Adl.
Species 7:	<i>Dr. divisa</i> ?	+ <i>Sp. verrucosa</i> Schldl.
III. Gruppe: als <i>Protogetes</i> eine <i>Aphilotrix</i> ,		eine <i>Andricus</i> als <i>Sexuales</i> .
Species 8:	<i>A. radialis</i> Fbr.	+ <i>A. noduli</i> Htg.
Species 9:	<i>A. Sieboldi</i> Htg.	+ <i>A. testaceipes</i> Htg.
Species 10:	<i>A. corticis</i> L.	+ <i>A. gemmatus</i> Adl.

*) Adler, Dr. H., «Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen» in: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1881, t. XXXV, p. 151 ff.).

**) Entomologische Nachrichten von Katter 1880, Heft 5.

Species 11:	A. globuli Htg.	+ A. inflator Htg.
Species 12:	A. collaris Htg.	+ A. curator Htg.
Species 13:	A. fecundatrix Htg.	+ A. pilosus Adl.
Species 14:	A. callidoma Htg.	+ A. cirratus Adl.
Species 15:	A. Malpighii Adl.	+ A. nudus Adl.
Species 16:	A. autumnalis Htg.	+ A. ramuli L.

IV. Gruppe:	<i>als Protogetes eine Biorhiza,</i>	<i>eine andere Form als Sexuales</i>
Species 17:	B. aptera Fbr.	+ Andricus (Teras) terminalis Fbr
Species 18:	B. renum Htg.	+ Trigonaspis crustalis Htg.

Durch Franz Löw wurde später die Zusammengehörigkeit zweier Chilaspis,

als Protogetes Ch. nitida Gir. + Ch. Löwii Wachtl. als Sexuales, die Quercus Cerris L. bewohnend,*) nachgewiesen,**) während von Schlechtendal den auch von Franz Löw vermutheten Generationswechsel mit zwei Neuroterus-Formen,

als Protogetes N. Schlechtendali Mayr + N. aprilinus Gir. als Sexuales, constatirte.***)

Die einzelnen Specien sollten jetzt einheitlich benannt sein; allein diese revidirte Nomenklatur fand sich nirgends in der mir zugänglichen Literatur.

Das beste Unterscheidungsmerkmal sowohl der Protogetes einer Verwandtschaftsgruppe, als auch der Sexuales derselben bieten die Gallen.

Die von den *Larven der Protogetes* verursachten Gallen treten während der *zweiten Hälfte* einer Wachstumsperiode der Eiche, die von den *Larven der Sexuales* verursachten während der *ersten Hälfte* einer solchen auf. Da die neu entstehenden Individuen nach ihrer embryonalen Entwicklung einen Saftstrom vorgefunden haben müssen, so kommt es bei einer Species für den Ort des Auftretens der Protogetes-Gallen auf die *Zeit des Absetzens der genetischen Eier*, für denjenigen der Sexuales-Gallen auf die *Einsetzung der parthenogenetischen Eier in die Knospen* ab. Stellen, wo ein Saftstrom von den Larven fixirt werden könnte, bieten *im Sommer* anfangs noch in der Entwicklung begriffene Blätter, später die für Weiterentwicklung im nächsten Jahr sich vorbildenden Knospen, zuletzt nur noch das Cambium am Holzkörper; Stellen, wo ein Saftstrom von den Larven fixirt werden

*) Adler's Untersuchungen giengen nur auf Cynipiden der Quercus Robur L. (Sommer- und Winter-Eichen).

**) Löw, Dr. Fr., «Bemerkungen über die Cynipiden» (in: Verhandlungen der kais.-königl. zoolog.-botan. Gesellschaft in Wien 1884, p. 321).

***) Zeitschrift f. Naturw. 1884, t. LVII, p. 338.

könnte, bieten *im Frühling* die Anlagen vegetativer oder reproduktiver Blätter und die Vegetationspunkte der in voller Entwicklung stehenden Knospen: die Protogetes haben entweder *Blatt-, Knospen- oder Rindengallen*, die Sexuales entweder *Blatt-, Blüten- oder Triebgallen*.

Bei den Protogetes und bei den Sexuales nehmen die Gallen, wenn die Larven nicht durch Inquilinen verdrängt werden, eine ganz charakteristische Ausbildung. Die Gallen verschiedener Specien und verschiedener Generationen sind einander *selten* ganz ähnlich (Beispiel für ganz ähnliche Gallen: die Gallen von *Aphilotrix callidoma* Htg. und *Aphilotrix Malpighii* Adl.); es sind deshalb schon Bestimmungstabellen für die Cynipiden nach den Gallen entworfen worden (wie von R. v. Schlechtendal [1879]).

