

# DIE GALLEN DER PFLANZEN

Ein Lehrbuch für  
Botaniker und Entomologen

von

DR. ERNST KÜSTER

S. HIRZEL  
VERLAG



LEIPZIG  
1911

# The D. H. Hill Library

North Carolina State  
University

SB767  
K93



This book was presented by

B. W. Wells

*B. W. Wells.*  
*6/11/15.*

**THIS BOOK IS DUE ON THE DATE  
INDICATED BELOW AND IS SUB-  
JECT TO AN OVERDUE FINE AS  
POSTED AT THE CIRCULATION  
DESK.**

---

---

100

100



# DIE GALLEN DER PFLANZEN

EIN LEHRBUCH FÜR  
BOTANIKER UND ENTOMOLOGEN

VON

**DR. ERNST KÜSTER**

a. o. PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT KIEL

MIT 158 ABBILDUNGEN



LEIPZIG  
VERLAG VON S. HIRZEL  
1911

Copyright by S. Hirzel at Leipzig 1911.

WILHELM ROUX

zugeeignet



## Vorwort.

Durch die dankenswerte Arbeit französischer Forscher ist in den letzten Jahren die den Gallen der Pflanzen gewidmete Literatur um wertvolle Werke bereichert worden, welche als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Bestimmen der Gallen Botanikern und Zoologen hervorragende Dienste leisten. Ein Werk, welches ähnliche Dienste demjenigen leistet, welcher sich über die allgemeinen Probleme der Gallenkunde zu informieren wünscht, fehlte bisher noch. Ich übergebe das vorliegende Werk der Öffentlichkeit in der Hoffnung, mit ihm jene Lücke in der biologischen Literatur füllen zu können.

Derjenige Teil der Gallenkunde, welcher als allgemeine Cecidologie Morphologie und Anatomie der Gallen zum Gegenstand hat, und ferner ihre kausale und finale Erforschung anstrebt, ist durch außerordentlich zahlreiche Beobachtungen und Mitteilungen zoologischer- und botanischerseits gefördert worden. Ich habe es für meine Aufgabe gehalten, die vorliegende Literatur zu sichten und die von andern Autoren gewonnenen Ergebnisse zusammen mit dem, was ich selbst während meiner vierzehnjährigen Beschäftigung mit den Gallen der Pflanzen beobachtet habe, in übersichtlicher Weise zu ordnen.

Der Umfang, den das Buch trotz meines Strebens nach Kürze angenommen hat, darf nicht dazu verführen, die Vollständigkeit eines Handbuchs von ihm zu erwarten. Was ich geben wollte, ist lediglich eine Einführung in die mich interessierende Disziplin. Vollständigkeit wurde weder beim Abfassen des Textes noch bei der Zusammenstellung der Literaturnachweise angestrebt; nirgends finden sich vollständige Register dessen, was über die behandelten Formen, Strukturen oder physiologischen Phänomene bekannt ist, — sondern stets nur Reihen von Beispielen. Da es nicht nur die Aufgabe des Buches sein soll, über das bisher Ermittelte zu informieren, sondern namentlich auch zu neuen Forschungen anzuregen, habe ich mich nicht

gescheut, persönliche Vermutungen an vielen Stellen zur Sprache zu bringen und Fragen einzustreuen, auf die vorläufig noch keine Antwort gegeben werden kann.

Wenn ich das vorliegende Werk auch als Lehrbuch für Entomologen bezeichne, so geschieht es in Anbetracht der Bedeutung, welche die Kenntnis der Gallen für das Bestimmen und überhaupt für das Studium der gallenerzeugenden Insekten hat; eine Naturgeschichte der Cecidozoen zu bringen, lag nicht im Plan meines Buches. —

Einschlägige neue Abhandlungen, die mir erst während der Drucklegung zugänglich wurden, und deren Inhalt ich nicht mehr mit der wünschenswerten Ausführlichkeit verarbeiten konnte, habe ich in den Fußnoten (zwischen eckigen Parenthesen) angeführt. —

Bei den langjährigen Vorarbeiten zu dem Buch und bei seiner Veröffentlichung bin ich von vielen Seiten in überaus dankenswerter Weise unterstützt worden. Vor allem habe ich dem preußischen Kultusministerium für die mir gewährte finanzielle Unterstützung meinen Dank gehorsamst auszusprechen. Viele Freunde und Fachkollegen hatten die Güte, mich mit Material oder mit Literatur, mit wertvollen Auskünften oder in irgendwelcher anderen Weise bei meiner Arbeit zu fördern; namentlich die Herren Prof. K. GIESENHAGEN (München), Prof. K. v. GÖBEL (München), Prof. G. KARSTEN (Halle a. S.), Dr. O. LEVY (Leipzig), Prof. A. NALEPA (Wien), Dr. H. ROSS (München), Ew. H. RÜBSAAMEN (Berlin), Dr. v. SCHLECHTENDAL (Halle a. S.), Prof. TASCHENBERG (Halle a. S.), Prof. FR. THOMAS (Ohrdruf), Prof. A. TROTTER (Avellino), Prof. FRHR. v. TUBEUF (München) und nicht am wenigsten meine Frau haben durch ihre Unterstützung mich sehr zu Dank verpflichtet.

Meinem Verleger, Herrn Dr. G. HIRZEL, danke ich bestens für die schöne Ausstattung, die er dem Buche gegeben hat.

Kiel, August 1911.

# Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	1
Geschichte der Gallenforschung . . . . .	7
Forschungsziele und Forschungswege der allgemeinen Cecidologie . . . . .	17
Bezeichnung der Gallen . . . . .	23

## Erstes Kapitel.

<b>Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen . . . . .</b>	<b>28</b>
A. Cecidozoën . . . . .	28
I. Würmer . . . . .	29
II. Arthropoden . . . . .	30
1. Acarina . . . . .	30
2. Insecta . . . . .	32
Neuroptera 32. — Orthoptera 32. — Thysanoptera 33. — Rhynchota 33. — Diptera 38. — Lepidoptera 39. — Hymenoptera 39. — Coleoptera 43.	
B. Cecidophyten . . . . .	46
1. Myxomyceten . . . . .	46
2. Bakterien . . . . .	47
3. Cyanophyceen . . . . .	50
4. Algen . . . . .	51
5. Pilze . . . . .	51
Phycomyceten 53. — Ascomyceten 55. — Uredineen 57. — Ustilagineen 58. — Basidiomyceten 59.	
6. Phanerogamen . . . . .	61

## Zweites Kapitel.

<b>Die gallentragenden Pflanzen . . . . .</b>	<b>62</b>
1. Algen . . . . .	62
2. Pilze . . . . .	65
3. Flechten . . . . .	67
4. Bryophyten . . . . .	68
5. Pteridophyten . . . . .	69
6. Gymnospermen . . . . .	71
7. Angiospermen . . . . .	72

## Drittes Kapitel.

	Seite
<b>Morphologie der Gallen</b> . . . . .	75
A. Stellung der Gallen an der Wirtspflanze . . . . .	75
B. Form der Gallen . . . . .	84
I. Organoide Gallen . . . . .	85
a) Formanomalien . . . . .	87
b) Abnorme Internodienlänge, Blattstellungsanomalien . . . . .	103
c) Verzweigungsanomalien . . . . .	108
d) Neubildung von Organen, Blütenanomalien . . . . .	115
e) Mittelformen zwischen organoiden und histioiden Gallen . . . . .	128
II. Histioiden Gallen . . . . .	131
a) Haarbildung . . . . .	136
b) Flächenwachstum . . . . .	138
Blattrollungen und Blattfaltungsgallen 138. — Beutelgallen 142.	
c) Dickenwachstum . . . . .	149
Krebsgallen 150. — Umwallungsgallen 150. — Markgallen 157.	
— Form der Umwallungs- und Markgallen 160. — Höhlungen	
in den Umwallungs- und Markgallen 167.	
C. Einteilung der Gallen . . . . .	170

## Viertes Kapitel.

<b>Anatomie der Gallen</b> . . . . .	177
A. Histogenese der Gallen . . . . .	179
I. Hypertrophie . . . . .	179
II. Zellteilung . . . . .	184
III. Gewebespannungen und -zerreißen . . . . .	187
IV. Verwachsung . . . . .	189
V. Differenzierung . . . . .	190
Verteilung der Parasiten im Gewebe 195.	
VI. Lösung der Zellwände, Verflüssigung der Zellen . . . . .	196
VII. Gewebeerfall . . . . .	197
B. Zellen und Gewebe der Gallen . . . . .	197
I. Zellen der Gallen . . . . .	198
Kerne 199. — Chlorophyllkörner 202. — Leblose Inhaltsbestand-	
teile der Zellen 204. — Membranen 204.	
II. Die Gewebe der Gallen . . . . .	205
a) Epidermis . . . . .	207
Schließzellen 211. — Trichome 214.	
b) Grundgewebe . . . . .	225
Mechanisches Gewebe 227. — Stoffspeicherndes Gewebe 232.	
— Assimilationsgewebe 233. — Sternparenchym 234. — Sekret-	
organe, Kristallzellen, Gerbstoffzellen 234.	
c) Leitbündelgewebe . . . . .	236
d) Sekundäre Gewebe . . . . .	239

## Fünftes Kapitel.

	Seite
<b>Chemie der Gallen</b> . . . . .	242
Wasser 242. — Transpiration der Gallen 243. — Asche 245. — Stickstoffgehalt 245. — Stärke 246. — Cellulose 246. — Gerbstoffe 246. — Atmung der Gallen 247. — Chemische Zusammensetzung der gallentragenden Wirtsorgane 247.	

## Sechstes Kapitel.

<b>Ätiologie der Gallen</b> . . . . .	249
A. Vorbedingungen der Gallenbildung . . . . .	250
Fakultative Gallen 252.	
B. Allgemeines über die Ursachen der Gallenbildung . . . . .	256
C. Die Gallen als Osmo-, Tropho- und Traumatomorphosen . . . . .	261
a) Osmomorphosen . . . . .	261
b) Tropho- und Traumatomorphosen . . . . .	264
Organoide Morphosen 265. — Histoide Morphosen 275.	
D. Die Gallen als Chemomorphosen . . . . .	279
E. Die Gallen als Korrelationsänderungen . . . . .	295
F. Die Gallen als Variationen . . . . .	305
G. Abnorme Gallen . . . . .	312
I. Unfertige und verlassene Gallen . . . . .	313
II. Verirrte Gallen . . . . .	315
III. Doppelgallen . . . . .	316
IV. Mischgallen . . . . .	317
V. Überernährte Gallen . . . . .	320
VI. Gallen auf abnormem Gewebematerial; verstümmelte und etiolierte Gallen . . . . .	320
H. Allgemeine Bemerkungen . . . . .	320

## Siebentes Kapitel.

<b>Biologie der Gallen</b> . . . . .	328
A. Gallenerzeuger und Gallenwirt . . . . .	329
I. Pleophagie und Spezialisierung . . . . .	329
Rhynchota 332. — Diptera 332. — Lepidoptera 333. — Coleoptera 333. — Hymenoptera 333.	
II. Generationswechsel und Wirtswechsel . . . . .	337
III. Biologische Arten und Rassen . . . . .	340
IV. Gallenökologie . . . . .	343
V. Verbreitung der Gallenerzeuger . . . . .	346
VI. Paläontologie der Gallen . . . . .	349

	Seite
B. Galle und Gallenerzeuger . . . . .	350
I. Phänologie, Entwicklungs- und Lebensdauer der Gallen . . . . .	350
II. Sexuelle Dimorphie der Gallen . . . . .	355
III. Das Auskriechen der Cecidozoöen aus den Gallen . . . . .	355
a) Spontanes Öffnen der Gallen . . . . .	356
b) Springende Gallen . . . . .	361
c) Das Flugloch . . . . .	362
d) Das Schicksal der verlassenen Gallen . . . . .	363
C. Galle und Gallenwirt . . . . .	365
I. Nutzen und Schaden der Gallen für den Gallenwirt . . . . .	365
II. Kampfmittel des Gallenwirtes, Immunität . . . . .	368
III. Formative und stoffliche Wirkungen der Galleninfektion auf den Gallenwirt . . . . .	372
a) Ablenkungen aus der Wachstumsrichtung . . . . .	372
b) Absperrung der Leitungsbahnen und Ablenkung des Säfte- stromes . . . . .	373
c) Erschöpfung des gallentragenden Pflanzenorgans . . . . .	377
d) Förderung des Wirtsorgans, luxurierendes Wachstum . . . . .	378
e) Formative Wirkungen anderer Art . . . . .	381
f) Stoffliche Versorgung der Wirtsorgane von den Gallen aus . . . . .	382
D. Beziehungen der Gallen zu fremden Organismen . . . . .	382
I. Harmlose Besucher . . . . .	383
II. Gallenfressende und gallenerstörende Tiere . . . . .	384
III. Inquilinen und tierische Parasiten . . . . .	385
IV. Parasitische und saprophytische Pilze auf Gallen . . . . .	390
V. Ambrosiagallen . . . . .	392
VI. Ansiedler in verlassenen Gallen . . . . .	394
E. Teleologische Betrachtungen . . . . .	395

## Anhang.

<b>Über gallenähnliche Neubildungen am Tierkörper . . . . .</b>	<b>402</b>
Nachträge und Berichtigungen . . . . .	411
Register . . . . .	412

## Einleitung.

Die Wirkung, welche die Parasiten der Pflanzen auf ihre Wirte haben, kann sehr verschieden ausfallen: entweder es hat mit der Formzerstörung durch nagende Tiere und mit dem Stoffentzug, den tierische wie pflanzliche Parasiten bewirken, sein Bewenden — oder die Wachstums- und Gestaltungstätigkeit der infizierten Gewächse erfährt am Ort der Infektion irgendwelche Beeinflussung. Auch dem umgekehrten Beobachter der Pflanzenwelt ist bekannt, daß viele Kräuter, in noch höherem Maße die Laubbäume unserer einheimischen Wälder auf ihren Blättern, an ihren Achsen, ja sogar im Bereich der Fortpflanzungsorgane allerhand pathologische Formen produzieren können, von welchen viele große und besonders auffällige als „Galläpfel“ allgemein bekannt sind. Jedes dieser abnormen Gebilde bezeichnet eine Infektionsstelle, an der irgendein Parasit tierischer oder pflanzlicher Natur die Wirtspflanze besiedelt hat.

Nicht immer führt der Angriff solcher Parasiten zur Bildung anscheinlicher, apfelartiger Wucherungen. Neben großen, saftigen Kugeln finden sich unscheinbare knötchenartige Verdickungen an Blättern und Achsen, flache scheibenähnliche oder schlanke zylindrische Gebilde, solche, die sich als schwer wahrnehmbare Schwellung der Gewebe auch den Blicken aufmerksamer Beobachter leicht entziehen und solche, die sich als dichte Häufung verkümmert Organe schon weithin auffällig machen. Alle diese Anomalien im Wachstum und in der Gestaltung der infizierten Pflanzen wollen wir als Gallen bezeichnen. Es soll die Aufgabe des vorliegenden Buches sein, mit den Erzeugern der Gallen, mit den Wirten, auf welchen die gallenerzeugenden Parasiten ihre Wirksamkeit entfalten, mit Morphologie und Anatomie der Gallen bekannt zu machen und in die entwicklungsmechanischen und biologischen Probleme einzuführen, vor welche uns die Gallen stellen.

Gleichviel wie geartet die Gallen in Größe, Form, Farbe oder Struktur sein mögen, so gilt für alle, daß gleichartige Gallen stets gleichartigen Parasiten ihre Entstehung verdanken, und ein und derselbe Parasit im allgemeinen Gallen von gleicher Art erzeugt. Diese Erkenntnis bedeutet das wichtigste Fundament der Lehre von den Gallen.

Ohne Rücksicht auf die Größe und Gestalt der von Parasiten hervorgerufenen Wucherungen und ohne zunächst zwischen denjenigen Gebilden, die wie selbständige Anhängsel an den Organen der Wirtspflanze hängen, und denjenigen, die den normalen Teilen des Wirtes ähnlich bleiben, zu unterscheiden, wollen wir als Gallen alle diejenigen durch einen fremden Organismus veranlaßten Bildungsabweichungen bezeichnen, welche eine Wachstumsreaktion der Pflanze auf die von dem fremden Organismus ausgehenden Reize darstellen, und zu welchen die fremden Organismen in irgendwelchen ernährungsphysiologischen Beziehungen stehen.

Einen international verständlichen Terminus: *Cecidium* (*κηκίς* = Galle) hat THOMAS<sup>1)</sup> eingeführt. Das Wort hat allgemeinen Beifall gefunden und sich bei der Bildung abgeleiteter Termini bewährt. *Cecidologie* ist die Lehre von den Gallen<sup>2)</sup>.

Unsere Definition umfaßt alle Größenstufen von pflanzlichen Bildungsabweichungen: es gibt einzellige und vielzellige Gallen, — solche, bei welchen es sich um Produktion abnormen Gewebes handelt und solche, bei welchen abnorme Organe entstehen (histioide — organoide Gallen). Wachstums- und Gestaltungsanomalien, welche unserer Definition entsprechen, können an den Vertretern aller Hauptgruppen des Pflanzenreichs und unter der Einwirkung der verschiedensten Organismen entstehen.

Erläuterungen zur Definition. — Definitionen für den Begriff der Gallen sind schon mehrfach gegeben worden.

Bei RÉAUMUR<sup>3)</sup> heißt es: „On donne le nom de galles à ces excroissances, à ces tubérosités qui s'élèvent sur différentes parties des plantes et des arbres, et qui doivent leur naissance à des insectes qui ont crû dans leur intérieur.“ Ähnlich nennt LACAZE-DUTHIERS<sup>4)</sup> Gallen „toutes productions anormales pa-

<sup>1)</sup> Vgl. THOMAS, FR., Zur Kenntnis der Milbengallen und Gallmilben usw. (Zeitschr. f. d. ges. Naturwissensch. 1873. 42, 513.)

<sup>2)</sup> Philologisches über das Wort *Cecidologie* (*κηκίς*, *-ιδος*) namentlich bei TROTTER, A., *Cecidologia* o *Cecidologia*? (Marcellia 1902. 1, 170); vgl. auch THOMAS *ibid.* 159.

<sup>3)</sup> RÉAUMUR, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes.* 1737. 3.

<sup>4)</sup> LACAZE-DUTHIERS, *Recherches pour servir à l'histoire des galles.* (Ann. sc. nat., Bot., 1853, sér. III, 19, p. 273.)

thologiques développées sur les plantes par l'action des animaux, plus particulièrement des insectes, quels qu'en soient la forme, le volume ou le siège."

Beide von den genannten Autoren gegebenen Begriffsabgrenzungen sind zu eng<sup>1)</sup>.

Der erste, der eine wissenschaftlich brauchbare Definition für den Begriff der Galle gegeben hat, war THOMAS; er erklärt für eine Galle „jede durch einen Parasiten veranlaßte Bildungsabweichung der Pflanze“ und erläutert weiterhin: „Das Wort Bildung ist in dieser Erklärung zugleich im Sinne des Prozesses (also aktiv), nicht nur seines Resultates zu nehmen. Eine abweichende Form zeigt jedes von einer Raupe angefressene oder minierte Blatt. Solche Veränderungen wird niemand den Cecidien beigesellen. Zur Natur der letzteren gehört die aktive Teilnahme der Pflanze, die Reaktion derselben gegen den erfahrenen Reiz“<sup>2)</sup>.

Da nun durch Parasiten der verschiedensten Art — durch minierende Larven oder durch saugende Insekten, welche die Pflanzen verwunden und zur Bildung mehr oder minder unfählicher Wundgewebe anregen, — Bildungsabweichungen erzeugt werden können, welche lediglich als Callusgewebe oder Wundholz anzusprechen sind, von den Gebilden aber, die der wissenschaftliche Sprachgebrauch als Gallen bezeichnet, sich dadurch unterscheiden, daß sie in keinerlei biologischen Beziehungen zu dem Parasiten stehen, glaube ich die von THOMAS gegebene Definition im oben angeführten Sinne schärfer präzisieren zu müssen<sup>3)</sup>.

Es wird sich bei der wissenschaftlichen Behandlung aller Gallenprobleme durchaus empfehlen, mit THOMAS die Anwendung des Gallenbegriffs von Größe und Form der abnormen Bildungen unabhängig und alle auf formale Eigenschaften bezugnehmenden Einschränkungen der Definition, wie sie in älterer und neuer Zeit vorgeschlagen worden sind, unberücksichtigt zu lassen<sup>4)</sup>. —

<sup>1)</sup> Weiterhin haben z. B. KALCHBERG (Über die Natur, Entwicklungsgeschichte und Einteilungsweise der Pflanzenauswüchse. Wien 1828) und CZECH (Über den Ursprung der Gallen an Pflanzenteilen (Stettiner entom. Zeitg. 1854. 15, 334) Definitionen gegeben. — Vgl. auch MÜLLER, K., Der Begriff „Pflanzengalle“ in der modernen Wissenschaft. (Naturwiss. Wochenschr. 1889. 4, 52).

<sup>2)</sup> THOMAS, FR., a. a. O., 1872. 513, 514.

<sup>3)</sup> Vgl. KÜSTER, E., Über einige wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie (Biolog. Zentralbl. 1900. 20, 529); Pathol. Pflanzenanatomie 1903, 190. — Die Gewebe, welche die Markflecke oder „Mondringe“ im Holz verschiedener Bäume bilden (vgl. KÜSTER a. a. O. 1903, 164), werden wir, obwohl sie nach Einwirkung bestimmter Dipterenlarven entstehen (KIENITZ, Entstehung der Markflecke, Botan. Zentralbl. 1883. 14, 21), ebensowenig zu den Gallen rechnen dürfen, wie die von ZIMMERMANN abgebildeten Zellwucherungen, die z. B. nach dem Stich von pflanzenbewohnenden Milben entstehen (Über einige durch Tiere verursachte Blattflecken. Ann. jard. bot. Buitenzorg 2. sér. 1901. 2, 117).

<sup>4)</sup> Daß VALLOT (vgl. z. B. Galle et fausses galle, Mém. Acad. sc., arts et belles-lettres Dijon 1827. 107) zwischen *galle* und *fausses galle* unterscheidet, und als „echte“ Gallen nur die der Cynipiden gelten läßt, hat nur noch historisches Interesse. LACAZE-DUTHIERS (a. a. O. 1853. 288) glaubt mit dem Begriff der „Galle“ die Vorstellung verbinden zu müssen, daß in ihrem Inneren ein Insekt lebe; er unterscheidet daher *galle vraies* und *galle fausses*: die ersteren entsprechen dieser Voraussetzung, bei den anderen lebt der Gallenerzeuger außen auf dem Gewebe des Wirtes (Blattrollungen usw.). Diese Trennung

Jede Art von Gallen kommt zustande durch abnormes Wachstum, — und zwar, wie besonders erwähnt sein mag, durch abnormes Wachstum der Zellen. Es genügt nicht, daß z. B. das Cytoplasma, wie es nach Infektion durch parasitisch lebende Pilze geschieht, sich stark mehre, oder daß Wachstum der Zellwand zur Bildung von Zelluloseröhren führe, wie in den von Brandpilzhypthen durchzogenen Zellen, oder daß der Kern sich abnorm vergrößere („Caryophysem“), wie bei Euglenen nach Infektion durch *Caryococcus hypertrophicus*<sup>1)</sup>. Pathologische Gebilde dieser Art bleiben vom Bereich der Gallen ausgeschlossen.

Alle Bemühungen um eine klare und erschöpfende Definition werden es nicht erreichen, daß für alle Fälle vorgesorgt und kein Zweifel über die Gallennatur eines abnormen Pflanzengebildes mehr möglich sei. Gar nicht selten ist der Fall, daß durch Parasiten ganze Pflanzen deformiert werden, z. B. durch Uredineen oder durch Algen: normale Teile fehlen dann völlig, alles ist zur „Galle“ geworden, und für die gallentragende Pflanze bleibt nichts mehr übrig. Sollen wir hier von Gallen sprechen? Ich möchte die Frage bejahend beantworten; doch mancher Skeptiker wird vielleicht eine andere Antwort vorziehen. — Ebenso wenig werden wir den von der Definition geforderten biologischen Beziehungen gegenüber allzu ängstlich sein dürfen. Daß ein Gallentier wirklich zu allen Geweben, die wir an einer Galle wahrnehmen, engere biologische Beziehungen unterhalte, als zu irgendwelchen nicht deformierten Teilen der Wirtspflanze, ist durchaus nicht sicher, sogar unwahrscheinlich; es wird aber die Gallennatur eines Gebildes schon dann als hinreichend erwiesen zu betrachten sein, wenn die biologischen Beziehungen der Parasiten zu irgendeinem Teil des letzteren erkennbar sind; die Grenzen des Gallengebildes werden durch morphologische und anatomische Charaktere bezeichnet, nicht durch Prüfung biologischer Beziehungen gefunden.

Wir werden später noch Gelegenheit haben, auf die eine oder andere Definitionsschwierigkeit einzugehen.

Eine früher von mir<sup>2)</sup> gegebene Definition des Begriffs der Galle zog auch noch die biologische Bedeutung der Galle für den gallentragenden Wirtsorganismus in Rechnung und schloß diejenigen Fälle, in welchen die von fremden Organismen erzeugten Wucherungen des pflanzlichen Gewebes dem Wirtsorganismus nicht schaden, sondern nützen, von den Gallen aus. Wie aus dem Vorangehenden ersichtlich ist, möchte ich den damals gegebenen Zusatz fallen lassen und in

ist ebenso mißverständlich und entbehrlich wie die von PERRIS vorgeschlagene Unterscheidung in Gallen und Galloide (Galloïdes des Cécidomyies, Ann. Soc. entom. France, 1870. 4. sér., 10): als „galloïdes“ sollen diejenigen Cecidien bezeichnet werden, bei welchen die Gallentiere durch Aufrollen oder Aufheben der deformierten Teile sichtbar gemacht werden können. — Einen recht überflüssigen Rückschlag zur früheren Unklarheit und Unsicherheit bedeutet es, wenn R. STÄMPFLI (Dissertation, Bern 1909) eine „gewisse“ Größe und selbständige Form von den „typischen“ Gallen fordert.

<sup>1)</sup> Vgl. DANGEARD, P. A., Recherches sur les Eugléniens (Le Botaniste 1902. Sér. 8). Sur le caryophysème des Eugléniens (C. R. Acad. Sc. Paris 1902. 134, 1365).

<sup>2)</sup> KÜSTER a. a. O. 1900, 1903.

Übereinstimmung mit THOMAS<sup>1)</sup> von allem Nutzen und Schaden der Gallen für die Wirtspflanze bei Formulierung der Definition Abstand nehmen.

Man hat den Cecidien, welche THOMAS als die Produkte von Parasiten definierte, d. h. unter der Einwirkung antagonistischer Symbionten entstehen ließ, die Domatien<sup>2)</sup> gegenübergestellt. Wie THOMAS<sup>3)</sup> mit Recht hervorhebt, stellen die Domatien — wenn man zu ihnen die zahlreichen bekannten Acarodomatien gleichzeitig mit den an Leguminosenzwurzeln entstehenden „Mycodomatien“ und ähnlichen Gebilden rechnen will — eine Gruppe sehr ungleichartiger Gebilde dar: die einen, wie die Knöllchen der Leguminosen, werden durch den Symbionten erzeugt, die Acarodomatien findet der fremde Organismus bereits fertig vor. THOMAS empfiehlt, als Domatien nur Gebilde der zweiten Art zu bezeichnen, und die anderen den Cecidien zuzurechnen, und zwar als Eucecidien zu bezeichnen, — um den Nutzen, den die Wirkung der gallenerzeugenden Symbionten für die Wirtspflanze bedeutet, zum Ausdruck zu bringen. Was die Eucecidien betrifft, so ist gegen die Aufstellung des neuen Terminus nur einzuwenden, daß es sehr schwer werden kann, zu entscheiden, ob eine gallentragende Pflanze von ihren Cecidien Nutzen oder Schaden hat; gerade das Beispiel der Leguminosknöllchen, auf die wir später noch ausführlich zurückkommen werden, wird uns von diesen Schwierigkeiten leicht überzeugen. Ich verweise auf Kapitel VII, das die Frage nach Nutzen und Schaden eingehend erörtern soll. —

Eine große Schwierigkeit machen bei der Aufstellung einer Definition diejenigen Fälle, in welchen zwar abnorme Wachstumserscheinungen die Folge der Infektion bedeuten, aber nicht eine über das Maß normaler Wachstumstätigkeit hinausgehende Produktion eintritt, sondern im Gegenteil nur Wachstumshemmungen sich zu erkennen geben. Daß bei der Entstehung vieler Gallen manche Wachstumsprozesse gesteigert, andere gehemmt werden, unterliegt keinem Zweifel. Dürfen wir auch dann, wenn ausschließlich Hemmungen vorliegen, von Gallen sprechen? Sollen die verkümmerten *Spiraea*-Infloreszenzen,

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., Die Dipterocecidien von *Vaccinium uliginosum* mit Bemerkungen über Blattgrübchen und über terminologische Fragen (Marcellia 1902. 1, 146).

<sup>2)</sup> LUNDSTRÖM (Pflanzenbiol. Studien 1887. 2, 3) versteht unter Domatien alle diejenigen an Pflanzenorganen sichtbaren Bildungen, „welche für andere Organismen bestimmt sind, die als mutualistische Symbionten — d. i. solche Organismen, die zu den Wirten, welche sie bewohnen, in einem Verhältnis gegenseitiger Förderung stehen — einen wesentlichen Teil ihrer Entwicklung daselbst durchmachen“.

<sup>3)</sup> THOMAS a. a. O. 1902. 155.

auf welchen *Sphaerotheca Castagnei* wächst, sollen die von Aphiden hervorgerufenen Stauchungen der vegetativen Triebspitzen oder der Infloreszenzen vieler Wirtspflanzen zu den Gallen gerechnet werden? THOMAS hilft sich, indem er die Bezeichnung von Pseudocecidien für Gebilde der geschilderten Art in Vorschlag bringt<sup>1)</sup>.

Es gibt Fälle, in welchen zwar durch einen Parasiten deutliche Geschwulsten erzeugt werden, die biologischen Beziehungen zwischen diesen und jenem aber in Frage gestellt erscheinen. Wir sehen nämlich zuweilen um die auf Pflanzen abgelegten Eier mancher Insekten Wucherungen entstehen, welche von den Larven sofort nach dem Ausschlüpfen verlassen werden. Die Parasiten unterhalten also höchstens während ihrer frühesten Entwicklungsstadien Beziehungen zu der von ihnen erzeugten Geschwulst. THOMAS spricht in solchen Fällen von Procecidien<sup>2)</sup> und sieht in einem Procecidium „das Produkt der mit Hypertrophie verbundenen Reaktion eines jugendlichen Pflanzenteiles auf eine örtlich vorübergehende Einwirkung eines zweiten Organismus, welche kurz ist im Vergleich zur Dauer der Entwicklungszeit des letzteren“.

Weit verbreitete Procecidien findet z. B. PIERRE in den Wucherungen, welche im Rindenparenchym verschiedener Pflanzen nach Ablage der Eier der Libelle *Lestes viridis* entstehen (*Alnus, Betula, Cerasus, Cornus, Crataegus, Fagus, Fraxinus, Ligustrum, Nyssa, Pirus, Populus, Prunus, Quercus, Rhamnus, Rubus, Salix, Ulmus, Viburnum*). Der Auswuchs kann bis 2 mm lang und bis 1 mm breit werden. Die Larve verläßt die „Galle“ sogleich nach dem Ausschlüpfen und begibt sich ins Wasser<sup>3)</sup>.

Schließlich sind noch diejenigen Gebilde zu erwähnen, welche dem ungeübten Auge als Gallen erscheinen mögen, in Wirklichkeit aber nichtcelluläre Massen sind, welche die Wirtspflanze unter dem Einfluß eines Parasiten geliefert hat. Am bekanntesten sind die

<sup>1)</sup> Vgl. THOMAS a. a. O. 1902; GREVILLIUS, A. Y., Ein Thysanopterocecidium auf *Vicia cracca* L. (Marcellia 1909. 8, 37).

<sup>2)</sup> THOMAS, Cecidologische Notizen I (Entom. Nachr. 1893. 19, 289).

<sup>3)</sup> PIERRE, Sur la ponte d'un Néoptère cécidozoon, *Lestes viridis* VAN DER LIND (Rev. scientif. du Bourbonnais et du centre de la France 1902. 15, 181; vgl. Marcellia 1902. 1, 186); vgl. auch KIEFFER, J. J. Neue europäische Cecidien (Allg. Ztschr. f. Entomol. 1902. 7, 495). GIARD, A., La ponte des libellules du genre *Lestes* (Feuille jeun. natur. 1903. 33, 189; vgl. Botan. Jahresber. 1903. 2, 462). MASSALONGO, C., Di alcune procecidii segnalati nel domino della flora italica (Atti r. istit. veneto di sc., lett. ed arti 1900/01. 60, 187). RÜBSAAMEN, Ew. H., Über Zoocecidien von den kanarischen Inseln und Madeira (Marcellia 1902. 1, 60, 65; Procecidien an deutschen *Salix*-, *Helleborus*-, *Ranunculus*- und *Sonchus*-Arten).

Harzmassen, welche an Kiefernäzweigen nach Infektion durch *Evetria resinella* an der Wunde ausfließen, erstarren und zu ansehnlich großen Klumpen sich anhäufen<sup>1)</sup>. An den Endknospen von *Heterothalamus brunioides* kommen in Südamerika (Cordova) nach WEYENBERGH<sup>2)</sup> unter dem Einfluß einer Bohrflyge, *Trypeta Scudderi*, Anhäufungen des ausgeflossenen erstarrten Saftes zustande, welche eine äußerliche Ähnlichkeit mit Gallen haben.

### Geschichte der Gallenforschung<sup>3)</sup>.

Schon lange bevor der Zusammenhang zwischen Parasiten und Gallenbildung auch nur vermutet wurde, waren die Gallen den Naturforschern und den Vertretern der Heilkunst bekannt. Daß es die Gallen der Eichen waren, die durch Größe, Reichlichkeit und Mannigfaltigkeit die Aufmerksamkeit auf sich lenkten, kann nicht wundernehmen. Die Autoren des klassischen Altertums berichten von verschiedenartigen, auf einheimischen und ausländischen Eichen sich entwickelnden Gallen. Man hielt diese offenbar für eine Art Frucht und machte sich im übrigen über Bedeutung und Entstehung der Gebilde keine Gedanken. Die Ärzte schätzten ihren Reichtum an

<sup>1)</sup> Über Harz„gallen“ im weiteren Sinn des Wortes vgl. z. B. NOTTBERG, P., Experimentaluntersuchungen über die Entstehung der Harzgallen und verwandter Gebilde bei unseren Abietineen. Dissertation Bern 1897. LINDINGER, Harzgallen an *Pinus Banksiana* (Naturwiss. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. 1906. 4, 168). — *Cecidomyia pini* GEER lebt in Harzkokons an *Pinus*-Nadeln, erzeugt aber keine Gallen.

<sup>2)</sup> WEYENBERGH, H., *Trypeta (Icaria) Scudderi* n. sp. (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1882. 32, 363). Nach PHILIPPI (Stettin. entom. Zeitg. 1873. 305) Ähnliches nach Infektion von *Baccharis rosmarinifolia* durch *Perenoptera angustipennis*.

<sup>3)</sup> Eine Geschichte der Gallenforschung ist bisher noch nicht geschrieben worden. Die hier zusammengestellten Notizen wollen nur die Hauptetappen der Geschichte der Cecidologie charakterisieren. — Angaben über die Rolle, welche die Gallen als Droge in früheren Zeiten gespielt haben, findet man z. B. bei BECKMANN, JOH., Vorbereitung zur Warenkunde, Göttingen 1794. 1, 363, und FLÜCKIGER, Pharmakognosie, 2. Aufl. Berlin 1881—1883. Vgl. auch MAYR, G., Der Erzeuger des Sodomsapfels (Wien. entomol. Zeitschr. 1901. 20, 65). Zahlreiche Hinweise auf alte Gallenliteratur und kritische Bemerkungen über sie namentlich bei THOMAS, FR., Über *Phytoptus* Duj. und eine größere Anzahl neuer oder wenig gekannter Mißbildungen, welche diese Milbe an Pflanzen hervorbringt (Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. 1869. 33, 314). Ältere und neue Beobachtungen über Phytoptoecidien (ibid. 1877. 49, 329). v. SCHLECHTENDAL, Übersicht der bis zur Zeit bekannten mitteleuropäischen Phytoptoecidien und ihrer Literatur (ibid. 1882. 55, 480).

adstringierenden Stoffen, die in Form von wässrigen Extrakten angewandt oder mit Wein verabfolgt (*οἰνοχηρίς*) wurden. Zur Unterscheidung mehrerer Gallensorten führte weniger die große Formenmannigfaltigkeit unter ihnen als die Beobachtung, daß sich die einen durchlöchern, andere nicht durchlöchern zeigen; die letzteren galten allgemein für die wirksameren.

HIPPOKRATES (460—377) gibt an verschiedenen Stellen seiner Schriften ausführliche Angaben über die praktische Verwendung der Galläpfel (*χιζίδες*) zur Behandlung des Uterusprolapses, der Hämorrhoiden u. v. a.<sup>1)</sup>

THEOPHRAST (371—286) kennt vor allem die Eichengallen und widmet ihnen eine eingehende Besprechung. Ihre Mannigfaltigkeit in Größe, Form und Farbe wird hervorgehoben. Neben anderen erwähnt THEOPHRAST eine maublbeerähnliche, eine hodenartige (?) Galle, einen weichhaarigen „*πίλος*“, der zur Herstellung von Dochten dient<sup>2)</sup>, ferner eine behaarte Galle — *ζόμην ἔχον* — mit honigähnlich schmeckendem Saft<sup>3)</sup>. Die Umgallen von *Tetraneura ulmi* (*οἱ τῆς πελέεος ζέταροι*) können, sagt THEOPHRAST, wegen der darin lebenden Tierchen zur Caprification benutzt werden. Ferner werden die Gallen der Pistacien erwähnt und mit den der Ulme verglichen, die Klunkern der Esche u. a. m.

In seiner Schrift de materia medica widmet DIOSCORIDES cap. 146 den Eichengallen. Die kleine höckerige, nicht durchlöcherte Sorte nennt er *ὀμφοκίτις*.

PLINIUS kennt z. B. die „Beeren“ (*baccæ*) auf den Blättern der Buche (Galle der *Mikiola fagi*), die Schwämmchen der Rose (*spongiola*, Gallen der *Rhodites Rosæ*) und verschiedene Eichengallen, über deren praktische Verwendung er Auskunft gibt<sup>4)</sup>. Die übliche Einteilung in perforierte und nicht perforierte Gallen findet sich auch bei ihm. PLINIUS stellt sich vor, daß die Eichen abwechselnd ein Jahr um das andere Eichel und Gallen tragen: *Nascitur autem galla sole de geminis exeunte erumpens noctu semper universa; crescit uno die candidior et si aestu excepta est, arecit protinus neque ad justum incrementum pervenit, hoc est ut nucleum fabae magnitudine habeat.*

Die Kräuterbücher wissen allerhand über die Gallen zu erzählen; ihre Verfasser schöpfen aber mehr aus der Überlieferung als aus eigener Beobachtung. Interesse beanspruchen die Illustrationen mancher Kräuterbücher.

1) Zahlreiche Zitate bei DIERSBACH, Die Arzneimittel des HIPPOKRATES. Heidelberg 1824. 98.

2) Diese Galle glaubt TROTTER mit der von *Cynips Theophrastea* TROTTER auf jungen Eicheln erzeugten identifizieren zu können (vgl. TROTTER, A., Di una nuova specie di Ciniptide galligena e della sua galla già nota a Teofrasto, Atti Accad. Lincei Roma 1902. 5. ser. **11**, 253; Galle della penisola balcanica e Asia minore, N. Giorn. bot. ital., n. s. 1903. **10**, 205; daselbst weitere Literaturangaben über die merkwürdige Galle).

3) Vgl. SPRENGEL, K., THEOPHRASTS Naturgeschichte der Gewächse. Altona 1822.

4) *Historia naturalis* XXIV, 5. — Über die Berichte der Naturforscher des Altertums vgl. auch SPRENGEL, C., *Antiquitatum botanicarum specimen* I. Lips. 1798. 23 ff.

Die Gallen, welche zur Behandlung kommen, sind immer dieselben: die Galläpfel der Eiche, die Schlafäpfel der Rose, die Blattbeutelgallen des „Rüstholzes“ und einige wenige andere kehren immer wieder.

Der erste mittelalterliche Naturforscher, von welchem uns Mitteilungen über die Gallen erhalten sind, ist ALBERTUS MAGNUS (1193—1280), der in seinem großen botanischen Werk *de vegetabilibus* bei Beschreibung der Eiche auch auf ihre Gallen eingeht: in foliis autem quercus invenitur frequenter nascentia quaedam rotunda sicut sphaera, quae galla vocatur, quae in se, cum per tempus steterit, profert vermiculum, eo quod ex corruptione folii nascatur. Qui quando bene obtinet medium gallae, pronunciant aëromantici, quod futura hiems erit asperior; quando autem est circa extremum gallae, pronuntiant quod erit hiems lenis. Auch das Schicksalsorakel, das aus den Gallen abgelesen werden kann, ist ALBERTUS MAGNUS bekannt (s. u.). — Die Eichel ist kalt und trocken; galla autem est frigida et humida<sup>1)</sup>.

KONRAD VON MEGENBERG (1309 bis 1337) tut in seinem „Buch der Natur“ der Eichen und ihrer Gallen Erwähnung<sup>2)</sup>, und spricht dabei von demselben Witterungsorakel wie ALBERTUS MAGNUS. Er nennt die Gallen „Laubäpfel“.

Das älteste Lehrbuch der Kräuterkunde, welches auf die Gallen eingeht, ist der *Hortus sanitatis* (Ende des 15. Jahrhunderts). Die Abbildung, die in ihm von der Galle der *Cynips tinctoria* gegeben wird<sup>3)</sup> (vgl. Fig. 1), dürfte die älteste, im Sinne wissenschaftlicher Forschung veröffentlichte Abbildung einer Galle sein. Der zur „galla“ gehörige Text bringt nichts, was über die Mitteilungen der Alten hinausginge. Andere Gallen werden in dem Buche nicht erwähnt.

Am eingehendsten behandeln die Verfasser der Kräuterbücher, BOCK, MATTIOLI, LONICER u. a., stets die Galläpfel der Eichen, deren arzneiliche Verwendung außerordentlich vielseitig war. BOCK<sup>4)</sup> empfiehlt die „echten“ Galläpfel und ihr



Figur 1. Älteste Abbildung einer Galle, aus dem *Hortus sanitatis*.

<sup>1)</sup> A. a. O., lib. VI, cap. XXXI. — Ich zitiere nach der Ausgabe von MEYER-JESSEN (Berlin 1867. 441, 442).

<sup>2)</sup> Ausgabe von PFEIFER, FR. 1861. 343.

<sup>3)</sup> Der *Herbarius Moguntinus* enthält keine Gallenabbildung.

<sup>4)</sup> Die mir vorliegende Ausgabe ist durch MELCHIOR SEBIZIUS besorgt und in Straßburg 1577 erschienen.

Extrakt zum Gurgeln, als blutstillendes Mittel, zur Bekämpfung der Brechweigung, zu allerhand gynäkologischem Hausbedarf, zum Färben der Haare, zur Tintenbereitung usw. Die „unnützen“ einheimischen Eichengallen werden bei Bock ebenfalls eingehend behandelt; KANDEL hat einen guten Holzschnitt geliefert, der einen gallentragenden Eichenbaum zeigt. Bock hat nicht nur die großen kugligen Formen, sondern auch die Linsengallen der *Quercus*-Blätter gekannt; gegen den Herbst bilden sich auf der „linken“ Seite des Blattes weiße, runde Schläppchen oder „Blümlein“ — „dann also nennen es die Bawren“ —, welche abfallen und eine gute Eicheernte fürs kommende Jahr in Aussicht stellen<sup>1)</sup>.

Nächst den Eichengallen finden die der Rose ausführliche Behandlung, und zwar die Produkte der *Rhodites Rosae*. Bock bezeichnet sie als Schlafküntz („andere nennen solch Gewächs umbillig *Hypocisida*, doch was das ist, mag man in Dioscorides lib. I, cap. CXII besehen“). Nicht übel ist die Abbildung, die MATTIOLI von den Gallen gibt. Galle und Gallenbewohner werden als Mittel gegen Beinleiden und Kropf, der Gallenbewohner ferner als Anthelminthium erwähnt. LONICER vergleicht die Bedeguarer ganz treffend mit der Frucht (bzw. Cupula) von *Castanea*<sup>2)</sup>.

Auf den Ulmen fielen die Aphidengallen auf. Wenn im April oder Mai „Mehltan“ auf die Blätter fällt, so „rümpfen“ sich, wie bei Bock zu lesen, diese zusammen, und von solcher Feuchtigkeit wachsen in denselben gerümpften Blättern kleine Würmlein. Gemeltes Presten — fährt Bock fort — widerfährt auch dem jungen Gudelrebenlaub. Bei Bock und noch deutlicher in der mir vorliegenden MATTIOLI-Ausgabe sind offenbar die Gallen von *Tetraneura Ulmi* gemeint, wenn von den „gerümpften Knöpfchen“ der Blätter die Rede ist, deren klarer, klebriger Saft sich beim Eintrocknen in „Mücken“ verwandeln soll.

Bei einer Durchsicht des MATTIOLISCHEN Kräuterbuches stößt man auf zahlreiche weitere Mitteilungen über Gallen. Eine Teilfigur der die „rote Tanne“ veranschaulichenden Abbildung dürfte als Galle von *Adelges abietis* zu deuten sein (fol. 24). Von derselben Galle liefert CLUSIUS<sup>3)</sup> eine beachtenswerte Beschreibung: Nucamenta . . . e squamulis imbricatum compositis, . . . quae maturitate dehiscencia, concavas inanitates et veluti cellulas ostendunt. Beim Mastix- und Terebinthenbaum (*Pistacia Lentiscus* und *P. Terebinthus*) werden verschiedene *Penphigus*-Gallen beschrieben und abgebildet, von welchen die des *P. cornicularis* und des *P. semilunarius* sicher zu erkennen sind (fol. 26—28). Bei den Eschen bildet sich — wenn die Frucht nicht anschwächt — ein „gerümpft Gewächs“ hervor, in dessen Beschreibung wir die „Klunkern“ der modernen Autoren wiedererkennen (fol. 36). Weiterhin erwähnt MATTIOLI, auf die Autorität älterer Autoren hin, die Gallen von *Tamarix*, welche sich bewegen, wenn man sie in die Sonne legt, ferner Blattgallen von *Phillyrea* (*Braueriella*-Gallen?). Bei

<sup>1)</sup> MATTIOLI macht ähnliche Angaben wie Bock — nach ihm trägt die Eiche dreierlei Früchte: Eicheln, Gallen und Misteln — und weiß überdies, was für ein Orakel in ihnen liegt: bricht man im Jänner oder Hornung einen unversehrten Gallapfel auf und findet in ihm eine Fliege, so ist auf Krieg zu rechnen; ein Würmlein bedeutet Tenerung, eine Spinne stellt Pestilenz und Sterbenslauf in Aussicht. Dasselbe Orakel finden wir bereits bei ALBERTUS MAGNUS; ein ähnliches teilt LONICER mit.

<sup>2)</sup> Mir liegt die dritte Auflage der von JOACHIM CAMERARIUS besorgten deutschen Auflage (Frankfurt am Mayn, 1600) vor.

<sup>3)</sup> CLUSIUS, Rariorum aliquot stirpium per Hispanias observatarum historia. Antverpiae 1576. Lib. I, p. 21.

Besprechung der Buche heißt es: „Mitten auf dem Blat wechst gemeiniglich ein spitziges Beerlin oder Küglin, welches lieblich sihet, wie ein schön rötlich Epffelein“; von seinem tierischen Bewolmer wird nichts gesagt. Natürlich handelt es sich um die Galle von *Mikiola fagi*.

Weitere Mitteilungen über Gallen, besonders über die der Eichen findet man in zahlreichen anderen kompulatorischen Werken des 16. und 17. Jahrhunderts; man vergleiche besonders des Botanographen LOBELIUS *Plantarum seu stirpium historia* (1576), ferner DODONAEUS, *Stirpium historiae pentades VI* (1616) und die Zitate in BAUHINS *Pinax* (1623).

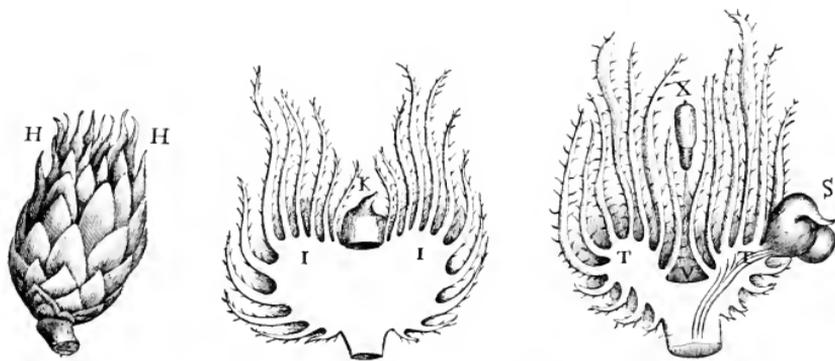
Der Begründer der wissenschaftlichen Cecidologie ist ohne Zweifel der „philosophus et medicus bononiensis“ MARCELLO MALPIGHI (1628—1694), derselbe Forscher, der Untersuchungen über die Anatomie des Gehirns und der Lunge und über die Entwicklung des Hühneries angestellt und namentlich mit seinem grundlegenden Werk über die „Anatome plantarum“ (London 1675 und 1679) sich in die Reihe der bedeutendsten Naturforscher aller Zeiten gestellt hat. In seinem pflanzenanatomischen Handbuch<sup>1)</sup> finden wir ein ausführliches Kapitel über die Gallen (de gallis) und ferner ein kürzeres: *De variis plantarum tumoribus et excrescentiis*. Das eine bringt eine damals unerreicht gründliche Beschreibung von mehr als 60 Gallen<sup>2)</sup>, das andere berichtet über mancherlei kropffartige Schwellungen an verschiedenen Pflanzen, über Pilzkrankheiten und einige Gallen, die MALPIGHI nicht als solche erkannt hat<sup>3)</sup> (Wirrzöpfe der Weiden, „*Erineum populinum*“ auf der Pappel, *Erineum* auf *Vitis*). Der große Fortschritt MALPIGHIS liegt vor allem darin, daß er die Bildung der Gallen auf die Besiedlung durch Insekten zurückführt; er findet die naturnotwendige Ergänzung zur Beschreibung der Gallen in der Untersuchung der Gallentiere und stellt über die biologischen Beziehungen zwischen Gallentieren und Pflanzengallen Erwägungen an. Sehr ausführlich wird der Legestachel der Cynipiden behandelt; in der Abbildung der Galle von *Biorrhiza pallida* kann man sogar den eingeschlossenen Stiel des Eies wiedererkennen. Auch die tierischen Feinde der Gallen kennt MALPIGHI (*Synergus Reinhardi* in der Galle von *Cynips Köllari* auf *Quercus*). MALPIGHI ist ferner der erste, der das Innere der Gallen aufmerksam untersucht, ihre Entwicklungsgeschichte und Phänologie beachtet und

<sup>1)</sup> Deutsche Bearbeitung von M. MÖBIUS in OSTWALDS Klassikern der exakten Wissenschaften (Nr. 120. Leipzig 1901). — Briefe von MALPIGHI, von welchen einige sich auch auf Gallen beziehen, hat L. FRATI veröffentlicht (*Lettere inedite di MARCELLO MALPIGHI tratte dagli autografi*. Malpighia 1904. 18, 3; vgl. Marcellia 1904. 3, V).

<sup>2)</sup> Vgl. MASSALONGO, C., *Le galle nell'Anatome plantarum di M. MALPIGHI* (Malpighia 1898. 12, 20).

<sup>3)</sup> Vgl. SCHLECHTENDAL, D. F. C. v., MALPIGHIS Abhandlung „*De variis plantarum tumoribus et excrescentiis*“ (Bot. Zeitg. 1866. 24, 217, 225).

ihre Anatomie kennt. Von seinen entwicklungsgeschichtlichen Studien soll Figur 2 eine Vorstellung geben. Die Figur erinnert gleichzeitig daran, daß MALPIGHI nicht nur die typisch entwickelten Gallenexemplare, sondern auch die atypischen Individuen beachtet und zu erklären versucht hat. MALPIGHI hat nicht nur die weit verbreiteten Rosen-, Buchen- und Eichengallen (*Rhodites Mayri*, *Rh. rosarum*, *Rh. rosae*, *Mikiola fagi*, *Neuroterus lenticularis*, *N. numismalis*, *Biorrhiza pallida*, *Andricus fecundator*, *A. inflator*, *Dryophanta longiventris*, *Cynips Kollari* u. a.) gekannt, sondern auch minder auffällige Gallen an Kräutern gesammelt und beschrieben (*Aulax Latreillei* an *Glechoma hederacea*, *Macrolabis Marteli* an *Hypericum perforatum*, *Ceutorrhynchus pleurostigma (sulcicollis)* an *Brassica oleracea* u. a.); eine Dipteren-galle, die MALPIGHI an *Euphorbia*



Figur 2. Verschiedene Entwicklungsstadien der Galle des *Andricus fecundator* auf *Quercus* (nach Malpighi-Möbius). H—H das Äußere der Galle. I—I, T—T blättertragende Achsenwucherung; in ihrem Scheitel die Innengalle K. Die dritte Figur zeigt die Innengalle losgelöst (X), V ihre Insertionsstelle. S eine andere Galle, die sich an der des *A. fecundator* gebildet hat.

*Cyparissias* gefunden hat, ist erst von KIEFFER neuerdings wieder gefunden worden<sup>1)</sup>). MALPIGHI ist schließlich auch als Entdecker der Leguminosenwurzelknöllchen noch zu nennen.

Über die teleologische Seite des Gallenproblems läßt sich MALPIGHI folgendermaßen ans: „Nicht nur für die vollkommenen Tiere hat die Natur festgesetzt, daß sie sich gegenseitig zur Nahrung dienen, sondern auch den Insekten und unvollkommenen kleinen Tieren, denen in den Pflanzen gewissermaßen ein fettes Erbe gegeben ist, hat sie eine solche Geschicklichkeit verliehen, daß sie nicht bloß von jenen ihren täglichen Unterhalt empfangen, sondern daß sie die Pflanzen selbst zwingen, den an ihnen abgelegten Eiern den Uterus und sozusagen die nährenden Brüste zu ersetzen. Diese Dienstleistung der Pflanzen erfolgt nun nicht anders als durch ihre eigene Verunstaltung, so daß durch den an die Insekten gezahlten Tribut der eigene Haushalt der Pflanzen verändert wird und durch falsche Leitung der Ernährung und Zersetzung ihres eigenen Saftes die

<sup>1)</sup> Nach MÖBIUS a. a. O. 80.

Neubildung von Organen erfolgt, indem häufig krankhafte Geschwülste auftreten, die wir mit dem Namen Gallen belegen wollen.“ MALPIGHI fährt fort: „Obwohl der alte Name Galle eigentlich gewissen Kugeln, die besonders an den eicheltragenden Bäumen entstehen, zukommt, so wird man doch unter Beachtung ihrer Entstehungsweise und ihrer die Tiere beständig ernährenden Funktion, diesen Namen Gallen auch uneigentlich anwenden dürfen, indem man diese Bezeichnung auch auf die übrigen, auch unähnlichen Auswüchse und krankhaften Gebilde der Pflanzen überträgt.“ MALPIGHI faßt den Begriff der Galle weiter als es heute geschieht und bringt auch Blattfleckenkrankheiten und Miniergänge in seiner Gallenabhandlung zur Sprache.

Auf MALPIGHI'S Anschauungen von der Ätiologie der Gallen näher einzugehen behalten wir uns für das VI. Kapitel vor.

Daß MALPIGHI'S scharfes Auge fast ausschließlich histioide Gallen beachtet und als Gallen erkannt hat, hängt ohne Zweifel damit zusammen, daß sehr viele organoide Gallen durch sehr kleine Parasiten erzeugt werden. Völlig unbekannt waren ihm jedoch auch die Gallmilben und ihre Befähigung zur Gallenbildung durchaus nicht, wie aus Beschreibung und Abbildung der Galle des *Eriophyes populi* hervorgeht.

Einige organoide Gallenbildungen sind übrigens schon vor MALPIGHI in ihrer Ätiologie richtig erkannt und auf die Wirkung von Parasiten zurückgeführt worden. Vielleicht war BAUHIN der erste, der diesen Zusammenhang durchschaut hat, als er 1623 eine Blütengalle auf *Valeriana* „floris explicatione ab insectis prohibita“<sup>1)</sup> erklärt. Wahrscheinlich handelt es sich um die von der Psyllide *Trioza Centranthi* VALLOT erzeugte Galle. —

Als Vorläufer des MALPIGHI bezeichnet TROTTER<sup>2)</sup> den Bologneser Botaniker ULISSE ALDROVANDI (1549—1605), der in verschiedenen Schriften auf Teratologie und Gallenkunde mehrfach eingeht und sehr zahlreiche Formen gekannt hat. Bei TROTTER (a. a. O.) findet man nähere Angaben über die Werke der Bologneser Botanikerschule aus dem 17. Jahrhundert, die sich mit Gallen befassen. MONT-ALBANUS OVIDIUS widmet verschiedenen Gallenformen lateinische Distichen; der Galle des *Diastraphus Rubi* (auf *Rubus*) gilt folgendes Distichon:

Non erit egregium nunc lactatura stuporem  
Fert ubi pro spinis Ubera mille Rosa?

und das folgende der Galle der *Biorrhiza pallida*:

Aera per liquidum volitantia femina quorov  
Incerti patris dixeris esse Genus.

Unter den deutschen Forschern hat R. J. CAMERARIUS (1665—1721), der durch seine Untersuchungen über Blütenmorphologie und seine Entdeckung des

<sup>1)</sup> BAUHINI Pinax, 1623. lib. IV, sect. VI, p. 165. XIXb. — TOURNEFORT führt die (durch *Eriophyes Thomasi* hervorgerufenen) Triebspitzendeformationen an *Thymus Serpyllum* vermutungsweise auf Insektenstich zurück (Histoire des plantes qui naissent aux environs de Paris, 1698).

<sup>2)</sup> TROTTER, A., Le cognizioni cecidologiche e teratologiche di ULISSE ALDROVANDI e della sua scuola (Marcellia 1910. 9, 114). — Von ALDROVANDI sind noch alte Herbarien mit Gallen erhalten. Weiterhin bewahrt die Bibliotheca anglicana in Rom die Herbarien des GIERARDO CIBO (1532 und etwa 1550), über deren Gallen PENZIG Mitteilung macht (Contribuzione alla storia della botanica. Genova 1904; vgl. Marcellia 1904. 3, Ref. No. 165).

Geschlechts der Pflanzen sich unsterblich gemacht hat, sich als erster MALPIGHI angeschlossen. Seine Oratio de quereum gallis geht von der Beobachtung eines von *Neuroterus baccarum* infizierten Eichenzweiges aus („ramulus quercinus uvae ferens“); die abnormen beerenähnlichen Gebilde erkannte CAMERARIUS als Gallen, und zwar als Blütengallen: „subjectum ipsarum sunt flores quercus, causae sunt insecta“. Die Definition für den Begriff der Galle gibt der Autor im Anschluß an MALPIGHI folgendermaßen: gallae sunt morbosae excrescentiae, vi depositi ovi a turbata plantarum compage et vitiato humorum motu excitatae, quibus inclusa ova et animalcula velut in utero foventur et augentur, donec manifestatis firmatisque propriis partibus quasi exoriantur, novam exoptantia auram. Sehr hübsch ist der Schluß der Rede mit der witzigen Absage an den mittelalterlichen Gallenaberglauben<sup>1)</sup>.

MALPIGHIS Werk hatte die Erforschung der Gallen auf vielversprechende Bahnen geleitet. Man möchte meinen, daß die Vielseitigkeit seiner Fragestellungen der Cecidologie das Interesse vieler Forscher hätte gewinnen müssen. Trotzdem sind die Fortschritte der folgenden Zeit sparsam bemessen. Dem 17. Jahrhundert ist hinreichend Rechnung getragen, wenn RÉAUMUR und PERSOON genannt werden. RÉAUMUR hat in seinen Mémoires pour servir à l'histoire des insectes (1734—1742, Bd. III) auf der von MALPIGHI geschaffenen Lehre fußend eine große Zahl wichtiger Mitteilungen über Gallen und Gallentiere, über Entwicklungsgeschichte, Anatomie, Ätiologie und Biologie der Gallen zusammengestellt. 1797 erscheint PERSOONS Tentamen dispositionis methodicae fungorum, das wegen der ersten eingehenden Mitteilungen, die es über *Erineum*-Gallen bringt, uns interessiert.

Das 19. Jahrhundert bringt doppelten Fortschritt: einmal wird die Kenntnis der verschiedenen Gallenformen, die spezielle Cecidologie, durch die Arbeit zahlreicher Forscher auf eine befriedigende Höhe gebracht; die Gallenfloristik entsteht, die Grundlagen für die Gallen-

<sup>1)</sup> Man vergleiche mit der Oratio des CAMERARIUS den Bericht, den JOH. MATTH. FABER (1626—1702, Heilbrom) von demselben Objekte gibt. (De comedente eibus etc.) Auch FABER kennt MALPIGHIS Schriften. — Das Phänomen der weintraubenträgenden Eiche hat mehr als einmal die Gemüter erregt. ALBERTUS MAGNUS (De vegetabilibus) äußert sich eingehend darüber. Das Defensorium involatae virginitatis Mariae (Ende des 15. Jahrh.) bringt sogar eine Abbildung des merkwürdigen Eichenbannes und des Gelehrten, der ihm prüft; von einer Gallenabbildung (s. o. Fig. 1) kann dabei aber nicht die Rede sein (vgl. Faksimileausgabe, Weimar 1910). RÉAUMUR erzählt, daß die Gallen des *Neuroterus baccarum*, um die es sich bei allen diesen Mitteilungen handelt, „furent bruit en Allemagne 1693 et 1694. Elles furent observées par plusieurs sçavans, dont quelques-uns qui n'avoient pas des idées bien claires des productions de la nature le crurent hors de l'ordre, qu'elle a établi et que la diablerie avoit eu part à leur formation“ (Mém. p. servir à l'hist. des insectes. 3, 442). — Über die Anfänge der Beschäftigung mit den Gallen in England (TH. BROWNE 1668) vgl. CONNOLD, E. T., British oak galls, 1908.

geographie werden gelegt. Mitteleuropa darf, was die Ziele der speziellen Cecidologie betrifft, als vortrefflich erforscht bezeichnet werden.

Die Resultate, welche in den letzten Jahrzehnten auf diesem Gebiet gewonnen worden sind, veranschaulichen uns die Gallenverzeichnisse aus alter und neuer Zeit. HAIMHOFFEN stellt 1858 ein Verzeichnis von etwa 300 Gallen zusammen<sup>1)</sup>, SCHLECHTENDALS Anleitung zur Bestimmung der deutschen Gallen kommt auf 1315 Nummern<sup>2)</sup>, und HOUARDS neuester Gallenkatalog<sup>3)</sup> gibt für Europa und die außer-europäischen Mittelmeerländer von nicht weniger als 6279 Gallen eine kurze Beschreibung.

Gleichen Schritt mit der Erforschung der Gallen hielt die Erforschung der Gallenerzeuger. Die artenreiche Schar der Gallmilben (*Eriophyidae*) hat NALEPA geordnet, über die Systematik der Aphiden sind wir durch zahlreiche Arbeiten von BUCKTON, CHOŁODKOWSKY u. a., über die Dipteren durch BERGENSTAMM und LÖW, RÜBSAAMEN u. a. belehrt worden, systematische Werke über die Cynipiden haben DALLA TORRE und KIEFFER geliefert. Später bei eingehender Behandlung der Gallenerzeuger werden wir zahlreiche der einschlägigen Werke und Abhandlungen anführen.

Die Förderung der botanisch-mikroskopischen Forschung kam dem Studium der Pilzgallen — der wirklichen und der vermeintlichen — zustatten. Die von Gallmilben hervorgerufenen Erineen oder Filzgallen, die man lange für Pilze gehalten hatte<sup>4)</sup>, wurden durch FÉE<sup>5)</sup> in ihrer wahren Natur erkannt; RÉAUMURS „Galles en moisissures“ erwiesen sich als parasitisch lebende Pilze (Uredineen); ähnliche Richtigstellungen erfuhren manche andere irrtümliche Deutungen<sup>6)</sup>. Da die

<sup>1)</sup> HAIMHOFFEN, Beobachtungen über die Menge und das Vorkommen der Pflanzengallen und ihre spezielle Verteilung auf die verschiedenen Pflanzengattungen und Arten (Verhandl. zool.-bot. Ges. 1858. 8, 285). Die Zahl der Gallen aller Länder schätzt H. auf 5000.

<sup>2)</sup> SCHLECHTENDAL, D. H. R. v., Gallbildungen (Zooecidien) der deutschen Gefäßpflanzen. Zwickau 1891.

<sup>3)</sup> HOUARD, Les Zooécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée. Paris 1909. 2 tomes.

<sup>4)</sup> FRIES hatte drei Gattungen *Taphrina* Fr., *Erineum* PERS. und *Phyllerium* Fr. unterschieden.

<sup>5)</sup> FÉE, Mémoire sur le groupe des Phyllériés. Paris et Strasbourg 1834. Vgl. auch UNGER, Die Exantheme der Pflanzen. Wien 1883.

<sup>6)</sup> Verschiedene neue „Arten“ oder „Varietäten“ älterer und neuerer Autoren sind nichts anderes als verkannte Gallen. Ich benutze die Gelegenheit, um diese Beziehungen zwischen Systematik und Cecidologie mit einigen Beispielen zu illustrieren. LINNÉ (Flora suec. 2. edit. 1755. 113) hielt die Gallen der *Livia juncorum* auf *Juncus lamprocarpus* EURE. (bezw. *J. articulatus* L.) für eine vivipare Herbstform. *Juncus lagenarius* GAY ist nach DUVAL-JOUE identisch

Lehre von den auf Pflanzen parasitisch lebenden Pilzen überhaupt eine Errungenschaft des 19. Jahrhunderts ist, geht auch die Lehre von den Mycocecidien nur mit ihren ersten Anfängen auf frühere Zeit zurück<sup>1)</sup>.

Werke zur Bestimmung der Gallen sind folgende:

v. SCHLECHTENDAL, Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefäßpflanzen. Zwickau 1891.

HIERONYMUS, G., Beiträge zur Kenntnis der europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben (Jahresber. schles. Ges. f. vaterl. Kult. Erg.-Heft 1890. 68, 49).

DARBOUX und HOUARD, Catalogue systématique des zooécidies de l'Europe et du bassin méditerranéen, Paris 1901. Ferner: Hilfsbuch für das Sammeln der Zoocecidien mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Europas und des Mittelmeergebietes, Berlin 1902.

HOUARD, Les Zooécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée. Paris 1909. 2 tomes.

mit *J. fontanesii* GAY, dessen Fruchtknoten durch Galleninfektion deformiert sind; *Carex syciocarpa* LEBEL ist die durch eine Fruchtgalle entstellte *Carex verna* VIL. (nach CARUEL, T., Una mezza centuria di specie e di generi fondati in botanica sopra casi teratologici o patologici, N. giorn. bot. ital. 1880. 12, 5). Die von BORY DE S. VINCENT aufgestellte Spezies *Clavaria Lauri* mußte gestrichen werden, da die seltsamen Wucherungen am Lorbeerbaum sich als die Galle des *Exobasidium Lauri* erwiesen; SCHACHT hatte dieselben Gebilde für die Luftwurzeln des Lorbeers erklärt (Literaturnachweise bei GEYLER, H. TH.: *Exobasidium Lauri* n. sp. als Ursache der sogenannten Luftwurzeln von *Luzula canariensis* L., Botan. Zeitg. 1874. 32, 321). Die von KÜTZING (Tabulae phycol. 6, 22) beschriebene *Vaucheria sacculifera* ist nichts anderes als eine mit *Notommata*-Gallen besetzte *V. geminata* (vgl. MAGNUS, P., Über die Gallen, die ein Rädertierchen *Notommata Werneckii* EHRENB. an *Vaucheria*-Fäden erzeugt, Verh. bot. Ver. Provinz Brandenburg 1876. 18, 125). *Luzula pilosa* var. *prolifera* DÖLL ist eine durch *Ustilago Luzulae* SACC. hervorgerufene Deformation (THOMAS, FR., Ein Mycocecidium von *Luzula pilosa*. Mitt. Thüring. Bot. Ver. N. F. 1904. 19, 125), *Phleum Boehmeri* f. *vivipara* ist die Galle des *Tylenchus Phlei* (vgl. HORN, Die Älchengallen auf *Phleum Boehmeri* WIBEL, Arch. Ver. Freunde der Naturgesch. Mecklenburg, Güstrow 1888. 42, 139). MASSALONGO, C. (A proposito di una modificazione gymnosperma del *Juniperus communis* var. *nana*, Marcellia 1904. 3, 113) erkennt in SCHRÖDERS *J. communis* var. *nana* var. *gymnosperma* (Spielart mit „offenen Beeren“) die Galle des *Eriophyes quadrisetus*. *Medicago ononidea* DE COINCY ist nach REYNIER eine durch Aphiden veranlaßte Mißform der *M. minima* LMK., *Alyssum maritimum* LAM. var. *densiflorum* LAG. ist keine Varietät, sondern ein Phytophagocecidium (*Eriophyes Drabae*?) (REYNIER, A., La prétendue espèce *Medicago ononidea* DE COINCY etc. Bull. Soc. bot. France 1908. 55, 553) u. dergl. m.

<sup>1)</sup> MALPIGHI hat, wie aus seiner zweiten Abhandlung hervorgeht, verschiedene Pilzgallen (*Roestelia lacerata* Sow. auf *Crataegus oxyacantha*, *Puccinia Agropyri* ELL. et EV. auf *Clematis vitalba*, *Puccinia Caricis* (SCHUM.) REBENT. auf *Urtica dioica*) in den Händen gehabt, aber in ihrer wahren Natur natürlich nicht erkennen können.

Das zuletzt genannte Werk ist weitaus das umfassendste. Künftige Hinweise auf HOUARDS Gallenkatalog werden sich stets auf den 1909 erschienenen beziehen.

Erst im Erscheinen begriffen ist das von EW. H. RÜBSAAMEN herausgegebene Tafelwerk: Die Zooecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewolmer (Stuttgart 1911).

Ein wichtiges Hilfsmittel, welches vor allem der Formenkenntnis und deren Verbreitung dienen soll, sind die verschiedenen cecidologischen Herbarien. Zuerst gaben 1890 HIERONYMUS und PAX ein „Herbarium cecidologicum“ heraus, das später von DITTRICH und PAX fortgesetzt wurde; bisher sind 18 Faszikel mit 500 Nummern erschienen. 1900 kam die von TROTTER und CECCONI herausgegebene „Cecidotheca italica“ hinzu, von welcher bis jetzt 20 Faszikel (500 Nummern) vorliegen. Von den „Zooecidia et Cecidozoa imprimis provinciae Rhenanae“, welche GREYLLIUS und NIESSEN edidieren, sind bisher 5 Faszikel (125 Nummern) erschienen. In jüngster Zeit hat JAAP mit der Herausgabe einer vierten Kollektion begonnen („Zooecidiensammlung“), von der bisher zwei Serien (50 Nummern) herausgekommen sind. Von der Cecidiensammlung desselben Forschers liegen bisher 6 Serien vor; von der „Chermotheca italiana“, welche A. BERLESE und G. LEONARDI herausgeben, sind 4 Faszikel erschienen.

Als internationale Zeitschrift, welche allen Interessen der Cecidologie dienen will, wäre die von A. TROTTER (Avellino-Italien) redigierte *Marcellia* zu nennen, von welcher bisher (1911) zehn Bände erschienen sind.

Neben der speziellen Cecidologie und den ihr nahestehenden Fragen fand die von MALPIGHI glänzend inaugurierte allgemeine Cecidologie im 19. Jahrhundert durch die Arbeiten zahlreicher Forscher kräftige Förderung. LACAZE-DUTHIERS, BEYERINCK und FR. THOMAS haben hier bahnbrechend gewirkt, indem sie zeigten, in wie hohem Maße die Gallen nach allgemeinen anatomischen, physiologischen und biologischen Gesichtspunkten das Interesse zu fesseln vermögen, und welche Fülle von allgemeinen Fragen mit ihrer Hilfe der Botaniker und Zoologe zu lösen instande sein wird. LACAZE-DUTHIERS hat namentlich die Anatomie der Gallen gefördert, THOMAS vor allem nach entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten die Gallen erforscht, BEYERINCK neben anatomischen und ontogenetischen Studien die entwicklungsmechanische Seite des Problems in Angriff genommen. —

## Forschungsziele und Forschungswege der allgemeinen Cecidologie.

Auch diejenigen Gallen, welche durch besonders auffällige Kennzeichen allen normalen Organen der Wirtspflanze durchaus unähnlich werden, bestehen doch aus Zellen, die in den wesentlichen morphologischen und physiologischen Punkten mit den normalen übereinstimmen, und die Wachstumsvorgänge, durch welche die Gallen zustande kommen, sind dieselben, welche die normalen Organe der Pflanzen entstehen und groß werden lassen. Die Gesichtspunkte,

nach welchen wir die Gallen zu erforschen haben werden, können daher keine anderen sein als diejenigen, nach welchen wir die normalen Pflanzenteile untersuchen: wir werden nach der Entwicklungsgeschichte der Gallen zu forschen haben, die äußeren und inneren, makroskopisch und mikroskopisch wahrnehmbaren Formeigenschaften, welche ihren verschiedenen Entwicklungsstadien eigen sind, festzustellen haben, ferner ihre chemische Zusammensetzung, ihre Assimilations- und Atmungstätigkeit, ihre Transpiration u. v. a. untersuchen müssen. Die Gallen werden aber nicht nur als Gebilde für sich — losgelöst aus dem Zusammenhange, in dem sie die Natur uns zeigt, Gegenstand unseres Studiums sein dürfen; vielmehr werden wir ihre Beziehungen zur Wirtspflanze, ihre Verteilung an ihr, ihren Einfluß auf sie — und ebensowohl die Beziehungen zwischen den Gallen und ihren Erzeugern zu berücksichtigen haben; kausalen wie finalen Gesichtspunkten wird dabei Rechnung zu tragen sein: die Forschungen nach der Ätiologie der Gallen versprechen wertvolle Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Organismen; beim Suchen nach Zweckmäßigkeitsbeziehungen zwischen Parasit und Galle werden wir vielleicht mit beachtenswerten Anpassungsercheinungen uns bekannt machen können.

Für alle diese Untersuchungen liefert die Natur alljährlich eine unermessliche Fülle Material, das namentlich demjenigen, der auch seltenere Funde zu berücksichtigen und atypisch entwickelte Gallenindividuen neben den typisch ausgebildeten zu verwerten weiß, eine große Zahl von Fragen zu behandeln gestatten wird.

Vielen anderen Fragen gegenüber, deren Lösung der Cecidologe anzustreben hat, genügt es aber nicht, das Material, welches wir in der Natur fertig vorfinden und die verschiedenen Entwicklungszustände der Gallen und Gallenerzeuger, die im Freien an den natürlichen Fundplätzen gesammelt werden können, einer sorgfältigen Prüfung zu unterziehen; vielmehr wird es für den Forscher in vielen Fällen wünschenswert, ja sogar unerlässlich werden, die Entwicklung von Gallen und Gallenerzeugern vor seinen Augen und unter leicht kontrollierbaren, wenn möglich plannäßig variierbaren Entwicklungsbedingungen sich abspielen zu lassen, mit anderen Worten: es muß versucht werden, die Produktion von Gallen in das Laboratorium und den Versuchsgarten zu verlegen.

Nun soll zwar gewiß nicht gesagt werden, daß die Fragen, welche mit Hilfe des von der Natur selbst gelieferten Gallenmaterials gelöst werden können, schon alle gelöst oder auch nur in Angriff genommen wären. Davon kann gar keine Rede sein. Trotz der zahlreichen Einzelstudien, welche z. B. über Entwicklung oder Anatomie der Gallen ver-

öffentlich worden sind, bleibt selbst auf diesen Teilgebieten der Cecidologie und selbst für die Erforschung der relativ gut bekannten europäischen Formen noch das Beste zu tun. So z. B. scheint es mir nicht zweifelhaft, daß eine wirklich eindringende anatomische Untersuchung vieler einheimischer Gallen, namentlich dann, wenn der Untersucher eine große Anzahl von Exemplaren genauer Prüfung unterzieht, noch eine Fülle wichtiger und überraschender Ergebnisse zeitigen wird.

Andererseits kann der Ausbau der experimentellen Forschungsrichtung, welche sich in der angedeuteten Weise von dem in der Natur fertig vorliegenden Untersuchungsmaterial unabhängig zu machen sucht, nicht dringend genug empfohlen werden: ein Ausbau in die Breite, bei dem eine immer größere Zahl von Arten der Gallenerzeuger und der gallentragenden Pflanzen in den Kreis der experimentellen Untersuchung gezogen wird, — und ein Ausbau in die Tiefe, der eine immer detailliertere Erforschung einzelner Formen, den Einfluß immer mannigfaltiger kombinierter Außenbedingungen auf Entwicklung der Gallen und Gallenerzeuger zum Ziele hat.

Für die auf Pflanzen parasitisch lebenden Pilze ist die Bedeutung und die Unentbehrlichkeit intensiver und extensiver Experimentalstudien längst anerkannt; die Untersuchungen, welche seit einigen Jahrzehnten mit staatlichen Mitteln an zahlreichen Instituten aller Kulturländer ausgeführt worden sind, haben über die Krankheitserreger der Pflanzen und ihre biologischen Beziehungen zu den Wirten eine Fülle neuer Erkenntnisse zutage gefördert. Von Versuchsgärten, die der experimentellen Erforschung der Gallen, insbesondere der Zooecidien dienen sollen, und den durch sie ermöglichten Studien ließe sich mit gutem Recht eine ähnliche Fülle wertvoller Ergebnisse erwarten.

Untersuchungen in der angeführten Richtung sind bisher überhaupt nur von wenigen Forschern angestellt worden und haben hauptsächlich den Cynipiden und ihren Gallenprodukten gegolten. Die Tragweite und die Reichhaltigkeit der Ergebnisse, welche von diesen Autoren gewonnen worden sind — ich verweise nur auf die Arbeiten ADLERS und BEYERINCKS — berechtigen dazu, auch von künftigen experimentellen Gallenforschungen, deren Inangriffnahme hier das Wort geredet werden soll, reiche Ernte zu erwarten. Wir dürfen uns von ihnen nicht nur neue Aufschlüsse über Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Biologie der Gallenerzeuger versprechen, sondern auch über Anatomie, Morphologie, Physiologie und namentlich über die Entwicklungsmechanik der Pflanzen, welcher der experimentelle Betrieb der Cecidologie Wege erschließt, die — nach dem jetzigen Stand der

Wissenschaft — ausschließlich auf dem Umweg über die Gallenforschung gangbar werden. Über die Regeneration der Gallen wissen wir bisher nichts; junge Gallen durch chemische Mittel in ihrer Entwicklung zu beeinflussen, und auf diesem Wege Einblicke in die Ätiologie der Gallen zu gewinnen, ist meines Wissens noch nie versucht worden. Alle derartigen Bemühungen erscheinen deswegen besonders wertvoll, weil bei der Gallenbildung — wenigstens bei Entstehung der komplizierteren Gebilde — das Gestaltungsvermögen der Pflanze sich von einer Seite zeigt, die eben nur bei der Produktion von Gallen sich offenbart. Die aufmerksame Musterung des von der Natur gelieferten Untersuchungsmaterials hat zwar längst ergeben, daß bestimmte Individuen der Wirtspflanzen für diejenigen Erkrankungen, welche die Gallen für den Wirt bedeuten, unter dem Einfluß bestimmter Ernährungsbedingungen besonders „disponiert“ werden; die experimentelle Erforschung der Frage steht noch aus. Welche Förderung die Frage nach den „biologischen“ Rassen der Parasiten durch ausgedehnte Experimente und nur durch diese erfahren kann, lehren die seit ERKSSONS Vorgang mit großer Energie allenthalben durchgeführten Rostpilzuntersuchungen und die Ergebnisse, die NOBBE, HILTNER u. a. durch ihre Studien über die Leguminosensknöllchen gewonnen haben. Die experimentelle Erforschung der biologischen Rassen der Gallenerzeuger ist bisher kaum in Angriff genommen worden. Über den Einfluß des Klimas und der Bodenformation auf die Kleinwelt der Gallenerzeuger bleibt niemand im unklaren, der jemals Gebirge und Tiefland, Kalkhöhen und Moore auf ihren Gallenreichtum hin zu vergleichen Gelegenheit gehabt hat. Gerade von einer experimentellen Bearbeitung der zuletzt angedeuteten Fragen lassen sich Resultate erwarten, die den Zoologen und Botaniker gleichermaßen befriedigen werden; der experimentell arbeitende Pflanzenmorphologe, der seine Aufmerksamkeit z. B. den Gallenmilben zuwenden wollte, würde auch tiergeographische Fragen lösen helfen können.

Ohne ausgedehntes Versuchsmaterial, das der ständigen Kontrolle des Forschers zugänglich bleibt und seiner Obhut anvertraut ist, d. h. ohne Versuchsfelder wird freilich die Mehrzahl der hier angeregten Fragen nicht mit dem nötigen Nachdruck in Angriff zu nehmen sein. —

Um an willkürlich ausgewählten Pflanzenindividuen Gallen hervorzurufen, bedarf es einer Übertragung der lebendigen Gallenerzeuger auf die Versuchsobjekte; — denn unabhängig von jenen durch Injektion irgendwelcher Stoffe oder auf anderem Wege Gallen „künstlich“ zu erzeugen, ist bisher leider noch nicht gelungen.

Bei den Pilzen liegen die Dinge verhältnismäßig einfach. Da die Infektion der Experimentierpflanzen durch Sporen zu geschehen hat, handelt es sich um Ausgangsmaterial, das meist in großen Massen zur Verfügung steht und dessen Verwendung die Resistenz der Sporen gegen alle möglichen äußeren Einflüsse sehr erleichtert. Über die Aussaat von parasitischen Pilzen berichten TUBEUF und andere Autoren ausführlich<sup>1)</sup>; wie man mit Synchytrien zum Zweck der Gallenerzeugung zu arbeiten hat, ist bei LÜDI nachzulesen<sup>2)</sup>.

Durch *Rhizobium radicicola* auf den Wurzeln der Leguminosen die bekannten Bakteriengallen zu erzeugen, ist nicht schwer, da nach Aussaat der Knöllchen in Erde oder in der Nährlösung der Wasserkulturen die Bakterien ohne weiteres den Weg zu den Wurzeln der Versuchspflanzen finden.

Sehr viel diffiziler ist das Arbeiten mit manchen gallenerzeugenden Tieren.

Gallmilben lassen sich zwar mit den von ihnen besiedelten und deformierten Organen unschwer auf die zur Infektion bestimmten Versuchspflanzen übertragen; sobald die übertragenen Gallen oder Gallenfragmente welken, verlassen die Tiere ihr altes Heim und suchen ein neues, das unter ihren Einwirkungen früher oder später deformiert wird, — wenn alle Vorbedingungen zur Gallenbildung erfüllt sind.

Älchengallen zu erzeugen, ist ebenfalls nicht schwer. Es genügt, Älchengallen oder Stücke von solchen in die Erde der Versuchspflanzen zu bringen, gleichviel ob diese im freien Land oder in Töpfen gezogen werden; in den meisten Fällen dürften wohl Topfkulturen den Zwecken des Experimentators mehr entsprechen als Freilandkulturen.

Beim Experimentieren mit Insekten hat die Arbeit des Forschers meist mit der Aufzucht der Tiere aus den Gallen zu beginnen; nur bei den Hemipteren werden die umständlichen Aufzuchtverfahren durch unmittelbare Übertragung der Läuse von einer Pflanze auf die andere ersetzt werden dürfen.

<sup>1)</sup> Vgl. TUBEUF, C. v., Beschreibung des Infektionshauses und der übrigen Infektionseinrichtungen auf dem Versuchsfelde der biologischen Abteilung in Dahlem (Arb. biol. Anst. K. Gesundheitsamt 1901. 2, 161); Weitere Einrichtungen auf dem Versuchsfelde der Biolog. Abt. in Dahlem (ibid. 364). KLEBAHN, Die wirtswechselnden Rostpilze, Berlin 1904. 84. SADEBECK, Kritische Untersuchungen über die durch *Taphrina*-Arten hervorgebrachten Baumkrankheiten (Jahrb. wissenschaft. Anst., Hamburg 1890. 8).

<sup>2)</sup> LÜDI, Beiträge zur Kenntnis der Chytridiaceen. Dissertation, Bern 1901 (Hedwigia 1901. 40, 1).

**Aufzucht der Gallentiere und Impfung der Versuchspflanzen.** — Es waren hauptsächlich zoologische Forschungsziele und die Frage nach dem Generationswechsel der Cynipiden, welche ADLER veranlaßten, mit einer großen Zahl von Cynipidengallen, zumal den eichenbewohnenden, Aufzuchtversuche anzustellen. Bei ihm und bei BEYERINCK<sup>1)</sup> finden sich eingehende Angaben über die Methodik.

Die im Herbst an den Eichen reifenden Gallen werden eingesammelt und auf feuchten Sand gelegt. Die hohe Zimmertemperatur wirkt unvorteilhaft auf die Entwicklung der in den Gallen eingeschlossenen Larven; entweder es entstehen vorzeitig ausschließende, schwache Individuen, die für weitere Zuchtversuche nicht tauglich sind, oder es kommen überhaupt keine Imagines zustande. Man muß demnach die Gallen entsprechend ihrem natürlichen Aufenthaltsort der Winterkälte aussetzen. ADLER verfährt in der Weise, daß Blumentöpfe zur Hälfte mit Erde oder Sand gefüllt, die Gallen darauf ausgebreitet und mit einer Schicht Moos zugedeckt werden. Dann mag man noch den Topf mit Gaze zubinden und ihm schließlich in den Boden eingraben. Das herbstliche Einsammeln der Gallen erübrigt sich, wenn diese sich nicht von der Wirtspflanze ablösen und ihr Winterlager nicht auf dem Boden finden, sondern an der Mutterpflanze selber hängen bleiben wie die Gallen von *Rhodites Rosae*; in diesem Falle wird man mit dem Einsammeln des Aufzuchtmaterials bis zum Frühjahr warten dürfen. — BEYERINCK legt zur Aufzucht der Wespen die abgelösten Gallen in gläserne Deckellosen verschiedenen Formats, wie sie aus der Technik der Mikrobekultur bekannt sind.

