© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Biologische Studien an Blattläusen und ihren Wirtspflanzen.

Von

Dr. Fritz Zweigelt (Klosterneuburg).

Mit 4 Textfiguren.

(Eingelaufen am 26. Februar 1917.)

I.

Wie saugen die Blattläuse und wie verhalten sich die Pflanzenzellen dem Parasiten gegenüber?

(Auszug aus dem Vortrage: Die gegenseitigen Beziehungen zwischen Pflanzen und Pflanzenläusen, gehalten in der außerordentlichen General-Versammlung vom 6. Dezember 1916.)

Liegt im rohen Fraß phytophager größerer Insekten ein Prozeß vor, der rasch vor sich geht und der Pflanze kaum Gelegenheit gibt, mit ihren Mitteln „zweckmäßig" zu reagieren, so verhält es sich mit dem Parasitismus der Pflanzenläuse wesentlich anders: Was dort Wegnahme und wüste Zerstörung ist, ist hier nur Inanspruchnahme und zunächst geringe Beschädigung, ist Gebrauch, aber nicht Verbrauch, denn die Blattläuse senken lediglich ihre Borstenbündel ins Pflanzengewebe, um daraus Nahrung zu schöpfen, ohne aber das feste Zellengerüste tiefgreifender zu beschädigen. Zugleich mit dem Einstechen der Borstenbündel wird aus dem Speichelkanal, der neben dem Saugkanal das Maxillarrohr durchbohrt, reichlich Speichel in die Wunde gepreßt, dessen Färbbarkeit mit Safranin lange nach dem Saugprozeß noch Lage und Verteilung von Stichen festzustellen gestattet.

Von Botanikern hat nur Büsgen (Der Honigtau, 1891) vor etwa 25 Jahren das Thema behandelt und das Vordringen des Borstenbündels als einen rein mechanischen Prozeß im Sinne einer

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

rücksichtslosen Durchbohrung der Zellen durch die Oberkieferborsten erklärt. Das Speichelsekret, das beim Tieferstechen die Borsten umscheidet, hat als Scheidensubstanz in die Literatur Eingang gefunden. Es handelt sich im wesentlichen um Eiweiß, das sich in den äußeren Schichten durch Berührung mit dem Zellsaft der Pflanzen mit Gerbstoff beladet. Büsgen glaubt nun, daß der Speichel nicht nur an der Spitze, sondern auch zwischen den Borsten austreten könne, und vertritt die Auffassung, daß er sofort erhärtet und so eine starre, zur sicheren Führung der Borsten unentbehrliche Scheide bilde. Demgegenüber steht einerseits fest,[1]) daß das Sekret wenigstens einige Zeit zähflüssig bleibt, daß es ferner stets an der Spitze der Borsten zum Vorschein kommt und dem vordringenden Borstenbündel stets vorausfließt, andererseits ist das System starrer Scheiden außerordentlich unvollkommen, vielenorts fehlt es ganz, das Aufrollen der Borsten, um dessentwillen Büsgen die Notwendigkeit starrer Scheiden für gegeben erachtet hatte, trifft keineswegs immer zu, und schließlich gibt es Schildläuse, die keine Scheiden bilden und dennoch klaglos zu saugen vermögen, ganz abgesehen davon, daß die gänzliche Inanspruchnahme eines so wichtigen Organs, wie der Speicheldrüsen, lediglich zur „Verbesserung" von Unvollkommenheiten in der Organisation des für den vorliegenden Parasitismus unerläßlichen Saugapparates ein bedenkliches Armutszeugnis für die angeblich zweckmäßig und unter größter Stoff- und Kraftersparnis arbeitende Natur sein würde.

Chemische Untersuchungen über den Speichel der Blattläuse fehlen; für andere Rhynchoten — *Aphrophora salicis*-Larven durch Gruner (1901), *Nepa* durch Plateau (1874) — ist indessen bekannt geworden, daß dem Speichel einerseits die Fähigkeit zukommt, mit Hilfe eines hydrolytischen Fermentes Stärke in Maltose zu verwandeln, und daß er andererseits alkalisch ist (Gruner).

Den Saugprozeß nun stellt sich Büsgen so vor, daß das Borstenbündel mit seiner Spitze Zelle für Zelle besucht und erschöpft, so zwar, daß nie mehr als die eben getroffene Zelle aus-

[1]) F. Zweigelt, Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktionen der Pflanzenzellen. — Zentralbl. f. Bakteriologie, 2. Abt., 1914, Bd. XLII.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

gesaugt wird. Dieser Vorgang nun, wonach eine Zelle während des Durchstechens ausgesaugt wird, wobei bemerkenswert ist, daß diese Plasmolyse um so energischer ist, je mehr Speichel gleichzeitig mit den Borsten in die Zelle eindringt, bildet indessen keineswegs die Regel. Diese intrazellulare Saugmethode verschwindet neben der in Fig. 1 für *Aphis pomi* an jungen Bastzellen des Stengels von *Pirus malus* dargestellten interzellularen. Das vom Speichel stets begleitete Borstenbündel läuft interzellular und alle im Stichbereich liegenden Zellen sind, ohne angestochen zu sein, in der Richtung zum Stichkanal plasmolisiert. Die Vorteile dieser Saugmethode leuchten unmittelbar ein: Größte Ausnützung unter geringstem Stoffverbrauch (Speichelverbrauch) und gleichzeitig weitgehende Schonung des Zellgerüstes der Pflanze. Die Plasmolyse umfaßt stets mehrere (2—4) Schichten im ganzen Umkreis des Stichkanals. Im Leptom und auch Hadrom der Gefäßbündel (Fig. 2) geht, da die dünnen Zellwände offenbar nicht mehr gespalten werden können, die inter- in die intrazellulare Aussaugung über. Da unter Vermittlung des Speichels, dem wir zumindest hydrolytische Eigenschaften zusprechen müssen, die Nahrung dem saugenden Tiere zuströmt, bleibt der Laus nicht vielmehr übrig, als zu schlucken und schließlich durch weitere Stiche andere Partien des Pflanzengewebes tributpflichtig zu machen. Die zoologischerseits (Geise 1883, Wedde 1885, Leon 1887, Gerstfeld 1853, Mark 1876) gegebenen Erklärungsversuche des Saugvorganges überschätzen alle die Funktion der Schlundmuskulatur, bezw. die Notwendigkeit ihres Eingreifens, unterschätzen aber einerseits die Leistung des Speichels, anderseits die Rolle der lebenden Pflanzenzellen und osmotischer Vorgänge. Alle Vorstellungen über krampfhaftes Ver-