In den meisten Fällen sind die Gallen das Werk je einer einzelnen Larve. Vielkammerige Gallen werden an denjenigen Stellen getroffen, wo eine einzelne Larve den Saftstrom nicht fixiren könnte. Bei den Sexuales kann es nun vorkommen, dass aus vielkammerigen Gallen nur ♀♀ oder nur ♂♂ hervorgehen, was Adler bei *Teras terminalis* Fbr. beobachtet hat. *) Weil Osten-Sacken durch Zuchten aus gewissen Eichengallen stets nur ♀♀, aus andern stets nur ♂♂ erhielt, trat derselbe 1861 mit der Ansicht hervor, dass auch bei den als parthenogenetisirend betrachteten Cynipiden ♂♂ vorzufinden wären, ♂♂ in andern Gallen. **) Walsh hatte aus Gallen ♀♀, aus andern ♂♂ von *Cynips spongificia* gezogen, dann aber aus ähnlichen Gallen die *Cynips aciculata*, daraufhin er 1864 begründen wollte, die als parthenogenetisirend betrachteten Cynipiden gehörten einer Species mit dimorphen ♀♀ an.

Wird aus dem *Auftreten der Gallen an den Eichen* der *Entwicklungsgang generationswechselnder Cynipiden* construirt, würde er sich folgendermassen gestalten:

Das genetische Ei kommt im Verlaufe einer Vegetationsperiode in das Meristem der Eiche und beginnt das Wachstum zu einem neuen Individuum, zunächst auf Kosten des der Grundzelle beigegebenen Nahrungsmaterials, dann auf Kosten des Pflanzensaftes, wobei durch den von der Larve unterhaltenen ***) Zufluss dieses Pflanzen-

*) Adler, l. c. 1881, p. 196.

**) Stettiner Entomologische Zeitschrift 1861. — Osten-Sacken hat diese Ansicht später selber wieder aufgegeben.

***) «Der Einfluss der Larve ist nicht nur für die 1. Anlage der Galle, sondern auch für die spätere regelmässige Ausbildung nothwendig» (Adler, l. c., 1881, p. 212).

saftes eine Galle entsteht. Gegen Ende der Vegetationsperiode der Eiche soll die Larve, da der Saftstrom nachlässt, die Entwicklung erreicht haben. Die Galle löst sich von der Eiche; die in ihr eingeschlossene Larve wird zur Puppe, es bildet sich das Imago aus. Ausgebildet, verlässt das Individuum die Galle, um der Eiche nun seine fortentwicklungsfähigen Theilstücke anzubringen. — Die parthenogenetischen Eier liegen beim Beginn der neuen Wachstumsperiode der Eiche in den Knospen. Die aus ihnen hervorgehenden Larven verursachen wieder Gallenbildung; die Larven werden sodann zu Puppen und diese zu sexuirten, gametenliefernden Imagines. Diese Individuen sollen die Species früh genug auf die genetischen Eier führen, so dass im neuen Entwicklungsgang die Protogetes noch in derselben Wachstumsperiode der Eiche als Larven die organische Nahrung beziehen können.

Der Entwicklungsgang findet sich aber thatsächlich so, wie er aus dem Auftreten der Gallen der als generationswechselnd bekannten Cynipiden construirt worden ist, *nur bei wenigen Specien* (Dryophanta-Spathegaster).

Die *meisten* Protogetes zeigen in ihrer Entwicklung eine *Zeitverschiebung*. Tritt aber eine Zeitverschiebung bei den Protogetes auf, so muss dieselbe immer ein Nachklingen auf den Entwicklungsgang der Species bis in die erste Hälfte einer Wachstumsperiode der Eiche zur Folge haben.

Jene Zeitverschiebung tritt entweder *schon beim Heranwachsen der Larven* oder dann *im Uebergang der Larven zu Puppen* ein.

Durch die *Zeitverschiebung in der Entwicklung der Protogetes-Larven* wird entweder das Ansammeln von Reservestoffen in den Gallen oder das Abwarten des erneuerten Saftstroms im Wirth bedingt. Während im ersten Fall die Ausbildung der Protogetes noch bis zum Beginn der neuen Wachstumsperiode der Eiche erfolgen kann (Neuroterus-Formen), müssen im zweiten Fall die Protogetes-Larven die erste Hälfte der neuen Wachstumsperiode für ihre Entwicklung beanspruchen (rindengallenbewohnende Aphilotrix-Formen).

