

Cecidiologische Notizen.

Von Ernst Klüster.

Mit 4 Textabbildungen.

2. Über zwei einheimische Milbengallen: *Eriophyes diversipunctatus* und *E. fraxinicola*.¹⁾

Die beiden Gallen, die im nachfolgenden beschrieben werden sollen, sind zwei Phytoptocecidien: sie werden von Gallenmilben, von *Eriophyes diversipunctatus* und *E. fraxinicola* an Pappeln und Eschen erzeugt und gehören zu den selteneren Gallenprodukten der einheimischen Flora. Obwohl sie den Cecidiologen schon lange bekannt und bereits wiederholt beschrieben worden sind, wird, wie ich hoffe, die nähere Untersuchung ihrer Struktur uns noch mit einigen neuen, beachtenswerten Details bekannt machen, welchen die früheren Autoren ihre Aufmerksamkeit nicht geschenkt haben. Es wird sich zeigen, daß die Gallen der beiden Milben hinsichtlich ihrer Entwicklungsgeschichte und ihrer histologischen Struktur manche übereinstimmende Züge besitzen, so daß ihre gemeinsame Besprechung gerechtfertigt sein mag. Der Schilderung der beiden Gallen sollen einige Bemerkungen allgemeinen Inhalts sich anschließen.

Eriophyes diversipunctatus.

Die Milbe *Eriophyes diversipunctatus* gehört zu den zahlreichen Gallenerzeugern, die auf *Populus tremula* heimisch sind. Biologisches Interesse gewinnt die Milbe dadurch, daß lediglich die am Grund der Blattspreite gelegenen Drüsen von ihr aufgesucht und zur Produktion von Gallengewebe angeregt werden. Diese Beziehungen der Milbe, deren Gallen Kirchner²⁾ zuerst beschrieb, sind erst von Thomas³⁾ richtig erkannt worden, auf dessen Schilderungen später noch zurückzukommen sein wird. Bevor wir die Gallen näher schildern, wollen wir mit einigen Worten auf die Drüsen selbst eingehen.

1) Cecidiologische Notizen 1. Flora 1902, Bd. XC pag. 67.

2) Beitrag zur Naturökonomie der Milben. Lotos, Zeitschr. für Naturwiss. 1863, Bd. XIII pag. 41.

3) Beschreibung neuer oder minder gekannter Acarocecidien (Phytoptusgallen). Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1876, Bd. XXXVIII pag. 255. — Herr Prof. Thomas hatte die große Freundlichkeit, mich durch Mitteilung einiger Literaturangaben und durch Zusendung von Herbarmaterial zu unterstützen, wofür ich auch an dieser Stelle ihm meinen herzlichen Dank aussprechen möchte.

Thomas hat bereits hervorgehoben, daß die an der Blattbasis stehenden, napf- oder scheibenförmigen Drüsen mit den Drüsen der Blattsähe gleichwertig sind. Besonders anschaulich wird die Verwandtschaft der verschiedenen Blattdrüsen durch die an Wurzeltrieben und Stockausschlägen häufigen Drüsenformen. Die Blätter von Stockausschlägen bei *Populus tremula*, die nicht selten zu wahren Riesenexemplaren heranwachsen, lassen zuweilen die napfförmigen Drüsen am Spreitengrund ganz vermissen und zeigen statt ihrer an der Basis der Blattspreite zwei besonders große und selbständige Blattsähe; an ihrer Spitze finden wir dieselben Drüsen wie an den übrigen Blattsähen. In anderen Fällen sind die beiden bevorzugten Blattsähe aus der Ebene des Blattes heraus und nach oben gebogen und vermitteln so den Übergang zu den gestielten Drüsen, die wir an der Basis weiterer Blätter als schlanke, 1—1½ mm lange Zylinder einzeln oder paarweise vorfinden. Bei den breiteren Exemplaren der gestielten Drüsen ist der Kopf napfförmig vertieft und gleicht den sitzenden, scheibenförmigen Drüsen, die wir bei den Blättern der gewöhnlichen Triebe ausschließlich finden. Entsprechend der Gleichwertigkeit zwischen den Blattgrund- und den Blattsähdrüsen kann auch an den letzteren, wie Thomas¹⁾ gezeigt hat, die uns interessierende Eriophyesgalle auftreten. Die Verteilung der Drüsen an den verschiedenen Blättern eines Aspenzweiges hat Thomas (1876, a. a. O.) bereits geschildert; seine Angaben, welche über das häufige Fehlen der Blattgrunddrüsen an manchen Zweigen, ihre Häufigkeit an den Sommertrieben etc. berichten, kann ich nur bestätigen. An den von mir untersuchten gallentragenden Bäumen²⁾ kamen bei den Kurztrieben auf ein drüsentragendes Blatt durchschnittlich drei drüsenfreie. Die Langtriebe sind drüsenreicher als die Kurztriebe. Meistens treten die Drüsen paarweise auf; bei ca. 4% aller untersuchten Blätter war nur eine Drüse an der Spreitenbasis zu finden — die einzelnen Drüsen stehen stets seitlich neben dem Mittelnerv.³⁾ Bei der mikro-

1) Beiträge zur Kenntnis der in den Alpen vorkommenden Phytoptocidien. Bot. Ver. f. Gesamtthüringen pag. 60—61 (separat paginierter Anhang zu den Mitteil. d. geogr. Ges. [f. Thüringen] zu Jena 1886, Bd. IV).

2) Das von mir lebend untersuchte Material der Galle entstammt der Umgegend von Kösen, wo ich die Galle seit mehreren Jahren beobachte.

3) Von den *Populus*-arten, die ich neben *P. tremula* auf ihre Blattdrüsen untersuchte, scheint *P. monilifera* mit *P. tremula* hinsichtlich der Ausbildung der Drüsen am meisten übereinzustimmen: auch bei *P. monilifera* findet sich der auffallende Drüsenmangel an den Blättern der Kurztriebe, die wechselnde Zahl der Drüsen an einer Blattbasis u. s. f. Bei *P. candicans* sind die Drüsen sehr viel

skopischen Untersuchung der Drüsen fällt die starke Beteiligung der Epidermis am Aufbau des Gewebepolsters auf: in Fig. 1A ist bei Ep. der obere Gewebestreifen des Drüsennapfes dargestellt, der ausschließlich von der Epidermis gebildet wird; die einzelnen Zellen an der Peripherie der secernierenden Fläche sind lange, schlanke Palissaden; in der Mitte liegen mehrere Zellen über einander. Auch in völlig ausgebildeten Drüsen sind die der Epidermis zugehörigen Schichten von dem Grundgewebe scharf abgesetzt.