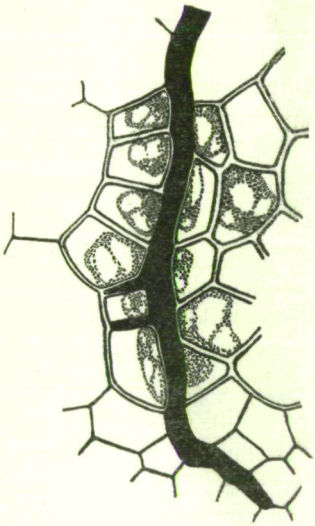

Fig. 1.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ankern der Borsten in der Pflanze, Vermahlen eventuell mit aufgenommener Stärkekörner, Kapillarwirkungen sind Folgen dieses Irrtums.

Haben wir nun im Innern der Pflanze die plasmolysierende Wirkung des Speichels kennen gelernt, bezw. ihr Vorhandensein konstatieren können, so liegen diese Dinge beim Eindringen der Borsten von außen in die Pflanze überhaupt wesentlich anders. Ist es einerseits richtig, daß sehr starke Epidermisaußenwände ein relatives Hindernis darstellen, so steht andererseits fest, daß auch Speicheltropfen, die vor Einstich in die Pflanze abgesondert wurden und der Pflanze nun außen anliegen, ein solches Hindernis nicht aus dem Wege zu räumen imstande sind. Plasmolyse tritt als Folge davon immer erst ein, wenn Speichel nach Durchbohrung von Cuticula und Cuticulaschichten mit den Zellen in Berührung kommt. Ganz besonders auffallend ist das Verhalten der Spaltöffnungen, deren Zentralspalten jedem Mykologen als Eintrittspforten für Pilzhyphen geläufig sind. Die Blattläuse aber vermeiden diesen bequemsten Weg und stechen beim äußeren Hauptgelenke ein, um durch die Schließzelle oder interzellular zwischen Schließ- und Nebenzelle tiefere Lagen zu gewinnen. Warum? Die Cuticularschichten sind dort am dünnsten, der mechanische Wiederstand am geringsten Vergebliche Versuche, die Zentralspalte unter Mitwirkung von Speichel zu forzieren, lehren aber, daß einerseits eine mechanische Sprengung der mit mehreren Atmosphären Druck turgeszenten Schließzellen nicht möglich ist, andererseits

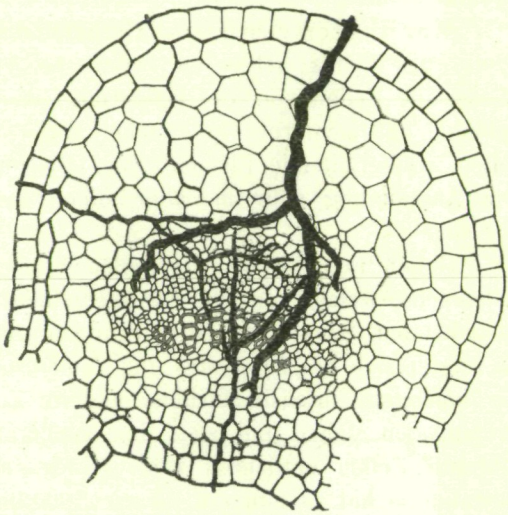

Fig. 2.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

aber der Speichel mit Rücksicht darauf, daß die Schließzellen bis zur inneren Atemhöhle mit einer Cuticula ausgekleidet sind, keine Plasmolyse einzuleiten imstande ist. Die Unfähigkeit des Tieres, den Atmosphärendruck der Schließzellen zu überwinden, aber zwingt zur Annahme, daß auch im Innern des Pflanzengewebes der stets vorausfließende Speichel durch konstante Niederkämpfung des Turgors dem nachdringenden Borstenbündel erst den Weg bahnen muß.

War Büsgen geneigt, das Gefäßbündel als alleinige Nahrungsquelle des Tieres gelten zu lassen, so steht heute fest, daß die Läuse alle Zellen von der Epidermis bis ins Mark in Anspruch nehmen, daß sie ferner in gleicher Weise Siebröhren und Geleitzellen, wasserleitende Elemente und Hadromparenchym aussaugen. Die Aussaugung geht im allgemeinen in zentripetaler Richtung vor sich.

Gehen nun durchbohrte Zellen häufig zugrunde, so verhalten sich solche, welche von den von interzellular laufenden Stichkanälen ausgehenden Saug- und Giftwirkungen getroffen werden, anders. Es zeigten sich bei *Evonymus* und *Sambucus* eigentümliche Kappen, die homogen, intensiv färbbar und in Zusammenhang mit dem Protoplasten stehen und stets dem Stichkanal anliegen. Kappenführende Zellen entbehren zumeist des Zellkernes. Was für ein Bewandtnis hat es nun mit diesen „Reaktionen"? Zur Klarlegung dienen Zwischenstadien, die zeigen, daß sich eine größere Plasmaportion mit dem Zellkern offenbar auf einen vom Stichkanal ausgehenden Reiz hin unmittelbar an die bedrohte Seite der Zelle begeben haben. Die Kappen sind mithin das Ergebnis einer Doppelwirkung: Erstens aktives Hinwandern des Zellkernes und einer größeren Plasmaportion (für Pilzinfektion ähnlich schon bekannt), und zweitens Degeneration von Kern und Plasma durch eine vom Stichkanal ausgehende Giftwirkung dermalen unbekannter Art. Wo dieser Reiz verhältnismäßig schwach ist, wie bei *Siphonophora absinthii* auf *Artemisia absinthium,* kommt es bloß zum Wandern des Kernes und schwacher Hypertrophie desselben.