Bei den meisten Cynipidenarten schlüpfen nach der Überwinterung im Frühjahr die Wespen aus; es gibt aber auch Gallen, welche das ganze folgende Jahr noch „ruhen“ und erst im nächstfolgenden das Tier ausschlüpfen lassen (*Andricus collaris*, *A. fecundator* n. a.). Die Gallen von *Andricus seminationis* sah ADLER teils im nächsten, teils erst im zweiten Frühjahr Tiere liefern. Gallen von *Andricus globuli*, die ADLER im Herbst 1876 eingelegt hatte, entließen zum Teil im Frühjahr 1878, zum Teil erst 1879 ihre Bewohner.

Bei der Behandlung der im Frühjahr entstehenden Gallen bedarf es im allgemeinen keiner lange währenden Aufbewahrung. Die Gallen, die oft recht saftreich sind, werden wiederum durch Auflegen auf feuchten Sand vor dem Vertrocknen geschützt. Da aus ihnen nicht die parthenogenetische Generation, sondern Männchen und Weibchen hervorschlüpfen, muß man mit der Fortsetzung der Kulturversuche warten bis die Copula eingetreten ist; diese erfolgt sehr bald nach dem Ausschlüpfen der Tiere. Will man sich Gewißheit darüber verschaffen, ob die Copulation stattgefunden hat oder nicht, so prüfe man das Receptaculum seminis der ♀ auf Sperma; wird solches bei den der Untersuchung geopfertem Exemplaren vorgefunden, so läßt sich annehmen, daß die meisten ♂ befruchtet sind.

Die Eichen, welche von den Gallentieren infiziert werden sollen, kultiviert man zweckmäßig in Töpfen, die Wespen werden auf die Pflanzen übertragen und mit ihnen eingezwängt — etwa unter Gazenetzen oder in die von BEYERINCK beschriebenen Würfel aus Drahtgeflecht, in welche die zur Infektion bestimmten Zweige der Versuchspflanze eingeführt werden. Viele Tiere sind beim

<sup>1)</sup> ADLER, H., Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Ztschr. f. wiss. Zool. 1881. 35, 151), BEYERINCK, M. W., Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 12.

Geschäft des Eierlegens gegen allerhand Sinneseindrücke so wenig empfindlich, daß man bei Beobachtungen und Experimenten an Pflanzenindividuen der freien Natur die Zweige mit den Eierlegenden Wespen abschneiden und zur Lupenbetrachtung usw. ins Zimmer tragen kann, ohne die Wespe in ihrer Arbeit zu stören (*Andricus pilosus*, *Rhodites Rosae*).

Handelt es sich um Wespen, welche Wurzeln infizieren, so pflanze man die Versuchseichen mit schlingenförmig nach oben gelegter Pfahlwurzel in die Töpfe. An dem Ende der Wurzel — auch wenn dessen Spitze zugrunde geht — bilden sich in nächster Nähe der Bodenoberfläche genug Wurzeln, die zur Galleninfektion geeignet sind.

Die Methode, mit eingetopften kleinen Eichenpflanzen zu arbeiten, versagt, wenn blühende Exemplare erforderlich sind. ADLER arbeitete in solchen Fällen mit abgeschrittenen Zweigen.

Kleine Pflanzen von *Hieracium* (*H. vulgatum* u. a.), welche der von *Aulacidea Hieracii* erzeugten Gallen wegen interessieren, werden bei der Infektion einfach mit Bechergläsern überstülpt.

Große Schwierigkeiten erwachsen bei Untersuchung zahlreicher Cynipidengallen dem Forscher dadurch, daß diese keineswegs nur von den Gallenwespen bewohnt werden, von welchen sie erzeugt worden sind und derentwegen man die Aufzucht vornimmt, und daß die gesuchten Organismen überhaupt völlig fehlen können. Von der Biologie dieser Fremdlinge, die als Inquilinen oder als Parasiten die Gallen bevölkern, und zu deren Studium wiederum die Aufzuchtbehandlung der Gallen unerlässlich ist, wird später in Kapitel VII ausführlich berichtet werden.

Zum Zwecke ihrer Aufzucht verfährt man in derselben Weise wie bei Aufzucht der rechtmäßigen Gallenbewohner. Die Inquilinen der mitteleuropäischen Eichengallen schlüpfen nach MAYR — entweder noch in demselben Jahre aus, in welchem die betreffende Galle gebildet wurde, — oder überwintern in der Galle.

Dipteren, welche ihre ganze Metamorphose in der Galle durchmachen, werden ebenso behandelt wie die bisher geschilderten Hymenopteren. Verlassen die Tiere die Gallen bereits als Larven, um sich im Boden zu verpuppen, so verfähre man mit RÜBSAAMEN<sup>1)</sup> in der Weise, daß die gallentragenden Pflanzen wie ein Blumenstrauß in Wasser gestellt werden und unter den Gallen ein Papiertrichter derart befestigt wird, daß die auskriechenden und herabfallenden Larven von ihm aufgefangen und zwischen dem wassergefüllten Gefäß und dem unteren Rand des Papiertrichters in ein untergestelltes Gefäß fallen. Hiernach werden die Tiere in ein mit sterilisiertem Sand gefülltes Kästchen übertragen; in dem Sand graben sie sich ein und verpuppen sich.

### Bezeichnung der Gallen.

Allen Ansprüchen, die man an eine wissenschaftliche Ausdrucksweise stellen darf, ist bei der Bezeichnung der Gallen erst dann genügt, wenn Gallenerzeuger und Wirtspflanze mit ihrem wissenschaft-

<sup>1)</sup> RÜBSAAMEN, EW. H., Über Gallen, das Sammeln und Konservieren derselben und die Zucht der Gallenerzeuger (Illustr. Ztschr. f. Entom. 1898. 3, 67).

lichen Namen genannt sind und womöglich auch noch der Ort der Gallenbildung, d. h. die Stellung der Galle am Pflanzenkörper, angeführt worden ist. Diese Bezeichnungsweise ist ein wenig umständlich und BEYERINCK hat daher vorgeschlagen, die Gallen kurzweg mit dem Speziesnamen ihres Erzeugers, z. B. die Gallen der *Mayetiola Poae* auf *Poa silvestris* (Halmknoten) *Poae*-Gallen zu nennen; für den mit ecidologischen Dingen Vertrauten wird diese kurze Bezeichnungsweise oft vollständig genügen, da in sehr vielen Fällen die Gallen einer Tierspezies ausnahmslos nur auf einer Pflanzenspezies anzutreffen sind und die Nennung der letzteren sich für den Kenner erübrigt, wenn die erstere hinreichend kenntlich gemacht ist<sup>1)</sup>. — Wir werden uns im folgenden der abgekürzten Bezeichnungsweise hie und da bedienen, im allgemeinen aber eine ausführliche Bezeichnungsweise bevorzugen. Was die lateinischen Namen der tierischen Gallenerzeuger betrifft, so werde ich mich im allgemeinen an die von HOUARD (s. o.) gewählte Nomenklatur halten.

Vulgärnamen für bestimmte Gallenformen oder in wissenschaftlichen Werken eingeführte, allgemein verständliche Namen stehen uns in sehr beschränkter Anzahl zur Verfügung. Mit dem Ausdruck Vergrünungen, Hexenbesen (balais de sorcière), Domerblüschchen u. dergl. sind große habituell miteinander übereinstimmende Gallengruppen, nicht die Produkte bestimmter Tier- oder Pflanzenspezies gemeint. Wenn dagegen von Bedeguar<sup>2)</sup>, Moos- oder Schlafäpfeln die Rede ist, so handelt es sich ausschließlich um die von moosartigen Emergenzen umhüllten apfelähnlichen Gallen der *Rhodites Rosae* auf *Rosa*. Als Klunkern bezeichnet man die Gallen des *Eriophyes Fraziini* auf der Esche, deren Infloreszenzen durch den Parasiten zu massigen, blumenkohlähnlichen Wucherungen umgestaltet werden. Wirrzöpfe nennt man recht anschaulich die aus weiblichen Infloreszenzen der Weide nach Besiedelung durch *Aphis umenticola* entstehenden, aus lauter kleinen Blattorganen zusammen-

<sup>1)</sup> Es ist vielleicht nicht ganz überflüssig darauf hinzuweisen, daß bei denjenigen Cynipiden, bei welchen zwei Generationen miteinander wechseln und von welchen zwei ganz verschiedene Gallen erzeugt werden, die Gallen nach den Tieren bezeichnet werden, welche aus jenen sich entwickeln. Eine „*Lenticularis*-Galle“ ist also diejenige, aus welcher *Neuroterus lenticularis* sich entwickelt, obgleich die Wespe, welche den in der Galle lebenden Organismus erzeugte und durch ihre Eiablage den Ort der Gallenbildung bestimmte, *Neuroterus buccarum* war. Diese Bezeichnungsweise ist schon deswegen die einzig richtige, weil bei den Cynipiden nicht das Muttertier, sondern die jugendliche Larve der Gallenerzeuger ist.

<sup>2)</sup> Als Bedeguar (Bedegar) — vielleicht abzuleiten von dem arabischen bād (Wind) und ward (Rose) oder von bādāwar „vom Winde zugetragen“ — werden nicht nur die Schlafäpfel, welche *Rhodites Rosae* auf den Rosensträuchern erzeugt, sondern auch mancherlei Pflanzen in ihrer normalen Tracht bezeichnet; man vergleiche die Kräuterbuchliteratur. ALBERTUS MAGNUS nennt *Rosa rubiginosa* Bedegar (De vegetabilibus, lib. VI, cap. IX. edit. MEYER-JESSEN 1867. 358; dort weitere Mitteilungen und Literaturnachweise).

gesetzten, kleinen oder großen, bis pfundschweren Massen. Knopperr sind die Gallen der *Cynips calicis*, Eichenrosen die Gallen des *Andricus fecundator* (beide auf *Quercus*). Saftäpfel heißen die Produkte des *Excobasidium Rhododendri* auf den Blätter der Alpenrose. Brandbeulen läßt *Ustilago Maydis* an *Zea Mays* entstehen<sup>1)</sup>.

Eine weitere Reihe kurzer Bezeichnungen finden wir bei den officinellen Gallen<sup>2)</sup>, die vielfach nach ihrer geographischen Herkunft bezeichnet werden. Man spricht von Bassorahgallen oder Sodomsäpfeln (*Cynips insana* auf *Quercus tauricola*), von Aleppogallen (*Cynips tinctoria* auf *Quercus histanica*), von Smyrna-, Morea-, Istrianergallen u. a. m. Die chinesischen (oder japanischen) Galläpfel erzeugt *Schlechtendalia chinensis* auf *Rhus semialata*, die Kakkäsinghi eine *Aphis* auf *Rh. Kakrasinghee*. Die Bokharagallen (*Gul i pista*) stammen von *Pistacia vera*; die Carobbe di Giudea (Judensehoten, *Galles en corne*) entstehen an *Pistacia* nach Infektion durch *Peniphigus cornicularius*; der Name erklärt sich entweder durch Ähnlichkeit der Gallen mit der Frucht des Johannisbrotbaumes („caroubier“) oder ist von dem hebräischen kernb = Horn abzuleiten.

In der wissenschaftlichen Literatur haben sich ferner eine ganze Reihe praktischer Namen eingebürgert wie Pocken für die von *Eriophyes piri* erzeugten Blattpesteln (auf *Pirus communis*, auf *Sorbus* u. a.), Wirrsträube für die Blatt- und Verzweigungsanomalien, welche *Eriophyes dispar* an Zitterpappeln hervorruft, Linsengallen für die von *Neuroterus lenticularis*, aber auch für die ähnlich gestalteten Produkte von *N. laeviusculus* u. a.

Schließlich sind noch die Vulgärnamen und Kunstausdrücke für die durch Gallenerzeuger hervorgerufenen Krankheitserscheinungen zu nennen: die Kohlpflauren, die von *Plasmiodiophora Brassicae* heimgesucht worden sind, leiden, wie der Praktiker sagt, am Kropf oder an der Köhlhernie, die von Milben infizierten Birnbäume an der Acariasis; die Erinose oder Phytoptose des Weinstockes ist die durch *Eriophyes vitis* hervorgerufene Krankheit. Allbekannt sind die Bezeichnungen „Stoekkrankheit“ für die durch Älchen an Roggen, Hafer, Klee u. a. hervorgerufenen Wachstumsanomalien. —

Eine besondere Rolle spielen auch heute noch in der wissenschaftlichen Gallenliteratur die lateinischen Namen, die BREM nach den Prinzipien der Binominalklatur verschiedenen weit verbreiteten Gallen gegeben hat, sowie diejenigen ähnlichen Namen, die zur Zeit, als die Filzgallen zahlreicher blattbewohnender Milben für Pilze gehalten wurden, diesen gegeben worden sind.

Man spricht von *Cephaloneon*-Gallen, wenn es sich um köpfchenähnliche Ausstülpungen auf Blättern handelt, von *Ceratoneon*-Gallen, wenn hörneheuförmige oder gestreckte Beutelformen vorliegen, und von *Legnon*-Gallen, wenn der Rand der Blätter vom Gallenerzeuger eingeschlagen wird. Das *Cephaloneon pustulatum* ist die Blattgalle, welche *Eriophyes laevis* auf *Alnus* erzeugt, *Ceph. hypo-*

<sup>1)</sup> Auf die ausländischen Vulgärnamen verbreiteter Gallen sowie auf die deutschen Dialektbezeichnungen, die für den „Folkloristen“ von großem Interesse sein würden, will ich hier nicht eingehen, da bisher nur wenig Einschlägiges zu meiner Kenntnis gekommen ist. Einige Angaben hat TROTTER (Di alcune produzioni patologiche delle piante nella credenza popolare, Arch. per le tradiz. popolari 1900. 19) zusammengestellt.

<sup>2)</sup> Vgl. FIGDOR, Gallen (in WIESNERS Rohstoffen, 2. Aufl., Wien 1900. 1, 674 ff.).

*crateriforme* und *Ceph. confluens* werden von *E. similis* auf *Prunus domestica* und *Pr. spinosa*, *Ceph. myriadeum* von *E. macrorrhynchus* auf *Acer campestre*, *Ceph. solitarium* von *E. macrocheilus* auf demselben Wirt, *Ceph. bifrons* von *E. tristriatus* auf *Juglans regia* erzeugt usw. *Ceratoneon extensum* ruft *E. tiliae* (*typicus*) auf *Tilia*, *Cer. attenuatum* *E. padi* auf *Prunus padus*, *Cer. vulgare* *E. macrocheilus* auf *Acer platanoides* hervor. *Legnon laxum* wird durch *E. xylostei* auf *Lonicera xylosteum*, *L. crispum* durch *E. tetratrichus* auf *Tilia*, *L. circumscriptum* durch *E. stenaspis* auf *Fagus* erzeugt. Alle diese Namen stammen von dem Schweizer Entomologen BREMI, der sie in seinem Gallenherbarium eintrug<sup>1)</sup>.

Weitverbreitete Filzgalen werden ebenfalls gern noch mit den obsoleten Pilznamen, *Erineum* und *Phyllerium* („*Phylleriaceae*“) bezeichnet, die ihnen PERSOON, DE CANDOLLE, KUNZE, v. SCHLEICHTENDAL u. a. gegeben haben: *Erineum tiliaceum* PERS. wird von *Eriophyes Tiliae* auf der Linde, *Erineum juglandinum* PERS. von *Erioph. tristriatus* var. *liosoma* auf *Juglans*, *Erineum ilicinum* DC. von *Erioph. ilicis* auf *Quercus ilex*, *Erineum nervisequum* KUNZE (*E. fagineum* PERS.) von *Erioph. nervisequus* auf *Fagus*, *Erineum clandestinum* GREV. von *Erioph. goniothorax* auf *Crataegus*, *Erineum axillare* SCHLEICHTEND. von *Erioph. nalepai* auf *Alnus*, *Phyllerium vitis* FRIES von *Erioph. vitis* auf *Vitis vinifera* erzeugt usw. usw. Auch in neuerer Zeit sind noch solche Namen — überflüssigerweise — für neu gefundene Filzrasengallen aufgestellt worden.

Die Disposition, nach welcher der Inhalt des vorliegenden Buches geordnet werden soll, wird die sein, daß zuerst die gallenerzeugenden Parasiten und die gallentragenden Pflanzen genannt werden (Kap. I und II); die Aufzählung der einzelnen Tier- und Pflanzenspezies, die den Gallenforscher interessieren können, muß der speziellen Cecidologie überlassen bleiben; für unsere Zwecke wird es genügen, die wichtigsten Gruppen der Gallenerzeuger und Gallenwirte zu nennen und ihnen einige kurze Betrachtungen zu widmen.

Dann werden wir uns der Behandlung der Gallen selbst zuwenden, zunächst ihrer Morphologie, d. h. der Lehre von ihren äußeren formalen Eigenschaften, welche die heranwachsenden Gallen und die fertig ausgebildeten erkennen lassen (Kap. III).

Bei Behandlung der Anatomie der Gallen werden wir die feinere Struktur der Zellen und ihren Gewebeaufbau wiederum für die verschiedenen Phasen ihrer Entwicklung zu schildern haben (Kap. IV).

Die Physiologie der Gallen ist noch so gut wie unerforscht; das wenige, was von ihr bekannt ist, bezieht sich fast ausschließlich auf die Chemie der Gallen, der wir das V. Kapitel widmen werden.

<sup>1)</sup> Vgl. THOMAS, FR., Über *Phytoptus* DUJ. und eine größere Anzahl neuer oder wenig gekannter Mißbildungen, welche diese Milbe an Pflanzen hervorbringt. Progr. Realschule u. Progymn. Ohdruf. Gotha 1869.

Das wenige, was darüber hinausgeht, mag bei passender Gelegenheit in anderen Abschnitten des Buchs seine Erwähnung finden.

Bei Behandlung der Ätiologie der Gallen mag alles, was sich auf die kausale Erforschung der Gallen bezieht, diskutiert werden (Kap. VI), und bei Behandlung der Biologie die finale Betrachtungsweise zu ihrem Rechte kommen (Kap. VII).

Der Schlußabschnitt des Buches soll die Gallen der Pflanzen mit ähnlichen pathologischen Bildungen des Tierkörpers vergleichen.

## Erstes Kapitel.

### Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen.

Es ist eine Tatsache von weitreichender Bedeutung, daß die Fähigkeit, pflanzliche Organismen zu abnormen Wachstumsleistungen anzuregen, nicht nur den Vertretern einer oder weniger Organismengruppen zukommt, sondern bei Tieren und Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen angetroffen wird.

Tiere, welche Gallen erzeugen können, wollen wir mit THOMAS als Cecidozoön bezeichnen, — gallenerzeugende Pflanzen als Cecidophyten.

Zoococcidien wollen wir die von Tieren, Phytoeccidien die von Pflanzen erzeugten Gallen nennen.

Die Fähigkeit zur Erzeugung von Gallen kommt aber niemals sämtlichen Vertretern derjenigen Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches zu, in welchen sich Gallenerzeuger finden; vielmehr finden sich in allen diesen Gruppen Gallenerzeuger neben solchen Gattungen und Arten, die zur Gallenbildung nicht befähigt sind.

#### A. Cecidozoön.

Alle gallenerzeugenden Tiere oder Cecidozoön gehören zu den Würmern und den Arthropoden<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Durch Schwämme, welche mit Algen in Symbiose leben, können die Zellen der letzteren zu abnormen Wachstumsleistungen veranlaßt werden (vgl. z. B. WEBER VAN BOSSE, Sur deux nouveaux cas de symbiose entre algues et éponges, Ann. jard. bot. Buitenzorg, Festschr. f. TREUB. 1910. p. 587; betrifft zwei Arten der Floridee *Thamnoclonium*); doch wird man diese Wachstumsanomalien wohl nicht zu den Gallenbildungen und die Schwämme daher nicht zu

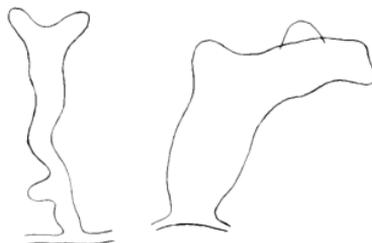
## I. Würmer.

Aus der großen Schar der Würmer kommt für den Cecidologen nur eine bescheidene Zahl aus der Reihe der Rädertiere und der Nematoden in Betracht.

*Notommata Werneckii* EHRENB., ein Rotator, ruft an verschiedenen *Vaucheria*-Arten<sup>1)</sup> unseptierte, unregelmäßig gestaltete Gallen hervor (vgl. Fig. 3); es ist das einzige Rädertier, das bisher als Gallenerzeuger erkannt worden ist.

Unter den Anguilluliden (Nematoden) befinden sich viele phytophage Formen; die zur Gattung *Tylenchus* gehörigen rufen auf Gramineen Blütengallen hervor oder dringen in Blätter und Stengel verschiedenartiger Wirtspflanzen ein; viele Arten der Gattung *Heterodera* rufen Sproß- und Wurzelgallen hervor.

Alle parasitisch lebenden Älchen sind durch den Besitz eines Mundstachels ausgezeichnet. *Heterodera radicicola* infiziert im Frühjahr die Wurzeln der Wirtspflanzen; in ihnen erfahren die Tiere geschlechtliche Differenzierung, die Weibchen schwellen zu großen (bis 0.5 mm) Cysten an, welche mit Eiern erfüllt sind. Die jungen Tiere schlüpfen aus der Galle in den Erdboden oder verbreiten sich innerhalb ihrer Nährwurzel weiter<sup>2)</sup>.



Figur 3. Galle von *Notommata Werneckii* auf *Vaucheria* (nach Rothert).

den Cecidozoön rechnen wollen. Ähnliches gilt für die Wirkungen anderer Tiere auf die mit ihnen als Symbionten vereinigten Algen: die in dem Hydroidpolypen *Myrionema amboinensis* PICTET lebenden *Chlorella*-Algen werden in ihrem Teilungsmodus von dem Tier beeinflusst (SVEDELUS, N., Über einen Fall von Symbiose zwischen Zoochlorellen und einer marinen Hydroide. Svensk bot. Tidskr. 1907. 1, 32) u. dergl. m.

<sup>1)</sup> Literatur unten bei Besprechung der Algen (Kap. II).

<sup>2)</sup> Auszug aus der Literatur:

STEINBUCH, J. G., Das Grasälchen, *Vibrio agrostis* (Der Naturforscher, Halle 1799. 28, 233; bezieht sich auf *Tylenchus agrostidis*; Gallenabbildungen). SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. GREEFF, R., Über Nematoden in Wurzelanschwellungen (Gallen) verschiedener Pflanzen (Sitzungsber. Ges. z. Beförderung ges. Naturwiss. Marburg 1872. 172). FRANK, A. B., Über das Wurzelälchen und die durch dasselbe verursachten Beschädigungen der Pflanzen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1884. 2, 145. Landw. Jahrb. 1885. 14, 149). MÜLLER, C.,

*Heterodera radicolica* erzeugt an Angehörigen der verschiedensten Pflanzenfamilien (vgl. Kap. VII) Wurzelgallen von knölehen- oder rübenähnlichen Formen.

Der weit verbreitete *Tylenchus devastatrix* KÜHN ruft an den verschiedensten Phanerogamen organoide und histioide Gallen (Stoekkrankheit) hervor; andere Arten treten an Kryptogamen auf: *T. Davainii* BASTIAN wird an Moosen gefunden, *T. fucicola* an Meeresalgen. —

Die durch Würmer hervorgerufenen Gallen werden als Helminthocidien bezeichnet<sup>1)</sup>.

## II. Arthropoden.

Abgesehen von den Kopepoden, von welchen einige wenige Vertreter unscheinbare Gallen an Meeresalgen hervorrufen können (s. Kap. II, Algen), sind es die Milben und die Insekten, welche den Cecidologen beschäftigen.

### 1. Acarina.

Gedrungener, rundlicher oder walzenförmiger Körper, Cephalothorax und Abdomen miteinander verwachsen.

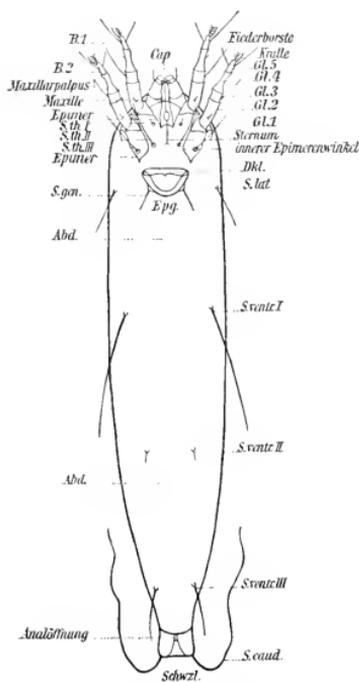
Mitteilungen über die unseren Kulturpflanzen schädlichen das Geschlecht *Heterodera* bildenden Würmer (Landw. Jahrb. 1884. 13, 1). PRILLIEUX, E., Les maladies vermiculaires des plantes cultivées et les nématodes parasites qui les produisent (Ann. sc. agron. 1885. 240). LÖW, E., Beiträge zur Kenntnis der Helminthocidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1885. 35, 471; Vergrößerung an *Wulfenia Amherstiana*). TREUB, M., Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'*Heterodera javanica* dans les racines de la canne à sucre (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1886. 6, 93). NEAL, J. C., The root-knot disease of the peach, orange and other plants in Florida due to the work of *Anguillula* (U. S. Departm. Agric. Dep. of Entomology. Washington 1889. Bul. 20). ATKINSON, FR. T., Nematode in root-galls (Journ. Elisha Mitchells Sc. Soc. 1889. 5, 2, 51; Verzeichnis vieler Wirtspfl.). MARCINOWSKI, K., Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden (Arb. biol. Anst. f. Land- u. Forstw. 1909. 7). Weiterhin zahlreiche Aufsätze von RITZEMA BOS (z. B. Landwirtsch. Versuchsstationen 1886. 32, 105, Mandblaad v. Natuurwetensch. 1889, 1890, Ztschr. f. Pflanzenkrankh. 1891. 1, 1; u. a.); von denselben: Tierische Schädlinge und Nützlinge usw. Berlin 1891. Weitere Hinweise auf Älchengallenliteratur in Kapitel IV bei Besprechung der vielkernigen Zellen.

<sup>1)</sup> Der von TUOMAS vorher in Vorschlag gebrachte Terminus Nematocidien ist — um eine Verwechslung mit den Gallen der *Nematus*-Wespen (*Pontania*) auszuschließen — mit Recht aufgegeben worden.

Unter den Acarinen sind die *Eriophyidae* (*Phytoptidae*, Gallmilben) als Gallenerzeuger die weitaus wichtigsten. Sie kommen an den verschiedensten Gefäßpflanzen vor; die von ihnen erzeugten Gallen (Acaroecidien, Phytoptoecidien) können in den verschiedensten Formen sich zeigen — Blattrandrollungen, Beuteltgallen, organoide Gallen der verschiedensten Art.

Die Eriophyiden haben zwei Paar gleichgestalteter fünfgliedriger Beine; ihr Abdomen ist geringelt; entweder zeigen Ober- und Unterseite des Abdomens ungefähr gleich viel Ringe (*Eriophyinae*), oder die Ventralseite läßt bedeutend mehr Ringe erkennen als die Dorsalseite (*Phyllocoptinae*). An der Spitze des Abdomens befindet sich ein einziehbarer Schwanzlappen. Die Genitalorgane (Epiandrium, Epigynium) stehen unpaar auf der Ventralseite (vgl. Fig. 4).

Nicht alle Eriophyiden sind Gallenerzeuger; viele von ihnen sind zwar phytophag und rufen Verfärbungen an den infizierten Pflanzenorganen hervor, veranlassen aber kein abnormes Wachstum (*Epitimerus*-, *Callyntrotus*-, *Paraphytoptus*-, *Phyllocoptes*-Arten u. a.). Die große Mehrzahl der Gallenerzeuger gehört den Gattungen *Eriophyes* und *Phyllocoptes* an<sup>1)</sup>.



Figur 4. Gallmilbe (nach Nalepa). Cap. Capitulum (rostrum), B. 1, B. 2 erstes und zweites Beinpaar. Gl. 1—5 Glieder der Beine. Epg. Epigynium. Dkl. Deckklappe. S. th. setae thoracales (setae coxales). S. lat. setae laterales; S. gen. setae genitales. S. ventr. setae ventrales, S. caud. setae caudales, Abd. Abdomen, Schwz. Schwanzlappen.

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur:

THOMAS, FR., Ältere und neue Beobachtungen über Phytoptoecidien (Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1877. 49, 329). SCHLECHTENDAL, Übersicht der bis zurzeit bekannten mitteleuropäischen Phytoptoecidien und ihrer Literatur (Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. 1882. 55, 480). Beiträge zur Kenntnis der durch Eriophyiden verursachten Krankheitserscheinungen der Pflanzen (Marcellia 1903. 2, 117). Ferner namentlich die zusammenfassenden Darstellungen von NALEPA, Eriophyidae (Das Tierreich, 4. Lieferung, Berlin 1898) und Eriophyiden in RÜBSAAMENS Zooecidien Deutschlands. Lieferung 1, Stuttg. 1911. Auf zahlreiche Abhand-

Neben den Eriophyiden sind noch die *Trombididae* (Laufmilben mit lebhaft gefärbtem behaartem Körper) und die *Edellidae* (Rüsselmilben mit rüsselartig zugespitztem Kopfteil) als Gallenerzeuger von geringerer Bedeutung zu nennen. Über die von *Tetranychus*-Arten hervorgerufenen Cecidien hat namentlich SCHLECHTENDAL Mitteilungen gemacht<sup>1)</sup>.

Nach BUBÁK erzeugt *Histiostoma Feroniarum*, eine Tyroglyphine, auf Zuckerrüben Wurzelkröpfe<sup>2)</sup>. Nachprüfung der Angabe wäre erwünscht.

## 2. Insecta.

Diejenigen Gallen, welche uns in den späteren Kapiteln neben den durch Milben hervorgerufenen am meisten beschäftigen werden, sind die Insektengallen oder Entomocceidien. Fast aus allen Hauptgruppen der Insekten sind Arten bekannt, die zur Gallenbildung befähigt sind.

Je nach der systematischen Zugehörigkeit der Erzeuger wollen wir die Gallen als Neuroptero-, Orthoptero-, Thysanoptero-, Diptero-, Hemiptero-, Lepidoptero-, Hymenoptero-, Coleopterocecidien bezeichnen.

### Neuroptera.

Die Neuropteren oder Netzflügler haben als Gallenerzeuger eine sehr untergeordnete Bedeutung. Die Eier von *Lestes viridis* erzeugen an zahlreichen Pflanzen kleine Gewebewucherungen; die junge Larve verläßt diese aber sogleich nach dem Ausschlüpfen. Die entstandenen Wucherungen sind somit als Procecidien zu bezeichnen (s. o. p. 6).

### Orthoptera.

Von den Orthopteren oder Gradflüglern kommt für uns nur *Meconema varium* FABR. in Betracht; dieses ruft an Eichen unscheinbare Knospengallen hervor<sup>3)</sup>.

lungen desselben Autors über Gallmilben und Milbengallen wird später zurückkommen sein. Vgl. ferner CHADWICK, G. H., A catalogue of the „Phytoptid“ galls of North America (N. Y. State Mus. Bul. 1907. 124) u. a. m.

<sup>1)</sup> SCHLECHTENDAL, Über Zoocecidien. Beiträge zur Kenntnis der Acarocceidien (Ztschr. f. Naturwiss. 1888. 61, 93).

<sup>2)</sup> BUBÁK, FR., Über Milben in Rübenwurzelkröpfen (Ztschr. f. d. landwirtsch. Versuchswesen in Österr. 1900. 3). Vgl. auch JAEGER, J., Über Kropfmaserbildung am Apfelbaum (Ztschr. f. Pflanzenkrankh. 1908. 18, 257).

<sup>3)</sup> PIERRE, Nouvelles cécidologiques du centre de la France, 2. série (Marcellia 1905. 4, 149, 167) mit beachtenswerten Beiträgen zur Biologie der genannten Heuschrecke.

### Thysanoptera.

Von den Thysanopteren (Physopoden, Blasenfüßern) machen viele ihre ganze (unvollkommene) Metamorphose auf Pflanzen durch; sie haben saugende Mundteile, vier gleichartige, schmale, beiderseits bewimperte Flügel und Haftblasen an den Füßen.

Thysanopterocecidien sind aus verschiedenen Florengeländen bekannt, aber bisher nur in geringer Anzahl; sie stellen teils ansehnliche Gewebewucherungen dar, teils unscheinbare Mißbildungen mit dem Charakter von Pseudocecidien<sup>1)</sup>. Die Gallenerzeuger unter den Thysanopteren gehören zu den Gattungen *Thrips*, *Physopus* u. a.

### Rhynchota.

Die Rhynchoten oder Schnabelkerfe haben stechende Mundwerkzeuge. Die Unterlippe ist zu einer drei- oder viergliedrigen Rinne umgestaltet, welche von der Oberlippe bedeckt wird. Der Prothorax ist meist frei. Ohne oder mit halbvollkommener, selten vollkommener Metamorphose.

Hemipteren oder Heteropteren (Wanzen) sind diejenigen Rhynchoten, deren Vorderflügel halb hornig, halb häutig sind.

Die Homopteren haben gleichartige Flügel.

Die Bedeutung der Rhynchoten als Gallenerzeuger ist außerordentlich groß. Fast alle den Cecidologen interessierenden Formen gehören verschiedenen Familien der Homopteren an. Von den Heteropteren sind nur wenige Arten als Gallenerzeuger bekannt<sup>2)</sup>.

Von den Homopteren kommen für uns folgende Familien in Betracht.

1. *Tricephoridae*: Kopf mit vorgewölbter Stirn, kurze Fühler. Sprungbeine. Die Larven liefern ein schaubildendes Sekret (Kuckucks-

<sup>1)</sup> Literatur: UZEL, H., Monographie der Ordnung Thysanoptera, Königgrätz 1895. JORDAN, K., Anatomie und Biologie der Physapoda (Ztschr. f. wiss. Zool. 1888. 47). Über die Gallenerzeuger unter den Thysanopteren und ihre Gallen vgl. z. B. RÜBSAAMEN, Ew. H., Bericht über meine Reisen durch die Tucherer Heide in den Jahren 1896 und 1897 (Schriften Naturforsch. Ges. Danzig. N. F. 1901. 10). ZIMMERMANN, Über einige durch Tiere verursachte Blattflecken (Ann. Jard. bot. Buitenzorg 2. sér. 1901. 2, 117). LUDWIG, FR., Insekten- und pflanzenbiologische Beiträge (Allg. Ztschr. f. Entomol. 1902. 7, 449). GREVILLIUS, A. Y., Ein Thysanopterocecidium auf *Vicia cracca* L. (Marcellia 1909. 8, 37). Notizen über Thysanopterocecidien auf *Stellaria media* CYR. usw. (ibid. 1910. 9, 161) u. v. a.

<sup>2)</sup> THOMAS, FR., Über das Heteropterocecidium von *Teucrium capitatum* und anderen *Teucrium*-Arten (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1889. 31, 103).

speichel). Unscheinbare Deformationen ruft an verschiedenen Pflanzen *Ptyelus (Aphrophora) spinarius* hervor<sup>1)</sup>.

2. Jassidae: Frei vortretender Kopf, Fühler kurz; der Prothorax bedeckt den Mesothorax bis zum Scutellum. Um die Eier von *Tettigonia viridis* L. bilden sich an verschiedenen Dikotyledonen gallenartige Wucherungen<sup>2)</sup> (Procecidien, vgl. p. 6).

3. Psyllidae (Blattflöhe). Vorderflügel lederartig, Abdomen klein, Fühler lang, zehngliedrig. Sprungbeine.

Als Gallenerzeuger sind die Psylliden von großer Bedeutung. Sie rufen teils unscheinbare Deformationen an Aehsen und Blättern (*Trioza Aegopodii* F. Löw auf *Aegopodium*) oder Blattrandrollungen (*Trioza alacris* FLOR. an *Laurus*, *Rhinocola speciosa* FLOR. an *Populus*), teils ansehnliche Gewebewucherungen komplizierter Struktur (*Phacosoma*), sowie organoide Gallen hervor (*Livia juncorum*). Namentlich in Australien sind gallenerzeugende Psylliden zahlreich.

Keineswegs alle Psylliden sind Gallenerzeuger; selbst nahe verwandte Formen können als Gallenerzeuger bzw. als unfähig zur Gallenbildung sich voneinander unterscheiden: *Psyllopsis fraxini* L. ruft lockere blasse Blattrandrollungen an *Fraxinus* hervor, *Ps. fraxinicola* FSTR. läßt an demselben Wirte keine Gallenbildungen entstehen<sup>3)</sup>.

4. Aphidae (Blattläuse). Weichhäutige Tiere, ungeflügelt oder mit vier durchsichtigen Flügeln versehen. Fühler lang.

Unter den Aphiden befinden sich sehr zahlreiche Gallenerzeuger, unter deren Einwirkungen namentlich beutelförmige Blattgallen, Blattrrollungen und -kräuselungen, Umwallungsgallen und verschiedenartige organoide Gallen in der Blütenregion entstehen. Dieselbe Familie un-

<sup>1)</sup> FRIEDERICH, K., Die Schaumzikade als Erregerin von Gallenbildungen (Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. 1909. 5, 175).

<sup>2)</sup> PIERRE, Biologie de *Tettigonia viridis* L. et de *Anagrus atomus* L. Remarques cécidologiques (Rev. scient. du Bourb. et du centre de la France 1906; vgl. Marcellia 1906. 5, XLII).

<sup>3)</sup> Auszug aus der Literatur: Löw, FR., Zur Systematik der Ps. (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1878. 28, 585). Beiträge zur Biologie und Synonymie der Ps. (ibid. 1881. 31, 157). Revision der paläarktischen Ps. in Hinsicht auf Systematik und Synonymie (ibid. 1882. 32, 227). Beiträge zur Kenntnis der Jugendstadien der Ps. (ibid. 1884. 34, 143). Neue Beiträge zur Kenntnis der Ps. (ibid. 1886. 36, 149). Übersicht der Ps. in Österreich-Ungarn usw. (ibid. 1888. 38, 5). THOMAS, FR., Dureh Ps. erzeugte Cecidien an *Aegopodium* und anderen Pflanzen (Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1875. 46, 438). FROGGATT, W. W., Australian Psyllidae (Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 1901, 1903). KIEFFER, J. J., Eine neue gallenerzeugende Psyllide aus Vorderindien (Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. 1906. 2, 387). RÜBSAAMEN, EW. H., Mitteilung über die von Herrn J. BORN-MÜLLER im Orient gesammelten Zooecidien (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc. 1902. 16, 243, 283 ff.).

faßt daneben zahlreiche andere Spezies, welche keine Gallen erzeugen können.

Die Aphiden erleben in einem Jahre einen Zyklus von mehreren Generationen, den sie entweder auf einer und derselben Wirtspflanze oder (migrierende Aphiden) auf zwei verschiedenen Wirten durchmachen.

Hinsichtlich ihrer Geschlechts- und Fortpflanzungsverhältnisse unterscheiden sich die verschiedenen Generationen bei den verschiedenen Gattungen und Arten in der verschiedensten Weise. Zwei Gattungen, welche für den Cecidologen großes Interesse haben, mögen etwas eingehender geschildert werden<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur:

BLOCHMANN, F., Über d. Entwicklungskreis von *Chermes abietis* (Verh. Naturf. med. Ver. Heidelberg 1889. **4**, 249). BÖRNER, C., Eine monographische Studie über die Chermiden (Arb. biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtschaft. 1905. **6**). BUCKTON, G. B., Monograph of the british Aphides. London, Ray Soc., 1876 bis 1883. CHOŁODKOWSKI, N., Beiträge zu einer Monographie der Koniferenläuse, (Horae Soc. ent. Rossicae. 1895. **30**, 1896. **31**); Über den Lebenszyklus der *Chermes*-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen (Biol. Zbl. 1900. **20**, 265); Die Koniferenläuse *Chermes*, Feinde der Nadelhölzer. Berlin 1907. COURCHET, L., Etude sur le groupe des aphides et en particulier sur les pucerons du térébinthe et du lentisque. Montpellier 1879; Etude sur les galles produites par les aphidiens. Montpellier 1879. DREYFUS, L., Neue Beob. bei d. Gattungen *Chermes* L. u. *Phylloxera* ROY DE FONSC. (Zool. Anz. 1889. **12**, 65); Über Phylloxerinen. Wiesbaden 1889. GÖTTLIE, R., Die Blutlaus, ihre Schädlichkeit, Erkennung und Vertilgung, 2. Aufl. Berlin 1885. KESSLER, H. FR., Die Lebensgeschichte der auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphidenarten und die Entstehung der durch dieselben bewirkten Mißbildungen an den Blättern (Progr. d. höh. Bürgersch. Kassel 1878. Entom. Nachr. **5**, 279, 316); Neue Beob. und Entdeckungen an den auf *U. camp.* L. vorkommenden Aphidenarten (Progr. Realsch. 2. Ordn. Kassel 1880); Die auf *Populus nigra* L. und *P. dilatata* ART. vorkommenden Aphidenarten und die von denselben bewirkten Mißbildungen (Ber. Ver. Naturkde. Kassel 1881. **28**, 36); Die Entwicklungs- u. Lebensgeschichte von *Schizoneura corni* FAB. usw. (ibid. 1883. **29/30**, 90); Beiträge zur Entwicklungs- u. Lebensweise der Aphiden (Nova acta Leop. Carol. Akad. 1884. **47**, 107); Die Entwicklungs- und Lebensgeschichte der Blattlaus, *Schizoneura lanigera* HAUSM. und deren Vertilgung. Kassel 1885. LICHTENSTEIN, J., Notes pour servir à l'histoire des insectes du genre *Phylloxera* (Ann. agronom. 1876. **2**, 127); Confirmation nouvelle des migrations phylloxériennes (C. R. Acad. Sc. Paris 1876. **83**, 325); Migration des pucerons des galles du lentisque aux racines des graminées (ibid. 1878. **87**, 782); Migration du puceron du peuplier (*Pemphigus bursarius* L.), (ibid. 1881. **92**, 1063); Les migrations du puceron des galles rouges de l'ormeau champêtre (*Ulmus campestris*, *Tetraneura Ulmi* LICHTENST. (ibid. 1882. **95**, 1171); Les pucerons, monographie des Aphidiens. Montpellier 1885. Löw, FR., Zur näheren Kenntnis der begattungsfähigen sexuierten Individuen der Pemphiginen (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1880. **30**, 615). MORDWILKO, A., Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse (Biolog. Zentralbl. 1908. **28**, 631; 1909. **29**, 82).

a) *Adelges*. Der Entwicklungszyklus der verschiedenen gallenerzeugenden *Adelges*-Arten ist sehr verschieden. Ich resumiere im folgenden einen Teil der Darstellungen, die CHOLODKOVSKY gegeben hat.

*Adelges viridis* RATZ.: In Rindenritzen der Fichtenzweige am Grunde der Knospen überwintert die Stammutter (*fundatrix*). Bei Beginn des Frühjahrs häutet sie sich dreimal, wächst stark heran und legt schließlich eine große Zahl von Eiern. Durch ihre Raupen wird die Knospe zur Bildung der Galle angeregt; die auskriechenden Jungen schlüpfen zur Galle hin und geben durch ihre eigene Saugtätigkeit Anlaß zu deren Vergrößerung. Die *fundatrix* stirbt, nachdem die letzten Eier abgelegt sind. Die Larven in den Gallen häuten sich dreimal und werden zu Nymphen mit grünlichen Flügelseiden. Diese verlassen als *migrantes alatae* die Gallen und begeben sich auf die Lärchen. Aus ihren Eiern entwickeln sich Tiere, die zur Überwinterung befähigt sind und als falsche Stammütter (*fundatrices spuriae*) im nächsten Frühling ähnliche Veränderungen durchmachen wie die *fundatrices verae* auf der Fichte. Sie legen ihre Eier ab, die ausschlüpfenden Larven werden wiederum nach dreimaliger Häutung zu Nymphen, diese zu geflügelten Tieren (früher irrtümlich als eigene Spezies *Chermes laricis* HARTIG betrachtet). Diese verlassen die Lärche, kehren zur Fichte zurück, legen Eier. Da aus diesen ♂ und ♀ Tiere schlüpfen, sollen die Mütter als *sexuparae* bezeichnet werden. Die aus den Eiern kriechenden *sexuales* sind ungeflügelt. Nach der Begattung sterben die ♂; die ♀ legen je ein Ei und sterben ebenfalls. Aus dem befruchteten Ei schlüpft die *fundatrix* (s. o.).

*Adelges abietis* KALT.: *Fundatrix*, Gallenbildung, Larven, Nymphen, wie oben; die *alatae* sind aber hier *non migrantes*, bleiben auf der Fichte. Aus ihren Eiern schlüpfen bereits wieder *fundatrices*, der Entwicklungszyklus ist demnach einjährig, spielt sich nur auf einer Wirtspflanze ab und besteht nur aus zwei Generationen; die *sexuales* fehlen hier.

*Adelges strobilobius* KALT.: Die *fundatrices* und Gallenerzeugerinnen sitzen unmittelbar auf den Knospen der Fichte; es folgen Larven, Nymphen, die als *migrantes alatae* auf die Lärche sich begeben. Aus ihren Eiern, die auf der Lärche abgelegt werden, schlüpfen die *fundatrices spuriae*. Diese überwintern. Aus ihren Eiern schlüpfen im nächsten Frühjahr Larven, von welchen einige zu Nymphen mit Flügelseiden, andere zu flügellosen Individuen werden. Erstere werden (s. o.) zu *sexuparae* und kehren zur Fichte zurück, die anderen — CHOLODKOVSKY nennt sie *caecules* — fahren fort, sich auf der Lärche zu vermehren und liefern neue Generationen von *caecules*; die Individuen der letzten *caecules*-Generation im Sommer spielen die Rolle falscher Stammütter und überwintern auf der Lärche.

b) *Phylloxera*. Die Reblaus entwickelt vom Frühjahr an auf parthenogenetischem Wege ungefähr 6 Generationen; die Tiere werden immer nach dreimaliger Häutung fortpflanzungsfähig. Diese „Ammen“ werden entweder im Spätsommer von ♀ geflügelten Tieren abgelöst, die nach oben steigen, sich durch

---

PATCH, E. M., Gall aphids of the elm (Bull. Maine agric. exp. stat. Orono 1910, Nr. 181); PERGANDE, TH., The life history of two species of plant-lice etc. (U. S. Dep. Agric., Entom., Techn. Ser. 1901, Nr. 9). RITTER, C. u. RÜBSAAMEN, Ew. H., Die Reblaus und ihre Lebensweise. Berlin 1900. SCHOUTEDEN, Les aphidioécidies paléarctiques (Ann. Soc. entom. Belgique 1903); Note complémentaire sur les aphidioécidies paléarct. (Marscellia 1903, 2, 91). TULLGREN, A., Aphidolog. Studien I (Ark. f. Zool. 1909, 5).

Flug verbreiten und an oberirdischen Teilen des Rebstockes Eier legen, aus welchen sich ♂ und ♀ Tiere entwickeln. — oder die Serie ungeflügelter Ammen setzt sich ununterbrochen fort, indem diese an den Wurzeln überwintern und im folgenden Frühjahr ihr parthenogenetisches Fortpflanzungsgeschäft wieder aufnehmen. Nicht nur die unterirdisch lebenden, sondern auch die an oberirdischen Organen des Wirtes sich entwickelnden Tiere sind zur Bildung von Gallen befähigt: jene erzeugen Schwellungen der Wurzeln (Nodositäten, Tuberositäten), diese flache Ausstülpungen an den Blattspreiten; Gallen der zweiten Art finden sich vornehmlich an amerikanischen *Vitis*-Arten. Die geschlechtlich differenzierten Tiere begatten sich. Die ♀ legen je ein Ei und sterben. Das Ei überwintert.

Wegen der Entwicklung der für den Gallenforscher interessanten *Pemphigus*- und *Tetraneura*-Arten u. a. m. muß auf die oben zitierte Literatur verwiesen werden.

5. Coccidäe (Schildläuse). Männchen und Weibchen sind sehr verschieden: die ♂ machen im Gegensatz zu den ♀ eine vollkommene Metamorphose durch, ihre Imago besitzt zwei große Vorderflügel und zwei verkümmerte Hinterflügel, Organe zur Aufnahme der Nahrung fehlen. Die ♀ sind sehr viel größer als die ♂, haben einen schildförmigen ungeflügelten Leib, unter dem die Eier abgesetzt werden. Der eintrocknende Leichnam der ♀ schützt die Eier.

Gallenbildende Cocciden sind im mitteleuropäischen Klima nicht zahlreich, ihre Gallen wenig auffallend (*Diaspis Visci* SCHRANK auf *Viscum*, *Asterolecanium Massalongoianum* TARG.-TOZZ. auf *Hedera* und einige andere<sup>1)</sup>). Eine wichtige Rolle als Gallenerzeuger spielen sie im australischen Florengebiet (gallenerzeugende *Brachyscelinae*: *Brachyscelis* [*Apiomorpha*], *Frenchia*, *Ascelis*, *Opisthoscelis*; *Idiococcineae*: *Cylindrococcus*, *Sphaerococcus*<sup>2)</sup>); als Wirtspflanzen werden hauptsächlich *Eucalyptus*, ferner *Casuarina* (*Crocidocysta Froggatti*, *Cylindrococcus spiniferus*), *Acacia* und andere genannt.

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur über europäische *C.* und *C.*-Gallen:

SCHRANK, Enumeratio insectorum Austriae indigenorum 1781. 296; vgl. LÖW, R., Über *Diaspis Visci* SCHRANK, eine auf der Mistel lebende Schildlaus (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1872. 22, 273). SIGNORET, V., Essai sur les cochenilles ou gallinsectes (Homoptères-Coccides). Paris 1877. NEWSTEAD, R., Monograph of the coccides of the british isles. London 1901—1903. 2 Bde. JAAP, O., Coccidae. 6 fasc. (s. o. p. 17). PIERRE, Nouvelles cécidologiques du centre de la France (Marellia 1902. 1, 95; Gallen auf *Teucrium*, *Betonica*, *Veronica*, *Potentilla*, *Hypericum*). MASSALONGO, C., Osservazioni intorno ad un rarissimo entomocecidio dell' *Hedera helix* (N. giorn. bot. ital. 1893. 25, 19). GEYSENHEYNER, J., Über einige neue u. seltene Zoocecidien aus dem Nahegebiete (Allg. Ztschr. f. Entomol. 1902. 7, 310).

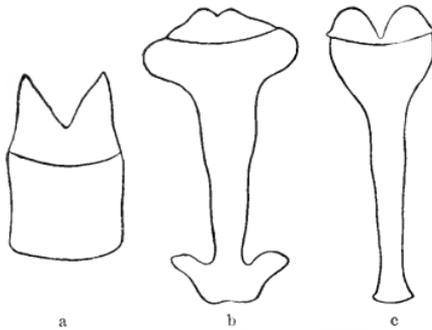
<sup>2)</sup> Auszug aus der Literatur über australische *C.* und *C.*-Gallen:

SCHRADER, Über gallenbildende Insekten in Australien (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1863. 13, 189). BEYERINCK, M. W., Eucalyptusgallen (Nederl. kruidk. Archief 1895. (2) 6, 623). FULLER, Forest insects some gallmaking coccids

## Diptera.

Die Dipteren oder Zweiflügler haben saugende und stechende Mundteile und nur zwei häutige Flügel; die Hinterflügel sind zu Schwingkolben umgewandelt. Die Metamorphose ist vollkommen<sup>1)</sup>.

Für die Cecidologie kommt vor allem die Familie der Cecidomyiden oder Gallmücken in Betracht. Die meisten von ihnen sind phytophag und sehr zahlreiche unter den phytophagen Formen sind zur Gallenbildung befähigt. Ihre Larven sind meist gestreckt, selten



Figur 5. Brustgräten verschiedener Cecidomyiden.  
a, *Rhabdophaga rosaria* H. Löw. b, *Rh. saliciperda* Duf.  
c, *Macrolabis parida* Wtz. (nach Rübsaamen).

rundlich. Charakteristisch ist für die meisten der Besitz einer Brustgräte (*spathula sternalis*) auf der Ventralseite des ersten Thoracalsegmentes; die Form der Brustgräte kann sehr verschieden sein (vgl. Fig. 5). Die Verwandlung erfolgt in der Galle oder in der Erde. Die Überwinterung findet im Larvenstadium statt, die Puppenruhe dauert fast niemals länger als 14 Tage. Die Legeröhre ist bald kurz und weich, bald nadelähnlich und weit vorstreckbar.

Die Gallen der Cecidomyiden finden sich nur an oberirdischen Pflanzenteilen -- als Beutelgallen, Randrollungen, Blattkräuselungen, als fleischige Blasen auf den Spreiten oder als spindelförmige Schwellungen an den Achsen; Gallen in Form selbständiger Anhängsel an

(Agric. gaz. N. S. Wales 1896. 7, 209). FROGGATT, W. W., The growth of vegetable galls (Public. Dep. Agricult. Sydney, Miscell. Public. 1899. 221). Reichlicher Literaturnachweis namentlich bei RÜBSAAMEN, Ew. H., Über australische Zooecidien und deren Erzeuger (Berl. entomol. Zeitschr. 1894. 39, 199).

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur:

SCHINER, J. R., Fauna austriaca: Die Fliegen (Diptera). Wien 1862—1864.  
I u. II. v. BERGENSTAMM, J. u. Löw, P., Synopsis Cecidomyidarum (Verhandl. zool. bot. Ges. 1876. 26, 1). BEYERINCK, M. W., Die Galle von *Cecidomyia poae* an *Poa nemoralis* (Botan. Zeitg. 1855. 43, 305). RÜBSAAMEN, Ew. H., Die Gallmücken und Gallen des Siegerlandes (Verhandl. naturhist. Ver. Rheinlde. 1890 bis 1891. 47, 18, 231); Mitteilungen über Gallmücken (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1892, 42, 49); Die Gallmücken des kgl. Museums zur Naturkunde zu Berlin (Berl. entomol. Zeitg. 1892. 37, 319); Über Graspollen (Entom. Nachr. 1895. 21, 1); Cecidomyidenstudien (ibid. 1895. 21, 177, 257); Über die Lebensweise der Cecidomyiden (Biolog. Zentrabl. 1899. 19, 529). KIEFFER, Synopsis des Cécidomyies d'Europe et d'Algérie. Metz 1898.

den Wirtsorganen sind selten; als organoide Gallen kommen verschiedene Triebspitzendeformationen in Betracht.

Von vielen gallenerzeugenden Cecidomyiden ist bekannt, daß sie in einem Jahre mehrere gleichartige Generationen hervorbringen. —

Geringer ist die Bedeutung der Eumyiden, zu welchen *Anthomyia*, *Chlorops*, *Lipara* und andere Cecidozoön gehören. Die Larven sind walzen- oder kegelförmig, stets acephal und kieferlos. Brustgräten fehlen. Die Verpuppung erfolgt in der Larvenhaut (Tönnchenpuppe).

### Lepidoptera.

Die Lepidopteren oder Schmetterlinge haben saugende Mundteile, zwei gleichartige, mit Schuppen ausgestattete Flügelpaare und einen verwachsenen Prothorax; ihre Metamorphose ist vollkommen.

Die Gallenerzeuger unter den Lepidopteren rekrutieren sich aus verschiedenen Familien (*Sesiidae*, *Pterophoridae*, *Orneodidae*, *Tortricidae*, *Gelechiidae*, *Elachistidae* u. a.); ihre Zahl ist gering und die von ihnen erzeugten Gallen sind wenigstens in Europa meist recht unscheinbar; die australische Gallenflora scheint reich an umfanglichen Lepidopteren-gallen (*Acacia*, *Eucalyptus*) zu sein<sup>1)</sup>.

### Hymenoptera.

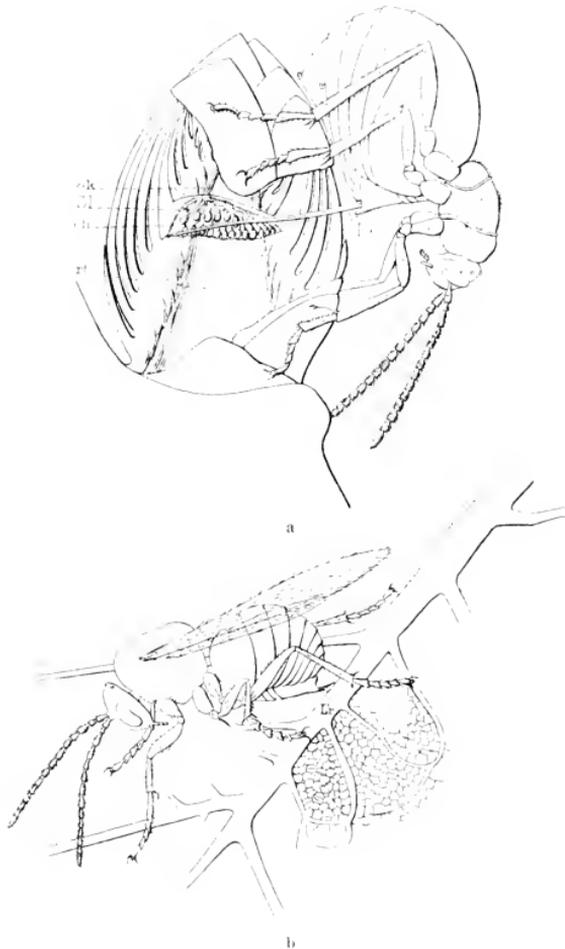
Die Hymenopteren oder Hautflügler haben beißende und leckende Mundwerkzeuge; ihre vier Flügel sind wenig geadert, die Metamorphose ist vollkommen.

Für den Cecidologen sind drei Familien von großer Bedeutung: die *Cynipidae*, *Tenthredinidae* und *Chalcididae*, — alles Insekten, die mit beißenden Mundteilen ausgerüstet sind, und deren Weibchen eine sägeähnliche (*Tenthredinidae*) oder stachelartige Legeröhre besitzen. Die Larven der Tenthrediniden sind raupenähnlich („Afterraupen“); sie unterscheiden sich von den Larven der Lepidopteren besonders durch die größere Zahl der Beinpaare (meist 9—11); bei Cynipiden und Chalcididen sind die Larven madenartig, fußlos.

Von den Tenthrediniden sind die Arten der Genera *Pontania* und *Cryptocampus* als Erzeuger vieler auffälliger Cecidien zu nennen; zu den Chalcididen gehören *Isosoma* und die feigenbewohnenden *Blastophaga*-

<sup>1)</sup> STAUDINGER, O., u. REBEL, H., Katalog der Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes. Berlin 1901. HARTMANN, A., Die Kleinschmetterlinge des europäischen Faunengebietes. München 1880. CONRUGGHE DE PICQUENDALE, Catalogue raisonné des Microlépidoptères de Belgique (Mém. soc. entom. Belgique 1906. 13 u. 14).

Arten. Die Cynipiden, welche neben den Eriophyiden und den Cecido-myiden wenigstens in Europa und Nordamerika die formenreichste



Figur 6. Eiablage durch Cynipiden: a, *Biorrhiza aptera* legt in eine Eichenknospe Eier ab. b, *Dryophanta Taschenbergi* bei der Eiablage auf einem Eichenblatte. *Lr*, Legeröhre; *ok*, der obere abgesägte Teil der Knospe. *Sl*, Schleimdecke, *eh*, Eihöhlung, *rt*, Ringteil (nach Beyerinck).

Familie der Cecidozoön ausmachen, sind die Erzeuger sehr zahlreicher, auffallend gestalteter Gallen, die durch ihre komplizierte Gewebedifferenzierung die Cecidien aller anderen Gallenerzeuger weit überrufen. Weit aus die meisten Cynipiden sind an *Quercus* angepaßt. Bei keiner Gruppe der Cecidozoön sind die Instinkte, welche das Weibchen bei der Eiablage leiten und es instand setzen, das Ei an die geeignete Stelle zu bringen, so fein ausgebildet, wie bei den Cynipiden.

Die Geschlechts- und Fortpflanzungsverhältnisse zeigen bei den Hymenopteren viele Besonderheiten. Unterden gallenerzeugenden Vertretern der Gruppe sind namentlich viele Cynipiden durch ihre

Befähigung zu parthenogenetischer Fortpflanzung und durch ihren Generationswechsel interessant. *Andricus seminationis*, *A. marginalis*, *A. albopunctatus* u. a. pflanzen sich rein parthenogenetisch fort. Auch die *Rhodites*-Wespen kommen fast nur in ♂ Exemplaren vor. Für sehr

viele Arten der Gattung *Andricus*, *Biorrhiza*, *Cynips*, *Dryophanta*, *Neuroterus* u. a. ist festgestellt, daß eine geschlechtliche und eine parthenogenetische (agame) Generation miteinander wechseln: die agame, nur aus ♀ bestehende, erzeugt im allgemeinen während des Spätsommers und Herbstes ihre Gallen, überwintert in diesen und verläßt sie im Frühjahr; die aus ihren Eiern schlüpfenden Tiere gehören der geschlechtlichen Generation an, d. h. kommen in ♂ und ♀ vor.

Der Entwicklungszyklus der Cynipiden umfaßt ein Jahr, selten längere Zeit.

Die zu den beiden Generationen einer Spezies gehörigen Tiere sind sich einander durchaus unähnlich; besonders wichtig für das Verständnis der Gallenbildung sind die Unterschiede im Bau ihrer Lege-stachel: die geschlechtlichen Generationen haben einen kurzen Lege-stachel, die agamen einen langen (vgl. Fig. 6).

Viele Cynipiden sind nicht Gallenerzeuger, sondern Bewohner fremder Gallen und Parasiten gallenerzeugender Tiere; von ihnen wird im Kapitel VII noch die Rede sein.

Eine geringe Zahl der Cynipiden verbindet mit dem Generationswechsel einen Wirtswechsel: die Gallen von *Cynips calicis* finden sich auf *Quercus pedunculata*, die des zugehörigen *Andricus cerri* auf *Quercus cerris*; *Cynips Kollari* und *Andricus circulans* machen denselben Wirtswechsel durch<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur:

HARTIG, TH., Die Familie der Blattwespen und Holzwespen nebst einer allgemeinen Einleitung zur Naturgeschichte der Hymenopteren, Berlin 1837. Über die Familie der Gallwespen (Ztschr. f. Entom. 1840. 2, 176; Nachträge ibid. 1841. 3, 322 und 1843. 4, 395). ANDRÉ, ED., Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie 1879—1904. 8 vols. DALLA TORRE, Catalogus Hymenopterorum, Lips. 1892—1902. X vol. RATZBURG, J. TH. C., Die Ichmenionen der Forstinsekten. Berlin 1844—1852. 3 Bde. DALLA TORRE und KIEFFER, Cynipidae (Das Tierreich. Berlin 1910. Lief. 24). ADLER, H., Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Ztschr. f. wiss. Zool. 1881. 35, 151; zahlreiche weitere Literaturnachweise). MARCIAL, P., Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites (Arch. zool. expér. 1904—1906). MAYR, G., Die mitteleuropäischen Eichengallen in Wort und Bild. Wien 1870 (2. Faksim.-Ausg. Berlin 1907). Die Einmieter der mitteleuropäischen Eichengallen (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1872. 22, 669). Die europ. Cynipidengallen mit Ausschluß der auf Eichen vorkommenden Arten (15. Jahresber. Rossauer Kommunal-Oberrealschule Wien 1876). Die Genera der gallenbewohnenden Cynipiden (20. Jahresber. Kommunal-Oberrealschule im I. Bezirk Wien 1881). Die europäischen Arten der gallenbewohnenden Cynipiden (21. Jahresber. ibid.). v. SCHLECHTENDAL, D. H. R., Beobachtungen über Gallwespen (Stettiner Entomol. Zeitg. 1870. 31, 338). BEYERINCK, M. W., Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. Über Gallbildung

Die nachstehende Tabelle gibt über die Zusammengehörigkeit einiger agamer und geschlechtlicher Cynipiden Aufschluß. Ob es angebracht sein mag, die Vertreter der Winter- und Sommergeneration mit verschiedenen Speziesnamen zu bezeichnen, kann man bestreiten. Für den Gebrauch des Cecidologen sind — in Anbetracht des auffallenden Gallendimorphismus, der sich mit dem soeben geschilderten Generationswechsel der Cynipiden verbindet — die differenten Namen der beiden zu einer Spezies gehörigen Formen recht bequem; deswegen mag hier und später die alte Bezeichnungsweise beibehalten werden.

## Parthenogenetische Generation.

<i>Andricus</i>	<i>fecundator</i> HARTIG
	<i>radicis</i> FABR.
	<i>Sieboldi</i> HARTIG
	<i>corticis</i> HARTIG
	<i>globuli</i> HARTIG
	<i>collaris</i> HARTIG
	<i>callidoma</i> GIRAUD
	<i>Mulpighi</i> ADLER
	<i>autumnalis</i> HARTIG
	<i>ostreus</i> GIRAUD
<i>Cynips</i>	<i>calicis</i> BURGD.
	<i>kollari</i> HARTIG
<i>Dryophanta</i>	<i>folii</i> L.
	<i>longiventris</i> HARTIG
	<i>divisa</i> HARTIG
<i>Neuroterus</i>	<i>lenticularis</i> OLIV.
	<i>laeviusculus</i> SCHENCK
	<i>numismalis</i> OLIV.
	<i>funipennis</i> HARTIG
<i>Biorrhiza</i>	<i>aptera</i> BOSC
<i>Trigonaspis</i>	<i>renum</i> GIRAUD
<i>Chilaspis</i>	<i>nitida</i> GIRAUD

## Geschlechtliche Generation.

<i>Andricus</i>	<i>pilosus</i> ADLER
	<i>trilineatus</i> HARTIG
	<i>testaceipes</i> HARTIG
	<i>gemmatus</i> ADLER
	<i>inflator</i> HARTIG
	<i>curvator</i> HARTIG
	<i>cirratus</i> ADLER
	<i>nudus</i> ADLER
	<i>ramuli</i> L.
	<i>furunculus</i> BEYER.
	<i>cerri</i> BEYER.
	<i>circulans</i> MAYR
<i>Dryophanta</i>	<i>Taschenbergi</i> SCHL.
	<i>similis</i> ADLER
	<i>verrucosa</i> SCHL.
<i>Neuroterus</i>	<i>baccarum</i> L.
	<i>albipes</i> SCHENCK
	<i>vesicator</i> SCHL.
	<i>tricolor</i> HARTIG
<i>Biorrhiza</i>	<i>pallida</i> OLIV.
<i>Trigonaspis</i>	<i>megaptera</i> PANZER
<i>Chilaspis</i>	<i>Loeви</i> WACHTL.

und Generationswechsel bei *Cynips calicis* und über die Circulansgalle (Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896). Über die sexuelle Generation von *Cynips kollari* (Marcellia 1902. 1, 13). Über das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina* (Botan. Ztg. 1888. 46, 1). DOCTERS VAN LEEUWEN-REYNVAAN, W. u. J., Über die Anatomie und die Entwicklung einiger *Isosoma*-Gallen auf *Triticum repens* und *juncum* nsf. (Marcellia 1907. 6, 68). DARBOUX, G. et HOUARD, C., Galles de Cynipides. Recueil de figures originales exécutées sous la direction de feu le Dr. JULES GIRAUD (Nouv. arch. Mus. d'hist. nat., Paris 1907. 4. ser. 9, 173). BUGNION, E., Les œufs pédiculés du *Cynips Tozae* et du *Synergus Reinhardi* (Bull. soc. Vand. d. Sc. nat. 1906. 42, 185). Eine große Anzahl von Arbeiten, welche sich mit den Gallen der Hymenopteren beschäftigen, wird später noch zu nennen sein; wegen der die Feigeninsekten betreffenden Literatur muß auf Kapitel VII verwiesen werden.

Coleoptera<sup>1)</sup>.

Die Coleopteren oder Käfer haben kauende Mundwerkzeuge; meist sind die Vorderflügel hornig, die Hinterflügel häutig. Prothorax frei beweglich. Metamorphose vollkommen.

Von den zahlreichen Familien der Coleopteren spielen hauptsächlich die Curculioniden oder Rüsselkäfer, welche durch die rüsselähnliche Spitze des Kopfes gekennzeichnet sind, eine Rolle als Gallenerzeuger. Unter ihnen sind *Apion* und *Ceutorrhynchus* die artenreichsten gallenerzeugenden Gattungen. Die meisten Käfergallen sind wenig auffallende Stengelschwellungen und Blütendeformationen.

Neben den Curculioniden sind Vertreter der Buprestiden (*Agribus* auf *Rubus*), Cerambyciden (*Saperda* auf *Populus*) und einige wenige andere als Cecidozoön bekannt.

Nach HOUARD verteilen sich die in Europa und den außereuropäischen Mittelmeerländern gefundenen Gallenerzeuger folgendermaßen auf die verschiedenen Familien und Gattungen der Insekten<sup>2)</sup>.

	<b>Neuroptera.</b>		Trioza . . . . .	25 Arten
Fam. <i>Agrionidae.</i>			Fam. <i>Aphididae.</i>	
<i>Lestes</i> . . . . .	1 Art		<i>Adelges</i> . . . . .	17 Arten
	<b>Orthoptera.</b>		<i>Aphis</i> . . . . .	59 „
Fam. <i>Locustidae.</i>			<i>Aploneura</i> . . . . .	1 Art
<i>Meconema</i> . . . . .	1 Art		<i>Brachyeolus</i> . . . . .	2 Arten
	<b>Rhynchota.</b>		<i>Callipterus</i> . . . . .	2 „
Fam. <i>Cicadellidae.</i>			<i>Chaitophorus</i> . . . . .	2 „
<i>Tettigonia</i> . . . . .	2 Arten		<i>Colopha</i> . . . . .	1 Art
Fam. <i>Tingidae.</i>			<i>Cryptosiphum</i> . . . . .	1 „
<i>Copium</i> . . . . .	2 Arten		<i>Hamamelistes</i> . . . . .	1 „
Fam. <i>Psyllidae.</i>			<i>Histeropterus</i> . . . . .	1 „
<i>Aphalara</i> . . . . .	5 Arten		<i>Hyalopterus</i> . . . . .	4 Arten
<i>Calophya</i> . . . . .	1 Art		<i>Macrosiphum</i> . . . . .	9 „
<i>Livia</i> . . . . .	1 „		<i>Mindarus</i> . . . . .	1 Art
<i>Psylla</i> . . . . .	9 Arten		<i>Myzoxylus</i> . . . . .	1 „
<i>Psyllopsis</i> . . . . .	1 Art		<i>Myzus</i> . . . . .	11 Arten
<i>Rhinocola</i> . . . . .	2 Arten		<i>Nectarosiphum</i> . . . . .	1 Art
<i>Trichopsylla</i> . . . . .	1 Art		<i>Pachypappa</i> . . . . .	2 Arten
			<i>Pemphigus</i> . . . . .	22 „
			<i>Phorodon</i> . . . . .	3 „

<sup>1)</sup> GEMMINGER und HAROLD, Catalogus Coleopterorum etc. München 1865. GANGLBAUER, L., Die Käfer von Mitteleuropa. I—IV. Wien 1892—1904.

<sup>2)</sup> Diese und später folgende ähnliche tabellarische Zusammenstellungen stützen sich auf HOUARD und folgen ihm auch dann, wenn von diesem Autor zweifelhafte Fälle in das Register der Cecidozoön und Zooecidien aufgenommen werden. Die Varietäten der Cecidozoön werden stets als Arten mitgezählt werden.

Phyllaphis . . . . .	1 Art
Phylloxera . . . . .	5 Arten
Pterochlorus . . . . .	1 Art
Rhizoctonus . . . . .	1 "
Rhopalosiphum . . . . .	6 Arten
Schizoneura . . . . .	4 "
Sipha . . . . .	3 "
Siphocoryne . . . . .	4 "
Symydobius . . . . .	1 Art
Tetraneura . . . . .	2 Arten
Toxoptera . . . . .	1 Art
Fam. <i>Coccidae</i> .	
Aspidiotus . . . . .	3 Arten
Asterodiaspis . . . . .	1 Art
Asterolecanium . . . . .	5 Arten
Chionaspis . . . . .	1 Art
Cryptophylaspis . . . . .	1 "
Diaspis . . . . .	1 "
Eriopeltis . . . . .	1 "
Lecanium . . . . .	1 "
Mytilaspis . . . . .	1 "
Planchonia . . . . .	1 "

## Diptera.

Fam. <i>Cecidomyiidae</i> .	
Aeodiplosis . . . . .	1 Art
Aplonyx . . . . .	1 "
Arnoldia . . . . .	4 Arten
Asphondylia . . . . .	36 "
Atrichosema . . . . .	1 Art
Baldratia . . . . .	1 "
Braueriella . . . . .	1 "
Cecidomyia . . . . .	2 Arten
Clinodiplosis . . . . .	10 "
Clinorrhyncha . . . . .	4 "
Contarinia . . . . .	60 "
Cystiphora . . . . .	4 "
Dasyneura . . . . .	6 "
Dichrona . . . . .	1 Art
Diplosis . . . . .	1 "
Dryomyia . . . . .	3 Arten
Harmandia . . . . .	4 "
Hormomyia . . . . .	7 "
Janetiella . . . . .	8 "
Lasioptera . . . . .	14 "
Löwiola . . . . .	2 "
Macrodiplosis . . . . .	2 "
Macrolabis . . . . .	9 "
Massalongia . . . . .	1 Art
Mayetiola . . . . .	10 Arten

Mikiola . . . . .	1 Art
Monarthropalpus . . . . .	1 "
Myricomyia . . . . .	1 "
Oligotrophus . . . . .	20 Arten
Orseolia . . . . .	1 Art
Perrisia . . . . .	135 Arten
Porricondyla . . . . .	1 Art
Psectrosema . . . . .	1 "
Pseudhormomyia . . . . .	2 Arten
Putoniella . . . . .	1 Art
Rhabdophaga . . . . .	85 Arten
Rhopalomyia . . . . .	21 "
Schizomyia . . . . .	7 "
Stefaniella . . . . .	4 "
Stictodiplosis . . . . .	8 "
Thecodiplosis . . . . .	1 Art
Trotteria . . . . .	2 Arten
Zeuxidiplosis . . . . .	1 Art

Fam. *Muscidae* (*Eumyidae*).

Acidia . . . . .	1 Art
Agromyza . . . . .	3 Arten
Anthomyia . . . . .	1 Art
Carphotricha . . . . .	2 Arten
Chlorops . . . . .	2 "
Chyliza . . . . .	1 Art
Lauxania . . . . .	1 "
Lipara . . . . .	3 Arten
Lirionyza . . . . .	1 Art
Lonchaea . . . . .	2 Arten
Myopites . . . . .	6 "
Ortalis . . . . .	1 Art
Oscinis . . . . .	1 "
Oxyna . . . . .	1 "
Phorbia . . . . .	1 "
Phytomyza . . . . .	2 Arten
Spilographa . . . . .	1 Art
Tephritis . . . . .	15 Arten
Trypeta . . . . .	10 "
Urelia . . . . .	1 Art
Urophora . . . . .	9 Arten

## Lepidoptera.

Fam. <i>Sesiidae</i> .	
Sciapteron . . . . .	2 Arten
Sesia . . . . .	4 "
Fam. <i>Pyralidae</i> .	
Cynaeda . . . . .	1 Art
Fam. <i>Pterophoridae</i> .	
Platyptilia . . . . .	3 Arten
Pterophorus . . . . .	1 Art

Fam. <i>Ornecodidae</i> .	
Ornecodes . . . . .	5 Arten
Fam. <i>Tortricidae</i> .	
Conchylis . . . . .	10 Arten
Epiblema . . . . .	4 "
Evetria . . . . .	1 Art
Grapholitha . . . . .	4 Arten
Gypsonoma . . . . .	1 Art
Lobesia . . . . .	1 "
Pamenc . . . . .	1 "
Pelatea . . . . .	1 "
Semasia . . . . .	1 "

Fam. <i>Gelechiidae</i> .	
Amblypalpis . . . . .	1 Art
Gelechia . . . . .	6 Arten
Oecocceis . . . . .	1 Art
Phloeocceis . . . . .	1 "
Sclerocecis . . . . .	1 "
Stenolechia . . . . .	1 "

Fam. <i>Elachistidae</i> .	
Angasma . . . . .	1 Art
Coleophora . . . . .	1 "
Heliozela . . . . .	1 "
Mompha . . . . .	1 "
Stigmatophora . . . . .	1 "

Fam. <i>Nepticulidae</i> .	
Nepticula . . . . .	2 Arten

Fam. <i>Tineidae</i> .	
Morophaga . . . . .	1 Art
Proactica . . . . .	1 "

## Hymenoptera.

Fam. <i>Cynipidae</i> .	
Andriens . . . . .	59 Arten
Aphelonyx . . . . .	1 Art
Aulacidea . . . . .	7 Arten
Aulax . . . . .	13 "
Biorrhiza . . . . .	4 "
Callirhytis . . . . .	1 Art
Cecconia . . . . .	1 "
Chilaspis . . . . .	2 Arten
Cynips . . . . .	43 "
Diastrophus . . . . .	2 "
Dryocosmus . . . . .	6 "
Dryophanta . . . . .	12 "
Fioriella . . . . .	2 "
Liebela . . . . .	1 Art
Neuroterus . . . . .	23 Arten
Panteliella . . . . .	1 Art
Pediaspis . . . . .	2 Arten

Phanaeis . . . . .	1 Art
Plagiotrochus . . . . .	11 Arten
Rhodites . . . . .	6 "
Synophrus . . . . .	2 "
Timaspis . . . . .	6 "
Trigonaspis . . . . .	6 "
Xestophanes . . . . .	2 "

Fam. <i>Chalcididae</i> .	
Blastophaga . . . . .	2 Arten
Isosoma . . . . .	16 "
Sycophaga . . . . .	2 "

Fam. <i>Tenthredinidae</i> .	
Athalia . . . . .	1 Art
Blemmocampa . . . . .	1 "
Cryptocampus . . . . .	7 Arten
Hoplocampa . . . . .	1 Art
Micronematus . . . . .	1 "
Monophadnus . . . . .	1 "
Pontania . . . . .	11 Arten
Selandria . . . . .	2 "

## Coleoptera.

Fam. <i>Cerambycidae</i> .	
Saperda . . . . .	1 Art

Fam. <i>Scolytidae</i> .	
Hylastinus . . . . .	1 Art
Thammurgus . . . . .	3 Arten

Fam. <i>Buprestidae</i> .	
Agrilus . . . . .	2 Arten

Fam. <i>Curculionidae</i> .	
Anthonomus . . . . .	5 Arten
Apion . . . . .	33 "
Baris . . . . .	2 "
Brachonyx . . . . .	1 Art
Centorrhynchus . . . . .	15 Arten
Cleonus . . . . .	2 "
Dorytomus . . . . .	1 Art
Larinus . . . . .	4 Arten
Limobius . . . . .	1 Art
Liocleonus . . . . .	1 "
Lixus . . . . .	2 Arten
Mecinus . . . . .	16 "
Miarus . . . . .	1 Art
Nanophyes . . . . .	8 Arten
Sibinia . . . . .	5 "
Smicronyx . . . . .	2 "

Fam. <i>Laridae</i> .	
Bruchus . . . . .	1 Art

Fam. <i>Chrysomelidae</i> .	
Psylliodes . . . . .	1 Art

## B. Cecidophyten.

In allen Hauptgruppen des Pflanzenreiches, unter deren Vertretern sich Pflanzenparasiten finden, treten auch Gallenerzeuger auf<sup>1)</sup>: unter den Myxomyceten, den Bakterien und den Algen nur in bescheidener Zahl, besonders reichlich unter den Pilzen und in sehr spärlicher Anzahl unter den Phanerogamen.

### 1. Myxomyceten (Mycetozoen).

Von den Schleimpilzen oder Myxomyceten kommen für uns ausschließlich die *Phytophycinae* in Betracht: nur diese leben in Pflanzen als Parasiten und regen ihre Wirte zur Gallenbildung an.

*Plasmodiophora brassicae* ruft am Kohl und an verschiedenen anderen Cruciferen umfängliche Wurzelschwellungen hervor (Kropf des Kohles, Kohlhernie, vingerzickte, maladie digitoire), die von WORONIN, NAWASCHIN u. a.<sup>2)</sup> untersucht worden sind.

*Tetramyxa parasitica* GÖBEL tritt an *Ruppia* und *Zannichellia* als Gallenerzeuger auf, *T. Triglochinis* MOLLIARD ruft Gallen an der Infloreszenzachse von *Triglochis maritimum* hervor<sup>3)</sup>. *Sorosphaera Veronicae* erzeugt an verschiedenen *Veronica*-Arten Stiel- und Stengelauftreibungen<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> Eine Ausnahme machen höchstens die Flagellaten, von welchen wir seit A. LAFONTS Untersuchungen (Sur la présence d'un *Leptomonas* parasite de la classe des Flagellés dans le latex de trois Euphorbes, Ann. Inst. Pasteur. 1910. 24, 205) wissen, daß pflanzenparasitische Formen unter ihnen vorkommen; gallenerzeugende Flagellaten sind aber bisher nicht bekannt geworden.

<sup>2)</sup> Vgl. namentlich WORONIN, *Plasmodiophora brassicae* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1878. 11, 548), NAWASCHIN, Beobacht. über den feineren Bau und Umwandlungen von *Pl. br.* WOR. im Laufe ihres intracellularen Lebens (Flora 1899. 86, 406), PROWAZEK, Zur Kernteilung der *Pl. br.* WOR. (Öst. Bot. Ztschr. 1902. 52, 213). MARCHAND, E., *Plasmodiophora brassicae* WORONIN parasite du melon, du céleri et de l'oseille épinard (C. R. Acad. Sc. Paris 1910. 150, 1348).

<sup>3)</sup> GÖBEL, K., *Tetramyxa parasitica* (Flora 1884. 67, 517). MOLLIARD, M., Une nouvelle Plasmodiophorée, parasite du *Triglochis palustre* (Bull. soc. bot. France 1909. 56, 23). MAIRE, R., et TISON, A., Sur quelques Plasmodiophoracées (C. R. Acad. Sc. Paris 1910. 150, 1768; auch Blattgallen von *T. Triglochinis* werden beschrieben). HISINGER, E., Recherches sur les tubercules du *Ruppia rostellata* et du *Zannichellia polycarpa* provoqués par le *Tetramyxa parasitica* I (Mém. Soc. F. et Fl. fem. 1888. 53).

<sup>4)</sup> BLOMFIELD, J. E., u. SCHWARTZ, E. J., Some observations on the tumours on *Veronica chamaedrys* caused by *Sorosphaera Veronicae* (Ann. of Bot. 1910. 24, 35; dort weitere Literaturangaben). Vgl. auch SCHWARTZ, E. J., Parasitic root diseases of the Juncaceae (ibid. 511; betrifft *Sorosphaera Junci* und *Entorrhiza*

Eine von ZOPF beschriebene Monadinée *Aphelidium deformans* ZOPF<sup>1)</sup> infiziert Zellen von *Coleochaete soluta* und *C. irregularis*: die Wirtszellen wachsen zu merkwürdig gestalteten einzelligen Gallen heran.

Den Erzeuger der „Kronengalle“ (crown-gall), welche nach TOUMÉY an Obstbäumen durch *Dendrophagus globosus* erzeugt wird, will der genannte Autor in der Nähe der Trichiaceen einreihen. Sollte seine Meinung zutreffend sein, so wäre im *Dendrophagus* ein gallenerzeugender Schleimpilz gefunden, der außerhalb der Phytoomyxinen stünde<sup>2)</sup>; doch scheint mir die Meinung derjenigen Autoren das Richtige zu treffen, welche Bakterien für die Gallenbildung verantwortlich machen<sup>3)</sup>.

Der von MILIARAKIS<sup>4)</sup> in Agavenblättern gefundene, vermeintliche Myxomycet (*Tylogonus Agavae*) dürfte — ähnlich wie die früher oft diskutierte *Pseudocommis Vitis* n. ähnl. — in Wirklichkeit nur desorganisiertes Plasma der Wirtszellen darstellen<sup>5)</sup>.

## 2. Bakterien.

Am verbreitetsten und am besten erforscht sind von allen Bakteriengallen die seit MALPIGHI bekannten Wurzelknöllchen der Leguminosen (Papilionaceen, Mimosaceen, Caesalpiniaeeen). Soweit bisher bekannt, handelt es sich um zwei Bakterienarten, welche in die Wurzeln der Leguminosen eindringen und ihre Gewebe zur Gallenbildung anregen: *Rhizobium Beyerinckii* H. et St. lebt in Symbiose mit *Lupinus* und *Glycine hispida* (Soja), *Rh. radicolica* BEYER. ist in den Wurzelknöllchen aller anderen Leguminosen zu finden<sup>6)</sup>.

Bakteriengallen in Form von Zweigknotten können wir mit TUBEUF als Tuberkeln bezeichnen<sup>7)</sup>. Wir finden sie an *Pinus halepensis* (*Bact.*

---

*cypericola*). MAIRE et TISON, Sur le développement et les affinités du *Sorosphaera veronicae* SCHRÖTER (C. R. Acad. Sc., Paris 1905. 147, 1410).

<sup>1)</sup> ZOPF, W., Die Pilztiere oder Schleimpilze (Handb. der Bot. 1887. 3, 2., 127).

<sup>2)</sup> TOUMÉY, An inquiry into the cause and nature of crown-gall (Arizona Agric. Exp. Stat. 1900. Bull. 33).

<sup>3)</sup> Vgl. SMITH, E. P., Crown gall on plants (Phytopathology 1911. 1, 7).

<sup>4)</sup> MILIARAKIS, *Tylogonus Agavae*. Athen 1888.

<sup>5)</sup> Vgl. KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie 1903. 195.

<sup>6)</sup> Zusammenstellung der Literatur gab unlängst HILTNER in LAFARS Handb. d. techn. Mykol. 1904/06. 3, 45.

<sup>7)</sup> v. TUBEUF, Knospenhexenbesen und Zweigtuberkulose der Zirbelkiefer (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft. 1910. 8, 1. 1911. 9, 25). — Zusammenstellung von Literatur über Tuberkeln und andere Bakterienkrankheiten der Pflanzen z. B. bei C. J. J. VAN HALL, Bijdragen tot de kennis der bakterieele plantenziekten. Proefschrift Amsterdam 1902. LINDAU in SORAUERS Handb. d. Pflanzenkrankh. 3. Aufl. 1908. 2, 15. SMITH 1911 a. a. O.