Die ersten Stadien der Galle, die sich aus den geschilderten Drüsen entwickelt, machen sich im Frühjahr bald nach Entfaltung der Knospen schon bei makroskopischer Untersuchung bemerkbar. Auf dem grünen Gewebepolster sitzen die Milben, die als rotbraune Pünktchen wahrnehmbar sind: unter ihrem Einfluß wird das Drüsengewebe derart zum Wachstum angeregt, daß nach und nach die Tiere vom Gewebe umwallt werden und ins Innere der wuchernden Drüsenmasse hineingeraten. Fig. 1B zeigt eine sehr jugendliche Galle: der Rand der Drüse ist gewachsen und umwallt eines der Gallentiere, das auf der Abbildung im Querschnitt sichtbar ist. In der Nachbarschaft der Gallenerzeuger entstehen auf diese Weise zahlreiche fleischige Gewebeleisten und -zapfen. Diese Neubildungen, die sich aus der Drüsenfläche erheben, und die eingeschlagenen Ränder der Drüsen wachsen rasch heran und liefern die knorpelig harte, gelb oder rot gefärbte Galle, auf deren höckerig rauher Oberfläche wir nichts mehr von den Gallentieren wahrnehmen. Fig. 1C stellt den Querschnitt durch eine Galle dar, die aus zwei, einander opponierten Blattdrüsen hervorgegangen ist: die Anteile, die entwicklungsgeschichtlich sich von den beiden Drüsen herleiten, sind noch deutlich erkennbar. In der Figur ist ein verhältnismäßig einfacher Fall zur Darstellung gebracht: die Zahl der Gewebelappen und ihrer Windungen ist in ausgewachsenen Gallen oft noch größer als bei der hier abgebildeten. Daß hinsichtlich der Form der einzelnen Leisten und Zapfen große Mannigfaltigkeit herrscht, läßt das vorliegende Beispiel schon vermuten; in

zahlreicher als bei *P. tremula*, ihre Form ebenso wechselnd wie bei den Blättern der Wurzelschosse von dieser: bald handelt es sich um selbständig geformte Blattzipfel mit drüsigen Spitzen, bald um gestielte Drüsen, die senkrecht in die Höhe stehen oder kreuzweise sich über den Mittelnerv legen, oder es entstehen die üblichen napfförmigen sitzenden Drüsen zu zwei, drei oder vier. Bei *P. alba* und *P. nigra* sind die Drüsen an der Blattbasis wenig oder gar nicht verschieden von den andern Blattzahndrüsen. Nach Darboux und Houard (*Catalogue systématique des zoocécidies etc.*, Paris 1901, pag. 262 ff) kommt die uns beschäftigende Galle außer auf *P. tremula* nur noch auf *P. alba* vor.

der Tat weichen alle Gallenindividuen von einander mehr oder minder ab. In ausgewachsenen Gallen sind die einzelnen Auswüchse außerordentlich dicht an einander geprefst: unten lassen die Zapfen und

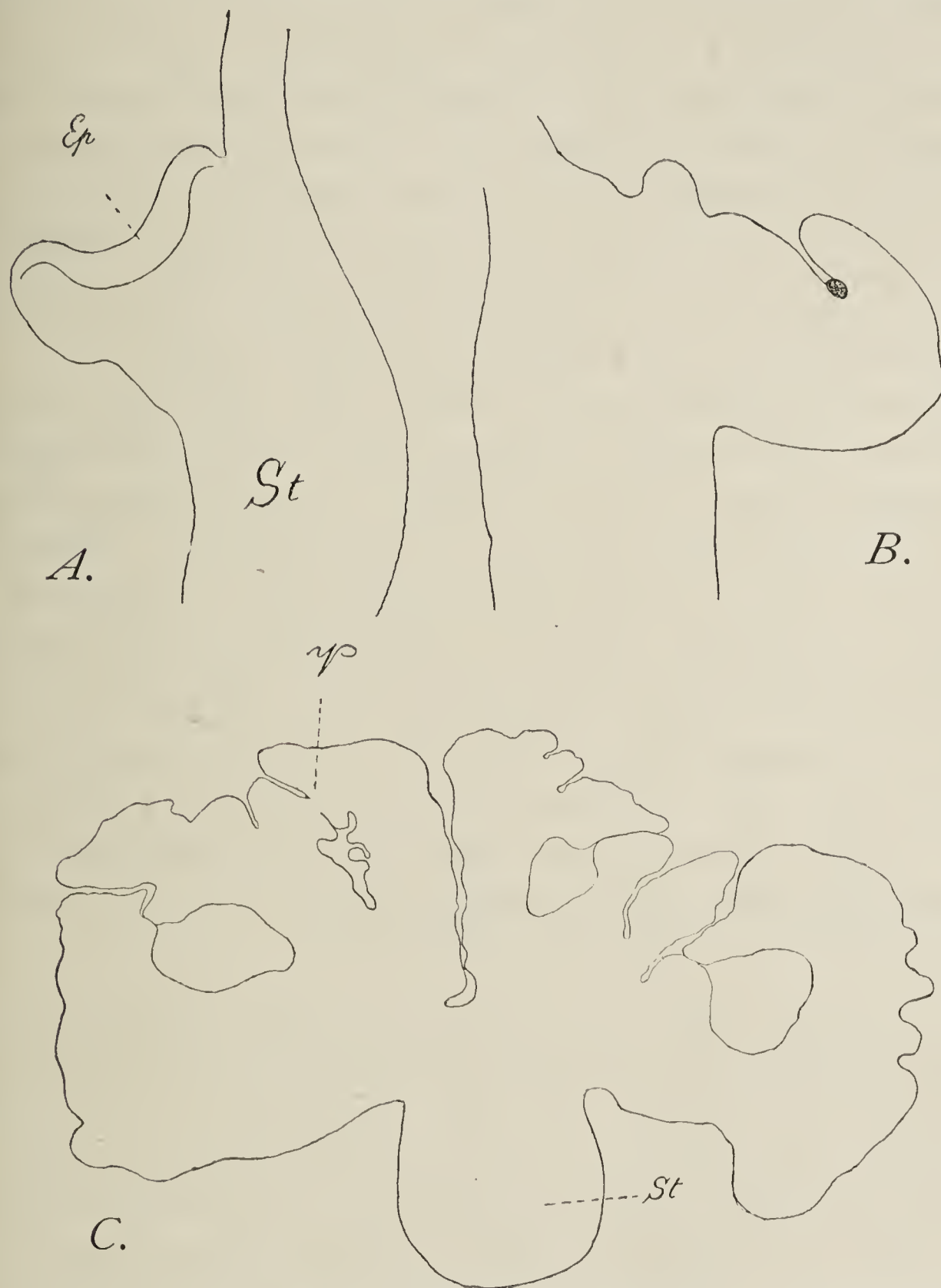


Fig. 1. Normale und zur Galle umgestaltete Blattdrüsen von *Populus tremula*. *A* normale Drüse, *St* der Blattstiel, *Ep* Epidermis der Drüse. — *B* jugendliche Galle des *Eriophyes diversipunctatus*; die Ränder der Drüse sind bereits stark gewuchert, rechts ist eine von der Gewebewucherung eingeschlossene Milbe angedeutet. — *C* Ausgebildete Galle; Querschnitt durch das Drüsenpaar, *St* Blattstiel, *V* eine Stelle, an welcher zwei Gewebelappen der Galle mit einander verwachsen sind.