Scheinbar wesentlich anders reagieren die Zellen der Blattstiele der Rose auf den Stich von *Siphonophora rosae.* Es treten um den Stichkanal seitens der zunächst liegenden Zellen mächtige

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wandverdickungen durch Celluloseanlagerung auf, die eine sehr interessante Reaktion der lebenden, am meisten „bedrohten" Zellen darstellen und unter gleichzeitigem Verbrauch von an Ort und Stelle vorhanden gewesener Stärke vor sich gehen. Auch hier gilt die aktive Rolle des Zellkernes, der im Bereiche dieses Umbaues liegt, bezw. denselben beherrscht. Degenerationserscheinungen waren nicht bemerkbar. Ein gleiches Verhalten gilt für die Epidermiszellen an den Gallen einer Aphide auf *Lonicera xylosteum.*

Sind nun, wie sich durchgreifend zeigen läßt, diese „Abwehrmaßnahmen" der Pflanze erfolglos, d. h. vermag die Pflanze in keinem Falle die Saugwirkung zu verhindern, so lassen uns auch Organisationsmomente als „natürliche Pflanzenschutzmittel" vollkommen im Stich. Die illusorische Rolle des so viel gepriesenen Gerbstoffes erhellt einmal aus der prompten Aussaugung der gerbstoffreichen Epidermiszellen und dann der typischen Gerbstoffbehälter *(Ribes)* und Gerbstoffschläuche *(Sambucus)*; die Oxalatdrüsen führenden Zellen werden nicht nur nicht gemieden, sondern sind häufig sogar Ziel zahlreicher Stiche, die Öldrüsen, die nach vielen Botanikern durch ihre Verteilung, z. B. bei *Artemisia,* einen wirksamen Schutzring um den Gefäßbündelzylinder bilden sollen, werden von *Siphonophora absinthii* nicht nur ausgesaugt, sondern unter Umständen sogar aktiv aufgesucht. Abwehrwert haben diese fertigen Organisationsmomente keinen; Heikertingers Theorie der Geschmacksspezialisten muß vielmehr an Stelle der älteren Auffassungen treten.

II.

Anatomie und Ätiologie der Blattlausgallen, der Anteil der Pflanze an der Bildung von Rollgallen.

(Vortrag, gehalten in der Sektion für Botanik am 22. Dezember 1916.)

Die Blattlausgallen sind, wie Zoocecidien überhaupt, Veränderungen an Blättern unter dem Einfluß von Tieren, müssen mithin, da sie aus dem Zusammenwirken zweier Organismen hervorgehen, nach diesen beiden Konstituenten hin getrennt betrachtet werden. Definitionsmäßig sind also Gallen, so einfach sie an und für sich sein mögen, stets Reaktionen der lebenden Pflanzenzellen

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

auf den nahrungschöpfenden Parasiten, Reaktionen, die zunächst mit irgendwelcher Zweckmäßigkeit für den künftigen Gallenbewohner gar nichts zu tun haben.

Die Gallrollen sind Verkrümmungen uud Verbiegungen von Blättern, bald nach oben (involutiv), bald nach unten (revolutiv), die zugleich vom normalen Blattbau mehr oder weniger abweichen. In den einfachsten Fällen (Galle von *Aphis pomi* auf *Pirus malus*) ist der normale Blattbau fast vollkommen erhalten geblieben, in den meisten aber kommt es zu einer Rückbildung der physiologisch-anatomischen Struktur des normalen Blattes in der Richtung zu lauter gleichartigen, primär-physiologisch indifferenten Parenchymelementen, die lebhaft an Callus erinnern. Dieser Rückbildungsprozeß schließt nicht aus, daß neben Hypoplasie (Hemmung) auch Hypertrophie (Zellenwachstum) und Hyperplasie (Zellenvermehrung) eine hervorragende Rolle spielen.

Aus der vielfach sehr interessanten deskriptiven Anatomie erwähne ich die auffallende Kernhypertrophie in allen Zellen der Galle von *Prociphilus nidificus* auf *Fraxinus excelsior,* wobei die Eiweißkristalle entweder bedeutend größer werden oder fast ganz verschwinden, im ersteren Falle aber stets den baldigen Degenerationsprozeß des Kernes überdauern und frei im Plasma zu liegen kommen. In einer von einer unbekannten Aphide erzeugten *Prunus*-Galle fanden sich lokal Riesenzellen von großen Dimensionen und mit bis zu drei Zellkernen. An dieser Galle auffallend ist ferner, daß kleinzellige, fast interzellularenfreie Blattzonen mit anderen abwechseln, die völlig vom Durchlüftungsgewebe beherrscht werden, so daß sich stellenweise ein einziger Luftraum zwischen die beiden Epidermen schaltet. Die früher erwähnte *Fraxinus*-Galle zeigt auch die Schuppenhaare in den Vergallungsprozeß einbezogen, wobei bei mannigfachen weiteren Unregelmäßigkeiten der Haarstiel bald durch perikline, bald durch antikline Wände in mehrere Tochterzellen geteilt wurde.

Eines der wichtigsten Probleme aber ist die Entwicklungsmechanik der Rollen, das heißt, das Studium derjenigen anatomischen Veränderungen, in deren Gefolge sich nach bestimmten Gesetzen das Blatt so und nur so einrollt. Am weitesten aus dem normalen Blattbau abgelenkt scheint die bereits erwähnte *Prunus*-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Galle (Fig. 3a und b), die zwei Typen zeigt, einmal Gallen, die durch einfache Klappung der beiden Spreitenhälften nach oben um den Mittelnerv entstehen, und dann solche, die sich als mehrmalige Einrollung einer Blatthälfte vom Rande her nach oben erweisen. Im ersten Falle (a) können wir das aktive Gewebe, dessen Präpotenz die Krümmung eingeleitet hatte, nur am Mittelnerv selbst suchen. Bleibt nun auch im Gegensatze zum gesunden Blatte das Gefäßbündel an Mächtigkeit hinter dem normalen zurück, so ist das