*Pini* VUILL.<sup>1)</sup>, *P. Cembra*<sup>2)</sup>, am Pfirsichbaum (*Clostridium persicae tuberculosis* CAR.<sup>3)</sup>, bei *Vitis* (*Bacillus ampelopsorae* TREVIS.). Oft untersucht sind die in den Mittelmeerländern sehr häufigen Ölbaumgallen (Krebs-



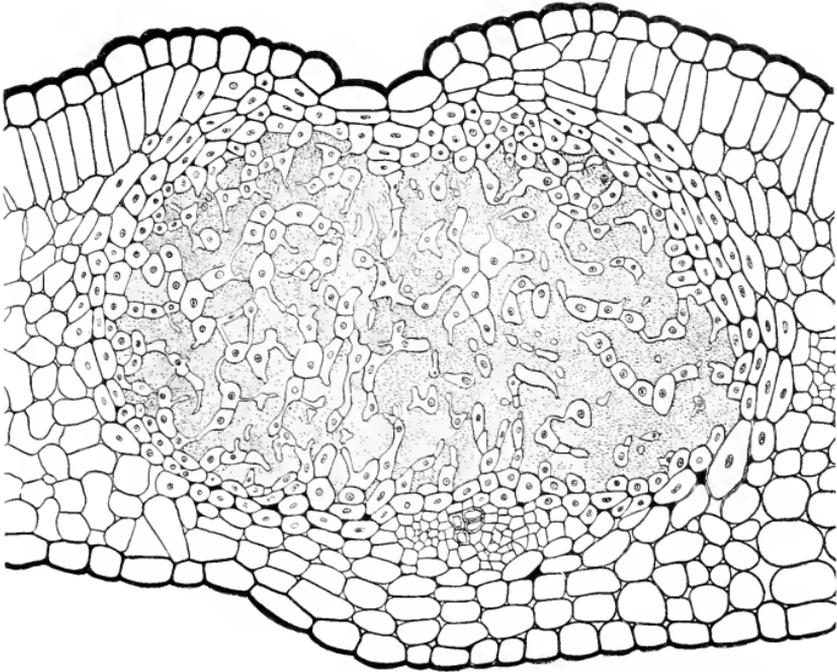
Figur 7. Bakteriengallen: Tuberkeln an den Zweigen vom wilden Ölbaum (nach Tubeuf).

<sup>1)</sup> PRILLIEUX, Les tumeurs à bacilles des branches de l'olivier et du pin d'Alep (Rev. gén. de Bot. 1889. **1**, 293; Ann. Inst. agron. Nancy 1890). VULLEMIS, P., Sur une bactériocécidie ou tumeur bacillaire du pin d'Alep (C. R. Acad. Sc. Paris 1888. **107**, 874); Sur les relations des bacilles du pin d'Alep avec les tissus vivants (ibid. 1184).

<sup>2)</sup> v. TUBEUF 1910 a. a. O.

<sup>3)</sup> CAVARA, Intorno alla eziologia di alcune malattie di piante coltivate (Staz. speriment. agrar. ital. 1897. **30**, 482).

knoten, *rogna, loupe*), welche namentlich die Zweige deformieren (vgl. Fig. 7), daneben aber auch an Blättern und Blüten auftreten können:



Figur 8. Bakteriengallen: Querschnitt durch einen Blattknoten von *Pavetta lanceolata* (nach Zimmermann).

der Gallenerreger *Bacillus Oleae* (*Bac. Savastanoi* [ARCANG.] TREVIS<sup>1</sup>), soll auch auf Esche krebsartige Gallen hervorrufen können<sup>2</sup>). Bak-

<sup>1</sup>) ARCANGELI, Sopra la malattia dell' olivo detta volgarmente „rogna“. Pisa 1886. SAVASTANO, Les maladies de l'olivier et la tuberculose en particulier (C. R. Acad. Sc. Paris 1886. 103, 1144), Tuberculosi, iperplasi e tumori dell' olivo (Annuario R. scuola sup. d'agricolt. Portici 1887. Vol. 5, fasc. IV). PRILLIEUX, 1889, a. a. O. VUILLEMIN, Quelques champignons arbericoles nouveaux ou peu connus (Bull. Soc. Myc. France 1896. 12, 41). BIOLETTI, The olive knot (California Stat. Bull. 1898. 120). SCHIFF, R., Bakteriologische Untersuchung über *Bacillus oleae* (ARC.) (Zentrabl. f. Bakteriol. 2. Abt. 1904. 12, 217). PETRI, L., Untersuchungen über die Identität des Rotzbacillus des Ölbaumes (ibid. 2. Abt., 1907. 19, 531).

<sup>2</sup>) NOACK, F., Der Eschenkrebs (Ztschr. f. Pflanzenkrankh. 1893. 3, 193). VUILLEMIN zitiert bei LINDAU a. a. O. 65.

terien rufen ferner an Oleanderzweigen Gallen hervor<sup>1)</sup>. Den Efeukrebs spricht LINDAU als Bakterienkrankheit an<sup>2)</sup>. Ähnliche von Bakterien hervorgerufene Kröpfe findet SMITH (a. a. O.) an zahlreichen anderen Dikotyledonen „von den Salicaceen bis zu den Kompositen“.

Soweit bisher bekannt, erzeugen die Bakterien nur histioide Gallen; die histologische Struktur der Bakteriengallen oder Bakteriocecidien ist sehr einfach.

Als Bakteriengallen sind wahrscheinlich auch die von ZIMMERMANN in Java studierten Blattknoten verschiedener Rubiaceen (*Pavetta lanceolata* ECKL., *P. angustifolia* THW., *P. indica* L., *Grumilea micrantha* HIERN.) anzusprechen (vgl. Fig. 8<sup>3)</sup>). MIEHE hat neuerdings nachgewiesen, daß bei *Ardisia*, einer Myrsinacee, Blattknötchen unter dem Einfluß von Bakterien entstehen, welche nicht von außen in das Blattgewebe eindringen, sondern bereits im Samen der Wirtspflanze nachweisbar sind<sup>4)</sup>. Nach MIEHES Mitteilungen handelt es sich bei den knötchentragenden Ardisien um eine erbliche Infektionskrankheit, — falls man bei dieser Erscheinung von Krankheit zu sprechen berechtigt ist. Inwieweit MIEHES Ermittlungen auch für die von ZIMMERMANN beschriebenen Fälle zutreffend sind, muß zunächst dahingestellt bleiben.

Von den Kryptogamen tragen, soweit bisher bekannt, nur einige Wasserbewohner (Grünalgen, Rotalgen) Bakteriengallen; man vergleiche das in Kapitel II, p. 63 Gesagte.

### 3. Cyanophyceen.

Von den Nostocaceen leben mehrere Arten in Symbiose mit Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen. In einigen dieser Fälle kommt es zur Bildung von Gallen, von welchen die an Cycadeenwurzeln erzeugten Knöllchen oder koralloid verzweigten, aufwärtswachsenden Gebilde die umfänglichsten sind (vgl. Fig. 9); der Erzeuger wird als *Anabaena cycadearum* REINKE bezeichnet<sup>5)</sup>.

<sup>1)</sup> PEGLION, V., La rogna o tuberculosi del *Nerium Oleander* (Rendic. Accad. Lincei 1905. 14, 462). TUBEUF a. a. O., 1911.

<sup>2)</sup> LINDAU, G., Der Efeukrebs (Ztschr. f. Pflanzenkrankh. 1904. 4, 1).

<sup>3)</sup> ZIMMERMANN, A., Über Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiaceen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902. 37, 1).

<sup>4)</sup> MIEHE, H., Die sog. Eiweißdrüsen an den Blättern von *Ardisia crispa* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1911. 29, 156).

<sup>5)</sup> Literatur über diese und andere Cyanophyceengallen wird in Kapitel II bei Besprechung der Bryophyten (*Blasia*, Anthoceroteen), Pteridophyten (*Azolla*) und Cycadeen angeführt werden.



Figur 9. Cyanophyceengalle: *Anabaena cycadeorum* auf Cycadeenwurzeln; die zwei großen und die darauf folgenden zwei kleinen Gallen stammen von *Encephalartos Altensteinii*, die übrigen von *Ceratozamia mexicana*.

#### 4. Algen.

Gallenerzeugende Algen finden sich unter den Grün-, Rot- und Braunalgen. Entsprechend ihrer Beschränkung auf das nasse Element sind ihre Wirte fast ausschließlich Algen. Eine Ausnahme machen die ansehnlich großen Gallen, welche *Phytophysa Treubii*, eine Chlorophyceen, an *Pilea (Urticaceae)* in Java hervorruft<sup>1)</sup>.

Algen, welche auf Algen Gallen erzeugen, werden später bei Besprechung der Gallenwirte genannt werden; ebendort (Kap. II, p. 62) werde ich auch einige Literaturnachweise zusammenstellen.

Gallen, welche durch Algen hervorgerufen werden, wollen wir mit THOMAS als Phycococcidien bezeichnen.

#### 5. Pilze.

Von allen pflanzlichen Gallenerzeugern sind die Pilze die wichtigsten: die Zahl der Gallenerzeuger unter ihnen und der Kreis der Wirtspflanzen, auf welchen Pilzgallen entstehen, sind außerordentlich groß, und die Gallen selbst sind weitaus mannigfaltiger als die Produkte aller anderen gallenerzeugenden Pflanzen.

Gallen, welche durch Pilze hervorgerufen werden, heißen Myco-coccidien.

<sup>1)</sup> WEBER VAN BOSSE, Etudes sur des algues de l'Archipel Malaisien II. *Phytophysa Treubii* (Ann. Jard. bot. Buitenzorg 1890. 8, 165).

Abgesehen von den schwer klassifizierbaren Pilzen, welche in den Knöllchen von *Alnus* und in ähnlichen Mycodomatien (vgl. Kap. VII) anzutreffen sind oder die Mykorrhizen hervorrufen — manche von



Figur 10. Olpidiaceengalle: *Chrysophyctis endobiotica* auf Kartoffelknollen.  
Rechts eine halbierte Knolle.

diesen stehen den Gallen recht nahe —, kommen Vertreter der Phycomyceten, Ascomyceten, Uredineen, Ustilagineen und Basidiomyceten als Gallenerzeuger in Betracht<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Über Systematik, Morphologie und Entwicklungsgeschichte der in Betracht kommenden Pilzgruppen vgl. z. B. TUBEUF, Pflanzenkrankheiten durch

## Phycomyceten.

Manche Olpidiaceen (*Olpidium*, *Pleotrachelus* u. a.) rufen an Algen und Pilzen (vgl. p. 64, 65) unseheinbare Zellenvergrößerungen hervor. Umfangreiche, vielzellige Wucherungen entstehen z. B. unter dem Einfluß der *Chrysophlyctis endobiotica* an Kartoffelknollen<sup>1)</sup> (vgl. Fig. 10).

Die Synchytriaceen rufen kleine Pusteln an den oberirdischen Teilen vieler Samenpflanzen hervor, an deren Bildung oft nur die vom Parasiten besiedelte enorm heranwachsende Zelle beteiligt ist<sup>2)</sup>.

Zu den Oochytriaceen gehört *Urophlyctis*; verschiedene Arten rufen an Wurzeln und oberirdischen Teilen ihrer Nährpflanzen Gallen hervor: *U. leproides* (ISAB.) P. MAGN. an den Wurzeln von *Beta vulgaris*, *U. Rübsaameni* P. MAGN. an den Wurzeln von *Rumex scutatus* u. a.<sup>3)</sup>. — Der Rhizidiaceen mag später (p. 64. Anm. 3) gedacht werden.

Eine Cladochytriacee ist die *Physotherma*-Art, welche nach



Figur 11. Oomycetengalle: *Albugo candida* auf *Raphanus sativus*; Fruchtknoten, Kronen- und Kelchblätter sind enorm herangewachsen, das Androeceum ist blattförmig geworden (nach Tubeuf).

kryptogame Parasiten verursacht. Berlin 1895. ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien. I. Teil.

<sup>1)</sup> SCHILBERSZKY, K., Ein neuer Schorfparasit der Kartoffelknollen (Ber. d. Bot. Ges. 1896. **14**, 36); PERCIVAL, J., Potato „wart“ disease: the life history and cytology of *Synchytrium endobioticum* (SCHILB.) PERCL. (Zentrabl. f. Bakteriologie, 2. Abt. 1909. **25**, 440). Deformationen an den Blättern von *Papaver Rhoeas*, die eine Olpidiacee hervorruft, bildet VUILLEMIN ab (Antibiose et Symbiose, Assoc. franç. avanc. d. sc. 1889).

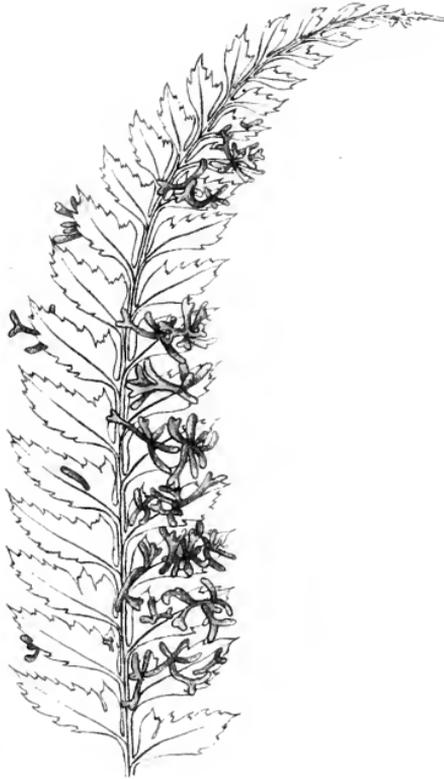
<sup>2)</sup> LÜDI a. a. O. (s. o. p. 21, Anm. 2), vgl. ferner MAGNUS, P., Über *Synchytrium papillatum* FARL. (Ber. d. bot. Ges. 1893. **11**, 539). THOMAS, FR., *Synchytrium pilificum* (ibid. 1883. **1**, 494); *Synchytrium alpinum* n. sp. (ibid. 1889. **7**, 255). CRANBERRY, Leaf-galls (U. S. Departm. Agricult., Div. of Entomology. 1889. Vgl. Bot. Jahresber. 1889. **1**, 340). LOEWENTHAL, W., Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen (Arch. f. Protistenkde. 1904. **5**, 221) u. v. a.

<sup>3)</sup> Vgl. TRABUT, L., Sur une Ustilaginée parasite de la betterave (Rev. gén. de bot. 1894. **6**, 409). VUILLEMIN, P., Le *Cladochytrium pulposum* para-

LAGERHEIM<sup>1)</sup> an *Zannichellia* stärkereiche, knöllchenähnliche Gallen erzeugt.

Ein zwischen Algen und Chytridiaceen stehender Organismus, *Rhodochytrium spilanthisis*, vermag nach LAGERHEIM und ATKINSON<sup>2)</sup> auf verschiedenen Wirten (*Spilanthes*, *Ambrosia*) zu leben; die Pflanzen bekommen einen abnormen Habitus.

Von den Oomyceten sind verschiedene Albuginaceen und Peronosporaceen (*Albugo candida*, *Peronospora parasitica* u. a.) als Gallenerreger bekannt; sie rufen Gewebeschwellungen hervor oder organoide Umgestaltungen der Blüten (vgl. Fig. 11<sup>3)</sup>).



Figur 12. Exoascaceengalle: *Tuphrina cornu cervi* auf *Aspidium cristatum* (nach Giesenhagen).

2. Abt. 1902. 8, 817). PEGLION, V., Intorno al deperimento dei medicinali cagionato da *Urophlyctis Alfafae* P. MAGN. (Atti R. Acad. de Lincei 1905. 14, 727).

<sup>1)</sup> LAGERHEIM, Mykologische Studien I (Bih. till k. svenska Vet.-Akad. Handl. Stockholm 1898. 24, Afd. 3, Nr. 4).

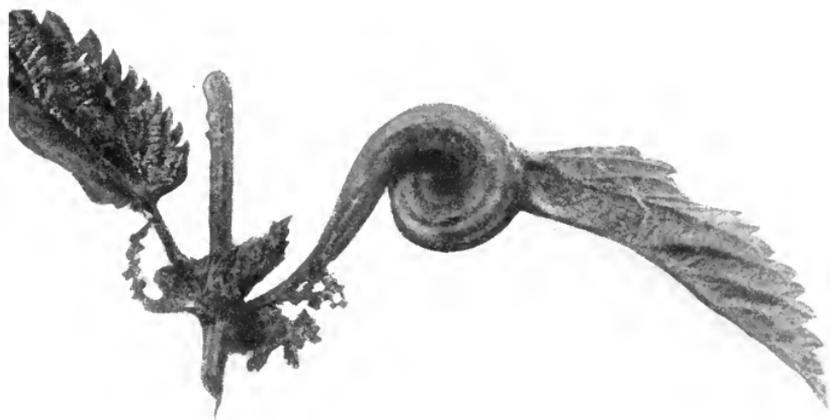
<sup>2)</sup> LAGERHEIM, G., *Rhodochytrium*, n. gen. eine Übergangsform von den Protococcaceen zu den Chytridiaceen (Bot. Zeitg. 1893. 51, 43). ATKINSON, G. F., A parasitic alga *Rhodochytrium Spilanthisis* LAGERH. in North America (Bot. Gaz. 1905. 46, 299).

<sup>3)</sup> Vgl. TUBEUF u. a. O. PEGLION, V., Studi anatomici di alcune ipertrofie indotte dal *Cystopus candidus* in alcuni organi di *Raphanus Raphanistrum* (Riv.

site des betteraves (Bull. Soc. bot. France 1896. 43). LAGERHEIM, Mykologische Studien I (Bih. till k. svenska Vet.-Akad. Handl. Stockholm 1898. 24, Afd. 3, Nr. 4). MAGNUS, P., On some species of the genus *Urophlyctis* (Ann. of Bot. 1897. 11, 87); Über eine neue unterirdisch lebende Art der Gattung *Urophlyctis* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1901. 19, [145]). SYDOW, H. u. P., *Urophlyctis hemisphaerica* (SPEG.) SYD. (Ann. mycol. 1903. 1, 517). BUBÁK, FR., Über eine neue *Urophlyctis*-Art von *Trifolium montanum* L. aus Böhmen (Zentrabl. f. Bakteriöl.

## Ascomyceten.

Das Interesse des Cecidologen an den Ascomyceten beschränkt sich fast ganz auf die Exoascaceen, welche an Kryptogamen und



Figur 13. Uredineengalle: *Puccinia curiois* (Schum.) Rebent. auf *Urtica dioica* (*Aecidium Urticae*) (Schum.).

Phanerogamen sehr verschiedenartige Gallen hervorrufen können<sup>1)</sup>; *Exoascus cerasi*, *E. carpini*, *E. betulinus* (Fig. 47) u. a. erzeugen Hexen-

pat. veg. 1892. 1, 265). HERGET, Über einige durch *Cystopus candidus* an Kreuziferen hervorgerufene Mißbildungen, welche in der Umgebung von Steyr gefunden wurden (Progr. Realschule Steyr 1900). D'IPPOLITO, G., e TRAVERSO, G. B., La *Sclerospora macrospora* SACC. parassito delle infiorescenze virescenti di *Zea Mays* (Staz. sperim. agr. ital. 1903. 36, 975). EBERHARDT, A., Contribution à l'étude de *Cystopus candida* LÉV. (Zentralbl. f. Bakteriol. 2. Abt. 1904. 12, 235). MASSALONGO, C., Di un nuovo microcecidio dell' *Amarantus silvestris* (Bull. soc. bot. ital. 1904. 354; betrifft *Albugo Bliti*). GUTTENBERG, H., Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905, u. v. a.

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur:

DE BARY, *Exoascus Pruni* und die Taschen oder Narten der Pflaumbäume (Abhandl. SENCKENBERG. naturf. Ges. Frankf. a. M. 1864. 5). RATHAY, E., Über die von *Exoascus*-Arten hervorgeruf. Degenerationen der Laubtriebe einiger Amygdaleen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1878. 77, Abt. I, 67); Über die Hexenbesen der Kirschbäume und über *Exoascus Wiesneri* RATHAY (ibid. 1881. 83, Abt. I, 267). SADEBECK, Die parasitischen Exoascaceen (Jahrb. wiss. Anst. Hamburg 1893. 10). GIESENHAGEN, K., Die Entwicklungsreihen der parasitischen Exoascaceen (Flora 1895. 81, 267; vgl. auch Botan. Zeitg. 1901. 59, 115); Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892. 76, 130); Über einige Pilz-

besen, *Taphrina cornu cervi* fleischige Zapfen an *Aspidium aristatum* (Fig. 12), *T. Tosquinetii* Blattaufreibungen an *Abies* (Fig. 63), *Exoascus alnitorquus* fleischige Wucherungen an den Schuppen der ♂ Erlenkätzchen, *E. pruni* die „Narrentaschen“ der Pflaumen usw. Namentlich

auf die Hexenbesen wird später (Kap. III) ausführlich zurückzukommen sein.

Von den primitiven Ascomyceten kommt als gallenbildend die Gattung *Protomyces* (*Pr. macrosporus* an *Aegopodium podagraria* u. a., *P. pachydermus* an *Taraxacum officinale*) in Betracht<sup>1</sup>, von höheren Ascomyceten namentlich *Powrightia morbosa* (SCHWELNF.) SACC., welche den black knot verschiedener Steinobstarten hervorruft, und *Nectria ditissima* TUL., falls man den von ihr erzeugten Laubholzkrebs zu den Gallen rechnen will<sup>2</sup>).



Figur 14. Ustilagineengalle: *Ustilago Maydis* auf Blättern und ♂ Infloreszenzen von *Zea Mays*.

gallen an Farnen (ibid. 1899. 86, 100). SMITH, W. G., Untersuchung der Morphol. u. Anatomie der durch Exoascen verursachten Sproß- und Blattdeformationen (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1894. 3, 420). THOMAS, FR., Über einige Exobasidien und Exoascen (ibid. 1897. 6, 305).

<sup>1</sup>) Vgl. auch DAVIS, J. J., A new species of *Protomyces* (Journ. of mycol. 1907. 13, 1888; *Pr. gravidus* auf *Bidens*).

<sup>2</sup>) Vgl. ferner DIEBICKE, H. und SYDOW, H., Über *Paepalopsis deformans* SYD. (Ann. mycol. 1908. 6, 301; Sphärospidee auf *Rubus*-Blüten), RACTBORSKI, M.,

Die Erysipheen oder Mehltaupilze bleiben als Gallenerzeuger wohl besser ungenannt<sup>1)</sup>; sie können höchstens „Pseudococcidien“ hervorrufen, indem sie das Wachstum der infizierten Teile ihres Wirtes hemmen, und den Habitus der befallenen Pflanzen oder deren Infloreszenzen verändern.

### Uredineen.

Die Uredineen oder Rostpilze sind die artenreichste Gruppe unter den pflanzlichen Gallenerzeugern. Sie rufen komplizierte organoide Gallen hervor — Organvergrößerungen (*Endophyllum*, vgl. Fig. 26), Hexenbesen, Vergrünungen usw. — oder Gewebewucherungen, die bald als unscheinbare Schwellungen sich zeigen, bald enorme Dimensionen erreichen (vgl. Fig. 13). Auf Habitus und Struktur der Uredineengallen wird später oft zurückzukommen sein.

Bei den heteröcischen Formen kann sowohl die Teleutosporen- als auch die Äcidiengeneration Gallen erzeugen<sup>2)</sup>.



Figur 15. Basidiomycetengalle: *Erobasidium Lauri* auf *Laurus canariensis* (nach Geyster).

Über die javanischen *Hypocreaceae* und *Scolecosporeae* (Bull. Acad. Sc. Cracovie 1906. 901).

<sup>1)</sup> GIARD, A., Sur la castration parasitaire de *Hypericum perforatum* L. par la *Cecidomyia hyperici* BREMI et par *Erysiphe Martii* LEV. (C. R. Acad. Sc. Paris 1889. 109, 324).

<sup>2)</sup> SYDOW, P. et H., Monographia Uredinearum, Leipzig 1902. — HARIOT, P., Les Uredinées, Paris 1908. — Von den zahlreichen Abhandlungen, welche sich mit den Gallen der Uredineen beschäftigen, kann nur eine kleine Auswahl hier zusammengestellt werden. ANDERSON, A. P., Comparative anatomy of the normal and diseased organs of *Abies balsamea* affected with *Aecidium elatinum* (Bot. Gaz. 1897. 24, 309). — BARCLAY, M. B., Description of a new fungus, *Aecidium esculentum* n. sp. on *Acacia cburnea* WILLD. (Journ. Bombay Nat. hist. soc. 1890.

Als Erzeuger besonders auffallender Gallengebilde sind namentlich Arten der Gattung *Puccinia*, *Uromyces*, *Gymnosporangium*, *Calyptospora*, *Endophyllum* und verschiedene *Accidium*-Arten bekannt.

### Ustilagineen.

Die Ustilagineen bleiben hinter den Uredineen an Zahl der Gallenerzeuger zurück, sind ihnen aber in der Mannigfaltigkeit ihrer Gallen gleich. Wir finden Gallenerzeuger namentlich bei den Gattungen *Ustilago* (Gewebewucherungen und organoide Formveränderungen

5, 1; umfangreiche histioide und organoide Gallen an *Acacia eburnea* WILLD. (Blütenproliferationen u. a.). — FISCHER, ED., Über die durch parasitische Pilze (besonders Uredineen) hervorgerufenen Mißbildungen (Verhandl. schweiz. naturforsch. Ges. 89. Jahresversamm. St. Gallen. p. 170). — FENTZLING, Morphol. u. anatom. Untersuchungen der Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden. Dissertation, Freiburg i. Br. 1892. — GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, Sur les mycoécidies des *Roestelia* (Rev. gén. de Bot. 1898. 10, 225, 276). Sur les mycoécidies des *Gymnosporangium* (Ann. sc. nat., Bot., sér. 9, 1905. 2, 313). — HARTMANN, Anatomische Vergleichung der Hexenbesen der Weißtanne mit den normalen Sprossen derselben, Dissertation, Freiburg 1892. — HECK, Der Weißtannenkrebs, Berlin 1894. — HENNING, P., *Accidium Schweinfurthii* n. sp. (Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg. 1889. 30, 299; große hornförmige, bis 10 cm lange Fruchtgallen auf *Acacia fistula* SCHWEINF.). — KUSANO, S., Notes on the Japanese fungi I: Uredineae on *Sophora* (Botan. Mag. Tokyo 1904. 18). — LINDAU, G., Bemerkungen über Bau und Entwicklung von *Accidium Englerianum* P. HENN. et LINDAU (Jahrb. f. syst. Bot. 1893. 17, 43; große Konglomerate rundlicher Gewebewucherungen). — MAGNUS, P., *Puccinia Räsuaemeni*, eine einjährige Hexenbesen bildende Art (Ber. d. D. Bot. Ges. 1904. 22, 344). *Uropyxis Rückiana* P. MAGN. und die von ihr hervorgebrachte Krebsgeschwulst (Hedwigia, 1906. 45, 173). — MAGNIN, A., Sur la castration parasitaire de l'*Anemone ranunculoides* par l'*Accidium leucospermum* (C. R. Acad. Sc. Paris, 1890. 110, 913). — MASSALONGO, C., Deformazioni diverse dei germogli di *Euphorbia cyparissias* L. infetti dall'*Accidium Euphorbiae* Auct. ex p. (Boll. soc. bot. ital. 1905, 155). — MÜLLER, W., Der Entwicklungsgang des *Endophyllum Euphorbiae-silvaticae* (D. C.) WINT. und der Einfluß dieses Pilzes auf die Anatomie seiner Nährpflanze *Euphorbia amygdaloides* (Zentralbl. f. Bakteriol., 2. Abt. 1907. 20, 333). — PATOUILLARD, N., Note sur un cône de pin déformé par une Uredinée (J. de Bot. 1896. 10, 386; — betrifft *Cacomma conigenum* PAT. auf *Pinus Engelmanni*). — PLITZKA, A., Beitrag zur Teratologie der Kompositen (Öst. bot. Ztschr. 1902. 52, 100). — STÄMPFLI, R., Untersuch. über die Deformationen, welche bei einigen Pflanzen durch Ured. hervorgerufen werden (Hedwigia 1910. 49, 230). — TROTTER, A., Intorno all'*Uromyces giganteus* SPEG. (Ann. mycol. 1904. 2, 359). — TUBEUF, Über die Anpassungserscheinungen der hexenbesenartigen fruktifikativen Galle auf *Thujopsis dolabrata* in Japan (Botan. Zentralbl. 1895. 61, 48). — WAKKER, Untersuch. über den Einfluß parasitischer Pilze auf ihre Nährpfl. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892. 24, 499). — WÖRNLE, P., Anat. Unters. der durch *Gymnosporangium*-Arten hervorgerufenen Mißbildungen. Dissert., München 1894. (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1894. 3, 68).

vgl. Fig. 14) und *Urocystis*. Arten der Gattung *Schinzia* NÄGELI (*Entorrhiza* C. WEBER) rufen an den Wurzeln von Monokotyledonen Gewebewucherungen hervor<sup>1)</sup>.

### Basidiomyceten.

Die Basidiomyceten sind nicht besonders gallentüchtig. Die Exobasidiaceae allein kommen für uns in Betracht und von ihnen nur die



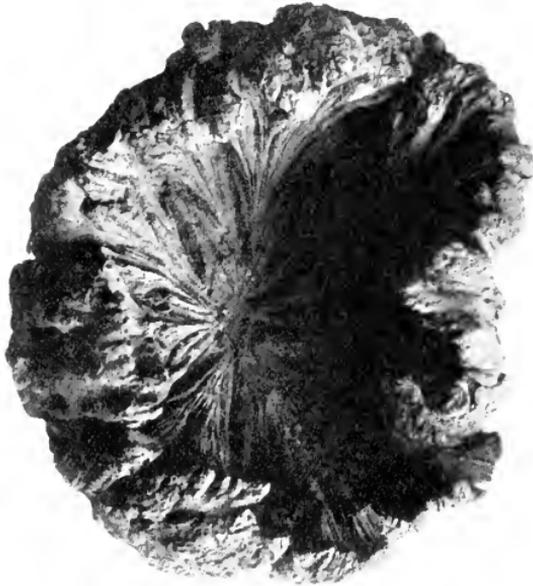
Figur 16. Phanerogamengalle: *Viscum album* auf *Pinus silvestris*.

Gattung *Exobasidium*. Ihre Arten lassen auf Blättern und Achsen, seltener auf den Blüten verschiedener derbblättriger Gewächse fleischige Wucherungen von oft ansehnlichen Dimensionen entstehen.

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur:

LAGERHEIM, Eine neue *Entorrhiza* (Hedwigia 1888. 27, 261); betrifft die gallenbildende *E. digitata* auf *Juncus articulatus*. MAGNUS, P., Über einige Arten der Gattung *Schinzia* NAEG. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1888. 6, 100; dort weitere Literaturangaben). MOLLIARD, M., Notes de pathologie végétale (Rev. gén. de Bot. 1898. 10, 87). MOTTAREALE, G., L'*Ustilago Reiliana* f. *zeae* e la formazione dei tumori staminali nel grano (Ann. R. Scuola super. d'Agricoltura. Portici 1901. 4; Blütengallen durch *U. Reiliana*). Graf SOLMS-LAUBACH, *Ustilago Treubii* SOLMS (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1886. 6, 79). PETCH, T., A note

*E. Leucothoës* P. HENN. ruft an *Leucothoë* hexenbesenähnliche Zweigbüschel, *E. Lauri* (BORY) GEYL. unvollkommen gegliederte, *Cl-*



Figur 17. Phanerogamengalle: Holzrose einer *Phoradendron* sp.

*varia*-ähnliche Wucherungen an *Laurus canariensis* (vgl. Fig. 15<sup>1</sup>), hervor.

on *Ustilago Treubii* SOLMS (Ann. mycol. 1907. 5, 403). STROHMMEYER, O., Anatomische Untersuchungen der durch Ustilaginéen hervorgerufenen Mißbildungen. Dissertation, Erlangen 1896. TRAIL, J. W. H., Gall making fungi on roots of *Juncus* (Ann. of scott. nat. hist. 1908. 188; *Entorrhiza* betreff.). TROTTER, A., Un nuovo parassito del genere *Entyloma* (Ann. mycol. 1905. 6, 19). VUILLEMIN, P., Sur les tumeurs ligneuses produites par une Ustilaginée chez les *Eucalyptus* (C. R. Acad. Sc., Paris 1894. 118, 933; beschreibt *Ust. Friesiana* n. sp., welche Holzwucherungen und hexenbesenähn. Verzweigungen hervorruft). WEBER, C., Über den Pilz der Wurzelanschwellungen von *Juncus bufonius* (Bot. Ztg. 1884. 42, 369). — Auf die mit *Ustilago atherarum* sich beschäftigende Literatur wird später (Kap. VI) eingegangen werden.

<sup>1</sup>) Auszug aus der Literatur:

FOCKEU, H., Note pour servir à l'histoire de la mycoécéidie des Rhododendrons (Rev. biol. du Nord de la France 1894. 6, 355). GEYLER, *Exobasidium Lauri* (Botan. Zeitg. 1874. 7, 322). MOLLIARD, M., Notes de pathologie végétale

### 6. Phanerogamen.

Die Loranthaceen<sup>1)</sup> rufen auf ihren Wirtspflanzen holzige Wachstungen von verschiedener Größe und Gestalt hervor; *Viscum album* erzeugt knoten- oder spindelförmige Verdickungen an den Ästen des Wirtes (vgl. Fig. 16); *Phoradendron* u. a. lassen die sogen. Holzrosen entstehen: diese bilden sich durch Umwallung der Haftscheibe des Parasiten; nach dem Tode des letzteren bleibt ein schalen- oder becherförmiges Holzgebilde mit strahligem Relief auf der Innenfläche erhalten (vgl. Fig. 17).

(Rev. gén. de Bot. 1898. **10**, 87; betrifft *Exob. Symptloci* ELLIS). PETRI, L., Osservazioni sulle galle fogliari di *Azalea indica* prodotte dall' *Exobasidium discoidenum* ELLIS (Ann. mycol. 1907. **5**, 341). RICHARDS, H. M., Notes on cultures of *Exobasidium Andromedae* and of *E. Vaccinii* (Bot. Gaz. 1896. **21**, 101). ROSTRUP, E., Fungi groenlandicae (Meddels. om Grønland 1888. **3**; *E. Warnungii* ROSTR. auf *Saxifraga aizoon* in Grønland). THOMAS, FR., Über einige Exobasidien und Exoascen (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1897. **6**, 305). WAKKER 1892 a. a. O. WORONIN, *Exobasidium Vaccinii* (Verh. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. 1867. **4**, 397).

<sup>1)</sup> Vgl. ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien, 1894. **3**, 1, 156. KRAUSE, E., Gallen, Hexenbesen und Holzrosen (Prometheus 1902. **14**, 43). Über die von *Arceuthobium* verursachten Hexenbesen vgl. das in Kapitel III Gesagte.

## Zweites Kapitel.

### Die gallentragenden Pflanzen.

Pflanzen, welche nach Infektion durch tierische oder pflanzliche Parasiten Gallen produzieren und zu „Gallenwirten“ werden können, finden sich, wenn man von den niedersten Thallophyten absieht<sup>1)</sup>, in allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs, unter den Algen, Pilzen, Flechten, Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen. Die Verteilung der Gallen über das Pflanzenreich ist aber insofern äußerst ungleich, als den Phanerogamen und speziell den Angiospermen ein wahrer Löwenanteil zufällt und die außerordentlich artenreichen Klassen der Kryptogamen so gut wie leer ausgehen.

Wie sich die Gallen auf die einzelnen Hauptgruppen und Familien des Pflanzenreiches verteilen, bedarf der näheren Erörterung.

#### 1. Algen.

Die Algen sind nicht so arm an Gallen, wie man vielleicht mit Rücksicht auf das Medium, in dem die meisten von ihnen leben, glauben könnte.

Auf Algen werden durch Bakterien, Myxomyceten, parasitisch lebende Algen und Pilze, ferner durch Älchen, Rädertiere und Kope-

---

<sup>1)</sup> Die Bakteroiden der Leguminosenknöllchen als Gallen der Bakterien anzusprechen, welche durch die Leguminosenpflanze an diesen hervorgerufen werden, wäre wohl allzu paradox und stünde mit dem Sprachgebrauch allzuwenig in Einklang. Der oben gegebenen Definition (s. o. p. 2) würden sie allerdings genügen, da die Bakteroidenbildung offenbar durch Wirkungen seitens der Leguminose veranlaßt wird, und auch die von der Definition geforderten biologischen Beziehungen zwischen Leguminosen und Bakterien nicht fehlen.

poden Gallen hervorgerufen: andererseits ist bisher keine einzige Alge bekannt geworden, an welcher ein Vertreter der großen Hauptgruppen der Cecidozoön — der Eriophyiden und der Insekten — als Gallenerzeuger wirksam wäre.

Als gallentragende Algen kommen in erster Linie die robusten marinen Braun- und Rotalgen in Betracht. Unter den Süßwasser-algen sind nur *Batrachospermum*, *Urospora*, *Coleochaete*, *Vaucheria* und einige wenige andere als Gallenwirte bekannt. Die marinen und süßwasserbewohnenden Diatomeen werden zwar von vielen Parasiten heimgesucht; abnormales Wachstum wird aber bei ihnen niemals durch die Infektion veranlaßt<sup>1)</sup>.

Als gallenerzeugende Monadine nannten wir oben bereits (p. 47) *Aphelidium deformans* (auf *Coleochaete*).

Knöllchenförmige Bakteriengallen auf Rotalgen (*Cystoclonium purpurascens*, *Chondrus crispus*, *Delesseria sanguinea* u. a.) beschreibt SCHMITZ<sup>2)</sup>. Zellenschwellungen sah BRAND an den Fäden von *Chantransia* nach der Besiedelung durch zoogloeabildende Bakterien entstehen<sup>3)</sup>. An *Urospora mirabilis* ruft *Sarcinastrum Urosporae* LAGERH. kleine Gallen hervor<sup>4)</sup>.

Algen als Gallenerreger auf Algen sind vor allem zwei Ectocarpaceen: *Ectocarpus Valiantei* ruft auf *Cystoseira ericoides*<sup>5)</sup> und *Streblonemopsis irritans* auf *C. opuntioides*<sup>6)</sup> knöllchenartige Gallen hervor<sup>7)</sup>. Auf *Sarcophycus (Fucaceae)* läßt *Chlorocystis Sarcophyci* kleine Gewebewucherungen entstehen<sup>8)</sup>. *Harveyella mirabilis (Choreocolax)*, eine farblose, parasitisch

<sup>1)</sup> Abbildungen z. B. bei DE BRUYNE, *Monadines et Chytridiacées, parasites des algues du golfe de Naples* (Arch. de biol. 1890. 10, 43).

<sup>2)</sup> SCHMITZ, Fr., Über knöllchenartige Auswüchse an den Sprossen einiger Florideen (Botan. Zeitg. 1892. 50, 624).

<sup>3)</sup> BRAND, F., Über *Batrachospermum* (Botan. Zentralbl. 1895. 61, 283); Über *Chantransia* und die einschlägigen Formen der bayerischen Hochebene (Hedwigia 1897. 36, 303).

<sup>4)</sup> LAGERHEIM, G., Mykologische Notizen III (Bih. t. k. svenska Vet.-Akad. Handl. 1900. 26, Afd. III, Nr. 4).

<sup>5)</sup> SAUVAGEAU, C., Sur quelques algues phécosporées parasites (Journ. de Bot. 1892. 6, 57). — Chemische Beeinflussung des Wirtes durch epiphytisch lebende Sphacelarien beschreibt derselbe Autor (Influence d'un parasite sur la plante hospitalière, C. R. Acad. Sc. Paris 1900. 130, 343).

<sup>6)</sup> VALIANTE, Sopra un Ectocarpea parassita della *Cystoseira opuntioides* — *Streblonemopsis irritans* (Mitteil. zool. Station. Neapel 1883. 6, 489).

<sup>7)</sup> Es wäre näher zu untersuchen, ob an der Entstehung der an verwundeten fruktifizierenden Sproßspitzen von *Fucus virsoides* nicht seltenen umfanglichen Gewebewucherungen (KÜSTER, Über Vernarbungs- und Prolifikationserscheinungen bei Meeresalgen, Flora 1899. 86, 143) parasitisch lebende Algen als Gallenerzeuger beteiligt sind.

<sup>8)</sup> WHITTING, F. G., On *Chlorocystis Sarcophyci* — a new endophytic alga (MURRAY'S phycological memoirs. 1893. 7).

lebende Rotalge, bringt die Zellen von *Rhodomela* zu hypertrophischem Wachstum<sup>1)</sup>; *Melobesia deformans*, welche auf Corallineen schmarotzt, verursacht an den Wirten unregelmäßige, allseitige Verzweigung<sup>2)</sup>.

Als Beispiel für Mycocecidien auf Algen mag die Scheitelzellenschwellung von *Sphacelaria* und *Cladostephus*, welche nach Infektion durch *Olpidium sphacellarum* entsteht<sup>3)</sup>, angeführt werden.

Von den wenigen Zoocecidien der Algen ist nur die Rädertiergalle an *Vaucheria* (erzeugt durch *Notommata Werneckii*) oft gefunden und wissenschaftlich genau erforscht worden. Sie tritt an sehr vielen *V.*-Arten auf<sup>4)</sup> (vgl. Fig. 3).

Zoocecidientragende Meeresalgen sind *Ascophyllum nodosum*, *Desmarestia aculeata* und *Rhodymenia palmata*: auf ersterem fand BARTOX<sup>5)</sup> Anschwellungen unterhalb der Luftblasen, die von Nematoden (*Tylenchus fucicola* MAX) erzeugt worden waren; auf der zweiten Alge tritt nach demselben Autor eine gallenbildende, nicht näher bestimmte

<sup>1)</sup> KUEKUCK, P., *Choreocolax albus* n. sp., ein echter Schmarotzer unter den Florideen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1894. 983), STURCH, H. N., *Harveyella mirabilis* (Ann. of Bot. 1899. 13, 83). — [WILSON, H. L., *Gracilariophila*, a new parasite on *Gracilaria confervoides* (Univ. Calif. Publ. Bot. 1910. 4, 75)].

<sup>2)</sup> SOLMS-LAUBACH, Die Korallenalgen des Golfes von Neapel usw. (Fauna n. Flora des Golfes von Neapel. 4, 1881).

<sup>3)</sup> KNY, L., Entwicklung einer Chytridie (Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde 1871). Die Pilzgalle, welche F. COHN in den Blaszellen von *Anti-thamnion plumula* zu sehen meinte, gehört in Wirklichkeit zu dem normalen Zellenbestand der Pflanze (vgl. NESTLER, Die Blaszellen von *Anti-thamnion plumula* [ELLIS] THUR. usw. Wissenschaftl. Meeresunters. N. F. Helgoland 1898. 3); Weitere Angaben über Algengallen z. B. bei DANGÉARD, P.-A., Mémoire sur quelques maladies des algues et des animaux (Le Botaniste sér. II, 1890/91, 231; *Micromyces Zygozonii* als Gallenerzeuger). WRIGHT, E. P., On a species of *Rhizophidium* parasitic on species of *Ectocarpus* etc. (Transact. Roy. Irish Acad. 1877. 26). RATTRAY, J., Note on *Ectocarpus* (Transact. Roy. Soc. Edinburgh 1884. 32, 589; *Rhizophidium Dicksonii*, eine Rhizidiacee, ruft Anschwellungen an *Ectocarpus siliculosus* hervor) u. a. m.

<sup>4)</sup> Vgl. z. B. BENKÖ, G., *Vaucheria*-gubacsok (Magyar Növénytani Lapok. 1882. 6, 146; vgl. Bot. Jahresber. 1882. 2, 686). RÖTHERT, Über die Gallen der Rotatorie *Notommata Werneckii* auf *Vaucheria Walzi* n. sp. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896. 29, 525). TROTTER, La Ceecidogenesi nelle alge (Nuova Notarisia. 1901. 12); dort zahlreiche weitere Literaturangaben.

<sup>5)</sup> BARTOX, E. S., On the occurrence of galls in *Rhodymenia palmata* GREV. (Journ. of Bot. 1891. 26, 65); On malformations of *Ascophyllum* and *Desmarestia* (Brit. Mus. Phycol. Memoirs. 1892. 1, 21). Vgl. auch DE MAN, J. C., Über eine neue in Gallen einer Meeresalge lebende Art der Gattung *Tylenchus* BAST. (Festschrift f. LEUCKART 1892. 121). Gewebeumbildungen, die aber nichts mit Gallenbildung zu tun haben, hat TOBLER an den von Mytiliden bewohnten Blasen von *Ascophyllum* beobachtet (Von Mytiliden bewohnte *A.*-Blasen [Heteroplasie und passives Wachstum], Jahrb. f. wiss. Bot. 1909. 46, 568).

Kopepodenform auf, auf *Rhodymenia* die Kopepode *Harpacticus chelifer*. Weiterhin hat BARTON an *Furcellaria* und *Chondrus* Nematodengallen gefunden<sup>1)</sup>. An *Fucus serratus* (Helgoländer Material) beobachtete ich wiederholt stark geschwollene Conceptakeln. Das Tier, das ich mehrere Male in ihnen fand, bestimmte Herr Dr. LOHMANN als Harpaetidenlarve; ob diese als Erzeugerin der Schwellung anzusprechen ist, muß zunächst noch unentschieden bleiben.

Der Freundlichkeit von Prof. NOLL verdanke ich eine in Neapel gesammelte Galle von *Caulerpa prolifera*: intercalär oder an den Spitzen der infizierten Exemplare sitzen scharf umgrenzte blasenförmige Auftreibungen, deren größte 8 mm Länge und 4 mm Breite mißt; das Lumen der Gallen übertrifft das der normalen *Caulerpa*-Blätter bis um das Zehnfache; die Cellulosebälkchen sind nur an den Rändern der Galle abnorm lang, an den übrigen Teilen sind sie zerrissen; der Erzeuger der Galle ist mir nicht bekannt<sup>2)</sup>.

## 2. Pilze.

Daß Pilze unter dem Einfluß von fremden Organismen abnorm gestaltete Hyphenzellen entwickeln, ist nicht gerade selten<sup>3)</sup>; dafür, daß abnorme Gewebewucherungen auf Pilzen entstehen, sind bisher nur sehr wenige Beispiele bekannt.

Gallen der unscheinbaren ersten Art entstehen namentlich nach Infektion von Pilzzellen durch Olpidiaceen: *Plectrachelus fulgens* ZOPF ruft Auftreibungen am Mycel des *Pilobolus crystallinus* hervor; das *Peronium aciculare* COHN's ist nichts anderes als kleine durch *Olpidiopsis Saprolegniae* A. BRAUN deformierte *Saprolegnia*-Pflänzchen; *Pleolpidium Monoblepharidis* (CORNU) A. FISCHER deformiert *Monoblepharis*, *Pl. Apodyae* (CORNU) A. FISCHER die Hyphenenden des *Leptomitus brachynema* u. a. m.<sup>4)</sup>.

Viele fleischige Fruchtkörper höherer Pilze werden von den verschiedensten Insekten aufgesucht und zerfressen, aber Gallenbildner

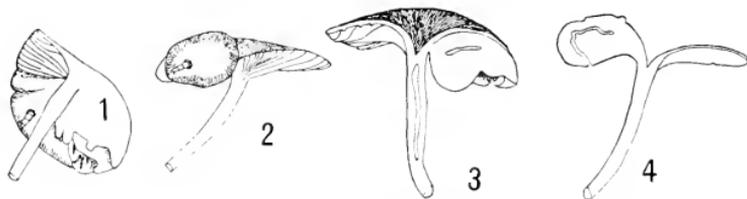
<sup>1)</sup> BARTON, E. S., On certain galls on *Furcellaria* and *Chondrus* (Journ. of Bot. 1901. 39, 49).

<sup>2)</sup> Über mutmaßliche Bakteriengallen an *Caulerpa* vgl. TROTTER a. a. O. 13.

<sup>3)</sup> Die Myceldeformation, welche verschiedene bodenbewohnende Pilze bei der Bildung endotropher Mykorrhizen in den Zellen der Wirtspflanze unter der Einwirkung der letzteren erfahren, könnte dem Wortlaut der Definition nach wohl zu den Gallen gerechnet werden (vgl. oben p. 2); doch würde diese Einordnung mit dem üblichen Sprachgebrauch wenig in Einklang stehen.

<sup>4)</sup> COHN, F., Über *Chytridium* und einige verwandte Gattungen (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1856. 24). ZOPF, W., Zur Morphologie und Biologie der Ancylisteen und Chytridiaceen (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1884. 47, 143); Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen, 2. Mitteil. (Beitr. z. Phys. u. Morph. niederer Organismen, 2. Heft. 1892. 3). FISCHER, A., Phycomycetes (RABENHORST'S Kryptogamen-Flora 1892. 1, Abt. 4).

sind unter ihnen selten. Mitteilungen über Gallen auf den Fruchtkörpern verschiedener Basidiomyceten sind von VOGLER, RIEDEL und RÜBSAAMEN (Polyporaceen), von BOUDIER und THOM (Agaricaceen) veröffentlicht worden<sup>1)</sup>. Figur 18 veranschaulicht die von THOM an den Hüten der *Omphalia campanella* BATCH. gefundene Galle: sie besteht in recht ansehnlichen Verdickungen des Hutes (vgl. namentlich 4); BOUDIER führt *Pleurotus ostreatus* JACQ., *Tricholoma personatum* FRIES, *Tr. sordidum* FRIES, *Tr. nudum* BULLIARD und eine *Clitocybe* sp. als gallen tragende Pilze an; wie bei den soeben genannten finden sich auch



Figur 18. Dipterengallen auf *Omphalia campanella* (nach Thom).

hier Dipterenlarven in den Wucherungen der Lamellen. Ob die an *Polyporus*-Arten gefundenen, von Dipteren (*Scardia boleti*) bewohnten Schwellungen als Gallen zu bezeichnen sind, ist nach RÜBSAAMEN noch unsicher.

Auf *Ascobolus furfuraceus* ruft nach DANGEARD<sup>2)</sup> ein Älechen kleine Gallen hervor.

Mycococcidien werden auf verschiedenen Basidiomyceten erzeugt; *Sepedonium chryso-spermum* deformiert *Boletus granulatus*, *Mycogone roseae* die Fruchtkörper von *Clitocybe*, *Tricholoma* und *Armillaria*<sup>3)</sup> u. dergl. m.

<sup>1)</sup> VOGLER, P., Insekten auf *Polyporus* (Illustr. Ztschr. f. Entom. 1899. 4, 345). RÜBSAAMEN, EW. H., Noch einmal Insekten auf *Polyporus* (ibid. 1900. 5, 136). RIEDEL, M. P., Insekten auf *Polyporus* (ibid. 1900. 5, 9). BOUDIER, E., Sur les causes de production des tubercules pileux des lames de certains agarics (Rev. gén. de Bot. 1893. 5, 29). THOM, CH., A gall upon a mushroom (Botan. Gaz. 1903. 36, 223). — BOUDIER gibt an, daß ebensolche Gebilde, wie sie unter dem Einfluß von Diptereiern entstehen, auch da sich bilden, wo Exkremente von Tieren oder Sandkörnchen in die Gewebemasse des Pilzfruchtkörpers geraten; dürfen wir solche Gebilde noch als Gallen bezeichnen?

<sup>2)</sup> DANGEARD, P. A., Note sur une Zoocécidie rencontrée chez un ascomycète, l'*Ascobolus furfuraceus* (Bull. soc. bot. France. 1905. 55, 54).

<sup>3)</sup> VUILLEMIN, P., Sur une maladie des agarics produite par une association parasitaire (Bull. soc. mycol. France 1895. 11, 16; vgl. auch C. R. Acad. Sc. Paris 1894. 119, 811); Association et dissociation parasitaires chez les agarics (mycose et myco-bactériose) (ibid. 1897. 13, 46).

### 3. Flechten.

An vielen Flechten treten zuweilen abnorme Auswüchse auf, die als Cephalodien bezeichnet werden; sie entstehen unter dem Einfluß „fremder“ Cyanophyceen, welche von außen irgendwie in den Thallus eingedrungen sind und im Verein mit dem Pilz der Flechte kleine Höcker oder Warzen oder anders gestaltete Massen bilden können, die sich von den normalen Teilen der Flechte neben anderem durch ihr beschränktes Wachstum unterscheiden<sup>1)</sup>. Es ist wiederholt vorgeschlagen worden, die Cephalodien den Gallen, und zwar den Phycoccedien zuzurechnen<sup>2)</sup>; für die *Cephalodia vera* (im Sinne FORSELLS), d. h. für diejenigen, welche einen deutlichen Zusammenhang mit dem normalen Teil des Flechtenthallus erkennen lassen, wird man diesem Vorschlag wohl zustimmen dürfen; die Pseudocephalodien, welche nur in losem Zusammenhang mit demjenigen Teil der Flechte stehen, der mit normalen Gonidien ausgestattet ist, werden es uns andererseits klar machen, wie nahe wir mit jenen an die Grenzen des Bereichs der Gallen geführt sind.

Die Flechten sind die einzigen Thallophyten, auf welchen bisher Milbengallen gefunden worden sind; ZOPF hat solche für *Ramalina kullensis* ZOPF, *R. scopulorum* DICKS., *R. cuspidata* ACH. beschrieben, und NYLANDERS *incrassata*-Formen als Cecidien erkannt<sup>3)</sup>:



Figur 19. *Ramalina kullensis* nach Infektion durch Milben (nach Zopf).

<sup>1)</sup> Vgl. namentlich FORSELL, Studier öfver Cephalodierna (Bih. k. svenska Vet.-Akad. Handl. 1853. S). Lichenologische Untersuchungen (Flora 1854. 67, 1). SCHNEIDER, Text-book of general lichenology. 1897. 56. BITTER, G., Peltigerenstudien III: *Peltigera nigripunctata* n. sp., eine verkamte Flechte mit heterosymbiontischen Cephalodien (Ber. d. D. Bot. Ges. 1909. 27, 156).

<sup>2)</sup> Z. B. VON BEYERINCK, Over gallen aan crueiferen (Nederl. kniidk. archief 2. ser. 1877. 2, 164). MASSALONGO, C., Di un probabile nuovo tipo di galle (Boll. soc. bot. ital. 1899. 161).

<sup>3)</sup> ZOPF, W., Biologische und morphologische Beobachtungen an Flechten III: Durch tierische Eingriffe hervorgemefene Gallenbildungen an Vertretern der Gattung *Ramalina* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1907. 25, 233).

die infizierten Thallusabschnitte erscheinen stark aufgetrieben (vgl. Fig. 19).

Mycococcidien haben ZOFF, CROMBIE u. a. an Flechten gefunden<sup>1)</sup>.

#### 4. Bryophyten.

Gallen treten auf Leber- und Laubmoosen auf.

Die Lebermoose tragen Phyto- und Zoocecidien. Die Erzeuger der ersteren sind Nostocaceen, welche im Thallus der Anthoceroceen sich ansiedeln und eine Anschwellung der Schließzellen hervorrufen (*Nostoc lichenoides*) und ferner in den „Öhrchen“ von *Blasia pusilla* L. leben und diese zu starkem Wachstum anregen<sup>2)</sup>.

Auf *Lophocolea bidentata* DUM. und *Cephalozia connivens* DICKS.



Figur 20. Älchengalle auf *Zieria julacea* Schimp (nach Massalongo).

naturw. Kl. 1878. 77, Abt. I, 411). SZYMANSKI, Über einige parasitische Algen (Dissertation). Breslau 1878. PRANTL, K., Die Assimilation freien Stickstoffs und der Parasitismus von *Nostoc* (Hedwigia 1889. 28, 135); vgl. auch MARCHAND, L., Sur une Nostochinée parasite (Bull. soc. bot. France 1879. 26, 336; zitiert nach TROTIER a. a. O. 1901).

<sup>1)</sup> ZOFF, W., Untersuchungen über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1897. 70); CROMBIE, J. M. A., Monograph of lichens found in Britain I. 227: A monstrosity caused by the presence of the parasite *Abrothallus Smithii*. Vgl. weiterhin ELENKIN, A., I licheni facultativi (Bull. jard. bot. imp. St. Petersburg 1901; *Trematosphaeria parmeliana* erzeugt Gallen auf *Parmelia mollinsecula* var. *vagans*. ZAHLBRUCKNER, A., *Lindavopsis*, ein neuer Flechtenparasit (Ber. d. D. Bot. Ges. 1906. 24, 141; *Lindavopsis Caloplacae* deformiert die Apothecien von *Caloplaca colospisma*.

<sup>2)</sup> LEITGEB, Die *Nostoc*-Kolonien im Thallus der Anthoceroceen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math-

var. *laxa* NEES (*Jungermanniaceae*) rufen Älchen Triebspitzengallen hervor<sup>1)</sup>.

Die Auftreibungen, welche Pilze an Lebermoosrhizoiden hervorruhen<sup>2)</sup>, dürfen wir wohl übergehen. —

Relativ gallenreich sind die Laubmoose; allerdings sind die an zahlreichen Arten gefundenen Zooecidien insofern recht einförmig, als es sich auch bei ihnen stets um die Produkte von Älchen (*Tylenchus Davainii* BASTIAN, neben diesem vielleicht auch andere *T.*-Arten) handelt, welche stets die Triebspitzen zu kleinen artischockenähnlichen Gebilden deformieren (vgl. Fig. 20): sowohl die Spitzen der vegetativen Triebe als auch die „Blüten“ der Moose können infiziert werden. Älchengallen finden sich an akrokarpem wie an pleurokarpem Moosen, bei hygrophilen wie bei xerophilen Formen<sup>3)</sup>. — Auf Sphagnaceen sind bisher niemals Gallen gefunden worden.

### 5. Pteridophyten.

Von den Lycopodiaceen ist *Selaginella pentagona* SPRING als gallentragende Pflanze bekannt: die seltsamen bulbillenähnlichen Cecidien, welche eine Diptere an ihr erzeugt, hat STRASBURGER beschrieben<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> MARCHAL, E., Une déformation causée par un nématode (Rev. bryol. 1906. **33**, 106). WARNSTORF, C., Die ersten von mir an einem Lebermoose beobachteten Nematodengallen (Allg. bot. Zeitschr. 1906. **12**, 194).

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. BEAUVERIE, J., Etude d'une hépatique à thalle habitée par un champignon (C. R. Acad. Sc. Paris 1902. **134**, 616). Bei GARJEANNE (Die Verpilzung der Lebermoosrhizoïden. Flora 1911. N. F. **2**, 147) Beschreibung der nun die eindringenden Hyphen sich bildenden Cellulosescheiden.

<sup>3)</sup> Die ersten Älchengallen auf Laubmoosen hat FR. LÖW beschrieben (Beiträge zur Kenntnis der Helminthocidien. Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1855. **35**, 471). Vgl. weiterhin MASSALONGO, C., Nuovo elmintocecidio scoperto sulla *Zieria julacca* SCHIMP. (Riv. patol. veget. 1898. **7**, 87). MÖNKEMEYER, *Hypnum fluitans* L. mit *Anguillula*-Gallen (Hedwigia 1902. **41**, [22]). MATOUSCHEK, FR., Über Nematodengallen bei Laubmoosen (Hedwigia 1904. **43**, 343). SCHIFFNER, V., Beobachtungen über Nematodengallen bei Laubmoosen (ibid. 1905. **44**, 218). Neue Mitteilungen über Nematodengallen auf Laubmoosen (ibid. 1906. **45**, 159). DIXON, H. N., Nematode galls on mosses (Journ. of Bot. 1905. **43**, 251). HOWARD, C., Sur les zooécidies des Muscinées (Rev. bret. bot. Rennes 1907. **2**, 61). In den zuletzt genannten Arbeiten weitere Hinweise auf die einschlägige Literatur. — Deformierte Archegonien, die zum Teil vielleicht auf Älcheninfektion zurückzuführen sind, haben CHALUBINSKI und HY beschrieben; vgl. HY, Recherches sur l'Archegone et le développement du fruit des muscinées (Ann. Sc. nat., Bot. 1884. Sér. VI. **18**, 105, 120 ff.).

<sup>4)</sup> STRASBURGER, E., Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen (Bot. Zeitg. 1873. **31**, 81, 105). — [Über eine *Psilotum*-Galle s. Sachregister].

An Equisetaceen sind bisher nur wenige und unscheinbare Gallen gefunden worden<sup>1)</sup>.

Sehr viel mehr Gallen zeigen die Filicineen: ihre Gallen sind sowohl in Gestalt und Struktur als auch hinsichtlich der systematischen Zugehörigkeit der Erzeuger weit mannigfaltiger als die Cecidien der anderen Kryptogamengruppen. Die Zoocecidien der Farnkräuter werden durch Gallmilben, Dipteren und Hymenopteren erzeugt; weiterhin treten Myco- und Phycocecidien auf ihnen auf. Wir finden unter ihnen organoide (Bildung von Adventivsprossen) und histioide Gallen (Blattrollungen, Schwellungen u. dergl.). Besonders bevorzugt ist *Pteridium aquilinum*, für welches HOUARD sieben Cecidien angibt. Als Beispiele für die Zoocecidien der Farne mögen die durch *Eriophyes pteridis* MOLL. hervorgerufenen Blattfiedelrollungen (vgl. Fig. 30), die Blattrandrollungen, die *Perrisia flicina* KIEFF. hervorruft, und die wie ein übermäßig vergrößertes, falsches Indusium aussehen (vgl. Fig. 21), und die von *Selandria temporalis* THOMS. hervorgerufenen Fiederschwellungen angeführt sein<sup>2)</sup>.



Figur 21. Galle der *Perrisia flicina* an *Pteridium aquilinum*.

Mycocecidien entstehen, wie GIESENHAGEN gezeigt hat<sup>3)</sup>, an verschiedenen Farnen nach Infektion durch Exoascaceen (vgl. Fig. 12 u. 51).

Als Phycocecidien schließlich sind die Haare anzusprechen, die bei *Azolla*

<sup>1)</sup> SCHMIDT, H., Neue Zoocecidien der niederschlesischen Ebene (Marcellia 1910. **9**, 198): Internodienstauchung an *Equisetum limosum* L.

<sup>2)</sup> MOLLARD, Notes de pathologie végétale (Rev. gén. de Bot. 1898. **10**, 87, 93). GIESENHAGEN, K., Über zwei Tiergallen an

Farnen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1909. **27**, 327). Vgl. weiterhin die bei HOUARD genannten Arbeiten.

<sup>3)</sup> GIESENHAGEN, K., Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892. **76**, 130). Über einige Pilzgallen an Farnen (ibid. 1899. **86**, 100).

in die von *Anabaena Azollae* STRASB. (*A. variabilis* KÜTZING<sup>1)</sup> erfüllten Höhlungen der Blätter hineinwachsen.

Die Prothallien der Pteridophyten werden von verschiedenen Parasiten heimgesucht<sup>2)</sup>; Gallen sind aber auf ihnen bisher nicht gefunden worden.

## 6. Gymnospermen.

An den Gymnospermen sehen wir Arthropoden der verschiedensten Art, Gallmilben (z. B. *Eriophyes pini* NAL.), Dipteren (verschiedene *Perrisia*-Arten), Lepidopteren (*Evetria resinella* L.), Koleopteren (*Brachonyx pineti* PAVK.) und namentlich Hemipteren als Gallenerzeuger wirken: weitaus die meisten Arten der formenreichen Gattung *Adelges* sind an Koniferen angepaßt. An Gnetaceen sind bisher nur wenige Zoococcidien, deren Erzeuger noch nicht genau bestimmt sind<sup>3)</sup>, gefunden worden (*Ephedra* sp.).

Die Mycoeccidien der Koniferen werden namentlich durch Uredineen hervorgerufen: das *Aecidium elatinum* DE BARY (*Melampsorella caryophyllacearum* SCHRÖT.) ruft die bekannten Hexenbesen, verschiedene Gymnosporangien an *Juniperus*-Arten umfängliche Achsenschwellungen hervor; weiterhin sind verschiedene *Peridermium*-Arten, *Aecidium coruscans* FR. (auf *Abies excelsa*), *Caeoma deformans* (BERK. et BR.) TUBEUF (an *Thujaopsis dolabrata*) als koniferenbewohnende Gallenerzeuger zu nennen. *Dasyscypha Willkommii* HARTIG, ein Askomyceet, ruft den Lärchenkrebs hervor<sup>4)</sup>.

Von den Bakteriengallen der Koniferen war schon oben (p. 47) die Rede.

Phycoeccidien sind die koralloid verzweigten, nach oben strebenden Wurzeln der Cycadeen: wir finden in ihnen eine Nostocacee<sup>5)</sup> (vgl. Fig. 9).

<sup>1)</sup> STRASBURGER, Über *Azolla*, Jena 1873.

<sup>2)</sup> Vgl. FRANK, Krankh. der Pfl., 2. Aufl., 1896. 2, 90.

<sup>3)</sup> Verzeichnis und Literaturnachweise bei HOUARD, p. 56.

<sup>4)</sup> Auf die Koniferengallen und die sie behandelnde Literatur wird bei späteren Gelegenheiten noch wiederholt zurückzukommen sein.

<sup>5)</sup> REINKE, J., Morpholog. Abhandl. Leipzig 1873. 12. REINKE, Zwei parasitische Algen (Botan. Zeitg. 1879. 37, 472). SCHNEIDER, A., Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with *Cycas revoluta* (Bot. Gaz. 1894. 19, 25). LIFE, Tuberlike rootlets of *Cycas revoluta* (Bot. Gaz. 1901. 32, 265). PAMPALONI, Il *Nostoc punctiforme* nei suoi rapporti coi tubercoli radicali delle Cicadee (N. giorn. bot. ital. 1901. N. S. 5, 626). HOŘEŠÍ, J., Einiges über die symbiontische Alge in den Wurzeln von *Cycas revoluta* (Bull. internat. Acad. Sc. Bohême 1910). SPRATT, E. R., Some observations on the life history of *Anabaena cycadeae* (Ann. of Bot. 1911. 25, 369).

Die Gallen der Koniferen sind teils organoid (Hexenbesen; Knospengallen an *Taxus* und *Juniperus* erzeugt durch *Eriophyes psilaspis*, *Oligotrophus sabiniae* u. a.), teils histioid („Ananas“-Gallen der *Adelges*-Arten vgl. Fig. 73, usw.).

## 7. Angiospermen.

Die Angiospermen sind nicht nur die Träger der weitaus meisten Gallen, sondern auch durch die Mannigfaltigkeit ihrer Gallenprodukte ausgezeichnet; das vorliegende Buch wird sich fast ausschließlich mit den Gallen der angiospermen Pflanzen beschäftigen und von diesen wiederum die Dikotyledonen bevorzugen müssen, da die Familien der letzteren sehr viel gallenreicher sind als die der Monokotyledonen.

Wie sich die Cecidozoöen über die verschiedenen Familien der Mono- und Dikotyledonen verteilen, läßt sich zurzeit noch nicht übersehen, da wir nur für die in Europa und Nordamerika heimischen Pflanzenfamilien über hinreichend gründliche Kenntnisse verfügen. Von den in Europa reichlich vertretenen Pflanzenfamilien sind unzweifelhaft die Cupuliferen (*Fagaceae*) mit *Quercus*, der gallenreichsten aller Gattungen, an erster Stelle zu nennen; es folgen die Kompositen, Salicaceen, Rosaceen, Leguminosen, Cruciferen, Labiaten u. a.; erst in beträchtlichem Abstände würden sich hinter ihnen die Gramineen als gallenreichste Familie der Monokotyledonen anschließen. Betreffend die Verteilung der Mycocecidien über die verschiedenen Familien der Angiospermen sind bisher noch keine zuverlässigen Zusammenstellungen versucht worden; doch scheinen die gallenerzeugenden Pilze nicht in dem Maße wie die gallenerzeugenden Tiere an bestimmte Pflanzenfamilien sich angepaßt zu haben.

HOWARDS Gallenkatalog (1908) führt nur die Zoocecidien Europas und der außereuropäischen Mittelmeerländer auf; seine Zusammenstellung gibt uns also nur ein Bild von der Verteilung der Zoocecidien auf die im genannten Gebiet vertretenen Pflanzenfamilien; trotz dieser Beschränkung sind die Zählungen, die sein Buch gestattet, von großem Interesse.

### A. Monocotyledones.

1. Potamogetonaceae . . . . .	1 Galle	8. Liliaceae . . . . .	25 Gallen
2. Juncaginaceae . . . . .	1 „	9. Amaryllidaceae . . . . .	2 „
3. Alismaceae . . . . .	2 Gallen	10. Dioscoreaceae . . . . .	2 „
4. Gramineae . . . . .	193 „	11. Musaceae . . . . .	5 „
5. Cyperaceae . . . . .	43 „	12. Commelinaceae . . . . .	1 Galle
6. Araceae . . . . .	1 Galle	13. Orchideae . . . . .	15 Gallen
7. Juncaceae . . . . .	15 Gallen		

B. *Dicotyledones.*

1. Juglandaceae . . . . .	7 Gallen	50. Malvaceae . . . . .	21 Gallen
2. Myricaceae . . . . .	3 "	51. Theaceae (Ternströmiaceae) . . . . .	3 "
3. Salicaceae . . . . .	573 "	52. Hypericaceae (Guttiferae) . . . . .	28 "
4. Betulaceae . . . . .	110 "	53. Tamaricaceae . . . . .	24 "
5. Fagaceae (Quercus) . . . . .	901 "	54. Cistaceae . . . . .	33 "
6. Ulmaceae . . . . .	40 "	55. Violaceae . . . . .	24 "
7. Moraceae . . . . .	15 "	56. Passifloraceae . . . . .	4 "
8. Urticaceae . . . . .	12 "	57. Caricaceae . . . . .	1 Galle
9. Loranthaceae . . . . .	1 Galle	58. Begoniaceae . . . . .	1 "
10. Santalaceae . . . . .	8 Gallen	59. Thymelaeaceae . . . . .	7 Gallen
11. Aristolochiaceae . . . . .	2 "	60. Elaeagnaceae . . . . .	6 "
12. Polygonaceae . . . . .	62 "	61. Lythraceae . . . . .	8 "
13. Chenopodiaceae . . . . .	74 "	62. Punicaceae . . . . .	1 Galle
14. Amarantaceae . . . . .	3 "	63. Onagraceae . . . . .	30 Gallen
15. Nyctaginaceae . . . . .	3 "	64. Araliaceae . . . . .	7 "
16. Portulacaceae . . . . .	1 Galle	65. Umbelliferae . . . . .	181 "
17. Caryophyllaceae . . . . .	107 Gallen	66. Cornaceae . . . . .	10 "
18. Nymphaeaceae . . . . .	2 "	67. Pirolaceae . . . . .	1 Galle
19. Magnoliaceae . . . . .	1 Galle	68. Ericaceae . . . . .	60 Gallen
20. Ranunculaceae . . . . .	94 Gallen	69. Myrsinaceae . . . . .	1 Galle
21. Berberidaceae . . . . .	8 "	70. Primulaceae . . . . .	16 Gallen
22. Lauraceae . . . . .	8 "	71. Plumbaginaceae . . . . .	4 "
23. Papaveraceae . . . . .	14 "	72. Styracaceae . . . . .	1 Galle
24. Cruciferae . . . . .	256 "	73. Oleaceae . . . . .	53 Gallen
25. Capparidaceae . . . . .	2 "	74. Gentianaceae . . . . .	15 "
26. Resedaceae . . . . .	2 "	75. Apocynaceae . . . . .	8 "
27. Crassulaceae . . . . .	29 "	76. Asepladiaceae . . . . .	6 "
28. Saxifragaceae . . . . .	30 "	77. Convolvulaceae . . . . .	11 "
29. Cunoniaceae . . . . .	1 Galle	78. Polemoniaceae . . . . .	1 Galle
30. Pittosporaceae . . . . .	4 Gallen	79. Hydrophyllaceae . . . . .	1 "
31. Hamamelidaceae . . . . .	1 Galle	80. Boraginaceae . . . . .	26 Gallen
32. Rosaceae . . . . .	500 Gallen	81. Verbenaceae . . . . .	3 "
33. Leguminosae . . . . .	481 "	82. Labiatae . . . . .	217 "
34. Geraniaceae . . . . .	34 "	83. Solanaceae . . . . .	25 "
35. Oxalidaceae . . . . .	3 "	84. Scrophulariaceae . . . . .	139 "
36. Linaceae . . . . .	9 "	85. Lentibulariaceae . . . . .	1 Galle
37. Zygophyllaceae . . . . .	6 "	86. Bignoniaceae . . . . .	2 Gallen
38. Rutaceae . . . . .	6 "	87. Globulariaceae . . . . .	2 "
39. Polygalaceae . . . . .	5 "	88. Acanthaceae . . . . .	3 "
40. Euphorbiaceae . . . . .	44 "	89. Plantaginaceae . . . . .	23 "
41. Empetraceae . . . . .	1 Galle	90. Rubiaceae . . . . .	162 "
42. Buxaceae . . . . .	6 Gallen	91. Caprifoliaceae . . . . .	70 "
43. Anacardiaceae . . . . .	36 "	92. Valerianaceae . . . . .	47 "
44. Aceraceae . . . . .	80 "	93. Dipsaceae . . . . .	33 "
45. Hippocastanaceae . . . . .	7 "	94. Cucurbitaceae . . . . .	10 "
46. Balsaminaceae . . . . .	4 "	95. Campanulaceae . . . . .	70 "
47. Rhamnaceae . . . . .	19 "	96. Compositae . . . . .	664 "
48. Vitaceae . . . . .	45 "		
49. Tiliaceae . . . . .	48 "		

Folgende dikotyle Familien sind demnach die gallenreichsten:

1. Fagaceae (mit <i>Quercus</i> !) . . . . .	901 Gallen	6. Cruciferae . . . . .	256 Gallen
2. Compositae . . . . .	664 „	7. Labiatae . . . . .	217 „
3. Salicaceae . . . . .	573 „	8. Umbelliferae . . . . .	151 „
4. Rosaceae . . . . .	500 „	9. Rubiaceae . . . . .	162 „
5. Leguminosae . . . . .	481 „	10. Scrophulariaceae . . . . .	139 „

Die Kompositen, Salicaceen, Rosaceen, Leguminosen usw. sind hauptsächlich durch die große Zahl der zu ihnen gehörigen gallentragenden Arten so gallenreich, während bei den Fagaceen die Zahl der gallentragenden Spezies relativ gering ist, aber an diese wenigen Pflanzenarten eine erstaunlich große Zahl verschiedener Cecidozoön (Cynipiden auf *Quercus*) angepaßt ist.

Natürlich würde sich bei Berücksichtigung der in Amerika, Australien und den tropischen Ländern der alten Welt auftretenden Gallen das Verhältnis der dikotylen Familien zueinander wesentlich ändern: die Überlegenheit der Fagaceen würde noch mehr hervortreten, wenn auch die nordamerikanischen Eichengallen in das Verzeichnis einbezogen werden könnten; die Myrtaceen würden als gallenreiche Familie einzuschalten sein, wenn die Gallen der zahlreichen *Eucalyptus*-Arten Australiens mitgezählt wären, u. dergl. m.

## Drittes Kapitel.

# Morphologie der Gallen.

---

Alles was die äußere Form der Gallen, ihre Morphologie, betrifft, mag im vorliegenden Kapitel seine Erörterung finden.

Wir beginnen mit der Frage, an welchen Organen des Wirtes und in welcher Verteilung an ihm die Gallen sich zeigen, und wollen dann die Formen der Gallen — der ausgebildeten wie der unfertigen — beschreiben.

Da die Versuche zur Klassifikation der Gallen im wesentlichen auf morphologischen Merkmalen beruhen, mag ein Schlußabschnitt des Kapitels auf die Vorschläge verschiedener Autoren zur Einteilung der Gallen in Kürze eingehen.

### A. Stellung der Gallen an der Wirtspflanze.

Die Verteilung der Gallen über die von den Gallenerzeugern infizierten Wirtspflanzen und deren Organe läßt Gesetzmäßigkeiten der verschiedensten Art erkennen. Das Krankheitsbild, welches die von Gallenerzeugern infizierten Wirtspflanzen zeigen, wird sehr oft durch die charakteristische Verteilung der Gallen über den Wirtsorganismus wesentlich bestimmt.

Wir wollen im folgenden die Fragen beantworten: welche Organe des Gallenwirtes werden von bestimmten Gallenerzeugern aufgesucht und infiziert? welche Teile der infizierbaren Organe werden von ihnen bevorzugt? und in welcher Dichtigkeit finden sich die Gallen auf ihnen vor?

---

Die Frage, welche Organe nach Infektion durch gallenerzeugende Parasiten in stande sind, Gallen zu entwickeln, läßt sich schnell

dahin erledigen, daß an allen Organen der Pflanzen, von den Wurzelspitzen bis zu den Sproßvegetationspunkten, auf allen vegetativen Teilen und allen Reproduktionsorganen Gallen entstehen können, wenn auch zuzugeben ist, daß die oberirdischen Organe nicht nur mehr, sondern auch mannigfaltiger gestaltete Gallen tragen als die unterirdischen.

Die Wurzeln fallen in erster Linie natürlich denjenigen gallenerzeugenden Organismen zum Opfer, welche ihr ganzes Leben im Erdreich verbringen. Bekannte Beispiele für Wurzelgallen liefern die Bakterienknöllchen der Leguminosen, die koralloiden Wurzelschwellungen der Erlen usw., die in Figur 9 dargestellten Phycococcidien der Cycadeen (p. 50) und die Wurzelkröpfe der Kohlpflanzen (*Plasmodiophora Brassicae*, p. 46). An der Luzerne ruft *Urophlyctis Alfalfae* Wurzelgallen hervor. *Ustilago Maydis* kann dieselben Brandbeulen wie an den oberirdischen Organen von *Zea Mays* auch an den Wurzeln des Wirtes hervorrufen<sup>1</sup>).

Als Cecidozoön, welche ihr ganzes Leben im Boden zubringen und auf Wurzeln angewiesen sind, kommen die Älchen — *Heterodera radicola* und andere Arten auf den verschiedensten Wirtspflanzen — in Betracht.

Viele Wurzelgallen werden von Tieren erzeugt, welche nur einen Teil ihres Lebenszyklus im Boden durchmachen. Das bekannteste Beispiel gibt die Reblaus ab, *Phylloxera vastatrix*, die wenigstens in manchen Weinbaugegenden sowohl an den Wurzeln, als auch an oberirdischen Teilen der Nährpflanze lebt und abwechselnd unterirdische und oberirdische Gallen erzeugt.

Wurzelgallen erzeugen ferner zahlreiche Käfer (*Ceutorhynchus pleurostigma* namentlich auf *Brassica*, *C. contractus* auf verschiedenen Kreuziferen, *Gymnetron Alyssi* an *Berteroa incana*, *Apion frumentarium* an *Rumex acetosella* usw.), verschiedene Hymenopteren (z. B. *Biorrhiza aptera* an *Quercus*) u. a. Die Blutlaus des Apfelbaums (*Myzoxylus laniger*) infiziert im allgemeinen die Achsen, kann aber auch an Wurzeln Gallen hervorrufen.

Daß auch Luftwurzeln Gallen tragen können, zeigen Beobachtungen an Orchideen<sup>2</sup>). Gallen an Luftwurzeln von *Ficus*-Arten, die

<sup>1</sup>) Vgl. z. B. CHIFFLOT, Sur la présence de l'*Ustilago Maydis* (D. C.) CORDA sur les racines adventives du *Zea Mays* L. etc. (C. R. Acad. Sc. Paris 1907. 144, 764).

<sup>2</sup>) WESTWOOD, J. O., Galls on the roots of orchids (Gardener's Chronicle 1885. N. s. 24, 84). MOLLARD, M., La galle du *Cecidomyia Cattleyae* n. sp. (Marcellia 1902. 1, 165).

von Chalcididen hervorgerufen werden, sind von DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN beschrieben worden<sup>1)</sup>.

Gallen an unterirdischen Sproßteilen finden sich z. B. bei *Solanum tuberosum* nach Infektion durch *Chrysophlyctis endobiotica* (vgl. Fig. 10), bei *Chrysanthemum*-Arten nach Infektion durch *Rhopalomyia hypogaea*, die übrigens auch die oberirdischen Sproßabschnitte infiziert. Eine nicht näher erforschte Cecidomyide erzeugt nach Löw<sup>2)</sup> an *Silene inflata* unterirdische Knospengallen. Auch einer von MALPIGHI bereits gefundenen unterirdischen Knospengalle auf *Euphorbia cyparissias*, die später (1893) von KIEFFER wiedergefunden worden ist, wäre hier zu gedenken<sup>3)</sup>.

Bei den Gallen der Blüten handelt es sich in der Mehrzahl der Fälle um mehr oder minder weit gehende organoide Anomalien, um Vergrünungen, Füllungen, Prolifikationen usw. Ebenso oft wie einzelne Blüten werden ganze Infloreszenzen von den Veränderungen betroffen. Daneben spielen Gewebeveränderungen, knorpelige Verdickungen der Staubfäden, Vergrößerungen der Fruchtknoten u. dergl. eine große Rolle.

Blütengallen sind über die Phanerogamen ziemlich gleichmäßig verteilt; auffallend ist, daß bei den Gymnospermen die Blütengallen recht selten sind (*Eriophyes pini* var. *floricola* auf *Abies pectinata*; außerdem an Gymnospermen noch ganz wenige Fruchtgallen<sup>4)</sup>).

Entweder die Blüte wird in allen ihren Teilen mehr oder minder stark vom Gallenerzeuger verändert, oder die Gallenbildung beschränkt sich auf bestimmte Teile: Milben verändern meist alle Teile der Blüte gleich stark; *Perrisia phytenuatis*, *Copium Teucrii* u. a. deformieren die Kronen ihrer Wirtspflanzen (*Phytenua*, *Teucrium*) und lassen die Kelehe unverändert. Verhältnismäßig selten sind an den Organen der Blüten Gallen, die wie selbständige Gebilde als „Anhängsel“ ihrem Mutterorgan aufsitzen (viele Cynipidengallen an ♂ Infloreszenzen von *Quercus*).

Pilze und Cecidozoën, die im allgemeinen an vegetativen Organen des Wirtes auftreten, können ausnahmsweise auch an den Blüten ihre Gallen erzeugen. *Synchytrium pilificum* fand THOMAS<sup>5)</sup> nicht nur an den

<sup>1)</sup> DOCTERS v. LEEUWEN-RIJNVAAN, J. u. W., Kleinere cecidologische Notizen: Über die Anatomie der Luftwurzeln von *Ficus pilosa* REINW. und *F. nitida* L. var. *retusa* KING. und der von Chalcididen auf denselben gebildeten Gallen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1910. 28, 169).

<sup>2)</sup> LÖW, FR., Beiträge zur Naturgeschichte der gallenerzeugenden Cecidomyiden (Verhandl. zool.-bot. Ges., Wien 1885. 35, 483. 507).

<sup>3)</sup> Vgl. MÖBIUS a. a. O. 90 (vgl. oben p. 11, Anm. 1). Dort Hinweis auf KIEFFER (Entomol. Nachr. 1893. 19, 23).

<sup>4)</sup> RITZEMA-BOS, Tierische Schädlinge und Nützlinge.

<sup>5)</sup> THOMAS, FR., *Synchytrium pilificum* n. sp. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1883. 1, 494).

Blättern, sondern gelegentlich auch an den Kronen des Wirtes (*Potentilla tormentilla*); nach Löw<sup>1)</sup> können die Beutelgallen, welche *Eriophyes fragariae* auf den Blättern von *Fragaria* erzeugt, in seltenen Ausnahmefällen auch an den Blumenkronen erscheinen. *Pediaspis aceris* verirrt sich manchmal von den Blättern des Ahorns in die Blüten und erzeugt am Gynaceum dieselben Gallen wie sonst an den Blättern<sup>2)</sup>.

Auf den Früchten vieler Papilionaceen und Kruziferen sind Gallen häufig. *Oligotrophus betulae* erzeugt Gallen an den Früchten der Birke, *Calirrhysis glandium* befällt die Eicheln, *Cynips calicis*, *C. caput Medusae* und zahlreiche andere Cynipiden rufen Gallen auf der Cupula der Eicheln hervor. Saftige Früchte tragen, wie es scheint, nur ausnahmsweise Gallen. Auf Brombeeren findet sich bisweilen das von *Eriophyes gibbosus* erzeugte *Erineum*<sup>3)</sup>; auf jungen Birnen erscheinen manchmal Pocken (*Eriophyes piri*) u. dergl. mehr. Fruchtgallen entstehen nach LAGERHEIM nach Infektion durch Milben an *Opuntia cylindrica*<sup>4)</sup>.

Gar nicht selten kommt man bei der Frage nach dem gallentragenden Organ in gewisse Schwierigkeiten insofern, als zuweilen ganze Organgruppen, d. h. Sproßabschnitte von ansehnlichem Umfange, — Achsenteile, Blätter, unter Umständen auch die Blüten — von den Parasiten verunstaltet werden (z. B. *Exobasidium Vaccinii* auf *Vaccinium Vitis Idaea*, die Hexenbesen u. a.), oder vollends ganze Pflanzen — wenigstens in ihren oberirdischen Teilen — sich abnorm gestaltet zeigen: Pilze wie Ceeidozoën sind imstande, ganze Pflanzen gleichsam zu Gallen werden zu lassen (vgl. oben p. 4), so daß normale, gallentragende Anteile an der Wirtspflanze gar nicht mehr erkennbar sind: Beispiele liefern uns die von *Uromyces scutellatus* oder *U. pisi* verunstalteten Euphorbien (*E. cyparissias*, *E. Gerardiana*, vgl. Fig. 22); auch die nach Infektion durch *Tylenchus devastatrix* an der Stockkrankheit leidenden Exemplare des Roggens, des Hafers und namentlich des Klees sind hierher zu rechnen. *Eriophyes laticinctus* (auf *Lysimachia vulgaris*), *Brachycolus stellariae*, eine Aphide (auf *Holcus mollis*) u. v. a. können die ganze Wirtspflanze deformieren.

Alle diese Fälle sind gleichzeitig Beispiele für den denkbar

<sup>1)</sup> Löw, Fr., Beschreibung von neuen Milbengallen, nebst Mitteilungen über einige schon bekannte (Verhandl. zool.-bot. Ges. 1879. 29, 715).

<sup>2)</sup> KELLER, C., Forstzoologische Mitteilungen (Schweiz. Ztschr. f. Forstwesen 1899).

<sup>3)</sup> Löw, Fr., Über neue und schon bekannte Phytoptococcidien (Verhandl. zool.-bot. Ges., Wien 1885. 35, 451, 458).

