

derde werden hier slakken bij honderden gedood door een dier, dat ze blijkbaar van onder de grond weet op te graven, en dat dus bij het vinden niet kan reageren op het kleurpatroon van de schelpen. Vindt hij ze misschien op de geur? En zo ja, vindt hij elk slakketype even gemakkelijk? Of zijn er met de kleurverschillen (die op chemische verschillen berusten) misschien ook geurverschillen verbonden waarop deze roofvijand reageert? Door dit geval

zou men misschien een ander soort selectiedruk op het spoor kunnen komen dan die welke de Zanglijster uitoefent.

Mogelijk kan ik later nieuws over de kwestie brengen. Voor het ogenblik moet ik er mee volstaan, om de kwestie in de aandacht van veldwaarnemers aan te bevelen. Wie helpt mee, de onbekende dader (die waarschijnlijk op vele plaatsen aan het werk is) op heterdaad te betrappen?

Litteratuur:

Cain, A. J. and Sheppard, P. M. 1950, Selection in the polymorphic land snail *Capaea nemoralis*. *Heredity* 4, 275—94.

Cain, A. J. and Sheppard, P. M. 1952, The effects of natural selection on body colour in the land snail *Capaea nemoralis*. *Heredity* 6, 217—31.

Sheppard, P. M. 1951, Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity* 5, 125—34.

Generatiewisseling en wisseling van waardplant bij vier Nederlandse galwespen

W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN.

Inleiding.

Van generatiewisseling spreekt men, als de elkaar opvolgende generaties van een diersoort door vorm en levenswijze van elkaar verschillen en deze vormen regelmatig met elkaar afwisselen. Generatiewisseling is van vele dieren bekend, het beste misschien bij de galwespen.

Galwespen vormen gallen op vele planten, zowel bomen als kruiden, doch de meeste leven op eikesoorten. Op de Winter- en Zomereik komen in Nederland 66 galwespgallen voor. Naar de vorm en de bouw van de door hen bewoonde gallen zijn de namen van de galwespen meestal gemakkelijk te vinden. Onder deze 66 soorten zijn echter vele dubbel geteld, zoals wij hieronder zullen zien.

Honderd jaar geleden wist men van generatiewisseling bij deze dieren nog niets. De Amerikaan B. H. Walsh deelde echter in 1864 mede, dat twee generaties van een galwesp op een eikesoort ongelijksoortige gallen deden ontstaan, die in het voorjaar en in de zomer regelmatig met elkaar afwisselden. Deze publikatie trok weinig aandacht en raakte in het vergeetboek.

De Duitser H. Adler toonde in 1880 door kweekproeven aan, dat vele galwespsoorten van de eik op de door Walsh aangegeven wijze leefden. Maar ondanks het feit dat Adler bij een groot aantal soorten deze wisseling van generaties vond, bleef hij de twee generaties van de wespen elk met een eigen naam aanduiden, alsof het twee soorten waren. En ook volgende

onderzoekers, bv. onze landgenoot M. W. Beijerinck, hielden aan dit gebruik vast. Dit heeft veel verwarring gesticht. Al verschillen de twee generaties nog zo sterk in bouw en in de vorm van de door hen bewoonde gallen, toch behoren beide tot één soort en moeten ze dus ook één naam dragen.

Sommige onderzoekers doen dat dan ook, andere geven aan de wespen van de ene generatie de naam, die het oudste is, en aan de wespen van de andere generatie wel dezelfde naam, maar daarachter zetten zij: forma met de naam, die de wesp vroeger droeg, of als het een onbekend dier betreft, een nieuwe naam.

De wesp die in de bekende kogelvormige bladgallen van de eik leeft heet *Cynips quercus-folii* L. ♀♀ en de wesp die de tweede generatie vormt en opgroeit in kleine uit slapende knoppen gevormde gallen is *Cynips quercus-folii* L. forma *taschenbergi* Schlchtd. ♀♂. Misschien zou het de voorkeur verdienen beide wespen *Cynips quercus-folii* L. te noemen, maar men is gewend vooral in de beschrijvingen van de gallen deze aan te duiden als de *folii*- en de *taschenbergi*-gal en het is wel gemakkelijk, als deze namen ook in die van de beide wespen voorkomen.

Adler heeft bij een groot aantal soorten kunnen aantonen, dat ze twee aan twee bij elkaar horen, dus twee generaties van een soort zijn. De ene generatie bestaat alleen uit vrouwelijke wespen die zich parthenogenetisch voortplanten; dat is de zogenaamde agame generatie, die aangeduid wordt met ♀♀. De andere wordt de bigame generatie genoemd, zij bestaat zowel uit wijfjes als uit mannetjes en wordt aangegeven met ♀♂. Door onderzoek van Beijerinck en anderen zijn nog meer dergelijke soorten van galwespen met twee generaties ontdekt.

Adler kwam echter tot de conclusie, dat er ook galwespen zijn, die alleen uit wijfjes bestaan, bij welke soorten een bigame generatie dus ontbreekt. Als ik jonger was zou ik dit onderzoek van Adler willen herhalen, want ik twijfel meer en meer, of zijn zienswijze wel juist is en of het niet vinden van een bigame generatie niet op een fout in het onderzoek berust. Adler noemt vier soorten, die slechts in een agame generatie zouden voorkomen. Een daarvan is *Andricus quadrilineatus*, die zich in gallen op de mannelijke katjes van de eik ontwikkelt. Deze soort is vrij algemeen, de drie andere soorten zijn zeldzamer.

Tot het genus *Cynips* behoorden voor 1917 een aantal galwespen die door hun grootte en de kenmerken van de door hen bewoonde gallen opvielen. De meeste soorten komen in Zuid-Europa voor, twee daarvan, nl. *calicis* en *kollari* waren in de vorige eeuw ook van Nederland bekend. In 1942 werd door Koornneef een derde soort van dit genus bij Velp gevonden, nl. *lignicolus* en ik zelf vond in 1954 een vierde soort, nl. *corruptrix* bij Wilp en Leersum.

In 1917 werden echter door Rohwer en Fagan vele veranderingen in de genusnamen van de galwespen aangebracht. Het genus *Cynips* werd gereserveerd voor de soorten *folii*, *longiventris*, *divisa*, enz. De bovengenoemde galwespen moesten dus een nieuwe genusnaam krijgen en daarvoor kozen de beide auteurs de naam *Adleria*. Het werd dus nu *Adleria calicis*, *kollari*, *lignicolus*, enz.