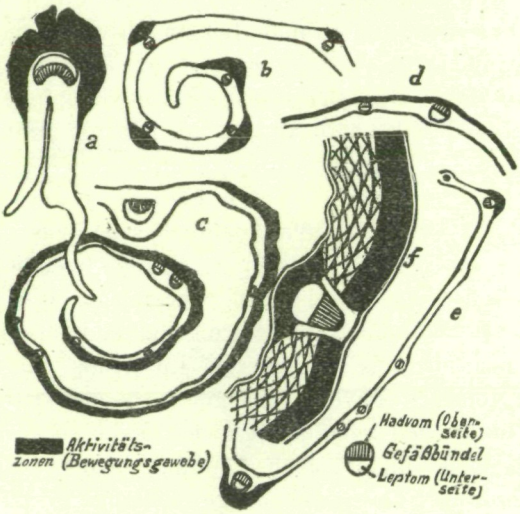

Fig. 3.

ventrale Nervenparenchym außerordentlich mächtig entwickelt und strahlt in die beiden Spreitenhälften vor. Infolge lebhafter Zellteilungen und Geschwindigkeitsdifferenzen im Wachstum treten dort namentlich hypodermal gewaltige Verschiebungen ein; Faltungen und locale Zerreißungen infolge abnormer Gewebespannung sind der sichtbare Ausdruck hiefür. Die dorsale Geweberinne ist außerordentlich schmal, die Zellen dort bleiben winzig klein. Zugleich mit der Umklappung der Spreitenhälften nach oben hat der ventrale Überdruck dort, wo ein Ausweichen den Zellen nicht möglich ist, d. i. an der äußeren Zirkumferenz des Leptoms Verknickungen und Verknitterungen der Zellwände, teilweise Tötung

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

der Zellen hervorgerufen. Beschränkt sich mithin hier das ganze aktive Gewebe auf die Ventralseite des Mittelnervs, so tritt bei der zweiten Galle (b) eine Verteilung desselben auf eine größere Zahl von Nerven ein. Alle größeren Nerven haben an der Unterseite zwischen Gefäßbündel und Epidermis ein außerordentlich großzelliges Gewebe, das jedesmal eine Umbiegung um 90° verursacht hat, so daß sukzessive unter gleichsinniger Mitwirkung mehrerer solcher Nerven eine mehrmalige Einrollung zu stande kam. Die Intensität der Umbiegung (der Biegungswinkel) ist stets zur Menge der hypertrophierten und hyperplasierten Ventralelemente gerade proportional. Ferner läßt sich nachweisen, daß die Herkunft dieser Gewebemassen auf Entwicklungsförderung der ventralen Hypodermis zurückführt, die mithin Hauptträger des Bewegungsgewebes genannt werden muß.

Die ebenfalls schon erwähnte *Fraxinus*-Galle (Fig. 3c), die revolutiv ist, ist ebenfalls außerordentlich stark aus dem normalen Blattbau abgelenkt und repräsentiert sich als ziemlich kontinuierliche Doppelrolle, von welcher im Schema nur die rechte Hälfte festgehalten ist. Wo immer nun wir die Galle durchschneiden, findet sich unter der ebenfalls vergrößerten Epidermis der Oberseite ein abnorm vergrößertes Gewebe, das genetisch dem Palisadengewebe entspricht, funktionell aber damit nichts mehr zu tun hat. Dieses Bewegungsgewebe bildet einen kontinuierlichen dorsalen Mantel, dessen Überdruck die gleichmäßige Rollung erklärt. Zugleich sind fast alle Zellen der Blattunterseite in ihren Wänden mehr weniger stark zerdrückt und verknittert. Die sehr reduzierten Leitungsstränge stellen keine Unterbrechung des dorsalen Gewebemantels dar.

Dieser Galle nicht unähnlich sind die bekannten roten, beuligen und blasigen Gallen auf Apfelblättern, die unter der Einwirkung von *Aphis oxyacanthae* entstehen. (Fig. 3d zeigt nur ein kleines Stück, um das aktive Gewebe zu veranschaulichen.) Die Rollung erfolgt ebenfalls nach unten und erfährt nur bei größeren Nerven (Fig. 4a für den Mittelnerv) eine Unterbrechung, kleinere Nerven bilden kein Hindernis. Auch hier ist der ursprüngliche Blattbau völlig verwischt, nur ist die Hypertrophie der dorsalen Hypodermis viel bescheidener, was zur Folge hat, daß auch die

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ventralen Verknitterungen ausbleiben. Für die Reaktivität der Hypodermis ist bezeichnend, daß sie als erste einer Hypertrophie unterliegt, während andere Zellschichten noch normales Aussehen bewahren.

Eine in vieler Hinsicht merkwürdige Galle fand sich durch eine unbekannte Aphide erzeugt an *Lonicera xylosteum* (Fig. 3e). Sie ist involutiv und nach Art der *Prunus*-Galle um die stärkeren Nerven gebogen. Das an den beiden früheren Fällen so interessante Palisadengewebe ist hier im Wachstum gehemmt, die Zellen sind niedriger als normale. Das aktive Gewebe liegt vielmehr wie bei *Prunus* an der Ventralseite der größeren Nerven, deren Zellen zwar nicht absolut, wohl aber relativ und namentlich in der Hypodermis im Wachstum gefördert erscheinen.

Diese beiden Gruppen, einerseits *Prunus* und *Lonicera,* anderseits *Fraxinus* und *Pirus,* zeigen zwar eine gewisse Einheitlichkeit innerhalb der Entwicklung revolutiver, bezw. involutiver Rollen, lassen aber noch keine Möglichkeit offen, beiden Rolltypen einen einheitlichen Ausgangstypus zugrunde zu legen, mithin die Entwicklung mit Beziehung auf latente Fähigkeiten des normalen Blattes zu erklären.