<sup>4)</sup> LAGERHEIM, G. v., Einige neue Acarococcidien und Acarodomatien (Ber. d. D. Bot. Ges. 1892. 10, 611).

kräftigsten Einfluß gallenerzeugender Parasiten auf den Habitus der infizierten Pflanze.

Auf die Stellung der Gallen am Körper der Wirtspflanze hat THOMAS eine Einteilung der Gallen begründet, die für viele Zwecke sich als sehr brauchbar bewährt hat: THOMAS<sup>1)</sup> unterscheidet zwischen Akrocecidien und Plenrocecidien; bei den ersteren schließt die



Figur 22. Veränderung des Habitus einer Pflanze durch den Parasiten: *Uromyces pisi* auf *Euphorbia cyparissias*. Links eine infizierte Pflanze, rechts eine gesunde (nach Tubeuf).

Galle das Wachstum eines Sprosses ab, indem der Vegetationspunkt und seine Nachbarschaft unter dem Einfluß der Parasiten zur Galle deformiert wird, oder die in der Nähe des Urmeristems liegenden Gewebemassen zur Gallenbildung angeregt werden, der Vegetationspunkt selbst aber unter dem Einfluß dieser abnormen Prozesse seine eigene Wachstumstätigkeit einstellt und vielleicht sogar zugrunde geht<sup>2)</sup>;

<sup>1)</sup> Vgl. namentlich THOMAS, FR., Beiträge zur Kenntnis der Milbengallen und der Gallmilben: die Stellung der Blattgallen an den Holzgewächsen und die Lebensweise von *Phytoptus* (Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1873. 42, 513).

<sup>2)</sup> Vgl. LOEW, FR., Beiträge zur Kenntnis der Milbengallen (Phytoptocecidien). (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1878. 28, 127).

alle anderen Gallen sind Pleurocecidien. Die Einteilung ist von dem genannten Autor zunächst für Milbengallen vorgeschlagen worden; die Termini sind aber auch bei Beschreibung anderer Gallen anwendbar und von THOMAS auch bereits für sie verwendet worden. Wir werden uns künftighin der Ausdrücke wiederholt bedienen. —

Nicht alle Achsen, nicht alle Blätter sind für diejenigen Parasiten, welche auf ihnen ihre Gallen erzeugen, ohne weiteres gleichwertig. Hierüber belehrt uns am besten die Bevorzugung, welche viele Gallentiere den Wasserlohlen oder Wurzelschößlingen angedeihen lassen, die sich durch besonders üppiges Wachstum, durch große, saftreiche Blätter u. a. auszeichnen. *Contarinia tiliarum* erzeugt ihre Gallen an manchen Standorten fast ausschließlich an Wurzelschossen der Linde; an demselben Gallenwirt fällt manchmal auf, daß *Perrisia tiliavolvens* sich mit Vorliebe auf Zweigen aus altem Holz ansiedelt. *Andricus Sieboldi* bevorzugt ebenfalls die Wurzelschößlinge der Eichen. Auch Aphiden verschiedener Art können Blattkräuselungen und Internodienstauungen vorzugsweise an den Wasserschossen der Wirtspflanzen hervorrufen (*Aphis cerasi* an *Prunus spinosa*, *A. persicae* an *Pr. persica* nach GREVILLIUS - NIESSEN).

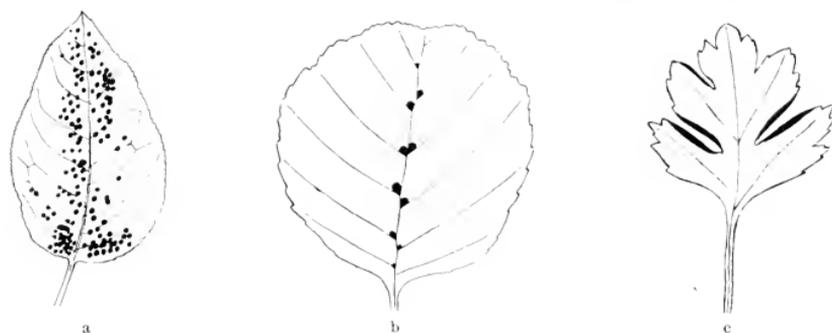
*Exoascus pruni*, welcher im allgemeinen die Früchte des Pflaumenbaumes zu „Narrentaschen“ deformiert, kann nach RATHAY auch an vegetativen Sprossen Deformationen hervorrufen; Gallen der zweiten Art treten an Wasserschossen der Pflaume auf<sup>1)</sup>.

In vielen dieser und ähnlicher Fälle wird der Ernährungszustand der verschiedenartigen Triebe eines und desselben Individuums die entscheidende Rolle spielen, in anderen dürfte sich die Bevorzugung der Wurzeltriebe aus ihrer niedrigen Lage und ihrer leichten Zugänglichkeit für schwerfällige Cecidozoën erklären. —

Die Lokalisation der Gallen beschränkt sich keineswegs darauf, daß für die Bildung vieler Gallen nur bestimmte Organe der Wirtspflanze tauglich sind; vielmehr läßt sich leicht feststellen, daß viele Cecidozoën bestimmte Teile des Wirtsorganes bevorzugen oder gar auf sie angewiesen bleiben, so daß man geradezu von Prä-dilektionsstellen der Gallenbildung sprechen kann. *Eriophyes diversipunctatus* ist auf die am Grund der Blattspreiten von *Populus tremula* auftretenden Drüsen angewiesen. Die in Figur 23 a dargestellten Blattpocken des Birnbaumes sind fast durchaus auf die inneren Teile des Blattes beschränkt. Während in jenem Falle die

<sup>1)</sup> RATHAY, E., Über die von *Exoascus*-Arten hervorgerufenen Degenerationen der Laubtriebe einiger Amygdaleen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1878. 77, Abt. I, 67).

qualitative Verschiedenheit der Blatteile die Beschränkung des Cecidozoons erklärt, ist in dem zweiten — wie THOMAS gezeigt hat<sup>1)</sup> — die Lokalisation der Gallen auf die Plastik des noch nicht entfalteten Wirtsorganes zur Zeit der Infektion zurückzuführen: die Milben können nur diejenigen Teile des Birnbaumblattes infizieren, welche ihnen zugänglich sind, und das sind die der Mittelrippe benachbarten Teile der Spreite. Viele Cecidozoön erzeugen ihre Gallen nur an den Blatträndern oder zeigen sich auf bestimmte Teile des Blattrandes beschränkt, z. B. *Eriophyes goniothorax*, der das *Erineum clandestinum* auf *Crataegus* erzeugt (vgl. Fig. 23c); viele andere werden bei der Wahl eines Ansiedlungsplatzes durch die Nerven der Spreite bestimmt; manche bevorzugen die stärkeren Nerven, andere meiden sie; *Eriophyes nervisequus* ruft an Buchen das die Nerven begleitende „*Erineum nervisequum*“



Figur 23. Prädisloktionsstellen der Gallenbildung; Milbengallen: a, *Eriophyes piri* auf *Pirus* („Pocken“); b, *E. Nalepai* auf *Alnus*; c, *E. goniothorax* auf *Crataegus*.

hervor, *E. brevitarsus* erzeugt auf *Alnus*-Blättern sein *Erineum* zwischen den stärkeren Nerven der Blätter; *E. Nalepai* besiedelt ausschließlich die Winkel zwischen den Haupt- und Nebennerven der Erlenblätter (vgl. Fig. 23b); ähnliche Lokalisationen sind an der Basis der erineumtragenden Ahornblätter oft erkennbar. *Oligotrophus annulipes* legt seine Gallen stets so an, daß einer der stärkeren Nerven der Blattspreite als Tangente zu der runden Gewebescheibe des jugendlichen Gallengebildes verläuft (vgl. Fig. 24).

Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß der äußere Eindruck, der von den Gallen ausgeht, sehr wesentlich auch durch die Dichtigkeit ihrer Verteilung auf dem infizierten Organ mitbestimmt wird. Man vergleiche die Fülle von gleichartigen Gallen, mit welchen z. B. die Cynipiden *Neuroterus lenticularis* oder *N. numismalis* die be-

<sup>1)</sup> THOMAS 1873 a. a. O., 35.

fallenen Eichenblätter überziehen, mit dem solitären Auftreten der von *Dryophanta folii* oder *Dr. longiventris* erzeugten Gallen, die Gruppen, in welchen sich die Gallen der *Rhodites rosae* auf Rosenblättern oft vereinigt finden, die Reihen, in welchen die Gallen der *Pontania proxima* oft stehen, mit der meist zerstreuten Lage der Gallen von *Mikiola fagi*, *Pontania vesicator* und sehr vielen anderen.

*Eriophyes macrorrhynchus* kann seine Gallen — die von BREMI treffend als *Cephaloneon myriadeum* bezeichneten Gebilde — so massenhaft auf den Blättern

von *Acer campestre* entstehen lassen, daß überhaupt keine normale Blattfläche mehr sichtbar ist; Blätter mit ungefähr 1000 Gallen zu finden, ist nicht schwer.

Das Resultat einiger Zählungen hat CONNOLD für verschiedene eichenbewohnende Cynipidengallen mitgeteilt. Gallen von *Neuroterus numismalis* wurden bis zu 698 auf einem Blatte, Gallen von *N. fumipennis* bis zu 459, von *N. lenticularis* bis zu 288 gefunden, von *Trigonaspis reum* 51 usw.<sup>1)</sup>

Von den einheimischen Milbengallen dürften nächst dem *Cephaloneon myriadeum* die Produkte des *Eriophyes Viburni* auf *Viburnum Lantana* (ich zählte wiederholt über 100 Stück pro Blatt) und des *Eriophyes piri* (s. o. Fig. 23 a) durch besondere Dichtigkeit sich auszeichnen. Die Gallen dieser Milben erscheinen fast immer in dichter Gruppierung auf den Wirtsorganen, während z. B. die *Ceratoneon*-Gallen des *Eriophyes tiliae* ebenso oft in spärlicher Anzahl wie in dichten Scharen auf den Lindenblättern sich entwickeln.

Die Gallen des *Oligotrophus bursarius* (auf *Glechoma hederacea*) fand ich bis zu 45 Stück auf einem Blatt, Gallen von *Pontania proxima* nicht selten bis zu 18 usw. usw.



Figur 24. Prädilektionsstellen der Gallenbildung; Mückengalle: *Oligotrophus annulipes* auf *Ficus*.

Viele Gallen bleiben auch bei dichtgedrängter Gruppierung in ihrer Individualität erhalten, während für andere es geradezu charakteristisch ist, daß sie zu umfänglichen Gewebemassivs miteinander verschmelzen. Die Gallen von *Mikiola fagi* vereinigen sich nur ausnahmsweise miteinander zu zweispitzigen Gebilden. Die Gallen der *Rhopalomyia tanaceticola* bilden an den Knoten der Wirtspflanzen nicht selten erstaunlich große Konglomerate. Auf *Cornus sanguinea* trifft man an manchen

<sup>1)</sup> CONNOLD, British oak galls 1905. 22, 23.

von *Oligotrophus corni* aufgesuchten Standorten häufiger Gallenmassivs als einzelne Gallen an. So wie die Blüten mancher Phanerogamenfamilien sich zu dichten Blütenständen zusammendrängen, die habituell einzelnen Blüten anderer Pflanzen ähneln, so gibt es auch Gallen, die immer oder meist zu Gallenständen vereinigt vorkommen, dem Beobachter aber leicht als eine Galle erscheinen: das gilt z. B. für die Gallenbüschel des *Rhodites rosae* auf Rosenblättern und die bälchenartigen Gallenstände des *Chilaspis Loewi* auf den ♂ Blüten von *Quercus Cerris* oder des *Andricus ramuli* auf denselben Organen von *Qu. pedunculata*.

Die Merkmale, die sich aus der Dichtigkeit der Gallen ergeben, sind für die meisten Cecidozoöen durchaus charakteristisch; Arten, die sich im System sehr nahe stehen, können sich hinsichtlich der Verteilung ihrer Gallen über das Wirtsorgan verschieden verhalten: *Tetra-neura Ulmi* erzeugt ihre Gallen auf den Blättern von *Ulmus campestris* meist in großer Zahl. *T. compressa* läßt auf den Blättern von *U. effusa* ihre Gallen einzeln oder in kleinen Gruppen (2—3) entstehen; *T. pallida* ruft an *U. campestris* am Grund des Blattes einzeln stehende Gallen hervor. —

Vergleicht man die Blätter eines von Cecidozoöen infizierten Jahrestriebes einer Wirtspflanze miteinander, so zeigt sich, daß nicht auf allen von ihnen die Zahl der entstandenen Gallen gleich groß ist. Die Unterschiede sind aber nicht immer Produkte des Zufalls, sondern lassen in nicht wenigen Fällen Gesetzmäßigkeiten erkennen.

Von der Blasengalle, welche *Oligotrophus Solmsii* auf den Blättern von *Viburnum Lantana* erzeugt, wird angegeben<sup>1)</sup>, daß immer die zu einem Blattpaar vereinigten Blätter eines Nodus besonders reichliche Gallen tragen, während die Blätter der höher und tiefer liegenden Nodi leer oder doch fast leer ausgehen. Ich habe eine solche Lokalisation der Gallen auf *Viburnum Lantana* wiederholt beobachten können.

Sprosse, auf welchen sich Gallmilben angesiedelt haben, zeigen die Gallen auf den verschiedenen Blättern in ungleicher Reichlichkeit. Das *Cephaloneon hypocrateriforme* auf *Prunus domestica* nimmt nach THOMAS<sup>2)</sup> von unten nach oben an Häufigkeit zu, während bei der

<sup>1)</sup> Diese Beobachtung geht auf BREMI zurück (Beiträge zu einer Monographie der Gallmücken, *Cecidomyia* MEIGEN, Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. Neuenb. 1847. 9, 19).

<sup>2)</sup> THOMAS, FR., Beiträge zur Kenntnis der Milbengallen und der Gallmilben: die Stellung der Blattgallen an den Holzgewächsen und die Lebensweise von Phytopten (Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1873. 42, 513).

Birke die Gallen des *Eriophyes betulae* auf den untersten Blättern in größter Dichtigkeit erscheinen<sup>1)</sup>. *E. laevis* fand RÜBSAAMEN bei seinem russischen Material<sup>2)</sup> immer nur an den unteren oder mittleren Blättern der *Abus*-Zweige; die oberen Blätter waren frei von Gallen; die Galle des *E. Nalepai* fand sich umgekehrt an den oberen Blättern und fehlte an den unteren.

THOMAS verdanken wir weiterhin vergleichende Untersuchungen über die Gallendichtigkeit bei Kurz- und Langtrieben. Die eben genannte Blattgalle der Birke bevorzugt augenscheinlich die Blätter der Kurztriebe und findet sich nur selten an den der Langtriebe.

Auch einige Mitteilungen über die Verteilung von Pilzgallen über die Organe der Wirtspflanze hat THOMAS zusammengestellt<sup>3)</sup>.

## B. Form der Gallen.

Ein fundamentaler Unterschied in der äußeren Morphologie der Gallen nötigt uns, von vornherein zwischen zwei Hauptgruppen der Gallen zu unterscheiden: bei der einen handelt es sich um Anomalien in der Organbildung, bei der anderen um Anomalien in der Gewebebildung. In jenem Falle soll von organoiden Gallen gesprochen werden, in diesem von histioiden<sup>4)</sup>. Die organoiden Gallen bestehen aus mehr oder minder deutlich erkennbaren Organen, und sind kormophytisch gebaut; die histioiden stellen Gewebeschwellungen dar, welche auch bei ansehnlicher Größe und kompliziertem Bau keine Gliederung in einzelne Organe erkennen lassen und daher mit kleinen Thallomen verglichen werden dürfen.

Die Schwierigkeiten, die einer konsequenten Einteilung aller Gallen in organoide und histioide im Wege stehen, sollen nicht verkannt werden; gleichwohl wird es sich als praktisch erweisen, im folgenden die genannten Formunterschiede unserer Darlegung zugrunde zu legen.

<sup>1)</sup> Vgl. auch BARONI, E., Sulle gemme di *Corylus tubulosa* WILLD. deformate da un acaro (Boll. soc. bot. ital. 1895. 177; Bevorzugung der unteren Knospen durch *Eriophyes coryli gallarum* TARG.-TOZZ.).

<sup>2)</sup> RÜBSAAMEN, Über russische Zooecidien und deren Erzeuger (Bull. soc. imp. naturalistes Moscou 1896. 9 [nouv. sér.], 396, 402).

<sup>3)</sup> THOMAS, FR., Über einige Exobasidien und Exoascen (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1897. 6, 305, 312).

<sup>4)</sup> Vgl. KÜSTER, E., Über organoide Gallen (Biolog. Zentralbl. 1910. 30, 116). Auch in der Lehre von den Geschwülsten des menschlichen Körpers unterscheidet man zwischen organoiden und histioiden Formen.

## I. Organoide Gallen.

Organoide Gallen können auf sehr verschiedenen Wege zustande kommen, vor allem dadurch, daß irgendwelche Organe abnorme Form annehmen. Organoide Gallen kommen zwar durch abnorme Organbildung, histioide durch abnorme Gewebekonstruktion zustande; daraus darf aber nicht gefolgert werden, daß die organoiden Gallen durchweg aus normalen Geweben bestünden. Sehr häufig trifft dieses zwar zu, in vielen anderen Fällen nicht, so daß wir gar nicht selten gleichzeitig mit der Form eines Organs auch seine Struktur abnorm werden sehen.

Als organoid wollen wir ferner die Gallen bezeichnen, die durch abnorme Länge der Internodien oder abnorme Divergenz in der Blattstellung gekennzeichnet werden.

Drittens gehören hierher alle Verzweigungsanomalien und schließlich die große Schar derjenigen Gallen, bei welchen Neubildung irgendwelcher Organe vorliegt.

Wir wollen im folgenden für die vier Gruppen, die sich demnach ergeben, eine Reihe weit verbreiteter morphologisch interessanter Gallen als Beispiele nennen, ohne uns die Schwierigkeiten zu verhehlen, die auch hier einer konsequenten Klassifikation der Gallen im Wege stehen. Bei vielen Gallen verbindet sich Anomalie der Organform mit Anomalie in Blattstellung oder Verzweigung, und bei einer und derselben Galle finden wir oft genug Neubildung von Organen mit organoide Umformung der bereits vorhandenen kombiniert. Wir werden in solchen Fällen unbedenklich dieselbe Galle an mehr als einer Stelle unserer Ausführungen schildern und wollen überhaupt weniger eine Gruppierung der Gallen als eine Übersicht über die verschiedenen Gestaltungsprozesse, welche bei der Entstehung organoide Gallen beteiligt sind, zu geben versuchen.

Von den Übergangsformen zwischen organoiden und histioide Gallen, welche die Grenzen zwischen den beiden Hauptgruppen verwischen, wird in einem Schlußabschnitt noch besonders die Rede sein. —

Organoide Gallen treten an allen gallentragenden Hauptgruppen der Phanerogamen auf; sie fehlen auch den Kryptogamen nicht: die Gallen der Laubmoose (p. 68) sind samt und sonders zu den organoiden Gallen zu rechnen.

Als Erzeuger organoide Gallen kommen neben den Pilzen (Uredineen, Ustilagineen, Exoascaceen) namentlich die Milben und Aphiden in Betracht, in geringerm Maße die Dipteren, Hymenopteren u. a.

Sehr viele, wohl die meisten organoiden Gallen sind dadurch gekennzeichnet, daß die durch denselben Parasiten an gleichen Organen

der nämlichen Wirtspflanze erzeugten Gallenindividuen in der Form einander keineswegs völlig gleichen. Der Umfang, den ein zur Galle gewordenes Gebilde annehmen kann, schwankt innerhalb weiter Grenzen, und auch die qualitative Ausbildung der Galle und ihrer einzelnen Teile kann ganz verschieden ausfallen. Vergrünungen, Blütenfüllungen und Blütenprolifikationen, von welchen später die Rede sein wird, können in verschieden hohem Grade die infizierten Blüten und Blütenstände deformieren und sich in der mannigfaltigsten Weise miteinander kombinieren<sup>1)</sup>. Kein Hexenbesen gleicht völlig dem anderen, und von sehr vielen Triebspitzengallen läßt sich sagen, daß sie sich zwar im Habitus gleichen, wenn sie von demselben Wirte stammen und von demselben Gallenerzeuger verursacht worden sind; aber die Einzelheiten in der Form wie die Zahl der Glieder, die an ihrem Aufbau sich beteiligen, u. a. m. variieren von einem Gallenindividuum zum anderen oft recht erheblich.

Werden von einem Parasiten an verschiedenen Organen des nämlichen Wirtes organoide Gallen erzeugt, so pflegen diese außerordentlich starke Unterschiede zu zeigen.

Um das Gesagte zu illustrieren, werde ich bei der nachfolgenden Schilderung organoider Gallen wiederholt auf die verschiedenartigen Produkte der nämlichen Gallenerzeuger zurückkommen und verweise schon jetzt auf das über die Wirtzöpfe der Weiden (Fig. 25, 27, 53) und die Produkte des *Eriophyes fraxini* (Fig. 29a, 50, 55) Gesagte.

Was die Ursachen der Gestaltungs mannigfaltigkeit betrifft, so läßt sich mit Gewißheit annehmen, daß das Alter, in welchem die Organe der Wirtspflanze der Infektion unterliegen, ferner der Ernährungszustand des Wirtes und seiner einzelnen Teile großen Einfluß auf die Gestaltung der Galle haben<sup>2)</sup>. Mit nicht geringerer Wahrscheinlichkeit ist außerdem anzunehmen, daß auch Modus und Intensität der Infektion entscheidende Bedeutung haben (vgl. auch das in Kap. IV Gesagte).

<sup>1)</sup> VULLEMIX (La castration femelle et l'androgénie parasitaire du *Lonicera periclymenum*. Bull. mens. soc. sc. Nancy 1905) hat ausführlich über die Verschiedenheiten berichtet, welche die von *Siphocoryne xylostei* infizierten Blüten zeigen. Seine Abbildungen zeigen anschaulich, daß es sich dabei nicht um minutiöse Form- und Größenvariationen, sondern um sehr sinnfällige organoide Unterschiede handelt.

<sup>2)</sup> Der erste, welcher die Beziehungen zwischen Gallenform und Alter des Mutterorgans zur Zeit der Infektion klar erkannt hat, scheint FRAUENFELD gewesen zu sein (Beitrag zur Insektengeschichte. Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1855. 5, 13). Exakte Untersuchungen hat PEYRITSCH angestellt (Über die Chloranthien einiger *Arabis*-Arten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. 13, 1).

Die Größe der organoiden Gallen schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. Die kleinsten sind mit rade noch wahrnehmbar; manche Hexenbesen können mehrere Meter lang werden.

#### a) *Formanomalien.*

Nicht alle Organe sind, was ihre Form betrifft, in gleichem Maße wandelbar und plastisch. Mit den organoiden Formveränderungen, welche die Achsen der von Gallenerzeugern heimgesuchten Pflanzen zeigen, brauchen wir uns nicht lange aufzuhalten: nur Verbänderungs- und Zwangsdrehungserscheinungen (Fasciation und Torsion) kommen für uns in Betracht, und auch diese spielen bei der Gallenbildung eine recht bescheidene Rolle.

Verbänderungen treten z. B. an manchen Hexenbesen (s. u. p. 114) und an den Wirrzöpfen der Weide — die bekanntlich auch unabhängig von parasitärer Infektion zum Verbändern neigt — nicht selten auf; ich habe Zweige, die *Aphis amenticola* besiedelt hatte, beobachtet, deren Seitenzweige sämtlich stark verbändert waren (vgl. Fig. 25).

Verbänderungen sind ferner bei den Klunkern der Esche (Infektion durch *Eriophyes fraxini*) zu beobachten, bei *Centranthus* (Infektion durch *Trioza Centranthi*), bei *Chondrilla juncea* (*Eriophyes Chondrillae*) u. a. m.

Schwache Torsionen finden sich unter anderem wieder bei dem eben genannten *Centranthus*; die Blattstielverdickung, welche — mit starker rechts- oder linksläufiger Zwangsdrehung verbunden — bei *Populus pyramidalis* nach Besiedelung durch *Pemphigus spirothecae* eintritt (vgl. Fig. 72), bleibt besser den histioiden Gallen zurechnet.

Die seltsame Spiralfederform, in welche *Tarsonemus spirifex* die



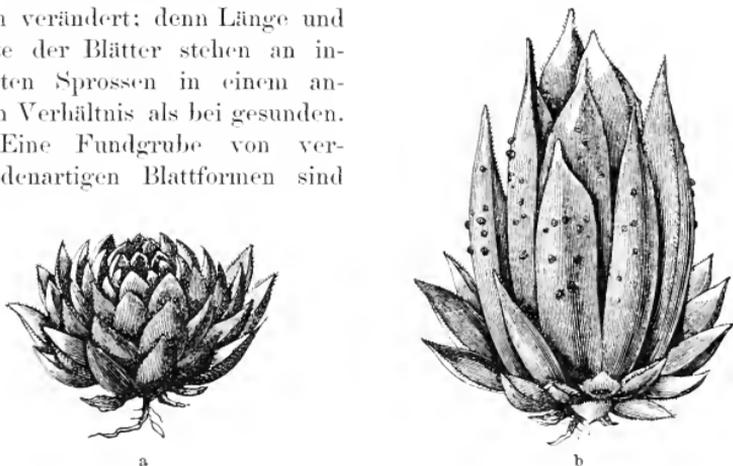
Figur 25. Fasciation. *Aphis amenticola* auf *Salix alba*. Sämtliche Seitenzweige sind verbändert.

jungen, rispenträgenden Halme von *Avena sativa* bringt<sup>1)</sup>, ist offenbar nur eine Zwangsform, welche innerhalb des engen, von den Blattscheiden umschlossenen Raumes den Achsen aufgenötigt wird.

Erstaunlich groß ist die Wandelbarkeit der Blätter, der wir eine ausführliche Schilderung widmen müssen.

Als einfachstes unter den hierher gehörigen Gebilden nennen wir die von *Endophyllum sempervivi* hervorgerufenen Veränderungen an *Sempervivum*-Blättern: durch den genannten Rostpilz werden die *Sempervivum*-Rosetten in ihrem Habitus ganz und gar verändert, indem die infizierten Blätter stark in die Länge wachsen und weit über den gesunden Anteil der Rosette hervorragen (vgl. Fig. 26). Außer der Größe des Blattes wird hier auch seine Form verändert; denn Länge und Breite der Blätter stehen an infizierten Sprossen in einem anderen Verhältnis als bei gesunden.

Eine Fundgrube von verschiedenartigen Blattformen sind



Figur 26. Vergrößerung der Blätter: *Endophyllum sempervivi* auf *Sempervivum hirtum*: a, ein normales; b, ein infiziertes Exemplar (nach Kerner).

die Weidentriebe, die sich nach Infektion irgendwelcher Knospen durch *Aphis amenticola* entwickeln. Figur 27 veranschaulicht einige besonders interessante Formen. Bei a ist ein Blatt dargestellt, bei dem die untersten Blattzähne mächtige Entwicklung erfahren haben, so daß das Blatt unten „fiederspaltig“ geworden zu sein scheint. Auch mehr als ein Blattrandzahn auf jeder Blattseite kann solche Entwicklungsförderung erfahren. Bei b ist ein zweispitziges, durch dichotome Teilung in zwei ungleich große Schenkel geteiltes Blatt veranschaulicht, bei c ein sehr kompliziertes Gebilde, das ein Mittelding zwischen Achsen- und Blattorgan ist; sein Hauptnerv verdient nicht mehr die

<sup>1)</sup> MARCHAL, P., Les *Tarsonemus* des graminées. Description d'une espèce nouvelle vivant sur l'avoine (Bull. Soc. entom. 1902. 98).

Bezeichnung einer Mittelrippe, da er nicht in der Mitte des spreiten-ähnlichen Teiles, sondern an seinem Rande verläuft; er ist vielleicht überhaupt mehr Achse als Blattnerv. Bei d schließlich sehen wir ein doppelspreitiges Blatt, d. h. zwei Spreiten von ungleicher Länge, die mit ihren Mittelrippen aneinander gewachsen sind; der Querschnitt durch das Blatt zeigt dementsprechend vier Spreitenflügel, die von einem gemeinsamen Konnektivglied ausgehen (Fig. 27 e).



Figur 27. Abnorme Blattform: *Aphis anenticola* auf *Salix alba*. a, Vergrößerung eines Blattzahnes; b, dichotom geteiltes Blatt; c, Mittelbildung zwischen Blatt und Achse; d, doppelspreitiges Blatt; e, Querschnitt durch dieses.

Alle diese Anomalien wollen wir zu den organoiden Gallen rechnen, weil bei ihnen der Gewebeaufbau der abnormen Gebilde durchaus normal oder doch nahezu normal, die Anomalie also im großen und ganzen auf Charaktere der „äußeren Morphologie“ beschränkt bleibt.

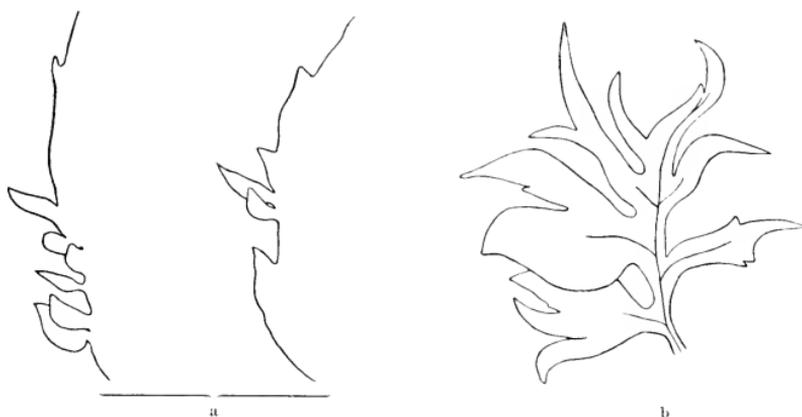
Daß der Blattrand eines Blattes durch Insekten wesentliche „organoid“ Veränderungen erfahren kann, ließe sich noch durch zahlreiche Beispiele belegen. Man vergleiche noch Figur 28, welche die sehr weitgehende Zerfransung eines *Valeriana*-Blattes nach Infektion durch *Eriophyes* veranschaulicht; das kranke Blatt bekommt hier fast „laciniate“ Umrisse (a).

Die Veränderungen, welche *Tetraneura ulmi* an den Blättern von *Ulmus campestris* zuweilen hervorruft (vgl. Fig. 25b), sind deswegen



Figur 28. Abnormer Blattrand: a, *Eriophyes* auf *Valeriana*. Die abnormen Blattzähne sind vor dem Zeichnen gewaltsam in eine Ebene gelegt worden; b, *Tetraneura ulmi* auf *Ulmus campestris*.

von besonderem Interesse, weil dasselbe Cecidozoon im allgemeinen beutelförmige Gallen auf den Spreiten entstehen läßt.



Figur 29. Entstehung fiederspaltiger Blätter: a, *Eriophyes fraxini* an *Frazinus ornus*:  
b, *E. arellanae* an *Corylus arellanae*.

Figur 29 zeigt noch weitergehende Blattranddeformationen. *Eriophyes fraxini*, dessen mannigfaltige Gallenbildungen später noch wieder-

holt uns beschäftigen werden, hat in dem dargestellten Falle auf *Fraxinus ornus* die Zähne des Blattrandes zu fast selbständigen Fiederblättchen werden lassen (Fig. 29a). Schließlich zeigt Figur 29b ein fiederspaltiges Blatt von *Corylus avellana*, das unter der Einwirkung des *Eriophyes avellanæ* entstanden ist; die Erscheinung ist selten, denn der genannte Parasit ruft im allgemeinen nur Deformation der Knospen hervor, deren Blätter klein und unentfaltet bleiben (s. u. Kap. VI).



Figur 30. Förderung der Blattpiederung: *Eriophyes pteridis* an *Pteridium aquilinum* (nach Molliard).

Schließlich mag noch die von *Eriophyes pteridis* MOLL. an *Pteridium aquilinum* hervorgerufene Blattdeformation vorgeführt werden: wo die Parasiten sich ansiedeln, ist die Fiederung der Spreite noch um einen Grad komplizierter als an den gesunden Teilen (vgl. Fig. 30<sup>1</sup>).

<sup>1</sup>) MOLLARD, M., Notes de pathologie végétale (Rev. gén. de Bot. 1898. 10, 87); MOLLARD spricht die Vermutung aus, daß manche der bereits beschriebenen Farnblattmißformen (vgl. z. B. KLEIN, Untersuch. über die Bildungsabweichungen an Blättern, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892. 24, 425) auf die Einwirkung von Parasiten zurückzuführen sind.

Auch Pilze können aus einfachen Blättern unvollkommen gegliederte machen: die Blätter von *Berberis buxifolia*, welche normalerweise verkehrt eiförmig und sitzend sind, erfahren nach Infektion durch *Aecidium Jacobsthalii* HENRICI die verschiedensten Umformungen, deren auffälligste in Figur 31 zum Vergleich neben dem normalen Blatt dargestellt ist: das infizierte Blatt ist sehr viel größer als das normale, hat einen langen Stiel und ist in fünf Zipfel handförmig geteilt; außerdem läßt der Pilz scharf gezähnte Blattränder entstehen<sup>1)</sup>.



Figur 31. Änderung von Blattform, Blattrand und Anheftungsweise: *Aecidium Jacobsthalii* an *Berberis buxifolia*, ein infiziertes Blatt (a) neben einem normalen (b) (nach Dietel).

Die Aufspaltung der Blattspreiten in „lacinierte“ Streifen und Zipfel kann so weit gehen, daß von der Hauptmasse und Grundform der Spreiten schließlich gar nichts mehr übrig bleibt, und das ganze Blatt in feinste Streifen zerlegt erscheint (z. B. nach Infektion der *Pimpinella saxifraga* durch eine Gallmilbe<sup>2)</sup>).

Auch auf anderem Wege als dem der Zerfransung kann nach der Galleninfektion eine weitgehende Reduktion und Mißgestaltung der Blattspreite eintreten, z. B. nach Besiedelung der Blätter von *Sambucus* durch *Epitrimerus trilobus*, der bei schwacher Infektion nur die Ränder der Blattspreiten einschlägt, bei stärkerer Infektion von den Fiederblättchen nur ganz schmale, verbogene Streifen übrig läßt.

Auffallend weit geht die Reduktion der Spreitenteile bei der von Löw<sup>3)</sup> beschriebenen Milbengalle auf *Clematis flammula*: die Blätter der infizierten Sproßabschnitte bestehen fast ausschließlich aus einem vielfach verbogenen Blattnervengerippe. —

Bei den bisher erörterten Gallen behält auch bei starker Deformation das infizierte Organ seinen ursprünglichen Charakter: das Laubblatt bleibt Laubblatt. Bei anderen Gallen geht die organoide Umwandlung weiter: die vom Parasiten heimgesuchten Blätter erfahren eine morphologische „Umwertung“.

Sehr häufig sind Triebspitzengallen, bei welchen die obersten

<sup>1)</sup> Nach DIETEL, Uredinales (ENGLER-PRANTL, Natürl. Pfl.-Fam., I. Teil, 1. Abt. \*\*\*, 1900. 27).

<sup>2)</sup> Vgl. FRANK, Krankheiten der Pflanzen. 2. Aufl. 1896. 3, 65.

<sup>3)</sup> HOUARD, Nr. 2405. — Löw, FR., Mitteilungen über Phytoptococcidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1881. 31, 1). Löw vergleicht die Galle wegen der kristallinisch glänzenden Oberfläche der Blätter mit dem Eiskraut (*Mesembrianthemum crystallinum*).

Blätter der Sprosse zu dichten, artischockenähnlichen Büscheln vereinigt bleiben (s. u. p. 105): die einzelnen Blätter, welche diese Aggregate zusammensetzen, gleichen in vielen Fällen nicht den normalen; vielmehr sind in ihnen anstatt der Laubblätter nur Niederblätter oder niederblattähnliche Gebilde entwickelt worden. Figur 32 veranschaulicht das Gesagte für die Galle, welche *Rhabdophaga rosaria* an *Salix caprea* und zahlreichen anderen Weidenarten hervorruft. Bei a ist ein normales Blatt von *Salix caprea*, das unmittelbar unter einer Galle steht, dargestellt. Die zu einem lockeren Körbchen vereinigten Blätter der Galle selbst unterscheiden sich um so mehr von den normal gestalteten,



Figur 32. Umwandlung von Laubblättern in Niederblätter: *Rhabdophaga rosaria* auf *Salix caprea*.

je weiter man von den äußeren Blättern des Cecidiums zu den inneren vorschreitet. Bei b ist ein noch verhältnismäßig wenig beeinflusstes Blatt dargestellt: der Stiel ist verloren gegangen, die Nervatur anders geworden, auch die Serratur des Blattrandes und überhaupt die Form der Spreite ist verändert — man vergleiche die Figuren miteinander. Bei den folgenden Blättern (c—f) sehen wir den grünen Spreitenteil immer mehr zurücktreten und den hellfarbigen Blattgrund immer stärker werden; schließlich finden wir im Innern der Galle nur noch ganz einfache, den Knospenschuppen ähnliche Niederblätter (f).

Die seltsamen Gallen, welche *Lonchaea lasiophthalma* an *Cynodon dactylon* entstehen läßt, zeigen im wesentlichen dasselbe: die „tressenförmigen“ Gebilde, mit welchen die infizierten Achsen endigen, tragen in normaler zweizeiliger Anordnung dicht gedrängte, kleine, fast spelzenähnliche Blätter (Fig. 33). Die organoiden Gallen des *Cynodon dactylon* interessieren den Morphologen dadurch noch besonders, daß

die Formveränderungen der Blätter bei den von verschiedenen Cecidozoën hervorgerufenen Deformationen verschieden ausfallen: bei der in Figur 33 dargestellten Galle ist der Blattgrund breit, von der Spreite ist nur ein kleines Spitzchen sichtbar; bei einer von DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN beschriebenen Galle<sup>1)</sup> sind die Spreitenteile etwa doppelt so lang wie die Scheiden.

Von den verschiedenartigen organoiden Umwandlungen, welche *Livia juncorum* an *Juncus* hervorruft<sup>2)</sup>, interessiert hier namentlich die, bei welcher die Blätter umfangreiche Scheiden bekommen und die Spreiten klein bleiben. Wie weit die Metamorphose der Blätter in diesem Falle geht, veranschaulicht Figur 34. „Das Studium dieser Mißbildungen ist denjenigen Botanikern zu empfehlen, welche trotz aller entwicklungsgeschichtlichen und sonstigen Angaben die Binsenblätter immer noch für Sprosse halten“ (GÖBEL<sup>3)</sup>).

Wie in den angeführten Fällen der Blattgrund gefördert wird, so in anderen die Nebenblätter. Figur 35 zeigt ein normales Blatt von *Medicago sativa* und ein unter dem Einfluß von *Perrisia ignorata* entwickeltes: die Förderung der Stipulae gegenüber den Spreiten ist deutlich erkennbar. Gerade bei den Gallen der Papilionaceen scheint diese Anomalie besonders häufig zu sein: dieselbe Hypertrophie ist bei den Gallen der *Perrisia*

Figur 33. Umwandlung der Laubblätter in Niederblätter: *Lonchaea lasiophthalma* auf *Cynodon dactylon* (nach Houard).



Figur 34. Förderung des Blattgrundes: *Livia juncorum* auf *Juncus lamprocarpus* (nach Göbel).

<sup>1)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, Einige Gallen aus Java II (Marcellia 1909. 8, 92).

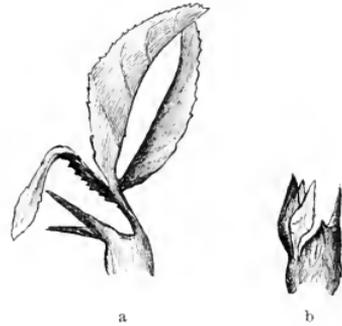
<sup>2)</sup> Vgl. namentlich BUCHENAU, Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen (Abhandl. naturwiss. Ver. Bremen 1870. 2, 365).

<sup>3)</sup> GÖBEL, Organographie der Pflanzen. Jena 1898. 169.

*axillaris* auf *Trifolium medium* zu beobachten, ferner bei Klee nach Infektion durch Älehen (Stockkrankheit), bei *Ononis spinosa* sowohl nach Besiedelung durch Milben<sup>1)</sup> (*Eriophyes ononidis*) als auch — in anderer Form — nach Infektion durch *Asphondylia ononidis*<sup>2)</sup>.

Die von MALPIGHI bereits beschriebenen Knospengallen, welche *Andricus fecundator* an Eichen hervorruft, die sog. Eichenrosen (vgl. Fig. 2), gehören ebenfalls in diesen Zusammenhang; denn bei der erstaunlichen Überproduktion von knospenschuppenähnlichen Blättern, welche der Galle ihr charakteristisches Aussehen geben — bei mittelgroßen Gallen zählt man bis 150 Schuppen — handelt es sich wahrscheinlich um Blattorgane, welche, ebenso wie die normalen Knospenschuppen der Eiche, als Nebenblätter zu betrachten sind.

Organoide Gallen dieser Art ließen sich noch in großer Anzahl anführen<sup>3)</sup>: immer handelt es sich um Förderung des Blattgrundes, der Blattscheide, der Stipulae auf Kosten der Spreite oder ohne nennenswerte Beeinflussung der letzteren. Ganz besonders auffallend ist die Förderung der Nebenblätter, in dem durch Figur 36 erläuterten Falle, bei welchem aus einfachen, unscheinbaren und hinfalligen Gebilden große Laubblätter werden. *Eriophyes dispar* infiziert an *Populus tremula* die Lang- und Kurztriebe und läßt an ihnen die



Figur 35. Förderung der Nebenblätter: *Perrisia ignorata* auf *Medicago sativa*. a, ein normales, — b, ein infiziertes Blatt. <sup>2)</sup>1.

von SORAUER<sup>4)</sup> als Wirrsträube bezeichneten Gebilde entstehen; es handelt sich bei diesen um sproßabsehnitte von oft ansehnlicher Länge, an welchen abnormal gestaltete Blätter in ungewöhnlich dichter Folge stehen. Die Ränder der Blätter sind meist nach oben eingerollt, ihr Grün meist minder lebhaft als bei den normalen. An den Blättern fällt vor allem auf, daß sie sehr oft zu dreien stehen; die Dreiergruppen selbst, welche in einer der normalen Blattstellung unähnlich gewordenen Spirale stehen, kommen dadurch zustande, daß die Nebenblätter unter dem Einfluß der Milbeninfektion zu großen Laubblättern umgewandelt worden sind<sup>5)</sup>

<sup>1)</sup> Vgl. THOMAS, FR., Beschreibung neuer oder minder gekannter Acarococcidien (*Phytoptus*-Gallen) (Nova acta Acad. Leop.-Carol. 1876. 38, Nr. 2, p. 262).

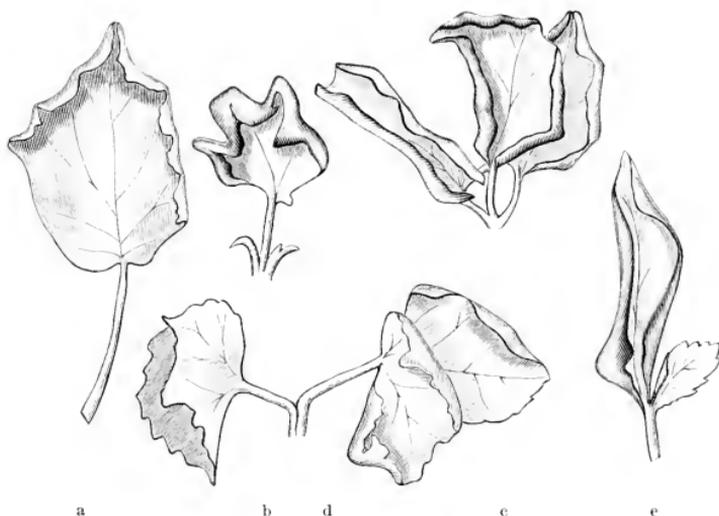
<sup>2)</sup> LÖW, FR., Zoologische Notizen IV (Verh. zool.-bot. Ges. 1873. 23, 139).

<sup>3)</sup> Vgl. auch sub E: BEYERINCK'S Gallensystem.

<sup>4)</sup> SORAUER, P., Handbuch der Pflanzenkrankh. 2. Aufl., 1886. 2, S. 30.

<sup>5)</sup> Vgl. KÜSTER, E., Zur Morphologie der von *Eriophyes dispar* erzeugten

(vgl. Fig. 36 a—e), die dem normalen Laubblatt an Größe und Gestalt völlig gleichkommen können. Wie ferner die Figur lehrt, finden sich an den „Wirrsträußen“ Übergänge zwischen typischen Nebenblättern und ebenso typischen Laubblättern, weiterhin allerhand Anomalien, die durch Verwachsen der Stiele miteinander zustande kommen; Figur 36 e zeigt ein doppelspreitiges Blatt, dessen Spreiten (nicht wie vorhin auf Fig. 27 d miteinander verwachsen, sondern) frei sind, aber auf gemeinsamen Stiel sitzen. Auch dreispreitige Blätter kommen vor, ferner Bildungen, die den *Stipulae adnatae* entsprechen, und welche Neben-



Figur 36. Umwandlung der Nebenblätter in Laubblätter: *Eriophyes dispar* auf *Populus tremula*. a, infiziertes, aber normal gestaltetes Blatt, die Nebenblätter sind verloren gegangen; b, die Nebenblätter sind stark vergrößert; c, die Nebenblätter sind zu Laubblättern geworden (Dreiergruppe); d, Dreiergruppe mit einem doppelspreitigen Blatt; e, ein großes und ein kleines Laubblatt auf gemeinsamen Stiel.

blätter von wechselnder Gestalt mit dem unteren Teil der Blattstiele vereinigt zeigen.

Aszidien nennt man tütenförmige Blätter, deren Stiel an der Spitze der kegelförmigen Spreite ansitzt. Bei Gallen treten Anomalien dieser Art nicht allzu häufig auf. Wenn *Aulacidea hieracii* an *Hieracium umbellatum* die Sproßspitzen zu Gallen werden läßt, so erscheinen an deren Scheitel zuweilen Aszidien — meist in der Einzahl, hin und wieder aber auch zu zwei oder drei an einer Galle.

Galle (Marcellia 1904. 3, 59); daselbst eingehendere Mitteilungen über die morphologischen Eigentümlichkeiten der Galle.

Sie sind kurz gestielt. Die Spreite ist zygomorph-tütenförmig (Fig. 37).

Bildung von Aszidien beobachtete MONTEMARTINI<sup>1)</sup> nach Besiedelung von *Saxifraga crassifolia* durch Milben; um Aszidien scheint es sich ferner auch bei den becherartig deformierten Blättchen zu handeln, die DOCTERS v. LEEUWEN-RIJNVAAN bei einer nicht näher bestimmten Lepidopterenzweiggalle von *Petunga longifolia* DC. gefunden haben<sup>2)</sup>. —

Die Organumformungen und -umwertungen, welche in Blüten zustande kommen können, entsprechen im wesentlichen dem, was über die Blattorgane der vegetativen Sproßabschnitte zu sagen war. Am wandelbarsten sind, wie scheint, die Blumenkronen: entweder es ändern sich nur die Größenverhältnisse und die Form der Blumenkronen, oder es treten stoffliche Veränderungen ein, welche den infizierten Organen ihren Blumenkroncharakter nehmen, — oder formale und stoffliche Veränderungen kombinieren sich miteinander.

Formveränderungen einfachster Art ruft z. B. *Perrisia Epilobii* an *Epilobium angustifolium* hervor. Die Kronblätter der vergallten Blüten haben keinen Nagel.

Auffallendere Formanomalien beobachten wir z. B. bei Infektion verschiedener Aggregaten; an Stelle der aktinomorphen Scheibenblüten werden zygomorphe Strahlenblüten entwickelt: *Knautia arvensis* und *Dipsacus pilosus* entwickeln in der Mitte ihrer Infloreszenzen nach Infektion durch *Peronospora violacea* „strahlende“ Blüten. Ähnliche Veränderungen ruft *Ustilago scabiosae* an *Knautia arvensis* hervor<sup>3)</sup>. *Peronospora Radii* „füllt“ nach MOLLARD<sup>4)</sup> die Blütenstände von *Matricaria inodora*, d. h. einige Röhrenblüten werden in Zungenblüten umgewandelt.

Häufiger ist der entgegengesetzte Fall, daß zygomorphe Blüten in radiäre sich verwandeln oder dem radiären Typus sich wenigstens nähern. Figur 38 erläutert derartige Veränderungen an zwei Bei-



Figur 37. Aszidienblatt: *Julari-  
dea hieracii* auf *Hieracium umbellatum*. <sup>4)</sup>.

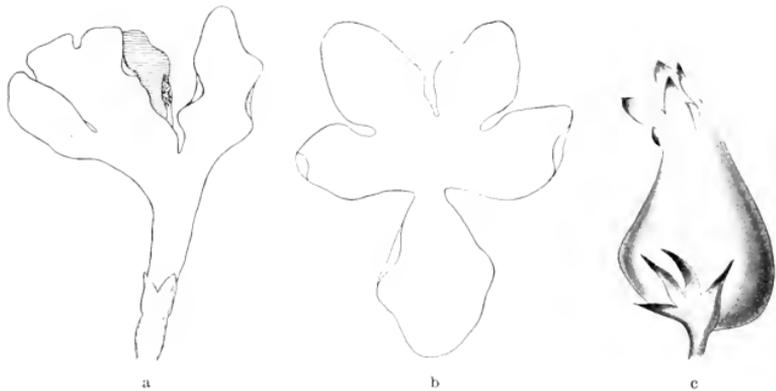
<sup>1)</sup> MONTEMARTINI, L., Sull' origine degli ascidi anormali nelle foglie *Saxifraga crassifolia* (Atti Ist. bot. Pavia [2] 10, 14).

<sup>2)</sup> DOCTERS v. LEEUWEN-RIJNVAAN, J. u. W., Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Java II (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910. 23, 119, 173).

<sup>3)</sup> MOLLARD, M., Sur deux cas de castration parasitaire observés chez *Knautia arvensis* COLTNER (C. R. Acad. Sc. Paris 1893. 116, 1306).

<sup>4)</sup> MOLLARD, M., Recherches sur les cécidies florales (Ann. Sc. Nat., Bot., 1895, S. sér. 1, 67, 88).

spielen: *Lonicera periclymenum* wird durch *Siphocoryne xylostei*, eine Aphide, infiziert, und ihre Kronen werden dabei fast vollkommen radiär; bei a und b sind zwei infizierte Kronen von der Seite und von oben gezeichnet<sup>1)</sup>. Bei c ist die Blütengalle des *Copium Teucrii*, einer Tingide, auf *Teucrium montanum* dargestellt; die stark vergrößerte, abnorm gestaltete Krone zeigt kaum noch Anklänge an den Labiatentypus: die fünf Zipfel am Rand der Krone sind gleichartig geformt und fast gleich groß; der eine ist zwischen die andern eingeschlagen, wie auf der Figur erkennbar. Alle diese Gebilde sind mehr oder minder gut den „Pelorien“ der Teratologen vergleichbar. Besonders deutlich wird die Ähnlichkeit zwischen Pelorien und Blütengallen bei den von PEYRITSCH<sup>2)</sup> beschriebenen Blüten der *Linaria cymbalaria* und des *Cen-*



Figur 38. Ausbildung nahezu aktinomorpher Blumenkronen anstatt zygomorpher; a und b, *Siphocoryne xylostei* auf *Lonicera periclymenum*; c, *Copium Teucrii* auf *Teucrium montanum*.

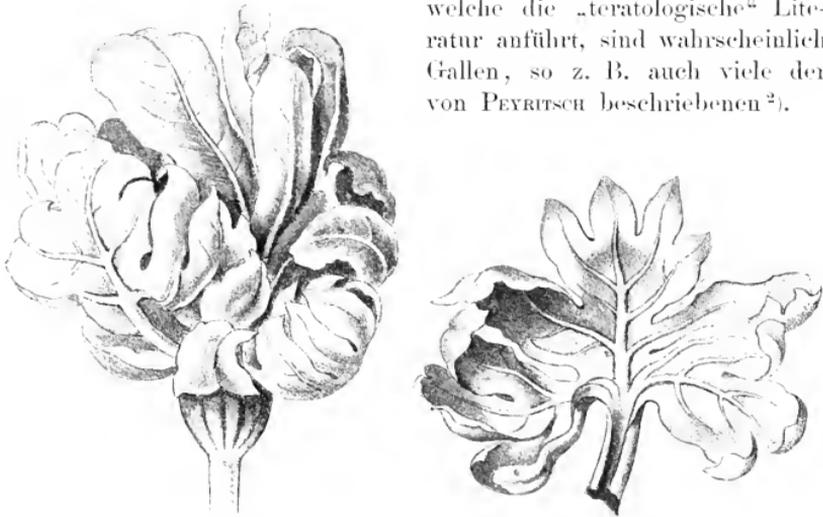
*tranthus ruber*, welche unter der Einwirkung von Gallmilben mehrere Sprosse entwickeln können.

In den beiden Fällen, die in Figur 38 dargestellt sind, hat es übrigens bei der Gallenbildung mit der Veränderung der Form nicht sein Bewenden, vielmehr treten noch stoffliche Veränderungen hinzu, welche die deformierte Korolle in Farbe und Textur den grünen Laubblättern ähnlich machen. Namentlich an den genannten *Lonicera-*

<sup>1)</sup> Vgl. GUÉGUEN et HEIM, Étude de Paphidocécidie florale du *Lonicera periclymenum* L. produite par *Rhopalosiphon xylostei* SCHRK. (Assoc. franç. avancement sciences 1901. 1, 130), VULLEMEN, P., La castration femelle et l'androgénie parasitaire du *Lonicera periclymenum* (Bull. mens. soc. sc. Nancy 1904).

<sup>2)</sup> PEYRITSCH, J., Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen (Sitzungsber. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. Wien 1888. 97, Abt. I, 597).

Blütengallen kann man allerhand Mittelformen zwischen deformierten, aber normal gefärbten Kronen und völlig grün gefärbten laubblattähnlichen finden. Umwandlung der Kronen oder anderer Blütenteile in laubblattähnliche Gebilde wollen wir als Vergrünung oder Verlaubung der Blüten (Chloranthie, Phyllodie) bezeichnen<sup>1)</sup>. Vergrünungen sind unter den Gallen außerordentlich häufig; sie stellen die Reaktion der infizierten Pflanze auf sehr verschiedenartige Gallenreize dar: Vergrünung wird durch Pilze, Milben und die verschiedenartigsten Insekten an Monokotyledonen (Gramineen) wie an Dikotyledonen hervorgerufen. Viele der Vergrünungen, welche die „teratologische“ Literatur anführt, sind wahrscheinlich Gallen, so z. B. auch viele der von PEYRITSCH beschriebenen<sup>2)</sup>.



Figur 39. Vergrünung: *Peucedanum Chabraei*, wahrscheinlich nach Infektion durch eine Eriophyide; links eine abnorme Blüte, rechts ein einzelnes Blumenblatt aus ihr. <sup>2)</sup> (Nach Peyritsch.)

Der Grad der Umwandlung kann ein ganz verschiedener sein, die Annäherung der Blütenorgane an die Form typischer Laubblätter eine sehr ungleiche; der Formcharakter der infizierten Organe kann in vergrüneten Blüten noch normal oder den normalen sehr ähnlich bleiben, oder die Vergrünung kann mit starker Vergrößerung und Deformation der Organe sich kombinieren. Sehr auffallend

<sup>1)</sup> Vgl. namentlich PEYRITSCH, Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-arten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. 13, 1).

<sup>2)</sup> PEYRITSCH, J., Über Bildungsabweichungen bei Umbelliferen (Sitzungsber. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl., Wien 1869. 60, Abt. I, 899); vgl. auch SCHLECHTENDAL, D. II, R. v, Pflanzenmißbildungen; die Vergrünung der Blüten von *Daucus carota* L. (Jahresber. Ver. f. Naturkde., Zwickau 1880. 70).

sind z. B. die durch Peronosporaceen hervorgerufenen Vergrünungen. Figur 11 zeigt eine durch *Albugo candida* deformierte Blüte von *Raphanus sativus*; die Kelch- und namentlich die vergrüneten Kronblätter sind stark vergrößert. Die Staubblätter haben Blattgestalt angenommen, der Fruchtknoten ist enorm hypertrophiert. Handelt es sich um Pflanzen, deren Laubblätter normalerweise reichgegliederte Formen zeigen, so können auch die Blumenblätter und andere Teile der Blüten bei der Vergrünung eine abnorme Gliederung erfahren, wie bei der Vergrünung von *Peucedanum*, die in Figur 39 dargestellt ist, ersichtlich ist<sup>1)</sup>. Aus gamopetalen Kronen werden bei starker Deformation getrenntblättrige Wirtel.

Unvollkommen kann eine Vergrünung in verschiedenem Sinne sein: am häufigsten ist der Fall, daß nur bestimmte Teile der Blüten den Laubblättern mehr oder minder ähnlich werden, z. B. die der Blütenhüllen — dieser Fall ist sehr häufig. Unvollkommen dürfen wir aber auch diejenigen Vergrünungen nennen, bei welchen die einzelnen Blätter aus vergrüneten und nichtvergrüneten sektorialen Anteilen bestehen, derart, daß die eine Längshälfte des Blattes grün, die andere farbig ist oder sich noch mehr und noch schmälere Sektoren wechselnder Beschaffenheit an einem Blatte unterscheiden lassen. Ich habe diese Erscheinung, die nur selten in schöner Ausbildung sich zeigt, nirgends deutlicher beobachtet als bei einer an *Veronica serpyllifolia* durch eine Gallmilbe (*Eriophyes anceps?*) verursachten Vergrünung.

Die Vergrünung des Andröceums zeigt hinsichtlich der morphologischen Eigentümlichkeiten der Blättchen, die aus ihm werden, keine nennenswerten Unterschiede gegenüber den vergrüneten Kronen. Man findet im allgemeinen sehr viel häufiger vergrünete Korollen als vergrünete Staubblätter, da diese bei der Infektion durch Cécidozoön sehr oft völlig verkümmern. Die Erzeuger der Weidenwirrzöpfe, welche ausnahmsweise auch die ♂ Blütenstände deformieren, rufen mehr oder minder weitgehende Vergrünung der Staubgefäße hervor<sup>2)</sup>.

Außerordentlich üppig ist das Wachstum vergrünter Pistille, die zu mächtigen Beulen heranwachsen (vgl. Fig. 11) und gleichzeitig —

<sup>1)</sup> Über „choripetal“ vergrünete Blüten von *Campanula latifolia* vgl. PEYRITSCH, a. a. O. 1882. 17, über *Thymelaea hirsuta* vgl. GERBER, Sur un phénomène de castration parasitaire observé sur les fleurs de *Passerina hirsuta* D. C. (C. R. Soc. Biol. 1899. 51, 205) usw.

<sup>2)</sup> Vgl. KALTENBACH, Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten, 1874. 586; RENNER, Über Wirrzöpfe (Flora, 1906. 96, 322). GREVILLIUS und NIESSEN, Begleitworte zu Zooecidia et Cécidozoa, Lieferung II, Köln 1907. 15. — An *Salix alba* beobachtete ich ♂ Wirrzöpfe, an welchen besonders die abnorme Vergrößerung der Deckschuppen auffiel; die Kätzchen wuchsen dadurch den ♀ Zapfen von *Humulus lupulus* ähnlich.

falls sie aus mehreren Fruchtblättern bestehen -- eine Auflösung in ihre einzelnen Bestandteile erfahren können; die Pistille spalten sich von oben nach unten mehr oder minder weit auf, und jedes Fruchtblatt nimmt Form, Serratur und Oberflächenbeschaffenheit der Laubblätter an; auch hierfür geben die Wirrzöpfe der Weiden vortreffliche Beispiele ab (vgl. Fig. 53).

Das grüne Gebilde, das bei den Chloranthien die normale Blüte ersetzt, kann dieser schließlich völlig unähnlich werden und sogar den zyklischen Bau der Blüte aufgeben: dann erscheinen die Blüten durch kleine vegetative Kurztriebe ersetzt. Diese Art der Vergrünung tritt z. B. bei verschiedenen Gramineen nicht selten ein; Übergangsbildungen zwischen fast normal gebauten, aber deutlich vergrünnten Blüten und solchen, welche durch vegetative Sprößchen ersetzt worden sind, kann man an Wirrzöpfen verschiedener Weidenarten (z. B. *Salix alba*) beobachten. PEYRITSCH<sup>1)</sup> beobachtete Analoges bei *Campanula* u. s. f.

Die in Figur 11, 39 und ferner 53 dargestellten Vergrünungen zeigen, mit wie ansehnlicher Organvergrößerung Vergrünung sich kombinieren kann. Organe, welche unter normalen Umständen klein und unsehbar sind, können bei der Vergrünung zu anscheinlichen Blättchen heranwachsen. Wenn bei *Centranthus ruber* die unsehbaren Kelche nach Infektion durch *Trioza centranthi* zu großen Blättern heranwachsen<sup>2)</sup>, so handelt es sich dabei um eine ähnliche Organumwandlung, wie vorhin bei der Galle des *Eriophyes dispar*. Auch die Kelche der Kompositenblüten, die an normalen Blüten und Früchten als Pappushaare erscheinen, können vergrünen<sup>3)</sup>.

Vergrünung der Blüten kombiniert sich sehr häufig mit anderen morphologischen oder mit phänologischen Anomalien. Blüten mit vergrünter Krone proliferieren sehr oft (s. u.) oder zeigen allerhand metaschematische Abweichungen. Hier mag noch erwähnt werden, daß die von manchen Dipteren oder anderen Cecidozoen infizierten Blüten -- gleichviel ob ihre Korolle laubblattähnlich geworden ist oder nicht -- den kleistogamen Blüten ähnlich werden können, indem sie ihre Krone nicht entfalten. Bei Kruziferen u. a. ist der Fall sehr häufig. --

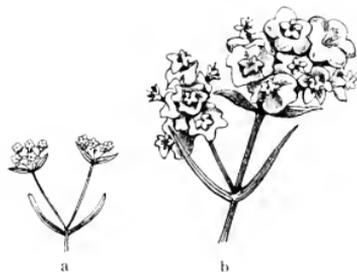
Blütenfüllungen (Petalodie) irgendwelcher Art -- wir wollen

<sup>1)</sup> PEYRITSCH a. a. O. 1882. 17.

<sup>2)</sup> Löw, Fr., Neue Beiträge zur Kenntnis der Psylliden (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1886. 36, 149, 165).

<sup>3)</sup> Löw, Fr., Nachträge zu meinen Arbeiten über Milbengallen (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1875. 25, 621; betrifft *Carduus acanthoides*). TREUB, M., Notice sur l'aigrette des Composés à propos d'une monstruosité de *Vhircacium umbellatum* L. (Arch. néerland. 1873. 8, 13). BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 57.

sie hier in einem abtun, gleichviel ob sie durch petaloide Ausbildung der Geschlechtsorgane oder durch Spaltung der normalen Kronblattanlagen zustande kommen -- sind unter den Gallen sehr viel seltener als Vergrünungen. Füllungen werden wie diese durch Pilze und durch Tiere hervorgerufen. Petalodie der Staubgefäße tritt bei *Viola silvatica* nach Infektion durch *Puccinia violae*, bei *Knaulia arvensis* nach Besiedelung durch *Peronospora violacea* ein<sup>1)</sup>. *Ustilago saponariae* ruft an *Saponaria officinalis* durch Spaltung der Blumenblattanlagen Füllungen hervor. Bei *Cardamine palustris* und *C. pratensis* besorgen Eriophyiden<sup>2)</sup> dasselbe, bei *Rhododendron ferrugineum* *Eriophyes alpestris*; da die Anlagen der Blumenblätter bei diesem eine Spaltung erfahren, so daß zwischen dem typischen Korollenkreis und dem Andröceum eine accessorische Krone eingeschoben erscheint, und da ferner das Gynäceum sich in einen Doppelkreis von Blumenblättern verwandelt, die ihrerseits nach



Figur 40. Petaloide Ausbildung des Andröceums: Milben auf *Valerianella carinata* (nach Kerner).

das Fünfzigfache ihrer normalen Größe anwachsen, zu einer zusammenhängenden fleischigen, gelappten Ringscheibe um<sup>3)</sup>.

Eine sehr merkwürdige Aphidengalle hat Tschirch<sup>4)</sup> auf *Styrax Benzoin* in Java beobachtet; ihr Erzeuger, *Astegopteryx styracophila*, besiedelt die jungen

<sup>1)</sup> Vgl. MOLLARD, Sur deux cas de castration parasitaire observés chez *Knaulia arvensis* COULTER (C. R. Acad. Sc. Paris 1893. 116, 1306), und 1895 a. a. O. Dort weitere Literaturangaben.

<sup>2)</sup> HOWARD Nr. 2666, 2674.

<sup>3)</sup> Vgl. Löw, Fr., Beschreibung von neuen Gallmilben, nebst Mitteilungen über einige schon bekannte (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1879. 29, 715). KERNER, Pflanzenleben 1891. 2, 541.

<sup>4)</sup> Nach KERNER a. a. O. Vgl. auch PEYRITSCH, J., Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen (Sitzungsber. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl., Wien 1888. 97, Abt. I, 597). Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. 13, 1, 17; betrifft *Gentiana*).

<sup>5)</sup> Tschirch, A., Über durch *Astegopteryx*, eine neue Aphidengattung, er-

Löw eine Gruppe schwach petaloid ausgebildeter Staubgefäße umschließen, ist die Füllung der infizierten Blüten sehr reichlich<sup>5)</sup>; die zwischen Korolle und Gynäceum stehenden Staubgefäße bleiben nahezu unverändert.

Wie sich mit der Füllung noch andere Anomalien verbinden können, lehrt der in Figur 40 dargestellte Fall. Bei *Valerianella carinata* werden unter dem Einfluß von Milben die Staubblätter petaloid, gleichzeitig formen sich die Blütenblätter, die etwa auf

Blüten und läßt aus den Anlagen des Kelchs, der Korolle und des Androeceums (das Gynäceum scheint verschont zu bleiben) große Blätter entstehen, die sich durch unvollkommene Verwachsung ihrer Ränder zu tütenähnlichen Taschen formen. Wir dürften auch hier von Füllung der Blüten sprechen, wenn wir mit diesem Begriff nicht die Vorstellung von petaloïder Umwandlung der Blütenorgane verbanden. Ähnlich wie bei der erwähnten Füllung der *Rhododendron*-blüten u. a. tritt auch bei der *Asteopteryx*-Galle eine Spaltung der Blütenblätteranlagen ein, so daß die Zahl der Tütenblätter schließlich höher als die der normalen Blütenorgane ( $5 + 5 + 10$ ) ist.

Die angeführten Beispiele erläutern zur Genüge, daß die von den Parasiten bewirkte Organmetamorphose im allgemeinen, ja fast immer, eine „rückschreitende“ ist: aus Laub- und Hochblättern werden Niederblätter usw., aus komplizierten Organen einfache Blätter, aus Geschlechtsorganen Laub- oder Blumenblätter u. s. f. Nur wenige Beispiele lassen sich für „vorschreitende“ Metamorphose anführen: bei der Zitterpappel werden durch eine Gallmilbe die unscheinbaren Stipulae in Laubblätter verwandelt (s. o.); ED. FISCHER beschreibt einen Fall, in welchem eine von *Aecidium leucospermum* befallene *Anemone nemorosa* eines von ihren drei laubartigen Hochblättern als weißes Kelchblatt entwickelt hatte<sup>1)</sup>. In dem ersten Falle handelt es sich um vorschreitende Metamorphose, deren Eintreten das durch den betreffenden Parasiten hervorgerufene Krankheitsbild ständig kennzeichnen hilft, im zweiten Fall nur um ein gelegentliches Auftreten vorschreitender Organumwandlung.

#### b) *Abnorme Internodienlänge, Blattstellungsanomalien.*

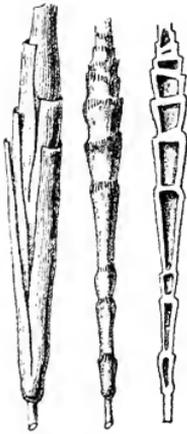
Zu Anomalien in der Blattstellung kommt es zunächst dann, wenn das normale Längenwachstum der Internodien gehemmt wird, oder wenn ähnlich wie bei etiolierten Pflanzen die Internodien in ihrem Streckungswachstum besonders gefördert werden. Bei den Pilzgallen ist dieser Fall gar nicht selten. So z. B. werden durch *Uromyces Pisi* die Internodien von *Euphorbia cyparissias* so stark gestreckt, daß der Habitus der infizierten Sprosse sich augenfällig von dem der normalen unterscheidet (vgl. Fig. 22). Bei letzteren sind die Internodien etwa 0.5 mm lang, bei den pilzkranken 2—3 mm. Die Streckung der Internodien gibt den infizierten Exemplaren große Ähnlichkeit mit

zeugte Zoococcidien auf *Styrax Benzoin* DRYAND. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1890. S. 48).

<sup>1)</sup> FISCHER, ED., Über die durch parasitische Pilze (besonders Uredineen) hervorgerufenen Mißbildungen (Verhandl. schweiz. naturforsch. Ges. 89. Jahresversamml., St. Gallen, 170).

etiolierten Pflanzen<sup>1)</sup>. Dieselbe Streckung wie Achsen erfahren nach Pilzinfektion auch die Blattstiele vieler Pflanzen.

Besonderen Einfluß auf den Habitus des infizierten Pflanzenteils gewinnt die Streckung der Internodien dann, wenn es sich um die zwischen den Blattwirteln einer Blüte liegenden Internodien handelt (Apostasis); in diesem Falle pflegen sich mit der Streckung der Achse noch andere Anomalien zu verbinden, von welchen wir später zu sprechen haben werden.



Figur 41. Verkürzung der Internodien: *Lipara lucens* an *Phragmites communis* (nach Houard).

Stauungen des Achsenwachstums und Verkürzung der Internodien führen bei Infloreszenzen zu büschel- und knäuelartigen Mißformen (Aphiden auf Kreuzifere,

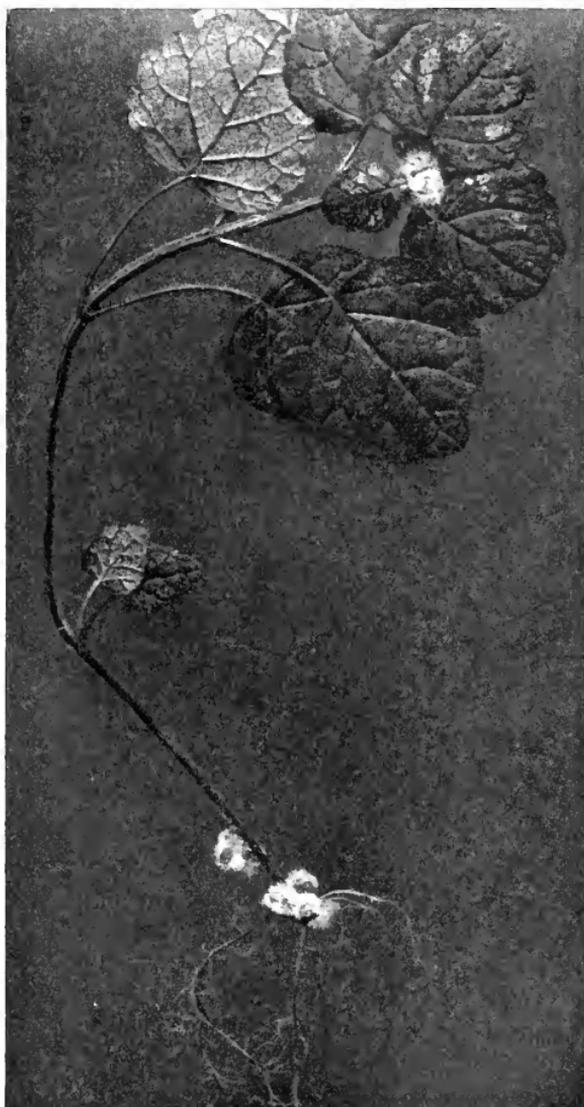
*Trioza centranthi* auf *Centranthus* usw.) und bei den Spitzen vegetativer Triebe zu lockeren oder dichten Blatthäufungen und zur Bildung rosenähnlicher oder kohlkopffartiger Aggregate.



Figur 42. Verkürzung der Internodien: *Andricus inflator* auf *Quercus pedunculata*.

<sup>1)</sup> Dieses und andere Beispiele bei KERNER, Pflanzenleben 1891. 2, 518. MAGNUS, P., *Melasmia Empetri* P. MAGN., ein neuer Parasit auf *Empetrum* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1886. 4, 104).

Gallen, welche durch Stauungen der Internodien zustande kommen, stellen die Figuren 41 bis 44 dar. Bei der Galle, welche *Lipara lucens* an *Phragmites communis* erzeugt (Fig. 41), handelt es sich um Verkürzungen der Internodien; die Blattstellung bleibt  $\frac{1}{2}$ , die Form der Blätter im wesentlichen die normale. Hierin ihr gleich, wenn auch im Habitus verschieden, ist die Eichengalle des *Audricus inflator* (Fig. 42). *Perrisia veronicae* läßt an *Veronica chamaedrys* zwar die Blattstellung gegenständig normal, aber die Form und Textur der Blätter ist abnorm (Fig. 43). Schließlich gibt Figur 44 ein Beispiel für eine Triebspitzengalle mit stark deformierten Blättern und wesentlicher Änderung in der Divergenz der Blätter (*Rhabdophaga rosaria* an *Salix*). Fälle der letzten Art, in



Figur 43. Triebspitzengalle: *Perrisia veronicae* auf *Veronica chamaedrys*. Aus der infizierten Triebspitze ist eine wollig behaarte Knospe geworden. Am Grund des Stengels sind mehrere Achselknospen infiziert worden und zu weichhaarigen Kugeln herangewachsen.

in

welchen die Stellung der Blätter zueinander nicht nur durch Verkürzung der Internodien, sondern durch Änderung der Divergenz abnorm wird, bedürfen näherer Schilderung. —

STRASBURGER beschreibt ein an *Selaginella pentagona* auftretendes Dipterococcidium, bei dem es sich um bulbillenähnliche Sprößchen handelt, die sechs Zeilen gleichartig ausgebildeter Blätter tragen, während die normale Belaubung der Wirtspflanzen zweizählige, schief gekreuzte Quirle erkennen läßt<sup>1)</sup>; die „Pseudobulbillen“ wachsen mit dreiflächig zugespitzter Scheitelzelle.



Figur 44. Triebspitzengalle: *Rhabdophaga rosaria* an *Salix*. Die gallentragenden Achsen haben sich gekrümmt.

Recht häufig sind Anomalien bei Pflanzen mit spiraliger Blattstellung. WEISSE<sup>2)</sup> hat hierüber eingehende Untersuchungen angestellt; wir entnehmen seiner Arbeit die nachfolgenden Mitteilungen.

Bei vielen Triebspitzengallen, bei welchen die Blätter zu mehr oder minder dichten Schöpfen vereinigt sind, ist die Blattstellung keineswegs immer dieselbe wie an den normalen Sproßabschnitten der betreffenden Pflanzen. Die an ihnen beobachteten Stellungsanomalien hängen damit zusammen, daß unter dem Einfluß der Parasiten Stammdurchmesser und Blattbasen sich vergrößern, ihr Verhältnis zueinander aber nicht das normale bleibt.

Wenn die Vergrößerung des Stammdurchmessers die der Blattbasen übertrifft, so daß eine Abnahme in der relativen Größe der Blätter resultiert, so kommt es — allmähliche und gleichmäßige Größenabnahme vorausgesetzt — zu einem Vorrücken der Kontaktzeilen und zu einer

größeren Annäherung der Divergenzen an den Grenzwert. Beispiele hierfür liefern die Weidenrosen, die *Rhabdophaga rosaria* an ver-

<sup>1)</sup> STRASBURGER, E., Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen (Bot. Zeitg. 1873. 31, S. 1, 105).

<sup>2)</sup> WEISSE, A., Über die Blattstellung an einigen Triebspitzengallen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902. 37, 593).

schiedenen *Salix*-Arten entstehen läßt (Fig. 44); statt der Divergenz  $\frac{2}{5}$  oder  $\frac{3}{8}$  fand WEISSE  $\frac{8}{21}$ - oder  $\frac{13}{3}$ -Stellung.

Wenn umgekehrt die Vergrößerung der Blattbasen die des Stammdurchmessers übertrifft, so daß eine Zunahme der relativen Größe der Blätter sich ergibt, so kommt es — wiederum allmählichen und gleichmäßigen Fortgang in der Größenänderung vorausgesetzt — zu einem Rückgang der Koordinationszahlen der Kontaktzeilen im Sinne der Entfernung der Divergenzen vom Grenzwert. Als Beispiele hierfür nennt WEISSE die Gallen von *Adelges strobilobius* und *A. abietis* auf *Abies excelsa*.

Findet die Abnahme oder Zunahme der relativen Blattgröße unregelmäßig und sprunghaft statt, so wird natürlich auch die Blattstellung unregelmäßig. Dergleichen fand WEISSE bei den Gallen von *Antricus fecundator* (s. o. Fig. 2) auf *Quercus* und von *Rhopalomyia artemisiae* auf *Artemisia campestris*.

Bleibt die relative Größe der Blätter unverändert, indem Stammdurchmesser und Blattbasen sich ungefähr gleich stark vergrößern, so erfährt die Blattstellung keine Veränderung (Gallen von *Perrisia capitigena* auf *Euphorbia cyparissias*, *Antricus inflator* auf *Quercus* [Fig. 42] und *Oligotrophus taxi* auf *Taxus baccata*).

Bei den Muscineen spielen Triebspitzengallen insofern eine besondere Rolle, als für die Laubmoose bisher nur solche und keine anderen Gallen bekannt sind. Sie werden durch Älchen hervorgerufen und sehen sich habituell recht ähnlich. Gallen dieser Art sind bei verschiedenen Gattungen bereits gefunden worden (vgl. oben p. 69 und Fig. 20). Eingehende Untersuchungen über ihre Blattstellung sind bisher noch nicht angestellt worden.

Daß zyklische Blattstellung in azyklische verwandelt wird, kommt nach Infektion von Blüten vor. Einen solchen Fall scheint BEYERINCK im Sinn zu haben, wenn er sagt, daß bei *Hieracium vulgatum* nach Infektion durch *Audacidea Hieraci* bei einem bestimmten Grade der Infektion „die Kronenblätter unter Beibehaltung ihrer Farbe und Textur, sowie die Staubfäden und Fruchtblätter in eine einzige Spirale gelber Blütenblättchen umgewandelt werden“<sup>1)</sup>. Ähnliches liegt im Grunde auch immer dann vor, wenn die Blüten irgendeiner Pflanze durch einen kleinen Sproß mit spiralförmiger Laubblattanordnung ersetzt werden (s. o. p. 101).

Dafür, daß an Stelle der spiralförmigen Stellung der Laubblätter nach der Infektion eines vegetativen Sproßabschnittes durch einen Parasiten echte Wirtelstellung zustande kommt, ist mir bisher kein Beispiel be-

<sup>1)</sup> BEYERINCK, M. W., Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 57.

kannt geworden. Die Scheinwirtel an *Populus tremula*, welche immer je drei Laubblätter vereinigt zeigen (Infektion durch *Eriophyes dispar*), haben in anderem Zusammenhang (vgl. p. 95 und Fig. 36) bereits ihre Behandlung gefunden<sup>1)</sup>.

Kommen bei den Gallen absolut endständige Blätter vor (GODRON'S „Coryphyllie“), d. h. solche, welche den Abschluß einer Achse bilden und unmittelbar aus dem Scheitel des Urmeristems hervorgehen? Ich bin nicht in der Lage, auch nur ein sicheres Beispiel hierfür angeben zu können<sup>2)</sup>. An der Möglichkeit, daß unter besonderen Umständen tatsächlich terminale Blätter bei Gallenbildungen werden auftreten können, ist freilich nicht zu zweifeln. Ich möchte die Aufmerksamkeit hier noch einmal auf die Aszidien der von *Aulacidea Hieracii* erzeugten Gallen (vgl. Fig. 37) lenken: treten die Aszidien in der Einzahl auf, so stehen sie unmittelbar am Gipfel der Galle, die keinen Vegetationspunkt hat, und ihr „Stiel“ — die Blätter der normalen *Hieracium*-Sprosse sind ungestielt — zeigt unter dem Mikroskop Achsenstruktur. Eingehendere Untersuchungen hätten zu entscheiden, ob es sich bei ihnen um absolut endständige Blätter handelt.

### c) Verzweigungsanomalien.

Unter normalen Verhältnissen bleibt, wie bekannt, die Verzweigung der Bäume, Sträucher und Kräuter insofern bestimmten Gesetzen unterworfen, als von den vielen Knospen, welche in den Achseln der Blätter entstehen, nur einzelne, und diese erst nach einer Ruhezeit von bestimmter Dauer austreiben. Korrelationen zwischen Haupt- und Nebenästen regeln ferner die Wachstumsleistungen der verschiedenen sproßabschnitte.

Alle diese Korrelationen können nach Infektion durch Parasiten verschiedener Art mehr oder minder vollständig aufgehoben werden: die Unterschiede, die sich im Verhalten der Vegetationspunkte an den Endknospen der Triebe und den Achselknospen unter normalen Umständen geltend machen, können in Fortfall kommen oder in anderer Weise sich äußern als unter normalen Umständen. Die von *Uromyces pisi* oder *U. scutellatus* infizierten Exemplare der *Euphorbia cyparissias* fallen, abgesehen von anderen Eigentümlichkeiten auch dadurch auf, daß sie unverzweigt bleiben oder doch ihre Verzweigung sehr viel spärlicher ist als an normalen Individuen. Ausführlichere Behandlung erfordert der entgegengesetzte Fall, in welchem die Verzweigung unter

<sup>1)</sup> Gar nicht selten stehen noch mehr als drei Blätter in gleicher oder fast gleicher Höhe. Von Wirteln möchte ich auch in diesem Fall nicht sprechen, vielmehr die Häufung der Blätter auf ungleichmäßige Stauung der Internodien zwischen den einzelnen Dreiergruppen zurückführen.

<sup>2)</sup> Die Teratologen berichten über gelegentliche Funde dieser Art: vgl. MASTERS, Vegetable teratology 1869, 88 (*Gesneria*).

dem Einfluß der Infektion reichlicher ausfällt als bei ungestörter Entwicklung.

Figur 45 zeigt die weitverbreitete von *Rhabdophaga salicis* erzeugte Weidengalle: an den geschwollenen Achsenstücken sind alle Achselknospen, die unter normalen Umständen erst im nächstfolgenden Jahre sich entwickelt hätten, ausgetrieben; allerdings sind sie mit ihrem Wachstum nicht weit gekommen und hier und da entfalten sie sich kaum oder begnügen sich sogar mit beträchtlicher Größenzunahme. Unter dem Einfluß der genannten *Rhabdophaga* kommt demnach eine



Figur 45. Abnorme Verzweigung: *Rhabdophaga salicis* auf *Salix caprea*; im Bereich der Gallenbildung haben sämtliche Seitenknospen sich mehr oder minder weit entwickelt.

Verzweigungsanomalie zustande, indem die Seitenknospen hinsichtlich ihrer Wachstumstätigkeit den Endknospen ähnlich werden und zu treiben beginnen.

Auch ohne lokale Schwellungen, wie sie die auf Figur 45 dargestellte Galle kennzeichnet, treten analoge Verzweigungsanomalien auf. In vielen Fällen äußert sich, wie PEYRITSCH angibt, die Wirkung von Ceeidozoön (Eriophyiden) auf verschiedene Wirtspflanzen überhaupt nur darin, daß das Wachstum der infizierten Äste verlangsamt wird und die infizierten Seitenknospen austreiben<sup>1)</sup>. Förderung der

<sup>1)</sup> PEYRITSCH, J., Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und an-

Seitenknospen ohne Hemmung des Hauptastes läßt sich sehr oft bei den Gallen des *Eriophyes dispar* (auf *Populus tremula*, vgl. p. 95) und den Wirtzöpfen der Weiden (vgl. Fig. 25) konstatieren. Daß sich sogar die Kurztriebe von *Larix europaea* unter dem Einfluß der *Perrisia laricis* verzweigen können, hat TUBEUF gezeigt<sup>1)</sup>. Die Erscheinung ist überhaupt sehr verbreitet und könnte noch durch sehr zahlreiche weitere Beispiele belegt werden. Ich nenne nur noch einige aus der Reihe der Mycocecidien: die von *Gymnosporangium clavariaeforme* infizierten Achsenstücke des *Juniperus communis* sind zuweilen dicht mit Seitenzweigen ausgestattet<sup>2)</sup>; die Achselknospen an den von *Exobasidium vaccinii* befallenen Ästen der Preiselbeere treiben vorzeitig aus und dergl. mehr.

Die „Zweigsucht“ kann so weit gehen, daß nicht nur diejenigen Knospen austreiben, die beim normalen Verlauf der Dinge noch bis zum nächsten Jahre geruht hätten, sondern an den Zweigen, welche aus ihnen entstehen, bereits neue Seitenzweige sich entwickeln und auf diese Weise sogar die Zweiggeneration vom zweitnächsten Jahre schon vorweg genommen wird. Die Zweiggenerationen von fünf und sechs Jahren können unter dem Einfluß der Parasitenbesiedelung in einem Jahre zur Entwicklung kommen und dichte besenartige Zweigbüschel zustande bringen, die als Hexenbesen (Donnerbüsche, Donnerbesen, *balais de sorcière*, *scopazzi*) längst bekannt sind.

Den Hexenbesen<sup>3)</sup> der Holzgewächse ist von jeher besondere Aufmerksamkeit zugewandt worden. Als perennierende, viele Jahre lang wachsende Gebilde erlangen sie gar nicht selten erstaunliche Dimensionen (2 m und mehr); überdies fallen sie dadurch besonders auf, daß sie gleich selbständigen Individuen, wie kleine Sträucher oder strauchähnliche Parasiten der Wirtspflanze aufsitzen.

---

deren Bildungsabweichungen (Sitzungsber. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl., Wien 1888. 97, Abt. I, 597).

<sup>1)</sup> TUBEUF, Neuere Beobachtungen über die Cecidomyidengalle der Lärchenkurztriebe (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1897. 6, 224).