Van alle soorten van het genus *Adleria* kende men slechts vrouwelijke wespen, zij zouden zich dus alleen parthenogenetisch voortplanten. Beijerinck deelde in 1882 mede, dat het hem gelukt was, de wespen van *Adleria kollari* eieren te laten leggen in de knoppen van de Zomereik en dat

zich daaruit weer de *kollari*-gallen en de wespen ontwikkelden. Er werd dan ook algemeen aangenomen, dat bij deze wespen geen generatiewisseling voorkwam.

Het behoort tot de meest spectaculaire ontdekkingen van deze grote Nederlandse bioloog Beijerinck, dat hij in 1897 en 1902 kon mededelen, dat bij twee soorten van dit genus toch generatiewisseling voorkomt, nl. bij *Adleria calicis* en *kollari*. Bovendien ontdekte hij, dat de tweede, de bigame, generatie zich in gallen op een andere eikesoort, de Turkse eik of *Quercus cerris*, ontwikkelde. Bij deze wespen kwam dus niet alleen generatiewisseling doch ook wisseling van waardplant voor, zogenaamd heteroecie.

Deze ontdekkingen trokken niet voldoende aandacht, velen geloofden er niets van en anderen uitten zich twijfelend. Vijftig jaren na de publikaties van Beijerinck konden Niblett en Marsden-Jones, voor al de laatste, door zorgvuldige kweekproeven aantonen, dat Beijerinck gelijk had gehad.

In de laatste jaren werd generatiewisseling, gepaard gaande met heteroecie, bij nog twee andere soorten aangetoond, nl. bij *corruptrix* en *lignicolus*. Men mag wel aannemen dat ook de overige soorten van dit grote genus hetzelfde verschijnsel zullen vertonen, al moet dit natuurlijk nog door proefondervindelijk onderzoek worden aangetoond.

De agame wespen zijn forse, bruine dieren. De wespen van de vier tot nu toe gevonden bigame generaties zijn klein en donker gekleurd. Zij blijken te behoren tot het genus *Andricus*. Daar deze naam ouder is dan de naam *Adleria* moeten de wespen dus nu *Andricus* heten, dus *Andricus calicis*, *corruptrix*, *kollari*, enz.

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn, dat deze galwerpen met heteroecie slechts daar

kunnen voorkomen, waar de Zomereik, *Quercus robur*, en de Turkse eik, *Quercus cerris*, in elkaars nabijheid voorkomen. *Quercus cerris* is inheems in Zuid-Europa en West-Azië. In Nederland is deze boom vaak aangeplant in parken en buitenverblijven. De bovengenoemde vier galwespen konden dus pas in Nederland vaste voet krijgen, toen de Turkse eik hier werd ingevoerd. Wanneer dat gebeurd is, is niet bekend, waarschijnlijk in de 18de eeuw. De *calicis*-wesp, waarvan de bigame generatie leeft in kleine gallen op de meeldraden, kon hier pas aanslaan, toen de exemplaren van de Turkse eik bloemen droegen en daarvoor moeten de bomen tamelijk oud zijn. Een exemplaar, dat ik 25 jaren geleden in mijn tuin plantte, heeft nog nooit gebloeid. De bigame generaties van de andere drie soorten leven in knopgallen op eenjarige takken van de Turkse eik, vaak van zeer jonge exemplaren.

Hieronder volgen de levensgeschiedenissen van de vier in Nederland tot nu toe gevonden soorten.

De knoppergal bewoond door *Andricus calicis* Burgsdorf.

Knoppergallen komen slechts op enkele plaatsen in Nederland voor, doch waar zij voorkomen, vaak in grote hoeveelheden. In Zuid-Europa zijn ze vrij algemeen en werden ze voor technische doeleinden verzameld, omdat de wand van de gal in droge toestand tot 50 % aan looistoffen bevat. Zij werden o.m. gebruikt bij de bereiding van inkt.

In Duitsland noemt men deze gal Knoppern, vandaar de verzonnen Nederlandse naam, de knoppergal. Men noemt haar ook wel de chocoladenootgal, omdat de oppervlakte plooingen en rondingen vertoont als de bekende lekkernij, bestaande uit 't zaad van een okkernoot bedekt met chocolade.

Deze gal zit aan de eikel, d.w.z. zij groeit tussen het napje en de eikel naar buiten en naar boven. Bij uitzondering is de gal wel eens tegen de eikel zelf bevestigd. Soms ontstaan meer gallen uit een napje en de eikel komt dan in de verdrukking en blijft klein (fig. 1). De oppervlakte van de gal is voorzien van afgeronde lijsten en knobbels, die in de zomer groen zijn en bedekt met een suikerhoudende slijmlaag. Kleine insecten blijven daar soms aan kleven en gaan dood. De onregelmatig geplooid buitenlaag wordt ten slotte hard door sterke verhouting van de celwanden. Hij omsluit een holte en op de bodem daarvan ligt een klein wit of lichtbruin ovaal lichaampje, de binnengal, die ook bij enkele andere gallen voorkomt. In deze binnengal leeft de larve van de galwesp. De rijpe gallen zijn donkerbruin, zij vallen tegelijk met de normale eikels in de herfst op de grond. De larve van de galwesp overwintert in de gal en verpopt zich kort voor het uitkomen. Een gedeelte van de wespen komt dan ook in het voorjaar na het jaar van ontstaan te voorschijn, maar sommige larven wachten een jaar of langer, voor zij zich verpoppen en komen dus jaren later uit. Dit heeft zo zijn voordelen. Als de eerste wespen door omstandigheden, bv. door slecht weer, geen eieren hebben kunnen leggen, dan kunnen de

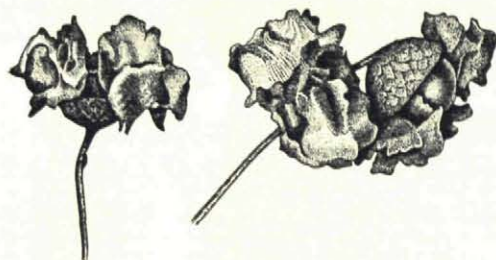


Fig. 1. Twee gallen van *Andricus calicis* op eikels van *Quercus robur*. Bijna nat. grootte.