Hierüber geben nun die einfachsten Gallen, die dem normalen Blattbau am nächsten stehen, Auskunft. Eine durch *Prociphilus xylostei* auf *Lonicera xylosteum* erzeugte Rolle ist zwar revolutiv, zeigt aber gewisse Schwankungen, indem überall die Blattnerven mehr weniger ins Galleninnere gezogen erscheinen, so daß das entsteht, was Molliard (1913) für die *Schizoneura lanuginosa*-Galle hirnartige Beschaffenheit der Gallenfläche (aspect cérébroid) nennt. Ein gleiches gilt für die Galle von *Aphis pomi* auf *Pirus malus* (Fig. 3f). Stets sind mehr weniger vollkommen die zwischen Nerven eingeschalteten Blattpartien nach außen gewölbt und es läßt sich aufs deutlichste erkennen, daß hier zwei Aktivitätszonen nebeneinander walten, mithin miteinander im Kampfe liegen, indem die Vormacht der Palisaden das Blatt nach unten, jene des ventralen Nervenparenchyms dagegen nach oben zu drücken sucht. Keine der beiden Aktivitätszonen aber bildet einen kontinuierlichen Mantel, so daß einerseits die Palisaden über den Gefäßbündeln unterbrochen werden, anderseits sich labiles Schwammparenchym

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zwischen die einzelnen ventralen Aktivitätszonen einschaltet. Es entspricht hiemit der dorsalen Aktivitätszone (Palisaden) eine ventrale Passivitätszone (Schwammparenchym), der ventralen Aktivitätszone (Nervenparenchym) eine dorsale Passivitätszone (Dorsalseite der Nerven), wie Verknitterungen bestimmter Zellen, bezw. faltiges Abheben der ventralen Epidermis (Fig. 3f) aufs deutlichste erkennen lassen. Für die mannigfachen Details verweise ich auf meine Abhandlung.[1])

Zum Verständnis aller dieser Veränderungen in der Plastik ist Grunderfordernis, daß mechanische Zellen fehlen, und es ist bezeichnend, daß solche in unseren Gallen nirgends zur Ausbildung gelangen; und wo sich ein im normalen Blattbau fehlender mechanischer Ring (oder Mantel) im Sinne der Rollung findet, wie ihn z. B. R. Houard (1913) für die *Perrisia tiliamvolvens*-Galle beschreibt, ist er stets nach vollkommener Einrollung entstanden, die Rollung aber erfolgte hier wie überall lediglich durch Wachstum und Vermehrung von Zellen durch Entwicklungsgeschwindigkeitsdifferenzen gesetzmäßiger Art.

Diese Gesetzmäßigkeiten führen zur Theorie der Entwicklungsmechanik der Blattrollgallen. Einmal steht fest, daß unter allen Zellschichten, gleichgültig, ob wir die Blattober- oder -unterseite vor uns haben, es vor allem die zweite Zellschichte, die Hypodermis ist, die am raschesten auf Gallreize mit Wachstum reagiert und die Einrollung des Blattes einleitet. Sekundär können dann auch tiefere Schichten so wie die Epidermis an diesem Umbildungsprozeß teilnehmen.

Der komplizierteste Fall ist zugleich der einfachste: Im Primärstadium, das sich unmittelbar an normale Blätter anschließt, sind beide Aktivitätszonen nebeneinander vorhanden, die wir mithin als latent vorhanden schon in jedem normalen Blatte annehmen müssen. Das quantitative Überwiegen der dorsalen Aktivitätszone hat zur Folge, daß solche Gallen revolutiv sind, weshalb ich die revolutiven als die phyletisch älteren, ursprünglicheren ansprechen möchte. Durch Vernichtung der einen oder der anderen Aktivität

[1]) F. Zweigelt, Blattlausgallen unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Ätiologie. Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1917, Bd. 47, H. 18/22.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

geht aus dem Primär- das Sekundärstadium hervor. Bleibt die ventrale erhalten *(Prunus, Lonicera),* dann entstehen Prismengallen, bleibt die dorsale erhalten, Zylindergallen. Erstere sind stets involutiv, letztere stets revolutiv.

Treten neue Aktivitätszonen auf, die im normalen Blattbau nicht mehr begründet sind, bezw. erweitert sich die ventrale zu einem einheitlichen Ventralmantel, dann fasse ich solche zu einem dermalen noch provisorischen Tertiärstadium zusammen. Hieher gehören gewisse Punkte der *Prunus*-Galle (vergl. die unregelmäßige Spreitenlage, Fig. 3a, rechts, ferner den ersten Nerv vom Blattrande. Fig. 3b), ferner die Gallen von *Eriophyes tetranichus* auf *Tilia silvestris, Perrisia* auf *Tilia, Gynaicothrips* auf *Pipes retrofractum.* Durch diesen Umbildungsprozeß gehen die Prismengallen des Sekundärstadiums in Zylindergallen über, die aber involutiv sind und mit den revolutiven Zylindergallen des Sekundärstadiums nichts zu tun haben.

III.

Welchen Anteil haben die Blattläuse an der Bildung von Blattrollgallen?

(Vortrag, gehalten in der Sektion für Zoologie am 16. Februar 1917.)

Wissen wir nun auch, nach welchen Gesetzen der Rollungsprozeß vor sich geht, so hebt uns diese Kenntnis nicht über die Notwendigkeit hinweg, die erste Ursache für die abnorme Entwicklung zu studieren, in welche das Blattgewebe plötzlich gedrängt wird, das heißt: die Rolle zu erforschen, die die Blattläuse als Gallerreger spielen. Da, wie wir aus dem ersten Thema wissen, der Saugprozeß der einzige und zugleich innigste Kontakt zwischen Pflanze und Tier ist, ist es naheliegend, die Saugpunkte, also die Blattlausstiche in mannigfacher Hinsicht einer genauen Prüfung zu unterwerfen. Sie zu registrieren und zu zählen, ist genauer, als bloß die Verteilung der Tiere zu betrachten, da diese manchmal während des Saugens ihren Platz ändern und dann beim Konservieren leicht abfallen, mithin ein klares Urteil unmöglich machen.