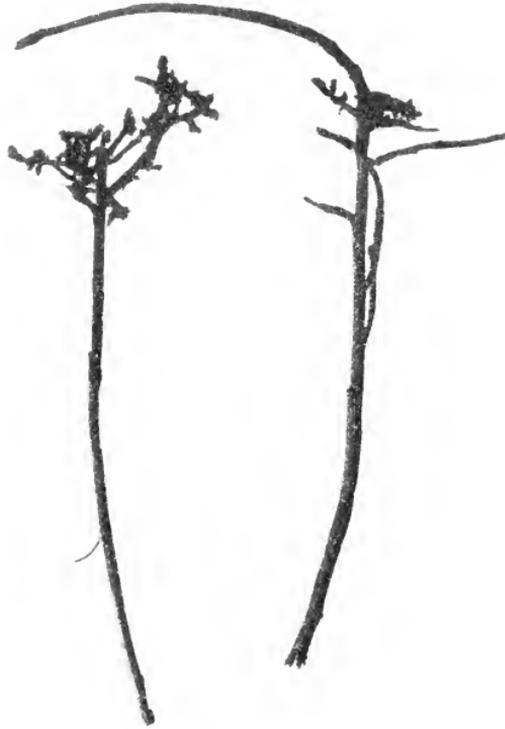
<sup>2)</sup> PEGLION, V., Gli scopazzi o „Hexenbesen“ di *Juniperus macrocarpa* cagionati da *Gymnosporangium clavariaeforme* (Atti R. Acc. Georgofili 1902. 25).

<sup>3)</sup> Hexenbesen werden von den Autoren meist auch diejenigen Gebilde genannt, welche habituell den hier behandelten Verzweigungsanomalien gleich oder ähnlich sind, aber entwicklungsgeschichtlich sich insofern von ihnen unterscheiden, als sie nicht aus normal angelegten Knospen hervorgehen, wie die in diesem Abschnitt besprochenen Gebilde, sondern Adventivsprosse sind. Die Behandlung der letzteren versparen wir uns für den Abschnitt d. — Wegen der verschiedenartigen hexenbesenähnlichen Gebilde verschiedener Provenienz vergleiche man das Sachregister.

Hexenbesen<sup>1)</sup> entstehen an Nadel- und Laubbäumen, an dikotylen Sträuchern und Kräutern unter der Einwirkung von Milben (*Eriophyes Loewi* auf *Syringa*, *E. Pistaciae* auf *Pistacia Terebinthus* [vgl. Fig. 46], *E. anthonomus* auf *Thesium intermedium*, *E. Menthae* auf *Mentha piperita*, *E. cladophthirus* auf *Solanum dulcamara*, *E. Schmaridae* auf verschiedenen *Campanula*-Arten, *E. rudis* an *Betula*

<sup>1)</sup> Auszug aus der Literatur:

DE BARY, A., Über den Krebs und die Hexenbesen der Weißtanne (*Abies pectinata* D. C.) (Bot. Zeitg. 1867. 25, 257). COSTERUS, Studies in trop. Teratology (Ann. jard. bot. Buitenzorg 2. sér. 1905. 4, 145). GÜSSOW, *Eriophyes* (*Phytoptus*), Knospengallen und Hexenbesen der Birke (Naturw. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft. 1906. 4, 421). KNOTEK, J., Zweiggallen von *Phytoptus pini* NALEPA an der Weißkiefer (ibid. 101). LÖW, FR., Beschreibung von neuen Milbengallen nebst Mitteilungen über einige schon bekannte (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1879. 29, 715). MAGNUS, P., On *Accidium graveolens* (Ann. of Bot. 1898. 12, 155); *Puccinia Rübsaameni* P. MAGN. n. sp., eine einen einjährigen Hexenbesen bildende Art (Ber. d. D. Bot. Ges. 1904. 22, 344). MAYR, H., Wald von Nordamerika. 1890. 323, 350. MER, E., Le chaudron du sapin (Rev. gén. de Bot. 1894. 6, 152). MOLLARD, M., La menthe poivrée basiliquée (*Mentha piperita*) (Rev. gén. de Bot. 1905. 17, 473). MUTU, F., Über einen Hexenbesen auf *Taxodium distichum* (Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstw. 1904. 2, 439). ORMEROD, Phytoptus on the birch-knots (The Entomologist. 1877.



Figur 46. Jugendlicher Hexenbesen: *Eriophyes Pistaciae* auf *Pistacia Terebinthus*.

Figur 47. Hexenbesen: *Exosorus betulinus* auf *Betula* (vgl. Fig. 48).



[vgl. Fig. 48]) und namentlich nach Infektion durch Pilze. Aus der Reihe der Uredineen sind vor allem *Melampsorella caryophyllacearum* (*Aecidium elatinum*) an *Abies pectinata* und *Puccinia Arrhenateri* (*Aecidium*

10, 84). REUTER, E., Hexenbesen und Eriophyiden (Meddel. Soc. fauna et flora fenn. 1904. 30, 34). SADEBECK, vgl. oben p. 55, Anm. 1. v. SCHLECHTENDAL,

*suaveolens*) auf *Berberis vulgaris* als Hexenbesenerzeuger zu nennen; *Puccinia Rübsaameni* ruft ähnliche Gebilde an *Origanum*, *P. Schneideri* an *Thymus*, *Aecidium Acaciae* an *Acacia etbaica* hervor usw. Von den Ustilagineen erzeugt *Ustilago Friesiana* nach VUILLEMIN Hexenbesen auf verschiedenen Myrtaceen. Die Hexenbesenbildner par excellence sind unter den Pilzen die Exoascaceen (*Exoascus Cerasi* an *Prunus Cerasus*, *E. betulinus* an *Betula* [vgl. Fig. 47], *E. carpini* an *Carpinus Betulus*, *E. epiphyllus* und *borealis* an *Alnus incana*, *E. Theobromae* auf *Th. Cacao* u. a. m.). Nach MUTH ruft

Kleine Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung der Milbengallen (Phytoptococcidien) in Sachsen (5. Jahresber. Annaberg-Buchholzer Verein f. Naturkde. 1880. 61). SOLEREDER, Über Hexenbesen auf *Quercus rubra* L., nebst einer Zusammenstellung der auf Holzpflanzen beobachteten Hexenbesen (Naturwiss. Ztschr. f. Land- u. Forstw. 1905. 3, 17; zahlreiche Literaturangaben, auf die ich besonders hinweise, da die Mehrzahl der von SOLEREDER genannten Arbeiten in der vorliegenden Liste nicht aufgenommen worden ist). v. TUBEUF, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht. Berlin 1895. 39, 40. ULE, E., Mykologisches (Hedwigia 1878. 17, 18; *Sorosporium Aschersouii* auf *Helichrysum arenarium*). VUILLEMIN, P., Les broussins des Myrtacées (Ann. sc. agron. franç. et étrang. 2, 39). WENT, Krulloten en versteende vruchten van de Cacao in Suriname (Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam 1904. 2 Abt., 10, 3). — Auf weitere Literaturnachweise wird bei späterer Gelegenheit zu verweisen sein; vgl. auch das Sachregister.

Küster, Gallen.



Figur 48. Hexenbesen: *Eriophyes radis* auf *Betula*: Grödener Tal (vgl. Fig. 47).

bei *Taxodium distichum* ein Pyrenomycet (*Nectria*) Hexenbesen hervor. — Schließlich kommt auch noch die phanerogame Gattung *Arceuthobium* (*A. Libocedri* auf *Libocedrus decurrens*, *A. americanum* auf *Pinus Murrayana*) in Betracht<sup>1)</sup>.

Bei einer nicht geringen Anzahl von Hexenbesen ist der die Verzweigungsanomalie veranlassende Parasit bisher noch nicht ermittelt.

Form und Habitus der Hexenbesen wird bei vielen dadurch bestimmt, daß ihre Zweige mehr oder minder auffällig negativ geotrop nach oben wachsen.

Plattgedrückte Hexenbesen beobachtete TUBEUF an *Fagus*<sup>2)</sup>. Bei vielen Hexenbesen stellen die Haupttriebe ihr Wachstum vorzeitig ein und sterben ab.

Wie verschieden der Habitus verschiedener Hexenbesen eines und desselben Wirtes sein kann, erläutern Figuren 47 und 48. Der von *Exoascus betulinus* auf der Birke hervorgerufene besteht aus schlanken, rutenförmigen Ästen, die bis 1 m lang werden können; der daneben dargestellte Hexenbesen des *Eriophyes rudis* bildet auf demselben Wirt ein festes, kugliges Büschel gestauchter Zweiglein.

Die Zweige, aus welchen die Hexenbesen bestehen, sind in ihren morphologischen Charakteren im allgemeinen denen der normalen Sproßabschnitte sehr ähnlich. Sie unterscheiden sich von ihnen zunächst vielfach durch größere Dicke (z. B. bei *Exoascus Cerasi*), die Seitenzweige höherer Ordnung fallen aber (*Exoascus Carpini* u. a.) gerade durch ihre fast drahtartige Dünne auf. Der Wechsel zwischen Kurz- und Langtrieben, der die normalen Sproßabschnitte der Buche kennzeichnet, fällt bei ihrem Hexenbesen (*Exoascus*) fort; die Kurztriebe schwellen oft zu ansehnlichen Holzknorren an. Auf Beziehungen zwischen Hexenbesen und verbänderten Achsen macht MELSHEIMER<sup>3)</sup> aufmerksam. Daß die Beblätterung der Hexenbesen mancherlei Unterschiede gegenüber der normalen zeigen kann, ist namentlich vom Weißtannenhexenbesen her bekannt; die Nadeln der infizierten Äste sind bleich, klein, einjährig. Die Besen der Syringen (Infektion durch

<sup>1)</sup> Die durch *Arceuthobium* hervorgerufenen Hexenbesen nenne ich nur mit Vorbehalt unter den „Gallen“; ob die Parasiten hier wirklich in den von der Definition (s. o. p. 2) geforderten biologischen Beziehungen zum abnormen Teil der Wirtspflanze stehen, muß fraglich erscheinen. Vgl. auch das von SOLEREDER u. a. O. über die *Libocedrus*-Hexenbesen Gesagte.

<sup>2)</sup> TUBEUF, Hexenbesen an der Rotbuche (Zeitschr. f. Land- u. Forstw. 1905. 3, 309).

<sup>3)</sup> MELSHEIMER, Über Fasciationen und ähnliche Erscheinungen holz- und krautartiger Gewächse (Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinlde. u. Westfal. 1875. 35, 95); vgl. auch das zu Figur 25 Gesagte (Beziehungen zwischen Wirrzöpfen und Fasciation).

*Eriophyes Loewi*) sind von winzig kleinen, schuppenartigen Blättern besetzt; ähnliches gilt von dem in Figur 48 dargestellten Birkenhexenbesen u. a. Hexenbesen an *Pinus montana*, welche fast gar keine Kurztriebe, sondern in der Hauptsache nur knospenschuppenähnliche Niederblätter tragen, beobachtete TUBEUF<sup>1)</sup>.

An der Basis vieler Hexenbesen sitzen kräftige Knollen („Krebse“), z. B. bei den von *Melampsorella caryophyllacearum*, *Exoascus borealis*<sup>2)</sup> erzeugten u. a. —

Verzweigungsanomalien kommen auch an den Wurzeln vor; unter Umständen bringen sie dabei so dichte Häufungen zustande, daß der Vergleich mit den Hexenbesen der Sprosse nicht von der Hand zu weisen ist. In der pflanzenpathologischen Literatur oft genannt sind die „koralloiden“ Verzweigungen, welche die Wurzeln der Cycadeen nach Infektion durch Blaualgen annehmen (vgl. Fig. 9). Die unfänglichsten, den „Hexenbesen“ sehr ähnliche Gebilde läßt *Frankia Alni* an *Alnus*-Wurzeln entstehen.

Hexenbesenähnliche Verzweigungsanomalien ruft eine Coccidee an dem dichotom verzweigten *Psilotum triquetrum* hervor<sup>3)</sup>.

Verzweigungsanomalien an Thallophyten haben wir oben (p. 64) bei Besprechung der auf Algen erzeugten Gallen erwähnt.

#### d) Neubildung von Organen.

Die kompliziertesten organoiden Gallen finden sich unter denjenigen, welche durch Neubildung von Organen gekennzeichnet werden.

Überproduktion von Organen unter dem Einfluß des Gallenreizes haben wir schon vorhin bei Besprechung der Hexenbesen und der gefüllten Blüten zu schildern gehabt. Überproduktion liegt ferner vor, wenn Zweige der Zitterpappel unter dem Einfluß des *Eriophyes dispar* in ihren Kurztrieben nicht 6 oder 7 Blätter entwickeln, sondern 20 bis 30 Internodien lang werden.

Eine besondere Art von Organüberproduktion führt zur Bildung metaschematischer Blüten. *Eriophyes anceps* läßt in den Blüten von *Veronica* allerhand Anomalien zustande kommen: ich fand fünfzählige Kronen und Fruchtknoten, die aus drei oder sogar vier Fruchtblättern zu-

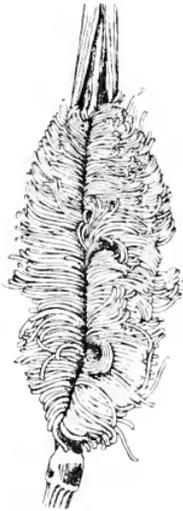
<sup>1)</sup> TUBEUF, Hexenbesen an *Pinus montana* MILL. (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1892. 1, 327).

<sup>2)</sup> Vgl. von den oben genannten Schriften z. B. die von TUBEUF und MER; ferner TUBEUF, *Exoascus borealis* an *Alnus incana* (Allg. Forst- u. Jagdzeitung. 1890. 66, 32).

<sup>3)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, J. u. W., Kleinere cecidologische Mitteilungen III (Ber. d. D. Bot. Ges. 1911. 29, 166).

sammengesetzt waren. Überzählige Karpelle fand PEYRITSCH an Kreuziferen nach Besiedelung durch Aphiden<sup>1)</sup>, Blütenkreise mit überzähligen Gliedern an *Linaria cymbalaria* nach Infektion durch Gallmilben<sup>2)</sup>.

Die ergiebigste Überproduktion kommt zustande durch Neubildung von Organen, die als Adventivbildungen auf dem infizierten Mutterorgan an der Infektionsstelle entstehen. An allen Organen des Pflanzenkörpers können unter dem Einfluß der Gallenerzeuger Adventivorgane entstehen; wir werden Wurzeln, Blätter und Sprosse unter den Adventivbildungen finden. —



Figur 49. Neubildung von Wurzeln: *Mayetiola poae* an *Poa nemoralis* (nach Roß).

Wurzelbildung kennzeichnet die Gallen der *Mayetiola Poae*: die infizierten Halmknoten von *Poa nemoralis* erscheinen von feinen Würzelchen dicht umfilzt (vgl. Fig. 49<sup>3)</sup>. Sie entstehen aus dem Stengel, sprengen die Blattscheide, treten durch den so entstandenen Riß hervor und wachsen dann an der Außenfläche des Knotens entlang, indem sie nach rechts und links von dem Austrittspalt abbiegen und wie sorgfältig gekämmte Haare einen fast geradlinigen Scheitel zwischen sich freilassen. Vermutlich sind es hydrotropische Reize, welche die Wachstumsrichtung der Wurzeln bestimmen. Eine Untersuchung der Galle nach reizphysiologischen Gesichtspunkten wäre sehr erwünscht.

Wie BEYERINCK genau beschrieben hat, stehen die Seitenwurzeln in ungleich langen Längsreihen; anfangs entstehen diese Reihen in bezug auf die Mittellinie der Galle in zentripetaler, später in zentrifugaler Folge. Die spätesten Neubildungen werden an dem oberen und unteren Ende der Gallen sichtbar; in der Mitte ist dann die Organbildung bereits abgeschlossen. Näheres über die merkwürdige Galle mag namentlich bei PHILLIEUX und BEYERINCK (a. a. O.) nachgelesen werden.

<sup>1)</sup> PEYRITSCH, J., Zur Ätiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. 13, 1). Vgl. auch Über Bildungsabweichungen bei Kreuziferen (ibid. 1872. 8, 117); diese Arbeit bezieht sich allerdings auf Deformationen strittigen Ursprungs, doch sind zweifellos mancherlei Gallenbildungen unter ihnen.

<sup>2)</sup> PEYRITSCH, Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. Wien. 1888. 97, Abt. I, 597).

<sup>3)</sup> PHILLIEUX, E., Note sur la galle des tiges du *Poa nemoralis* (Ann. sc. nat., bot. 1853. 3. sér., 20, 191). BEYERINCK, M. W., Die Galle von *Cecidomyia poae* an *Poa nemoralis* (Botan. Zeitg. 1885. 43, 305).

Prinzipiell verschieden von dem hier geschilderten Falle, in welchem die Gallenbildung vorzugsweise in Wurzelproduktion besteht, sind diejenigen, in welchen Gallen die Fähigkeit haben, sich unter geeigneten Umständen zu bewurzeln; hiervon wird später die Rede sein.

Adventive Neubildung von Blättern habe ich nirgends besser beobachtet, als an den von *Eriophyes fraxini* infizierten Blättern von *Fraxinus ornus*. Figur 50 veranschaulicht eine Reihe von Formanomalien, welche unter dem Einfluß des Parasiten entstehen können. Findet die Infektion am Blattrand statt, so nimmt dieser oft die früher in Figur 29 a dargestellte Serratur an; an Stelle der Zähne werden fast selbständige Blättchen ausgebildet, die freilich noch keine Adventivbildungen be-

deuten. Werden aber Mittelnerven oder kräftige Seitennerven infiziert, so sprießen aus ihnen kleine Spreiten hervor (vgl. Fig. 50), oder es bilden sich kleine den Nerven entlang laufende Leisten, die mit ihren Zähnen die Blattrandeigentümlichkeiten des normalen Blattes wiederholen. Die Bildung kleiner Spreiten unter dem Einfluß des Parasiten



Figur 50. Neubildung von Blättern oder blattartigen Leisten: *Eriophyes fraxini* auf *Fraxinus ornus*.

entspricht dem von GODRON als frondigene Proliferation bezeichneten Vorgang; die Bildung der kristaten Form ließe sich besser mit dem von den Teratologen als Enation bezeichneten Bildungsvorgang in Parallele bringen. Wir befinden uns bei der Schilderung dieser kleinen Spreitensäume hart an der Grenze zwischen organoiden und histioiden Gallen (s. u. p. 128).

Dasselbe gilt für die Exkreszenzen, welche nach HOUARD eine Milbe auf den Blättern von *Ceratonia siliqua* hervorruft<sup>1)</sup>. Wenn bei diesen und dem sie tragenden Mutterorgan die anatomischen Strukturen

<sup>1)</sup> Vgl. HOUARD, Nr. 3331; DE STEFANI, Nuovi insetti galligeni e cecidii vecchi e nuovi (Marcellia 1902. 1, 109).

sich in der Weise wiederholen, daß die der Unterseite des Mutterorganes zugewandte Seite den Bau einer unteren Blattseite aufweist, und andererseits die beiden „Oberseiten“ einander abgewandt sind, so findet sich hierin nur ein den Teratologen längst bekanntes Gesetz, das auch bei nichtparasitären Enationen etc. gilt, von neuem bestätigt<sup>1)</sup>.

Enation kleiner Blättchen beobachtete PEYRITSCH nach Milbeninfektion an *Centranthus calcitrapa* und *C. macrosiphon*<sup>2)</sup>.

In diesem Zusammenhang ist auch die Galle zu nennen, welche *Perrisia Crataegi* oft in außerordentlich großer Menge an *Crataegus*-Hecken entstehen läßt: die Triebspitzen werden zu lockeren Blattballen umgewandelt, auf den infizierten Blättern stehen kleine zylindrische, grüne Emergenzen, die oben mit einer Drüse enden, und schon dadurch den Randzähnen des *Crataegus*-Blattes ähnlich werden. Zuweilen finden sich nicht nur zylindrische Gewebezapfen, sondern auch Leisten oder Säume, die mit ihrem Rande die Serratur des normalen Blattes wiederholen<sup>3)</sup>.

Schließlich kommt es vor, daß unter dem Einfluß des Gallenreizes Blätter da entstehen, wo sie am normal entwickelten Exemplar nach der Theorie des Morphologen „ausgefallen“ sind.

BEYERINCK sah, daß nach Infektion durch *Aulacidea hieracii* in den Blütenkörbchen des Wirtes unter dem Fruchtknoten zuweilen zwei grüne Vorblätter entstehen<sup>4)</sup>; bei verschiedenen Kreuzifern (*Cochlearia*, *Eruca*, *Lepidium*, *Sisymbrium*, *Brassica*, *Capsella*) beobachtete PEYRITSCH nach Milbeninfektion Stützblätter unter den Blüten; sie glichen in Form und Textur den normalen Staubblättern, waren aber kleiner als diese<sup>5)</sup>.

Von sehr viel größerer Wichtigkeit sind durch ihre weite Verbreitung die Adventivsprosse, die ihre Entstehung der Infektion durch irgendeinen Parasiten verdanken. Adventivsprosse entstehen nach Besiedelung durch Pilze, durch Milben und durch Insekten an allen oberirdischen Pflanzenteilen. An Wurzeln sind, soweit mir bekannt, bisher noch keine parasitogenen Adventivsprosse gefunden wor-

<sup>1)</sup> Vgl. auch PEYRITSCH, Zur Ätiologie der Chloranthien einiger Arabisarten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. 13, 1, 5).

<sup>2)</sup> Vgl. PEYRITSCH, 1888, a. a. O.

<sup>3)</sup> Vgl. KÜSTER, Über zwei organoide Gallen: die Wiederholung blattrandartiger Strukturen auf Blattspreiten (Marcellia 1906. 5, 44).

<sup>4)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen (Amsterdam 1882. 57, 58).

<sup>5)</sup> PEYRITSCH, 1888, a. a. O.; vgl. auch 1872, a. a. O. (Beobachtungen an *Arabis*; Phytophagoecidium?).

den, — es spricht aber nichts gegen die Annahme, daß künftige Forschung mit solchen noch bekannt machen könnte.

Gallenadventivsprosse entstehen auf Achsen, Blattstielen, in allen Teilen der Blüte, auch im Ovarium. Es handelt sich dabei vorzugsweise um Sprosse von begrenztem Längenwachstum, d. h. um solche, deren Vegetationspunkt, wie der vieler normaler Kurztriebe, sein Wachstum frühzeitig einstellt; in dem Stillstand des Wachstums werden wir nicht eine durch besondere Veranlagung des Vegetationspunktes bedingte Erscheinung, sondern nur die Folge unzulänglicher Nährstoffzufuhr zu sehen haben.

Die Adventivsproßchen stehen sehr oft dicht gedrängt zu mehreren oder vielen nebeneinander und verzweigen sich zuweilen trotz ihrer geringen Länge, indem jedes noch so kümmerlich ausgebildete Blatt aus seiner Achsel einen ganz kurzen Achselsproß entstehen läßt. Dadurch bekommen die Sprosse oder Sproßgruppen ein büscheliges Aussehen, das sie habituell den oben geschilderten Hexenbesen ähnlich macht; die in der Literatur übliche Bezeichnung „blumenkohlartige Wucherungen“ ist oft sehr treffend.

Nähere Untersuchungen über die Entstehungsweise der durch Cecidozoën oder durch Pilze hervorgerufenen Adventivsprosse liegen leider noch nicht vor. Von den in Blüten entstehenden Prolifikationen verschiedenster Art läßt sich sagen, daß sie zum mindesten sehr oft — vielleicht sogar stets — exogen nach Art normaler Achselsprosse entstehen. Die an den Internodien vegetativer Sprosse oder auf den Blättern entstehenden Adventivtriebe entstehen oft, vielleicht sogar immer, endogen, — ähnlich wie die an Calluswülsten auftretenden Adventivsprosse. —

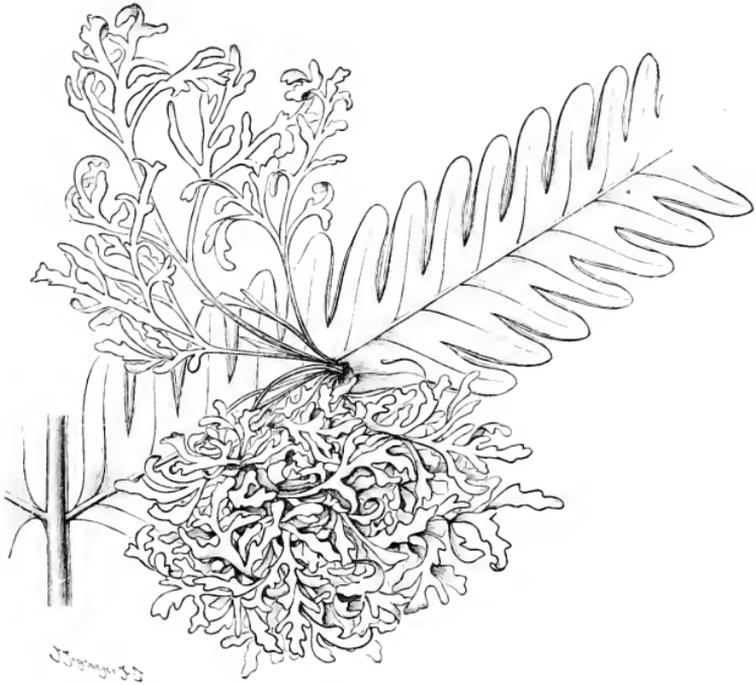
*Eriophyes fraxini*, dessen Gallenprodukte wir schon wiederholt erwähnten, darf auch hier wieder als Beispiel genannt werden; sehr viel häufiger als in der Bildung von Adventivblättchen äußern sich die Folgen seiner Infektion in der Bildung von Adventivsprossen, die auf Achsen, Blattstielen und Spreiten, an infizierten Achselknospen wie an den Blütenständen der Wirtspflanze sich finden und sich meist zu dicht gedrängten kleinen Sträußen vereinigt zeigen<sup>1)</sup>.

Adventivsprosse an Zweigen läßt eine nicht näher bestimmte Cecidomyide an *Gourliea decorticans* entstehen; der Gallensproß entsteht endogen; ähnliches wird für *Asphondylia Hieronymi* Löw (auf *Baccharis*

<sup>1)</sup> Um eine ähnliche Galle scheint es sich bei dem von DE STEFANI auf *Combretum* gefundenen Gebilde zu handeln (Contributo alla conoscenza degli zoocicidii della colonia eritrea, Marcellia 1907. 6, 55, 56).

*salicifolia* angegeben<sup>1)</sup>. Die Oberfläche der *Gourliea*-Galle ist nach Hieronymus mit rudimentären Blattgebilden bedeckt; in späteren Stadien entwickeln sich an der Galle zahlreiche Zweige, die ihr ein hexenbesenähnliches Aussehen verleihen. Wie bei normalen Zweigen vermittelt auch bei den Gallen ein Cambium sekundäres Dickenwachstum.

Nur auf Blättern erscheint die buschige sproßneubildung, die nach Giesenhagen *Taphrina Laurencia* auf den Wedeln von *Pteris quadriaurita*



Figur 51. Blattbürtiger Adventivsproß: *Taphrina Laurencia* auf *Pteris quadriaurita* (nach Giesenhagen).

entstehen läßt<sup>2)</sup>. Wie Figur 51 zeigt, sind es diesmal große, reich gegliederte Blätter, welche an dem nach Infektion entstandenen Vegetationspunkt sich bilden.

Die merkwürdigen Wucherungen, welche *Caecoma deformans* auf

<sup>1)</sup> Hieronymus, G., Über Untersuchungen einiger Gallen aus Argentinia (Jahresber. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Breslau 1884. 271).

<sup>2)</sup> Giesenhagen, K., Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892. 76, 130).

*Thujopsis dolabrata* erzeugt (vgl. Fig. 52), entstehen nach TUBEUF<sup>1)</sup> auf Achsen und auf Blättern der Wirtspflanze; auch bei ihnen scheint es sich also um Adventivsprosse zu handeln. Sie unterscheiden sich morphologisch sehr wesentlich von den normalen Zweigen der Wirtspflanze, sind völlig blattlos, gabelig verzweigt und tragen in ihren apotheciumartig verbreiterten Enden die *Caeoma*-Lager des Parasiten. Durch die dichte, struppige Zweigbildung werden sie habituell den oben geschilderten Hexenbesen ähnlich, welchen sie auch durch die Bildung der Krebsknoten an ihrer Basis gleichen.

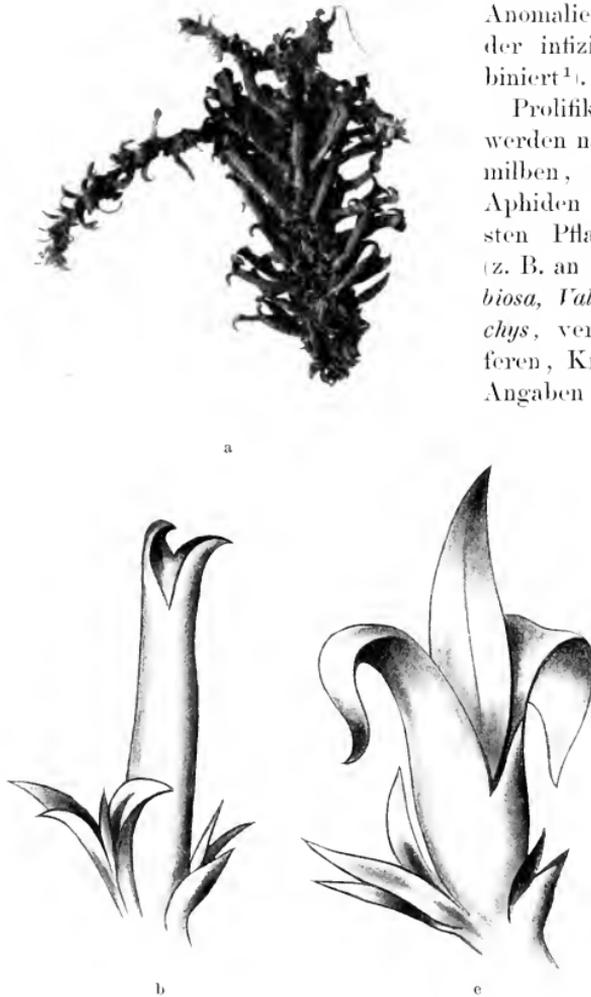
Der bevorzugte Ort für Adventivsproßbildungen sind unzweifelhaft die Blüten. Sie entstehen in den Achseln der Blütenhüllblätter oder setzen als Mittelsprossungen die Richtung der Blütenachse fort. In letzterem Fall „ersetzen“ sie das Ovarium oder sitzen in dessen Höhlung (GODRON'S endokarpische Prolifikation). Auch die „Placentarsprosse“, die im Innern der Fruchtknoten entstehen und an Stelle der Ovula sich finden, mögen hier genannt werden. Im allgemeinen entstehen die Adventivsprosse in den Blüten nicht einzeln, sondern zu mehreren oder zu vielen. Ihr Längenwachstum ist vielfach ein sehr beschränktes (vgl. Fig. 53); eine Ausnahme machen die Mittelsprossungen, die oft ansehnlich lang werden und eine zweite Blüte tragen, die aber ihr Wachstum nicht abschließt, sondern abermals durchwachsen werden kann; sie gehören wohl nur mit bedingtem Recht in diesen Zusammenhang, da gewiß recht oft bei ihrer Entstehung es sich nicht um einen neugebildeten, sondern um den normalen Vegetationspunkt des zur Blüte gewordenen Sprosses handelt.

Es gehört zu den Eigentümlichkeiten der durch Gallenreiz entstandenen Prolifikationen der Blüten, daß sich die Sproßbildung außerordentlich oft mit organoiden Veränderungen anderer Art, mit Ver-



Figur 52. Hexenbesenähnlicher Adventivproß: *Caeoma deformans* auf *Thujopsis dolabrata* (nach Tubeuf).

<sup>1)</sup> TUBEUF, Pflanzenkrankheiten durch Kryptogamenparasiten verursacht; 1895. 432. Über die Anpassungserscheinungen der hexenbesenartigen fructificativen Galle auf *Thujopsis dolabrata* (Bot. Zentralbl. 1895. 61, 48).



Figur 53. Durchwachsung und Adventivsproßbildung: a, Weibliches Kätzchen von *Salix alba*, das zum Wirtzopf umgewandelt ist; die Fruchtknoten sind ungewöhnlich stark vergrößert und zeigen den Beginn der Verlaubung; zwischen den Fruchtknoten dichtgedrängte Adventivsprosse. b und c, Einzelne Blüten aus einem ähnlichen Wirtzopf. Die Verlaubung des Fruchtknotens ist bei c weit vorgeschritten; in seinem Innern entwickeln sich Adventivsprosse; ein Blatt von diesen wächst bereits oben heraus.

grünungserscheinungen und Anomalien in der Gliederzahl der infizierten Blüten, kombiniert<sup>1)</sup>.

Prolifikationen der Blüten werden namentlich durch Gallmilben, weniger oft durch Aphiden an den verschiedensten Pflanzen hervorgerufen (z. B. an Kompositen, an *Scabiosa*, *Valeriana*, *Veronica*, *Stachys*, verschiedenen Umbelliferen, Kreuziferen usw.). Die Angaben der Autoren, welche

Kladomanie und Phyllomanie der infizierten Blüten erwähnen, weisen in den weitaus meisten Fällen auf Entstehung kurzer beblätterter Sprosse in den Blüten.

Endokarpische (intrakarpellare) Prolifikationen kann man sehr reichlich bei den Wirtzöpfen der Weide antreffen, deren abnorm vergrößerte Ovarien oft prall mit solchen intrakarpellaren Sproßchen verschiedenster Größe angefüllt sind (Fig. 53<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Über die Häufigkeit und Mannigfaltigkeit der organoiden Blütengallen vgl. auch GÖBEL, Organographie, 1898. 178.

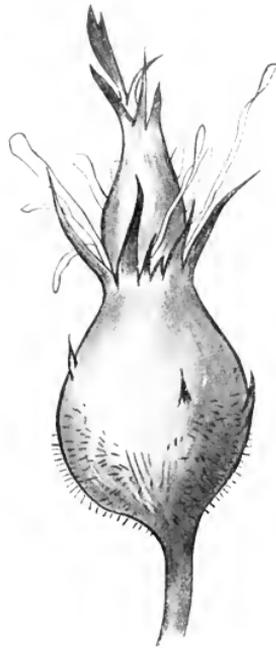
<sup>2)</sup> Vgl. APPEL, O., Über Phyto- und Zoomorphosen. Würzburger Dissert.

Eine mycogene Prolifikation gleicher Art beschrieb unlängst ILTIS<sup>1)</sup> für *Zea Mays* (Infektion durch *Ustilago Maydis*).

Eine Durchwachsung, die aus einem Blütenstand sich entwickelt, zeigt Figur 54. Das von *Aulacidea hieracii* infizierte Köpfchen der Wirtspflanze wird von einem vegetativen, stark deformierten Sproß überragt.

Nicht immer haben die aus den Blüten sich entwickelnden Sprosse rein vegetativen Charakter: die Sprosse können auch Blüten (*Eriophyes anceps* auf *Veronica*; Beispiele aus der Familie der Umbelliferen bei PEYRITSCH a. a. O.) oder sogar Blütenstände hervorbringen (*Eriophyes* an *Scabiosa maritima*, vgl. Fig. 136; *E. Reehingeri* auf *Crepis biennis* u. a.), die im kleinen die Formen der normalen Infloreszenzen wiederholen.

Die Placentarsprosse, die durch „Umwandlung“ der Ovula in abnorm gestaltete Kurztriebe zustande kommen (Oolyse), hat PEYRITSCH<sup>2)</sup> eingehender Untersuchung unterzogen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die große Mehrzahl der Oolysen, welche PEYRITSCH vorgelegen haben — vielleicht sogar sämtliche —, durch Parasiten hervorgerufen waren und als Gallen anzusprechen sind, wenn auch der Erzeuger der Umbildungen sich nicht immer nam-



Figur 54. Durchwachsung eines Blütenstandes: *Aulacidea hieracii* auf *Hieracium umbellatum*.

tation 1899. KÜSTER, E., Notiz über die Wirtzöpfe der Weiden (Naturw. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. 1905. 3, 124).

<sup>1)</sup> ILTIS, H., Über eine durch Maisbrand verursachte intrakarpellare Prolifikation bei *Zea Mays* L. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1910, Abt. I, 119, 331). Sehr beachtenswerte Mitteilungen über Prolifikationen, die durch Ustilagineen hervorgerufen werden, hat MOLLARD gegeben (Notes de pathologie végétale, Rev. gén. de Bot. 1898. 10, 87); *Ustilago bromivora* ruft — neben anderen Anomalien — seitliche und zentrale Durchwachsungen an den Blüten von *Bromus erectus* hervor; unscheinbare Prolifikationen verursacht auch *U. segetum* auf *Avena sativa*.

<sup>2)</sup> PEYRITSCH, J., Über Placentarsprosse (Sitzungsber. Akad. Wiss. 1. Abt. 1878. 78, 1); Zur Teratologie der Ovula (Festschr. f. d. 25 jähr. Bestehen der k. k. zool.-bot. Ges. Wien 1876); vgl. auch CUBONI, G., Le forme teratologiche nei fiori di *Diplotaxis erucoides* D. C. e loro causa (N. giorn. bot. ital. 1889. 21, 507; Schilderung verschiedenartiger organoidei Umwandlungen des Gynäceums).

haft machen läßt. Figur 55a stellt ein halbiertes Pistill von *Sisymbrium alliarum* dar: auf der Placenta stehen in Reihen geordnet die Placentar-

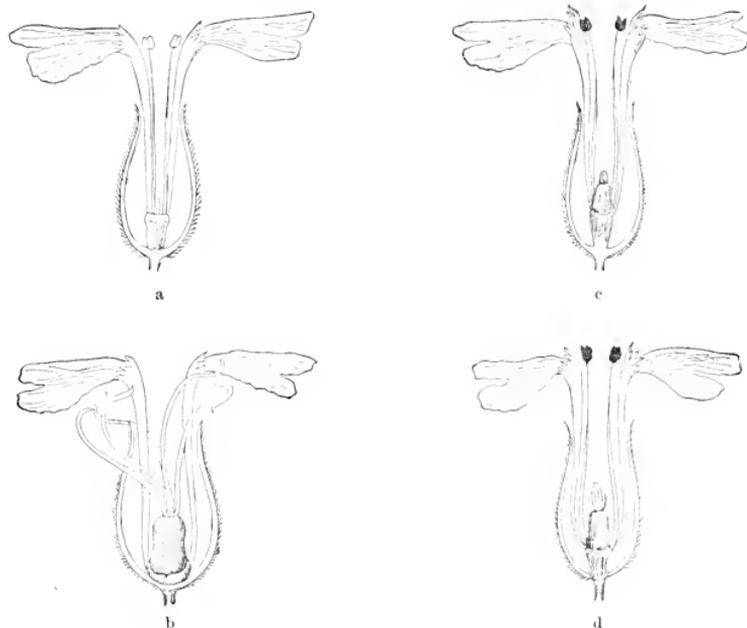


Figur 55. Placentarsprosse (nach Peyritsch). a, Halbiertes Pistill von *Sisymbrium alliarum* mit zahlreichen Placentarsprossen. b, Metamorphisiertes Ovulum aus der Blüte von *Reseda lutea*, das äußere Integument ist dünn und scheidenartig, das innere in seinem unteren Teil laubblattartig; am Funiculus ein Ansatz zur Spreitenbildung. c, „Ovularblättchen“ von *Reseda lutea* mit aufsitzendem Nucellus. d, Placentarsproß von *Sisymbrium alliarum* (Detail aus Fig. 55a).

sproßchen (d); normale Ovula sind nicht mehr vorhanden. In anderen Fällen werden nur einige der im Fruchtknoten liegenden Ovula zu Sprossen umgeformt, andere bleiben normal; zwischen diesen und den Placentarsproßchen beobachtete PEYRITSCH Übergänge wie die in Figur 55 b, c dargestellten; man vergleiche das in der Figurenerklärung Gesagte.

Bei den nach Infektion durch Psylliden verbildeten Samenanlagen von *Rumex scutatus* beobachtete STRASBURGER Adventivsprößchen am Funiculus; der bevorzugteste Ort für ihre Entstehung ist der innere Winkel zwischen Funiculus und äußerem Integument<sup>1)</sup>.

Daß schließlich auch Geschlechtsorgane unter dem Einfluß gallenerzeugender Parasiten entstehen können, lehrt vor allem die oft beschriebene Erscheinung, daß *Ustilago antherarum* (*U. violacea*) in den



Figur 56. Neubildung von Staubgefäßen: *Ustilago antherarum* auf *Melandrium rubrum*. a, normale männliche; b, normale weibliche Blüte; c und d, inzierte weibliche Blüten (nach Strasburger).

weiblichen Blüten von *Melandrium album* und *M. rubrum* die Bildung männlicher Organe hervorruft<sup>2)</sup>. Die beiden Arten sind bekanntlich

<sup>1)</sup> STRASBURGER, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879. 37—42; die Mißbildungen an *Rumex* werden nach THOMAS durch Psylliden hervorgerufen (vgl. THOMAS in JUSTS Bot. Jahresh. 1879. 1, 193).

<sup>2)</sup> GIARD, A., Sur l'hermaphroditisme de *Melandrium album* infesté par *Ustilago antherarum* (Bull. Soc. bot. France 1869. 16, 215). Sur la castration parasitaire du *Lychnis dioica* L. par l'*Ustilago antherarum* (C. R. Acad. Sc. Paris 1888. 107, 757), MAGNIN, A., Sur l'hermaphroditisme du *Lychnis dioica* atteint d'*Ustilago* (ibid. 1888. 107, 663), Recherches sur le polymorphisme floral, la

diöcisch. Männliche und weibliche Blüten werden von dem Pilz befallen, aber nur die letzteren zu einer besonderen Gallenbildung angeregt, indem — wie namentlich STRASBURGER a. a. O. dargetan hat — die Anlagen der männlichen Geschlechtsorgane, die als unscheinbare Gewebehöcker auch in den normalen weiblichen Blüten zu finden sind, nach der Infektion zu normal gestalteten Staubgefäßen heranwachsen, in deren Antheren der Pilz seine Sporen reifen läßt (vgl. Fig. 56). Außerdem treten in den infizierten weiblichen Blüten noch andere Veränderungen ein: zwischen Kelch und Krone schaltet sich das Achsenstück ein, welches sonst nur in normalen männlichen Blüten (vgl. die Figur) anzutreffen ist, und die weiblichen Organe werden in ihrer Entwicklung mehr oder minder gehemmt.

Ähnliche Organbildungen wie bei den von *U. antherarum* infizierten *Melandrium*-Blüten liegen anscheinend vor, wenn — wie ROZE angibt<sup>1)</sup> — in den männlichen Ähren von *Carex praecox* nach Infektion durch *Ustilago caricis* weibliche Blüten entstehen, oder wenn die männlichen Blüten von *Buchloë dactyloides* nach Infektion durch *Tilletia buchloëana* Ovarien produzieren<sup>2)</sup>.

MAGNIN<sup>3)</sup> teilt schließlich mit, daß *Ustilago Vaillantii* nach Infektion der Blütenstände von *Muscari comosum* in denjenigen Blüten, die normalerweise nur ganz unscheinbare Staubgefäßenanlagen entwickeln, Filamente und Antheren zustande kommen läßt, die mit den Sporen des Pilzes angefüllt sind. Auch die kleinen Anlagen der ♂ Organe werden zur Entwicklung gebracht, ohne daß es jemals zur Ausbildung von Samenanlagen käme.

Weibliche Organe in den männlichen Infloreszenzen von *Zea Mays* var. *tunicata*, ja sogar hermaphrodite Blüten, die unter dem Einfluß des *Ustilago Maydis* entstanden waren, hat neuerdings CHIFFLOT beschrieben<sup>4)</sup>.

sexualité et Hermaphroditisme parasitaire du *Lychnis vespertina* (Ann. soc. bot. Lyon 1889). Sur quelques effets du parasitisme chez les végétaux (C. R. Acad. Sc. Paris 1891. 113, 784), Nouvelles observations sur la sexualité et la castration parasitaire (ibid. 1892. 115, 675), VUILLEMIN, P., Sur les effets du parasitisme de l'*Ustilago antherarum* (C. R. Acad. Sc. Paris 1891. 113, 662), STRASBURGER, E., Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (Biol. Zentrabl. 1900. 20, 657).

<sup>1)</sup> ROZE, L'*Ustilago caricis* FÜCKEL, aux environs de Paris (Bull. soc. bot. de France 1888. 35, 277).

<sup>2)</sup> KELLERMAN, W. A. a. SWINGLE, W. T., New species of Kansas fungi (Journ. of Mycology 1889. 5, 11); die Autoren erwähnen, daß sie infizierte weibliche Pflanzen nicht gefunden haben.

<sup>3)</sup> MAGNIN a. a. O. 1892. 675.

<sup>4)</sup> CHIFFLOT, J., Sur la castration chez *Zea Mays* L. var. *tunicata* produite par l'*Ustilago Maydis* (C. R. Acad. Sc. Paris 1909. 148, 426).

Je nachdem, wie man die von den Pilzen zu üppiger Entwicklung gebrachten Staubgefäßrudimente bewertet, wird man in den angeführten Fällen (*Melandrium*) Neubildung oder Umbildung von Organen sehen.

Von Hermaphroditismus wird man bei den von *Ustilago* infizierten weiblichen Blüten trotz des Erscheinens männlicher Blüten nur im morphologischen, nicht im physiologischen Sinne sprechen dürfen; denn die infizierten weiblichen Blüten entwickeln zwar männliche Organe, aber reifen in diesen keinen funktionsfähigen Pollen aus. Ihr eigenes Geschlecht verlieren sie insofern, als die Ovarien in der Entwicklung gehemmt werden und ihre Fähigkeit, Samen zu entwickeln, einbüßen. Die Blüten sind also nicht doppelgeschlechtlich, sondern geradezu steril geworden<sup>1)</sup>.

Alle Beeinflussungen der Geschlechtsorgane durch Parasiten nennt man nach GIARD<sup>2)</sup> „castration parasitaire“. In der Mehrzahl der Fälle, in welchen bei Infektion der Blüten die Geschlechtsorgane in Mitleidenschaft gezogen werden, handelt es sich um Hemmung des einen oder des anderen oder sogar beider Geschlechter. Die durch *Ustilago antherarum* erreichte Beeinflussung liefert ein Beispiel für diejenige Art der Beeinflussung, bei welcher das männliche Geschlecht gefördert wird, und welche mit GIARD als androgene Kastration zu bezeichnen ist<sup>3)</sup>; ein Beispiel für thelygene Kastration liefert z. B. der von CHIFFLOT beschriebene Fall (s. o.).

<sup>1)</sup> Vgl. VUILLEMIN 1891 a. a. O.

<sup>2)</sup> Vgl. namentlich GIARD, A., La castration parasitaire (Bull. scient. du Nord de la France, 2. sér. 1887. 10, 1) und die oben p. 125 und 126 zitierten Arbeiten. Namentlich von französischen Autoren ist eine große Anzahl von zoologischen und botanischen Beispielen für castration parasitaire beschrieben worden.

<sup>3)</sup> GIARD äußert sich über die von ihm aufgestellten Termini folgendermaßen (a. a. O. 1888. 758): „Nous appelons castration parasitaire l'ensemble des modifications produites par un parasite animal ou végétal sur l'appareil générateur de son hôte ou sur les parties de l'organisme en relation indirecte avec cet appareil. Au point de vue physiologique, ces modifications peuvent aller depuis un simple trouble de la fonction génératrice diminuant à peine la fécondité jusqu'à la stérilité complète en passant par tous les états intermédiaires; on observe souvent en outre chez les animaux infestés une interversion de l'instinct génital.“

Au point de vue morphologique, la castration parasitaire agit plus ou moins énergiquement sur les caractères sexuels primaires et même secondaires de l'organisme parasité; elle fait souvent apparaître dans un sexe les caractères ou une partie des caractères du sexe opposé.

Pour simplifier le langage, on peut dire que la castration parasitaire est androgène lorsqu'elle fait apparaître dans le sexe femelle certains caractères appartenant ordinairement au sexe mâle. Elle est thelygène au contraire lorsqu'elle produit chez le mâle des caractères du sexe femelle. Nous disons enfin qu'elle est amphigène lorsqu'elle mêle les caractères des deux sexes en développant dans chacun d'eux des caractères du sexe opposé. . . . .

(Wenden!)

e) *Mittelformen zwischen organoiden und histioiden Gallen.*

Bei einem Versuche, alle bekannten Gallenformen nach den früher angedeuteten Gesichtspunkten in die beiden Hauptgruppen der organoiden und histioiden Gallen konsequent einzureihen, würde man bald auf zwei große Schwierigkeiten stoßen. Daß viele Gallenerzeuger je nach den Umständen bald histioide, bald organoide Gallen erzeugen, würde ich noch als die geringste betrachten. Denn es läßt sich dann doch wenigstens bei den einzelnen Gallenindividuen noch entscheiden, ob organoide oder histioide vorliegen.

Größere Schwierigkeiten macht die Tatsache, daß bei einer anscheinlichen Schar von Gallen sich organoide und histioide Gestaltungsprozesse offensichtlich kombinieren, und die resultierenden Gallen mit dem gleichen Recht zu der einen wie zu der andern Gruppe gestellt werden können. Ein sehr lehrreiches Beispiel sind die von *Andricus fecundator* erzeugten Eichenknospengallen (vgl. Fig. 2): sie haben die Gestalt stark vergrößerter Knospen, deren Äußeres sehr zahlreiche, dachziegelförmig sich deckende Knospenschuppen erkennen läßt. Diese Überproduktion von Schuppen entspricht durchaus den Vorgängen, die zur Bildung typisch organoider Gallen führen, und wir haben ihrer bereits oben p. 107 gedacht. Im Innern der abnormen Riesknospse sitzt aber ein kleiner harter Gewebezapfen, der in allen Stücken mit typischen histioiden Gallen übereinstimmt. Der äußere Teil der Galle ist organoid, ihr innerer histioid.

Ähnlich liegen die Dinge bei denjenigen Gallen, die man schlechthin als histioid bezeichnen möchte, wenn sich nicht an ihnen Ansätze zur Organbildung finden, die freilich, was Größe und Gliederung der „Organe“ betrifft, so bescheiden bleiben, daß es dem Geschmack des einzelnen überlassen bleiben muß, auf sie hin die Gallen als organoid

Les exemples de castration parasitaire sont aussi nombreux dans le règne végétal que dans le règne animal. Pour les plantes comme pour les animaux, le parasite gonotome peut d'ailleurs être animal ou végétal. Lorsque la plante infestée est normalement dioïque, elle affecte, selon que la castration est androgène, thelygène ou amphigène, les allures d'une plante androdioïque, gynodioïque ou hermaphrodite. Peut-être même trouverait-on, dans certains cas, une relation causale entre les faits précédemment indiqués et la dioïcité de certains types appartenant à des familles de végétaux généralement hermaphrodites. C'est ce que semble avoir entrevu GÄRTNER dans ses belles recherches sur la contabescence des étamines; mais au lieu d'attribuer, comme il le fait, la dioïcité à une tendance de certaines plantes à la contabescence, nous serions plutôt portés à supposer que la contabescence résultant de la présence d'un parasite a déterminé progressivement la dioïcité."

anzusprechen oder nicht. Figur 57 zeigt zahlreiche Gallen der *Rhopalomyia tanaceticola* auf Blättern und Infloreszenzen von *Tanacetum vulgare*; stets zeigen ihre Spitzen kleine grüne blattartige Anhängsel, die zuweilen (vgl. Fig. 57 b) groß und spreitenähnlich ausfallen, sehr viel häufiger aber nur in der Gestalt kleiner dunkelgrüner Zipfel sich zeigen.

(GIESENHAGEN<sup>1)</sup>) verdanken wir die Kenntnis einer sehr merkwürdigen Galle, welche *Taphrina cornu cervi* auf *Aspidium aristatum* hervorruft: auf den Wedeln des Farnes entstehen einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte, stift- oder geweihförmige Wucherungen (vgl. Fig. 12), die



Figur 57. Organbildung an histioiden Gallen: *Rhopalomyia tanaceticola* an *Tanacetum vulgare*. Die Photographie a (Infloreszenzgallen) zeigt den gewöhnlichen Grad der Organausbildung; eine der Blattgallen (b) hat ungewöhnlich große spreitenähnliche Organe an ihrer Spitze entwickelt.

durch den Bau ihres zentralen Leitbündels sowie das Vorhandensein einer Scheitelzelle, von der das Wachstum des Gebildes ausgeht, den normalen Sprossen ähnlich werden. Von diesen unterscheidet sie aber vor allem der gänzliche Mangel an seitlichen Organen. Wir werden mit GIESENHAGEN annehmen dürfen, daß die *Cornu cervi*-Gallen trotz dieses Mangels Adventivsprosse sind, in welchen aber der Pilz, der unmittelbar hinter der Scheitelzelle der Auswüchse dem Wachstum des Gewebezapfens folgt, die Ausbildung von Blättern unmöglich macht.

<sup>1)</sup> GIESENHAGEN, K., Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892. 76, 130).

Auch bei manchen Gallen der höheren Pflanzen, deren Vegetationspunkt ein Meristem besitzt, handelt es sich um Gebilde, die zwischen organoiden und histioiden Gallen stehen und durch den Besitz eines Vegetationspunktes oder eines ihm ähnlichen Gewebescheitels den *Cornu cervi*-Gallen und vielen typisch organoiden Gallen ähnlich werden.

Figur 58a zeigt ein kleines blattbürtiges Adventivsprößchen, welches *Eriophyes fraxini* erzeugt hat (vgl. oben p. 119); von den beiden Blättchen des Sprosses ist das eine noch erhalten und in der Figur dargestellt, der obere Teil des Sprosses läßt keine Gliederung in Achse und Blatt mehr erkennen und besteht aus thallophytisch



Figur 58. Übergang zwischen organoiden und histioiden Gallen: *Eriophyes fraxini* auf *Fraxinus ornus*. a, Adventivspröß mit einem deutlich erkennbaren Blatt und unregelmäßigen Wucherungen; b, thallose Gewebewucherungen ohne Organbildung auf der Oberfläche des infizierten Mutterorgans.

gestalteten Gewebewucherungen, die nur noch entfernt an normale Organe erinnern. In vielen Fällen kommt es nach Infektion durch *E. fraxini* überhaupt nicht mehr zur Bildung von Organen, sondern es entstehen nur Gewebezapfen von unregelmäßiger Gestalt, die von Leitbündeln durchzogen werden (vgl. Fig. 58b). Gallen dieser Art vermitteln in lückenlosem Übergang zwischen organoiden und histioiden.

Unter den Pilzgallen veranschaulichen die von *Exobasidium Lauri* an *Laurus canariensis* erzeugten Gallen den Übergang zwischen unseren beiden morphologischen Hauptgruppen. Sie haben noch manche Ähnlichkeit mit Sprossen; ihre Ähnlichkeit mit Thallophyten hat andererseits früher Anlaß zu Verwechslungen mit *Clavaria* gegeben (siehe oben p. 57 und Fig. 15).

## II. Histioiden Gallen.

Wenn nach Infektion durch irgendeinen Gallenerzeuger Gebilde entstehen, die keinerlei Organe an sich erkennen lassen, welche vielmehr als ungegliederte oder jedenfalls nicht in Wurzel, Achse und Blatt gegliederte Anhängsel eines Organs der Wirtspflanze oder als Schwellung eines solchen erscheinen, so wollen wir von histioiden Gallen sprechen.

Während bei den organoiden Gallen das Entwicklungsgeschichtliche — endogene Neubildung von Wurzeln, Anlage neuer Blätter am Vegetationspunkt, Entstehung von Seitensprossen u. s. f. — fast durchweg im Rahmen dessen blieb, was von der normalen Ontogenie der Pflanzen her bekannt ist, und uns bei der Behandlung der organoiden Gallen die Schilderung ihrer Ontogenie daher nicht aufzuhalten brauchte, erweist sich für die Beurteilung der histioiden Gallen ihre Entwicklungsgeschichte als besonders wertvoll. Die Hauptgruppen der histioiden Gallen werden in erster Linie durch entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeiten gekennzeichnet; von ihnen wird daher bei der Behandlung der histioiden Gallen auszugehen sein.

Entwicklungsgeschichtlich die einfachsten Gallengebilde sind die sog. Filzgallen, die durch Produktion von Haaren auf dem infizierten Mutterorgan zustande kommen.

Alle anderen setzen kompliziertere Wachstumsvorgänge des infizierten Wirtsgewebes voraus.

Von großer Bedeutung ist zunächst die Frage, ob eine Galle durch Wachstum des Mutterorgans parallel zur Oberfläche oder durch Wachstum senkrecht zu ihr zustande kommt, d. h. ob Flächenwachstum oder Dickenwachstum vorherrscht. Gallen, welche vorwiegend durch Flächenwachstum zustande kommen, sind besonders reichlich und mannigfaltig an Blättern zu finden; an der dem Gallenreiz ausgesetzten Stelle des Blattes kommen durch Flächenwachstum allerhand Vorwölbungen, „Bullositäten“ verschiedenster Form, Taschen, Beutel, Schläuche, ferner Rollungen und Kräuselungen und andere Anomalien in der Plastik des Blattes zustande. Herrscht Dickenwachstum vor, so entstehen massive Gewebshügel, linsenförmige Auftreibungen an den Blättern, spindelähnliche an den Achsen und viele andere kompliziertere Formen in großer Mannigfaltigkeit. Selbstverständlich können sich Flächen- und Dickenwachstum auch miteinander in der verschiedensten Weise kombinieren.

Weitere Anhaltspunkte für die Unterscheidung der verschiedenartigen histioiden Gallen liefert die Prüfung der Frage, ob die gallenerzeugenden Parasiten von Anfang an im Innern des gallentragenden Organs sich befinden oder erst allmählich durch Wachstum des Wirtsgewebes in dessen Inneres geraten. In jenem Falle wollen wir von Markgallen, in diesem von Umwallungsgallen sprechen.

Vergleicht man zahlreiche Gallen, die der nämliche Parasit auf gleichartigen Pflanzenorganen erzeugt hat, so kann das Resultat ein verschiedenes sein. Entweder die Gallen sind einander gleich, oder es lassen sich allerhand Unterschiede — nicht selten recht beträchtliche — zwischen den einzelnen Exemplaren erkennen.

Selbst wenn man Hunderte von *munismalis*-Gallen miteinander vergleicht, wird man kaum eine finden, die ein wenig von der Norm abweiche; alle sind einander so ähnlich wie Abgüsse einer Hohlform. Die Gallen des *Neuroterus lenticularis* sind ebenfalls einander überaus ähnlich; höchstens ein paar Zwangsformen, die bei allzu dichter Besetzung des Mutterorgans die Gallen sich gegenseitig aufgenötigt haben, sind hier und da zu finden. Einander gleich oder doch sehr ähnlich und höchstens in der Größe, die innerhalb enger Grenzen schwanken kann, voneinander verschieden sind überhaupt außerordentlich viele Gallen, alle Mark-, alle histioiden Umwallungsgallen der Hymenopteren und Dipteren, die Beutelgallen der Aphiden und vieler Milben.

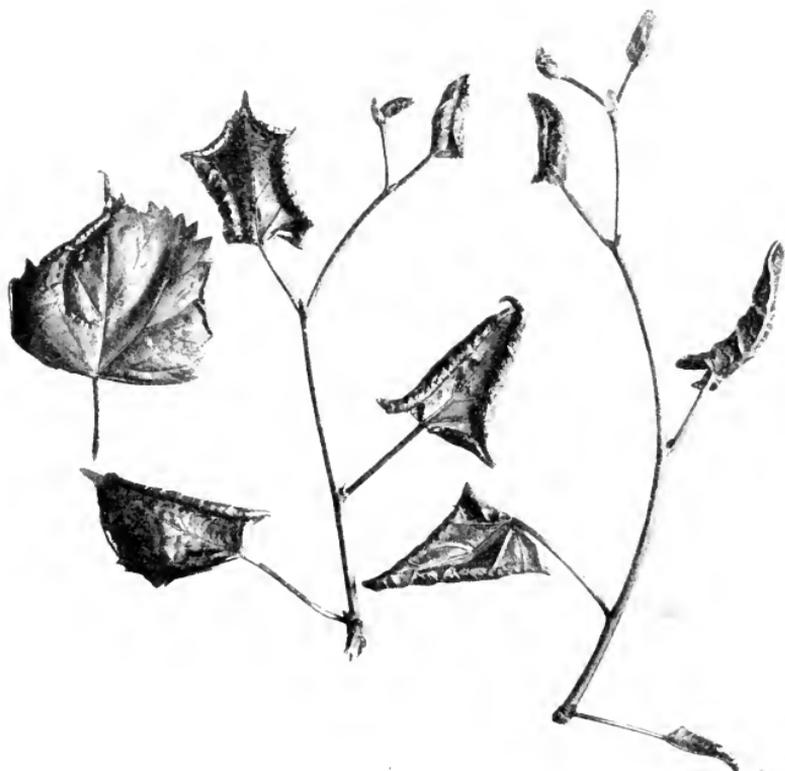
Ganz anders verhalten sich die meisten Pilzgallen; ihre Größenverhältnisse sind nicht konstant. Breitet sich der Pilz weit im Substrat aus, so entsteht eine große Galle; bleibt er aus irgendeinem Grunde auf ein enges Infektionsfeld beschränkt, so kommt nur eine kleine Galle zur Entwicklung. Auch die Formen wechseln entsprechend der Ausdehnung des Infektionsareals.

Unter den Zooceidien sind es viele Blattrandrollungen, die bald auf eine kurze Strecke beschränkt bleiben, bald ganze Blätter deformieren können (vgl. Fig. 59). Die beuligen Auftreibungen, welche viele Aphiden an Blättern hervorrufen, verhalten sich ganz ähnlich<sup>1)</sup>. Die krebsigen Wucherungen der Blutlaus haben weder bestimmte

<sup>1)</sup> Daß *Rhinocola speciosa*, eine pappelbewohnende Psyllide, in Mitteleuropa Blattrandrollungen hervorrufft (vgl. Löw, Fr., Beiträge zur Biologie und Synonymie der Psylloden, Verhandl. zool.-bot. Ges., Wien 1881. 31, 157; dort weitere Literaturangaben), und in Aragonien Rollungen und beutelförmige Auftreibungen der Blattspreite, scheint mir nicht gar so auffällig, wie manchen andern Autoren. Zwischen Rollungen und Auftreibungen sehen wir auch anderweitig gar mancherlei Übergänge auftreten.

Form-, noch Größenverhältnisse usw. Die Inkonstanz der Form, welche diese und andere histioide Gallen kennzeichnet, macht sie den organoiden Gallen wenigstens in einem Punkte vergleichbar.

Die Ursachen für die verschiedenartige Ausbildung der Gallenform werden wir auch für die histioiden Gallen sehr oft in dem un-



Figur 59. Einfluß des Alters der Wirtsorgane auf die Gestalt der Gallen:  
*Perrisia tilianvolvans* auf *Tilia*.

gleichen Alter, in dem die Wirtsorgane zur Zeit der Infektion standen, suchen müssen (s. o. p. 86). Bei den *Phylloxera*-Gallen des Rebstockes hat man zwischen Nodositäten und Tuberositäten unterschieden. Die ersteren entstehen an Wurzelteilen, deren Längenwachstum noch nicht abgeschlossen ist, und haben die Gestalt schwach halbmondförmig gekrümmter Schwellungen; die Tuberositäten sind napfförmige, bis 3 mm große Wucherungen, die an den Wurzeln

nach beendetem Längenwachstum entstehen. Die Beziehungen zwischen Alter des Wirtsorganes und Form der Galle werden namentlich in denjenigen Fällen deutlich, in welchen an einem Sproß die Deformation der Blätter von unten nach oben zunimmt; die ältesten Blätter oder Blüten sind in ihrer Form am wenigsten alteriert, die jüngsten sind gänzlich verunstaltet (vgl. Fig. 59 u. Fig. 74).

In anderen Fällen sind es biologische Eigentümlichkeiten der Parasiten, welche den Ausschlag geben. Form und Größe der Älchegallen fallen, wie FRANK beschreibt<sup>1)</sup>, verschieden aus, je nachdem ob der ersten Infektion Einwanderung neuer Tiere von außen folgt, oder die in der Galle herangewachsenen Tiere in der Galle selbst sich verbreiten. Starke Infektion und dichte Häufung der Gallen ruft andere Mißformen am Wirtsorgan hervor als schwache, vereinzelt Infektionen<sup>2)</sup>.

Diejenigen histioiden Gallen, welche bei ihrem Erscheinen auf gleichen Organen der Wirtspflanze durch konstante Formen sich auszeichnen, können diese auch unabhängig von der Wahl des Mutterorganes behalten: die Gallen des *Neuroterus baccarum* finden sich auf Blättern, Nebenblättern, Achsen und Infloreszenzen und haben in allen Fällen gleiche Form und gleiche Größe. Die Gallen von *Trigonaspis megaloptera* können aus den terminalen Vegetationspunkten von Knospen sich entwickeln oder können Blätter ersetzen; ihre Gestalt bleibt dieselbe<sup>3)</sup>.

Andere Gallen zeigen sich auf verschiedenen Organen ihres Wirtes in verschiedener Form. *Albugo candida* ruft auf Achsen von *Capsella bursa pastoris* geringe Schwellungen hervor, auf den Blüten die früher beschriebenen organoiden Umwandlungen (Fig. 11); auch für viele andere Gallenerzeuger gilt der Satz, daß die vegetativen Organe eines Gallenwirtes mit unscheinbaren histioiden Veränderungen auf die Gallenreize reagieren, während die Blüten derselben Nährpflanze von demselben Parasiten zur Produktion mannigfaltiger organoider Mißgestalten angeregt werden. Wie sehr kleine Unterschiede im Bau des infizierten Pflanzenorgans die Gestalt der Galle beeinflussen können, soll Figur 60 anschaulich machen: gerät *Perrisia fraxini* auf *Fraxinus* an die Mittelrippe eines Blättchens, so resultiert eine ganz anders gestaltete Galle (a), als wenn die mit zwei schmalen Flügeln ausgestatteten

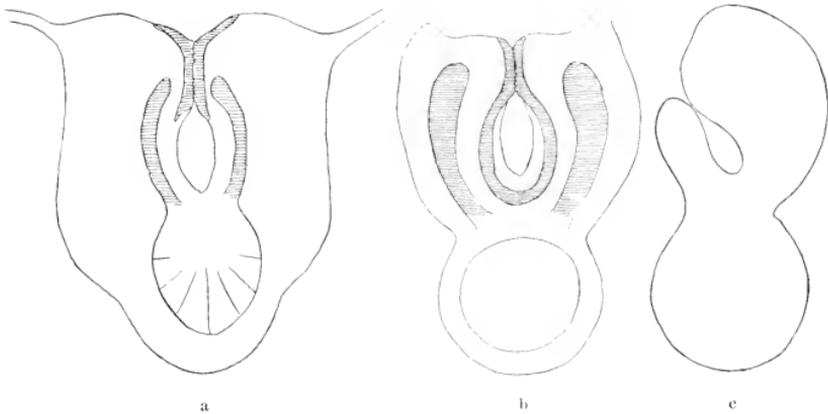
<sup>1)</sup> FRANK, Über das Wurzelälchen usw. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1854. 2, 145).

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. THOMAS' Beobachtungen über das *Cephaloucon myriadeum* (Ältere und neue Beobachtungen über Phytophagoecidien. Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1877. 49, 329).

<sup>3)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 130.

Blattspindeln der Infektion unterliegen (b) oder gar nur einer dieser beiden Flügel an der Gallenbildung teilnimmt (c).

Dafür, daß die differente Qualität verschiedener Wirtspflanzen die Entstehung wesentlich verschiedener Gallen veranlassen könnte, ist mir kein beweiskräftiges Beispiel bekannt. Wenn *Dasyneura Sisymbrii* an *Barbarea vulgaris* und an *Nasturtium silvestre*, wie Löw festgestellt hat<sup>1)</sup>, verschiedenartige Gallen hervorruft, so ist die Sache deswegen nicht gar so auffallend, weil die Fliege an beiden Wirtspflanzen verschiedene Organe zu Gallen werden läßt; bei *Barbarea vulgaris* werden einzelne Blüten zum Schwellen gebracht oder ganze Infloreszenzen zu schwammigen Konglomeraten verwandelt, während an *Nasturtium sil-*



Figur 60. Heteromorphie histioider Gallen: *Perrisia fraxini* auf *Fraxinus*. a, Infektion einer Mittelrippe; b und c, Infektion einer Blattspindel.

*vestre* und anderen *N.*-Arten aus den Blattaachsen kleine filzige Gebilde hervorgehen.

Daß die Form der Gallen auch noch durch viele andere Faktoren, die bisher noch dunkel sind, beeinflusst und bestimmt werden kann, — namentlich durch den Ernährungszustand der infizierten Organe, — unterliegt keinem Zweifel. —

Die Größe der histioiden Gallen ist sehr verschieden. Die kleinsten bestehen nur aus einer einzigen Zelle. In der europäischen Gallenflora ist die Galle des *Pemphigus cornicularius* (auf *Pistacia*), die bis 20 cm lang werden kann, die größte. Vielleicht hat ASHMEAD recht,

<sup>1)</sup> Löw, FR., Über Gallmücken (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1877. 27, 1, 22).

wenn er die Galle des mexikanischen *Andricus championi* als die größte Eichengalle bezeichnet<sup>1)</sup>; sie wird nach ihm bis  $4\frac{1}{2}$  Zoll lang und 3 Zoll breit.

Wir wollen — zum Teil im Anschluß an KERNER<sup>2)</sup> — der Reihe nach die Filzgallen, hiernach diejenigen Gallen, bei welchen durch Biegungen, Rollungen, Faltungen, Ausstülpungen der Spreiten die Plastik der Blattlamina abnorm wird, und schließlich diejenigen Gallen besprechen, welche durch Dickenwachstum des infizierten Pflanzenorgans zustande kommen; bei letzteren wollen wir drei verschiedene Gruppen unterscheiden, je nachdem, ob die Gallenerzeuger dauernd auf der Oberfläche des gallentragenden Organs bzw. der Galle selber bleiben, ob sie allmählich durch Wachstum der Pflanzengewebe ins Innere des Wirtsorgans hineingeraten, oder ob sie von Anfang an in diesem sich befinden. Schon jetzt mag darauf aufmerksam gemacht werden, daß eine scharfe Scheidung zwischen den einzelnen Gruppen der histioiden Gallen unmöglich ist; wir werden nachher eine ganze Reihe verschiedenartiger Übergangsformen namhaft zu machen haben.

Obwohl die Zahl der Pilze, welche histioide Gallen hervorrufen, sehr stattlich ist, wird unsere Aufmerksamkeit bei den nachfolgenden Schilderungen doch fast ausschließlich den Zooecidien zuzuwenden sein. Die Mycoecidien sind, soweit es sich um histioide Gallenprodukte handelt, von geringer Formenmannigfaltigkeit, so daß es genügen wird, bei Besprechung der Haarbildung, der Beutelgallen und im letzten Abschnitt auf sie einzugehen.

#### a) Haarbildung.

Bildung von Haaren ist ein bei Gallen der verschiedensten Art weitverbreiteter Vorgang (s. Kap. IV). Wir beschränken uns hier auf die Schilderung derjenigen Gallen, bei welchen die Haarbildung der einzige oder wenigstens der sinnfälligste Gallenbildungsprozeß ist. Gallen dieser Art wollen wir als Filzgallen oder Erineumgallen<sup>3)</sup> bezeichnen. Filzgallen sind nur von oberirdischen Pflanzenorganen bekannt. Sie werden fast ausschließlich von Milben hervorgerufen.

<sup>1)</sup> ASHMEAD, W. H., The largest oak-gall in the world and its parasites (Entom. News 1899. 10, 193; vgl. Bot. Jahresber. 1899. 2, 470).

<sup>2)</sup> KERNER, Pflanzenleben, 2, 520 ff.

<sup>3)</sup> Über die Erforschungsgeschichte der Erineumgallen vgl. oben p. 15; von der zitierten Literatur vgl. namentlich THOMAS, FR., Über *Phytoptus* DEJ. etc. 1869 (s. o. p. 7, Anm. 3).

Der bevorzugteste Platz für Filzgallen sind die Blätter, insbesondere die Unterseiten der Spreiten; doch treten auch an Blattstielen, Achsen, an Blüten gelegentlich Filzgallen auf. Sie bilden je nach dem Grad der Infektion größere oder kleinere, meist silberweiße oder schwach rötliche Trichomrasen auf den Blättern, die bald als regellos gestaltete Flecke das Grün der Blattspreite unterbrechen, bald in der Form von den Blattadern bestimmt werden, indem sie diesen folgen (*Eriophyes nervisequis* ruft auf *Fagus* das „*Erineum nervisequam*“ KUNZE hervor; *Eriophyes tiliae* var. *liosoma* auf *Tilia* das „*Erineum nervale*“ KUNZE usw.) oder sie meiden wie *Eriophyes brevitarsus* auf *Alnus* („*Erineum alneum*“ PERSOON u. dergl.) oder die Winkel zwischen Haupt- und Seitennerven bevorzugen (*Eriophyes Nalepai* auf *Alnus* ruft das „*Erineum axillare*“ FEE hervor; vgl. oben p. 51 und Fig. 23b).

Weitaus die meisten *Erineum*-gallen finden sich an den angiospermen Holzgewächsen: *Acer*, *Tilia*, *Alnus*, *Fagus*, *Vitis* u. a. tragen auf ihren Blättern außerordentlich oft derartige Trichomgruppen; die gleichen Gebilde kommen aber auch an Kräutern vor (*Eriophyes nudus* auf *Geum*: „*Erineum Gei*“ FRIES; *E. sanguisorbae* auf *Poterium*; *E. parvulus* auf *Potentilla*). Gerade bei diesen ist der Fall nicht selten, daß ganze Sproßabschnitte der infizierten Pflanze von dem Filz überzogen werden (z. B. *Geum* nach Infektion durch *E. nudus*).

Unter den Mycoecidien findet der Typus der Filzgallen nur wenige Vertreter; nur einige Chytridiaceengallen kommen in Betracht: *Synchytrium papillatum* z. B. ruft Haarrasen hervor, die in vielen Punkten an die der Gallmilben erinnern (vgl. Fig. 149).

Ein wichtiger biologischer Unterschied zwischen den Haargallen der Milben und der Synchytrien liegt vor allem darin, daß diese in den Haaren leben, jene zwischen ihnen. Eine Ausnahme macht das *Synchytrium pilificum*, dessen Haare neben der infizierten Zelle entstehen (vgl. Fig. 112).

Bei Behandlung der Gallenanatomie (Kapitel IV) werden wir auf die *Erineum*-gallen ausführlich zurückkommen müssen. —

Der Terminus *Erineum* wird auch für Gallen angewendet, welche nur äußerlich den bisher besprochenen Trichomrasen gleichen. Das *Erineum populinum*, welches *Phyllocoptes populi* auf *Populus tremula* erzeugt (Fig. 97), verdankt, wie wir später sehen werden, komplizierteren Wachstumsvorgängen seine Entstehung. Ähnliches gilt von dem *Erineum juglandis* des *Eriophyes tristriatus* var. *erinea* auf *Juglans*.

In manchen Fällen bleibt zwar die Haarbildung die auffälligste Veränderung an den infizierten Stellen des Blattes, kombiniert sich aber insofern noch mit Veränderungen anderer Art, als die von dem abnormen Haarkleid überzogenen Stellen mehr oder minder stark sich vorwölben, — bei den Filzgallen des Ahorns und bei vielen anderen

kann man dergleichen oft beobachten, -- oder daß bei Infektion des Blattrandes dieser sich ein wenig einrollt; letzteres ist der Fall bei dem sog. *Erineum clandestinum* GREV., welches *Eriophyes goniothorax* auf *Crataegus* entstehen läßt (Fig. 23c). Formen dieser Art mögen uns den Übergang zu den Blattrollungen und den Beutelgallen vermitteln.

### b) Flächenwachstum.

Nach der Form, in welche die Blätter oder Teile von ihnen nach der Besiedelung durch Gallenerzeuger infolge der Anomalien im Flächenwachstum gebracht werden, wollen wir zwischen Blattrollungen und Blattfaltungsgallen einerseits, Blattbeutelgallen andererseits unterscheiden.

#### Blattrollungen und Blattfaltungsgallen.

Gallen, welche Anomalien in der Plastik des infizierten Organes darstellen, -- es handelt sich dabei fast ausschließlich um Blattgallen, -- können auf verschiedene Weise zustande kommen. Entweder die Faltungen und Rollungen, welche dem Blatt in seiner Knospenlage eigen sind und normalerweise beim Heranwachsen des Blattes sich ausgleichen, bleiben abnorm lange erhalten, so daß die für die Galle charakteristischen Formen nicht durch abnormes Wachstum, sondern nur durch das Ausbleiben normaler Wachstumsprozesse zustande kommen, -- oder die abnorme Plastik des Blattes ist auf abnormes Wachstum zurückzuführen. Beide Entstehungsweisen können sich nicht nur miteinander, sondern mit mannigfaltigen anderen Prozessen kombinieren, welche die abnorm modellierten Teile der Blattspreite auch hinsichtlich ihrer qualitativen Eigenschaften in verschiedenstem Grade modifizieren.

Gallen, welche ihre charakteristische Plastik im wesentlichen durch unvollkommene Hemmung in der Blattentfaltung erhalten, stehen den Pseudocecidien (s. o. p. 6) nahe.

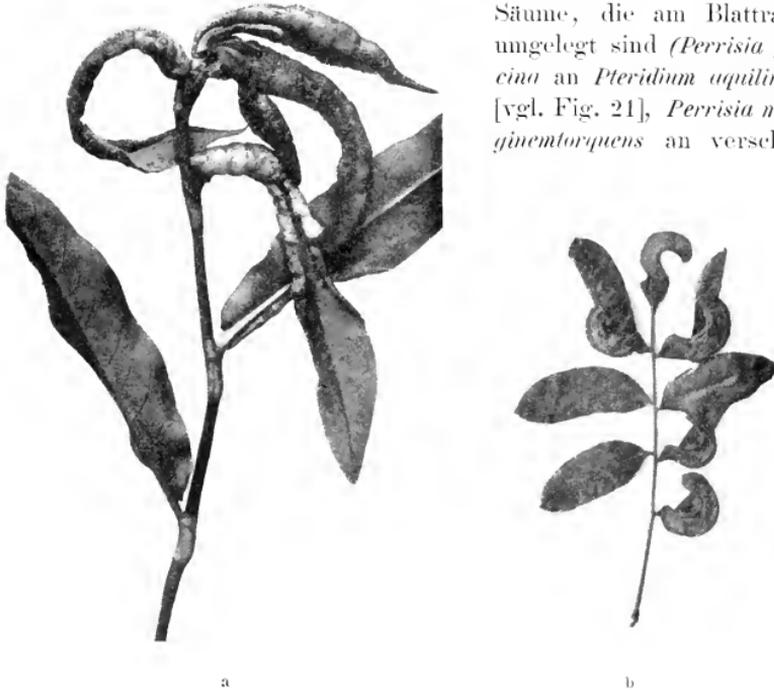
THOMAS, der als erster auf die Beziehungen zwischen Vernation und Gallenform aufmerksam gemacht hat<sup>1)</sup>, führt die Faltungen der *Carpinus*-Blätter durch *Eriophyes macrotrichus* auf ihre *vernatio plicativa* zurück, die Faltungen von *Coronilla* und anderen Papilionaceen durch Milben (wohl *Phyllocoptes coronillae*) auf ihre *vernatio duplicativa*: un-

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., Beiträge zur Kenntnis der Milbengallen und der Gallmilben: Die Stellung der Blattgallen an den Holzgewächsen und die Lebensweise von *Phylloptus* (Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1873. 42, 513, 537).

vollkommen fixierte Knospelage stellen ferner die Randrollungsgallen von *Crataegus*, *Populus*, *Pirus*, *Sambucus*, *Lonicera nigra*, *Evonymus* und *Viola* dar.

Wir wenden uns jetzt zur Beschreibung der Gallenformen.

Die Rollungen, welche die Blattspreiten nach der Galleninfektion zeigen, können sehr verschieden gestaltet sein. Entweder es handelt sich ähnlich wie beim „falschen“ Indasium mancher Farne um schmale Säume, die am Blattrand umgelegt sind (*Perrisia filicina* an *Pteridium aquilinum* [vgl. Fig. 21], *Perrisia marginatorquens* an verschie-



Figur 61. Blattrandfaltungen: a, Gallen von wechselnder Größe und mit unscharfen Grenzen (*Perrisia persicariae* an *Polygonum amphibium*); b, Gallen von konstanter Form und Größe und mit scharfen Grenzen (*Penphigus semilunarius* an *Pistacia*).

denen *Salix*-Arten, *Perrisia tiliamvolvens* an *Tilia* [vgl. Fig. 59]), oder um lockere zigarrenähnliche Rollen, die einen großen Teil der Blattspreite in Anspruch nehmen (*Schizoneura ulmi* auf *Ulmus*); schreitet die Rollung von beiden Blatthälften aus vorwärts, so kann das ganze Blatt seine normale Plastik verlieren und in toto zu einem ähnlichen „Rollblatte“ werden, wie es normalerweise die Blätter von *Erica*- oder *Empetrum*-Arten sind (*Eriophyes alpestris* auf *Rhododendron*, *Perrisia*

*persicariae*, s. u.). Die Blattränder können in sanfter Rundung umgebogen, sie können aber auch in scharfer Knickung umgelegt erscheinen; dabei kann die Rollung des Randes entweder involutiv, d. h. nach oben, oder revolutiv, d. h. nach unten gewandt sein. Involutiv sind die Blattrandrollungen, welche *Perrisia tiliamvolvens* an Lindenblättern entstehen läßt (vgl. Fig. 59), revolutiv sind die leuchtend rot gefärbten Produkte der *P. persicariae* an verschiedenen *Polygonum*-Arten (vgl. Fig. 61 a). *Macrodiptosis dryobia* schlägt die Blattzipfel der Eiche scharf nach unten um, *M. volvens* klappt zwischen je zwei Blattzipfeln den Rand nach oben. Es gibt schließlich auch Gallenerzeuger, die unter Umständen an dem nämlichen Blatte den Blattrand das eine Mal involutiv, das andere Mal revolutiv einschlagen (blattrandrollende Eriophyiden<sup>1)</sup> auf *Salix*-Arten, *Eriophyes stenaspis* auf *Fagus*, [BREMIS *Legnon circumscriptum*]; *E. tetratrichus*, welcher die Blattränder der Linde meist nach oben einschlägt, ruft zuweilen auch revolute Blattrandrollungen hervor).

Weiterhin ist zu beachten, daß die Blattrollen durch scharfe Abgrenzung gegen die benachbarten Blatteile durch Form, Farbe und Konsistenz des an der Rollenbildung beteiligten Blattabschnittes den Eindruck eines selbständigen Gebildes und Tierbehälters machen können, — und daß in anderen Fällen der Übergang zwischen infiziertem und nichtinfiziertem Blatteil ein allmählicher ist; in letztem Falle lassen die Gallenrollen auch keine besonders charakteristische Form, keine Konstanz in ihren Größenverhältnissen erkennen, während beides den Rollen der ersten Art zuzukommen pflegt. Beispiele für die erste Reihe liefern die durch Einschlagen des Blattrandes zustande kommenden *Pemphigus*-Gallen auf *Pistacia terebinthus*: die Galle des *Pemphigus follicularius* ist involutiv nach oben geklappt, die des *P. retroflexus* revolutiv nach unten. Die involutive Galle des *P. semilunarius* ist überdies durch eine Faltung des Blattes am inneren Rande der Galle (vgl. Fig. 61 b) und durch ihre sehr charakteristische halbmondförmige Krümmung hervorragend gekennzeichnet. Blattfaltungsgallen der ersten Art sind oft noch dadurch gekennzeichnet, daß ihre Ränder wenigstens in bestimmten Stadien der Entwicklung fest aufliegen und ein allseits geschlossenes Gehäuse vortäuschen; außer an den genannten *Pemphigus*-Gallen kann man dergleichen auch an den interessanten Psyllidengallen auf *Rhamnus* (*Trichopsylla Walkeri*, vgl. Fig. 141) gut erkennen. — Gallen der zweiten Art, für welche als Beispiele die schwach gekrümmten Aufwärtsrollungen auf *Atriplex* (*Aphis atriplicis*), die weißlichen, violettgeaderten revolutiven Rollen auf *Fraxinus* (*Psyllopsis*

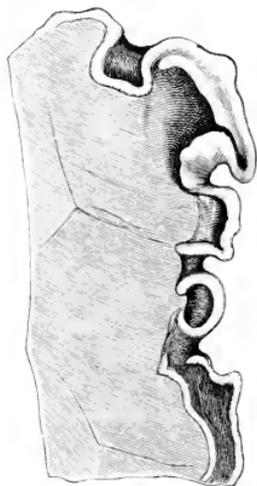
<sup>1)</sup> HOUEARD, Catalogue, 1909. 143 (S. 53).

*fraxini*) und die schon genannten Gallen auf *Polygonum* (*Perrisia persicariae*) (vgl. Fig. 61 a) genannt sein mögen, sind nur ganz unvollkommen geschlossen und lassen sich ohne weiteres aufwickeln.

Es versteht sich von selbst, daß durch Kombination der Prozesse, welche die Biegung oder Rollung des Blattrandes bedingen, mit irgendwelchen anderen Wachstums- und Gestaltungsprozessen die Form der Rollgalle wesentlich beeinflußt werden kann. Ein schönes Beispiel ist die bereits genannte Galle des *Pemphigus semilunarius* mit ihrer konstant wiederkehrenden halbmondförmigen Krümmung. Außerordentlich häufig ist die Kombination der Blattrandrollung mit Dickenwachstum des umgeschlagenen Saumes; solche knorpelige Randgallen rufen z. B. *Trichopsylla Walkeri* an *Rhamnus*, viele *Pemphigus*-Arten an *Pistacia*, ferner manche Eriophyiden (s. o.) an verschiedenen *Salix*-Arten hervor. Merkwürdig sind die Kräuselungen, welche *Eriophyes xylostei* an *Lonicera xylosteum* hervorruft — BREMIS „*Legnon laxum*“: der Blattrand ist nicht nur nach oben umgeschlagen und mit seinem äußersten Saum wieder nach außen zurückgewandt, sondern auch plastisch deformiert, wie mit der Brennschere behandelt, wellig gebogen oder in gekrümmte Falten gelegt (vgl. Fig. 62).

Alle bisher genannten Rollgallen, die zu den verschiedensten Gruppen tierischer Gallenerzeuger gehören, sind dadurch gekennzeichnet, daß bei ihnen die Gallentiere dauernd auf der Oberfläche des infizierten Pflanzenorgans leben. THOMAS hat mit einer interessanten Galle bekannt gemacht, bei welcher die Rollung durch einen im Innern des Blattes lebenden Parasiten hervorgerufen wird<sup>1)</sup> (*Tylenchus* auf *Dryas octopetala*).