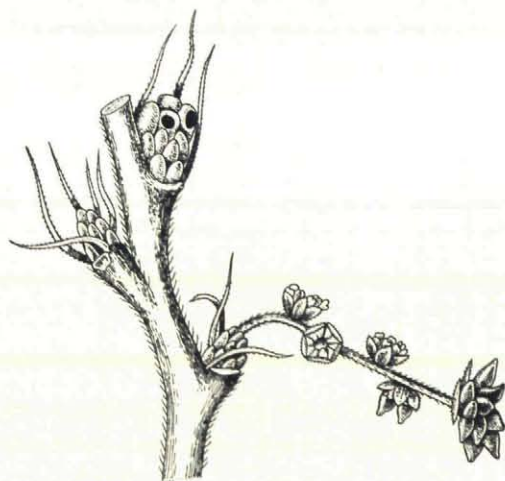


Fig. 2. Takje van *Quercus cerris*. Boven-aan: gallen van de forma *circulans* van *Andricus kollari*; rechts onder: manlijk katje met gallen van de forma *cerri* van *Andricus calicis*. Vergroot. Naar M. W. Beijerinck, 1897.

wespen die een of meer jaren later uitkomen voor de voortplanting zorg dragen. Dit verlate uitkomen van galwespen is ook bij andere soorten bekend. Op de eikel wordt nog een andere gal gevormd, nl. door *Synergus evanescens*. Deze wesp komt dikwijls pas na 5, 6 of meer jaren uit. De forse bruine vrouwelijke *calicis*-wespen verschijnen eind februari tot begin maart. Zij vliegen naar de Turkse eik en leggen hun eieren in knoppen, waaruit later de manlijke katjes zullen komen (fig. 3). De eieren worden tegen de nog weinig ontwikkelde meeldraden in de knoppen gelegd en uit elke belegde helmknop ontstaat een gal, de ene helft van de helmknop verandert in de gal, de andere helft blijft als een vlekje tegen de wand van de gal zichtbaar. Omdat de helmdraden niet uitgroeien, zitten de gallen op de bloembodem. De gallen zijn zeer klein (fig. 2), slechts $1\frac{1}{2}$ mm lang, en eindigen puntig.

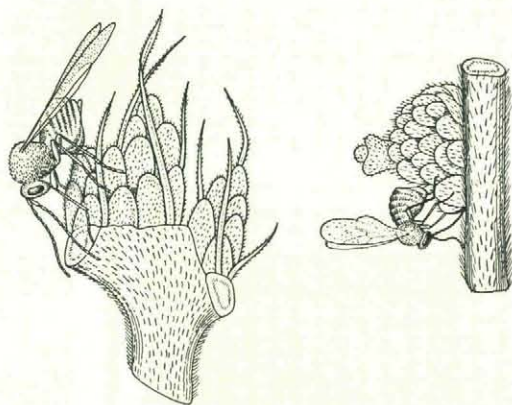


Fig. 3. Links: knop van *Quercus cerris* met eierleggende wesp van *Andricus calicis*. Rechts: een wijfje van de forma *cerri*, eieren leggend in een vrouwelijke bloem van *Quercus robur*. Vergroot. Naar M. W. Beijerinck, 1897.

De oppervlakte is geelachtig of meer grijs gekleurd en de wand zeer dun. De gallen komen tegelijk uit met de katjes en zijn soms in groot aantal bij elkaar geklonterd. De bewoners komen snel uit, het zijn kleine, donker gekleurde wespen, ten dele wijfjes, ten dele mannetjes, en zij vormen dus de zogenaamde bigame generatie van deze galwesp.

Na gecopuleerd te hebben vliegen de wijfjes naar de jonge, vrouwelijke bloemen van de Zomereik. Dit moet snel gebeuren, want deze dieren zijn zeer teer, zelfs de warmte van een gesloten hand is voldoende, om hen te doden. Zij zijn als pluisjes op de wind en kunnen dan ook moeilijk tegen de wind in vliegen. Door zachte windstoten worden zij al meegevoerd.

Staat dus de Zomereik dicht bij een geïnfecteerde Turkse eik en is de windrichting van de laatste naar de eerste gekeerd, dan kunnen vele wijfjes hun doel bereiken en er ontstaan vele gallen. Waait de wind echter in tegenovergestelde richting, dan is

de kans op infectie en eieren leggen veel kleiner. Hieruit volgt ook, dat deze gallen slechts daar kunnen voorkomen, waar de beide eikesoorten vlak bij elkaar groeien. De wijfjes vliegen dus naar de vrouwelijke katjes van de Zomereik. Zo'n katje bestaat uit een steeltje en een of enkele jonge eikebloemen. Elke bloem zit in een napje en steekt daar met stijl en stempel boven uit. De wespen zetten zich tegen het napje, steken hun legboor daar doorheen en leggen hun eieren in de wand van de holte tussen napje en bloem (fig. 3). Daar ontwikkelt zich later de gal, zij groeit tussen napje en bloem naar boven en drukt beide uit elkaar.

De wespen van de bigame generatie zijn dwergen vergeleken bij de forse dieren van de agame generatie. Toch zijn de eieren van beide wespen ongeveer even groot. Dientengevolge bevat het achterlijf van een klein wijfje niet meer dan 30 eieren en het achterlijf van de zo veel grotere wespen van de agame generatie meer dan 700. Deze laatste wespen kunnen dus elk een groot aantal meeldraadgallen doen ontstaan, de kleinere dieren van de bigame generatie niet meer dan 30 gallen op de eikel.

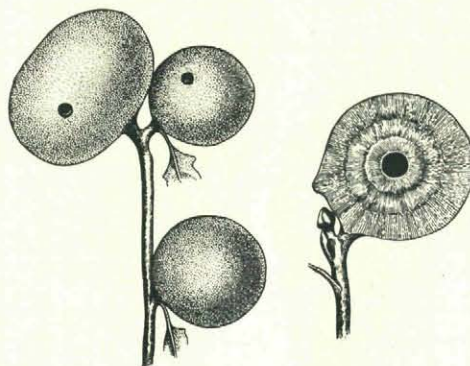


Fig. 4. Gallen van *Andricus kollari*. Links boven: dubbele gal; rechts: doorsnede van de gal met centrale galkamer. Bijna nat. grootte.