Leisten kleine Hohlräume, die von den Gallmilben bewohnt werden, zwischen einander frei, oben schliessen sie dicht an einander; ihre

Form ist dabei ganz den gegebenen Raumverhältnissen angepaßt, sie greifen mit allerhand Vorwölbungen in einander ein und verzahnen sich auf diese Weise sehr fest mit einander. Schon hierdurch kommt ein fester Verschluss der Gallenhöhlen zustande; von großem Interesse ist, daß aber hie und da die Gewebelappen sogar mit einander verwachsen. Daß allseits geschlossene Kammern durch diesen Verwachungsprozess zustande kommen, will ich nicht behaupten; bei den komplizierten Faltungen der Wucherungen ist die Struktur der Kammerwände nach allen Seiten hin schwer zu kontrollieren, überdies habe ich Anzeichen unzweifelhafter Verwachsung auch nicht in jeder Galle finden und immer nur an engbegrenzten Flächen nachweisen können. In Fig. 1 C ist bei V eine Verwachungsstelle angedeutet.

Die Gewebedifferenzierung unserer Galle zeigt manches Beachtenswerte. Die Epidermis, welche die Galle umschließt, besteht aus dickwandigen Zellen soweit sie freiliegt; sie ist zartwandig dort, wo sie die Gallenhöhlungen auskleidet („Nährepiidermis“). Vielfach begegnet man bei ihr den palissadenartig gestreckten Zellen, die vom Aufbau der normalen Drüse her bekannt sind. Die Parenchymschichten, welche die Gallenhöhle umkleiden, sind außerordentlich eiweißreich; die äußeren Schichten der Galle enthalten auch Stärke, aber nur in geringen Mengen; von einer besonderen stoffspeichernden „Stärkeschicht“ läßt sich kaum reden. Die äußeren Teile der Galle sind oft durch Anthocyangehalt lebhaft gerötet. Auffallend sind die dickwandigen, stark verholzten Zellen, die hie und da in das dünnwandige Parenchym eingestreut erscheinen.¹⁾

1) Kirchner, der a. a. O. die Galle des *Eriophyes diversipunctatus* zuerst beschrieben hat, fand sie reichlich besetzt von einem Pilz, der nach seiner Vermutung irgendwelche biologische Beziehungen zu den Gallenerzeugern unterhielt. „Im Anfange der sich bildenden Deformation“, schreibt Kirchner (a. a. O. pag. 45), „so lange die Larven sich noch in den Eiern befinden, zeigt sich im ganzen Umkreis der gallenartigen Wucherung ein Kryptogam aus der Familie der Mucorineen, nämlich das *Cladosporium Fumago* Lk., welches, ehe es zur Sporenbildung kommt, von den aus den Gälchen ausschlüpfenden Zwischenformen bewohnt wird und sich nach 3—4 Wochen gänzlich verliert. Daß hier das *Cladosporium* in einer Wechselverbindung mit den Milben steht, ist unstreitig, aber das Wie? war mir bisher noch nicht möglich zu eruieren. So viel ist gewiß, daß die Milben unter den schwarzen Rauchflocken sich heimisch herumtummeln und dort Schutz suchen.“ Ich habe weder in noch an den Gallen jemals Pilze gefunden, nur einmal auf einer normalen Drüse einen Rufstaupilz in spärlichem Wuchs. Auch bei anderen Autoren finde ich keine weiteren Angaben hierüber, ebenso wenig in der Zusammenfassung Trotters: *I micromiceti delle galle* (Atti Reale Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, 1899—1900, Vol. LIX, 2, pag. 715).

Eriophyes fraxinicola.

Die Gallen des *Eriophyes fraxinicola* beobachte ich seit einer Reihe von Jahren in der Umgegend von Halle (Peifsnitz). Sie verunstalten oft in großer Anzahl die Blätter der Eschen, auf deren Spreitenteilen sie unregelmäßig gestaltete grüne Höcker erzeugen; seltener finden sich die gleichen Gallen auf der Spindel der Blätter.

Ausführliche Angaben über die Galle finden sich bei Thomas¹⁾ und Loew²⁾, deren Angaben über die Morphologie des Cecidiums ich bestätigen kann.