Werden die Rollgallen durch oberflächlich aufsitzende Tiere erzeugt, so erfolgt die Rollung oder Faltung stets derart, daß die Gallentiere auf die konkave Seite, d. h. ins Innere der Rolle geraten; findet die Infektion oberseits auf dem Blatte statt, so fällt also die Rollung involutiv aus; siedeln sich die Parasiten auf der Unterseite an, so entsteht eine revolute Rollung. In den einfachsten Fällen wird eine



Figur 62. Blattrandkräuselung: *Eriophyes xylostei* auf *Lonicera xylosteum*.

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., *Synchytrium* und *Anguillula* auf *Dryas* (Bot. Zentralblatt. 1880, 761).

durch den Parasiten bedingte Hemmung des Wachstums bereits genügen, um das Zustandekommen der Gallen zu erklären: bei der von *Eriophyes alpestris* auf *Rhododendron ferrugineum* erzeugten Galle entspricht die Plastik des gerollten Blattes im wesentlichen der Knospenlage des Blattes. Ob lokale einseitige Hemmung des Flächenwachstums, welche der Parasit an der von ihm besiedelten Seite des Blattes hervorzurufen vermag, ausreicht, um auch revolute Rollungen, d. h. solche, welche der Knospenlage zumeist widersprechen, hervorzurufen, bedarf näherer Untersuchung. In vielen Fällen kommen zweifellos die Rollgallen dadurch zustande, daß der Parasit eine lokale Förderung des Flächenwachstums verursacht, die aber auf der von ihm besiedelten Seite schwächer ausfällt als auf der ihm ferner liegenden. Der Unterschied in der Intensität des Flächenwachstums der Blattoberseite und Blattunterseite fällt in allen Fällen zu ungunsten der dem Parasiten zugewandten und seiner Wirkung unmittelbar ausgesetzten Seite des Blattes aus und erklärt die Erscheinung, daß der Parasit stets auf der konkaven Seite der Galle zu finden ist. Zu Betrachtungen ganz ähnlicher Art wird uns die nachfolgende Gruppe von Gallen Anlaß geben.

#### Beutelgallen.

Wenn irgendein eng umschriebener Bezirk in der Binnfläche einer Blattspreite durch einen Parasiten zu abnorm lebhaftem Flächenwachstum angeregt wird, so kann es nicht ausbleiben, daß der infizierte Blatteil sich über das Niveau seiner Nachbarschaft herauswölbt. Es werden flache Buckel, Vorwölbungen, „Bullositäten“ verschiedenster Form zustande kommen müssen, Aussackungen von der Gestalt kleiner Falten oder Taschen, deren Basis um so größer ausfallen wird, je ausgedehnter das infizierte und zu abnormalem Wachstum angeregte Blattfeld war, und die um so mehr über das Niveau der normalen Blattfläche sich erheben werden, je intensiver das abnormale Flächenwachstum sich betätigt, dem sie ihre Entstehung verdanken.

In weitaus der größten Mehrzahl der Fälle wölben sich alle diese Beutel, Taschen usw. nach oben vor, so daß die konkave Höhlung oder der mehr oder minder enge Eingangsporus der Gallen auf der Blattunterseite sich befindet.

Beutelgallen im weitesten Sinne des Wortes werden durch Pilze (*Exoascus Tosquinetii* auf *Abus*, *Taphrina aurea* auf *Populus* u. v. a.), namentlich aber durch Tiere, zumal durch Milben und Insekten hervorgerufen. Unter den Milbengallen spielen die beutelförmigen Gallen als die neben den Filzgallen verbreitetste Form eine große Rolle. Von den Insekten sind es hauptsächlich die Aphiden, welche Beutelgallen erzeugen. Auf

beutelartige Gallen der Psylliden wird später noch hinzuweisen sein<sup>1)</sup>. Daß auch Dipteren Beutelgallen erzeugen können, lehrt die Galle des *Oligotrophus bursarius* auf *Glechoma hederacea* (vgl. Fig. 146).

Wenn unter dem Einfluß des Gallenparasiten ein größerer oder kleinerer Teil der Blattspreite sich streckt und durch die umliegenden Teile zur Vorwölbung gezwungen wird, so läßt sich aus seinem Flächenwachstum zunächst noch keine Folgerung darüber ableiten, ob der Ausschlag der Blattspreite nach oben oder nach unten erfolgen wird. Da er tatsächlich immer so erfolgt, daß die Parasiten auf die konkave Seite zu liegen kommen — man vergleiche das vorhin über die Rollgallen Gesagte —, so besteht kein Zweifel, daß die Richtung des Ausschlags von zufälligen Faktoren unabhängig ist und durch gesetzmäßig sich wiederholende Wachstumserscheinungen bestimmt wird<sup>2)</sup>. Offenbar wächst diejenige Schicht des Blattes, welche dem Parasiten zugewandt ist, schwächer als die ihm abgewandte — eine Erklärung, die durch die mikroskopischen Befunde, wie wir später sehen werden, gestützt wird.

Von den zahlreichen verschiedenen Formen, welche die Blattbeulen und Blattbeutelchen annehmen können, wollen wir wenigstens die verbreitetsten und die auffallendsten anführen.

Wenn das Infektionsareal groß ist, entstehen naturgemäß breite Blasen, die solche Ausdehnung gewinnen können, daß sie fast das ganze Blatt in Anspruch nehmen und von der normalen Plastik der Blattspreite so gut wie nichts mehr übrig lassen. Das ist z. B. nach Besiedelung verschiedener *Ribes*-Arten durch *Myzus ribis* der Fall. Wenn so große Blattbezirke an dem abnormen Flächenwachstum teilnehmen, so kann man oft beobachten, daß die stärkeren Leitbündel minder stark wachsen, als die zwischen ihnen liegenden Felder; diese wölben sich dann besonders stark vor und machen das Blatt runzelig: in den vertieften Riefen liegen die Leitbündel (KERNERS „Runzelgallen“). Auch an Pilzgallen ist diese Runzelbildung zu beobachten, wie die *Athys*-Galle des *Exoascus Tosquinetii* (vgl. Fig. 63) und andere ähnliche *Exoascus*-Gallen lehren.

<sup>1)</sup> Vgl. die Zusammenstellung von Löw, Fr., Mitteilungen über Psylliden (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1879. 29, 549).

<sup>2)</sup> Immerhin gibt es einige wenige Gallen, bei welchen die Richtung, in welcher die Blattbeule über das Niveau der normalen Spreitenteile anschlägt, wechseln kann. Bei *Acer platanooides* habe ich mehrfach beobachtet, daß sich bei Bildung von Erneumgallen an manchen Blättern die Blätterhebungen ständig nach unten vorbenten, so daß die Trichomfläche der Galle entgegen der Regel auf die konvexe Seite zu liegen kam. — Von DOCTERS v. LEEUWEN-RIJNSVAAN (Einige Gallen aus Java. Marcellia 1909. 8, 69) wird ein *Erineum* auf *Melastoma polyantha* beschrieben, welches auf der konvexen Seite der Blattaufreibung sitzt.

Ist das Infektionsareal klein, so entstehen Beutel und Taschen mit engem Eingang, der noch durch Haarbildung oder durch Dickenwachstum der Beutelwand besonders verengt werden kann. Verwachsung der sich berührenden Ränder des Eingangsporus tritt aber im allgemeinen nicht ein, so daß die Entstehung der Galle durch Einstülpung der Lamina stets deutlich erkennbar bleibt.

Mit der Größe, insbesondere mit der Höhe oder Länge der Beutelgalle hat die Größe des Infektionsareals insofern nichts zu tun, als auch auf sehr kleinen Arealen voluminöse Gallen sich

erheben können, wenn nur das abnorme Flächenwachstum der infizierten Blatteile sich energisch genug betätigt.

Für Beutelgallen von kugliger Form hat BREMS alter Name *Cephaloneon* (Köpfchengalle) sich erhalten: *Eriophyes macrorrhynchus* ruft auf *Acer campestre* u. a. das winzige *Cephaloneon myriadeum* (vgl. o. p. S2), *E. macrochelus* das *Cephaloneon solitarium* usw. hervor. Entstehen hörnchenartige Gebilde, die mehr lang als breit sind, so spricht man mit BREMS von *Ceratoneon*-Formen: *Eriophyes padi* erzeugt auf *Prunus padus* das *Ceratoneon attenuatum*.



Figur 63. Blasenförmiges Mycocecidium: *Erioseus Tosquinetii* auf *Alnus*.

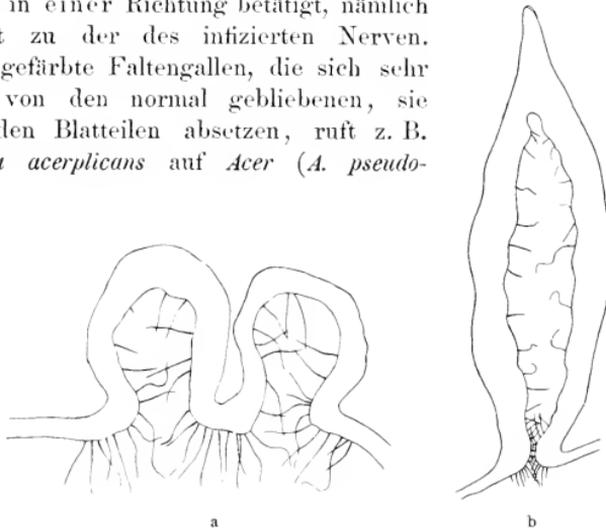
Beutelgallen mit relativ weiter Eingangsöffnung und kopfförmig abgesetzter Spitze ruft *Trioza Kiefferi* auf *Rhamnus alaternus*<sup>1)</sup> hervor; an der breiten Basis weit geöffnet sind die seltsamen pyramidenförmigen Beutelgallen unbekannter Provenienz, die HOUARD für *Acer pseudoplatanus* beschrieben hat<sup>2)</sup>.

Bei vielen Beutelgallen ist die Eingangsöffnung spaltförmig.

<sup>1)</sup> HOUARD, Catalogue Nr. 4062.

<sup>2)</sup> Ibid. Nr. 3951.

Das ist namentlich bei denjenigen Beutelgallen der Fall, deren Bildung die Infektion einer den Mittel- oder Seitennerven des Blattes parallel laufenden Zone vorausgeht, z. B. bei der Galle der *Pemphigus marsupialis* auf *Populus*. Folgt der „Beutel“ der Galle auf relativ weite Strecken einem Nerven, so bilden sich wulstige Säume und hohle, fleischige Leisten auf den Blättern, für die wir den Namen der „Faltengallen“ (KERNER<sup>1</sup>) akzeptieren können. Auch sie kommen, wie sich von selbst erklärt, durch abnorm gesteigertes Flächenwachstum zustande, aber durch Flächenwachstum, das sich vornehmlich in einer Richtung betätigt, nämlich senkrecht zu der des infizierten Nerven. Lebhaft gefärbte Faltengallen, die sich sehr deutlich von den normal gebliebenen, sie umgebenden Blatteilen absetzen, ruft z. B. *Contarinia acerpicans* auf *Acer* (*A. pseudo-*



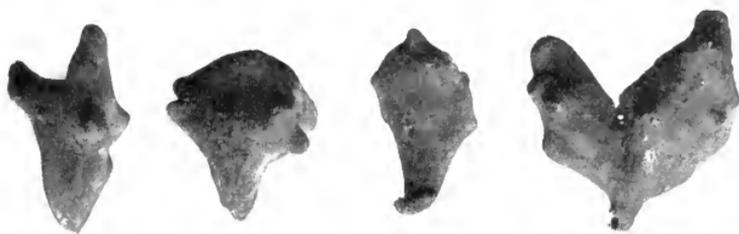
Figur 64. Beutelgallen: a, *Eriophyes macrorrhynchus* auf *Acer campestre*, alle Teile der Galle sind ungefähr gleichmäßig am Wachstum beteiligt; b, *E. tiliae* auf *Tilia*, Spitzenwachstum.

*platanus* u. a.) hervor, ferner *Putoniella marsupialis* auf *Prunus spinosa*. Habituell ihnen nicht unähnlich sind die gekräuselten Blattfalten, welche an den von *Eriophyes macrotrichus* infizierten Blättern von *Carpinus betulus* den Seitennerven folgen und BREMIS „*Legnon confusum*“ entstehen lassen. Die Abhängigkeit ihrer Form von der Knospenlage (p. 135) ist leicht zu erkennen.

Abgesehen von der Größe des Infektionsareales, von der vorhin die Rede war, ist die Gestalt der Beutelgalle namentlich auch von der etwa eintretenden Lokalisation des Wachstums in ihm abhängig. Wenn auch über die ersten Entwicklungsstadien der Galle hinaus das Wachstum in allen Teilen des Infektionsareales sich un-

<sup>1</sup>) KERNER a. a. O. 2, 524.

gefähr gleich stark betätigt, so muß schließlich eine Galle von annähernd kugliger Gestalt zustande kommen (vgl. Fig. 64a). Wächst der oberste Teil der Galle am stärksten, so resultieren langgestreckte schlauchförmige Gallen (vgl. Fig. 64b). Kontrollpunkte, welche die Lokalisation des Wachstums bei Beutelgallen zu beobachten gestatten, geben die Haare in ihrem Innern ab<sup>1)</sup>. Bilden sich neben dem Vegetationspunkt an der Spitze der Gallen noch neue „sekundäre Vegetationspunkte“ mit gesteigerter Wachstumstätigkeit, so entstehen gelappte und verzweigte Formen wie bei den ihres hohen Gerbstoffgehaltes wegen technisch wertvollen Gallen der Aphide *Schlechtendalia chinensis* auf *Rhus semialata*. Diese stellen hohle, bis 8 cm lange, dünnwandige Blasen von unregelmäßig gelappten Formen dar und sind meist mit mehreren geraden oder gekrümmten Fortsätzen ausgestattet (vgl. Fig. 65<sup>2)</sup>. Von den ein-



Figur 65. Gegliederte Beutelgallen: *Schlechtendalia chinensis* auf *Rhus semialata*.

heimischen Gallen können mit ihnen z. B. die großen, unregelmäßig höckerigen Gallen der auf Ulmen lebenden *Schizoneura lanuginosa* verglichen werden<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Besonders ausführlich hat sich über das Wachstum der Beutelgallen FRANK geäußert (Die Pflanzenkrankheiten, SCHENKS Handb. d. Botanik, 1881, 1, 327, 543). Bei der von FRANK genauer geschilderten Galle des *Eriophyes padi* (auf *Prunus padus*) sind die jungen Vorstülpungen inwendig in allen ihren Teilen gleichmäßig mit Haaren ausgestattet; bei den älteren Gallen finden sich die Haare nur im untersten Teil; der neu hinzugekommene obere Teil ist haarlos. Ähnliche Verhältnisse findet FRANK bei der Galle des *Eriophyes tiliae* (auf *Tilia*).

<sup>2)</sup> Ihre Entstehungsgeschichte ist noch unklar, und es geschieht nur mit Vorbehalt, wenn ich sie hier unter den Beutelgallen nenne. Durch ihre große Höhlung und ihre dünne Wand stimmen sie zwar mit diesen gut überein; COURENET gibt aber an, daß sich nirgends an ihnen eine Öffnung befinde (Etude sur les galles produites par les aphidiens, 1879); freilich wäre es möglich, daß die *Schlechtendalia*-Galle nach Art der Beutelgallen entstände, ihr Eingangsporus aber später durch Verwachsen der Ränder geschlossen würde.

<sup>3)</sup> Auch die Entstehung dieser großen Galle bringt Überraschungen. Wenigstens kann die Galle nach KESSLER (Die Lebensgeschichte der auf *Ulmus cam-*

Weitere Varianten im Typus der Beutelgallen kommen dadurch zustande, daß das Längenwachstum der infizierten Blatteile sich mit Wachstumsvorgängen anderer Art, vor allem mit lokalem Dickenwachstum, kombiniert. Solches Dickenwachstum betätigt sich entweder am Eingang der Beutelgallen oder in ihrem Innern: im ersten Fall entstehen Beutelgallen mit „Mündungswall“, im zweiten entstehen in ihnen fleischige Zapfen oder Leisten, die den von der Galle umschlossenen Hohlraum unvollkommen septieren.

Von einem Mündungswall spricht man, wenn rings um den Eingang der Galle durch Dickenwachstum eine den offenen Porus einengende oder nur umrahmende Gewebeleiste zustande kommt. Diese hält sich zuweilen innerhalb ganz bescheidener Größenverhältnisse, in anderen Fällen wächst sie mächtig heran und macht unter Umständen die Hauptmasse der Galle aus.

Die im Innern der Galle entstehenden Gewebezapfen oder falschen Scheidewände bleiben entweder schwächliche Gewebewucherungen oder entstehen in großer Reichlichkeit und Üppigkeit, so daß das Innere der Galle fast ganz von ihnen erfüllt wird. Während die Beutel, welche die betreffenden Gallentiere entstehen lassen, in Form und Größe in vielen Fällen ziemlich konstant sind, lassen die inneren Septierungen keine Gesetzmäßigkeit in Zahl und Gestalt erkennen.

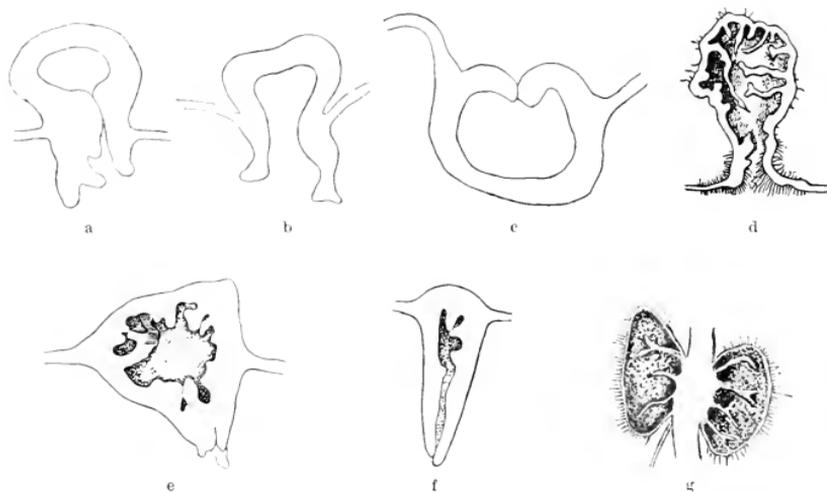
Figur 66 bringt einige Erläuterungen hierzu: a und b zeigen die Beutelgallen des *Eriophyes laevis* auf *Alnus*; die Mündungswälle sind fast ebenso hoch wie die Beutel und ragen weit über das Niveau der Blattunterseite hervor; ihre Form wechselt von einem zum anderen Gallenindividuum mehr oder weniger. Bei c ist die von *E. similis* auf *Prunus spinosa* erzeugte Galle mit ihrem blattoberseits liegenden Mündungswall dargestellt; er liegt ungefähr in der Ebene des Blattes und ist meist sehr regelmäßig gestaltet. Die Gallen verschiedener Eriophyiden auf *Salix* sind in der auf Figur 66 d kenntlichen Art unvollkommen septiert. Mündungswall und Septen finden sich bei den Blattgallen des *Eriophyes fraxinicola*: die Höhe der Beutel und der Mündungswälle kann sehr verschieden ausfallen (Fig. 66 e u. f). Bleibt der Beutel so stark hinter dem unterseits entstehenden Mündungswall an Größe zurück wie in dem bei f dargestellten Falle, so werden wir füglich kaum noch von Beutelgallen sprechen dürfen und die vorliegenden Gebilde vielmehr den Umwallungsgallen zurechnen müssen.

---

*pestris* L. vorkommenden Aphidenarten usw. Kassel 1878) anstatt durch Beutelbildung auf einem Blatt (vgl. COURENER a. a. O.) durch Deformation mehrerer junger Blättchen zustandekommen; eine erneute Prüfung der Entwicklungsgeschichte dieser Gallen wäre erwünscht.

Bei der Behandlung dieser Gruppe (s. u. p. 152 ff.) werden wir denselben Wachstumsvorgängen begegnen, die bei den soeben geschilderten Gallen zur Bildung von Septen und Mündungswällen führen.

Eine letzte Abwandlung des Beutelgallentypus kommt dann zustande, wenn die Ränder der zunächst offenen Gallengebilde miteinander verwachsen. Möglicherweise kommt die bereits genannte Galle der *Schlechtendalia chinensis* auf diesem Wege zustande. Festgestellt ist bisher dieser Entwicklungsmodus nur für die Galle des *Pemphigus cornicularius* (auf *Pistacia terebinthus* und anderen *Pistacia*-Arten), die



Figur 66. Mündungswall und unvollkommene Scheidewände: a und b, *Eriophyes laevis* auf *Alnus*; c, *E. similis* auf *Prunus spinosa*; d, Eriophyide auf *Salix* (nach Rübsaamen); e und f, *Eriophyes frazincicola* auf *Frazinus*; g, *Contractia Seymouriana* auf *Panicum crus galli* (nach P. Magnus). a—f, Mündungswall; d—g, unvollkommene Scheidewände; e und f, Mündungswall und unvollkommene Scheidewände. Vgl. den Text p. 147 u. 153.

schon wegen ihrer Ähnlichkeit mit ungeheuerlichen Hörnern und ihrer Größe zu den seltsamsten europäischen Gallen gehört. Wie COURCIET gezeigt hat<sup>1)</sup>, gehen diese Gebilde, die bis 15 cm lang werden können, aus den Blättchen des Wirts hervor. Die Läuse siedeln sich auf den Mittelrippen an und rufen an diesen zunächst kleine Ausstülpungen hervor, die nach allen Richtungen, vornehmlich aber in der Längsrichtung des Blattes heranwachsen. Die Höhlung vertieft sich immer mehr, und ihre Ränder verwachsen miteinander (vgl. auch

<sup>1)</sup> COURCIET, L., Etude sur les galls produites par les aphidiens. Montpellier 1879.

Fig. 128), so daß die Gallentiere schließlich in einem allseits geschlossenen Gehäuse sitzen.

Ausstülpungen, wie sie zur Bildung von Beutelgallen führen, sind natürlich nur dann möglich, wenn es sich um dünne, plattenförmige Pflanzenorgane handelt, wie es die Blattspreiten sind. Wenn dieselben Organismen, die auf den Blattspreiten Beutelgallen hervorrufen, ihren Gallenreiz auf Organe wirken lassen, welche ihrer Natur nach keine derartigen Änderungen ihrer Plastik annehmen können — Stiele, Achsentile —, so kommen Gallen zustande, die den bisher beschriebenen recht mäßig sind. Zwar kommen auch die Stengelgallen durch Längenwachstum zustande; anstatt einer Ausbuchtung erfolgt aber gewaltsame Trennung der stark wachsenden äußeren Gewebelagen von den inneren, und es bilden sich unregelmäßig gestaltete Gewebefalten, die von den inneren Zellschichten des infizierten Organs durch einen großen Interzellularraum getrennt sind.

Über die Symmetrieverhältnisse der Beutelgallen ist nicht viel zu sagen. Wenn man von kleinen Unregelmäßigkeiten und den Unebenheiten ihrer Oberfläche absieht, darf man die Mehrzahl der Beutelgallen als radiär bezeichnen. Die den Blattnerven folgenden Falten- gallen sind bisymmetrisch, die unregelmäßig verzweigten Gallen der *Schlechtendalia chinensis* oft asymmetrisch.

### c) *Dickenwachstum.*

Diejenigen Gallen, welche durch Dickenwachstum der infizierten Pflanzenorgane zustande kommen, gleichviel ob die abnorme Dickenzunahme durch Wachstumstätigkeit der primären Gewebe bedingt wird oder auf abnorm gesteigerte Tätigkeit des Kambiums zurückzuführen ist, sowie alle diejenigen, bei welchen es sich um mehr oder minder ansehnliche Gewebemassivs handelt, ohne daß es sich von Fall zu Fall entscheiden ließe, welche Richtung im Wachstum und in der Teilung die infizierten Zellen bevorzugt haben, stimmen zunächst in dem negativen Merkmal überein, daß bei ihnen Wachstum der infizierten Organe parallel zur Organoberfläche keinesfalls die Rolle des eigentlich formgebenden Faktors spielt: anstatt hohler Rollen und Beutel und dergleichen liegen bei ihnen kompakte Gewebespindeln oder -knollen, linsenförmige, kugelige, zylinderähnliche Wucherungen vor, die, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, allseits stets mehr oder minder vollkommen geschlossen sind.

Je nach der Lage des Gallenerzeugers auf dem Mutterorgan bzw. in der Galle selbst, können wir drei Untergruppen unterscheiden: zunächst können die Gallenerzeuger dauernd auf der Oberfläche der infizierten Organe bleiben; im zweiten Falle werden sie durch die Wachstumstätigkeit des Wirtes von seinem Gewebe all-

mählich überdeckt, im dritten befinden sie sich von Anfang an im Innern des Wirtsorgans.

Gallen der ersten Art wollen wir als **Krebsgallen** bezeichnen; ihre Zahl ist nicht groß.

Zwei allgemein bekannte Beispiele sind die Wucherungen, welche die Blutlaus (*Myzoxylus laniger*) am Apfelbaum hervorruft, und die noch berüchtigteren „Nodositäten“, welche nach Besiedelung durch *Phylloxera vastatrix* an den Wurzeln des Rebstocks entstehen; im ersten Fall handelt es sich um ansehnlich große, knotige oder schwielige Wucherungen auf der Oberfläche der befallenen Apfelbaumzweige (vgl. Fig. 67), im zweiten um schwach halbmondförmig gekrümmte Schwellungen der Wurzeln. Ähnlich liegen die Dinge auch bei der Buchenwolllaus (*Lachnus exciccator*), welche an *Fagus*-Zweigen krebsige Gallen hervorruft, sowie in einigen anderen Fällen.

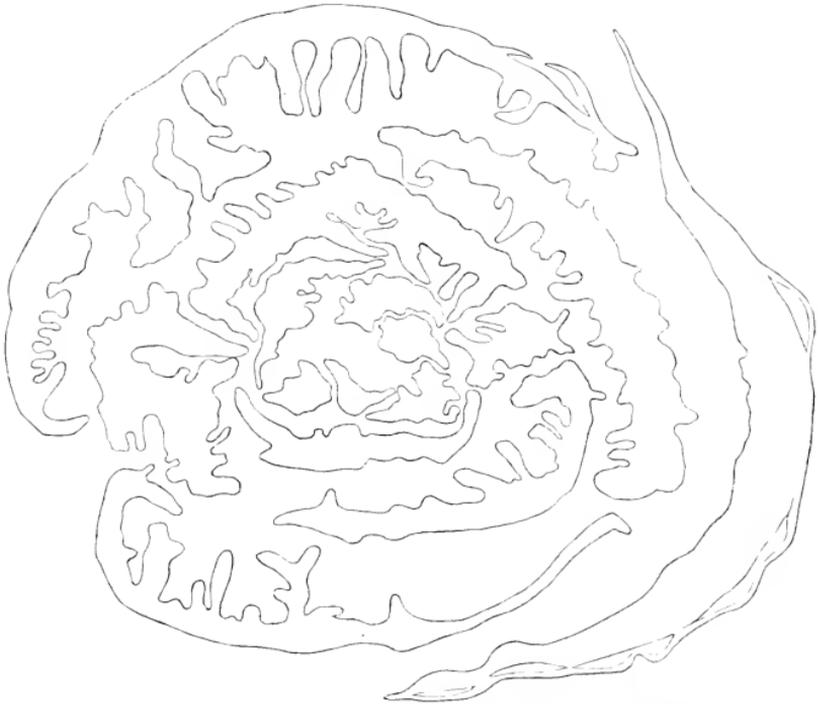


Figur 67. Krebsgallen: *Myzoxylus laniger* auf *Pirus malus* (nach Prillieux).

Zahlreicher und namentlich mannigfaltiger sind die **Umwallungsgallen**, d. h. diejenigen Gallen, bei welchen der Parasit anfänglich sich auf der Oberfläche des Wirtsorgans befindet, später aber von dem zu abnormem Wachstum angeregten Gewebe des Wirts allmählich unwallt und mehr oder minder vollkommen eingeschlossen wird. Bei der Umwallung bildet sich rings um den Parasiten ein

Wulst, der zu einem kugligen oder kegelförmigen Gehäuse rings um den Gallenerzeuger auswächst (vgl. Fig. 69). Über diesem schließen die Ränder des Ringwulstes mehr oder minder dicht zusammen; entweder es bleibt ein feiner Eingangsporus dauernd offen, oder die Ränder verwachsen miteinander. Auch wenn eine solche Verwachsung aber ausbleibt, können die Ränder so dicht aneinander schließen, ja

sogar durch besonders gefornite Randzellen so fest miteinander verzahnt sein (vgl. Fig. 60 und 99c), daß die Gallen den Eindruck allseits geschlossener Gebilde machen. Man bezeichnet den Eingangs-  
porus der Umwallungsgallen als Kammerloch, die Narbe, die an der Verwachsungsstelle sichtbar bleibt, als Gallennabel<sup>1)</sup>.



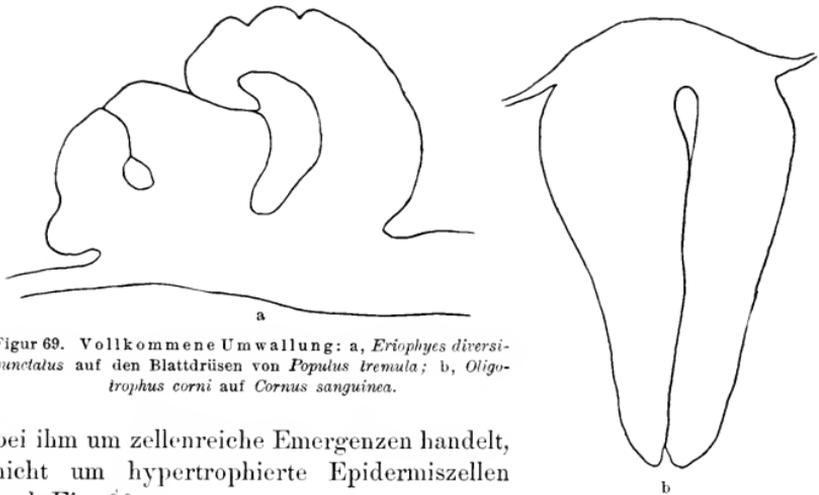
Figur 68. Unvollkommene Umwallung: *Eriophyes arellanae* auf *Corylus avellana*: Knospenquerschnitt.

Umwallungsgallen werden von Milben und Insekten hervorgerufen; viele Dipteren-, Hemipteren-, Hymenopteren- und auch Coccidengallen gehören hierher.

Dickenwachstumsvorgänge, welche die Form der Galle bestimmen helfen, haben wir oben bereits bei Besprechung der Beutelgallen zu

<sup>1)</sup> Beide Termini nach BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. — Die neuen Untersuchungen WEIDELS (s. u.) machen es fraglich, ob in allen jenen Fällen, in welchen BEYERINCK von Kammerloch und Gallennabel spricht, wirklich Umwallungen im Sinne BEYERINCK'S vorliegen.

schildern gehabt: im Innern mancher Blattbeutel bilden sich fleischige Emergenzen (vgl. Fig. 66), welche das Innere der Galle unvollkommen fächern. Ganz ähnliche zapfen- oder leistenartige Erhebungen spielen bei den Milbengallen eine große Rolle: auf den Knospenschuppen und jungen Blättchen von *Corylus avellana* läßt *Eriophyes avellanae* zumeist auf der morphologischen Oberseite der Blätter solche Wucherungen in großer Zahl entstehen (vgl. Fig. 68); ähnlich wirkt *Eriophyes populi* bei Infektion der Pappelknospen (*Populus tremula*) u. a. m. Das sogenannte „*Erineum populinum*“ an den Blättern desselben Baumes darf trotz äußerer Ähnlichkeit mit den oben geschilderten Filzrasen nicht in eine Reihe mit diesen gestellt werden, da es sich



Figur 69. Vollkommene Umwallung: a, *Eriophyes diversipunctatus* auf den Blattdrüsen von *Populus tremula*; b, *Oligotrophus corni* auf *Cornus sanguinea*.

bei ihm um zellenreiche Emergenzen handelt, nicht um hypertrophierte Epidermiszellen (vgl. Fig. 99).

Wie weit die Bildung dieser unregelmäßigen Exkreszenzen gehen kann, zeigen die Produkte einer Milbe auf *Rhodiola rosea*; außer den Blättern werden nach Löw auch alle Teile der Blüten durch dieselben Wucherungen verunstaltet<sup>1)</sup>. Wucherungen, die sich verzweigen und regellos hin und her krümmen, hat RÜBSAAMEN in einem Phytoptocidium auf *Picridium orientale* gefunden<sup>2)</sup>.

Wir dürfen diese Emergenzenbildung ebenso wie die Entstehung von Zapfen und „Septen“ in den früher geschilderten *Salix*- und

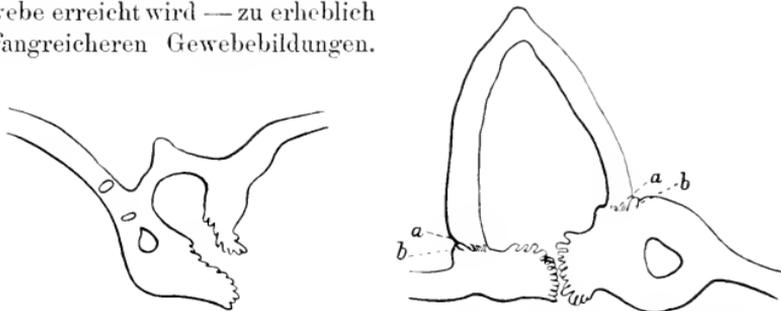
<sup>1)</sup> Löw, Fr., Mitteilungen über Phytoptocidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1881. 31, 1, 5).

<sup>2)</sup> RÜBSAAMEN, EW. H., Mitteilung über die von Herrn J. BORNMÜLLER im Oriente gesammelten Zooecidien (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. usw. 1902. 16, 243, 276).

*Fraxinus*-Gallen als unvollkommene Umwallungen der Gallentiere betrachten.

Von Interesse ist, daß dieselben Wachstumsvorgänge auch bei Gallen ganz anderer Art sich abspielen und zu einer unvollkommenen Septierung des vom Wirtsgewebe umschlossenen Raumes führen können. MAGNUS vergleicht die von ihm untersuchten Gallen der *Cintractia Seymouriana* auf *Panicum crus galli* sehr treffend mit gewissen Eriophyiden-gallen<sup>1)</sup>. Die genannte Ustilaginee erzeugt freilich allseits geschlossene Gallen (vgl. Fig. 66 g), und die durch Gewebproliferation zustande kommenden Leisten wachsen in die Sporenmassen hinein, die sich unter der aufgetriebenen Epidermis ansammeln.

Im allgemeinen führt die Umwallung der Gallentiere — und besonders die vollkommene Umwallung, durch die eine vollständige Verdeckung des Tieres durch Wirtsgewebe erreicht wird — zu erheblich umfangreicheren Gewebebildungen.



Figur 70. Kombination der Umwallung mit Beutelbildung: *Mikiola fagi* auf *Fagus* (nach Büsgen). a, Trennungsschicht, an der sich der beutelförmige Teil der reifenden Galle ablöst, b, Gewebefalten.

Eine morphologisch interessante Umwallungsgalle, bei der die Umwallung freilich sehr unvollkommen bleibt, wird nach HOUARD<sup>2)</sup> durch eine Diptere an *Brachypodium silvaticum* hervorgerufen: über und unter der Infektionsstelle unmittelbar oberhalb eines Knotens schwillt die Achse mächtig an: in der sattelförmigen Einsenkung liegt das Cecidozoon. Ähnlich ist die Galle der *Clinodiplosis equestris* auf *Triticum vulgare*.

Als Umwallungen sind die kompakten Gewebewucherungen anzusprechen, welche *Eriophyes diversipunctatus* an den Blattdrüsen von *Populus tremula* hervorruft. Wie THOMAS zuerst gezeigt hat, entstehen

<sup>1)</sup> MAGNUS, P., Eine nordamerikanische Ustilaginee auf *Panicum crus galli* (Ber. d. D. Bot. Ges., 1896. 14, 216).

<sup>2)</sup> Vgl. HOUARD, C., Recherches anatomiques sur les galles de tiges: pleurocécidies (Bull. scient. de la France et de la Belgique 1903. 38, 140, 155).

an der Basis der Blattspreite rechts und links von der Ansatzstelle des Stiels aus den Blattranddrüsen Gallen mit unregelmäßig modellierter Oberfläche<sup>1)</sup>; Figur 69a stellt die wulstigen Wucherungen dar, mit welchen der Parasit „unwallt“ wird. Die Form der Galle ist je nach der Zahl der Milben und ihrer räumlichen Verteilung sehr verschieden.

Die weitaus größte Mehrzahl der Umwallungsgallen zeigt überraschende Konstanz aller Formcharaktere.

Umwallungsgallen wie die von *Perrisia ulmariae* auf *Spiraea ulmaria* hervorgerufenen und viele andere schließen sich ohne weiteres an manche früher gezeigte „Beutelgallen mit Mündungswall“ (z. B. die in Fig. 66 f dargestellte) an. Weit verbreitet sind Umwallungsgallen vom Typus der in Figur 69 b dargestellten Galle des *Oligotrophus Corni* (auf *Cornus sanguinea*).



Figur 71. Doppelte Umwallung. Weibliche Blüte von *Quercus pedunculata*; zwischen Cupula und Blüte zwei junge calicis-Gallen. Die Larven sind bereits vollkommen unwallt. Der zweite äußere Umwallungswulst ist der Deutlichkeit wegen in der Figur dunkler gehalten (nach einer Figur von BEYERINCK).

Beim Heranwachsen der helmförmigen, stachelspitzigen Buchenblattgallen von *Mikiola fagi* kombiniert sich Umwallung der auf der Blattunterseite sitzenden Larve mit oberseitiger Beutelbildung (Fig. 70).

Noch komplizierter sind die Vorgänge bei der Galle des ebenfalls buchenbewohnenden *Oligotrophus annulipes*; auf der Unterseite der Blätter entsteht eine Umwallung des Gallenerzeugers; über ihm streckt sich das Gewebe zu einem Beutel in die Höhe, und dieser zerreißt

als endogen entstandene Neubildung die oberseitige Blattepidermis<sup>2)</sup> (vgl. Fig. 92).

Von doppelter Umwallung kann man bei Entstehung der von BEYERINCK näher untersuchten Galle der *Cynips calicis* sprechen<sup>3)</sup>; außer dem Wulst, der die junge Larve einschließt, bildet sich noch ein äußerer Geweberingwall, der den inneren Gewebekern der Galle um-

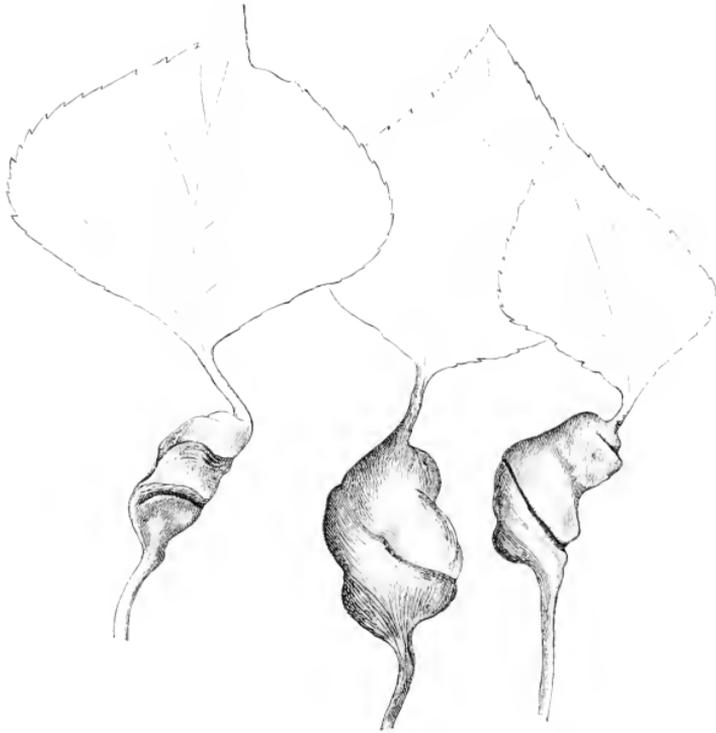
<sup>1)</sup> THOMAS, F., Beschreibung neuer oder minder gekannter Aearoecidien (Phytoptusgallen) (Nova acta Acad. Leop.-Carol. 1876. 38, 255). Vgl. auch KÜSTER, E., Cecidologische Notizen II (Flora 1903. 92, 380).

<sup>2)</sup> Die Entwicklungsgeschichte der Galle ist wiederholt geschildert worden; vgl. z. B. FOCKER, H., Recherches anatomiques sur les galles. Thèse, Paris 1896.

<sup>3)</sup> BEYERINCK, Über Gallbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* und über die Circulansgalle (Verhandl. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896).

schließt, wie die Cupula die Eichel. BEVERNECK spricht geradezu von einer Gallencupula. Durch Verwachsungen der einzelnen Teile der Galle wird ihre Plastik später sehr kompliziert. Das Anfangsstadium ist in Figur 71 dargestellt.

Eine Galle eigener Art, die sich bei keiner der hier aufgestellten Gruppen einwandfrei unterbringen, am besten aber immer noch hier bei Behandlung der Umwallungsgallen einreihen läßt, ist das spiral-



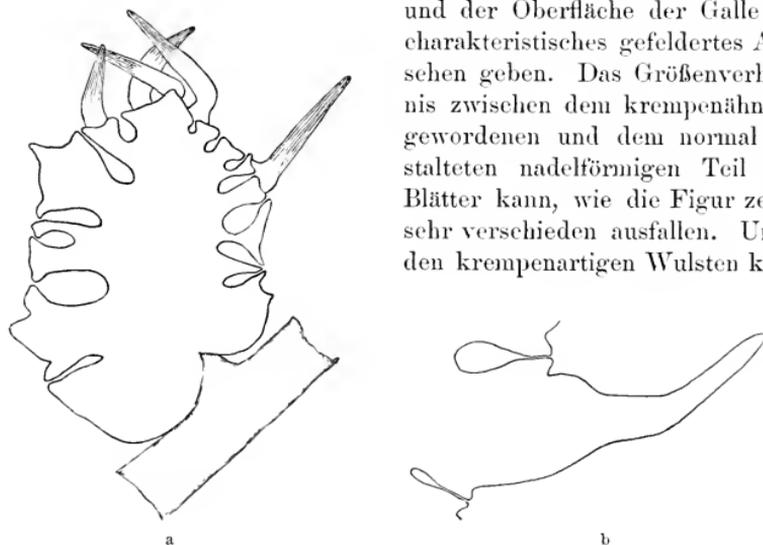
Figur 72. Spirallockengalle: *Pemphigus spirothece* auf *Populus pyramidalis*.

lockenförmige Cecidium, welches *Pemphigus spirothece* an den Blattstielen von *Populus nigra* und *P. pyramidalis* hervorruft. Unter dem Einfluß der Laus werden die infizierten Stiele stark verdickt, mächtig verbreitert und in spiralförmige Windungen gebracht, welche eine geräumige, schraubig gewundene Höhlung für die Gallenbewohner umschließen (vgl. Fig. 72). Die Richtung der Drehung ist verschieden: es finden sich regellos nebeneinander ungefähr ebensoviel rechts gedrehte wie links gedrehte Individuen.

Während bei den bisher erwähnten Gallen immer nur ein Organ der Wirtspflanze durch den Gallenerzeuger in Mitleidenschaft gezogen wird, kommen andere stets durch die gleichzeitige Infektion und Deformation zahlreicher benachbarter Organe zustande.

Figur 73 veranschaulicht den Typus der Gallen, welche verschiedene *Adelges*-Arten auf *Abies* hervorrufen — am bekanntesten ist die Galle der *Adelges abietis* auf *Abies excelsa*: die Nadeln schwellen an und bekommen in ihrem unteren Teil ringförmige, hutkrempeartige Gewebeleisten, die sich mit den entsprechenden Wucherungen

der benachbarten Nadeln berühren und der Oberfläche der Galle ihr charakteristisches gefeldertes Aussehen geben. Das Größenverhältnis zwischen dem krempeähnlich gewordenen und dem normal gestalteten nadelförmigen Teil der Blätter kann, wie die Figur zeigt, sehr verschieden ausfallen. Unter den krempeartigen Wulsten kom-



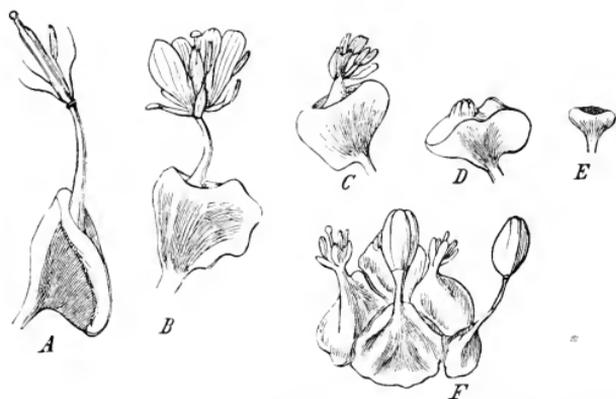
Figur 73. Ananasgalle an einem vegetativen Sproß: *Adelges abietis* auf *Abies excelsa*. a, Längsschnitt durch die Galle; b, einzelne Nadel.

men Hohlräume und Wohnmischen für die Gallentiere zustande. Die Wachstumsvorgänge, welche zur Gallenbildung führen, sind zwar dieselben wie bei den bisher geschilderten Umwallungsgallen; biologisch unterscheiden sie sich aber von diesen dadurch, daß zu der Zeit, während welcher die Gewebeleisten an den Nadeln sich bilden, die künftigen Bewohner der Galle noch nicht zwischen den Nadeln sich befinden und demnach auch nicht „umwallt“ werden können. Erst nachträglich wandern die Aphiden in die für sie bereiteten Hohlräume ein.

Die charakteristische Form kommt bei diesen Gallen erst dadurch zustande, daß zahlreiche nebeneinander stehende Organe gleichzeitig

die geschilderte Verdickung erfahren. Man hat Cecidien dieser Art auf ihre gefelderte Oberfläche hin und mit Rücksicht darauf, daß sie interkalar am Sprosse sitzen und dessen Spitze im allgemeinen unbeeinflusst lassen, mit den fleischigen durchwachsenen Fruchständen der Ananas verglichen und als Ananasgallen bezeichnet.

Ganz ähnlich wie die *Adelges*-Gallen entwickeln sich unter dem Einfluß der *Dasyneura Sisymbrii* die Ananasgallen verschiedener Kruzi-feren, nur daß es sich bei ihnen nicht um deformierte Blätter, sondern um Blütenstiele handelt, die nach der Infektion fleischige Ringwucherungen bekommen und einen Teil der Infloreszenzen zu schwammigen, zapfenähnlichen Gebilden umwandeln (vgl. Fig. 74), die KERNER ganz treffend mit Maulbeerfrüchten vergleicht.



Figur 74. Ananasgalle an einem Blütenstand: *Dasyneura Sisymbrii* an *Nasturtium pabustr* (nach Frank). Je jünger die Blüten zur Zeit der Infektion sind, um so stärker werden sie deformiert (A—E). Bei F mehrere benachbarte Blütenstiele.

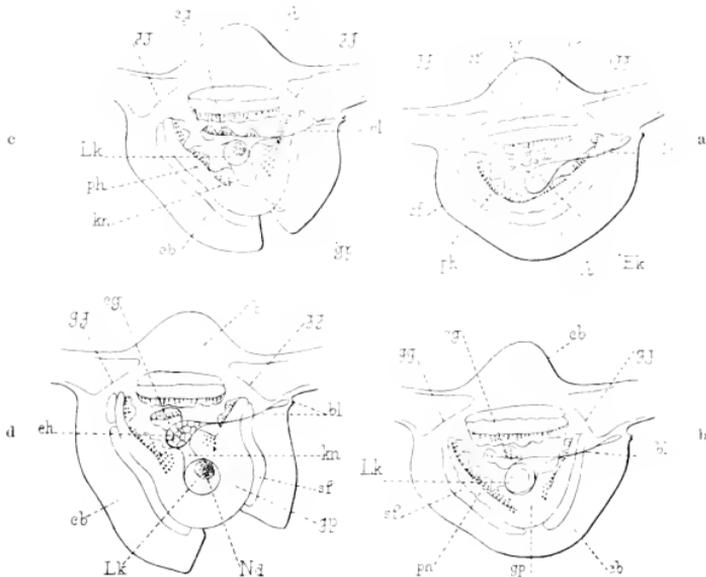
Wie wir von demselben Forscher hören<sup>1)</sup>, bezeichnet in Österreich der Volksmund manche der hierher gehörigen Gallen als Kuckucksknöpfe; KERNER hat daher für die ganze Gruppe die Bezeichnung Kuckucksgallen vorgeschlagen.

Die letzte Gruppe von Gallen, die uns hier zu beschäftigen hat, sind die **Markgallen**, d. h. diejenigen, bei welchen der Erzeuger von Anfang an sich im Innern der Gewebe des Mutterorgans befindet.

Bei zahlreichen Hymenopterengallen wird diese Voraussetzung dadurch verwirklicht, daß das Ei, aus dem der künftige Gallenbewohner sich entwickeln soll, von dessen Mutter tief ins Gewebe der Wirtspflanze hineingestoßen wird. Beschränkt sich die Gewebewucherung,

<sup>1)</sup> KERNER, Pflanzenleben, 1891. 2, 536.

welche die Gallenbildung einleitet, auf die nächste Umgebung des Eies oder der aus ihm schlüpfenden Larve, so durchbricht die junge Galle die peripherischen Zellenlagen des Mutterorgans und dringt nach außen wie eine endogen entstandene Wurzel; wir sprechen dann mit KÜSTENMACHER<sup>1)</sup> von freien Gallen. Ihre Entstehung veranschaulicht Figur 75. Bleibt aber die Gallenwucherung von der Epidermis des Mutterorgans dauernd umspannt, so liegt eine umschlossene Galle vor.



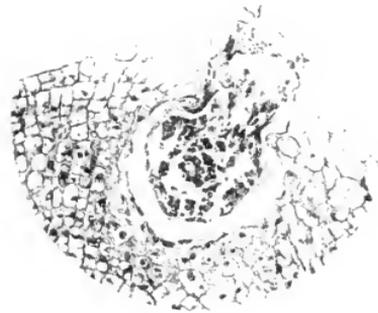
Figur 75. Entstehung einer freien Galle; *Dryophanta folii* auf *Quercus*. Bei a das Ei im unveränderten Gewebe. b, Das Phloem *ph* der benachbarten Bündel bildet das „Gallplasm“ *gp* (vgl. Kap. IV). Bei c hat sich vor der Larve (*Lk*) ein Kanal *kn* gebildet; Sprengung der äußeren Gewebeschichten. Bei d ist der Larvenkörper im Kanal vorwärts geschoben; hinter ihm beginnt sich das Gewebe zu schließen. *eg* zentrale Gefäßbündel im Nerven. *cb* Collenchymbündel, *sf* Anlagen der Sklerenchymfasern, *gg* Grenze des Blattgrüngewebes, *bl* Bohrloch, *eh* Eihöhlung, *Ek* Eikörper. *Nz* Nahrungsdotter (nach Beyerinck).

Freie Gallen, die von einer eigenen, neugebildeten Epidermis umkleidet sind, finden sich unter den Cynipidengallen in großer Zahl; daß analoge Vorgänge endogener Entstehung aber auch anderweitig vorkommen, lehrt bereits das unter den Umwallungsgallen genannte Beispiel des *Oligotrophus annulipes* und der von ihm erzeugten Buchen-

<sup>1)</sup> KÜSTENMACHER, M., Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895. 26, S 2).

galle. Endogen entwickeln sich nach Hieronymus auch die Gallen des *Cecidosea eremita* Curt. an *Durana*-Arten<sup>1)</sup>. Endogen entstanden werden wir auch die in Figur 150 dargestellte Galle (auf *Parinarium*), die von RÜBSAAMEN auf *Phialodiscus* gefundene Cecidomyidengalle<sup>2)</sup> und viele ähnliche nennen dürfen. Endogen entstehen schließlich auch die Gallen der *Ustilago Grewiae*<sup>3)</sup>.

Von Markgallen dürfen wir wohl auch dann sprechen, wenn nicht das Ei, sondern ein bewegungsfähiges Tier aktiv seinen Weg ins Innere eines Pflanzengewebes findet. Die „Pocken“, die auf den Blättern des Birnbaums und anderer Pomaceen, ferner auf *Ulmus*, *Centaurea* und einigen anderen Pflanzengattungen auftreten, kommen dadurch zustande, daß Milben (*Eriophyes piri* auf *Pirus*, vgl. Fig. 23 a u. 121 c) ins Mesophyll der Blätter eindringen und dieses zu Wachstumsveränderungen anregen, durch welche das Blatt an der infizierten Stelle linsenförmig aufgetrieben wird. Ähnlich liegen die Dinge bei manchen *Tylenchus*-Gallen, so bei der auf *Agrostis canina* erzeugten<sup>4)</sup>.



Figur 76. Entstehung der Larvenkammer durch Verflüssigung: *Neuroterus vesicator* auf *Quercus* (nach Weidel).

Streng genommen sind auch die Pilzgallen hier zu erwähnen; denn auch bei ihnen befindet sich der Parasit und Gallenerzeuger vom Beginn der Gallenbildung an im Innern des Wirtsgewebes.

<sup>1)</sup> Hieronymus, G., Über Untersuchungen einiger Gallen aus Argentina (Jahresber. schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Breslau 1884. 271).

<sup>2)</sup> Abbildung bei RÜBSAAMEN, Außereuropäische Zoococcidien (Marcellia 1910. 9, 31). — Die Milbengallen sind im allgemeinen in allen ihren Teilen von der Epidermis ihres Mutterorgans bedeckt; eine Ausnahme machen nach THOMAS die auf *Acer campestre* auftretenden kleinen Rindengallen des *Eriophyes heteronyx*, welche bald „umschlossen“ sind, bald nur unvollkommen von der Epidermis bedeckt werden, da das proliferierende Grundgewebe die Epidermis zerreißt und hervorwuchert (vgl. THOMAS, Fr., Ein sechstes Phytoptococcidium auf *Acer campestre*, Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. 1879. 52, 740).

<sup>3)</sup> Vgl. TROTTER, A., Sulla struttura istologica di un micococcidio prosoplastico (Malpighia 1905. 19).

<sup>4)</sup> MAGNUS, P., Eine von *Anguillula* herrührende Galle an den Blättern von *Agrostis canina* (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg 1876. 18, 61. Bot. Zeitg. 1876. 34, 586).

Einen höchst eigenartigen Weg, auf dem manche Cecidozoën ins Innere des Wirtsorgans hineingelangen, hat WEIDEL<sup>1)</sup> beschrieben. Unter den jungen Larven des *Neuroterus vesicator* verflüssigen sich nach WEIDEL zahlreiche Grundgewebszellen; es entsteht eine kugelförmige Höhlung, die mit einer kleinen Öffnung mit der Außenwelt kommuniziert (Fig. 76). Die Larve kriecht durch die Öffnung in die Höhlung, der offene Porus schließt sich, indem die Wundränder miteinander verwachsen, und die Larve ist in einer allseits geschlossenen Larvenkammer untergebracht. WEIDELS Beobachtungen haben die bisherigen Auffassungen vom Bau vieler Cynipidengallen in sehr beachtenswerter Weise berichtigt; Gallen, welche auf Grund der Untersuchungen von BEYERINCK und anderen als Umwallungsgallen angesprochen wurden, unterscheiden sich von diesen dadurch, daß die Tiere nicht durch Wachstumstätigkeit der Wirtspflanze, sondern in erster Linie durch aktive eigene Bewegung in jene hineingeraten. Von den bisher bekannten Markgallen unterscheiden sie sich aber dadurch sehr wesentlich, daß es bei ihnen nicht die Eier der Cecidozoën, sondern die jungen Larven sind, welche ins Innere des Wirtsgewebes gelangen. —

Der fertig ausgebildeten Galle ist selbst bei mikroskopischer Prüfung oft nicht anzusehen, ob sie als Umwallungs- oder als Markgalle zustande gekommen ist. Ja selbst der Ort der Eiablage und Infektion kann durch die nachfolgenden Wachstumsvorgänge und andere Veränderungen dermaßen maskiert werden, daß die Stellung der fertigen Galle leicht zu Fehlschlüssen führen kann; die Eier des *Neuroterus baccarum* werden auf der Blattoberseite abgelegt, trotzdem erscheint die Galle auf der Unterseite der Spreite.

Die große morphologische Übereinstimmung zwischen ausgebildeten Umwallungs- und Kammergallen läßt es zweckmäßig erscheinen, die äußerlich wahrnehmbaren Merkmale und die Eigentümlichkeiten ihrer innerer Höhlungen für beide Gruppen gemeinsam zu besprechen. —

Bei keiner Gruppe der histioiden Gallen ist die Mannigfaltigkeit der Formen so groß, wie bei den Mark- und Umwallungsgallen.

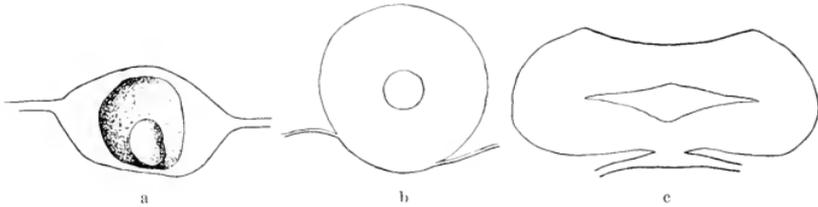
Viele von ihnen zeigen sich an Achsen und Blättern der Wirtspflanze in der Gestalt spindel- oder linsenförmiger Schwellungen; die Grenzen zwischen Galle und normalem Mutterboden sind dann unscharf, durch allmähliche Übergänge zwischen Normalem und deutlich Abnormem verwischt. In anderen Fällen setzen sich die Gallen wie selbständige Gebilde unvermittelt oder fast unvermittelt gegen ihre Umgebung ab. Solche Gallen sitzen entweder mit ganzer Breite dem Mutterorgan

<sup>1)</sup> WEIDEL, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche (Flora 1911. 102, 279).

auf oder nur mit einem mäßig großen Fußteil, oder schließlich mit einem äußerst dünnen Stielchen (Fig. 77). Für die Cynipiden hat ADLER bereits hervorgehoben, daß diejenigen Gallen, welche schon innerhalb der Knospen an den ganz jungen Blättern erzeugt werden, später mit breiter Fläche dem Blatte aufsitzen (b) oder durch dieses „durchgewachsen“ sind, d. h. beiderseits auf der Spreite vorspringen (a). Hängen die Gallen dagegen nur in einem „Punkte“ mit dem Mutterorgan zusammen (c), so weist dieser Umstand darauf hin, daß die betreffende Gallwespe ihr Ei in das Gewebe eines schon entfaltetes Blattes hineingelegt hat<sup>1)</sup>.

Die Formen, die wir bei den als selbständige Anhängsel entwickelten Gallen antreffen, bedürfen einer näheren Betrachtung.

Weit verbreitet ist die Kugelform: *Dryophanta folii*, *Aulax glechomae*, *Pediaspis aceris*, *Neuroterus buccarum*, *Rhodites eglanteriae*, *Pontania sa-*



Figur 77. Anheftung der Gallen an das Mutterorgan: a, *Andricus curcator*; b, *Neuroterus buccarum*; c, *N. numismalis* — alle an *Quercus*.

*licis*, *P. pedunculi*, *Exobasidium rhododendri* u. v. ä. Eiförmig oder walzenförmig sind z. B. die Gallen der *Dryophanta Taschenbergi*, nierenförmig die von *Trigonaspis renun*, kegelförmig die von *Cynips conifica* und *Andricus Sieboldi* (Fig. 154), linsen-, schüssel- oder scheibenförmig die Gallen von *Neuroterus lenticularis*, *N. fumipennis*, *N. laeviusculus* u. a. In viel höherem Grade als bei den Beutelgallen können bei den als Markoder Umwallungsgallen sich entwickelnden Gebilden durch lokale Förderung der Wachstumstätigkeit die Haupttypen der Gallformen allerhand Variationen erfahren: es können sich Höcker, Leisten, Flügel, Hörner und anders gestaltete Wucherungen auf dem kugeligen, walzen- oder scheibenförmigen Kern des Gallenleibes erheben; Zahl, Form, Länge und Stellung dieser Auswüchse ist für die betreffenden Gallensorten oft konstant, — namentlich sehr viele Cynipidengallen werden durch sie hervorragend gekennzeichnet. Die Gallen von *Cynips aries*

<sup>1)</sup> Vgl. ADLER, Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden (Deutsche entomol. Zeitschr. 1877. 21, 209, 234).

tragen einen langen spitzen Schnabel, die von *Andricus callidoma* und *A. Giraudi* stehen auf schlankem Fuß und tragen oben eine Schnabelspitze. Die Gallen von *Cynips hungarica* sind auf der ganzen Oberfläche mit unregelmäßig verteilten Warzen bedeckt. Bei *Cynips Kollari* stehen die Warzen in einem Kreis um den Scheitelpunkt der Galle herum; sehr schön sieht man bei *C. Quercus-Tozae* den Wirtel der Zähne



Figur 78. Gallen mit Höcker- und Stachelkronen oder ähnlichen charakteristischen Auswüchsen: a, *Cynips Quercus-Tozae* und *C. Stefani* auf *Quercus*: eine der *Stefani*-Gallen sitzt noch an der Wirtspflanze an; das losgelöste Exemplar rechts wendet seine gestielte Unterseite dem Beschauer zu. — b, *Rhodites rosarum* auf *Rosa*.

durch eine niedrige Ringleiste miteinander verbunden. Statt der Höcker entstehen bei *Cynips coronaria*, *C. polycera* u. a. lange, dornenähnliche Wucherungen, die wiederum im Wirtel die Scheitelspitze der Galle umstarren und ebenfalls durch mehr oder minder hohe Gewebeleisten miteinander verbunden sein können<sup>1)</sup>.

Denken wir uns die wirtelständigen Hörner zu einem zusammenhängenden, trichterähnlichen Gewebeflügel verbunden, so kommen wir

<sup>1)</sup> BEYERINCK, Über Gallbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* und über die Circulansgalle (Verhandl. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896) ist der

zu dem Typus, den die hutpilzförmige Galle von *Cynips Stefanii* veranschaulicht (vgl. Fig. 78 a). Eine ganz ähnliche Bekrönung kommt übrigens auch bei anderen als bei Eichengallen vor; an den meisten Exemplaren der Gallen von *Rhodites rosarum* (auf *Rosa*) ist die wirtelförmige Anordnung der spitzen Stacheln deutlich zu erkennen (vgl. Fig. 78 b).

Wie in der Nähe des Gallenscheitels, so können auch am unteren Teil der Gallen verschiedenartige Höcker usw. entstehen. Bei der Galle von *Cynips kiefferi* findet sich an der Basis der Galle rings um den Anheftungspunkt eine wirtelige Reihe

unregelmäßiger, nach unten gewandter Zähne; die Gallen von *C. Mayri* tragen oben ein flaches gezähntes Krönchen und außerdem unten einen Ring abwärts gewandter



Figur 79. Gallen mit erhabenen Leisten: *Dryophanta longiventris* auf *Quercus*.



Figur 80. Galle mit dornigen Anhängseln: *Cynips cayut medusae* auf *Quercus*, rechts einzelner Dorn.

Meinung, daß die kronenähnlichen Höckergruppen der genannten Gallen „homolog“ mit den cupulaähnlichen Geweberingwällen seien, welche an den jugendlichen Gallen von *Cynips calicis* erkennbar sind (vgl. Fig. 71). „Wenn diese Voraussetzung richtig ist, so sind die phylogenetischen Umwandlungen, welche in den Gallen der einzelnen Untergattung *Cynips* stattgefunden haben, ebenso tiefreichend, wie diejenigen, wodurch hypogynische Blüten von epigynischen getrennt sind . . .“

Zähne; ähnlich verhält sich die Galle von *Cynips tomentosa*. Ein ganz besonders kompliziertes System von Anhängseln stellt die Galle von *Cynips Panteli* dar; sie trägt oben einen Wirtel zahnartiger Fortsätze und unten eine ähnliche doppelte Krone.

Diese Wucherungen, Leisten oder Flügel können unter Umständen derart zusammenschließen, daß unvollkommen abgeschlossene Hohlräume entstehen. So z. B. überwölben die radial verlaufenden Gewebeleisten an den Gallen von *Cynips calicis* am Scheitel der



Figur 81. Galle mit drüsigen Auswüchsen: *Rhodites rosae* auf *Rosa*, rechts einzelne Zotte.

Galle und oberhalb der allseits geschlossenen Larvenkammer einen mit der Außenwelt kommunizierenden Vorraum. Von ähnlichen Hohlräumen geradezu umschalt erscheint die Galle von *Cynips Hartigi*, auf der sich zahlreiche schlanke Stielehen erheben, die oben ein pyramidenähnliches Gebilde tragen; diese Pyramiden berühren sich mit den Rändern ihrer Basen (Fig. 55 b und c).

Selten ist der Fall, daß die Leisten auf den Gallen in anderer

Richtung als zum Scheitel und Anheftungspunkt hin verlaufen. Die Gallen der *Dryophanta longiventris* (auf *Quercus*) zeigen auf rotem Grunde mehrere weiße erhabene Binden, die parallel zu dem Blattnerve verlaufen, auf dem die kugelförmigen Gallen sitzen (Fig. 79). —

Wie dicht die verschiedenartigen Appendices die Oberfläche einer Galle bedecken können, mögen die Produkte der *Andricus lucidus*, *Cynips caput medusae* und *Rhodites rosae* lehren. Bei der Galle von *Andricus lucidus* handelt es sich um anscheinliche, lang gestielte Drüsen, welche die ganze Gallenoberfläche bedecken; die Medusenkopfgalle wird von einem scheibenförmigen Körper gebildet, auf dessen Rand zahlreiche verzweigte Dornen stehen, welche die ganze Galle einhüllen<sup>1)</sup>; die Bedegware schließlich, welche *Rhodites rosae* erzeugt, sind von fiederartig verzweigten Gebilden dicht bedeckt, deren Spitzen in Drüsenköpfe auslaufen können. Der Habitus, welchen die Gallen durch die dichte Umhüllung mit dornigen oder drüsigen Zotten bekommen, und der Bau der einzelnen Anhängsel wird durch Figur 80 und 81 veranschaulicht.

Sämtliche in den letzten Abschnitten genannte Gallenerzeuger sind Cynipiden, fast alle genannten Gallen sind Knospengallen der Eiche.

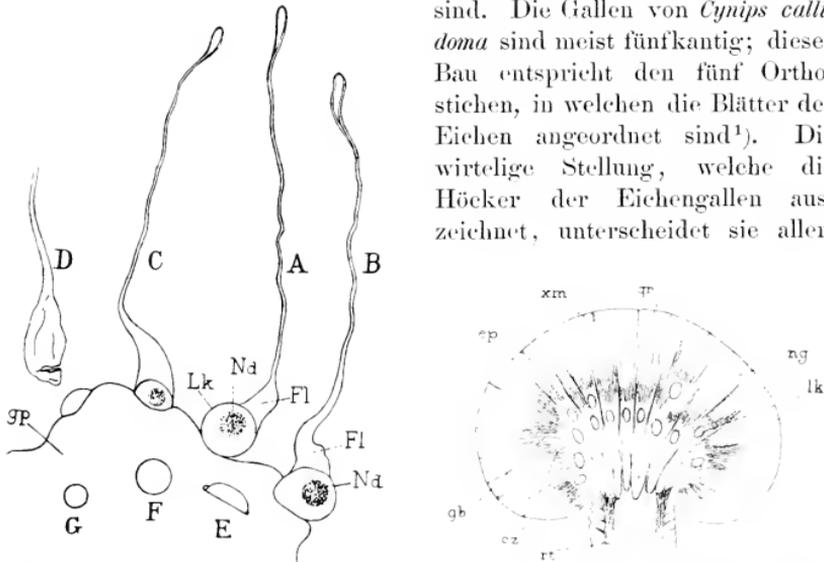
Diese Auswahl war nicht willkürlich, sondern durch die Umstände bedingt: es ist gewiß kein Zufall, daß die zahlreichen Blattgallen der Eiche außerordentlich viel einfachere Formen haben. Zwar treten auch bei ihnen Höcker und ringförmige Leisten auf



Figur 82. Gegliederte Umwallungsgallen: a, *Apiomorpha cornifex* (nach Rübsaamen), b, *A. manita* (nach Schrader); beide auf *Eucalyptus*.

<sup>1)</sup> Man vergleiche auch die Abbildung einer seltenen Cynipidengalle (auf *Quercus*), die TROTTER veröffentlicht hat (Nuovi zoocccidii della flora italiana II, Marcellia 1904. 3, 10).

(z. B. bei der Galle von *Andricus urnaeformis*), doch immer sehr viel bescheidener als bei den Knospengallen. Daß die Natur des Blattes an sich solche komplizierte Formen nicht ausschließt, lehren die blattbürtigen Bedegware der Rose und die stark bestachelten Gallen von *Rhodites rosarum*. Die komplizierte Ausstattung der knospenbürtigen Gallen legt die Vermutung nahe, daß die Qualität des Ausgangsmaterials von großer Bedeutung ist, und das Gewebematerial nach Infektion durch den Gallenerzeuger sich mit der Bildung ähnlicher Effigurationen betätigt, wie es die Primordialblätter am Scheitel eines normal entwickelten Sproßgipfels sind. Die Gallen von *Cynips callidoma* sind meist fünfkantig; dieser Bau entspricht den fünf Orthostichen, in welchen die Blätter der Eichen angeordnet sind<sup>1)</sup>. Die wirtelige Stellung, welche die Höcker der Eichengallen auszeichnet, unterscheidet sie aller-



Figur 88. Entstehung einer vielkammerigen Umwallungsgalle: *Biorrhiza pallida* auf *Quercus*. A—G verschiedene Stadien der Umwallung, Nd Nahrungsdotter, Lk Larvenkörper, Fl Eistiel. Rechts Querschnitt durch eine ausgebildete Galle. rt Ringteil der Knospe, lk Larvenkammer, ng Nahrungsgewebe, gr Gerbstoffzellen der Gallerrinde, xm versprengte Xylemmassen aus dem Mutterboden der Galle, ep „Epidermis“, gb Gefäßbündel, cz cambiale Zone (nach Beyerinck).

dings sehr wesentlich von den spiralig angeordneten Blättern des Wirtes<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> V. SCHLECHTENDAL (Beob. über Gallwespen, Stettiner entom. Zeitg. 1870. 31, 338, 345) findet zuweilen auch 4, seltener 6 oder 8 Leisten; in den beiden letzteren Fällen sind die überzähligen Leisten unvollkommen ausgebildet.

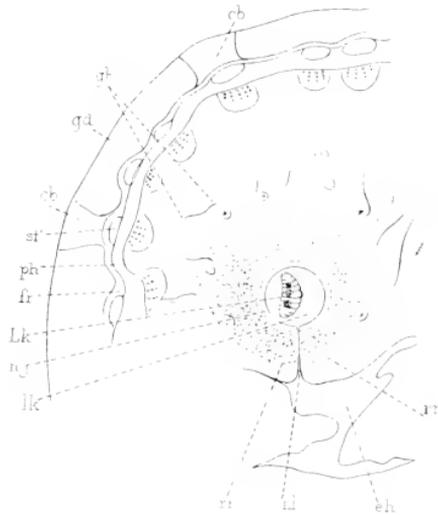
<sup>2)</sup> Als rudimentäre Blätter sind nach BEYERINCK (a. a. O. 1882) die nicht wirtelig gestellten Höckerchen aufzufassen, welche an den Gallen von *Dryophanta Taschenbergi* sich finden. — Vgl. auch das von KERNER über blattlose Knoppergallen Gesagte (s. u. p. 174).

Die Cynipidengallen stehen, was die Vielgestaltigkeit und die Kompliziertheit ihrer Gallen betrifft, durchaus konkurrenzlos da — wenigstens in Europa: unsere Milben, Dipteren und Hemipteren erzeugen sehr viel einfachere Gallengebilde. In andern Erdteilen liegen die Verhältnisse anders, und es scheint, daß in Australien zahlreiche Cocciden Gallen von sehr komplizierten Formen zu erzeugen in stande sind. Eine von *Apiomorpha cornifex* Rüb. auf *Eucalyptus* erzeugte Galle ist in Figur S2a dargestellt: die Umwallungsgalle, in deren Höhlung die Schildlaus sitzt, trägt an ihrem Rande mehrere lange Zweige, die ihrerseits kleine gallenartige Körper tragen. Mit Fortsätzen, welche den Sockelteil der Galle um das Mehrfache seiner Länge überrreffen, ist das Cecidium der *A. munita* (Fig. S2b) ausgestattet. — Ähnliche Gliederung kommt auch anderweitig bei den Gallen australischer Cocciden vor<sup>1)</sup>.

Die große Mehrzahl aller Umwallungs- und Markgallen ist radiär gebaut. Die einseitig entwickelten Gallen der *Adelges abietis* (Fig. 73) sind monosymmetrisch, die wulstigen, den Blattnerven folgenden Umwallungsgallen der *Perisia fraxini* (Fig. 60) u. a. sind bisymmetrisch. Stets asymmetrisch sind die Gallen des *Pemphigus spirothece* (Fig. 72). —

Nach Erledigung der äußeren Formmerkmale wenden wir uns einer Untersuchung des Galleninneren zu, die uns mit einer Reihe weiterer wichtiger morphologischer Eigentümlichkeiten bekannt machen wird.

Beutelgallen haben naturgemäß immer nur ein Lumen, das — wie wir früher sahen — allerdings durch Zapfen und Leisten eine unvollkommene Septierung erfahren kann.

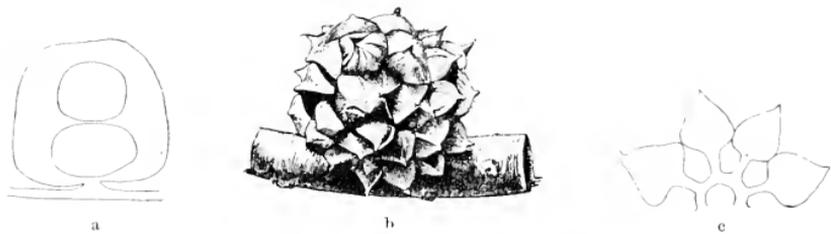


Figur 81. Umwallung mit innerem Verschluss: *Aulacidea Hieracii* auf *Hieracium umbellatum*. Lk Larve, wird allseits von Gewebe rr umwallt. kl das sich schließende Kammerloch, ng Nahrungsgewebe, eh die Eihöhlung, gb neu gebildete Gefäßbündel, ph Phloem und Cambium, st Sklerenchymbündel, fr farblose, gd grüne Rinde, cb Collenchymbündel (nach Beyerinck).

<sup>1)</sup> Vgl. RÜBSAAMEN 1894, a. a. O.; s. o. p. 35.

Bei Umwallungs- und Markgallen liegen die Verhältnisse anders: wir finden in ihnen eine oder mehrere völlig getrennte Larvenhöhlen und haben zwischen einkanmerigen (unilokulären) und vielkammerigen (plurilokulären) Formen zu unterscheiden.

Der vom Gallengewebe umschlossene, von der Larve bewohnte Hohlraum wiederholt bei unilokulären Gallen im allgemeinen in miniature die Form der ganzen Galle, da die Dicke der Gallenwandung rings herum ungefähr gleich stark zu sein pflegt: die kugelige Galle des *Neuroterus baccarum* hat einen annähernd kugelrunden Larvenhohlraum, die flachen linsenförmigen Gallen des *N. lenticularis* schließen eine flache Larvenhöhle ein usw. usw. (vgl. Fig. 77). An Ausnahmen fehlt es nicht: die Blattgalle des *Oligotrophus Reaumurianus* (auf *Tilia*) ist flach-linsenförmig, die längste Achse ihrer Larvenhöhle steht aber



Figur 85. Gallen mit Vorkammern: a, *Dryophanta disticha* auf *Quercus*: b und c, *Cynips Hartigi* auf *Quercus*: Außenansicht (nach Kerner) und schematisierter Querschnitt.

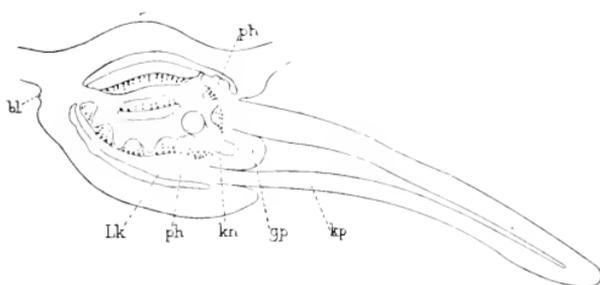
senkrecht zur Ebene des Blattes. Interessant ist die Notiz BEYERINCK<sup>1)</sup>, daß in der Galle von *Cynips kollari* die Larvenhöhle auch dann noch ellipsoidisch wie unter normalen Verhältnissen gestaltet bleibt, wenn abnormale Raumverhältnisse der Galle scheibenähnliche Form aufgenötigt haben.

Mehrkammerige Gallen kommen bei Umwallungs- und Markgallen dann zustande, wenn mehrere Eier oder Larven in unmittelbarer Nachbarschaft ihre Wirksamkeit entfalten und schließlich in einem einheitlichen Gallengebilde eingeschlossen erscheinen. Figur 69 stellt eine einkanmerige Umwallungsgalle, Figur 83 eine frühe und eine späte Entwicklungsphase einer vielkammerigen Form dar: von der Gallenmutter, *Biorrhiza aptera*, werden auf die Wundfläche, die sie durch Absägen der Knospenspitzen an Eichenzweigen schafft (vgl. Fig. 6a), zahlreiche Eier deponiert und diese von dem proliferierenden Gewebe umwallt und völlig eingeschlossen.

<sup>1)</sup> BEYERINCK a. a. O. 1882. 135.

Eine weit verbreitete vielkammerige Markgalle ist das Produkt der *Aulacidea Hieracii*: die Gallenmutter schiebt eine große Anzahl von Eiern in die Stengel des Habichtskrautes hinein. Die Galle interessiert uns deswegen besonders, weil sich an ihr anschaulich machen läßt, in welcher Weise auch bei der Ausbildung von Markgallen Umwallungsvorgänge beteiligt sein können. Figur 84 zeigt, wie eine innerhalb des Gefäßbündelringes liegende Larve von dem üppig proliferierenden Markgewebe umschlossen wird; so entsteht für jeden der zahlreichen Bewohner ein eigenes Gehäuse und eine eigene Larvenhöhle.

BEYERINCK spricht bei Gallen, deren Kammerloch äußerlich sichtbar ist, von „äußerem Verschluß“, — bei denjenigen, deren Kammerlochnarbe im Innern versteckt ist (vgl. Fig. 84), von „innerem Verschluß“<sup>1)</sup>.



Figur 86. Galle mit Innengalle: *Andricus ostruus* auf *Quercus*, bl Narbe des Bohrlochs, ph Phloëm, Lk Larvenkammer, kn Kanal, gp erste Anlage der künftigen Innengalle, kp Klappenapparat (nach Beyerinck).

Außer den großen Intercellularräumen der Gallen, die den Larven als Wohnhöhlen dienen, finden sich in manchen Gallen noch andere Höhlungen.

Die Gallen der *Dryophanta disticha* (auf *Quercus*) sind dadurch ausgezeichnet, daß über der flachen Larvenhöhle eine leere, allseits umschlossene Vorkammer liegt (Fig. 85 a). Die Bildung solcher Höhlungen kann so weit gehen, daß durch sie ein innerer kernartiger Teil der Galle, der eine feste Wandung besitzt und die Larvenkammer umschließt, von den äußeren Gewebelagen der Galle völlig getrennt wird oder nur durch ein dünnes Stielchen oder eine anders gestaltete Verbindungsbrücke mit ihnen verbunden bleibt. Man nennt diese isolierten oder nahezu isolierten Gewebekerne Innengallen. Beispiele für solche liefern die Eichengallen, welche *Andricus curvator* (vgl. Fig. 77 a), *Cynips polycera*, *Cynips glutinosa* u. a. erzeugen; bei der letzteren ist die Innengalle oben und unten mit den äußeren Gewebe-

<sup>1)</sup> BEYERINCK *ibid.* 111.

schichten verbunden und ringsum durch einen weiten Interzellularraum von ihnen geschieden. Innengallen, welche durch mehr oder minder zahlreiche, festere oder derbere Gewebestränge gleichsam in der Schwebelage gehalten werden und mit den peripherischen Gewebeschichten der Galle in Verbindung bleiben, sind z. B. von verschiedenen Cynipidengallen der amerikanischen Eichen her bekannt (*Dryophanta bella*, *Dr. Dugesi*, *Dr. polita*)<sup>1)</sup>. Bei *Andricus ostreus* wird die Innengalle von einem sehr auffälligen zweiteiligen Klappenapparat umgeben: die kleinen Gallen entstehen meist an den Hauptnerven der Blätter, öffnen sich dann wie eine Muschel und legen die kugelige Innengalle frei (vgl. Fig. 86). Hinreichend eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung aller dieser Gallen, auch der des *Andricus ostreus*, steht leider noch aus<sup>2)</sup>. —

### C. Einteilung der Gallen.

Versuche, die Gallen nicht nur nach den Pflanzen, an welchen sie entstehen, oder nach den Organismen, welche sie erzeugen, zu ordnen, sondern unabhängig von der systematischen Zugehörigkeit der Erzeuger und Wirte lediglich auf die Eigenschaften der Gallen selbst hin zu klassifizieren, sind schon zu wiederholten Malen angestellt worden. Dabei sind die verschiedenen Autoren zweckmäßigerweise von den morphologischen Charakteren der Gallen ausgegangen. Es wird daher angezeigt sein, daß wir an dieser Stelle uns ganz kurz mit einigen dieser Systeme befassen.

Einer der ersten, welche ernstlich versucht haben, bei der Aufstellung eines Systems der Formenmannigfaltigkeit der Gallen gerecht zu werden, ist HAMMERSCHMIDT gewesen<sup>3)</sup>, welcher die durch Infektion hervorgerufenen Pflanzenauswüchse (Exerescientiae) einteilt in

1. Verkrüppelungen — Peromata,
2. Anschwellungen — Oedemata,
3. Auftreibungen — Emphymata,
4. Fleischgewächse — Sarcomata und
5. Gallen — Gallae.

Bei den Verkrüppelungen werden unterschieden: Aushöhlungen (Excavationes), Umbeugungen (Inflexiones), Zusammenziehungen (Constrictiones), Zu-

<sup>1)</sup> Abbildung z. B. bei MAYR, G., Eine neue Cynipide aus Mexiko (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1886. 36, 369).

<sup>2)</sup> KÜSTENMACHER gibt a. a. O. an, daß die Muschelschalen sich aus dem Phloëm, der innere Teil der Galle sich aus dem jungen Xylem der infizierten Nerven entwickeln. Über die Innengalle des *Andricus curvator* vgl. z. B. PRILLIEUX, Etude sur la formation et le développement de quelques galls (Ann. sc. nat., Bot., 1876. sér. VI, 3, 113).

<sup>3)</sup> HAMMERSCHMIDT, C. E., Anatomisch-pathologische Untersuchungen über die Natur und Entwicklung der Pflanzenauswüchse (Allg. österr. Ztschr. f. d. Landwirt., Forstmann und Gärtner 1838. 10, 35). Das Folgende zitiert nach

sammenrollungen (Convolutiones) und Umdrehungen (Contorsiones). Die Abteilung der Oedemata umfaßt sehr heterogene Dinge, darunter auch die Zapfenrosen oder Squamationes (*Rhabdophaga rosaria* auf *Salix*, *Andricus fecundator* auf *Quercus*) und den Pflanzenzopf oder Plica (Wirrzopf auf *Salix*). Zu den Emphymata gehören die vielgestaltigen Beutelgallen: HAMMERSCHMIDT unterscheidet Emphymata bullaria (Pemphyga, Blasengeschwülste) und Emphymata bursaria (Balggeschwülste). Als Fleischgeschwülste faßt HAMMERSCHMIDT nicht übel diejenigen Wucherungen zusammen, die sich von den „Anschwellungen“ (Oedemata) durch konstante Form- und Größenverhältnisse und von den „Gallen“ (s. str.) durch fleischige Beschaffenheit unterscheiden. Je nach der Form der Gebilde spricht H. von sackartigen, knotigen und abgerundeten Fleischgewächsen (S. bursaria, tuberculata, subrotunda). Die Gallen bezeichnet H. als Schildgallen (G. disciformes), Bedeguarer (G. bedeguariae), Knorregallen (G. tuberculatae), Spitzgallen (G. conoideae) und Kugelgallen (G. subglobosae).

Der Einteilung, die HAMMERSCHMIDT gegeben hat, liegen zahlreiche treffliche Beobachtungen und brauchbare Gedanken zugrunde, so daß ich glaube, sie hier nicht übergehen zu dürfen. —

In den letzten Dezennien haben THOMAS, BEYERINCK, KERNER, KÜSTENMACHER, HOUARD und KÜSTER sich mit der Klassifikation der Gallen beschäftigt.

THOMAS verdanken wir, wie schon erwähnt (s. o. p. 79), die Unterscheidung in Akro- und Pleurocecidien<sup>1)</sup>.

Die Pleurocecidien der Milben teilt THOMAS folgendermaßen ein:

1. Die Milbe bleibt an der Oberfläche des Wirtsorganes.

Nimmt an der Gallenbildung fast ausschließlich die Epidermis teil, so handelt es sich um Erneungallen. Bei den übrigen gerät das ganze Blattgewebe in Aktion. Der Angriff des Cecidozoons erfolgt dann entweder an einer mehr oder weniger linienförmigen Blattstelle, deren Lage sich meistens aus der Vernation ergibt (Randrollungen, Blattfaltungen), oder die Angriffsstelle ist sehr beschränkt, „punktförmig“. Auch in letzterem Falle wird die Verteilung der Gallen durch die Form oder Vernation des Wirtsorganes bestimmt (Nervenwinkelgallen, Blattdrüisengallen des *Eriophyes diversipunctatus*) oder ist von diesen unabhängig (Cephaloneon- und Ceratoneongallen).