Toen Beijerinck de wespen uit de meel-draadgallen kweekte, waren zowel de gallen als de wespen nog onbekend. Hij gaf aan de wespen de naam van *Andricus cerri* en deze gal heet dus de *cerri*-gal. Tegenwoordig noemt men de wespen van de beide generaties: *Andricus calicis* Burgsdorf ♀♀ en *Andricus calicis* Burgsdorf forma *cerri* Beijerinck ♀♂.

De knikkergal bewoond door *Andricus kollari* Hartig.

De knikkergal is gemakkelijk te herkennen; zij is bolrond met een gladde, op zijn hoogst fijn gekorrelde oppervlakte, eerst groen en later geelbruin tot donkerbruin. De wand is hard en de larve leeft in een centraal gelegen kamer, omgeven door voedings- en beschermend weefsel (fig. 4). De gallen kunnen van 12 tot 25 mm groot zijn. Zij lijken uit de okselknoppen te zijn ontstaan en blijven ook 's winters aan de eiketakken zitten. De wand is hard, maar als men met een naald op vele plaatsen in de gal prikt, dan kan men een plek tegenkomen, waar de naald zonder tegenstand te ondervinden doordringt tot aan het centrum toe. Dat is als het ware een kanaal, dat met weinig verharde cellen gevuld is. De volwassen wesp knaagt een weg naar buiten door dit minder harde weefsel.

De *kollari*-gallen werden voor het eerst in 1863 in Nederland gevonden. „Het moet uitgesloten worden geacht”, schrijft de bekende hymenopteroloog Snellen van Vollenhoven in 1865, „dat deze vooral in de winter zo opvallende gal aan de aandacht van de verzamelaars ontsnapt zou zijn”. Daar deze soort voor haar ontwikkeling niet alleen de gewone, doch ook de Turkse eik nodig heeft, kon de *kollari*-gal pas vaste voet in Nederland krijgen na invoer van *Quercus cerris*.

In Engeland werd de Turkse eik in 1735

ingevoerd, doch de *kollari*-gal werd pas in 1830 in Devonshire gevonden, vandaar de naam de Devonshire-gall. Men meende eerst dat deze gallen zich in plaats van de vruchten ontwikkelden, maar dat is in het geheel niet het geval. Beijerinck heeft aangetoond, dat de gal naast de oksel of eindknop ontstaat en dat deze tussen gal en stengel wordt samengedrukt.

De *kollari*-gal van Midden- en Zuid-Europa naar het noordwesten zijn opgedrongen. In Engeland vanaf Frankrijk, in Nederland waarschijnlijk via Duitsland of via Luxemburg en België. De eerste weg is de kortste en het is dus begrijpelijk dat de *kollari*-wespen eerder in Engeland dan in Nederland binnengedrongen zijn.

Uit het vorenstaande hebben wij gezien, dat de *calicis*-gal alleen daar voorkomt, waar de Zomereik en de Turkse eik dicht bij elkaar groeien. De *kollari*-gal is door het gehele land verspreid en komt soms ver van de groeiplaatsen van de *cerris*-eik voor. Zo vond ik de gal bij Leersum vaak tegen de hellingen van de Darthuiserberg en ik wist geen enkele Turkse eik in de omgeving. Wel groeide een oud exemplaar dicht bij kasteel Broekhuizen, maar dat is meer dan 4 km van de bedoelde vindplaats af. Hieruit mogen wij afleiden dat de wespen van de bigame generatie zich soms over grote afstanden verplaatsen voor zij hun eieren leggen.

Men vindt behalve de grote, gave *kollari*-gallen ook kleinere exemplaren, die soms bultig zijn. Dat zijn gallen die door inquilinen bewoond zijn. Inquilinen zijn ook galwespen, maar kunnen zelf geen gallen vormen en leven in gallen die door andere wespen zijn gevormd. Van de *kollari*-gal zijn drie soorten inquilinen bekend behorende tot het genus *Synergus*; twee daarvan leven in de wand van de gal in kleine kamertjes, een derde soort maakt

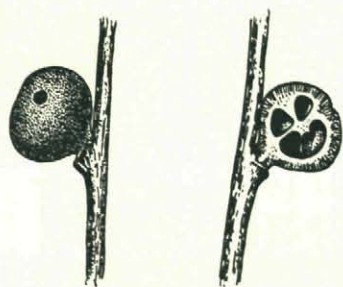


Fig. 5. Gallen van *Andricus kollari*, bewoond door inquilienen. Rechts: doorsnede van de gal met kamertjes in het centrum. $1\frac{1}{3} \times$.

kleine kamertjes in de galkamer van de *kollari*-gal. De larve van deze wesp gaat in dit geval te gronde. In figuur 5 vindt men een afbeelding van zo'n kleine door inquilienen bewoonde *kollari*-gal en een doorsnede daarvan, waarin de kamertjes van de inquilienen-larven te zien zijn.

De gallen ontwikkelen zich in de zomer en zijn aan het einde daarvan volgroeid en de larven volwassen. De wespen komen uit in september of oktober van het eerste jaar, een gedeelte echter een jaar of meer later. Deze wespen zijn uitsluitend vrouwelijk. In 1857 verzamelde F. Smith in Engeland een groot aantal gallen en kweekte daaruit 12000 wespen, allemaal wijfjes.

Bewaart men de wespen in een stopfles en doet men daar takjes bij van de Zomereik, dan tonen de dieren daarvoor niet de minste belangstelling. Doch geeft men ze een takje van de Turkse eik, dan wordt hun gedrag heel anders; met trillende sprieten lopen zij over het takje heen en weer en na enige tijd zetten zij zich op een knop en steken de legboor daarin, gaan dus eieren leggen.

In het volgende voorjaar, in april en mei komen de gallen uit de belegde knoppen, in een warme lente eerder dan in een koud voorjaar. De knopschubben wijken iets uit-

een en laten de kleine galletjes zien (fig. 2). Meestal zitten 4 tot 8 galletjes bij elkaar in een knop. De gallen zijn ongeveer 3 mm groot met een afgeronde top. De wand van de gallen is glad, bruin of geel, vaak met rood. Deze gal was reeds lang van Oostenrijk bekend en de daaruit komende wespen werden in 1860 door G. Mayr als *Andricus circulans* beschreven, doch niemand kende de agame generatie van deze galwesp. Pas in 1902 werd deze door Beijerinck beschreven. Hij kende de *circulans*-gal reeds lang van de Turkse eik in Nederland voor hij de samenhang met de *kollari*-wesp ontdekte.