Durch die *Zeitverschiebung in dem Uebergang der Larven zu Puppen* wird eine eigenartige Larvenexistenz der Protogetes bedingt, die monatelang andauern kann (so bei knospengallenbewohnenden Aphilotrix-Formen).

Nach diesen Verhältnissen sollte erwartet werden, dass an der Eiche von gewissen Specien der generationswechselnden Cynipiden nur während jeder *andern* Wachstumsperiode (nur während jedes

andern Jahres) beide Gallen auftreten, in der Zwischenperiode die Saftströmung der Eiche hingegen von solchen Specien entweder *bloss die Ausbildung der Protogetes-Gallen in der ersten Hälfte* oder *gar keine Gallenbildung* besorgte.

Es gäbe darnach folgende Fälle (übersichtlich dargestellt): *)

Wachstumsperioden des Wirthes							
I.		II.		III.		IV.	
2. Hälfte		1. Hälfte	2. Hälfte	1. Hälfte	2. Hälfte	1. Hälfte	
I.	Prot.-G. Sex.-G.	Prot.-G. Sex.-G.	Prot.-G. Sex.-G.	Prot.-G. Sex.-G.	Prot.-G. Sex.-G.	etc.	
II.	Prot.-G.		Sex.-G.	Prot.-G.		etc.	
III.	Prot.-G.		Sex.-G.	Prot.-G.		etc.	

Dass aber gleichwohl während *allen* Wachstumsperioden auch von solchen Specien, deren Entwicklungsgang nicht im Zeitraum eines Jahres durchlaufen werden kann, beide Gallen auftreten, hat seinen Grund im *Ausdehnen der Larvenexistenz* einzelner Individuen der Protogetes **) (Bsp. Aphilotrix fecundatrix).

Wenn im Entwicklungsgang die Protogetes noch die Zeit, wo die Sexuales-Larven heranwachsen können (die erste Hälfte einer Wachstumsperiode der Eiche), zu ihrer Existenz beanspruchen, sei es als selbst heranwachsende Larven, sei es als ausgewachsene Larven, so zeigen diese Specien bis zur nächsten Wachstumsperiode der Eiche ein verschiedenes Verhalten:

die Protogetes werden *im Sommer* zu Imagines und setzen die parthenogenetischen Eier in vorgebildete Knospen, wodurch die embryonale Entwicklung der Sexuales sich verzögern muss; ***)

*) Abkürzungen: Prot.-G. = Protogetes-Gallen; Sex.-G. = Sexuales-Gallen.

**) Adler gibt für Andricus noduli Htg. an, dass sich gametenliefernde Individuen verspäten können (l. c. 1881, p. 169), hienach also auch Entstehung von Nebenreihen durch Sexuales auftritt.

***) Dieses Verhalten wird von Fr. Löw für Chilaspis nitida Gir. angegeben (l. c.), welche Protogetes bisher in diesem Falle als einzig bekannt dastehen, insofern sich die Angabe nicht nur auf durch Zimmer-Zuchten gezeitigte Wespen bezieht. Es wurde daher von Edm. van Segvelt (in: «Les Cynipides et leurs

die Protogetes werden *im Herbst* zu Imagines und bleiben bis zum Beginn der nächsten Vegetationsperiode in ihren Gallen, um dann die parthenogenetischen Eier unterzubringen (Bsp. *Aphilotrix radidis* *);

die Protogetes werden *im Winter* zu Imagines, wodurch sie in die richtige Zeit einlaufen (Bsp. *Biorhiza renum* Htg. **).

Da die Oviposition durch die Vermittlung eines Legestachels geschieht, der an die Stellen angepasst sein muss, diese Stellen aber bei den Sexuales nicht durchwegs, wie bei den Protogetes, Knospen sind, so können die beiden Generationen einer Species durch den auf den Abdomenbau Einfluss ausübenden Legestachel bedeutend abweichen. Dies tritt scharf bei *Neuroterus-Spathegaster* hervor: *Spathegaster* = ♀♀ stechen junge Blätter an und brauchen demnach nur einen kurzen Legestachel, der aber eine grössere Beweglichkeit des Abdomens verlangt; das Abdomen der *Spathegaster*-Form ist, im Gegensatz zu dem der *Neuroterus*-Form, dem Thorax gestielt angefügt und, weil der Legestachel — eingezogen — keinen grossen Raum einnimmt, von schlanker Gestalt.