2. Die Gallmilbe dringt ins Innere des Wirtsorganes ein (Pocken). —

HOUARD hat je nach der Lage des Parasiten und den morphologischen Eigenschaften der Gallen einige Untergruppen aufgestellt, ohne mit ihnen eine

MEYEN, Pflanzenpathologie, Berlin 1841. 55 ff. Auch UNGER (s. o. p. 15 Anm. 5) und andere bedienen sich der HAMMERSCHMIDT'schen Termini. — Weitere Versuche zur Klassifikation der Gallen namentlich bei v. KALCHBERG, A., Über die Natur, Entwicklungs- und Einteilungsweise der Pflanzenauswüchse, Wien 1825; CZECH, C., Über den Ursprung der Gallen an Pflanzenteilen (Stettiner entomol. Zeitg. 1854. 15, 334) und FRAUENFELD, G., Die Gallen. Versuch die durch Insekten an den Pflanzen verursachten Auswüchse nach ihren Haupttypen und Wachstumsverhältnissen naturgemäß zu gruppieren (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1855. 15, 255).

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., Zur Entstehung der Milbengallen und verwandter Pflanzenauswüchse (Bot. Zeitg. 1872. 30, 281). Beiträge zur Kenntnis der Milbengallen und der Gallmilben usw. (Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1873. 42, 513). Über Einteilung der Phytoptocidien (Milbengallen) (Botan. Zeitg. 1878. 36, 652).

konsequente Klassifikation der Gallen anzustreben<sup>1)</sup>. Bei den Akrocecidien unterscheidet HOUARD folgendermaßen:

1. Der Parasit befindet sich außen auf dem Wirtsorgan; die Internodien erreichen nicht ihre normale Länge, so daß Blätterbüschel an den Enden der Sprosse zustande kommen (*Aphis grossulariae* an *Ribes rubrum*, *Eriophyes geranii* an *Geranium sanguineum*).

2. Ebenso, die Verkürzung der Internodien ist aber sehr stark, so daß es zur Bildung artisochoekenartiger Blattstauungen kommt (*Perrisia genisticola* auf *Genista tinctoria*, *Perrisia capitigena* auf *Euphorbia cyparissias*, *Perrisia taxi* auf *Taxus baccata*, *Janetiella thymicola* oder *Eriophyes Thomasi* auf *Thymus Serpyllum* usw.).

3. Der Parasit befindet sich im Innern des Wirtsgewebes: *Isosoma graminicola* auf *Agropyrum repens*, *Louchaea lasiophthalma* auf *Cynodon dactylon* usw.

Auf dem gleichen Prinzip beruht die Einteilung, die HOUARD für die Pleurocecidien des Stengels gibt<sup>2)</sup>: die Parasiten leben auf der Oberfläche des infizierten Organs (*Asterolecanium Massalongoianum* auf *Hedera helix*, *Perrisia fraxini* auf *Fraxinus*, vgl. Fig. 60), liegen in der primären Rinde (*Eriophyes pinii* auf *Pinus*), im sekundären Leitbündelgewebe (*Contarinia tiliarum* auf *Tilia*, *Harmandia petioli* auf *Populus tremula*) oder im Mark (*Aulacidea hieracii* auf *Hieracium*, vgl. Fig. 84). —

BEYERINCK<sup>3)</sup> unterscheidet auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Charaktere zwei große Hauptgruppen, — Gallen mit unbegrenztem Wachstum: „mehrere Generationen der Bewohner bilden während einiger Zeit die Form der Gallen nm; der Galle erste Anlage geht jedoch von einem erwachsenen Individuum aus. Fortpflanzung und Ernährung finden im Innern der Galle statt“, — und Gallen mit begrenztem Wachstum: „Der einzige oder mehrere Bewohner verbleiben nur während der Nährzeit ihres Larvenzustandes in den Gallen. Diese reifen schnell und sind sehr viel eher als die Larven erwachsen. Der Gallen erste Anlage ist immer eine Zellgruppe.“

#### A. Gallen mit unbegrenztem Wachstum.

I. Äußerliche Gallen: der Parasit lebt dauernd an der Oberfläche der gallenbildenden Organe (Hemipteren- und Milbengallen).

- a) Bei den Hemipterengallen handelt es sich um Gallen mit zentrifugalem Wachstum („die Richtung, in welche die Hauptachse der Galle sich verlängert, ist vom Bewohner abgewendet, aber diffus bei den Anschwellungen von *Chermes*“); BEYERINCK unterscheidet zwischen einfachen Gallen (Blattverkrüppelungen, Achsentorsionen, lokalen Anschwellungen, Blasen-gallen, angeschwollenen Blütenkronen) und zusammengesetzten Gallen (Knospengallen mit Rosettenbildung, Blattmißbildungen

<sup>1)</sup> HOUARD, C., Caractères morphologiques des Acrocecidies caulinaires (C. R. Acad. Sc. Paris 1904. 138, 102).

<sup>2)</sup> HOUARD, C., Recherches anatomiques sur les galls des tiges: pleurocecidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903. 38, 140).

<sup>3)</sup> BEYERINCK, M. W., Über Pflanzengallen (Botan. Zeitg. 1877. 35, 17, 23).

mit teratologischen Änderungen der tragenden Achsen, wie Vergrünung usw.) — und um Gallen mit zentripetaler Entwicklung („die Wachstumsachse verlängert sich in die Richtung dem Bewohner zugekehrt“): *Pachypappa vesicalis* auf *Populus nigra*.

- b) Bei den Milbengallen unterscheidet BEYERINCK wieder zwischen einfachen und zusammengesetzten. Zu jenen (jede Galle hat „den morphologischen Wert einer oder mehrerer Trichome oder einer Emergenz“) gehören Filzgallen, Bentelgallen u. a., zu diesen die Vergrünungen, Knospengallen usw.

II. Innerliche Gallen, „Bohrten bei den zu der vorigen Gruppe gehörigen Gallen die Parasiten nur mit den Mundteilen die Epidermis an, so durchdringen sie bei Bildung ‚innerlicher Gallen‘ die Oberhaut mit ihrem ganzen Körper.“ (Pockengallen, einige Älchengallen, s. o. p. 141).

#### B. Gallen mit begrenztem Wachstum.

I. Larvengallen: die jungen Larven sondern nach BEYERINCK die gallenerzeugende wirksame Substanz ab. Als Untergruppen werden unterschieden:

- a) Mantelgallen: die Parasiten leben dauernd an der Oberfläche des infizierten Organs. Einfache Gallen liegen z. B. bei verschiedenen Blattverküppelungen, bei zahlreichen kegel- oder kugelförmigen Blattgallen, — zusammengesetzte bei Knospengallen, Blattrosetten u. dergl. vor.
- b) Geschlossene Gallen: der Parasit dringt durch die Epidermis in die inneren Gewebslagen vor. Von Minengallen spricht BEYERINCK, wenn die Larven in Minengängen der Blätter und Achsen leben; „das parenchymatische Gewebe, welches diese Gänge einschließt, gerät in gallenartige Wucherungen, oft . . . durch Sklerenchymzellen sich erhärtend“, während bei den „eigentlichen geschlossenen Larvengallen“ rings um die anfänglich immer kugelförmige Larvenhöhle niemals Sklerenchymbildung stattfindet.

II. Bei den Imagogallen (stets Hymenopterocecidien) bohrt die Imago mit dem Legestachel das Wirtsorgan an und liefert die gallenerzeugende Flüssigkeit. Die Galle ist nahezu oder völlig erwachsen, ehe noch die Larve die Eihaut verläßt. Bei den Gallen der Cynipiden nehmen entweder Dermatogen, Periblem und in geringerem Grade das Plerom teil an der Entwicklung der Galle, so daß die Haut der Galle sich entwicklungsgeschichtlich vom Dermatogen des infizierten Pflanzenorgans ableitet, — oder das Ei wird in das Cambium der Blattleitbündel oder in das Cambium der Äste geschoben und die heranwachsende Galle zerreißt das über ihr liegende Periblem und Dermatogen (vgl. oben Fig. 75).

(Gegen BEYERINCK'S System wird sich vieles einwenden lassen; eine Kritik hat THOMAS gegeben<sup>1)</sup>. —

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., Ältere und neue Beobachtungen über Phytoptocidien (Ztschr. f. ges. Naturwiss. 1877. 49, 329, 352).

KERNER<sup>1)</sup> unterscheidet zunächst zwischen Pilzgallen und den durch Tiere verursachten. Jene werden als „Krebse“ von den zoogenen „Gallen“ getrennt. Die weitere Einteilung basiert auf morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunden.

Die „Krebse“ stellen sich entweder „als Entartung und Umgestaltung einiger weniger Zellen inmitten eines umfangreichen, unveränderten Gewebes dar“ (*Synchytrium*-, *Exobasidium*-Gallen u. a.), — als „Wucherungen, welche ganze Wurzeln oder Wurzeläste betreffen“ (z. B. *Frankia* auf *Alnus*-Wurzeln, *Plasmodiophora* auf *Brassica*), — oder als „Krebse, welche umfangreiche Stammstücke sowohl in ihrem inneren Bau als im äußeren Ansehen verändern“ (*Gymnosporangium* auf *Juniperus*, die zugehörige *Roestelia* auf *Crataegus*, *Pirus* u. a., *Peziza Willkommii* auf *Larix europaea* usw.). „Krebsige“ Entartungen ganzer Blätter findet KERNER bei den Gallen von *Endophyllum sempervivi* (vgl. Fig. 26), *Ecoascus deformans* (auf *Amygdalus*) usw., Umgestaltungen von Hochblättern rufen *Ecoascus abutorquus* auf *Abus*, *Peronospora violacea* auf *Knautia arvensis* hervor. Krebse, welche ganze Sprosse deformieren, werden von *Albugo candida* auf *Capsella bursa pastoris*, von *Uromyces pisi* auf *Euphorbia cyparissias* (Fig. 22) usw. hervorgehoben; hierher gehören auch die Hexenbesen.

Die Zooecidien werden als einfache und zusammengesetzte Gallen unterschieden; jene bleiben auf ein einzelnes Pflanzenglied beschränkt, diese entstehen durch gleichzeitige Veränderung mehrerer Organe.

#### A. Einfache Gallen.

1. Filzgallen (s. o. p. 137).
2. Mantelgallen; die Gallenerzeuger leben stets oberflächlich und werden vom Wirtsorgan wie mit einem Mantel umhüllt. Hierher werden von KERNER die Rollgallen (s. o. p. 138), die Stulpgallen und die Umwallungsgallen gerechnet; die Stulpgallen werden je nach ihrer Form als Runzelgallen (s. o. p. 143), Köpfigengallen (Cephaloneon), Hörnchengallen (Ceratoneon), als Taschen-, Beutel-, Sack-, Nagelgallen usw. unterschieden. „Der letzterwähnte Name rührt davon her, daß sich der Körper mehrerer hierher gehöriger Gallen sowohl über die obere als über die untere Seite des Blattes erhebt, so daß es den Eindruck macht, als sei ein Nagel durch das Blatt durchgesteckt worden.“
3. Markgallen; Definition wie oben p. 132.

#### B. Zusammengesetzte Gallen.

1. Die Knoppergallen deformieren stets mehrere, oft alle Glieder eines Sprosses; ihre Achse wird dick. „Man kann von den Knoppergallen wieder zweierlei Formen unterscheiden, erstens blattlose, welche der Blätter entbehren oder besser gesagt, bei denen die Blätter in Höcker, Zacken und Kolben umgewandelt sind, die ohne Grenze in die angeschwollene, die Larvenkammer enthaltende Achse übergehen, und zweitens in beblätterte, welche mit schuppenförmigen Hochblättern oder mehr oder weniger entwickelten grünen Laubblättern besetzt sind.“ Blattlose Knoppergallen erzeugen *Cynips polyceva* und

<sup>1)</sup> KERNER, Pflanzenleben 1891. 2, 511, 520.

*C. lucida* an *Quercus*-Arten u. v. a.; belästigte Knoppergallen *Andricus inflator* (Fig. 42) an Eichen, *Anlacidea hieracii* am Habichtskraut usw. Auch Blütengallen, wie die von *Contarinia loti* an *Lotus corniculatus* erzeugte, rechnet KERNER hierher.

2. Die Kuckucksgallen (s. o. p. 157), bleiche Gebilde von schwammiger Textur, sind namentlich dadurch gekennzeichnet, „daß sie nur den Grund der Sprosse umwallen, während das Ende des betroffenen Sprosses unverändert weiter wachsen kann“. (*Adelges abietis* an *Abies excelsa*, vgl. Fig. 73, *Perrisia galii* an *Galium*-Arten).
3. Klunkern sind zusammengesetzte Gallen, „an welchen durch Häufung eigentümlich veränderter, von verkürzten Achsen ausgehender Blätter Nischen und Schlupfwinkel für gallenerzeugende Tiere hergestellt werden“. Hierher gehören die Triebspitzengallen auf *Crataegus* (*Perrisia crataegi*), *Thymus Serpyllum* (*Eriophyes Thomasi*), *Veronica chamaedrys* (*Perrisia veronicae*, vgl. Fig. 43) u. a., die bekannte *Livia*-Galle an *Juncus* (vgl. Fig. 34), die Wirrzöpfe der Weiden (vgl. Fig. 53) u. v. a. Klunkern finden sich in der Laubblattregion der infizierten Pflanze und erscheinen in ihr bald als weit offene, bald als knospenähnlich geschlossene Blattrossetten; andere finden sich als Vergrünungen, Füllungen, Antholyse usw. in der Blütenregion. —

Die Ähnlichkeit der Gallen, zumal der Mark- und Umwallungsgallen, mit verschiedenartigen Früchten ist schon wiederholt den Forschern aufgefallen und mit größerem oder geringerem Nachdruck von ihnen hervorgehoben worden. KERNER<sup>1)</sup> spricht von beeren-, pflaumen-, apfel-, nuß- und kapselartigen Gallen. KÜSTENMACHER begründet auf diese Ähnlichkeit sein originales System der Gallen<sup>2)</sup>.

Ist das Gallentier vom pflanzlichen Gewebe allseits umschlossen, so ist die Galle „angiosperm“; ist die Bedeckung unvollkommen, so ist die Galle „gymnosperm“.

#### A. Angiosperme Gallen; innerhalb der Nährschicht befindet sich immer nur ein Cecidozoon.

##### I. Freie Gallen; Definition s. o. p. 158.

Mit Perigon, d. h. zur Galle gehörigen Blattschuppen: *Andricus ostreus* (vgl. Fig. 86). *A. fecundator* (vgl. Fig. 2).

Ohne Perigon: gegliedert sind diejenigen, welche sich selbsttätig öffnen oder lösen (*Neuroterus lenticularis* u. ähnl., *Trigonaspis renum*, *Rhodites rosarum* usw.), — ungegliedert diejenigen, welchen eine derartige Befähigung abgeht; eine dritte Gruppe bilden die „in den Gallenboden eingesenkten“ (*Andricus Sieboldi* u. a.).

##### II. Umschlossene Gallen; vgl. oben p. 158.

Mit Nebenraum: *Andricus curvator* (vgl. Fig. 77a).

Ohne Nebenraum (*Rhodites rosae*, *Neuroterus baccarum*, *Pontania*-Arten usf.).

Stengelgallen (*Anlacidea hieracii* usw.).

<sup>1)</sup> KERNER a. a. O. 529.

<sup>2)</sup> KÜSTENMACHER, M., Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1894. 26, 82).

- III. Narrengallen. Die volkstümliche Bezeichnung „Narren“ für die Gallen der *Eoxoascus pruni* erweitert KÜSTENMACHER und nennt alle „aus einem Fruchtknoten mit mehr oder weniger anderen zur Blüte gehörigen Teilen“ entstandenen Gallen Narrengallen.
- B. Gymnosperme Gallen; innerhalb der Nährschicht befinden sich ein oder mehrere Ceidozoen; demnach unterscheidet KÜSTENMACHER:
- I. Monoembryonale Gallen.  
 Mit Perigon: *Perrisia veronicae*, *Ulinodiplosis artemisiac* usw.  
 Ohne Perigon: gegliedert sind die Gallen von *Oligotrophus bursarius* (auf *Glechoma*), ungegliedert die von *Perrisia urticae* u. a.  
 Farngallen: als solche bezeichnet KÜSTENMACHER Randkräuselungs- und Randrollungsgallen.
- II. Polyembryonale Gallen.  
 Schlauch- oder Napfgallen:  
   gegliederte (*Tetraneura ulmi*), ungegliederte (*Aphis oxycanthae*) und — Accidien.  
 Spiralgallen (*Pemphigus spirothecae*).  
 Perithecengallen (*Adelges abietis*).  
 Paraphysengallen (die Erineumgallen).  
 Knollengallen (Bakterienknöllchen der Leguminosenwurzeln).  
 Narrengallen (*Eoxoascus pruni*, *Astegopteryx Benzoin*, s. o. p. 102).

Eine Kritik des Systems würde zu weit führen. —

Von der Einteilung der Gallen in organoide und histioide, welche der Verfasser dieses Buches vorgeschlagen hat, war in diesem Kapitel bereits hinreichend oft die Rede; auf den Unterschied zwischen kataplasmatischen und prosoplasmatischen Gallen wird im nächsten Kapitel einzugehen sein.

## Viertes Kapitel.

### **Anatomie der Gallen.**

---

Ebenso wie die Modellierung der äußeren Form der Gallen wird auch die Ausbildung ihrer inneren Struktur von bestimmten Gesetzen geleitet: Gallen, die von dem gleichen Parasiten auf demselben Mutterorgan erzeugt worden sind, zeigen in ihrem anatomischen Aufbau keine geringere Übereinstimmung als die gallentragenden Wirtsorgane untereinander. Ferner: die Gallen verschiedener Parasiten sind nicht nur in der äußeren Form, sondern ebenso oft auch in ihrem Gewebenaufbau so gut gekennzeichnet und voneinander so verschieden, daß ihre anatomischen Merkmale ebensogut wie die morphologischen bei der Bestimmung der Gallen herangezogen und verwertet werden könnten. Namentlich die Cynipidengallen der Eichen lehren uns, daß selbst die Produkte, welche nahe verwandte Cecidozoën auf gleichem Organ eines und desselben Wirtes entstehen lassen, ganz und gar verschiedenen anatomischen Bau haben können.

Wir konstatierten im dritten Kapitel, daß die äußere Form vieler organoïder und histioïder Cecidien allerhand individuelle Schwankungen von einem Gallenindividuum zum andern erkennen läßt. Ähnliches gilt auch für die anatomischen Merkmale der Gallen. Selbst dann, wenn die äußere Form achsen- und blattbürtiger, von einer Parasitenart erzeugter Gallen die gleiche ist, sind im anatomischen Bau solcher Gebilde oft mancherlei Unterschiede zu erkennen. Es ist keineswegs belanglos für die Anatomie, ob die gallenerzeugenden Parasiten einzeln liegen oder in Gruppen nahe beieinander. Der Ernährungszustand der Wirtspflanzen, klimatische und meteorologische Faktoren haben unzweifelhaft auf die Anatomie der Gallen zuweilen großen Einfluß usf.

Von einem tiefer eindringenden Studium der Gallenanatomie, als es bisher betrieben worden ist, von sorgfältiger Kleinarbeit, die sich nicht mit der Unter-

suchung eines oder einiger weniger Gallenexemplare von jeder Sorte begnügt, sondern der Mannigfaltigkeit, die bei Durchmusterung zahlreicher Gallen desselben Cecidozoons sich zu erkennen gibt, besondere Aufmerksamkeit schenkt, sind nicht nur viele beachtenswerte Einzel Tatsachen zu erwarten, sondern auch wichtige Anregungen, die über das spezielle Interessengebiet der Gallenlehre hinausführen.

Ein Verzeichnis deskriptiver Befunde wird dabei freilich nicht ausreichen, vielmehr stets ein Vergleich der an Gallen gefundenen mit den von der Normalanatomie her bekannten Strukturen und eine Verwertung der von der physiologischen, phylogenetischen und entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie erschlossenen Gesichtspunkte erforderlich sein.

„Hat uns die physiologische Pflanzenanatomie klar gezeigt, was die Pflanze bilden kann, weil sie es braucht, so soll uns die phylogenetische Anatomie bzw. Histologie zeigen, was die Pflanze auf Grund ihrer Vergangenheit nicht kann, obwohl sie es braucht resp. was sie aus demselben Grunde ausbilden muß, obwohl sie es nicht braucht“ (PORSCH)<sup>1)</sup>. Beide Disziplinen geben aber darüber, was die Pflanze unabhängig von Brauchen oder Nichtbrauchen alles bilden kann, nur unzureichende Auskunft; das Bildungsvermögen einer Pflanzenspezies ist mit ihren normalen Zell- und Gewebeformen offenbar nicht entfernt erschöpft. Um die Vielgestaltigkeit, mit der sich jenes zu betätigen vermag, beurteilen zu können, müssen wir auch diejenigen Zellen- und Gewebeformen nach Möglichkeit erforschen, welche unter dem Einfluß abnormer Lebensbedingungen von der Pflanze geschaffen werden.

Die Gallen zeigen uns mit größerer Deutlichkeit als irgendwelche andere pathologische Gewebeformen, welche weite Grenzen dem Bildungsvermögen vieler Pflanzen gezogen sind, und welche Mannigfaltigkeit von Geweben selbst nach kurz währsender Reizung entstehen kann. Aus diesem Grunde und ferner deswegen, weil viele von den an Gallen wahrgenommenen Eigentümlichkeiten abnormer Gewebebildung eben nur an Gallen beobachtet werden und im Laboratoriumsversuch nicht künstlich hervorgerufen werden können, verdient die Gallenanatomie größeres Interesse, als sie bisher bei den Botanikern gefunden zu haben scheint. —

Eine Reihe von Beispielen, welche die Unterschiede in der histologischen Entwicklung gleicher Gallen auf verschiedenartigen Organen desselben Wirts erkennen lassen, hat HOUARD anschaulich zusammengestellt<sup>2)</sup>. Bei demselben Autor finden sich Angaben über die Unterschiede zwischen den von einer und den von mehreren Cecidozoen bewohnten Gallen.

Den Einfluß des Klimas auf die Gallenansbildung behandelt HOUARD in seinen Untersuchungen über die Dipteroecidien auf *Juniperus*<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> PORSCH, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905. p. VII.

<sup>2)</sup> HOUARD, C., Recherches anatomiques sur les galles de tiges; pleuroécidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903. 38, 140).

<sup>3)</sup> HOUARD, C., Sur l'accentuation des caractères alpins des feuilles dans les galles des genévriers (C. R. Acad. Sc. Paris 1905. 140, 56). Variation des caractères histologiques des feuilles dans les galles du *Juniperus oxycedrus* du midi de la France et de l'Algérie (ibid. 1905. 140, 1412). Caractères morphologiques et anatomiques des diptéroécidies des genévriers (Rev. gén. de Bot. 1905. 17, 198); Saharacharaktere glaubt H. bei den algerischen Exemplaren in der schwachen Differenzierung des Gallenparenchyms, dem Fehlen der Stomata,

Daß meteorologische Faktoren Einfluß auf histologische und andere Eigentümlichkeiten der Gallen gewinnen können, scheint mir aus dem Verhalten der Galle von *Mikiola fuji* (auf Buchenblättern) hervorzugehen. Mit demselben Recht, mit dem man von Sonnen- und Schattenblättern spricht, kann man auch zwischen Sonnen- und Schattengallen unterscheiden.

Untersuchungen darüber, ob bei sonnigem und schattigem Standort die Behaarung der Gallen, zmal die der Phytoptocidien, verschieden stark ausfällt, fehlen noch.

Wir wollen im folgenden unseren Stoff derart ordnen, daß zunächst die Entwicklungsgeschichte der Gallenzellen und -gewebe zur Sprache kommt; hierauf mag eine deskriptive Behandlung der an den Gallen erkennbaren Zellen- und Gewebestrukturen folgen.

## A. Histogenese der Gallen.

Welche Veränderungen müssen die Zellen und Gewebe der infizierten Wirtspflanze durchmachen, damit die für den betreffenden Parasiten charakteristischen Gallen zustande kommen?

Bei der Beantwortung dieser Frage wird sich Gelegenheit bieten, auch über die Beteiligung der verschiedenartigen Gewebeformen des Mutterorgans an der Bildung der Gallen Auskunft zu geben.

Lediglich oder vorwiegend durch den Ausfall von Wachstumserscheinungen sind die Pseudocecidien gekennzeichnet. THOMAS hat durch seine Beschreibung der von Dipteren erzeugten Blattgrübehen auf *Vaccinium uliginosum*<sup>1)</sup> dargetan, daß durch lokale Hemmung des Wachstums Formen zustande kommen können, die trotz ihrer hypertrophiclosen Entwicklung echten Cecidien ähneln.

### I. Hypertrophie.

Wachstum der Zellen des Wirtes über das normale Maß ist die Voraussetzung jeder Gallenbildung<sup>2)</sup>. In der Mehrzahl der Fälle folgt auf das abnormale Wachstum der Zellen Teilung. Wir beschränken uns zunächst auf diejenigen Erscheinungen der Gallenhistogenese, bei welchen es sich um Wachstum ohne nachfolgende Zellteilung, um Hypertrophie im Sinne VIRCHOWS handelt.

der schwachen Entwicklung der Leitbündel, der mechanischen Gewebe u. a. zu erkennen. RÜBSAAMEN (Über russische Zooecidien und deren Erzeuger, Bull. soc. imp. nat. Moscou 1895. 9, 396) findet allerhand Unterschiede in der Struktur der russischen und der mitteleuropäischen Gallen desselben Cecidozoons u. dergl. m.

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., Die Dipterocecidien auf *Vaccinium uliginosum* etc. (Marcellia 1902. 1, 146, 151).

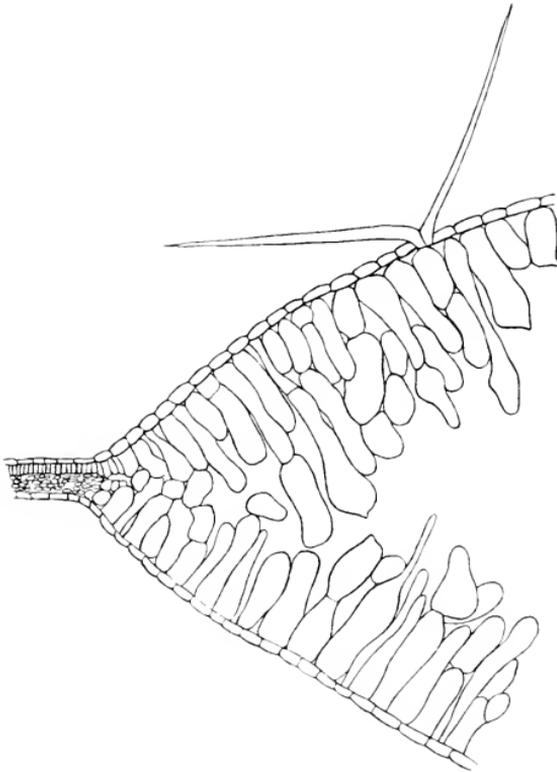
<sup>2)</sup> Vgl. die Definition oben p. 2 und das über die Pseudocecidien Gesagte (p. 5, 6).

Zur Hypertrophie sind sowohl die Zellen der Epidermis als auch die des Grundgewebes und die wachstumsfähigen Anteile der Leitbündel befähigt.

Abnormales Wachstum der Zellen ist entweder die einzige Veränderung, welche der Gallenerzeuger an dem Wirtsorgan hervorruft, oder die Hypertrophie kennzeichnet nur einzelne Teile der Galle oder einzelne Phasen ihrer Entwicklung.

Gallen, welche ausschließlich durch Hypertrophie zustande kommen, sind zunächst alle einzelligen Gallen.

Einzellig sind die Gallen der einzelligen Organismen, wie die von *Notommata* auf *Vaucheria* erzeugten (s. o. Fig. 3). Während die Zoosporangien und die Geschlechtsorgane der *Vaucheria*-Fäden von den übrigen Teilen der letzteren durch Querwände abgetrennt werden, bleibt das von *Notommata* deformierte Gebilde mit dem normalen Teile des Gallenwirtes dauernd in Kommunikation<sup>1)</sup>.



Figur 87. Hypertrophie sämtlicher Grundgewebszellen:  
*Oligotrophus Sobusil* auf *Viburnum lantana* (nach Küster).

ferner zahlreiche unscheinbare Gallen der Algen und Pilze (*Pleotrachelus* auf *Pilobolus* u. a., s. o. p. 53) und die *Synchytrium*-Gallen der Phanerogamen. Figur 149 veranschaulicht die Deformationen, welche *Synchytrium*

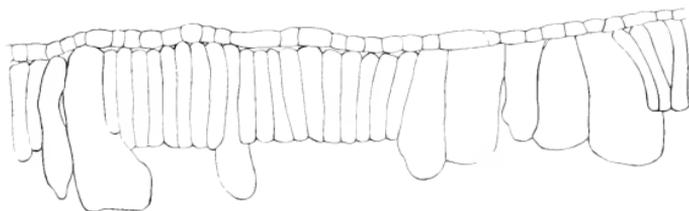
<sup>1)</sup> Streng genommen ist also nur ein Teil einer Zelle hier zur Galle geworden. Ähnliches gilt in gewissem Sinne auch für die Gallen des *Sarcinistrum* auf *Urospora* (s. o. p. 63, Anm. 4).

*papillatum* an seinem Wirt hervorrufft; jede einzelne der Haarzellen ist eine Galle, die in der Figur dargestellte Trichomgruppe ein Gallenstand.

Vielzellig und durch Hypertrophie zahlreicher Zellen entstanden sind vor allem die meisten Erineungallen. Unter dem Einfluß von Milben vergrößern sich die infizierten Epidermiszellen außerordentlich stark. Teilungen finden nicht statt (vgl. Fig. 110 und 111).

Hypertrophie der Grundgewebszellen liegt bei der Galle des *Oligotrophus Solmsii* auf *Viburnum lantana* vor (vgl. Fig. 87), sowie bei der „Fenstergalle“ des Ahorns, welche eine Cecidomyide erzeugt<sup>1)</sup>. In beiden Fällen erfahren sämtliche an der Gallenbildung beteiligten Zellen nur Vergrößerung, keine Teilung.

Untersucht man bei Gallen, welche durch Zellteilungen zustande kommen, die vermittelnden Stellen zwischen normalen und stark veränderten Teilen des Wirtsorgans, so stößt man gar nicht selten auf



Figur 88. Hypertrophie einzelner Grundgewebszellen: *Oligotrophus Reaumurianus* auf *Tilia*; Epidermis mit anstoßender Grundgewebsschicht.

ansehnlich breite Zonen, in welchen der Gallenreiz nicht ausreichte, um zu der für die betreffende Cecidienform charakteristische Zellenteilung zu führen, und in welchen nur Hypertrophie eingetreten ist (vgl. Fig. 121 a). In diesen Fällen handelt es sich aber stets nur um sehr viel geringere Volumenzunahmen als bei den typischen Hypertrophiegallen.

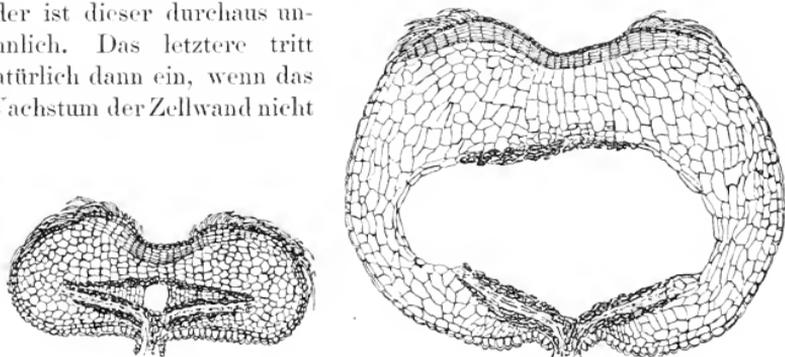
In manchen jungen Gallen des *Oligotrophus Reaumurianus* (auf *Tilia*) liegen hier und da zwischen wenig veränderten Palissadenzellen solche von auffällender Größe eingestreut (vgl. Fig. 88).

Hypertrophie spielt weiterhin bei der Cecidogenese insofern eine große Rolle, als die letzten Entwicklungsphasen mancher Gallen ganz vorzugsweise durch Vergrößerung bestimmter Zellenarten gekennzeichnet werden. Die Linsengallen der Eiche (*Neuroterus numis-*

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., Die Fenstergalle des Bergahorns (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1895. 4, 429).

*malis* usw.), welche nach der Loslösung von dem Wirtsorgan sich beträchtlich vergrößern, erreichen diese Volumzunahme durch Hypertrophie ihrer dünnwandigen Parenchymanteile<sup>1)</sup> (vgl. Fig. 89). Um denselben Vorgang handelt es sich bei dem Wachstum der Galle von *Biorrhiza aptera*, die nach BEYERINCK im zweiten Jahre nur oder fast nur durch Zellenvergrößerung wächst<sup>2)</sup>. Streckungswachstum als letzte Phase in der Entwicklung der Zelle finden wir auch in der normalen Ontogenese der Pflanzengewebe; die soeben erwähnte Streckung der Gallenzellen unterscheidet sich von vielen ähnlichen Vorgängen an normalem Zellmaterial einmal durch die Ergiebigkeit des Wachstums und ferner dadurch, daß die Streckung erst so spät erfolgt.

Die Zelle, welche durch den Gallenerzeuger zu abnormem Wachstum angeregt worden ist, wiederholt entweder im vergrößerten Maßstab die ursprüngliche Form oder ist dieser durchaus unähnlich. Das letztere tritt natürlich dann ein, wenn das Wachstum der Zellwand nicht



Figur 89. Volumenzunahme der Galle durch Hypertrophie: *Neurotrus numismalis* auf *Quercus*: links vor der Überwinterung (September), rechts nach ihr (April). (Nach Weidel.)

überall gleich stark sich betätigt oder auf bestimmte Stellen lokalisiert bleibt.

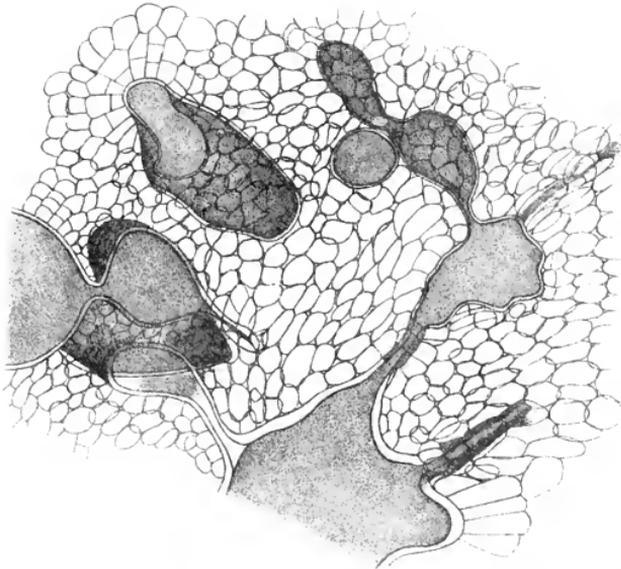
Eine Beschränkung des Wachstums auf die Außenwände infizierter Epidermiszellen liegt offenbar in allen denjenigen Fällen vor, in welchen diese zu Haaren auswachsen. Wie verschieden die Lokalisation des Wachstums hypertrophierender Epidermiszellen ausfallen kann, lehren die *Synchytrium*-Gallen: *S. myosotidis* u. a. lassen ihre Wirtszellen haarförmig nach außen wachsen; die von *S. taraxaci* u. a. infizierten Zellen wachsen ins Innere des Wirtsorgans vor.

Ganz ungewöhnlich ist der Fall, daß die hypertrophierenden

<sup>1)</sup> WEIDEL, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche (Flora 1911. 102, 279, 319).

<sup>2)</sup> BEYERINCK 1882 a. a. O.

Zellen sich verzweigen und sich mit ihren Zweigen in das normal gebliebene Nachbargewebe hineindrängen, wie es MAGNUS für die Gallenzellen der *Urophlyctis leproides* (auf *Beta vulgaris*, vgl. Fig. 90)



Figur 90. Verzweigte einzellige Gallen: *Urophlyctis leproides* auf *Beta vulgaris* (nach P. Magnus).

beschrieben hat<sup>1)</sup>. Das „infiltrierende“ Wachstum, mit dem sich hier die Wirtszellen im Mutterboden verbreiten, und das zur Bildung metastasenartiger Tochtergallen führt, ist bisher nur von der soeben genannten Galle her bekannt<sup>2)</sup>. —

<sup>1)</sup> MAGNUS, P., On some species of the genus *Urophlyctis* (Ann. of Bot. 1897. 41, 87).

<sup>2)</sup> „Infiltrierendes“ Wachstum, welches bei Entstehung und Wachstum maligner Neubildungen am tierischen Körper eine große Rolle spielt, fehlt zwar den Pflanzen nicht ganz, spielt aber im normalen wie abnormen Entwicklungsgang ihrer Gewebe eine sehr untergeordnete Rolle. Infiltrierend wachsen z. B. die Milchröhren, die Haustorien vieler Embryosäcke oder auch die Pollenschläuche, die durch das Gewebe des Gynäceums ihren Weg finden. Die soeben erwähnten Epidermiszellen von *Taraxacum*, welche von *Synchytrium taraxaci* infiziert worden sind, können sich so stark vergrößern und so weit nach innen vorwölben, daß sie das Mesophyll verdrängen und bis zur Epidermis der gegenüberliegenden Blattoberfläche reichen (vgl. LÜDT, a. a. O.; s. o. p. 21, Anm. 2): auch bei ihnen kann man in gewissem Sinne von infiltrierendem Wachstum einer pathologisch veränderten Zelle sprechen; dem Wachstum der malignen tierischen

Mit dem abnormen Wachstum der unter dem Einfluß der Infektion stehenden Zellen können sich Vorgänge kombinieren, die eine Teilung der Zellen wenigstens vorbereiten oder einleiten, vor allem die Kernteilung. Mehrkernige Zellen sind bereits in Gallen der verschiedensten Art, namentlich in Zooecidien gefunden worden: in Hemipteren<sup>1)</sup>, in Milbgallen<sup>2)</sup>, nirgends aber so reichlich und so reich an Kernen wie in den Älchengallen (Fig. 97 e<sup>3)</sup>. Eine vielkernige Zelle aus einer Peronosporaceengalle (*Albugo candida* auf *Capsella bursa pastoris*) stellt Figur 98 a dar<sup>4)</sup>. MAIRE und TISON (s. p. 185) fanden mehrkernige Zellen in Myxomycetengallen (*Sorosphaera veronicae*).

Daß vielkernige, abnorm große Zellen der Gallen sich nachträglich teilen und in einkernige Tochterzellen parzellieren können, geben VUILLEMIN, LEGRAIN und NEMEČ (a. a. O.) für Älchengallen und TOUMEY für die von ihm untersuchte „crown gall“ an (s. o. p. 47).

## II. Zellenteilung.

Die meisten Gallen kommen durch Zellenteilung zustande, d. h. die der Einwirkung des Gallenerzengers unterliegenden Zellen wachsen

Neubildungen ist das Verhalten der *Synchytrium-Taraxacum*-Zellen bei weitem nicht so ähnlich wie das der im Text genannten *Urophytetic*-Gallenzellen; auch führt jenes niemals zur Bildung von „Metastasen“.

<sup>1)</sup> Vgl. PRILLIEUX, E., Etude des altérations produites dans le bois du pommier par les piqûres du puceron lanigère (Ann. Inst. agron. 1877. **2**, 39).

<sup>2)</sup> MOLLARD, M., Hypertrophie pathologique des cellules végétales (Rev. gén. de Bot. 1897. **9**, 33), Sur les modifications histologiques produites dans les tiges par l'action des Phytoptus (C. R. Acad. Sc. Paris 1899. **129**, 841; *Eriophyes obiones* auf *Obione pedunculata*). DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNSVAAN, Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Java, II (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910. 2. sér. **8**, 119; *Eriophyes Doctersi* auf *Cinnamomum zeylanicum*). HOUARD, C., Sur une coléoptéroécéidie du Maroc (Marcellia 1906. **5**, 32; *Nanophyes*, eine Coleoptere, auf *Umbilicus*).

<sup>3)</sup> TREUB, M., Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'*Heterodera javanica* dans les racines de la canne à sucre (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1887. **6**, 93). VUILLEMIN, P. et LEGRAIN, E., Symbiose de l'*Heterodera radicolica* avec les plantes cultivées au Sahara (C. R. Acad. Sc. Paris 1894. **118**, 549). MOLLARD, M., Sur quelques caractères histolog. des écécidies produites par l'*Het. rad.* (Rev. gén. de Bot. 1900. **12**, 157). TISCHLER, G., Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1901. **19**, [95]). MOLLARD, M., Structure de quelques Tylenchoécécidies foliaires (Bull. Soc. bot. France 1904. **51**, CI). HOUARD, C., Sur les caractères histol. d'une écécidie de *Cissus discolor* prod. par l'*Het. rad.* (C. R. Assoc. franç. avanc. d. sc. 1906. 447). NEMEČ, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen, Berlin 1910. 151 ff.

<sup>4)</sup> GUTTENBERG, v. a. a. O. Vgl. ferner TOUMEY (s. o. p. 47, Ann. 2) und FABER, F. C. v., Pilzgallen an Wurzeln von *Kickxia elastica* PREUSS (Ann. mycol. 1910. **8**, 449).

nicht nur, sondern teilen sich auch. In allen diesen Fällen sind es, so weit wir bisher wissen, immer mehrere oder sogar zahlreiche Zellen des Mutterorgans, welche zur Teilung schreiten<sup>1)</sup>; wie viele Zellen des Wirtsorganes affiziert werden und an der Gallenbildung teilnehmen, hängt einmal von der Ausdehnung des Infektionsareales ab, die namentlich bei vielen Pilzgallen innerhalb weiter Grenzen schwanken kann, und ferner von der Intensität, mit welcher ein Parasit zu wirken und außer den ihm unmittelbar anliegenden Zellen auch die ferner liegenden Gewebeschichten zu beeinflussen in stande ist. BEYERINCK<sup>2)</sup> hat für die Galle des *Cynips calicis* berechnet, daß die der Infektion unterliegende Gewebemasse, welche die Galle liefern wird, aus etwa 250 bis 2000 Zellen bestehen kann.

Abnorm gesteigerte Teilungstätigkeit der Zellen soll mit VIRCHOW als Hyperplasie bezeichnet werden.

Die Zellen aller Gewebe der Pflanzen, soweit sie noch mit lebendem Plasma ausgestattet sind, können unter dem Einfluß der Gallenerzeuger zu Teilungen angeregt werden; doch sind an der Bildung derjenigen Gallen, welche durch Hyperplasie zustande kommen, keineswegs alle der Wirkung des Gallenerzeugers ausgesetzten Gewebe gleichstark beteiligt. Sehr lebhaft ist im allgemeinen die Beteiligung des Grundgewebes und der lebenden Anteile der Leitbündelgewebe, schwächer die der Epidermis; ausnahmsweise können aber auch die Zellen der letztern stark wuchern. Hierüber belehrt besonders gut ein Querschnitt durch die Galle der *Pontania*

<sup>1)</sup> Die Möglichkeit, daß auch nach Infektion einer Zelle und durch reichliche Teilungen dieser einen Zelle Gallen zustande kommen können, darf nicht außer acht gelassen werden. Vielleicht finden sich unter den Cecidien, welche durch Myxomyceten hervorgerufen werden (s. o. p. 46, 47), Beispiele für diesen Modus der Gallenentwicklung. Wir wissen, daß *Plasmodiophora brassicae* die besiedelten Wirtszellen zu Teilungen anregt; aus der infizierten Mutterzelle entwickeln sich zahlreiche, vom Pilz erfüllte Einzelzellen; bei andern Myxomycetengallen liegen die Dinge wohl ganz ähnlich. Es wäre leicht vorstellbar, daß nur eine einzige Zelle dem Gallenerzeuger zum Opfer fallen und eine Galle entstehen könnte, deren Zellen sich ausschließlich von dieser einen Gallenmutterzelle ableiteten; in der Mehrzahl der Fälle werden aber wohl auch die den infizierten Zellen anliegenden gesunden Wirtszellen zur Bildung der Gallengeschwulst durch Wachstum und Teilung beitragen. Vgl. NAWASCHIN, Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora brassicae* WOR. nsw. (Flora 1899. 86, 406); [MAIRE, R., et TISON, A., Nouvelles recherches sur les Plasmodiophoracées, Ann. mycol. 1911. 9, 226; die nicht infizierten Zellen, welche die von *Tetramyxa parasitica* besiedelten Rindenzellen von *Ruppia rostellata* umgeben, teilen sich ebenfalls; sie bleiben chlorophyllarm].

<sup>2)</sup> BEYERINCK, Über Gallbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* (Verhandl. Akad. Wetensch., Amsterdam 1896).

*proxima*: die Epidermis ist mehrschichtig geworden. Ähnlich verhält es sich bei der Galle des *Oligotrophus Lemeei*, welcher die Blattepidermis von *Ulmus* zu zahlreichen Zellteilungen parallel zur Oberfläche des infizierten Organs anregt<sup>1)</sup>, bei der Blattgalle des *Tychius (Sibinia) crassirostris* auf *Melilotus alba*<sup>2)</sup> (vgl. Fig. 91) u. a. m.

Durch das geförderte Wachstum, welches etwa das Grundgewebe des Blattes gegenüber der Epidermis erfährt, oder die primäre Rinde gegenüber den sekundären Bast- und Holzanteilen oder diese jener gegenüber erfahren, wird das quantitative Verhältnis, in der sich unter normalen Entwicklungsbedingungen die verschiedenen Gewebe am Aufbau eines Organs beteiligen, ganz und gar verändert. Es gehört zu den Eigenschaften der histioiden Gallen, daß bei ihrer Entstehung — ähnlich wie bei den von WIESNER als Heterotrophie bezeichneten Fällen — lokale Änderungen in den Proportionen der verschiedenen Gewebearten eines Organes bewirkt werden.

Eine sehr häufige Erscheinung ist, daß bei Gallen der verschiedensten Art die unter dem Einfluß des Gallenreizes sich teilenden Zellen nur ganz zarte Querwände bilden, so daß die Umrisse der relativ dickwandigen Mutterzelle noch lange erkennbar bleiben<sup>3)</sup>.

Teilung können unter dem Einfluß der Galleninfektion auch diejenigen Zellen erfahren, die sich im normalen Pflanzenkörper durch besondere Größe und ihr Unvermögen zur Teilung auszeichnen, z. B. die Cystolithenzellen von *Ficus Vogeli* nach Infektion durch Dipteren<sup>4)</sup>.

Die Richtung, in welcher sich die infizierten Zellen teilen, wird im allgemeinen durch die Richtung ihres Wachstums bestimmt: herrscht an der Infektionsstelle Flächenwachstum vor (s. o. p. 138), so sind in erster Linie Antikline zu erwarten; auf Wachstum der Zellen senkrecht zur Oberfläche des Organs (p. 149) folgen naturgemäß zunächst perikline Teilungen.

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie 1903. 230ff.

<sup>2)</sup> ROSS, H., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Biologie deutscher Gallbildungen, I (Ber. d. D. Bot. Ges. 1910. 28, 225).

<sup>3)</sup> Beispiele findet man z. B. bei MOLLARD, M., Caractères anatomiques de deux Phytoptocécidies caulinaires internes (Marcellia 1902. 1, 21).

<sup>4)</sup> HOUARD, C., Les galles de l'Afrique occidentale française, II (Marcellia 1905. 4, 106); die Cystolithen bleiben unvollkommen entwickelt; in der Nähe der Cystolithenzellen fand HOUARD in den Zellen der Galle Calciumcarbonatmassen ausgefallen. — Darüber ob auch die Milchröhren, sekretführende Idioblasten wie die von *Laurus* oder weithumige, normalerweise einzellige Haare wie die Brennhaare Teilungen nach Galleninfektion erfahren können, ist mir vorläufig nichts bekannt geworden.

Schiefe Querwände finden sich in den Haaren mancher Gallen, z. B. in den von *Perrisia fraxini* erzeugten (vgl. Fig. 115)<sup>1)</sup>.

Umfangreiche Gallen, die durch Zellteilungen in ausschließlich einer Richtung zustande kommen, sind selten<sup>2)</sup>; fast immer kombinieren sich bei der Bildung großer Gallen Teilungen verschiedener Richtung miteinander.

Wird unter dem Einfluß der Gallenerzeuger ein beschränktes Areal im Gewebe des Wirtsorgans zu lebhafter Hyperplasie angeregt, so spricht BEYERINCK von einem Gallplastem<sup>3)</sup> (PRILLIEUX's parenchyme primordial morbide<sup>4)</sup>). Nach Infektion durch *Rhodites rosae* entsteht ein Plastem, welches bis 1.5 mm Durchmesser haben kann; noch größer ist das unter dem Einfluß der *Aulacidea hieracii* gebildete. Im allgemeinen sind die Plasteme bedeutend kleiner. Beschaffenheit und Verhalten der Zellen im Gallplastem sind dieselben wie bei den Zellen der Urmeristeme. Von den Meristemen s. str. unterscheiden sich aber die Gallplasteme nach BEYERINCK dadurch, daß sie nicht immer völlig homogen sind; sie können zwischen undifferenzierten Zellen tracheale Elemente einschließen (*Rhodites Mayri*, nach BEYERINCK).

### III. Gewebespannungen und -zerreißen.

Gewebespannungen, welche beim Anschneiden der Gallen durch Verkürzung bzw. durch Verlängerung irgendwelcher Teile sich bemerkbar machen, sind mir nirgends aufgefallen. Gleichwohl macht es schon die makroskopische Untersuchung vieler Gallen klar, daß die Wachstumsintensität verschiedener Gewebelagen der Gallen sehr verschieden ist und zu Spannungen Anlaß gibt, die schließlich zu Zerreißen führen können: die Gallen der *Biorrhiza pallida* sind oft auf der Oberfläche durch Sprünge vielfach gefeldert, die des *Diastrophus rubi* platzen der Länge nach auf, die der *Perrisia gali* springen oft auf wie gar gekochte Kartoffeln.

Auf die Gewebebildung ist die ungleiche Intensität des Wachstums insofern von Einfluß, als die am Wachstum schwächer beteiligten

<sup>1)</sup> Vgl. auch FOCKER, Recherches anatomiques sur les galles. Thèse. Lille 1896. 115.

<sup>2)</sup> KÜSTER, 1903, a. a. O. 226.

<sup>3)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882.

<sup>4)</sup> PRILLIEUX, E., Etude sur la formation et le développement de quelques galles (Ann. Sc. nat., Bot. 1876. sér. VI. 3, 113).

Zellen unter starke Zugspannung geraten und — mit passivem Wachstum folgend — allerhand Flaschen- und Retortenformen liefern<sup>1)</sup> (*Tetraneura ulmi* auf *Ulmus*).

Wachsen die äußeren Zellenlagen eines Organs unter dem Einfluß des Gallenreizes erheblich stärker als die tiefer liegenden, so legen sich die äußeren in Falten und heben sich von den benachbarten, tiefer liegenden ab. Der Fall tritt z. B. ein, wenn die zur Bildung von Blattbeutelgallen befähigten Cecidozoön ausnahmsweise Achsen oder Blattstiele infizieren (*Eriophyes padi* auf *Prunus padus* u. dergl.), ferner bei den Hautfaltengallen des *Eriophyes galii* an *Galium saxatile* u. a.<sup>2)</sup>. Daß die Epidermis von dem üppig proliferierenden Grundgewebe losgelöst werden kann, zeigt Figur 92 a: bei jugendlichen Gallen des *Oligotrophus annulipes* auf *Fagus* erscheint die Epidermis des Wirtsorgans wie ein kleines Fensterchen über einem großen Interzellularraum eingelassen, ähnlich wie über den Miniergängen und Minier-„plätzen“ vieler phytophager Insektenlarven<sup>3)</sup>. Auch bei den Gallen der *Albugo candida* wird die über den Sporenlagern liegende Epidermis abgesprengt und geht verloren.

Gewebespannungen und Gewebeeröffnungen gehen ferner auch der Bildung freier „Innengallen“ (s. o. p. 169, 170) wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle voraus.

Daß durch kräftiges Wachstum irgendwelcher Gewebeschichten bei der Gallenbildung Teile des Wirtsorgans, welche normalerweise einander nahe benachbart liegen oder ein zusammenhängendes Ganze bilden, voneinander getrennt und gesprengt werden können, veranschaulicht am deutlichsten das Schicksal des Gefäßbündelringes, der durch üppige Hyperplasie des Markes oder des Markstrahlgewebes in zahlreiche Stücke parzelliert werden kann (vgl. unten Fig. 130 und das dazu Gesagte). Kleine Fragmente irgendeines Gewebes können

<sup>1)</sup> KÜSTER, 1903, a. a. O. 229.

<sup>2)</sup> Vgl. THOMAS, Ältere und neue Beobachtungen über Phytoptococcidien (Ztschr. ges. Naturwiss. 1877. 49, 329, 351).

<sup>3)</sup> Eine Cecidomyide ruft an *Sonchus* eine Blattgalle hervor (HOARD Nr. 6101; vgl. LÖW, FR., Über neue und einige ungenügend gekannte Cecidomyiden der Wiener Gegend, Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1875. 25, 13), bei welcher ein Hohlraum allein von der Epidermis überspannt wird. Die Entwicklungsgeschichte der Galle ist mir nicht näher bekannt. Die von THOMAS als Fenstergallen bezeichneten Dipteroecidien auf *Acer pseudo-platanus* und *A. opulifolium* (HOARD Nr. 3989; vgl. THOMAS, FR., Die Fenstergalle des Bergahorns, Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1895. 4, 429) scheinen ganz anderer Art zu sein; die gefelderte „Fensterscheibe“, welche in die Galle eingelassen ist, hält THOMAS für ein Produkt des Gallenmuttertieres.

weit verschleppt und wie „versprengte Keime“ in eine ihnen fremde Lage und Gewebsnachbarschaft geraten<sup>1)</sup>. —

Gewebespannungen können auch auf anderem Wege als durch ungleich lebhaftere Wachstumsbetätigung benachbarter Gewebeschichten zustande kommen, z. B. durch ungleich starke Schrumpfung, welche verschiedenartige Gewebeschichten der Galle bei ihrem Absterben erfahren. Spannungen dieser Art spielen bei dem selbsttätigen Öffnen reifender Gallen eine große Rolle; wir kommen hierauf in Kapitel VII noch eingehender zurück.

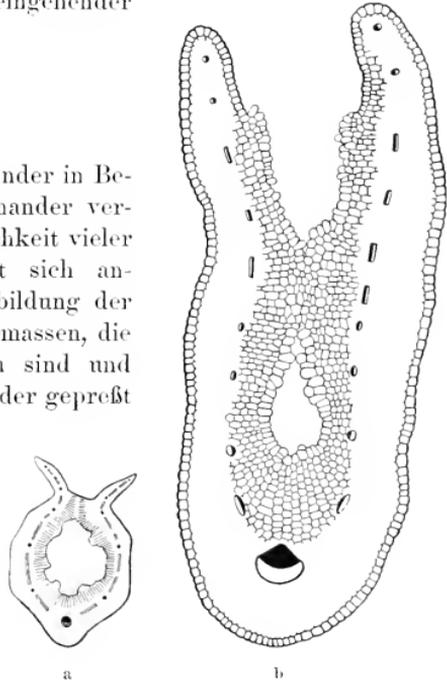
#### IV. Verwachsung.

Calluswülste, welche miteinander in Berührung kommen, können miteinander verwachsen. Bei der großen Ähnlichkeit vieler Gallen mit Callusgeweben läßt sich annehmen, daß auch bei der Ausbildung der Gallen Verwachsung von Gewebemassen, die in Kontakt miteinander geraten sind und mehr oder minder stark aneinander gepreßt werden, ihre Rolle spielen wird.

Das üppig proliferierende Gewebe, aus dem die p. 147 (vgl. Fig. 66 e) beschriebenen Gewebeleisten in den Gallen von *Eriophyes fraxinicola* bestehen, kann verwachsen. Umwallungsgallen, wie die des *E. diversipunctatus* (Fig. 69 a), zeigen zwar nicht überall dort, wo Gewebewülste sich berühren, Verwachsungserscheinungen; aber bei Durchsicht einer

größeren Zahl von Gallen wird man leicht einige finden, bei welchen wenigstens lokal Verwachsung eingetreten ist.

Daß Umwallungsgallen am Gallennabel sich schließen (vgl. auch Fig. 84), war schon oben zu erwähnen. Auch beim Verschuß der



Figur 91. Verwachsung von Gallengewebe: *Tychius crassirostris* auf *Mellilotus albus* (nach Ross). Verschiedene Stadien der Galle (links bei schwacher, rechts bei starker Vergrößerung).

<sup>1)</sup> Vgl. BEYERINCK (a. a. O. 1852), der in den Gallen der *Biorrhiza pallida* Xylemreste und Oxalatdrüsenzellen weit versprengt fand (s. o. Fig. 83 rechts, xm). Einen besonderen Einfluß auf ihre weitere Entwicklung hat dieser Transport nicht.

VON WEIDEL beschriebenen lysigenen Larvenkammern (s. o. p. 160) wird es nicht ohne Verwachsung abgehen.

Ein sehr hübsches Beispiel hat ROSS<sup>1)</sup> beschrieben: die von *Tychius crassirostris* infizierten Blättchen des *Melilotus albus* bleiben längs der Mittelrippe gefaltet; die beiden einander zugewandten Epidermen proliferieren sehr stark und verwachsen schließlich miteinander wie nach einer Pflropfung (vgl. Fig. 91).

In vielen Fällen berühren sich die Mündungsränder der Beutellgallen und die Ränder der Umwallungswülste, ohne daß es zur Verwachsung käme. Sklerose der Zellen scheint dann zuweilen die Verwachsung zu verhindern. In vielen anderen Fällen bilden sich an den Rändern der Gewebewülste Haare, die ihrerseits nicht miteinander verwachsen können, und die Gewebemassen nicht zu gegenseitigen Kontakte kommen lassen.

## V. Differenzierung.

Die endgültige Gewebedifferenzierung, welche vielzellige, durch Hyperplasie entstandene Gallen annehmen, führt zur Unterscheidung von zwei großen Gruppen: entweder die Ausbildung der Gewebe, die wir in den normal entwickelten Organen der Wirtspflanze finden, wird durch den Gallenerzeuger gehemmt (Hypoplasie), und die Gewebe bleiben an den infizierten Stellen trotz ihres abnormen Zellenreichtums hinsichtlich der Differenzierung ihrer Gewebe unvollkommen, — die anatomischen Charaktere ähneln in solchen Gallen mehr oder weniger denjenigen, die wir in jugendlichen, unfertigen Organen gleicher Art zu finden gewöhnt sind, — oder es treten Differenzierungen in dem Gallengewebe auf, die in den normal entwickelten Organen des Gallenwirtes nicht vorkommen. Gallen der ersten Art wollen wir als kataplasmatische, Gallen der zweiten Art als prosoplasmatische bezeichnen.

Die kataplasmatischen Gallen bestehen vorzugsweise aus dünnwandigem Parenchym, welches völlig homogen ist, oder dessen Zellen einander sehr viel ähnlicher sind als in normal entwickelten Pflanzenteilen<sup>2)</sup>. Das Mesophyll der infizierten Blätter zeigt keine

<sup>1)</sup> ROSS, 1910, a. a. O.

<sup>2)</sup> Die allgemeine Parenchymatisation, die bei der Gewebebildung der Gallen durchgeführt wird, ähnelt nach einem Vergleich GÉNEAU DE LAMARLIÈRES (1898 u. 1905, a. a. O., s. o. p. 58, Anm.) der Entstehung normaler Knollen. Nach NOËL BERNARD (Études sur la tubérisation, Rev. gén. de Bot. 1902. 14, 5) sollen alle Knollen oder doch zum mindesten sehr viele von ihnen parasitären Ursprung haben, also den Gallen angehören oder ihnen ätiologisch nahestehen!

Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym oder läßt den Unterschied nicht so deutlich hervortreten wie in normalen. Collenchym- und Sklerenchymstränge, die etwa in entsprechenden normalen Teilen der Wirtspflanze auftreten, werden nicht entwickelt oder bleiben unvollkommen. Die Leitbündel sind nicht so gefäßreich wie die normalen, andererseits sind die zwischen den leitenden Elementen liegenden Parenchymzellen meist sehr reichlich. Selbst dann, wenn sekundäre Gewebe unter den Einfluß der Gallenerzeuger geraten, ist die Parenchymatisation unverkennbar; denn auch die Produkte des Cambiums nähern sich der Parenchymform, und auch die durch ihre Wandverdickung gekennzeichneten trachealen Elemente geben ihre normale prosenchymatische Form um so vollkommener auf, je stärker der Einfluß der Parasiten wird. Hypoplasie kann sich ferner in der unvollkommenen Ausbildung der Wandverdickungen, der Membranverholzung, der Cuticula, der Chlorophyllkörner u. a. äußern.

Kataplasmatisch sind vor allem die Gallen der Bakterien und der Pilze, die Gallen vieler Hemipteren (z. B. von *Myzoxylus laniger*, vgl. Fig. 67, *Aphis oxycanthae*, *Myzus ribis* usw.), mancher Milben (*Eriophyes piri*, *E. avellanae* u. v. a.) und der Älehen. Die kataplasmatischen Gallen sind abgesehen von ihrer histologischen Struktur auch dadurch gekennzeichnet, daß ihre Formen und Größenverhältnisse innerhalb weiter Grenzen schwanken (s. o. p. 132).

Viele organoide Gallen stehen hinsichtlich ihrer Anatomie den kataplasmatischen Gallen sehr nahe.

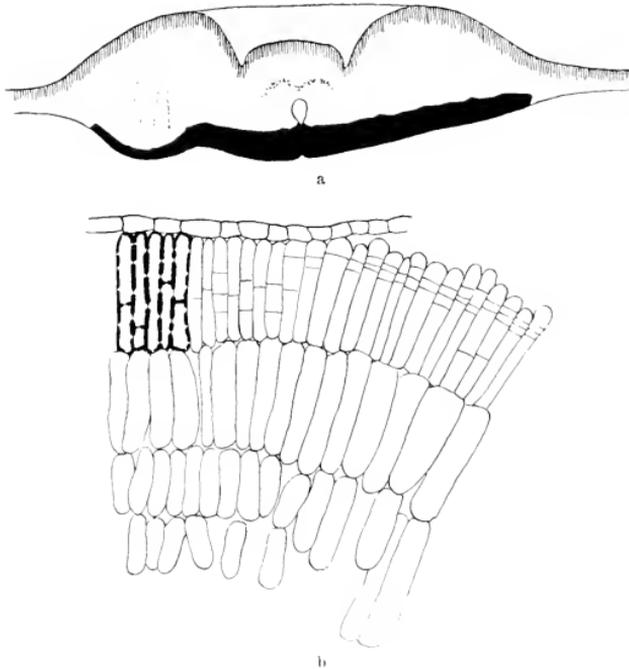
Die prosoplasmatischen Gallen sind ebenfalls parenchymatische Wucherungen; prosenchymatische Elemente — abgesehen von den leitenden Zellen — fehlen ihnen fast immer<sup>1)</sup>. Ihr Gewebeaufbau wiederholt aber nicht das, was aus der normalen Ontogenie der Wirtsorgane bekannt ist, sondern zeigt neuartige Differenzierungen, welche gar nicht selten viel komplizierter sind als die das normale Wirtsorgan kennzeichnenden. Die prosoplasmatischen Gallen sind überdies durch konstante Form- und Größenverhältnisse ausgezeichnet (s. o. p. 132).

Gallen prosoplasmatischer Art werden durch Hemipteren (*Pemphigus spirothece*, *P. semilunarius* usw.), durch zahlreiche Milben (*E. diversipunctatus*, *E. fraxinicola*, *E. similis* usw.), durch Dipteren und namentlich durch die Hymenopteren erzeugt: die Cecidien der Cynipiden sind nicht nur in ihrer äußeren Form die mannigfaltigsten aller prosoplasmatischen Gallen, sondern auch durch besonders weitgehende Differenzierung ihrer Gewebe ausgezeichnet. Ein Mycocecidium mit

<sup>1)</sup> Vgl. das unten über das mechanische Grundgewebe der Gallen Gesagte.

den Eigenschaften der prosoplasmatischen Gallen hat TROTTER<sup>1)</sup> beschrieben (*Ustilago greviae* auf *Grewia venusta*). —

Über die verschiedenen Gewebeformen, welche die prosoplasmatischen Gallen aufbauen, über die eiweiß- und stärkereichen Futtergewebe, die aus Steinzellen aufgebauten mechanischen Mäntel usw., wird später ausführlich berichtet werden; wir beschränken uns hier

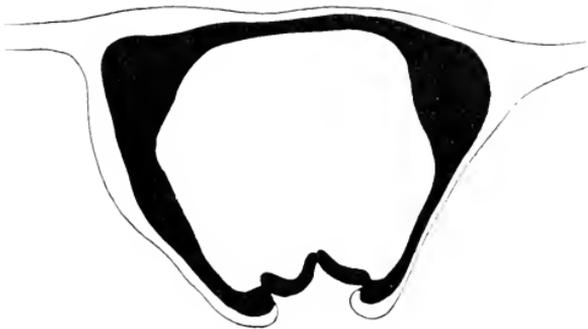


Figur 92. Dorsiventralschnitt Blattgalle: *Oligotrophus annulipes* auf *Fagus*: jugendliche Galle. a, Die dickwandigen Gewebeschichten sind schwarz, die Palissadengewebe durch Schraffierung, die Kristallschicht über der Larvenkammer durch Punkte angedeutet. Oben ist die losgelöste Epidermis sichtbar. — Bei b ein Teil der Galle bei stärkerer Vergrößerung; das Schicksal der obersten Palissadenschicht ist wesentlich anders als das der tiefer liegenden.

auf einige allgemeine Bemerkungen über die Anordnung der verschiedenen Gewebe in der Galle. Ein Vergleich der Gewebeschichten der Galle mit den des normalen Wirtsorganes führt zur Unterscheidung von zwei Typen: entweder die Schichtenfolge der Gallengewebe ent-

<sup>1)</sup> TROTTER, A., Sulla struttura istologica di un microcecidio prosoplastico (Malpighia 1905. 19). Vgl. ferner GUTTENBERG, H. v., Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905.

spricht insofern noch der normalen des betreffenden Organs, als sich im Blatte die oberen Schichten des Mesophylls anders ausbilden als die unteren und in der Achse die äußeren anders als die inneren, derart, daß die unter dem Einfluß der Galleninfektion geratenen Teile des Blattes hinsichtlich ihrer anatomischen Struktur ebenso deutlich dorsiventral gebaut erscheinen wie die entsprechenden normalen Teile des Blattes, und die Gewebe der Stengelgallen noch eine ähnliche Orientierung zur Achse des Mutterorgans erkennen lassen wie die entsprechenden normalen Gewebe — oder die Differenzierung der Gallengewebe erscheint ohne Rücksicht auf die normale Schichtenfolge des Wirtsorgans durchgeführt. Zwei Beispiele werden den Unterschied klar machen. Figur 92 a zeigt eine dorsiventrale Blattgalle (Typus I): unter dem Einfluß des *Oligotrophus annulipes* haben die unteren



Figur 93. Radiäre Blattgalle: *Oligotrophus capreae* auf *Salix*. Mechanisches Gewebe schwarz.

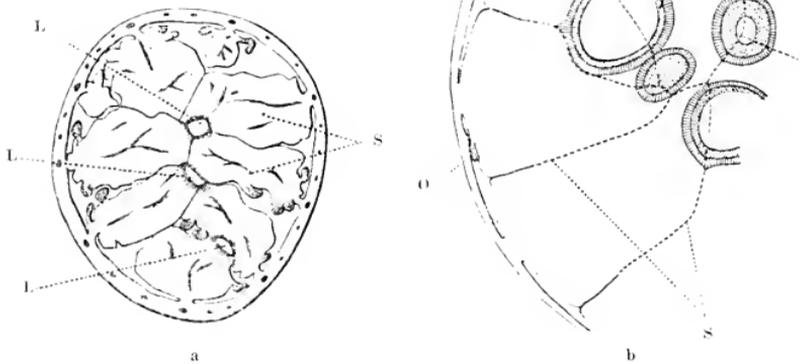
Schichten des Mesophylls ein derbwandiges Steinzellengewebe geliefert, die Zellen der obersten Lagen haben Palisadenform; ebenfalls zur Oberfläche des Organs parallel liegt über der Larvenkammer eine Schicht sehr kristallreicher Zellen. Diese dorsiventrale Anordnung der Gallengewebe, welche ungeachtet des sinnfälligen Unterschieds zwischen Galle und normalem Mutterorgan noch den dorsiventralen Bau des letzteren zum Ausdruck bringt, kennzeichnet namentlich die Beutelgallen und die Blattrandrollungen, soweit sie zu den prosoplasmatischen Gallen zu rechnen sind. Bei der Buchengalle der genannten Diptere ist die dorsiventrale Gewebestruktur sehr viel stärker betont als bei jenen. Ein sehr schönes Beispiel für dorsiventrale Gallen mit komplizierter Gewebestruktur hat HOUARD abgebildet (Dipteroecidium auf den Blättern von *Ficus Vogeli*<sup>1)</sup>. Ferner ist auf die in

<sup>1)</sup> HOUARD, C., Les galls de l'Afrique occidentale française (Marcellia 1905. 4, 106).

Figur 152 dargestellten Gallen und auf das p. 228 über sie Gesagte zu verweisen.

Demselben Typus folgen alle diejenigen Stengelgallen, die z. B. in Rinde oder Leitbündelgewebe liegen und in ihrer Gewebeschichtung die konzentrische Zonenbildung des Mutterorgans beibehalten.

Radiär können wir hinsichtlich ihrer histologischen Struktur diejenigen Gallen nennen, deren Gewebeschichtung keine Abhängigkeit von der des normalen Organs erkennen läßt (Typus II). In Figur 93 (Blattgallen des *Oligotrophus capreae* auf *Salix caprea*) umschalt der Steinzellenmantel die Larven-



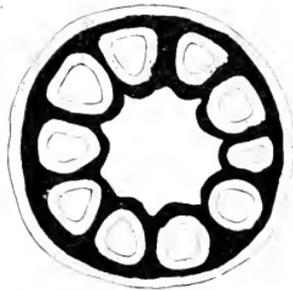
Figur 94. Radiäre Galle, an deren Aufbau mehrere Organe teilnehmen: *Aulax papaveris* in den Fruchtknoten von *Papaver* (nach Molliard). a, Querschnitt durch die ganze Galle. S die stark hypertrophierten Scheidewände. L die Larvenhöhlen. b, Teil einer Galle. S die Kontaktflächen zwischen den Septen, N Nährschicht der Gallen, M mechanischer Mantel der Gallen, O unvollkommen entwickeltes Samenkorn.

höhle in allen Lagen des Mesophylls gleichmäßig, und auch das von ihm eingeschlossene dünnwandige Parenchym läßt in seinen oberen und seinen unteren Teilen keinen Unterschied erkennen. Diesem Typus folgen vor allem die meisten Cynipidengallen, viele Dipteren-umwallungsgallen u. a. m.

Komplizierte Gallen des radiären Differenzierungstypus sind in Figur 94 und 95 dargestellt. Die Gallen von *Aulax papaveris* (Fig. 94) sind dadurch interessant, daß die konzentrischen Gewebezonen, welche das Cecidozoon und die von ihm bewohnte Höhlung umhüllen, durch mehrere benachbart liegende Organe des Gallenwirtes gleichsam unbehindert durchgehen, und daß aus mehreren getrennten Organen des

Wirtes ein einheitliches Gallengebilde hervorgeht<sup>1)</sup>. Figur 95 schließlich zeigt ein System von radiär gebauten Gallen: in den an sich schon radiär konstruierten Gallen des *Rhodites eglanteriae* haben zahlreiche Inquilinen sekundäre Gallen erzeugt, die das Gewebe der primären mit lauter kleinen, radiär gebauten Schichtensystemen durchsetzen.

Übergänge zwischen Typus I und II ließen sich natürlich in großer Zahl anführen. Daß sich die Charaktere beider Typen in einer Galle kombinieren, ist gar kein seltener Fall: entweder sie erscheinen räumlich nebeneinander, indem die innersten Teile der Galle, welche dem Cecidozoon am nächsten sind, den Bau radiärer, die äußeren den Bau dorsiventraler Gallen aufweisen, — oder zeitlich nacheinander: die Gallen des *Oligotrophus annulipes* z. B. (s. o.) sind



Figur 95. Zusammengesetzt-radiäre Galle: Inquilinen in der Galle des *Rhodites eglanteriae*.

in ihren Jugendstadien ausgesprochen dorsiventral, später haben wenigstens die mächtig heranwachsenden inneren Teile der Galle vorherrschend radiären Charakter.

Verteilung der Parasiten im Gewebe der Galle. — Im Anschluß an die Differenzierung der Gewebe mag erwähnt werden, daß die Verteilung der Parasiten in den verschiedenen Gewebslagen der Galle ungleich sein kann. Selbstverständlich handelt es sich hierbei nur um Mycocecidien. Wie in den heteromeren Flechten die Symbionten schichtenweise geordnet erscheinen, kann auch in den Symbiosen, welche die Mycocecidien darstellen, eine Zonenbildung dadurch zustande kommen, daß der Pilz bestimmte Gewebslagen des Wirtsorgans bevorzugt und besonders reichlich durchwehert. So gibt GÉNEAU DE LAMARLIÈRE an, daß das Mycel der *Roestelia* das Wirtsorgan in der Gegend des Pericykels besonders dicht durchflechte<sup>2)</sup>.

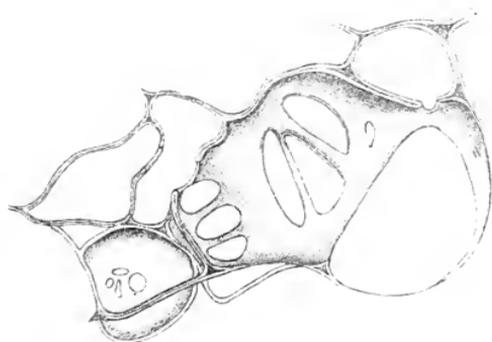
<sup>1)</sup> MOLLARD, M. Sur la galle de l'*Aulax papaveris* PERS. (Rev. gén. de Bot. 1899. 11, 209).

<sup>2)</sup> GÉNEAU DE LAMARLIÈRE. Sur les mycocecidies des *Roestelia* (Rev. gén. de Bot. 1898. 10, 225).

## VI. Lösung der Zellwände. Verflüssigung der Zellen.

Siebartige Durchbrechung oder fast völlige Lösung der Zellwände hat MAGNUS in den Gallen von *Urophlyctis*-Arten gefunden<sup>1)</sup>, — man vergleiche Figur 96.

Welche Bedeutung die Verflüssigung von Zellen und Zellkomplexen für die Gallenbildung haben kann, ist erst neuerdings durch die Untersuchungen WEIDELS klar geworden<sup>2)</sup>: wie schon im vorigen Kapitel zu schildern war, entsteht die Larvenkammer von *Neuroterus vesicator* und vermutlich auch anderer Cynipidengallen auf lysigenem Wege (vgl. Fig. 76), indem unter der Larve zahlreiche Zellen des



Figur 96. Siebartige Durchbrechung der Zellwände: *Urophlyctis pulposa* auf *Chenopodium rubrum* (nach P. Magnus).

Wirtsgewebes gelöst werden<sup>3)</sup>. Übrigens erörtert schon BEYERINCK<sup>4)</sup> die Möglichkeit, daß der „Kanal“, der langgestreckte mit wässriger Flüssigkeit erfüllte Raum, in dem die junge Larve liegt, und der z. B. in den Gallen von *Andricus ostreus* deutlich wahrnehmbar ist (vgl. Fig. 75 und Fig. 86 kn), durch Verflüssigung des Wirtsgewebes zustande komme.

In den genannten Fällen sind es offenbar die Wirtszellen selbst, welche die Lösung der Membran besorgen, indem sie unter der Einwirkung des Parasiten celluloselösendes Enzym liefern. Membrantilgung von passivem Charakter liegt dann vor, wenn die

<sup>1)</sup> Vgl. MAGNUS, P., 1897, a. a. O.; ferner: Über eine neue unterirdisch lebende Art der Gattung *Urophlyctis* (Ber. d. d. Bot. Ges. 1901. 19, [145]).

<sup>2)</sup> WEIDEL, a. a. O., s. o. p. 160, Anm. 1.

<sup>3)</sup> Die Stelle, an welcher der durch Lösung entstandene Eingang in die Larvenkammer sich wieder schließt, bleibt auch späterhin noch kenntlich. Vielleicht liegt das tissu cicatriciel, welches PRILLIEUX (Étude sur la formation et le développ. de quelques galls. Ann. sc. nat. Bot. 1876. Sér. IV, 3, 113) irrtümlich auf den Stief des Gallenmuttertieres zurückführt, an derjenigen Stelle, an welcher die Öffnung der lysigenen Höhlung zusammenheilt. — Über Verflüssigung von Parenchymzellen und der prosenchymatischen Anteile der Leitbündel vgl. COHN, F., Über die bandfüßige Hamfliege (*Chlorops taeniopus*) (Ber. Tätigk. bot. Sekt. Schles. Ges. vaterl. Kultur, 1865, 71).

<sup>4)</sup> BEYERINCK, a. a. O. 1852. 108.

Parasiten die Celluloselösung direkt bewirken und selber die Cytase liefern, d. h. wenn die Hyphen parasitisch lebender Pilze die Membranen der Wirtszellen stellenweise lösen und durchbohren.

Ganz eigenartig scheinen die Verhältnisse bei der *Faucheria*-Galle von *Notommata Werneckii* zu liegen, die sich an den Spitzen ihrer Protuberanzen öffnet: nach ROTHBERT (s. o. p. 64, Anm. 4) wird die Lösung der Membrankalotten, welche den Cecidozoën das Ausschlüpfen ermöglicht, durch die außen aufsitzenden Bakterien bewirkt. Die Wirtszelle und ihr Plasma sind an diesem Lösungsvorgang direkt nur insofern beteiligt, als die Membran der ersteren an der Spitze chemisch von anderer Beschaffenheit ist als in ihren übrigen Teilen und gerade an der Spitze daher lösenden äußeren Einflüssen nur geringen Widerstand entgegensetzt.

Es dürfte angebracht sein, hier auf die merkwürdige Art des Gewebeschwundes aufmerksam zu machen, welche *Xylococcus filiferus*, eine an Linden lebende Coccide, an den Zweigen der Wirtspflanze hervorruft. Die Larven der Tiere sinken an diesen immer tiefer ein, bis sie in das Mark der Zweige kommen<sup>1)</sup>. Welcher Art das Verhalten der Zellen bei dieser ungewöhnlichen Art der Geweberesorption sein mag, ist leider noch nicht näher untersucht worden. Überhaupt sind wir über die anatomischen Veränderungen, welche von den auf Pflanzen parasitisch lebenden, zur Gallenerzeugung nicht befähigten Tieren hervorgerufen werden, noch außerordentlich wenig orientiert. WEIDELS Beobachtungen lassen an die Möglichkeit denken, daß auch unter der Einwirkung des *Xylococcus* eine Verflüssigung des Gewebes stattfindet.

## VII. Gewebeerfall.

Spontane Maceration der Gallengewebe tritt am Grunde der Blattgallen des *Oligotrophus bursarius* (auf *Glechoma hederacea*) ein; das Ablösen der Gallen von ihrem Mutterorgan — Näheres im Kapitel VII, vgl. Fig. 150 — erfolgt durch Abrundung und Maceration der Zellen an der Grenzzone zwischen Galle und normalem Wirtsorgan.

### B. Zellen und Gewebe der Gallen.

Die anatomischen Merkmale der Gallen sind untereinander dermaßen verschieden, daß sich kein Kennzeichen ausfindig machen läßt, welches für alle Gallen zutreffend wäre. Das gilt sowohl für die Zellen als auch für die Gewebe der Gallen.

<sup>1)</sup> Löw, F., Eine neue Coccidenart (*Xylococcus filiferus*) (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1882. 32, 271).

Wenn im folgenden die Gewebe der Gallen ausführlichere Behandlung finden als ihre Zellen, so mag der Unterschied in dem Umstand seine Rechtfertigung finden, daß Plasma, Kerne, Chromatophoren usf. der Gallen, soweit sie überhaupt Abweichungen von der Norm aufweisen, nichts anderes erkennen lassen, als in vielen abnormen Pflanzenzellen anderer Art; die Gewebe der Gallen dagegen zeigen in sehr vielen Fällen höchst eigenartige Strukturverhältnisse, für die sich kein Analogon aus dem Gebiet der pathologischen Pflanzenanatomie anführen läßt.

## I. Zellen der Gallen.

STRASBURGER hat für die Gallen der *Ustilago antherarum* (s. o. p. 125, Fig. 56) den Nachweis erbracht, daß die Zellen des infizierten Wirtsgewebes hinsichtlich der Beschaffenheit ihres Cytoplasmas, ihrer Kerne usw. nichts von der Norm Abweichendes erkennen lassen<sup>1)</sup>. Dieselbe Übereinstimmung zwischen den Zellen der Gallen und den der normalen Nährpflanzenteile würde unzweifelhaft auch bei sehr vielen anderen organoiden Gallen sich nachweisen lassen.

Die histioiden Gallen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Zellenbeschaffenheit von den entsprechenden normalen Teilen des Wirtes vor allem dadurch, daß sie aus größeren Zellen bestehen als die letzteren. Diese Regel gilt nicht nur für die durch Hypertrophie gebildeten Cecidien (p. 179), sondern auch für diejenigen, welche durch Hyperplasie zustande kommen (p. 184). Der Größenunterschied ist nicht immer beträchtlich, oft aber gehört er zu den auffallendsten anatomischen Charakteren der Gallen (vgl. Fig. 87, 110, 111 u. a.). Es mag Fälle geben, in welchen die Zellen der Gallen nicht größer oder vielleicht gar kleiner sind als die des normalen Mutterbodens; immerhin bleibt es eine auffallende Erscheinung, daß so außerordentlich zahlreiche Gallen — Mycoecidien und Zooecidien — durch eine gleichsinnige Änderung in den Beziehungen zwischen Zellenwachstum und Zellenteilung gekennzeichnet werden.

In leicht erkennbarem Zusammenhang mit dem abnormen Wachstum und der auffallenden Größe der Gallenzellen steht ihr Wasserreichtum. Hierüber belehrt schon die makroskopische Untersuchung der Gallen: viele von ihnen sind saftig, fleischig. Pflanzenorgane, welche unter normalen Entwicklungsbedingungen saftarme, lederige

<sup>1)</sup> STRASBURGER, E., Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (Biolog. Zentrabl. 1900. 20, 657).

oder holzige Beschaffenheit haben, werden nach Infektion der Galleninfektion sukkulent: ich erinnere nur an die fleischigen Blättchen der von *Uromyces pisi* infizierten Euphorbien (vgl. Fig. 22), an die fleischigen Lappen der von *Eroascus Tosquinetii* infizierten ♂ *Alnus*-Kätzchen, an die von *Erobasidium vaccinii* infizierten Blätter des *Vaccinium vitis idaea*, die *Tetraneura*-Gallen auf *Ulmus*, die Blutlausgeschwülste des Apfelbaumes, die transparenten beerenähnlichen Cecidien des *Neuroterus baccarum*. Selbst Pflanzen, welche weder an ihren vegetativen Teilen noch an ihren Blüten oder Früchten sukkulente Gewebe produzieren, sind, wie die angeführten Beispiele zeigen, nach Galleninfektion imstande, „sukkulente“ Gewebe zu entwickeln. Namentlich bei Untersuchung mancher Aphidengallen ist mir aufgefallen, daß die Membranen der Zellen oft bei ansehnlicher Dicke sehr schwaches Lichtbrechungsvermögen besitzen und damit ihre Substanzarmut und ihren Wasserreichtum bekunden. — Auf den hohen Wassergehalt der Gallen werden wir im nächsten Kapitel noch einmal zurückkommen müssen.

Der plasmatische Inhalt der Gallenzellen ist bei den verschiedenen Arten der Myco- und Zoocecidien, bei den verschiedenen Schichten kompliziert gebauter Gallen und oft auch in verschiedenen Entwicklungsphasen einer und derselben Galle sehr verschieden.

Die Kerne der Gallen sind, soweit die Untersuchungen anderer Autoren und die eigenen hierüber Auskunft geben, auffallend groß (vgl. Fig. 97). Mycocecidien und Zoocecidien verhalten sich hierin gleich. Ob der Parasit in unmittelbare Berührung mit dem Zellkern kommt, wie es namentlich bei den Gallen verschiedener Uredineen und Ustilagineen der Fall ist (vgl. Fig. 97a), oder ob der Gallenerzeuger von den Kernen weit entfernt bleibt, scheint für das Wachstum der letzteren von untergeordneter Bedeutung zu sein. Die Kerne, die GUTTENBERG (s. u.) in *Synchytrium*-Gallen fand (Fig. 97d), können einen Durchmesser von 50—60  $\mu$  bekommen; ihr Rauminhalt beträgt ungefähr das 250fache des normalen Kernvolumens. In welchem Verhältnis die Massenzunahme des Zellkerns zu der Vergrößerung der Zellen steht, bedarf näherer Untersuchung; daß die normale Massenrelation zwischen Kern und Plasma bei der Genese der Gallen erhalten bleibt, halte ich für sehr unwahrscheinlich.

Die abnorm großen Kerne der Gallenzellen enthalten mehr Nukleolen als die Kerne normaler Zellen. Kerne mit drei, vier oder noch mehr Nukleolen statt eines sind in Gallen der verschiedensten Art anzutreffen. Nukleolen von absonderlicher Größe (bis 20  $\mu$  Durchmesser) gibt GUTTENBERG für die von ihm untersuchten *Synchytrium*-

Gallen an (s. u.). In Myco- wie Zoocecidien sieht man die abnorm großen Nukleolen von lichten Höfen umgeben.

Die Form der Zellenkerne läßt häufig erst in alternden Zellen Abweichungen vom Normalbefund erkennen. Die Kerne nehmen „amöboid“ gelappte, komplizierte traubenähnliche Formen an, wie namentlich von Pilz- und Älchengallen her bekannt ist (vgl. Fig. 97c); ähnliche Formveränderungen sind auch in Milben- und Hemipterengallen zu finden und fehlen wahrscheinlich auch den anderen Gallengruppen nicht ganz. Sehr auffällige Kernformen hat GUTTENBERG in den Gallen verschiedener Synchytrien, z. B. des *Synchytrium mercurialis* (auf *Mercurialis perennis*) gefunden<sup>1)</sup>: die Kerne liegen unmittelbar dem Parasiten angeschmiegt und sind von reich verzweigten feinen Kanalsystemen durchzogen (vgl. Fig. 97d); das Kanalsystem jedes Kernes mündet an der dem Parasiten zugewandten Seite. Liegen zwei Parasiten in einer Wirtszelle, so weist ihr Kern zwei Kanalsysteme auf.