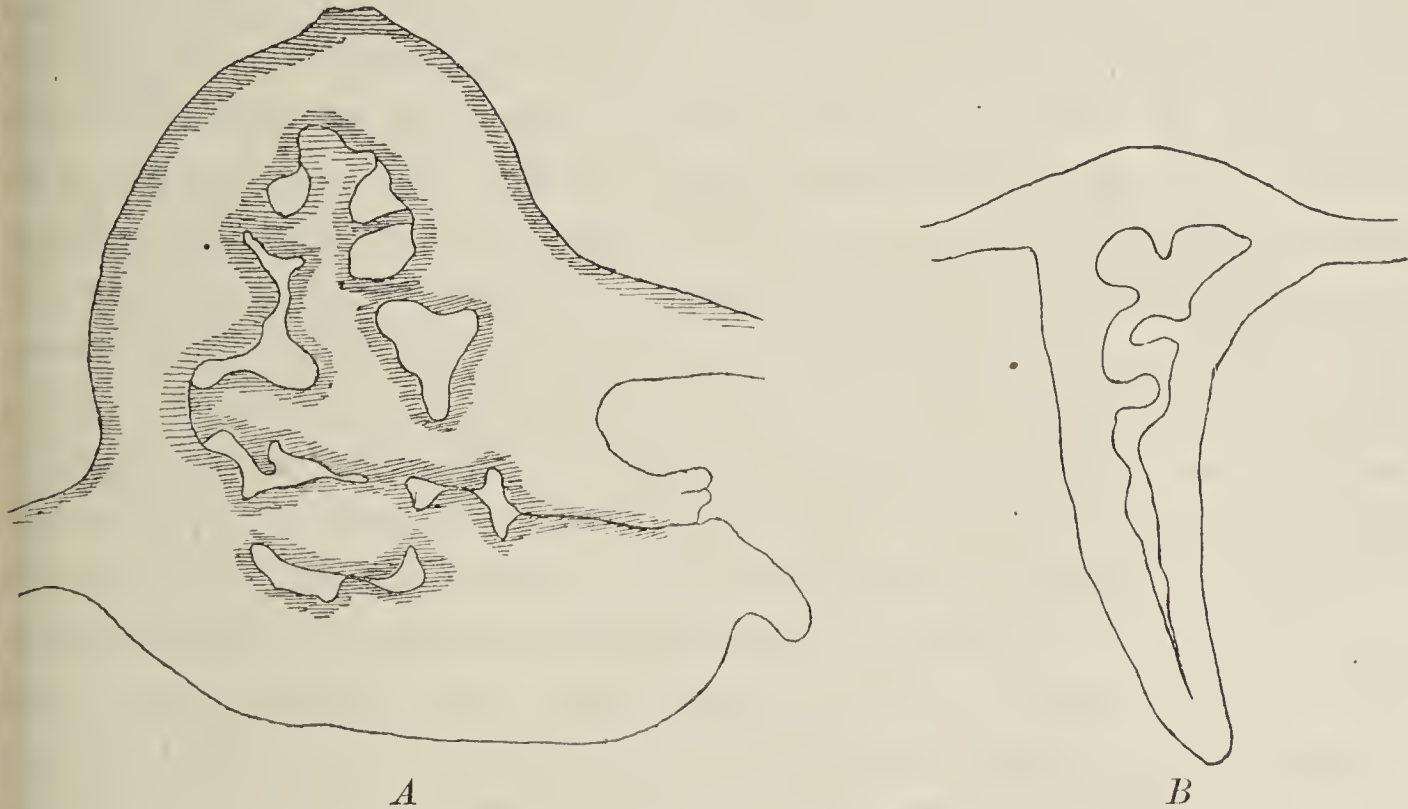


Fig. 2. Zwei Gallen von *Eriophyes fraxinicola*. Bei A ist der obere Beutelteil kräftig entwickelt, bei B ist der untere Umwallungsteil stark ausgebildet, bei A ist der Ausgangsporus in seiner ganzen Länge erkennbar, bei B nur stellenweise sichtbar. Das Kammerwerk ist in der Galle A sehr reichlich entwickelt; um die Gewebesepten von den umschlossenen Hohlräumen in der Figur deutlich zu unterscheiden, sind die ersteren (die übrigens nicht alle in einer Ebene liegen) schraffiert.

Ihre morphologischen Verhältnisse kennzeichnen die Galle des *Eriophyes fraxinicola* als eine Beutelgalle: an der infizierten Stelle wird die Blattspreite mehr oder minder aufgetrieben und liefert eine halbkugelförmige oder helmähnliche Vorstülpung. Mit der Beutelbildung, die vorzugsweise durch Wachstum in der Richtung der Blattfläche zustande kommt, kombiniert sich auf der Blattunterseite der bekannte „Umwallungs“-Prozess: Es entsteht eine Beutelgalle mit

1) Beschreibung neuer oder minder gekannter Acarocecidien (Phytoptusgallen) a. a. O. pag. 269.

2) Nachträge zu meinen Arbeiten über Milbengallen. Abhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien 1876 Bd. XXV pag. 621.

„Mündungswall“. Schon Frank hat darauf hingewiesen¹⁾, daß der Mündungswall bei manchen Gallenformen den ansehnlichsten Teil der ganzen Gewebewucherung ausmachen kann; auch bei dem Produkt unseres *Eriophyes* liegt dieser Fall vor. Fig. 2 soll die geschilderten Verhältnisse erläutern.

Beachtung verdienen die Symmetrieverhältnisse der Galle. Abgesehen von den vielen Unebenheiten, welche in regelloser Verteilung auf der Gallenoberfläche sich finden, ist der obere kuppel- oder helmförmige Beutelteil der Galle annähernd polysymmetrisch gebaut; der untere Teil, der umfängliche Mündungswall, dagegen erscheint stets seitlich umgeschlagen, so daß der von ihm umschlossene Ausgangsporus nicht vertikal, sondern horizontal oder gar schief nach oben orientiert ist. Durch Gallenexemplare von der geschilderten Art läßt sich somit nur eine Symmetrieebene legen; es handelt sich bei ihnen um monosymmetrische Gebilde. Bei Durchsicht einer größeren Anzahl von Gallen wird man auch solche finden, bei welchen der obere Teil der Galle nicht radiär, sondern ebenso schief zipfelförmig gebaut erscheint, wie es für den unteren Regel ist. Wenn nicht zufällig die Symmetrieebene, die sich durch den oberen Teil legen läßt, mit dem des unteren Gallenteils zusammenfällt, werden die Gallen gänzlich asymmetrisch. — Ausführlich auf die Symmetrieverhältnisse der Gallen, über die sich manches Interessante sagen ließe, einzugehen, mag für eine spätere Notiz vorbehalten bleiben; an dieser Stelle möchte ich nur auf zwei weitere Beispiele für monosymmetrischen Aufbau kurz hinweisen. Ich erinnere zunächst an die bekannte helmförmige Buchenblattgalle von *Hormomyia fagi*, die, wie ich früher²⁾ gezeigt habe, in ihrem Wachstum stets auf der dem Blattgrund bzw. dem Mittelnerv zugewandten Seite gefördert wird, derart, daß die dem Mittelnerv aufsitzenden Exemplare sich der Blattspitze zuneigen, die auf Seitennerven entstandenen mit ihrer Spitze auf den Blattrand hinweisen. Die nahe liegende Annahme, daß die Zufuhr von Nährmaterialien die einseitige Wachstumsförderung bedingt, wird, wie mir scheint, noch dadurch gestützt, daß die oberhalb der Gallen liegenden Teile der Blattspreite ebenso verblassen, wie an Blättern mit durchschnittenen Leitungsbahnen — ein Beweis dafür, daß die Gallen die von den Leitbündeln zugeführten Stoffe aufsaugen und verbrauchen.

1) Krankheiten der Pflanzen 2. Aufl. Bd. III pag. 55.