Generationen sodann, deren Individuen Stellen für die Unterbringung ihrer Eier aussuchen müssen, brauchen schnellere Locomotionen, als solche, deren Individuen die Stellen leicht auffinden. So hat *Spathegaster* bessere Flugorgane, als *Neuroterus*. Einer Locomotion durch Flügel ganz entbehrend, sind als Protogetes die *Biorhiza*-Formen, als Sexuales die Teras = ♀♀.***)

Von *Biorhiza aptera* Fbr. fand ich (im Frühling 1891) mehrmals, besonders am Wyler-Waldrand, Gallen, einige Male auch die grösseren, «kartoffelförmigen» Wurzelgallen von *Aphilotrix radidis* Fbr. — Das Anbohren von Knospen durch *Neuroterus*-Formen konnte ich im April 1891 selbst bei ungünstiger Witterung ziemlich häufig beobachten: Die Wespen prüfen zunächst mit den langen Antennen die Knospen; haben sie zusagende Knospen gefunden, so beginnen sie

Galles,» Bruxelles 1883, p. 32) bezweifelt, ob *Chilaspis Löwii* Wachtl. wirklich zu *Chilaspis nitida* Gir. im Generationswechsel stehe, da die lange embryonale Entwicklung der Sexuales einigermaßen entfremdet; dagegen hat Adler eine verlangsamte embryonale Entwicklung bei *Biorhiza renum* nachgewiesen, von welchen Protogetes die Gallen erst im Herbst (an Blattrippen) erscheinen.

*) Adler, l. c. 1881, p. 167.

**) Adler, l. c. 1881, p. 197.

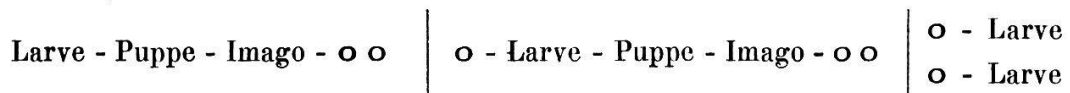
***) Während die ♀♀ von *Teras terminalis* höchstens Flügelscheiden haben, sind die ♂♂ beflügelt.

das Zuwarten einzelner (späterer) Individuen der Protogetes bei manchen Specien mit dem Erscheinen.*)

Die Apogamie könnte sich bei den jetzigen Sexuales wieder vollziehen, was vielleicht in dem von Adler mehrmals beobachteten Knospen-Anstechen durch *Teras terminalis* Fbr.***) eine Andeutung findet. Die jetzigen Sexuales würden dann zu Mesogetes, der Entwicklungsgang liefe auf folgendes Schema hinaus:



Nun erhielt Adler bei seinen Zuchten von einigen *Aphilotrix*-Formen (*A. seminationis* Gir., *A. marginalis* Schldl., *A. albopunctata* Schldl.) wieder die gleichen Gallen mit parthenogenetisirenden Individuen,***) sodass hier der Entwicklungsgang mit dem Theil



des oben theoretisch aufgestellten Schemas stimmte.

Das *Gesetz der Alternation von Protogetes und Sexuales* kann nicht für alle Eichen-Cynipiden generalisirt werden. †)

Phytophthires.

Die Phytophthires sind als Rhynchoten («Schnabelkerfe») Insekten mit unvollkommener Verwandlung ††): der Weg zur höheren Differenzirung führt nach dem Verlassen der Eihaut (d. h. nach dem Aufbruch des Ei-Nahrungsmaterials) nicht zu drei einander folgenden ganz verschieden aussehenden Gestalten, wie bei den Cynipiden; es können zwar, da mit dem Wachsthum die Aussenhaut oft zu eng wird, Häutungen auftreten, aber nach solchen Häutungen erscheint das Individuum in keiner fremdartigen Gestalt.

*) Adler beobachtete dieses Zuwarten auch bei *Aphilotrix callidoma* Htg., einer Species, die ihren Entwicklungsgang normal im Zeitraum eines Jahres durchläuft. — Adler, l. c. 1881, p. 182.

**) Adler, l. c. 1881, p. 195.

***) Adler, l. c. 1881, p. 201 ff.

†) Ausser bei Eichen-Cynipiden kommt — nach Trail — nur noch bei einer auf *Pseudoplatanus* lebenden Cynipide Generationswechsel vor.

††) Dreyfus will die bisher als Ausnahme angesehene Verwandlung gewisser Rhynchoten = ♂♂ höchstens als Uebergang zur Holometabolie betrachtet wissen, — Dreyfus, «Ueber Phylloxerinen».