Diese Stiche sind nun in ihrer Größe, wie Fig. 2 lehrt, außerordentlich verschieden, und es fragt sich, ob sie alle gleichmäßig

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

als Reizquantitäten ohne Rücksicht auf Größe und Reichtum der Verzweigungen gezählt werden dürfen; diesen Bedenken steht indessen gegenüber, daß das Minus eines Stichkanals durch ein Plus eines anderen sich aufhebt, wir mithin nach den Gesetzen der großen Zahlen auf eine mittlere Stichgröße kommen, für welche die gewonnene Ziffer richtig ist, ganz abgesehen davon, daß diese Unregelmäßigkeiten für alle untersuchten Gallen gelten. Daß die Stiche oft außerordentlich zahlreich sind, beweist wieder Fig. 2, die kein zufälliges Bild darstellt, sondern einem beliebigen Mikrotomschnitt von 10 μ Dicke im ganzen Mittelnerv entspricht.

Da nun im Augenblicke der Konservierung viele Tiere eben gesaugt und ihre Stiche in bereits fertiges Gallengewebe gesendet haben, fragt es sich, ob wir ein Recht haben, ohne Rücksicht auf das Alter sämtliche Stiche zu zählen und ihre Lage zu studieren, also auch solche, die ätiologisch bestimmt nicht mehr oder vielmehr noch nicht in Betracht kommen konnten. Die Beurteilung des Alters ist meist recht schwierig. Nur bei stark abgeleiteten Gallen räumt die Energie der Pflanzenzelle mit den Stichen ziemlich auf; sie verlieren an Färbbarkeit oder werden durch nachträgliches Wachstum der getroffenen Zellen zerrissen, oder die Pflanze hat sich durch seinerzeitige Zelluloseanlagerung an den Stichkanal in diesem selbst ein Hindernis geschaffen, so daß spätere Störungen im Gewebebau einen Rückschluß auf das Alter gestatten. Gallen, die dem normalen Blattbau recht nahe stehen, gestatten indessen kein sicheres Urteil. Wenn nun ohne Rücksicht auf das Alter sämtliche Stiche eingetragen und gezählt wurden, so geschah es in der Erwägung, daß dieser Fehler den Beobachtungen an allen Gallen anhaftet, mithin die gewonnenen Zahlenverhältnisse trotzdem annähernd aufrecht bleiben.

Die Registrierung erfolgte mit Rücksicht auf folgende Gesichtspunkte: 1. Beurteilung von Zahl und Verteilung der Stiche im allgemeinen, 2. der Beziehung derselben zu den Blattnerven, 3. zur Blattkrümmung, 4. zu den mobilisierten Aktivitätszonen, 5. Vergleich der Stichzahl mit dem Grade der Vergallung ohne Rücksicht auf das Rollungsproblem.

Im Gegensatze zu dem vorigen Kapitel beginnen wir hier mit den einfachsten Gallen, und zwar mit der *Aphis pomi*-Galle

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

auf *Pirus malus*. Zunächst zeigt sich, daß fast alle Stiche die Innenseite der Galle treffen, die Tiere mithin durch den Rollungsprozeß ins Gallinnere gelangt sind. Auf 1 mm Blattlänge (100 Schnitte zu 10 μ Dicke) haben sich auf einer Blatthälfte 55 Stiche nachweisen lassen, von denen nur drei oberseits einfallen. Wir kommen schon hier nicht über die Tatsache hinweg, daß durch die ventralen Stiche sowohl das ventrale als auch das dorsale Aktivitätsgewebe mobilisiert worden sein mußte. Auffallend ist ferner, daß fast sämtliche Stiche in Blattnerven geführt worden sind, ferner, daß der Grad der Vergallung im Vergleiche zur Stichzahl gering ist.

Die dieser Galle zunächststehende *Prociphilus xylostei*-Galle auf *Lonicera xylosteum* stimmt in der Stichverteilung nicht unwesentlich überein. Die Beschränkung auf das Gallinnere ist allerdings nicht so deutlich wie dort, von 62 Stichen sind 18 dorsal, der Rest ventral geführt. Ist nun aus der bezüglichen Fig. 4 b (es handelt sich um die Zone nahe dem Mittelnerv) auch die Bevorzugung der Blattunterseite nicht zu entnehmen, so ist das Bild aus einem anderen Grunde interessant. Während die ventralen Stiche fast ausnahmslos kleinere oder größere Nerven treffen, zeigen die dorsalen, von den Stichen unmittelbar am Mittelnerv abgesehen, gar keine Tendenz zu einer Bevorzugung der Gefäßbündel in den Blattnerven. Sie fallen irgendwo (43, 30, 60, 28, 55) im Palisadengewebe ein. Eine Beziehung zu den mobilisierten Bewegungsgeweben ist hier ebensowenig festzustellen wie vorhin. Der Grad der Vergallung ist bei immerhin nicht geringer Stichzahl außerordentlich gering.

Der Blattlausbesuch an der Aphidengalle auf *Lonicera* nun ist so enorm, daß schon auf einer Blattlänge von zirka $^1/_2$ mm (510 μ) nicht weniger als 233 Stiche gezählt werden konnten, von denen 143 die Unterseite, 90 die Oberseite betrafen. Aus der Tatsache aber, daß die Galle involutiv ist, ergibt sich, daß hier entgegen der allgemeinen Regel die Mehrzahl der Läuse nicht im Gallinnern, sondern außen gesaugt hat, mit anderen Worten, daß sich das Blatt, obwohl die Mehrzahl der Tiere an der Unterseite gesaugt haben (und alte Stiche lassen sich ventral nachweisen), doch nach oben faltet. Vielleicht spielt die Tatsache, daß die

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tiere für diese Pflanze relativ groß waren und mithin leicht und vorwiegend beim Saugen die gegenüberliegende Blattseite getroffen hatten, auch eine Rolle. Eine einwandfreie Erklärung hält schwer, so lange wir über die Ursache des normalen Verhaltens nichts wissen. Zusammenhänge zwischen Stichverteilung und Bewegungsgewebe lassen sich nicht ermitteln, die ventralen Stiche halten sich nicht mehr so scharf an die Blattnerven, was einen Übergang zu den folgenden Fällen darstellt. Trotz der kolossalen Stichzahl steht das Gallengewebe dem des gesunden *Fraxinus*-Blattes verhältnismäßig nahe.