2) Beiträge zur Anatomie der Gallen. Flora 1900 Bd. 87 pag. 168. Bei Schilderung der Symmetrieverhältnisse ist mir daselbst, wie ich nachträglich bemerke, ein Versehen untergelaufen („bilateral“!), das hiermit korrigiert sein mag.

Ich mache weiterhin auf die Gallen von *Pemphigus bursarius* aufmerksam. Vor einigen Jahren traten in der Saale- und Unstrutgegend die pappelbewohnenden *Pemphigus*arten (*P. marsupialis*, *bursarius*, *spirothece*) in überreichen Mengen an *Populus pyramidalis* auf. Bei der Durchsicht zahlreicher Gallen von *Pemphigus bursarius* stellte sich heraus, daß die auf den Blattstielen ansitzenden Exemplare annähernd radiär gebaut waren, während die — in der Minderzahl vorhandenen — stengelbürtigen Exemplare fast durchweg monosymmetrischen Bau zeigten; der offene Porus lag nicht am Scheitel der Galle, sondern war stets nach unten verschoben; der obere Teil der Galle hatte sich üppiger entwickelt als der untere und dadurch die exzentrische Lage des Eingangsporus bedingt. Man vergleiche hierzu Fig. 3, die einige monosymmetrische Gallen von *Pemphigus bursarius* darstellt. Obwohl gelegentlich auch auf den Blattstielen sich monosymmetrische Formen fanden, blieb doch die auffallende Epinastie der Stengelgallen unübertroffen. Da wir nun wissen, daß an Stengeln etc. die apikale Seite bei Bildung abnormer Gewebe sich verschiedentlich als die bevorzugte erweist — wohl infolge der reicheren Nährstoffzufuhr, die der „absteigende Saftstrom“ bringt —, möchte ich vermuten, daß bei den monosymmetrischen *Populus*gallen ebenso wie bei den monosymmetrischen Buchengallen Ernährungsverhältnisse die Symmetrieverhältnisse beeinflussen.

Hiernach liegt die Frage nahe, ob auch bei den Gallen von *Eriophyes fraxinicola* ähnliche Verhältnisse für die äußere Gestaltung maßgebend sind. Bei der Musterung gallenreicher Blätter erkennt man leicht, daß die Gallen mit ihren schiefen unteren Spitzen keine bestimmte Orientierung erkennen lassen. Gesetzmäßig wiederkehrende Beziehungen zwischen ihrer Stellung auf dem Blatt und dem Verlauf der größeren Leitungsbahnen in diesem ließen sich ebenso wenig nachweisen. Daß nur eine — die stark entwickelte — Seite der Galle mit Leitbündeln versorgt sei, ließ sich ebenfalls nicht erweisen; entfärbt man die Blätter mit Alkohol, hellt sie mit Chloralhydrat ener-



Fig. 3. Gallen von *Pemphigus bursarius* (auf *Populus pyramidalis*): Zwei monosymmetrische Stengelgallen und eine radiär gebaute Blattstielgalle; oberhalb der letzteren ist Stiel und Spreite zugrunde gegangen.

gisch auf und färbt dann den Xylemanteil der Leitbündel mit Phloroglucinsalzsäure, so kann man an der unverletzten Galle und in ihrer Nachbarschaft den Verlauf der Gefäßbündel leicht studieren: die zarten roten Adern sieht man auf allen Seiten der Galle von unten nach der Spitze hin verlaufen; eine Bevorzugung der einen (konvexen) Gallenseite war in den von mir geprüften Fällen nicht erkennbar. Ich halte es daher vorläufig nicht für zulässig, das ungleich starke Wachstum, dem die Galle ihre Entstehung verdankt, auf ungleichen Nährstoffzufluß zurückzuführen. Vielleicht ist die Verteilung der Gallentiere in jugendlichen Gewebewucherungen von Bedeutung für die endgiltige Form der Gallen.¹⁾

Die innere Struktur der Galle zeigt im wesentlichen stets die nämlichen charakteristischen Züge: Von der Wand der Galle erheben sich fleischige, parenchymatische Wucherungen in Form von Zapfen oder Leisten, die in das Innere der Galle vorspringen, sich berühren oder fest an einander drängen und sogar mit einander verwachsen. Wie Fig. 2 zeigt, entsteht auf diese Weise wenigstens in den größeren Gallenexemplaren ein Kammerwerk, dessen Höhlungen die Gallenmilben bewohnen. Die Verwachsung der Gewebezapfen erfolgt sehr viel reichlicher als ich es für die Gallen von *Eriophyes diversipunctatus* habe nachweisen können; ob eine vollkommene Septierung der Gallenhöhle erreicht wird und separate Kammern zustande kommen, muß dahingestellt bleiben, scheint aber nicht ausgeschlossen. Selbst der Ausgangsporus der Gallen bleibt nicht immer gangbar. Thomas (a. a. O. pag. 270) schreibt: „Auf das Vorhandensein eines kanalartigen Ausgangs in der Schnabelspitze schliesse ich nach Analogie mit anderen ähnlich gebauten *Acaroecidien*; doch konnte ich ihn an meinem Material nicht mit Sicherheit nachweisen.“ Ich habe bei verschiedenen Exemplaren der Galle mit Bestimmtheit den Ausgangsporus auf Längsschnitten finden können, bei vielen anderen nur streckenweise ihn nachweisen oder überhaupt nicht mit Sicherheit erkennen können. Manche Beobachtungen sprechen meines Erachtens dafür, daß auch am Ausgangsporus oft eine Verwachsung stattfindet. Die Gallentiere finden gleichwohl den Ausgang aus dem Gehäuse. Wie Thomas (a. a. O.) hervorhebt, wird die Galle „später rissig, indem sie gewöhnlich nahe der Schnabelspitze bräunliche Sprünge bekommt, und durch diese gehen dann, wie ich beobachten

1) Auf diejenigen Gallen, die an der Blattspindel entstehen, komme ich später noch einmal kurz zurück.

konnte, die Gallmilben aus und ein.“¹⁾ — Ungewöhnliche warzenförmige Wucherungen zeigen sich regelmäfsig an der Spitze des unteren Gallenteils. — Rudimentäre Gallen sind wie bei sehr vielen Beutelgallen auch bei der von *Eriophyes fraxinicola* sehr häufig. Neben den wohl entwickelten finden sich vielfach kleine, unvollkommene, die oberseits als kleine Pusteln, unten als spitze Kegel (Umwallungskegel) vorspringen, aber keine Höhlung einschliessen und daher auch die erwähnten Septen und Gewebezapfen vermissen lassen.