De wespen komen spoedig na het uitkomen van de gallen te voorschijn, ze lijken helemaal niet op de wespen van de agame generatie, die groot en helbruin zijn en 4.8 tot 6 mm lang. De wespen uit de knopgalletjes zijn donker gekleurd, ongeveer 3 mm lang en bovendien bestaan zij uit wijfjes en mannetjes. Deze moeten eerst copuleren, wat Beijerinck nooit zag gebeuren, doch Marsden-Jones wel. Na de copulatie vliegen de vrouwelijke wespen naar eenjarige takken van de Zomereik en leggen eieren in de knoppen. De eieren worden in de in de knop opgeborgen tak gelegd, naast de jonge knoppen. Meestal leggen zij één ei, soms twee of meer op een plaats. In het laatste geval kunnen dubbelgallen ontstaan (fig. 4).

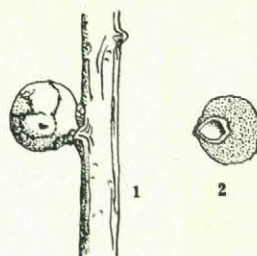


Fig. 6. Gal van *Andricus lignicolus*. 1: in situ, 2: in doorsnede, met basale galkamer. Nat. grootte.

Bij het opgroeien van de gal valt de opperhuid geheel af en de wand van de gal is dan ook glad, waardoor meestal een duidelijk verschil ontstaat met de hierna te bespreken gal, die veroorzaakt wordt door *Andricus lignicolus*.

De wespen van beide generaties zijn: *Andricus kollari* Hartig ♀♀ en *Andricus kollari* Hartig forma *circulans* Mayr ♀♂.

De gal bewoond door *Andricus lignicolus* Hartig.

Deze gal lijkt veel op de vorige, zij is ook kogelrond en zit vlak onder een eind- of okselknop, doch zij is veel kleiner, van 5 tot 10 mm in doorsnede. Daar door inquilinen bewoonde *kollari*-gallen ook zo klein kunnen blijven, kan het onderscheiden wel eens moeilijkheden opleveren. Er bestaan echter enkele duidelijke verschillen tussen de beide gallen. Bij de jonge *kollari*-gal valt de opperhuid geheel af en de

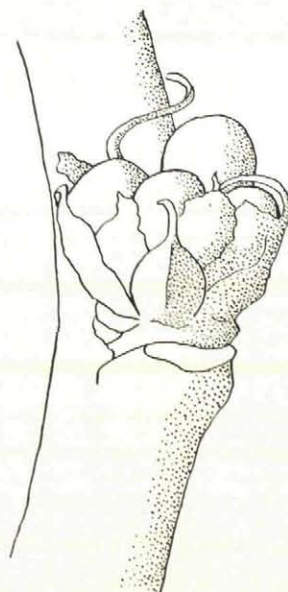


Fig. 8. Jonge, gekweekte gallen van de forma *vanheurni* van *Andricus lignicolus*. 12X.

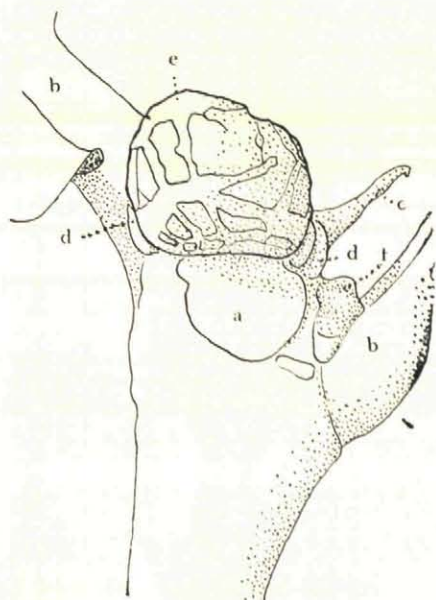


Fig. 7. Jonge, gekweekte gal van *Andricus lignicolus*, 10X. a: afgebroken bladsteel; b: bladsteel; c: schub; d: stipulum; e: scheur in opperhuid; f: okselknop.

oppervlakte van de gal is dan ook glad. Bij de *lignicolus*-gal blijft de opperhuid gedeeltelijk zitten en de resten zijn door onregelmatige groeven, die dikwijls wittig gekleurd zijn, van elkaar gescheiden (fig. 7). Als de gallen rijp worden kleurt de oppervlakte zich wel eens egaal bruin, doch blijft meestal ruw. Als ook die ruwheid ontbreekt, blijft nog een zeer duidelijk onderscheidingskenmerk over, dat is de ligging van de galkamer. Bij de *kollari*-gal ligt de larvekamer centraal (fig. 4), ook bij kleine gallen met inquilinen, die de oorspronkelijke kamer in kamertjes verdelen (fig. 5), blijft de ligging centraal. Bij de *lignicolus*-gal ligt de galkamer basaal, dus dicht bij het vasthechtingspunt van de gal; men vergelijke de figuren 4 en 6 met elkaar.

De *lignicolus*-gallen ontwikkelen zich in de zomer en zijn in oktober-november volgroeid, 's winters blijven zij aan de takken

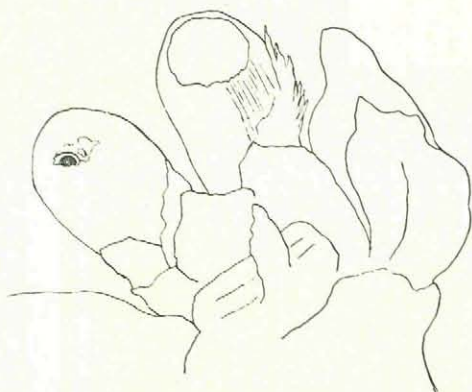


Fig. 9. Volwassen gekweekte gallen van de forma vanheurni van *Andricus lignicolus*. 16×.

zitten. De larven overwinteren in de gallen en verpoppen kort voor het uitkomen in juli van het tweede jaar. Er zijn larven die een tweede winter overblijven en waarvan de wespen pas in het derde jaar uitkomen. Van de levensgeschiedenis van deze galwesp was nog niets bekend. De kweekproeven met deze soort werden door mevrouw J. M. Dekhuijzen-Maasland genomen. Zij deed die proeven in 1956 en '57 in de Amsterdamse Hortus. Een ongeveer 3 m hoog exemplaar van *Quercus cerris* en enkele boompjes van *Quercus robur* stonden tot haar beschikking. Van de heer W. C. van Heurn te Wilp ontving zij materiaal van de *lignicolus*-gal en tussen 9 en 25 juli kwamen 25 vrouwelijke wespen uit de gallen. Ik had deze gallen al eerder gekweekt en ook toen kwamen de wespen in juli uit, doch Mayr en Riedel geven op dat de wespen in Duitsland en Oostenrijk in mei-juni zouden uitkomen. Of deze opgaven fout zijn of hoe dit verschil in de tijd van uitkomen moet worden verklaard, weet ik niet.