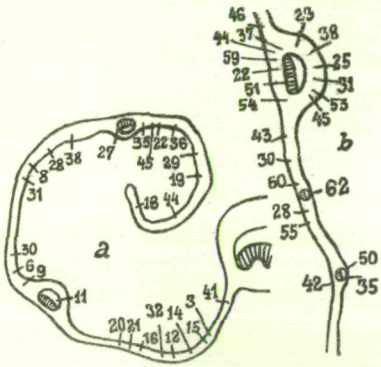

Fig. 4.

Die Galle von *Aphis oxyacanthae* auf *Pirus malus* (Fig. 4a) fällt vor allem dadurch auf, daß von den hier ausnahmslos ventral geführten Stichen die wenigsten Blattnerven treffen, die meisten wahllos das stark vergallte Blattgewebe besuchen. Diese Tatsache, die wir bei den einfacher gebauten Gallen nirgends beobachten konnten, während sie bei den noch folgenden gleichermaßen zurecht besteht, drängt die Frage in den Vordergrund: Warum bevorzugen die Blattläuse die Nerven nur, wenn sie an der Unterseite sitzen, und das auch nur dann, so lange das Gallengewebe dem normalen Blatte nahe steht? Stark vergallte Blätter büßen die ventralen, ausgedehnten Interzellularräume fast ganz ein, die interzellulare Aussaugung kann ohne großen Speichelverlust, der bei Durchquerung großer Lufträume unvermeidlich wäre, erfolgen, das Verhalten der Blattläuse spricht mithin für eine sehr interessante Ökonomie im Speichelverbrauch. Oberseits fallen diese Bedenken schon an normalen Blättern weg, die Palisaden schließen dicht aneinander. Ferner ragen die Blattnerven bei hochgradiger Vergallung im Gegensatze zu gesunden oder schwach vergallten Blättern ventral nur wenig vor (vergl. Fig. 3c), so daß den Tieren an diesen typischen Gallen die bequemen Ansatzstellen für ihre Borsten fehlen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Wir finden mithin in solchen Gallen die Läuse ordnungslos verteilt, während sie an einfachen Gallen und nicht reaktiven, blattlausbesuchten Blättern vorwiegend an größeren und kleineren Nerven sitzen. Schließlich verändert die Vergallung die chemische Qualität der Zellen auch in den Gefäßbündeln, die, zugleich an Elementen arm, an Attraktionskraft einbüßen müssen. Zusammenhänge zwischen Stichverteilung und mobilisierten Bewegungsgeweben existieren nicht, der Grad der Vergallung steht zur Zahl der Parasiten in keinem Verhältnisse.

Die *Fraxinus*-Galle schließt sich in manchem der vorigen an, die Zahl der Stiche (38) ist mit Rücksicht auf die Größe der Galle auf 1 mm Blattlänge sehr bescheiden, 30 davon fallen ventral, 8 dorsal ein. Da sehr viele Stiche in bereits fertiges Gallengewebe geführt sind, reduziert sich die Zahl der ätiologisch unmittelbar bedeutungsvollen wesentlich. Geringer Stichzahl steht hochgradige Vergallung gegenüber. Zusammenhänge zwischen Stichverteilung und Entwicklungsmechanik bestehen nicht.

Die *Prunus*-Galle ist an Stichen außerordentlich arm. Läßt beim 1. Typus (Fig. 3a) die Lage der Tiere zu den Verkrümmungen das allgemeine Gesetz zwar erkennen, so sind am Mittelnerv wie an der Spreite so wenige Stiche zu finden, daß ebenso wie bei der nur mit 13, ätiologisch aber kaum mit 2 oder 3 verwertbaren Stichen bedachten Galle des 2. Typus jeder Versuch, Zusammenhänge zu ermitteln, scheitern muß. Manche der mobilisierten Blattnerven sind frei von Stichen.

Dieses negative Ergebnis ist eingetreten, weil es eintreten mußte, die Resultate eines Versuches, Gesetzmäßigkeit zwischen Stichverteilung und Rollungsmethode ausfindig zu machen, konnten nicht anders lauten. Die Pflanze ist keine leblose Masse, die „willenlos" Formveränderungen annimmt und ohnmächtig der Willkür des Tieres unterliegt. Es ist gleichgültig, ob die Tiere vornehmlich die Blattnerven treffen oder nicht, es ist gleichgültig, ob eine, mehrere oder viele Läuse saugen, stets wird die Galle so und nicht anders werden. Besteht keine Reaktivität einer Pflanze auf einen tierischen Reiz bestimmter Art, dann vermag auch eine Multiplikation eines solchen Reizes die Ohnmacht des Einzelwesens nicht wettzumachen, reagiert aber die Pflanze mit Vergallung, dann

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

unter allen Umständen, und namentlich auch dann, wenn nur ein Erreger in Betracht kommt, wie z. B. die *Tetraneura ulmi*-Galle und die Vergrünungen an *Arabis*-Arten selbst durch eine Blattlaus beweisen. Das Spezifische der Reizreaktion ist also unabhängig von der Zahl der Parasiten, die Quantität vermag demnach zur Gallbildung niemals die Qualität zu ersetzen.

Wissen wir auch noch nicht, warum in den meisten Fällen die Tiere durch die Vergallung ins Innere gelangen, so steht heute anderseits fest, daß in jedem Blatte bestimmte entwicklungsfähige Gewebe vorhanden sind, deren Mobilisierung zwar eine Reaktion auf den tierischen Reiz darstellt, die jedoch völlig gesetzmäßig vor sich geht und die Bildung der Gallrollen vollkommen beherrscht. Hinzuweisen ist ferner darauf, daß zur Befähigung von Gallbildungen die Jugend des Pflanzengewebes unerläßliche Bedingung ist, daß aber andererseits Jugendzustände, wie die Knospenlage, für die Beschaffenheit und namentlich Rollungsrichtung einer Galle ganz ohne Bedeutung sind.