Der histologische Aufbau der Gallen zeigt nichts Besonderes. Auffallend ist die regelmäfsige Reihenanzordnung der Zellen parallel zur Oberfläche. Die inneren Gewebszapfen erinnern stellenweise in der Anordnung ihrer Zellen sehr an meristematische Hügel am Vegetationspunkt irgendwelcher Sprosse. Von der Verteilung der Gefäfsbündel war schon oben die Rede; in den Gewebsepten etc. habe ich niemals Leitbündel finden können. Die innersten Gewebsschichten der Galle sind sehr eiweifsreich, eine Stärkeschicht fehlt.



Fig. 4. Querschnitt durch eine spindelbürtige Galle von *Eriophyes fraxinicola*. *Sp* Leitbündel der Spindel, *L* normale Gewebeleisten auf ihrer Oberseite.

Die bisherigen Angaben beziehen sich vorwiegend auf diejenigen Gallen, die der Blattspreite aufsitzen. Gallen auf der Blattspindel konnte ich trotz eifrigen Suchens nur in geringer Zahl auftreiben. Fig. 4 zeigt eine solche Spindelgalle. Gallen, die auf Blättern als Beutelgallen erscheinen, pflegen auf Stengelorganen dem Typus der Umwallungsgallen zu folgen — ich verweise, um ein bekanntes Beispiel zu nennen, auf die blatt- und stengelbürtigen *Phytoptengallen* auf *Prunus Padus*: dasselbe gilt auch für die Gallen von *Eriophyes fraxinicola*. Die in der Figur bei *L* dargestellten Gewebshöcker gehören der normalen Blattspindel an; auf der Oberseite der Spindel verlaufen bei *Fraxinus* zwei schmale Gewebeleisten. Während *Diplosis botularia*, die ebenfalls ihre Gallen sowohl auf den Spreiten als auch den Spindeln der Eschenblätter erzeugt, zwischen diesen beiden Gewebeleisten sich heimisch macht und sie zu abnormalem Wachstum anregt²⁾,

1) Ähnlich äußert sich auch Loew a. a. O.

2) Vgl. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie pag. 223.

sind die Gallen des *Eriophyes fraxinicola*, wie die Figur zeigt, von diesen unabhängig.¹⁾

Schlufsbemerkungen.

Wenn wir die beiden geschilderten Gallen mit einander, mit den Produkten anderer Cecidozoën und mit pathologischen Geweben anderer Art vergleichen, so erkennen wir bei beiden gewisse gemeinsame Züge und manche auffällige Eigenschaften, die sie in Gegensatz zu anderen pathologischen Gewebsbildungen bringen.

Beachtung verdient die histologische Zusammensetzung der Gallen. Es war oben davon die Rede, daß in den Gallen von *Eriophyes diversipunctatus* dickwandige, getüpfelte, stark verholzte Parenchymzellen sich finden, die in Gruppen bei einander liegen oder einzeln ins dünnwandige Gewebe eingestreut sind. Ein vollständig geschlossener Steinzellenmantel, der etwa die von den Gallentieren bewohnten Höhlen umhüllte, kommt zwar nicht zustande; gleichwohl ist für ein *Phytoptocecidium* die Bildung solcher derbwandiger Elemente etwas ungewöhnliches; während in den Gallen der Hemipteren und besonders der Dipteren und Hymenopteren die Produktion der starkwandigen Zellen eine hervorragende Rolle spielt, handelt es sich bei den Milbengallen vorzugsweise um eine Anhäufung von zartwandigem Parenchym.

Zweitens ist zu beachten, daß bei den von uns beschriebenen Gallen jegliche Haarbildung fehlt. Unter den Gallen der Hemipteren, Dipteren und Hymenopteren sind kahle Formen oder solche, bei welchen wenigstens keine pathologische Haarbildung erfolgt, sehr häufig; bei den Produkten der Milbe gehört aber die Haarbildung zu ihren wesentlichsten histogenetischen Kennzeichen — bei vielen Milbengallen sind sogar die Haare die einzigen abnormalen Produkte (viele *Erineumgallen*). Bei Milbengallen, die durch hyperplastische Gewebsveränderungen zustande kommen, treten Nährhaare und Deckhaare verschiedener Art fast immer auf. Es ist daher beachtenswert, daß bei den oben geschilderten *Eriophyesgallen* nirgends irgendwelche Haarbildung erfolgt. Schon Thomas (a. a. O.) hat für die Pappelgalle auf dieses negative Merkmal aufmerksam gemacht. Die Haarbildung wird bei den beiden Milbengallen ersetzt durch die Produktion

1) Über die Symmetrieverhältnisse der spindelförmigen Gallen zuverlässige Schlüsse zu ziehen, gestattet mein spärliches Material nicht. Daß mir wiederholt die Gallen *Epinastie* zeigten wie die geschilderten Stengelgallen von *Pemphigus bursarius*, mit ihrer Spitze also nach unten gewandt waren, ist vielleicht nur Zufall, vielleicht auf ähnliche Verhältnisse begründet, wie sie bei Schilderung der *Pemphigusgalle* zur Sprache gekommen sind.

zellenreicher Emergenzen, wie sie auch von anderen Phytoptocecidien her — dem *Erineum populinum*, dem *Juglanserineum*, der Knospen-deformation an *Corylus Avellana* (*Eriophyes Avellanae*) u. a. — bekannt sind.