Met eerder door mij zelf gekweekte wespen had ik de ondervinding opgedaan dat zij zich niet in het minst voor de

Zomereik interesseerden, doch dadelijk begonnen eieren te leggen in de knoppen van eenjarige takken van de Turkse eik. Wij wisten dus reeds dat wij de gallen van de bigame generatie van deze wesp op *Quercus cerris* zouden moeten zoeken.

Zes takken van het *cerris*-boompje in de Hortus Botanicus werden in grote zakken van tulegaas gestoken; elke zak werd van enige *lignicolus*-wespen voorzien en om de tak dicht gebonden. Omdat het in die dagen veel regende werden de zakken met doorschijnende stukken plastic tegen te veel vocht beschermd. Na twee weken werden de zakken weer weggenomen en daarna was het wachten op de resultaten van de proef, waarnaar wij natuurlijk zeer benieuwd waren.

De eerste gallen verschenen op 21 februari 1957 en spoedig kwamen er meer. Tot onze verbazing was deze gal gelijk aan de gal van de bigame generatie van *Andricus*

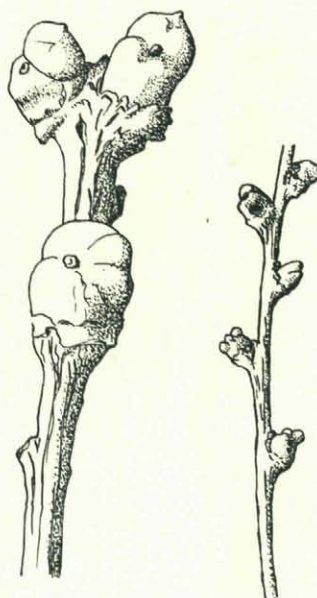


Fig. 10. Takjes van *Quercus robur* met gallen van *Andricus corruptrix*. Links 3×, rechts nat. grootte.

kollari. Dezelfde ronde vorm met een afgeronde top, dezelfde kleur geelachtig tot roodachtig en evenals deze al lang bekende gallen zaten de nieuwe gallen in klompjes van 2 tot 6 exemplaren bijeen in een knop (fig. 12, 7 en 8). De nieuwe gallen waren 2 tot $2\frac{1}{2}$ mm lang en $1\frac{1}{2}$ mm dik, dus iets kleiner dan de *circulans*-gallen van *kollari*, (zie ook de figuren 8 en 9). Bovendien kwamen de gallen iets vroeger te voorschijn en de wespen kwamen ook iets eerder uit. Dat kan misschien het gevolg zijn geweest van het warme voorjaar van 1957, doch het kan ook een kenmerk van deze soort zijn, want de agame wespen van *kollari* komen ook op een andere tijd uit als die van *lignicolus*.

Aan de nieuwe wespen, die uit de gallen gekweekt werden, werd door ons de naam forma *vanheurni* gegeven, naar de heer W. C. van Heurn, die ons tijdens dit onderzoek zo krachtadig gesteund had. Eerst verschenen enkele vrouwelijke wes-

pen, daarna kwamen ook de mannetjes. Tussen 16 maart en 17 april kwamen 100 wespen uit, 67 wijfjes en 33 mannetjes; meestal kwamen de dieren voor 10 uur uit hun gallen.

Het zijn kleine, $\pm 2\frac{1}{2}$ mm lange, levendige wespen, zwart gekleurd en dus wel sterk verschillend van de rustige, grote, geelbruine wespen van de agame generatie. Deed men een wijfje en een mannetje samen in een glazen buis, dan begonnen zij dadelijk te copuleren, hetgeen $\frac{1}{2}$ tot 1 minuut duurde.

Voor het verder kweken van deze wespen stonden mevrouw Dekhuijzen-Maasland een ongeveer 2 m hoog exemplaar van *Quercus robur* en vier driejarige planten ter beschikking. De jonge planten werden geheel in een zak gesloten, van het grotere boompje werden twee takken in zakken gehuld en daarin enkele wespen van de forma *vanheurni* losgelaten.

Na een week leefden de dieren nog, maar de wespen zaten grotendeels tegen het gaas aan en legden dus geen eieren. De moeilijkheid is, dat de wespen wel kunnen onderkennen, welke knoppen geschikt zijn, om er eieren in te leggen, doch dat wij dat niet zien kunnen. Ofschoon het grootste deel van de dieren geen eieren gelegd zal hebben, was het resultaat toch voldoende. Op de kleine eikjes ontstond geen enkele gal, doch op het 2 m hoge boompje zaten 8 gallen, waarvan enkele in figuur 12, 5 en 6 zijn afgebeeld. Dit zijn de gallen van de agame generatie van *Andricus lignicolus*. De keten was dus gesloten en het bewijs geleverd dat de beide gallen bij elkaar behoorden. De afgebeelde *vanheurni*-gallen (fig. 8, 9 en 12, 5 en 6) zijn gekweekte gallen, buiten kan men geen onderscheid tussen deze gallen en de *circulans*-gallen zien.

De twee generaties van deze wesp heten:

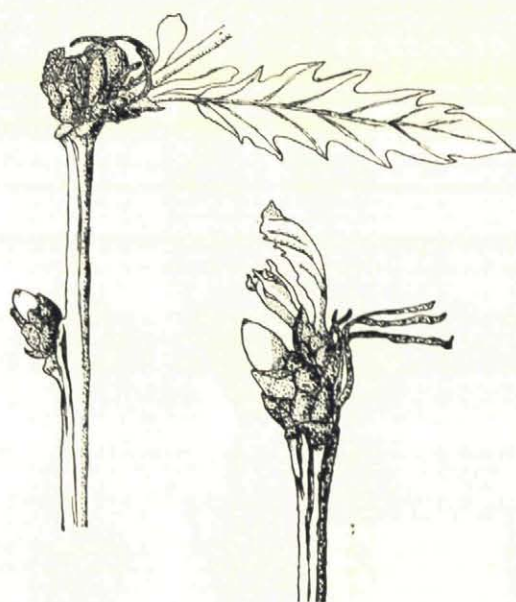


Fig. 11. Gallen van de forma *larshemi* van *Andricus corruptrix* op *Quercus cerris*. 3 $\times$.