Der tierische Reiz, der die erste Ursache bildet, kann nur von den Stichen ausgehend betrachtet werden, bezw. vom Speichelsekret, dessen Verteilung im Pflanzengewebe wir bereits kennen. Die rein mechanistische Erklärungsweise (abnorme Saftströmungen usw.) [Réaumur, Thomas] hat lange mit der Gifttheorie [Lacaze-Duthiers] um den Vorrang gestritten, beziehungsweise sind beide Erklärungsversuche gleichzeitig herangezogen worden [Courchet]; während Küster die Entstehung des typischen Gallgewebes auf Giftwirkung, die Rollung auf Ernährungsstörungen zurückführt, glaubt Peyritsch an die direkte Aufnahme eines spezifisch wirksamen tierischen Sekretes durch die Pflanze, und räumt Docters van Leeuwen-Rijnvaan der Pflanze latente Entwicklungsfähigkeiten ein, zwischen denen das Tier gewissermaßen eine Auslese trifft. Insonderheit nimmt Küster ein diffusionsfähiges Gift in Anspruch, das nach allen Richtungen ausstrahlt, um in bestimmter Entfernung (Optimum) die Anregung zu abnormem Wachstum zu geben. In jüngster Zeit hält Molliard[1]) das Verschwinden von Chlorophyll für eine Sekundärerscheinung und Wirkung proteoly-

[1]) Genauere Literaturangaben usw. in meinen erwähnten Schriften.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

tischer Fermente, gegen welche Magnus auftritt, da er glaubt, daß die proteolytischen und diastatischen Fermente vom Tiere wieder aufgenommen werden, eine Ansicht, die jedenfalls für die großen Speichelmassen, die z. B. die Pflanzenläuse in den Geweben zurücklassen, nicht zutrifft.

Überblicken wir diese und noch andere Auffassungen kritisch, so müssen wir uns zunächst sagen, daß für die Aphidiocecidien Ernährungsstörungen, bezw. Ernährungsdifferenzen verschiedener Blattschichten zu gunsten bestimmter Blattseiten bei der Gründlichkeit der Aussaugung sämtlicher Gewebe kaum eine entscheidende Bedeutung gewinnen können. Anderseits darf auch die Bedeutung der Verwundung, auf welche Küster einigen Wert legen möchte, keinesfalls überschätzt werden. Als Wundreiz können weniger die Einstiche, als vielmehr das Tieferstechen und Hin- und Herfahren der Borsten im Gewebe gelten, ein Reiz, der offenbar umso stärker sein wird, je größer die Stiche und je zahlreicher sie sind. Mithin wird ein solcher Reiz an stark besiedelten Blättern am stärksten sein, und namentlich muß eine bestimmte Pflanze auf die Wundreize verschiedener Tiere in dem Sinne reagieren, daß das stärker besuchte Blatt auch stärker vergallt ist; nun verhält sich z. B. das Apfelblatt *Aphis pomi* und *Aphis oxyacanthae* gegenüber gerade umgekehrt, das stärker befallene Blatt ist schwächer vergallt; solche und ähnliche Tatsachen verbieten es von vorneherein, dem Wundreiz beim Blattlausgallenproblem irgend eine tiefere Bedeutung zuzusprechen.

Die Giftigkeit des Speichelsekretes andererseits steht fest, wie wir von den Zellreaktionen her schon wissen. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß derartige Giftwirkungen gerade an Pflanzen beobachtet wurden, die keine Gallen hatten, so daß die Identität dieses Giftes mit dem hypothetischen Gallengift keineswegs erwiesen ist. Immerhin ist beachtenswert, daß eine solche Giftwirkung sich stets auf die Zellen unmittelbar am Stichkanal beschränkte, mithin die Erscheinung gegen ein rasches Diffusionsvermögen dieses Giftes spricht. Es ist also auch für die Gallen naheliegend, weniger an Giftdiffusion, als vielmehr an Reizleitung zu glauben, um so mehr, als sich im Bau der Gallen nirgends eine Reaktion auf ein Konzentrationsgefälle eines solchen Giftes hatte

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nachweisen lassen, eine Tatsache, die namentlich bei den äußerst sticharmen, stark abgeleiteten Gallen hätte müssen festgestellt werden können (z. B. *Prunus*-Galle des 2. Typus).

Alles spricht vielmehr für die Annahme von Reizleitungen, z. B. die völlig gleichmäßige Hypertrophie aller Zellkerne der *Fraxinus*-Galle, Reize, die jedenfalls außerordentlich weit strahlen, so daß selbst entfernte Blattpartien in den Bann der Vergallung gebracht werden, Reize allerdings, über deren Natur und Eigenschaften wir dermalen wohl nahezu nichts wissen.

Die galligenen Reize stellen demnach sozusagen den Rahmen dar, innerhalb dessen die Pflanze Bewegungsfreiheit hat; das Geleise, auf welches die Entwicklung gewissermaßen verschoben wird, diese aber ist, wie die Entwicklungsmechanik der Gallen lehrt, ausschließlich Leistung der Pflanze selbst, die nach eigenen Entwicklungsfähigkeiten mit eigenen Stoff- und Kraftmitteln den Vergallungsprozeß beherrscht.

Ornithologische Literatur Österreich-Ungarns 1916.[1])

Von

Viktor Ritter v. Tschusi zu Schmidhoffen,

Herausgeber des „Ornithologischen Jahrbuches".

(Eingelaufen am 7. März 1917.)

A. H. Jagdliches aus Galizien *(Nyctea nivea?)*. — Deutsche Jägerz., LXVI, 1916, Nr. 43, p. XII.*) **(Galiz.)**

A. L.-L. Seltene Zwitterbildung (Hahnenfedrigkeit) beim Fasan. — Waidmh., XXXV, 1916, Nr. 2, p. 41. **(Salzb.)**

---

[1]) Vgl. diese „Verhandlungen", Bd. LXVI, 1916, p. 201—227. — Die Angaben in ungarischer Sprache lieferte Herr Dr. Koloman Lambrecht, Assistent der „Kgl. Ung. Orn. Centrale", die in czechischer Herr Oberlehrer K. Kněžourek.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 68

Autor(en)/Author(s): Zweigelt Fritz

Artikel/Article: Biologische Studien an Blattläusen und ihren Wirtspflanzen. 124-142