Drittens ist auf die geschilderten Verwachsungsvorgänge zurückzukommen: Die Umwallungswülste in der Galle von *Eriophyes diversipunctatus* verwachsen mit einander, desgleichen die Emergenzen in der Eschengalle, die wohl ebenfalls als Umwallungsgewebe aufzufassen sein werden. Verwachsungsvorgänge sind im Entwicklungsgang der Gallen nichts Seltenes; sowohl die Umwallungsgewebe schliessen sich oben oft völlig als auch die den Stichkanal auskleidenden Gewebe verschmelzen mit einander — die Gallen der Dipteren und Hymenopteren liefern zahlreiche Beispiele hierfür, bei den Milbengallen dürften sich minder zahlreiche Fälle ähnlicher Art finden. Die Tatsache, daß meristematische Gewebe, die sich berühren oder gar fest an einander geprefst sind, mit einander verwachsen, ist nicht überraschend; bei Untersuchung reichlich wuchernder Callusgewebe (z. B. von *Populus*stecklingen), die so viele Analogien mit den Gallengeweben erkennen lassen, finden wir unter der höckerigen Oberfläche vielfach die Anzeichen dafür, daß die vorwuchernden Gewebehügel mit einander verschmolzen sind, oft werden dabei ansehnliche Hohlräume im Callusgewebe völlig eingeschlossen. Daß selbst die Gegenwart von Korkgewebe den Verwachsungsprozeß nicht ausschließt, da das Korkgewebe gelöst und resorbiert werden kann, hat Mäule¹⁾ gezeigt. Die Übereinstimmung der Gallen- und der Callusgewebe hinsichtlich ihrer Fähigkeit zu verwachsen macht uns darauf aufmerksam, daß wir das Verschmelzen der einzelnen Gewebstücke in den *Eriophyes*-gallen nicht als eine spezifische Wirkung der Parasiten und des von ihnen ausgeschiedenen Gallengiftes betrachten dürfen, sondern als eine Folge der Berührung und des mechanischen Druckes, den die — unter dem Einfluß des Gallengiftes — entstandenen Gewebzapfen auf einander ausüben. Als eine spezifische Wirkung der Gallengifte wird es vielmehr anzusehen sein, daß in so vielen Fällen die Verwachsung ausbleibt, obwohl der Druck der Gewebswucherungen auf einander recht beträchtlich ist. Wie mir scheint, wird eine Verhinderung des Verwachsungsprozesses vornehmlich durch zwei Mittel erreicht: einmal durch frühzeitige Sklerose der betreffenden Gewebsschichten, ferner durch Haarbildung. Die Sklerosé — Verdickung und Verholzung der Membranen — betrifft in vielen Fällen (bei Mark-

1) Der Faserverlauf im Wundholz. Bibl. Bot. 1895, Heft 33 pag. 29.

gallen) den Stichkanal, der ins Galleninnere führt, in anderen Fällen (Umwallungsgallen) verholzen am Umwallungswulst vielfach die sich berührenden Gewebeflächen. Die Haarbildung, die bei Beutelgallen eine hervorragende Rolle spielt (Milben, Hemipteren), wirkt insofern, als durch sie die berührende Fläche vermindert wird; die in Frage kommenden Gewebemassen liegen nicht mehr mit ihrer ganzen Fläche an einander, sondern sind durch den zwischenliegenden Haarfilz von einander getrennt. Vielleicht machen spätere Untersuchungen noch mit Ausnahmefällen bekannt, in welchen trotz der Haarbildung Verwachsung erfolgt; wissen wir doch von den Erineumgallen her, daß auch Haare mit einander verwachsen können.¹⁾ Mir sind von Beutelgallen etc. her keine Beispiele bis jetzt bekannt geworden. Auf jeden Fall werden bei künftigen Untersuchungen die Wirkungen der Haarbildung zu beachten sein; auffallend bleibt es, daß die beiden Phytotocecidien, bei welchen wir Verwachsungsvorgänge konstatierten, haarlose Gallen sind.

Es war soeben davon die Rede, daß die Verwachsungsvorgänge, welche den beiden Eriophyesgallen ihren Charakter geben helfen, nicht als spezifische Wirkung der Gallentiere und des Gallengiftes zu betrachten sind. Letztere lassen zwar das Material entstehen, an dem die Verwachsungsvorgänge sich abspielen, aber diese selbst fassen wir — ebenso wie bei den Callusgeweben — als Folge des mechanischen Druckes auf. Die histogenetischen Vorgänge, deren Gesamtheit die Entwicklung einer Galle darstellt, derart zu analysieren, daß wir diejenigen Prozesse, die als spezifische Wirkungen des Gallengiftes aufzufassen sind, zu trennen suchen von denjenigen, die mit der Gegenwart und den Giftwirkungen der Parasiten direkt nichts zu tun haben, rechne ich zu den wichtigsten Aufgaben, deren Lösung die vergleichende Betrachtung pathologischer Gewebe und pathologischer Bildungsvorgänge ermöglicht.

Mechanischen Druck haben wir bei den geschilderten Vorgängen der Gewebsverwachsung als Veranlassung zu bezeichnen gehabt. Die Wirkungsweisen anderer Faktoren sollen nachfolgend an einigen Beispielen geschildert werden — ausführliche Mitteilungen über dieses Thema sollen in einer späteren Notiz gegeben werden.

Mechanischer Zug führt zur Bildung langgestreckter, sehr charakteristisch geformter Zellen („Retortenzellen“), die an dem einen Ende dick und flaschenbauchförmig sind, am anderen dünn und fadenförmig ausgezogen erscheinen. Zellen dieser Art treten an Objekten

1) Frank, Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., Bd. III pag. 46.

verschiedenster Art unter der Einwirkung mechanischen Zuges regelmäßig auf — teils als normale Gewebsanteile, teils als pathologische Formen. Beim „Erineum clandestinum“ auf *Crataegus oxyacantha*, das unter den abwärts gerollten Blatträndern sich verbirgt, wächst die oberseitige Epidermis des Blattes so energisch in der Richtung der Blattfläche, daß sie sich samt den ihr anhaftenden Mesophyllzellen stellenweise von den tiefer liegenden Gewebeschichten löst und dabei zahlreiche Mesophyllzellen unter so starke Zugwirkungen bringt, daß diese zu „passivem Wachstum“ angeregt werden und zu Retortenzellen auswachsen.

Traumatische Reize kommen unter gleichen Verhältnissen zustande, wenn — wie bei vielen Blattrollgallen — durch die intensive Wachstumsbetätigung der äußersten Gewebelagen eine Zerreißung des gallentragenden Blattes erfolgt. Wie bei *Crataegus* entstehen auch bei *Salix* u. a. auf diese Weise große Hohlräume unter der sich abhebenden Epidermis. In diese Räume wuchert das Mesophyll mit denselben fädigen Zellenformen hinein, die auch nach traumatischen Eingriffen anderer Art sich bilden¹⁾, und die wuchernden Zellschläuche zeigen nicht selten dieselben „Schleimranken“, die für das in feuchter Luft erzogene Callusgewebe charakteristisch sind²⁾, und die Noack³⁾ bereits in einigen Gallen vorgefunden hat. Mit dem spezifischen Gallengiftreiz hat ihre Entstehung natürlich nichts zu tun.

Trophische Reize liegen bei den oben geschilderten Dipteren- und Hemipterengallen vor, auf deren Symmetrieverhältnisse ich oben absichtlich etwas ausführlicher eingegangen bin. Die Entstehung des typischen Gallengewebes führen wir selbstverständlich auf die Wirkung des Gallengiftes zurück, das überwiegende Wachstum der einen Seite auf die Ernährungsverhältnisse.