Andricus lignicolus Hartig ♀♀ en *Andricus lignicolus* Hartig forma *vanheurni* Docters van Leeuwen & Dekhuijzen-Maasland ♂♂.

De gal bewoond door *Andricus corruptrix* Schlechtendal.

De gal van deze galwesp valt niet zo op als de gallen van beide vorige soorten. Zij ontwikkelt zich ook onder een knop, doch is geen apart staande uitgroeiing van de tak, maar een verdikking daarvan naar een kant, ongeveer 4 tot 5 mm groot. In de zomer zijn deze gallen tussen de bladeren lastig te vinden, in de winter aan de kale takken gemakkelijker. Ik vond deze soort de eerste maal in de zomer van 1954 op het buitengoed van de heer W. C. van Heurn te Wilp en korte tijd later ook in Leersum. Zij zaten op dunne takken van de Zomereik, in de buurt van een *cerris*-boom.

De gallen zijn nogal variabel en daarom moeilijk te beschrijven; ze zijn gekenmerkt door enkele, tot 5 korte, stompe uitgroeisels aan het vrije gedeelte en tussen deze uitgroeisels bevindt zich een kleine, ruwe, ronde, donkere wrat (fig. 10). De uitsteeksels kunnen kort zijn, ja zelfs ontbreken, de wrat is altijd aanwezig, daaraan zijn deze gallen het gemakkelijkst herkenbaar. De oppervlakte van de gal is bij rijpheid glanzend bruin en de wand is dun. Deze gal ontwikkelt zich in de zomer en is in de herfst volwassen. De larve overwintert in de gal en de wesp verschijnt in de eerste helft van augustus. Mayr en Riedel geven voor Oostenrijk en Duitsland op, dat de wespen in mei-juni uit de gallen komen. Sommige larven overwinteren voor een tweede maal en komen in het derde jaar uit. Of er exemplaren zijn die nog langer wachten, heb ik niet verder onderzocht.

De wespen, alle wijfjes, lijken volkomen op die van de agame generaties van *kollari* en *lignicolus*, ze zijn alleen wat kleiner en bovendien onderscheiden zij zich door de tijd van uitkomen. De uitgekomen wespen zaten stil of liepen rond tegen de wand van de fles, waarin ik de gallen opgeborgen had. Voor een in de fles gedaan eenjarig takje van *Quercus robur* toonden ze helemaal geen belangstelling, maar wel voor een takje van *Quercus cerris*. Ze liepen daarover heen en weer en binnen een half uur waren zij al aan het eieren leggen. Hierdoor werd duidelijk, dat de gallen van de bigame generatie zich in knoppen van de Turkse eik zouden ontwikkelen.

De kweekproeven met deze wesp werden in mijn tuin te Leersum genomen. In augustus 1956 werden zes flinke takken van een *cerris*-boompje met zakken omhuld en in elke zak enkele *corruptrix*-wespen losgelaten. Na twee weken werden de zakken weer weggenomen en was het wachten op de uitslag van de kweekproef. Daar mevrouw Dekhuijzen-Maasland mij geschreven had, dat de gallen van de bigame generatie van *lignicolus* reeds op 21 februari te voorschijn kwamen en half maart op de door mij ingehulde takken nog niets te zien was, maakte ik mij ongerust en daar een mens toch altijd een beetje ongeduldig van aard is, brak ik 20 maart een eenjarig takje van een van de ingehulde takken af en zette dat in een vaasje voor het raam van een verwarmde kamer. Na enkele dagen begonnen de ongeïnfecteerde knoppen uit te lopen en verschenen de eerste blaadjes en op 28 maart verscheen de eerste gal. In elk geval was hierdoor zeker geworden dat de infectieproef gelukt was.

Buiten verschenen de eerste gallen op 12 april, tegelijkertijd met het uitkomen van de eerste blaadjes en tussen 12 en 29 april

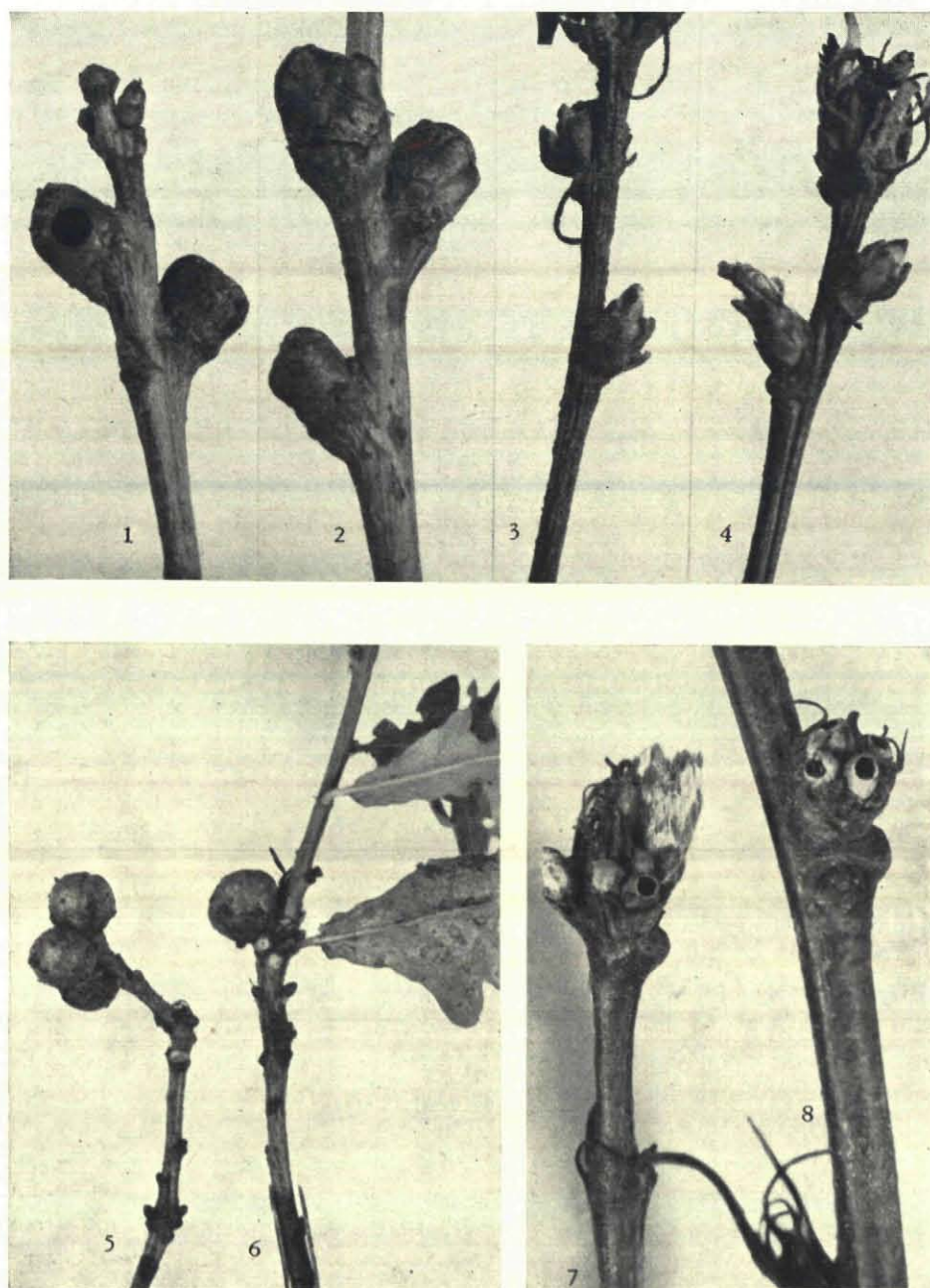


Fig. 12. 1 en 2: Takjes van *Quercus robur* met gallen van *Andricus corruptrix*, $3 \times$, 3 en 4: Takjes van *Quercus cerris* met gallen van de forma *larshemi*, $3 \times$, 5 en 6: Takjes van *Quercus robur* met gekweekte gallen van *Andricus lignicolus*, nat. gr., 7 en 8: Takjes van *Quercus cerris* met gekweekte gallen van de forma *vanheurni*, $3 \times$.

kwamen er 51 gallen te voorschijn, de meeste tussen 12 en 17 april. Het resultaat van de kweekproef was dus opperbest.

Ik kende dat galletje al van buiten, ik had het eerder en in Wilp en in Leersum gevonden. Deze gal was toen nog onbekend en werd door mij beschreven. Uit een geïnfecteerde knop ontwikkelt zich één, zelden twee gallen; de gallen zitten dus nooit in klompjes, zoals bij de twee vorige soorten. Bovendien is deze gal niet afgerond, maar de top is puntig (fig. 11 en 12).

De gal is 2 tot $2\frac{1}{2}$ mm lang en 1 tot $1\frac{1}{2}$ mm dik en de oppervlakte bleek- tot grijsbruin, glad of meer fluwelig glanzend. Er zijn exemplaren, waarvan de top donker gekleurd is (fig. 12, 4).

De gal groeit snel en de wesp bijt gewoonlijk een dag na het uitkomen van de gal een opening onder de top. Soms blijven de wespen een of enkele dagen wachten, voor ze uitkomen. Deze wespen bestaan ten dele uit wijfjes, ten dele uit mannetjes. Zij vormen de bigame generatie van *Andricus corruptrix*, waarnaar gezocht werd. Wij gaven deze dieren de naam forma *larshemi*. Larshem is een oude naam voor Leersum. De wespen zijn klein en donker gekleurd en zij zijn veel levendiger dan de meer rustige, veelal grotere wespen van de agame generatie. Doet men een wijfje en een mannetje samen in een glazen buis, dan beginnen ze spoedig te copuleren, hetgeen een minuut of korter duurt.

Daar deze wespen zo snel uit hun gallen te voorschijn komen, werden zij door mij niet eerst gekweekt, maar in de zakken met takken van de Zomereik werden enkele nog gesloten gallen gedaan. Later werden de wespen dan ook in de zakken gezien. In dit geval was het zeer moeilijk exemplaren van de Zomereik in het geschikte ontwikkelingsstadium uit te zoeken voor de kweekproef, want als de wespen uit-

komen, zijn ook de eiken aan het uitbotten. Sommige exemplaren dragen al kleine blaadjes, andere vertonen nog geen strekking van de knoppen. Ik koos drie eikeboompjes uit, twee vertoonden al strekking van de knoppen, het derde boompje toonde nog geen verandering.

In juli, toen de gallen zichtbaar werden, bleek dat de twee exemplaren met reeds uitlopende knoppen geen enkele gal droegen, doch het boompje, waarvan de knoppen nog geheel gesloten waren, bleek geïnfecteerd te zijn. Een takje droeg één en een ander takje vier gallen. Het waren de gallen van de agame generatie van *Andricus corruptrix*. Daarmede was de keten weer gesloten en bewezen dat de *corruptrix*- en *larshemi*-gallen bij elkaar horen. De namen van de wespen luiden: *Andricus corruptrix* Schlechtendal ♀♀ en *Andricus corruptrix* Schlechtendal forma *larshemi* Docters van Leeuwen & Dekhuijzen-Maasland ♀♂.

Mevrouw J. M. Dekhuijzen-Maasland heeft een belangrijk aandeel gehad in de kweekproeven met deze wespen. Men zie ons artikel in het Tijdschrift voor Entomologie, 1958, deel 101, p. 101—111.

De tekeningen voor de figuren 1 tot 5 werden gemaakt door de heer M. van de Schelde, tekenaar bij het Entomologisch Laboratorium te Wageningen. 1, 4 en 5 naar de natuur, 2 en 3 naar een gekleurde plaat van Beijerinck, 1897. De overige tekeningen werden gemaakt door mevrouw J. M. Dekhuijzen-Maasland en de foto's van figuur 12 door de heer J. Vuijk van het Hugo de Vries-laboratorium te Amsterdam. De clichés van de figuren 6 tot 12 werden voor het Tijdschrift van Entomologie gebruikt en mij ter leen afgestaan. Allen breng ik hierbij dank voor hun medewerking.