Hemmung der Transpiration führt bei normalen Geweben stets zu hypoplastischer Gewebsausbildung. Die Gallenhöhlen stellen feuchte Kammern dar, welche den Geweben ihrer Wände gewiß nur bescheidene Transpiration möglich machen, besonders wenn es sich um allseits geschlossene Räume handelt. Bei den Drüsengallen des *Eriophyes diversipunctatus* sind die nach außen gewandten Strecken

1) Vgl. z. B. Sorauer, Über Frostblasen an Blättern. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten 1902 Bd. XII pag. 44.

2) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie pag. 166, daselbst weitere Literaturangaben.

3) Über Schleimranken in den Wurzelintercellularen einiger Orchideen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1892 Bd. X pag. 645.

der Epidermis mit starker Cuticula ausgestattet, die den Gallenhöhlen zugewandten Teile sind zartwandig. Wir werden diese Hypoplasie und ähnliche Unterschiede in der Gewebsausbildung bei vielen anderen Gallen mit der Hypoplasie aller zu schwach transpirierender Pflanzenteile vergleichen dürfen, wollen aber ihre Entstehung nicht ausschließlich mit der Wirkung der herabgesetzten Transpiration erklären.

Überschufs an Wasser führt an Organen verschiedenster Art zur Bildung hyperhydrischer Gewebe.¹⁾ Von *Populus tremula* sammelte ich kürzlich eine grössere Anzahl von Blattrollungen, in deren Innern auf der Blattunterseite sich zahlreiche Pusteln fanden. Obwohl sich diese lokalen Gewebswucherungen bei normalen, nicht gerollten Blättern niemals fanden, wäre es durchaus unberechtigt, den (mir nicht näher bekannten) Erzeuger der Blattrollen als Gallenerzeuger anzusprechen, vielmehr liessen sich die Pusteln ohne weiteres als besonders grosse und zahlreiche Intumescenzen erkennen, die sich unter der Blattrolle gebildet hatten; vielleicht haben Tröpfchen von Kondensationswasser zu ihrer Bildung Veranlassung gegeben. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass die untersten Gewebslagen des Mesophylls ausgewachsen waren zu den üblichen langen, farblosen Intumescenzenschläuchen, die sich mehrfach septiert hatten. Die Epidermis war wie gewöhnlich untätig geblieben, war gesprengt und vertrocknet. Die Intumescenzen aus den genannten Blattrollen sind die zellenreichsten, die ich aus eigener Anschauung kenne. Sie halten sich nur wenige Tage und gehen dann zugrunde, indem sie eintrocknen.²⁾ — Ich habe diese Gebilde hier erwähnt, obwohl es sich bei den Blattrollen um keine Gallen handelt; die Gegenwart von Tieren könnte vielleicht den Irrtum nahe legen, die geschilderten Gewebsneubildungen als Gallen zu deuten.³⁾ Übrigens glaube ich, dass auch in echten Gallen sich noch analoge Bildungen finden werden, die ihre Entstehung nicht dem Gallenreiz, sondern nur der Einwirkung lokalen Wasserüberschusses verdanken.

Die Frage nach den verschiedenartigen Reizen, die beim Zustandekommen einer Galle und deren verschiedenen Gewebeformen beteiligt sein können, haben wir hier nur flüchtig streifen wollen.

1) Küster a. a. O. pag. 74, 83 ff.

2) Herr Bessey (aus Washington) macht mich darauf aufmerksam, dass ähnliche Wucherungen sich auch in den Blattrollen von *Vitis* (die ich selbst zu untersuchen keine Gelegenheit hatte) finden.

3) Übrigens fehlen bei ihnen auch die biologischen (ernährungsphysiologischen) Beziehungen zwischen der Gewebsneubildung und dem fremden Organismus, die ich in meiner Definition für die „Galle“ fordere.

Bei einer künftigen ausführlichen Behandlung, die noch viele histologische und experimentelle Untersuchungen voraussetzt, wird noch ein wichtiger Punkt, den wir bisher unerwähnt gelassen haben, in Rücksicht zu ziehen sein: wir werden bei jedem einzelnen Falle uns gegenwärtig halten müssen, daß die unter dem Einfluß des Gallengiftes entstandenen und stehenden Gewebe auf irgendwelche fremden Reize anders reagieren können als entsprechend normale Pflanzenteile. Das altbekannte Beispiel der wurzelschlagenden Nematusgallen beweist das für die Organbildung; daß ähnliche Unterschiede auch hinsichtlich der Gewebsbildung sich erkennen lassen, wird in einer der nächsten Notizen näher zu besprechen sein, in der ich über die Ergebnisse einiger experimenteller Studien zu berichten gedenke.

Halle a. S., Botan. Institut der Universität, Juni 1903.

Buitenzorg-Stipendium.

Gesuche um Verleihung des Buitenzorg-Stipendiums (6000 Mk.) sind bis 15. Oktober bei der Kolonialabteilung des auswärtigen Amtes in Berlin einzureichen. Es wird gewünscht, daß die Bewerber außer zur Verfolgung rein wissenschaftlicher Ziele auch zur Beschäftigung mit praktischen Aufgaben, insbesondere solchen auf dem Gebiete der Kolonialbotanik und der Biologie, sich bereit erklären.

Literatur.

Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Anleitung zu pflanzenphysiologischen Experimenten für Studierende und Lehrer der Naturwissenschaften von **Dr. W. Detmer**, Professor an der Universität Jena. Mit 163 Abbildungen. Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1903.

Detmers „pflanzenphysiologisches Praktikum“, welches in zwei Auflagen erschienen ist, ist ein allgemein bekanntes und geschätztes Buch. Der Verf. hat in dem vorliegenden Werke eine unter Berücksichtigung der Bedürfnisse der Studierenden gekürzte und vielfach durch neue Erfahrungen bereicherte Bearbeitung gegeben. Mit Recht hebt er im Vorwort die Wichtigkeit physiologischer Übungen hervor, namentlich auch für die Lehrer, welche den botanischen Unterricht in Schulen zu erteilen haben. Dieser Unterricht ist von einem rein deskriptiven immer mehr zu einem „biologischen“ geworden. Die Behandlung der Biologie aber erfordert außer der Berücksichtigung der morphologischen und anatomischen Verhältnisse namentlich auch eine experimentelle Demonstration der Pflanzenphysiologie. Zweifellos wird das auf sorgfältiger Durcharbeitung des Gebietes beruhende vorliegende Buch sehr dazu beitragen, der experimentellen Pflanzenphysiologie den Platz zu erobern, der ihr gebührt.

K. G.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [92](#)

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: [Cecidiologische Notizen. 380-395](#)