Die Teilung der Kerne läßt in den Gallen im allgemeinen keine Anomalien erkennen. Ebenso wenig wie bei der Zellteilung im Callusgewebe Amitosen auftreten, werden solche auch bei der durch Gallenerzeuger angeregten Hyperplasie zu erwarten sein. Nur dann, wenn Kernteilungen ohne Zellenseptierung eintreten, kann die Karyokinese ausbleiben und direkte Fragmentation der Kerne erfolgen.

TISCHLER<sup>2)</sup> hat gezeigt, daß in den Riesenzellen der Älchengallen (*Heterodera radicolica* auf *Circaea lutetiana*) zuerst karyokinetische Teilungen, dann Fragmentationen eintreten. Fragmentationen beobachtete GUTTENBERG in *Capsella bursa pastoris* nach Infektion durch *Albugo candida*, SHIBATA<sup>3)</sup> in den Wurzelknöllchen von *Podocarpus* u. s. f.

Bei welchen Gallen vielkernige Zellen auftreten, haben wir schon oben (p. 184) besprochen. —

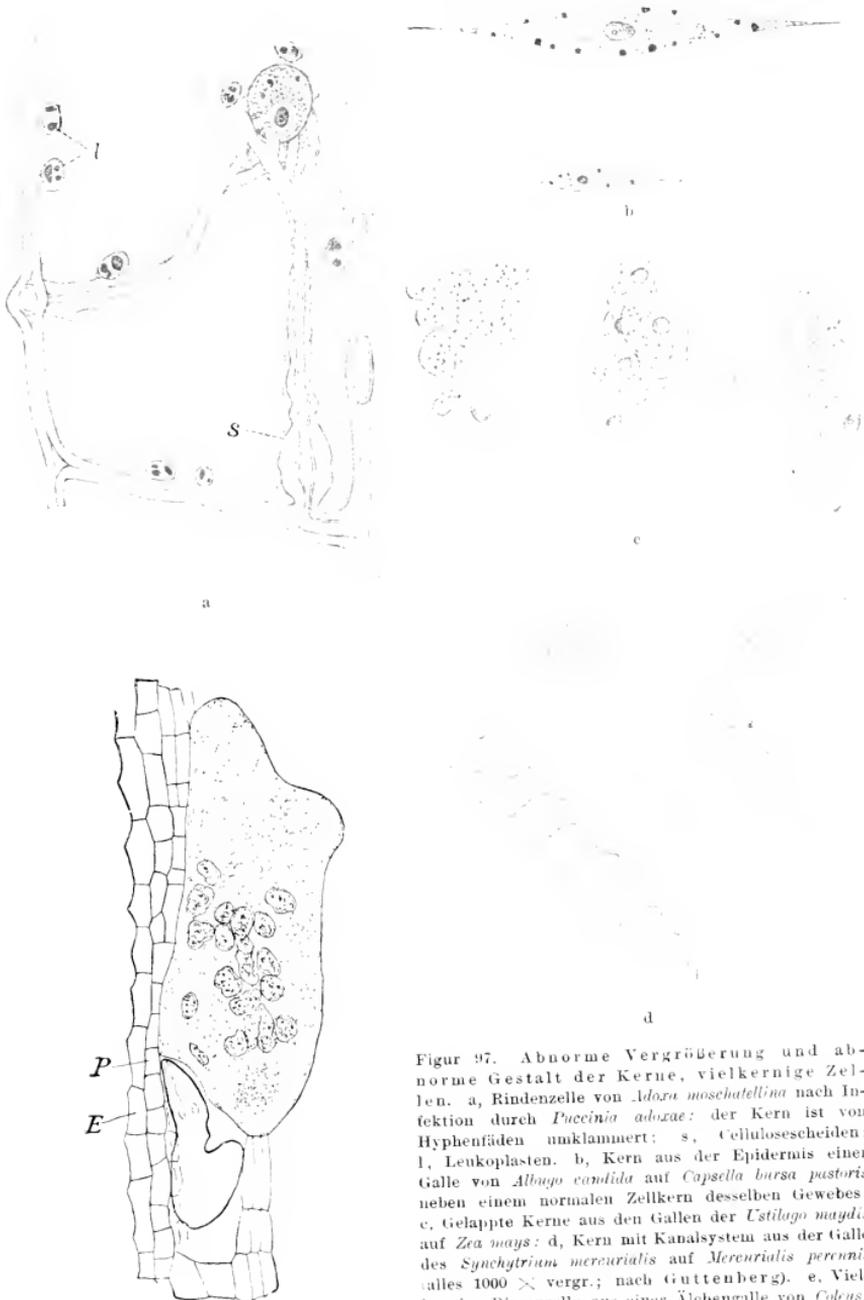
Die Lage der Kerne zeigt in den Zellen der Gallen im allgemeinen nichts besonders bemerkenswertes. Bei Untersuchung jugendlicher Filzgallen vom Bergahorn (*Eriophyes macrochelus* var. *erinea*) fiel mir auf, daß die Zellkerne der Erineumhaare fast ausnahmslos an dem Übergang des schlanken stiel förmigen zu dem kolbenartig erweiterten Teile liegen.

Über abnorme Fusion der Kerne in den Riesenzellen der Älchengallen hat NEMEC unlängst sehr ausführlich berichtet (a. a. O.). —

<sup>1)</sup> GUTTENBERG, H. v., Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909. 46, 453).

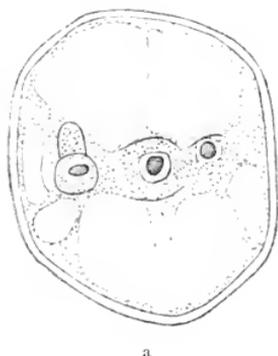
<sup>2)</sup> TISCHLER, G., Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. d. bot. Ges. 1901. 19, [95]).

<sup>3)</sup> S. u. p. 204, Ann. 2. Die Produkte der Kernfragmentationen sollen nach SHIBATA zu späteren karyokinetischen Teilungen befähigt bleiben.



Figur 97. Abnorme Vergrößerung und abnorme Gestalt der Kerne, vielkernige Zellen. a, Rindenzelle von *Adoxa moschatellina* nach Infektion durch *Puccinia adoxae*; der Kern ist von Hyphenfäden umklammert; s, Cellulosescheiden; l, Leukoplasten. b, Kern aus der Epidermis einer Galle von *Albugo candida* auf *Capsella bursa pastoris* neben einem normalen Zellkern desselben Gewebes; c, Gelappte Kerne aus den Gallen der *Ustilago maydis* auf *Zea mays*; d, Kern mit Kanalsystem aus der Galle des *Synchytrium mercurialis* auf *Mercurialis perennis* (alles 1000  $\times$  vergr.; nach Guttenberg). e, Vielkernige Riesenzelle aus einer Äichengalle von *Colons*; P, Pericambium; E, Endodermis (nach Nemeč).

Degenerative Veränderungen, die der Kern der Gallenzellen erfährt, bekunden sich nicht nur in der amitotischen Teilung, sondern auch in mancherlei Veränderungen des ruhenden Kernes. Weit verbreitet ist die Erscheinung, daß der Kern an Chromatin mehr und mehr verarmt. Bei den Gallen verschiedener Pilze und der Ählen sind die Chromatinverluste des Zellkernes bisher am deutlichsten gesehen worden. NAWASCHIN beschreibt den Wirtszellenkern der *Plasmodiophora*-Gallen (an *Brassica*) als einen leeren, zusammengefallenen Schlauch, in dessen Falten ein oder mehrere Nukleolen und saftreiche erythrophile Körnchen liegen<sup>1)</sup>. Über das Austreten von Chromatinkörnern aus den Kernen der Ählehengallenzellen vergleiche man die von NEMEČ gegebene Schilderung (a. a. O., p. 167). GUTTENBERG fand in den Gallen der *Ustilago maydis* Kerne, die überhaupt keine färbare Substanz mehr besaßen. — Wegen des Verhaltens des Chromatins der Kerne in Mykorrhizen



a



b

Figur 98. Degenerative Veränderungen an Zellkernen: a, Lösung der Kernmembranen, *Albugo candida* auf *Capsella bursa pastoris*; b, Umwandlung des Zellkerns in ein querwandähnliches Septum, *Eroascus amentorum* auf *Alnus incana* (nach Guttenberg).

muß auf die Arbeiten von W. MAGNUS und SHIBATA verwiesen werden (s. u.). Lösung der Zellkerne beobachtete GUTTENBERG in den Gallen von *Albugo candida* (auf *Capsella bursa pastoris*, vgl. Fig. 98 a). Unter dem Einfluß des *Eroascus amentorum* (auf *Alnus incana*) werden nach demselben Autor die Kerne in den Epidermiszellen anscheinend in eine querwandähnliche Platte verwandelt (vgl. Fig. 98 b).

Für Existenz und Bildung der Chlorophyllkörner sind in den histioiden Gallen im allgemeinen keine günstigen Bedingungen verwirklicht. Es ist ein beachtenswerter gemeinsamer Zug der histioiden Myco- und Zoocydien, daß der Chlorophyllgehalt ihrer Gewebe

<sup>1)</sup> NAWASCHIN, S., Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora brassicae* (Flora, 1899. 86, 406).

außerordentlich spärlich ist; die weite Verbreitung dieses negativen Kennzeichens der histioiden Gallen wird dadurch noch auffällender, daß die von denselben oder von ganz ähnlichen Parasiten erzeugten organoiden Gallen für das Ergrünen der infizierten Pflanzenteile keine Hinderung bedeuten und gar nicht selten der Chlorophyllbildung förderlich sind (Vergrünungen, s. o., p. 99). Werden Organe, welche bereits ansehnliche Mengen von Chlorophyll enthalten, von Gallenerzeugern befallen, so wird das Chlorophyll in ihnen rückgebildet; entstehen die Gallen aus Gewebematerial, welches noch kein Chlorophyll oder nur sehr geringe Mengen davon enthält, so unterbleibt seine normale Ausbildung. Übrigens spielt das Schwinden oder die Verminderung des Chlorophylls auch bei denjenigen Infektionen, welche keinerlei Gallenbildung zur Folge haben, eine große Rolle, wie die zahlreichen Blattfleckenkrankheiten lehren: das Verblässen der von Parasiten besiedelten Pflanzenteile gehört sehr oft zu den frühesten deutlich erkennbaren Symptomen der Erkrankung. Eingehende Untersuchungen über den Vorgang der Chlorophyllreduktion, über die Schnelligkeit, mit der er sich abspielt und die Grenzen, innerhalb deren er sich hält, versprechen interessante Beiträge zur Pathologie der Zelle.

In denjenigen Gallen, welche blaßgrün erscheinen, wie die des *Neuroterus baccarum*, *N. tricolor* usw., enthalten die großen Parenchymzellen wenige, meist sehr kleine Chlorophyllkörner.

Chlorophyllreiche Gallen sind selten. In den „Pocken“, welche *Eriophyes piri* auf den Blättern von *Pirus communis* hervorruft, sind die Zellen des Mesophylls saftig grün. Die Chlorophyllkörner sind bis  $1\frac{1}{2}$  mal so groß wie in den Zellen des entsprechenden normalen Gewebes; sie liegen dicht gedrängt aneinander und sind — entsprechend der beträchtlichen Größe der Gallenzellen (vgl. Fig. 121 c) — erheblich zahlreicher als in den normalen Zellen.

Die Gallen der *Pontania proxima* (auf *Salix*) sind in ihren inneren Schichten sehr chlorophyllreich; in den äußeren, welche sich teils von der Epidermis, teils vom Grundgewebe des Mutterorgans ableiten, fehlt das Chlorophyll fast ganz.

Eine Regeneration des durch die Galleninfektion reduzierten Chlorophyllapparates scheint auch dann, wenn der von den Cecidozoen ausgehende Reiz wegfällt, und wieder normale Existenzbedingungen wirksam geworden sind, nicht einzutreten — soweit meine Beobachtungen hierüber Auskunft geben. Auf Umenblättern entstehen unter dem Einfluß der *Tetraneura ulmi* Gallenanfänge der verschiedensten Form; die Zellen verlieren ihren Chlorophyllgehalt gänzlich oder bis auf geringe Reste und bleiben blaß auch dann, wenn die Gallentiere die unfertige Galle längst verlassen haben. Ähnliches läßt sich

an den Blättern von *Fraxinus excelsior* beobachten, welche *Eriophyes fraxinicola* besiedelt hat: neben vollkommen entwickelten Gallenexemplaren findet man unfertig gebliebene, von den Gallentieren verlassene, welche trotzdem die normale grüne Blattfarbe niemals wieder annehmen.

Bei den von ZIMMERMANN beschriebenen Bakteriengallen auf Rubiaceen<sup>1)</sup> liegt der interessante Fall vor, daß bei der Gallenbildung die Chlorophyllproduktion gefördert wird, indem Hemmungen, welche der Chlorophyllbildung dem Anschein nach im Wege standen, beseitigt werden: kommen die Bakteriengallen auf den weißen Teilen panaschierter Blätter zur Entwicklung, so ergrünen diese an den infizierten Stellen.

Über panaschierte Gallen werden bei Besprechung der Gallengewebe einige Angaben gebracht werden. —

Die leblosen Inhaltsbestandteile der Gallenzellen — Stärke, Eiweißkörner, Fetttropfen, Calciumoxalatkristalle u. dergl. m. — zeigen keine nennenswerten Abweichungen vom Normalbefund.

Über die Reichlichkeit ihres Auftretens und ihre Verteilung auf die verschiedenen Schichten der Gallen wird später bei Behandlung der Gallengewebe zu berichten sein. —

Die Membranen der Gallenzellen zeigen im wesentlichen dieselben Eigenschaften wie die der normalen Zellen. Ihre chemischen Veränderungen — Cutinisierung, Verholzung, Verkorkung — sind dieselben wie in normalen Pflanzenteilen.

Lokale Wandverdickungen besonderer Art, die von der normalen Anatomie her nicht bekannt sind, entstehen z. B. in den Gallen der *Ustilago maydis*. Die Hyphen, welche in das Lumen der Wirtszellen eindringen, können von diesen mit einer Cellulosehülle umscheidet werden<sup>2)</sup> (vgl. auch Fig. 97a). — Die celluloseähnlichen Ablagerungen, die sich nach Besiedelung durch Aphiden in den Pflanzenzellen finden, sind keine Produkte der letzteren, sondern Ausscheidungen des Parasiten<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> S. o., p. 50, Anm. 3.

<sup>2)</sup> Vgl. GÜTTENBERG a. a. O. und die von ihm zitierte Literatur; auch GARJEANNE, Die Verpilzung der Lebermoosrhizoiden (Flora 1911. 102, 147). Cellulosehüllen um die in den Zellen des Wirtes liegenden Mycelklumpen entstehen in der Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* (W. MAGNUS, Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* L., Jahrb. f. wiss. Bot. 1900. 35, 205); SHIBATA sah in den Wurzelknöllchen von *Podocarpus chinensis* und *P. Nageia* Ablagerungen einer amyloidähnlichen Substanz um die Mycelknäule herum entstehen (Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902. 37, 643).

<sup>3)</sup> Vgl. BÜSGEN, Der Honigtau. Jena 1890.

Über die Formen, welche die Wandverdickungen der Skleriden aufweisen, wird bei Besprechung der mechanischen Gewebe zu berichten sein.

Was die Micellarstruktur der Membranen anbetrißt, so wird diese wohl in der Mehrzahl der Fälle durchaus der normalen entsprechen. Ich möchte aber nicht unerwähnt lassen, daß mir bei den Haaren mancher Gallen (*Perrisia tiliamvolvrens* auf *Tilia*, Triebspitzengallen von *Rhabdophaga heterobia* auf *Salix*) wiederholt aufgefallen ist, mit welcher Leichtigkeit ihre Membranen in Spiralbänder zerfallen.

## II. Die Gewebe der Gallen<sup>1)</sup>.

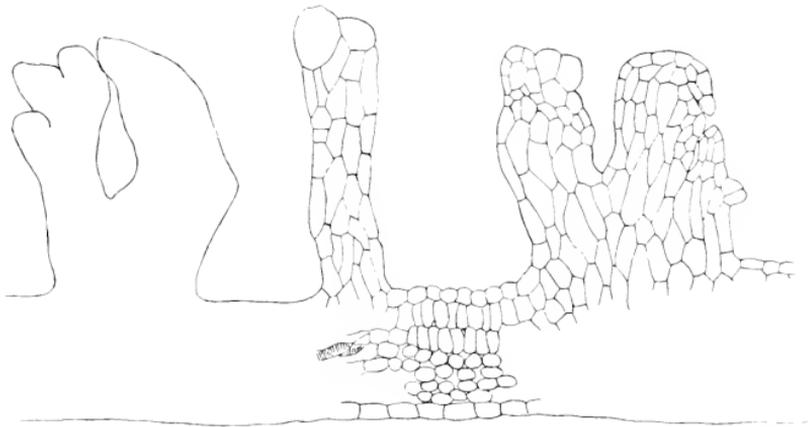
In der Lehre von den normalen Geweben der Pflanze unterscheidet man zwischen primären und sekundären Geweben. Ist diese oder eine ähnliche Einteilung auch bei der Behandlung der Gallengewebe angebracht?

Gallen, welche nur durch geringfügige hypertrophische oder hyperplastische Veränderungen primärer Gewebe zustande kommen, bestehen aus Geweben, die nicht anders als primäre genannt werden können.

Die Gallplasteme (s. o.) haben, da sie sich nicht von Dauergeweben, sondern von Pflanzengeweben ableiten, deren Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist, den Charakter von primären Meristemen. Die Gewebe der Gallen, die sich von jenen ableiten, wären als sekundäre zu bezeichnen, so lange die Plasteme im primären Gewebematerial des Wirtes ihren Ursprung haben. Entstehen Plasteme oder plastem-ähnliche Bildungsherde in jugendlichen sekundären Geweben, so müßten die aus jenen resultierenden Gallengewebe füglich als tertiäre angesprochen werden.

<sup>1)</sup> Die Titel einiger Arbeiten, in welchen zahlreiche Mitteilungen über die Gewebe der Zooceidien sich vereinigt finden, mögen schon hier genannt sein: BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. FOCKE, H., Contribution à l'histoire des galles. Etude anatomique de quelques espèces. Lille 1889. Recherches anatomiques sur les galles. Etude de quelques diptérocecidies et acarocécidies. Thèse, Lille 1896. HOARD, C., Recherches anatomiques sur les galles de tiges: pleurocecidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903. 38, 140); Recherches anatomiques sur les galles de tiges: acarocécidies (Ann. se. nat., Bot., 1904, sér. 8. 20, 289). KÜSTENMACHER, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1894. 26, 82). KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903. WEIDEL, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche (Flora 1911. 102, 279).

Eine derartige Unterscheidung wäre nicht nur schwer durchzuführen, sondern würde auch bei der großen Übereinstimmung der Gewebe, aus welchen z. B. die aus Gallplastemen sich entwickelnden, hoch differenzierten Cynipidengallen bestehen, mit den primären Geweben der normalen Wirtsteile zu allerhand Widersprüchen führen. Wir wollen daher von sekundären Gallengeweben nur dann sprechen, wenn Gewebe vorliegen, die von den primären oder sekundären Meristemen der Wirtspflanze produziert worden sind, und die in wesentlichen Punkten den sekundären Geweben des Wirtes ähneln, und ferner bei denjenigen Gewebeschichten der Gallen, welche von neu entstandenen Meristemen innerhalb des Gallenkörpers sich ableiten.



Figur 99. Undifferenziertes Gallengewebe: *Phyllocoptes populi* auf *Populus tremula* („*Erineum populinum*“).

Alle übrigen Gewebe der Gallen mögen als primäre bezeichnet werden — wegen ihrer Ähnlichkeit mit den primären Geweben der Wirtspflanzen.

Bei der Besprechung der primären Gallengewebe in der üblichen Weise zwischen Epidermis, Leitbündel- und Grundgewebe zu unterscheiden, wird im allgemeinen keine Schwierigkeiten machen. Allerdings findet sich unter denjenigen Gallen, die auf ihre Gewebsdifferenzierung hin als kataplasmatische bezeichnet werden müssen, eine Reihe von Fällen, in welchen alle histologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Gewebslagen getilgt erscheinen. Figur 99 zeigt den Querschnitt durch ein Stück von einem „*Erineum populinum*“: Die zellenreichen Emergenzen lassen keinen Unterschied zwischen Epidermis und Grundgewebe wahrnehmen; obwohl zum mindesten die

äußerste Schicht der Gewebehöcker sich unzweifelhaft von der Epidermis des Mutterorgans ableitet, besteht auch sie aus Zellen von gleicher oder ganz ähnlicher Art wie die inneren Teile. Der Aufbau der Emergenzen erinnert an undifferenziertes Callusgewebe; auch die Erscheinung, daß einzelne Zellen der äußersten Gewebelage zu relativ großen Blasen anschwellen, ist von manchen Calluswülsten her bekannt.

Aus den Mitteilungen über Entwicklungsgeschichte und Histogenese der Gallen geht bereits hervor, daß gleichartige Gewebe verschiedener Gallen ungleichen Ursprung haben können. Die Epidermis derjenigen Gallen, die wir als umschlossene bezeichnen wollen (s. o. p. 158), leitet sich entwicklungsgeschichtlich unmittelbar von der Epidermis des Mutterorgans ab, während die Epidermis der freien Gallen vom Grundgewebe oder vom Leitbündelgewebe der Nährpflanze abstammt, je nachdem ob das Plastem der betreffenden Galle im Grund- oder Leitbündelgewebe angelegt worden ist. Vom Grundgewebe der freien Gallen gilt dasselbe wie von ihrer Epidermis; das Grundgewebe der umschlossenen Gallen wird meistens auf das des Wirtsorgans zurückzuführen sein: seltener nehmen die Produkte der sich teilenden Epidermiszellen Charakter von Grundgewebszellen an. Leitbündelelemente entstehen wie unter normalen Entwicklungsbedingungen aus den Derivaten der Cambiumzellen und können außerdem aus allen Grundgewebsanteilen der Gallen hervorgehen.

#### a) *Epidermis.*

Die Gallen der *Biorrhiza pallida* entstehen, wie bereits mit Figur 6a veranschaulicht worden ist, nach Callusart aus einer von der Gallenmutter geschaffenen Wunde des Wirtes: eine typisch gebaute Epidermis geht ihnen ebensoschr ab, wie den Callusgeweben. Auch bei denjenigen Gallen, welche durch Hyperplasie im Innern älterer, korkbedeckter Pflanzenteile zustande kommen, fehlt naturgemäß eine Epidermis. Die übrigen Gallen besitzen eine meist gut gekennzeichnete Epidermis, die entweder unverändert von dem Mutterorgan übernommen worden ist oder sich von der normalen mehr oder minder deutlich unterscheidet. Wir werden nur von denjenigen Fällen zu sprechen haben, in welchen sich Abweichungen vom Normalbefund irgendwie geltend machen.

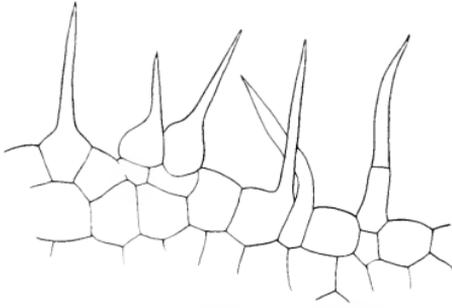
Verglichen mit der Epidermis der entsprechenden normalen Pflanzenteile zeigt die der Gallen große Einfachheit: anstatt der langgestreckten Zellen vieler normaler Epidermen erscheinen isodiametrische

Formen: Zellen mit undulierten Umrissen werden an den Gallen durch geradlinig ungrenzte ersetzt (*Trioza alacris* auf *Laurus nobilis*).

Ausnahmen von der Regel — stärkere Undulierung der Seitenwände — fand HOUARD in den Gallen des *Eriophyes Thomasi* auf *Thymus serpyllum*<sup>1)</sup>.

Die Form der Epidermiszellen und die Beschaffenheit ihres Inhaltes verändern sich bei den Gallen derart, daß die Zellen der Epidermis den der ihnen benachbarten Grundgewebeschichten sehr ähnlich werden.

Während wir bei normalen Organen die Zellen der Epidermen — abgesehen von den Schließzellen und ihren Nebenzellen — in gleicher Höhe nebeneinander zu finden gewöhnt sind, fehlt ihnen bei den Gallen nicht selten diese regelmäßige Orientierung (vgl. Fig. 100): große Zellen, welche sich weit nach außen vorschieben, liegen neben tiefer eingelassenen kleinen u. dergl. m.



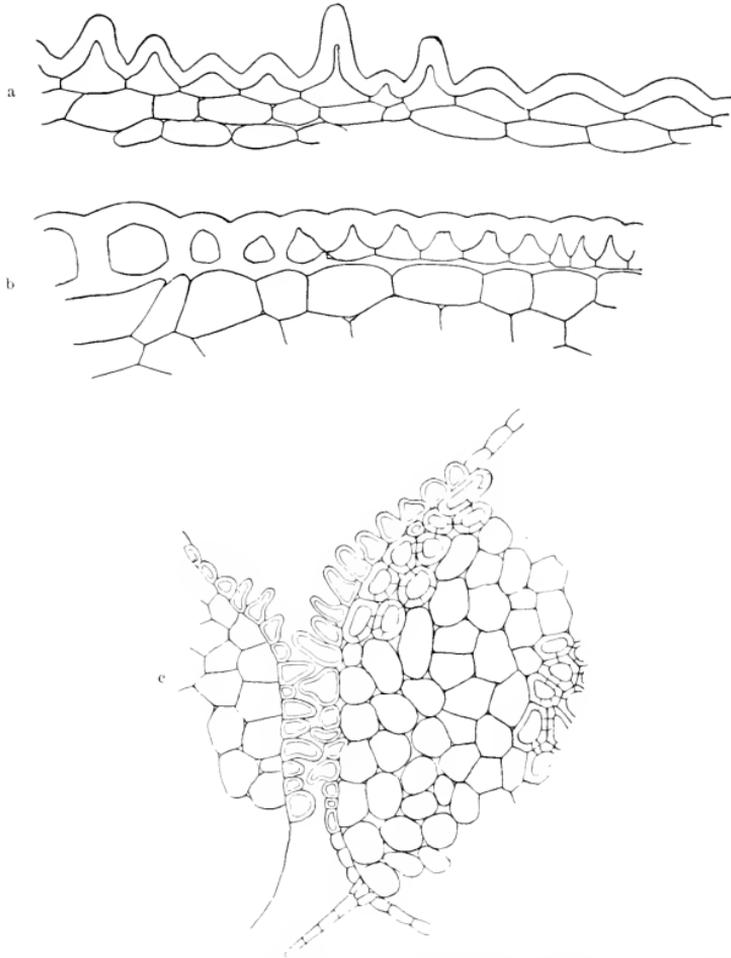
Figur 100. Gallenepidermis mit ungleich hoch liegenden Zellen (*Perrisia urticae* an *Urtica dioica*).

Die Anordnung der Epidermiszellen zeigt bei den Gallen im allgemeinen nichts Bemerkenswertes. Nur ihre streng radiale Anordnung auf der dem Wirtsorgan zugewandten Seite der Gallen von *Neuroterus lenticularis* und anderer Linsengallen (auf *Quercus*) mag Erwähnung finden.

Wie sich an den Beutel- und Umwallungsgallen unschwer konstatieren läßt, kann an verschiedenen Teilen eines Gallenexemplars die Epidermis hinsichtlich der Form und Größe der Zellen, der Wandverdickungen, des Zelleninhalts, ihrer Haargebilde usw. sehr verschieden gebildet sein: während die äußeren Teile der Gallen eine derbwandige, oft dicht behaarte Epidermis besitzen, deren Zellen keineswegs durch besonders großen Plasmareichtum ausgezeichnet sind, ist die den Cecidozoen zugewandte Epidermis der inneren Teile meist dünnwandig, sukkulent, spärlich oder gar nicht behaart und oft sehr plasmareich. Spezifische Merkmale gewinnt die innere sukkulente Epidermis der Gallen im allgemeinen nur durch die Bildung charakteristisch ge-

<sup>1)</sup> HOUARD a. a. O. 1904. 343. Vgl. auch das über die Parzellierung der Epidermiszellen der Gallen von *Perrisia genisticola* (auf *Genista tinctoria*) Gesagte; a. a. O. 326 ff.

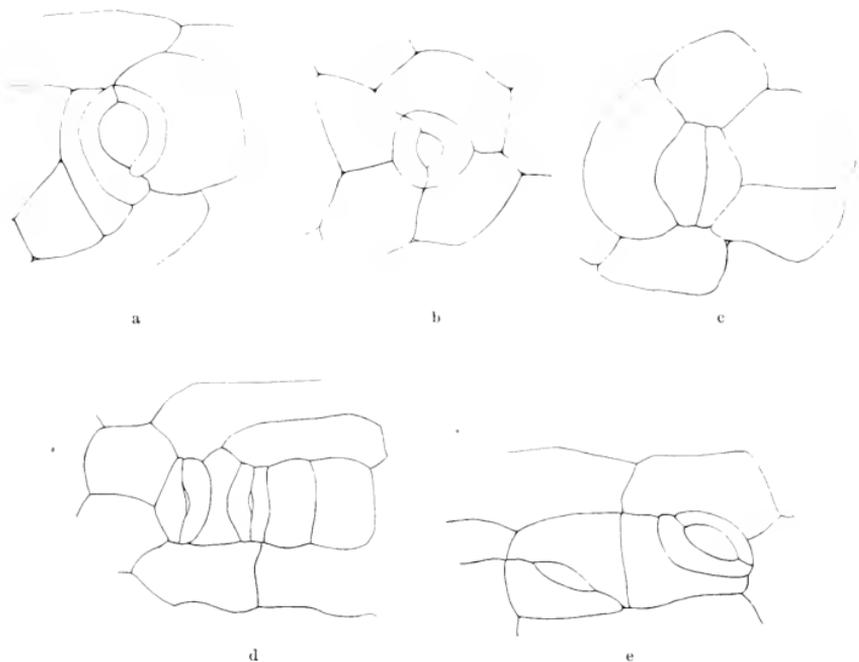
formter Haare; die derbe äußere Epidermis wird ebensoschr durch die Formen und die Verteilung der Haare, wie durch ihre Stomata und durch die Ausbildung ihrer mehr oder weniger verdickten Außen-



Figur 101. Dickwandige Gallenepidermen: a, *Dryophanta longiventris*. — b, *Neuroterus lenticularis*: beide auf *Quercus*, — c, *Diplosis fraxini* auf *Fraxinus excelsior*.

wände gekennzeichnet. Namentlich bei den endogen sich entwickelnden Gallen kann die Epidermis durch charakteristische Wandverdickungen der Oberhaut der normalen Organe sehr unähnlich werden. Die in Figur 101 dargestellten Epidermiszellformen sind bei den Cynipiden-

gallen der Eichen weit verbreitet. Daß auch ungeschlossene Gallen dickwandige, charakteristisch gestaltete und den entsprechenden normalen sehr unähnliche Epidermen entwickeln können, lehrt z. B. die Galle der *Pontania salicis*. Bei manchen Umwallungsgallen sind die am Eingangsspalt gelegenen Epidermiszellen durch besonders starke Wände ausgezeichnet; bei der Galle von *Perrisia fraxini* (vgl. Fig. 101c, auch Fig. 60) sind die Epidermiszellen am Eingang zum Galleninneren zu dickwandigen Sklereiden geworden, die durch ihre



Figur 102. Abnorme Stomata: *Pontania proxima* auf *Salix* (a—e).

papillenartige Formen eine Verzahnung der sich berührenden Wülste zustande bringen.

Die Cuticularisierung der Epidermiszellen zeigt im allgemeinen nichts Besonderes. Auch bei der zarten Epidermis des Galleninneren ist wohl stets eine Cuticula vorhanden. Mit Hilfe geeigneter Reagentien habe ich sie in allen näher untersuchten Fällen — verschiedenen beutelförmigen Milben- und Aphidengallen, *Adelges*-Cecidien u. a. — nachweisen können.

Ein ungewöhnlicher Fall von „Cuticularepithel“ im Sinne

DAMMS<sup>1)</sup> ist mir nur von einer nicht näher bestimmbar *Jacquinia*-Galle her bekannt. Ihre Epidermiszellen sind durch sehr starke Cuticula ausgezeichnet, welche in vorgerückten Stadien der Gallenentwicklung auch auf die unter der Epidermis liegenden Zellschichten übergreift; die Zellen der äußersten Lagen können dem fortschreitenden Dickenwachstum der Galle nicht folgen, ihre Wände werden immer dünner ausgezogen und zerreißen schließlich<sup>2)</sup>.

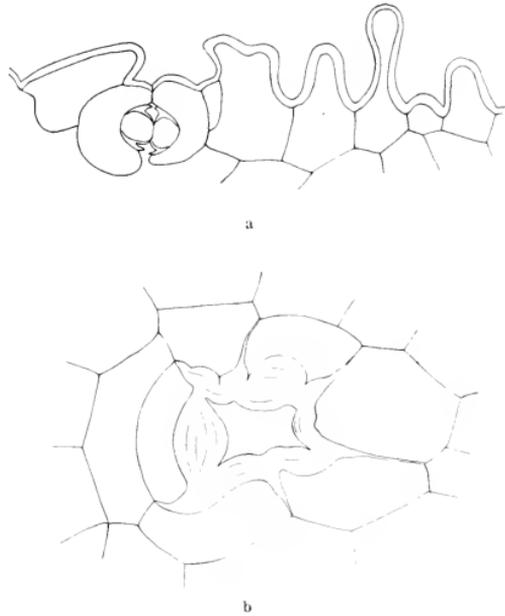
Wachs findet sich in ähnlicher Verteilung wie auf Früchten auch auf vielen Gallen. Leicht wahrzunehmen ist es z. B. auf den Gallen der *Mikola fagi*.

Über den Schwund der Epidermis an manchen Thysanopterocecidien vergleiche man GREVILLIUS' Mitteilungen<sup>3)</sup>.—

### Schließzellen.

Über die Stomata der Gallen ist vor allem zu sagen, daß sie im allgemeinen spärlicher auftreten als auf den entsprechenden normalen Organen, und weiterhin, daß sie vielfach zugrunde gehen oder wenigstens die Befähigung zu selbsttätigem Öffnen und Schließen einbüßen.

Sehr anschaulich zeigen sich die in Rede stehenden Verhältnisse z. B. an den Gallen der *Perrisia tiliamvolvens* (auf *Tilia*, vgl. oben Fig. 59):



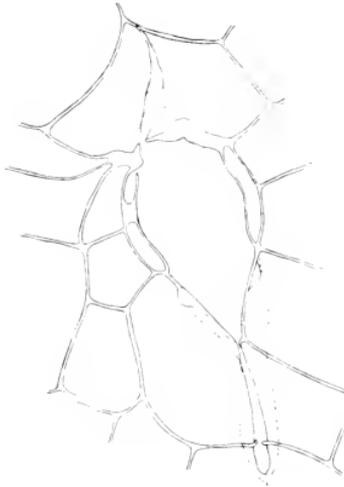
Figur 103. Umwalte Spaltöffnungen: *Trioxa alacris* auf *Laurus nobilis*. a, Ausschnitt; vollkommene Überwallung. b, Flächenschnitt; unvollkommene Umwallung; starke Membranverdickung.

<sup>1)</sup> DAMM, O., Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotyledonen (Beih. z. Bot. Zentralblatt 1901. **11**, 219). Vgl. auch NOMMENSEN, R., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Kakteen. Dissertation. Kiel 1910.

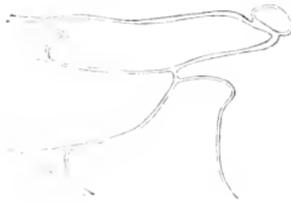
<sup>2)</sup> Vgl. KÜSTER a. a. O. 1903. 235. 236.

<sup>3)</sup> GREVILLIUS, A. Y., Notizen über Thysanopterocecidien auf *Stellaria media* CYR., *St. graminea* L. und *Polygonum convolvulus* L. (Marcellia 1910. **9**, 161).

Die Spaltöffnungen sind minder zahlreich als an normalen Blattspreiten; neben wohlentwickelten Exemplaren mit zwei normalen Schließzellen und reichlichem Chlorophyllgehalt finden sich solche, an welchen nur eine Schließzelle erhalten geblieben ist; die Nachbarin ist tot und kollabiert. Sehr häufig gehen beide Zellen zugrunde und werden von den benachbarten Epidermiszellen zu einer schmalen Membranleiste zusammengepreßt.



a



b

Figur 104. Aufgerissene Spaltöffnung: a, *Ustilago maydis* auf *Zea mays*; b, Querschnitt durch eine weit aufgerissene Spaltöffnung derselben Galle (nach Guttenberg).

Allerhand Variationen zeigt die Ausbildung der Stomata auf der Unterseite der Blattgallen von *Pontania proxima* (auf *Salix*, vgl. Fig. 102): obliterierte Exemplare wechseln mit normalen; ferner treten hypertrophisch veränderte auf, deren Zellen Halbkreisform angenommen haben, und welche dauernd geöffnet bleiben (Fig. 102 a, b oder c); das Wachstum der beiden Schließzellen kann sich dabei ungleich intensiv betätigen und zu Formen führen, wie der in Fig. 102 a, b dargestellten; ferner finden wir Stomata, deren Entwicklung unvollkommen und deren Spalt geschlossen geblieben ist (Fig. 102 c).

Die freien Cynipidengallen der Eichen sind trotz ihrer Größe oft nur

mit einer sehr beschränkten Zahl von Spaltöffnungen ausgestattet. Auf den Gallen der *Dryophanta folii* findet man Spaltöffnungen an den kleinen spitzigen Höckern. An den Gallen der *Biorrhiza renum* machen die anthocyaneerfüllten Nachbarzellen der Stomata schon bei Lupenuntersuchung auf diese aufmerksam. Man kann an solchen Gallen die Gesamtzahl aller Spaltöffnungen leicht bestimmen; bei den Cecidien von *Pediaspis aceris* fand ich ca. 100 Stomata auf jedem Gallenindividuum. Die Spaltöffnungen sind bei diesen und

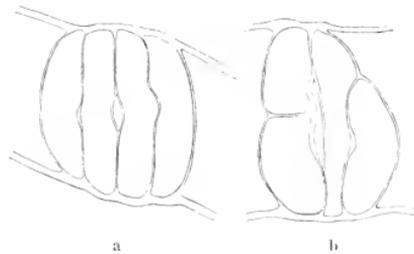
anderen Cynipidengallen stets weit geöffnet und unfähig zum Verschluss.

Obliterierte Schließzellen und solche, welche zu ständig offenen Spaltöffnungen umgewandelt sind, kommen übrigens auch an normalen Pflanzenorganen, z. B. an den Blüten, wie schon seit langem bekannt, reichlich vor<sup>1)</sup>.

Nach KÜSTENMACHER<sup>2)</sup> können die beiden Schließzellen der ständig geöffneten Stomata miteinander fusionieren und zu einer ringförmigen Zelle sich vereinigen.

Nur von der Galle der *Trioza alacris* (auf *Laurus*) her ist mir die Erscheinung bekannt, daß die Spaltöffnungen der Blattunterseite durch Umwallung seitens der benachbarten Epidermiszellen funktionsunfähig gemacht werden. In Figur 103 a ist ein Querschnitt durch ein infiziertes Blatt dargestellt; die Epidermiszellen sind alle mehr oder weniger stark zu Papillen ausgewachsen, und die den Schließzellen benachbarten neigen sich über dem Stoma zusammen. Gar nicht selten bleibt die Umwallung unvollkommen; im Flächenbild zeigt sich dann über den Spaltöffnungen ein kleiner, von den Epidermispapillen gebildeter Schacht, auf dessen Grund man bei tiefer Einstellung die Schließzellen wahrnimmt. Durch sehr starke Wandverdickung am Lumen des Schachtes werden bei Untersuchung der Flächenschnitte die Umwallungsstellen besonders auffällig (vgl. Fig. 103 b<sup>3)</sup>).

An den Gallen der *Ustilago maydis* fand GUTTENBERG aufgerissene Stomata (vgl. Fig. 104) und auffällige vierzellige Formen, über deren Bau Figur 105 Aufschluß gibt<sup>4)</sup>. —



Figur 105. Vierzellige Spaltöffnungen: *Ustilago maydis* auf *Zea mays*. a, die abnormen Teilungen sind parallel zum Spalt der Schließzellen orientiert; b, ungleichmäßige Orientierung der Teilungen (nach Guttenberg).

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. CHESTER, GR., Bau und Funktion der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren (Ber. d. D. Bot. Ges. 1897. 15, 420). PORSCH, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905 (dasselbst weitere Literaturangaben). SZAFER, W., Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danae racemosa* (L.) MÖNCH. (Öst. Bot. Zeitschr. 1910. 60, 254).

<sup>2)</sup> KÜSTENMACHER, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895. 26, 82).

<sup>3)</sup> THOMAS gibt an, daß die Galle keine Stomata habe (Die Blattflohkrankheit der Lorbeerbäume. Gartenflora 1891. 40, 42).

<sup>4)</sup> GUTTENBERG 1905 a. a. O.

Die Verteilung der Spaltöffnungen über die Gallenoberfläche läßt, soweit bisher bekannt, im allgemeinen keine Gesetzmäßigkeiten erkennen. Sie ist oft außerordentlich ungleichmäßig; große Strecken sind stomatafrei; anderwärts liegen die Spaltöffnungen in Gruppen von zwei bis drei Exemplaren beisammen (Fig. 102 d, e).

Bei den linsenförmigen Gallen ist es die dem Mutterorgan zugewandte Seite, welche Stomata trägt. Nach FOCKER<sup>1)</sup> liegen bei den Gallen des *Neuroterus laeviusculus* u. a. die Stomata in konzentrischen Kreisen um den Gallennabel. Bei *Dryophanta folii* sind nach demselben Autor die unteren zwei Drittel der Galle relativ reich an Spaltöffnungen, die oberste Kalotte äußerst arm an ihnen.

Die Galle von *Schizoneura lanuginosa* (auf *Ulmus*) fällt nach FRANK<sup>2)</sup> dadurch auf, daß nicht nur die der Blattunterseite entsprechende innere Oberfläche der Galle, sondern auch die der Oberseite entsprechende Außenfläche Stomata trägt, während die Oberseite normaler Blätter spaltöffnungsfrei ist. Ähnliche Befunde machte GUTTENBERG an manchen Mycocecidien: an der Fruchttinnenwand von *Capsella bursa pastoris* und *Alnus incana* treten nach Infektion durch *Albugo candida* und *Exoascus amentorum* abnormerweise Spaltöffnungen auf.

#### Trichome.

Die Zahl der Gallen, welche mehr oder minder stark behaart sind, ist außerordentlich groß: Haare, welche bereits die normalen Epidermen der Wirtspflanzen auskleiden, können durch den Gallenreiz verändert und abnorme Haare von neuartigen Formen durch ihn hervorgerufen werden. Reich an Haaren sind namentlich die Phytotocecidien, in geringerem Grade die Gallen der Dipteren, Hymenopteren und Aphiden. Unter den Pilzen sind es viele Chytridiaceen, welche Haarbildung verursachen.

Die Erzeugung eines abnorm dichten Haarkleides durch die Gallenerreger hat weiterhin dadurch eine besondere Bedeutung, daß viele Gallen mit der Behaarung ihr auffallendstes Merkmal bekommen, durch welches ihr Habitus bestimmt wird; man vergleiche die Figuren 43, 106 und 107 und die zugehörigen Erläuterungen. Gallen, welche ausschließlich oder ganz vorzugsweise durch Haarproduktion zustande kommen, haben wir bereits früher (vgl. p. 136 u. folg.) als Erineum- oder Filzgallen bezeichnet; auf ihre anatomischen Merkmale wird weiter unten wiederholt zurückzukommen sein. —

<sup>1)</sup> FOCKER, H., Contribution à l'histoire des galles. Lille 1859.

<sup>2)</sup> FRANK, Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl. 1896. 3, 159, 160.

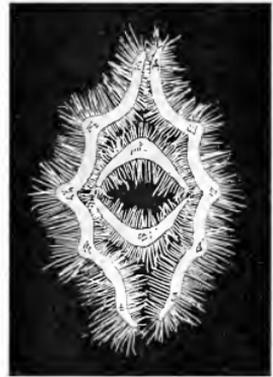
Diejenigen Gallen, bei welchen es sich um Veränderung der bereits normalerweise vorhandenen Haare handelt, dürfen wir mit einigen wenigen Beispielen erledigen.

Ein Erineum von ungewöhnlichem Habitus fand RÜBSAAMEN<sup>1)</sup> auf *Phlomis samia*: die Blätter sind ausgebeult und in den Konkavitäten sitzen dicht gedrängte Büschelhaare, deren Fußteil mächtig verlängert ist (vgl. Fig. 105). Die Erineumhaare unterscheiden sich von den normalen in ähnlicher Weise wie vergelte Sprosse von normalen.

Ein anderes Beispiel eines derartigen „Etiollements“ findet sich auf *Hippophae rhamnoides*: die Blätter werden durch *Eriophyes hippophaenus* namentlich am



a



b

Figur 106. Haarbildung auf Blättern: a, *Eriophyes brevidarsus* auf *Abus*, die Blätter sind auf der Unterseite stellenweise mit dichtem Haarrasen bedeckt, 5 . . vergr.; b, *Pyrrisia veronicae* auf *Veronica chamaedrys*, Querschnitt durch die Triebspitzengalle.

Rande unregelmäßig aufgetrieben; die Stielehen der Schildhaare wachsen dabei enorm in die Länge; zwischen völlig normalen Haaren findet man solche, deren Stiel die Länge des Scheibendurchmessers besitzt oder noch übertrifft.

Abnorm groß, abnorm dicht gestellt und gelegentlich auch abnorm geformt sind die Haare der Triebspitzengalle von *Perrisia veronicae*

<sup>1)</sup> RÜBSAAMEN, EW. H., Über Zooecidien von der Balkanhalbinsel (Illustr. Ztschr. f. Entom. 1900. 5, 177).

auf *Veronica chamaedrys* (Fig. 109 b); verzweigte Haare sind an den Gallen nicht selten, an den normalen Blättern habe ich sie niemals finden können.



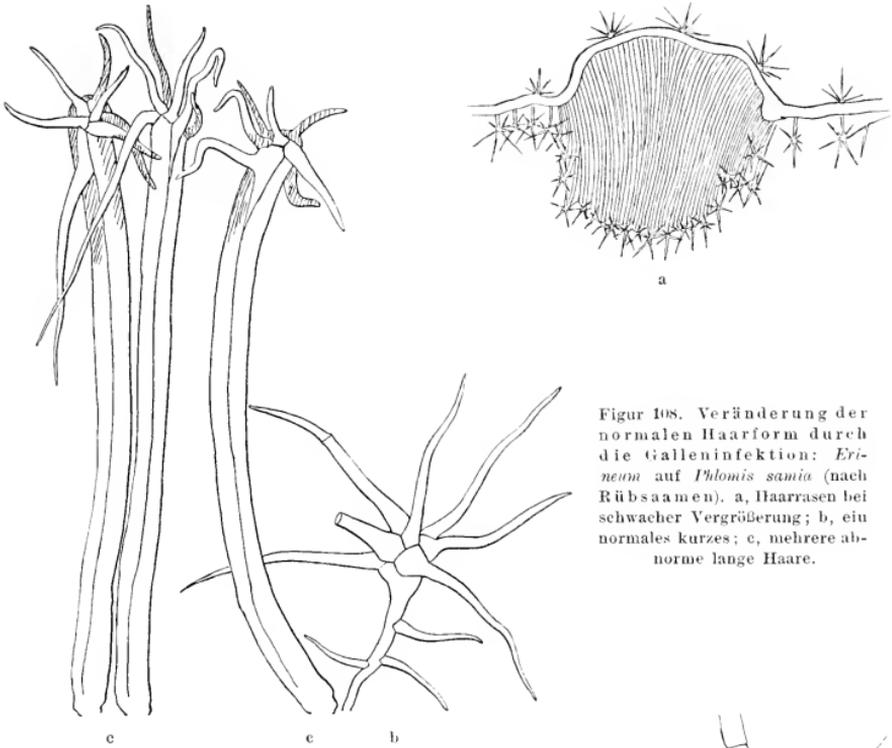
Figur 107. Haarbildung auf Blüten: *Rhabdophaga heterobia* auf *Salix triandra*; drei ♂ Kätzchen sind infiziert; namentlich die Filamente sind stark behaart.

Die Haare, welche auf *Juglans*-Blättern nach Infektion durch *Eriophyes tristriatus* var. *erinea* dichte Erineumrasen bilden, gleichen im wesentlichen den Haaren, welche die Blätter der Wirtspflanze während ihres Knospenlebens bedecken.

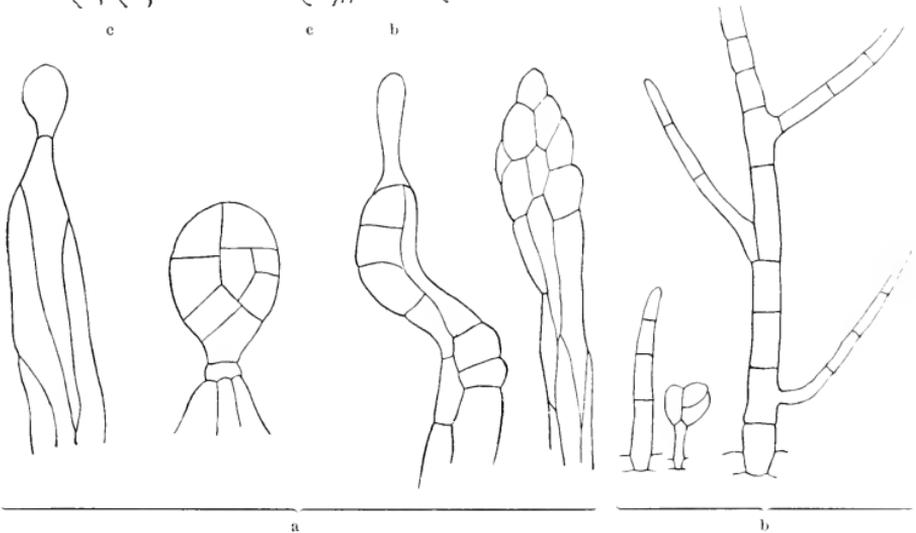
Es ist bemerkenswert, daß die Haare, welche nebeneinander auf dem nämlichen Gallenindividuum gefunden werden, durch eine auffallend weitgehende, im Normalbefund durchaus unbekannt Pleomorphie sich auszeichnen können. Die Drüsenhaare der von *Perrisia persicariae* auf *Polygonum*-Arten erzeugten Galle (vgl. auch Fig. 61 a) sind in Figur 109 a dargestellt: Form und Zellenzahl des Köpfchens und des Stieles lassen keinerlei Gesetzmäßigkeiten erkennen. Minder auffallend zeigt sich dieselbe Pleomorphie auch bei den Gallen der *Perrisia veronicae* auf *Veronica chamaedrys* (Fig. 109 b).

Mannigfaltiger sind diejenigen Haare, die wir insofern als Neubildungen bezeichnen müssen, als sie entweder an normalerweise kahlen Epidermen entstehen oder von den normalen Haaren sich völlig unterscheiden oder auf den Epidermen endogener, „freier“ Gallen sprießen.

Die Lorbeerblätter, welche *Trioza ulacris* infiziert hat, bedecken sich auf der Unterseite mit kurzen, unregelmäßig gestalteten, dickwandigen Papillen (vgl. Fig. 103 a).



Figur 108. Veränderung der normalen Haarform durch die Galleninfektion: *Eri-nem* auf *Phlomis samia* (nach Rübsaamen). a, Haarrasen bei schwacher Vergrößerung; b, ein normales kurzes; c, mehrere abnorme lange Haare.

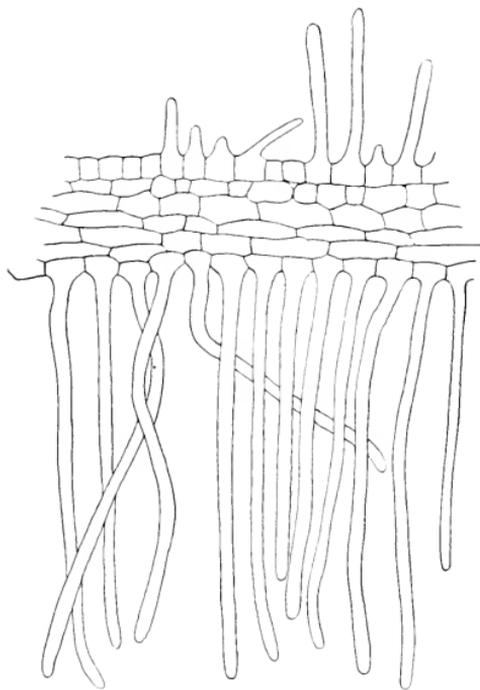


Figur 109. Inkonstanz der Haarformen: a, *Perrisia persicariae* auf *Polygonum*; verschiedenartig geformte Drüsenhaare, — b, *P. veronicae* auf *Veronica chamaedrys*; neben unverzweigten Haaren finden sich verschiedenartig verzweigte; auch die Drüsenhaare werden hier und da abnorm.

Zu breiten, blasenförmigen Trichomen wachsen die Epidermiszellen von *Stipa pennata* nach Besiedelung durch *Tarsonemus Canestrinii* aus<sup>1)</sup>.

Das meiste Interesse beanspruchen die Erineumgallen: nirgends kommen stattlichere Haargebilde vor als bei ihnen.

Alle diejenigen Erineumgallen, bei welchen es sich um Haarbildungen handelt und nicht um Deformation oder besonders reichliche Ausbildung der vorhandenen normalen Trichome (s. o.), scheinen aus einzelligen Haaren zu bestehen.

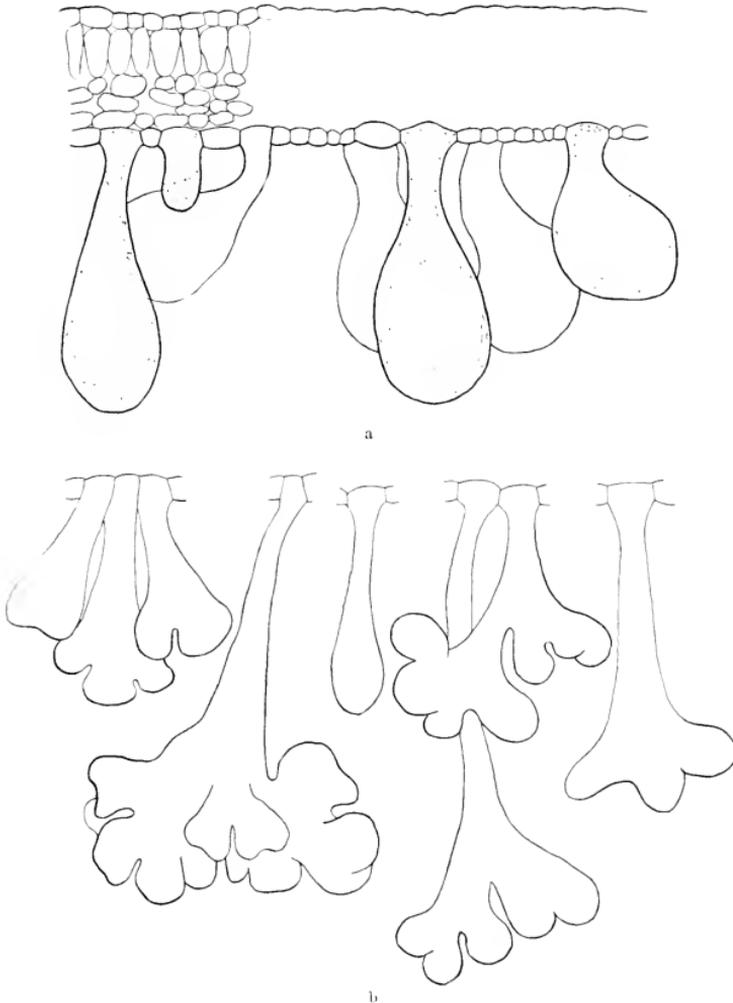


Figur 110. Erineumhaare: *Eriophyes tiliae* auf *Tilia*. Die Haare entstehen oft auf beiden Seiten des Blattes (vgl. Kap. VI).

veränderte Form behalten haben. Handelt es sich um keulenförmig angeschwollene Zellen, wie bei dem genannten Buchen- und Erlenerineum, so bleiben zwischen je zwei Haaren mehrere normale Zellen eingeschaltet; ausnahmsweise können aber auch Büschel von mehreren dicht nebeneinander stehenden Haaren zustande kommen (Fig. 111 b links).

<sup>1)</sup> MASSALONGO, Intorno all' acarococcidio della *Stipa pennata* L., causato dal *Tarsonemus Canestrinii* (N. giorn. bot. ital. 1897. n. s. 4, 103).

Die Erineumhaare haben meist eine kräftige Wand; auch ihr in der Epidermis eingelassener Fußteil weist oft sehr stark verdickte und deutlich getüpfelte Seiten- und Innenwände auf, das Cytoplasma



Figur 111. Erineumhaare: a, *Eriophyes nerciseopus* auf *Fagus*; b, *E. brevitarsus* auf *Alnus*. In beiden Fällen handelt es sich um Erineumhaare, welche auf der Blattunterseite entstehen.

ist sehr reichlich, die Vakuole durch Anthocyangehalt oft gerötet. Alternde Erineen nehmen zuweilen einen rostbraunen Ton an (*Eriophyes brevitarsus* auf *Alnus*, *E. rudis* auf *Betula*).

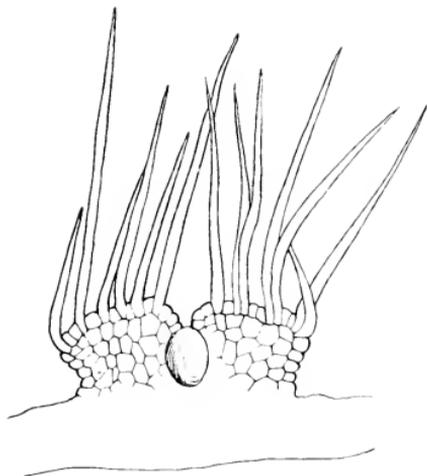
Unter den Mycocecidien haben, wie wir schon früher hörten (vgl. p. 137), manche *Synchytrium*-Gallen große Ähnlichkeit mit den von Phytophagen erzeugten *Erineum*-Rasen. Von der Erzeugung kleiner Haare durch *S. myosotidis* war schon oben die Rede, den Haarrasen von *S. papillatum* verglichen wir schon früher mit dem von *Eriophyes brevitarsus* erzeugten. Eine genauere Schilderung der *papillatum*-Galle versparen wir uns auf Kapitel VII.

Manche *S.*-Gallen (*S. rubrocinctum* auf *Saxifraga*, *S. myosotidis* auf *Potentilla argentea*) sind durch reichen Anthocyangehalt ausgezeichnet.

*Synchytrium pilificum* erzeugt auf *Potentilla tormentilla* eine stark behaarte Galle<sup>1)</sup>: nicht die Nährzelle des Pilzes, sondern zahlreiche Nachbarzellen wachsen zu langen, spitzen Haaren aus (vgl. Fig. 112). —

Bei den Beutel- und Umwallungsgallen ist die Behaarung innen und außen meist sehr ungleich.

Figur 113 stellt den Querschnitt durch einen Teil der Galle des *Eriophyes similis* (auf *Prunus spinosa*) dar: die äußere, derbe Epidermis ist mit langen,



Figur 112. Abnorme Behaarung an einer Pilzgalle: *Synchytrium pilificum* auf *Potentilla tormentilla* (nach Küster).

kräftigen, dickwandigen Haaren ausgestattet, wie sie auch an den äußeren Teilen verschiedener anderer Beutel- und Umwallungsgallen anzutreffen sind; die innere, weiche Epidermis hat nur vereinzelte Haare entwickelt, sie sind dünnwandig, haben ein außerordentlich weites Lumen und sind an Plasma sehr reich. Wir wollen Haare dieser Art als Nährhaare bezeichnen; man trifft sie in Milbengallen vielfach an.

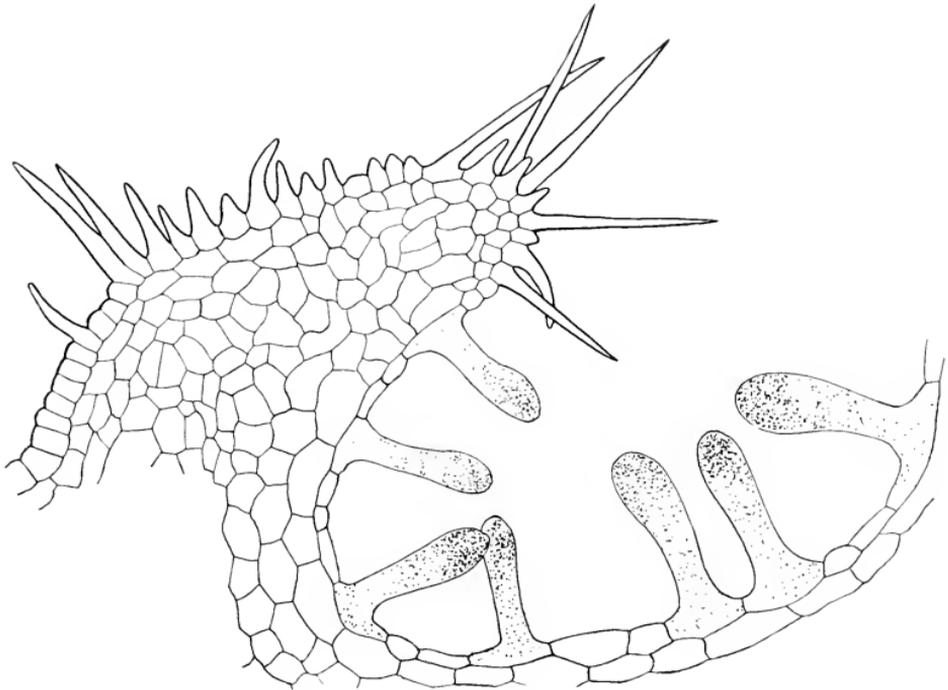
Die beutelförmigen Aphidengallen der einheimischen Ulmen sind außen ebenfalls mit festen, langen und spitzen Haaren besetzt, innen kommen ganz kleine, kurze Härchen mit abgerundeter Spitze zur Ausbildung.

Wechselnd gestaltete, unregelmäßig proliferierende Haare finden

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., *Synchytrium pilificum* (Ber. d. D. Botan. Ges. 1883. 1, 494).

sich z. B. auf der Innenfläche der Gallen des *Pemphigus spirothece*, *P. marsupialis* u. a. auf *Populus*<sup>1)</sup> (vgl. Fig. 142).

Ausnahmen, in welchen sehr dickwandige Haare an der inneren Epidermis entstehen, sind selten. Auf der inneren Epidermis der Umwallungsgallen von *Perrisia ulmariae* (auf *Spiraea ulmaria*) finden sich zwischen dünnwandigen Zellen einzeln oder in kleinen Gruppen



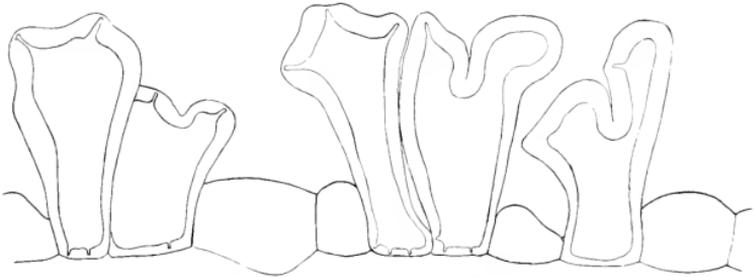
Figur 113. Ungleiche Behaarung der inneren und äußeren Gallenteile:  
*Eriophyes similis* auf *Prunus spinosa*.

niedrige hutpilzförmige Haare mit außerordentlich dicker Wand; Figur 114 veranschaulicht ein solches Miniaturerineum.

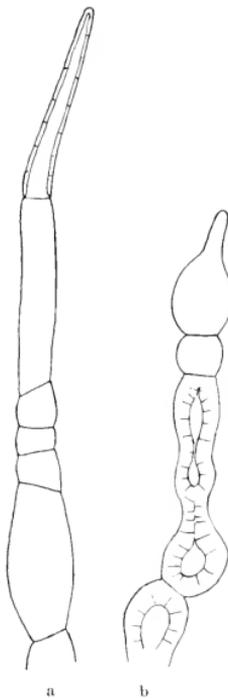
Vielzellige Sklereidenhaare sind mir bisher nur von den Gallen der *Perrisia fraxini* bekannt; das Innere der Gallen ist meist kahl; an manchen Standorten findet man aber in ihnen vereinzelt lange, vielzellige Haare. In Figur 115 ist bei a ein Haar dargestellt, dessen

<sup>1)</sup> Vgl. auch DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, J. u. W., Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Java II (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910. 23, 119, 150).

oberste Zelle dickwandig geworden ist; bei dem andern (b) sind die untersten Zellen stark sklerosiert. —



Figur 114. Einzellige Sklereidenhaare: *Perrisia ulmariae* auf *Spiraea ulmaria*.

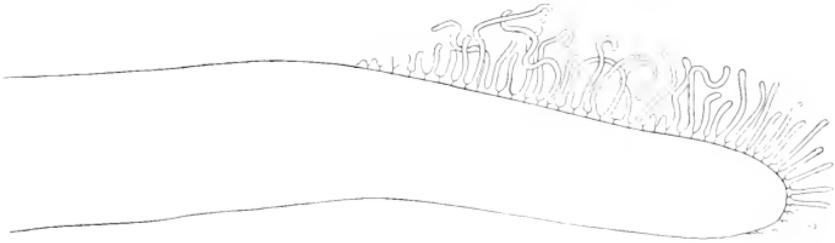


Figur 115. Vielzellige Sklereidenhaare: *Perrisia fraxini* auf *Fraxinus excelsior*. Bei a nur eine dickwandige Zelle an der Spitze des Haares, bei b mehrere Steinzellen am Fuß des Haares.

Nicht alle Teile der Galle sind immer gleich stark behaart; bevorzugt sind hinsichtlich der Trichombildung die Eingangspforten der Beutel- und Umwallungsgallen (vgl. Fig. 113). Bei der Galle des *Penplagus semilunarius* auf *Pistacia* (vgl. Fig. 61 b) beschränkt sich die Behaarung auf den äußersten Rand des umgeschlagenen Blatteiles (Fig. 116).

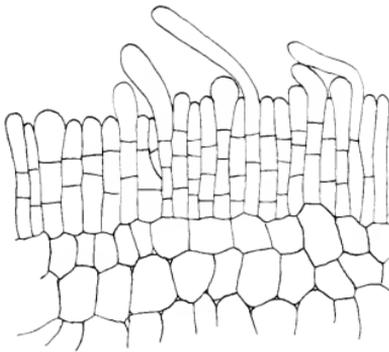
Die freien Gallen entwickeln auf ihren vom Grund- oder dem Leitbündelgewebe sich ableitenden Epidermen nicht nur Stomata, sondern auch Haare. Die Entstehung von Trichomen aus den unmittelbar unter der Epidermis liegenden Palissadenzellen des Buchenblattes nach Infektion durch *Oligotrophus annulipes* veranschaulicht Figur 117.

Zwei Haarformen von endogen sich entwickelnden Eichengallen sind in Figur 118 dargestellt; beide stammen von der Eiche: Die rostbraunen Sternhaare der *lenticularis*-Gallen sind schon bei Lapenbetrachtung deutlich wahrnehmbar. Durch die Raumverhältnisse werden den Haaren oft allerhand ophiuren-ähnlich gewundene Zwangsformen aufgenötigt. Die Zahl der Strahlen schwankt innerhalb weiter Grenzen (2, 3, oft 4, bis 30). Die zweiarmigen Haare der Galle des *Neuroterus numismalis* geben dieser ihren charakteristischen

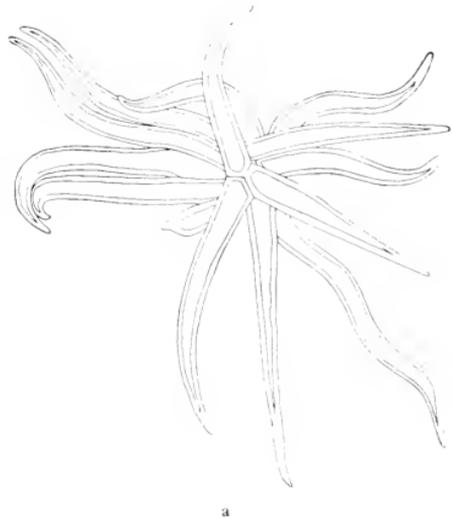


Figur 116. Lokalisation der Behaarung: *Pemphigus semilunarius* auf *Pistacia*.

Seidenglanz. Der längere Arm der Haare ist nach außen bzw. unten, der kürzere nach oben gewandt. An der nämlichen Galle kann man recht verschieden gestaltete Haare — darunter auch einarmige — finden.



Figur 117. Entstehung endogener Haare:  
*Oligotrophus annulipes* auf *Fagus*.



a



b

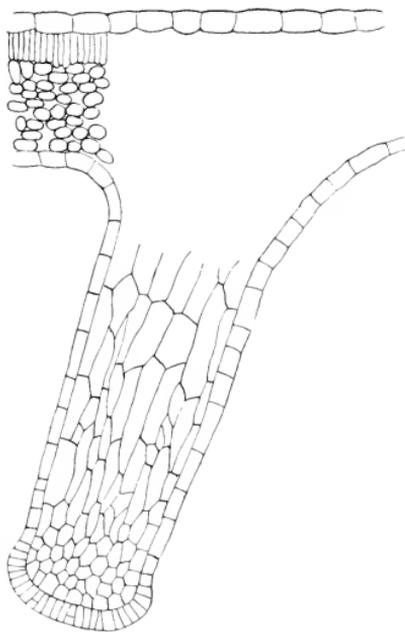
Figur 118. Haarformen von endogen entstandenen Gallen: a, *Nurosterus lenticularis* auf *Quercus* (Sternhaare); b, *N. numismalis* auf *Quercus* (zweiarmige Haare).

Sezierende Trichome und Emergenzen sind von zahlreichen Gallen — meist Produkten von Cynipiden — bekannt.

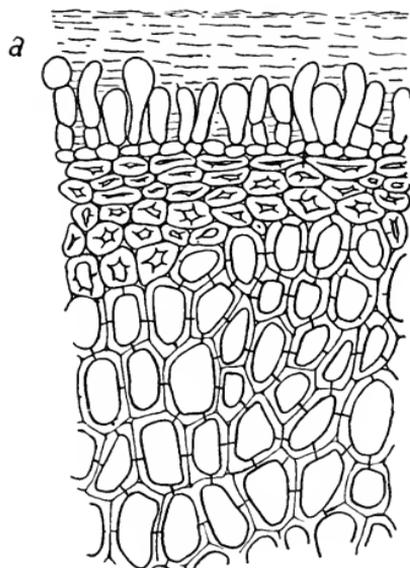
Die Emergenzen der von *Rhodites rosae* erzeugten Gallen haben

wir schon früher erwähnt (vgl. Fig. 51), desgleichen die auf den von *Perrisia crataegi* infizierten Blättern von *Crataegus* entstehenden zylindrischen, unverzweigten Emergenzen, die bereits hier bei Besprechung der Trichome erledigt werden mögen. Ein Längsschnitt durch eine der letzteren ist in Figur 119 dargestellt.

Ganz erstaunlich ist der Formenreichtum bei den Drüsenhaaren, welche an den von *Myzus ribis* infizierten *Ribes*-Blättern entstehen. Größe und Zellenzahl wechseln außerordentlich; bald ist nur die



Figur 119.



Figur 120.

Figur 119. Sekretemergenz: *Perrisia crataegi* auf *Crataegus oxyacantha*. — Figur 120. Sekret-haare: *Cynips Mayri* auf *Quercus* (nach Trotter). a, Die Schicht des Sekretes, welches die Haare überdeckt.

von den Läusen besiedelte Blattunterseite, bald auch die Oberseite von Haaren oder Emergenzen, an deren Aufbau auch die Grundgewebszellen teilnehmen, so dicht bedeckt, daß die Gallen samtartig schimmern.

Unter den Cynipidengallen der Eiche finden sich nicht wenige, welche durch die Sekrete ihrer Drüsenhaare eine klebrige, oft wie Lack glänzende Oberfläche bekommen. Die Gallen von *Cynips calicis* sind dicht mit vierzelligen Drüsenhaaren bedeckt, die so reichlich

Schleim absondern, daß dieser zuweilen von der Galle abtropft<sup>1)</sup>. Die Drüsenhaare der Galle von *Cynips Mayri* und die über ihnen lagernde Schicht Sekret ist in Figur 120 dargestellt<sup>2)</sup>.

Das Schicksal der Gallenhaare kann ebenso verschieden sein, wie das der normalen Trichome, entweder sie sind hinfällig, d. h. sind nur auf jugendlichen Gallen zu finden, da sie früh abfallen (*Cynips callidoma*, *Neuroterus baccarum* auf *Quercus*), oder sie werden ebenso alt wie die Galle selbst.

### b) Grundgewebe.

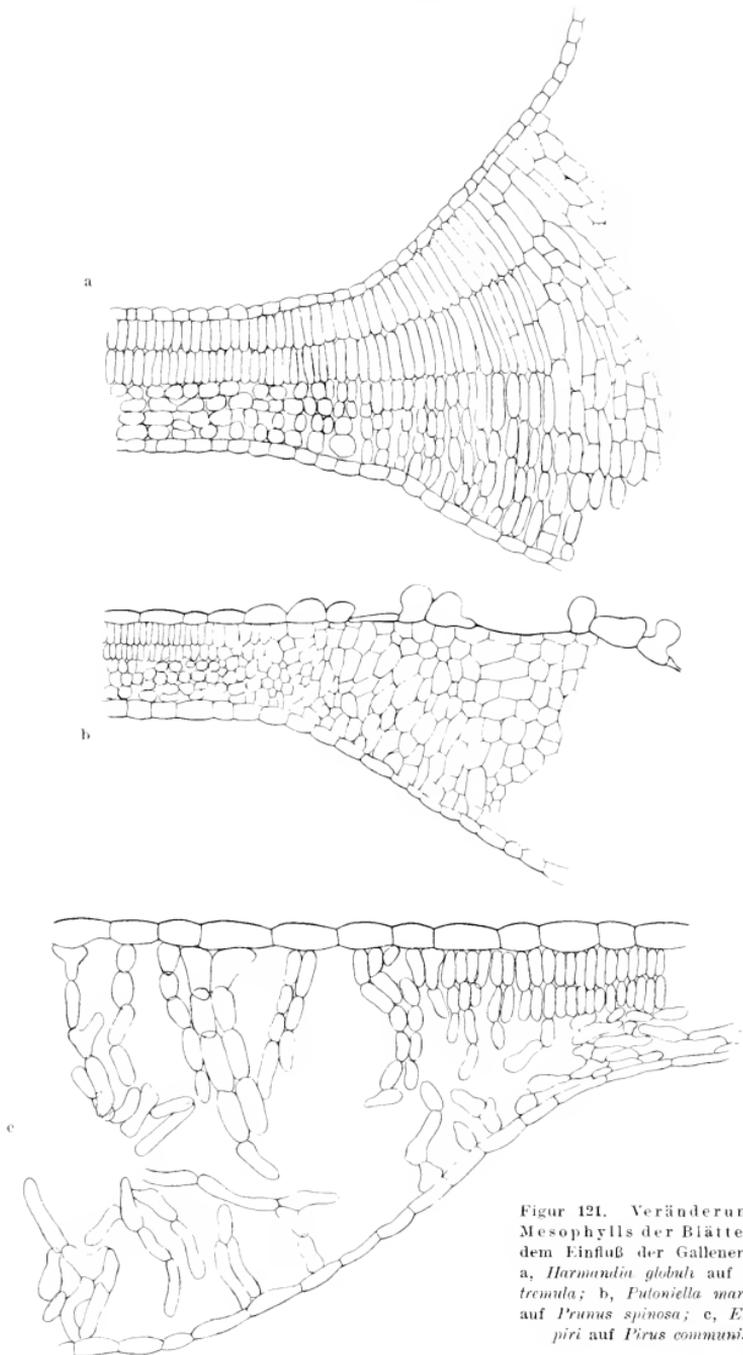
Das Grundgewebe der Wirtspflanzen kann durch die Galleninfektion in verschiedener Weise verändert werden: Die Differenzierungen, welche das normale Grundgewebe kennzeichnen, können unterdrückt werden — und neue Differenzierungen, die ihm normalerweise fremd bleiben, können sich in ihm abspielen. Für das Grundgewebe der aus eng umgrenzten Gallplastemen endogen sich entwickelnden Gallen kommt nur die zweite Möglichkeit in Betracht.

Figur 121 erläutert die einfachsten Veränderungen, welche das Mesophyll von Laubblättern einheimischer Pflanzen durch die Galleninfektion erfahren kann. Bei a ist ein Querschnitt durch den äußersten Rand einer Galle von *Harmandia globuli* (auf *Populus tremula*) dargestellt: das Mesophyll läßt keine Scheidung in Palissaden- und Schwammparenchym erkennen, sondern besteht durchweg aus Palissaden. Häufiger ist der zweite Fall, daß lauter isodiametrische Zellen entwickelt werden; bei b ist der Übergang zwischen der Galle von *Putoniella marsupialis* und dem normalen Teil des Wirtsorgans (Blatt von *Prunus spinosa*) dargestellt: palissadenförmige Zellen fehlen den infizierten Teilen des Blattes vollständig. Starke Streckung sämtlicher Mesophyllzellen verbunden mit starker Erweiterung der Interzellularräume kennzeichnet die Pocken des Birnbaums (*Eriophyes piri*, Fig. 121 c).

Undifferenziertes dünnwandiges Parenchym, wie das in Figur 121 b dargestellte, spielt beim Aufbau der verschiedenartigsten Gallen eine große Rolle — sowohl bei ungeschlossenen wie bei freien Gallen. Nicht immer freilich ist die Tilgung der normalen Differenzierungen eine so vollkommene; Reste der normalen Sklerenchymstränge, des Collenchyms, der Steinzellen, der Palissadenschichten bleiben oft erhalten,

<sup>1)</sup> BEYERINCK, M. W., Über Gallbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* usw. (Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896).

<sup>2)</sup> Näheres bei TROTTER, A., Contributo alla conoscenza del sistema secretore in alcuni tessuti prosoplastici (Ann. di Bot. 1903. 1).



Figur 121. Veränderung des Mesophylls der Blätter unter dem Einfluß der Gallenerzeuger: a, *Harmandia globuli* auf *Populus tremula*; b, *Putoniella marsupialis* auf *Prunus spinosa*; c, *Eriophyes piri* auf *Pirus communis*.

so daß das Gallengewebe dem des normalen Mutterorgans noch ähnlich bleibt.

Eingehendere Schilderung verlangen diejenigen Differenzierungen des Gallengrundgewebes, welche zur Bildung prosoplasmatischer Cecidien führen (s. o. p. 190): in ihnen erscheint das Grundgewebe vor allem als mechanisches und als speicherndes Gewebe sowie in einigen anderen Formen, die der Reihe nach zu besprechen sein werden.

#### Mechanisches Gewebe.

Mechanische, d. h. dickwandige Gewebe sind bei den prosoplasmatischen Gallen weit verbreitet, wenigstens bei denjenigen, welche vorzugsweise durch Dickenwachstum des infizierten Organs zustande kommen; überhaupt wird sich diese Gruppe der Gallen hinsichtlich ihrer Gewebestruktur in mehr als einer Beziehung als die reicher differenzierte erweisen.

Völligen Mangel an dickwandigen Geweben konstatieren wir bei den Pocken, bei den umfänglichen Gallen des *Pediaspis aceris* auf *Acer* und den verschiedenen *Pontania*-Gallen an *Salix*, bei verschiedenen von Cynipiden hervorgerufenen Frühlingsgallen der Eichen (*Neuroterus baccarum* u. a.), bei den Umwallungsgallen des *Pemphigus bursarius* und *P. spirothece* auf *Populus* und einigen wenigen anderen durch Dickenwachstum und Hyperplasie zustande kommenden Zooecidien, bei den einheimischen Beutelgallen, bei den Randrollungen, Blattfaltungen u. dergl. — von wenigen Ausnahmen abgesehen —, ferner bei denjenigen Gallen, die zwar durch Dickenwachstum, aber nur durch Hypertrophie zustande kommen, z. B. bei den p. 181 genannten Gallen auf *Viburnum*, ferner bei den *Erineum*-Gallen. Die Mycoecidien entbehren des mechanischen Gewebes fast durchweg<sup>1)</sup>.

Bei einigen Aphidengallen (*Pemphigus semilunarius* u. a. auf *Pistacia*) sind auf der Außenseite der Gallen mehrere Zellenlagen sklerotisiert. Bei sehr vielen histioiden Dipteren- und Cynipidengallen ist das dickwandige Gewebe außerordentlich reichlich und mannigfaltig entwickelt.

Was die Verteilung der dickwandigen Elemente im Körper der Gallen betrifft, so folgt sie, wie schon früher (p. 191 ff.) veranschaulicht wurde, verschiedenen Typen: die eben erwähnte *semilunarius*-Galle und ähnliche Aphidenprodukte entwickeln in den vom Parasiten abgewandten Zellschichten des Wirtsorgans ihre mechanischen

<sup>1)</sup> Eine Ausnahme macht die Galle der *Ustilago greviae* (nach TROTTER, s. o. p. 192, Anm.).

Elemente, die jugendliche Galle des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus*) besitzt nur auf der Unterseite des Blattes einen aus mechanischen Geweben aufgebauten Sockel. Beide veranschaulichen den dorso-ventralen Typus.

Die Mehrzahl der prosoplasmatischen Gallen, welche mit mechanischen Geweben ausgestattet sind, folgt hinsichtlich der Anordnung der letzteren unserem radiären Typus: die mechanischen Gewebe bilden allseits um die Larvenkammer — gleichviel ob diese durch Umwallung des Cecidozoons oder auf anderem Wege zustande gekommen ist — einen meist zusammenhängenden kugelschalenartigen Mantel, der bald als eine aus wenigen Zellschichten gebildete Schicht zwischen dünnwandigen Parenchymmassen eingelassen ist (*Dryophanta longiventris* auf *Quercus* u. v. a.), bald als mächtiges Gewebemassiv den größten Teil der Galle ausmacht (*Oligotrophus corni* u. v. a.).

Der bevorzugte Ort für die Ausbildung mechanischer Gewebe sind die inneren, von der Larvenhöhle nur durch wenige Zellenlagen getrennten Schichten. Außerdem finden sich sehr oft unmittelbar unter der Epidermis Zellenlagen mit mehr oder minder starken Wandverdickungen. Bei den Gallen von *Cynips Mayri* und anderen werden zwei durch dünnwandiges Gewebe voneinander getrennte mechanische Mäntel gebildet; der äußere schließt sich unmittelbar an die Epidermis an oder wird durch wenige Schichten dünnwandigen Grundgewebes von ihr getrennt, der innere liegt in nächster Nähe der Larvenkammer.

Nicht immer ist der hohlkugelhähnliche mechanische Mantel eine zusammenhängende Masse dickwandiger Zellen. Vielmehr sind eine Reihe von Fällen bekannt, in welchen er in zwei halbkugelhähnlichen oder deckelartig geformten Teilen zur Entwicklung kommt, die voneinander durch dünnwandiges Gewebe getrennt sind; mit zwei Beispielen, die wir später bei Besprechung der Öffnungsmechanismen der Gallen näher erläutern wollen, macht Figur 152 bekannt. Auch die Galle von *Perrisia fraxini* steht jenen nahe, da bei ihr der innere, die Larvenkammer umschließende mechanische Mantel an der dem Blattnerve zugewandten Seite offen bleiben und an eben dieser Stelle durch den Blattnerve selbst und den an ihn sich anschließenden äußeren mechanischen Mantel ergänzt werden kann (Fig. 60 a). Schließlich kann die Verteilung mechanischer Gewebe in den Gallen noch dahin sich modifizieren, daß der innere mechanische Mantel als kontinuierliche Schicht die Larvenhöhle umgibt, der äußere aber unvollkommen bleibt und nur auf einer Seite wie eine flach gewölbte Kuppe das Galleninnere umschließt (z. B. *Arnoldia cerris* auf *Quercus*<sup>1)</sup>).

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER a. a. O. 1903. 240.

Alle diese Fälle, auch die in Figur 152 veranschaulichten, werden als eigenartig gebaute Vertreter des I. Typus aufzufassen sein (s. p. 192). —

Die Zellen, aus welchen sich die mechanischen Mäntel der Gallen zusammensetzen, sind — soweit es sich um primäre Gewebsanteile handelt — ausschließlich parenchymatischer Natur. Sklerenchymfasern werden im primären Gewebe der Gallen nur ganz vereinzelt gebildet; so z. B. habe ich Eier und da einzelne Sklerenchymfasern mit mäßig verdickter Wand in der Spitze der von *Eriophyes tiliae* erzeugten Gallen (Fig. 64b) beobachtet; niemals aber habe ich sie zu mechanischen Geweben vereinigt im Grundgewebe der Gallen gefunden.

Die Form der Sklereiden zeigt wenig Abwechslung: überall wiederholen sich dieselben isodiametrisch-polyedrischen oder kurz-palissadenähnlichen Zellformen. Sind zwei mechanische Mäntel vorhanden, so ist der äußere oft aus größeren Zellen mit weniger stark verdickten Zellen zusammengesetzt als der innere.

Zwischen den Sklereiden bleiben meist ansehnlich große Interzellularräume frei (vgl. Fig. 122 a, 123 b).

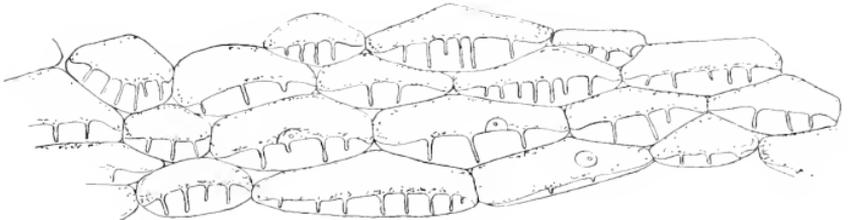
Zwischen den mechanischen Gewebeschichten und dem dünnwandigen Grundgewebe der Gallen vermitteln entweder eine oder mehrere Lagen mäßig verdickter Zellen, oder es grenzen zartwandige Schichten und stark verdickte Sklereiden unvermittelt aneinander.

Vom Inhalt der Steinzellen sind Plasma und Kern bei Untersuchung lebendigen Materials oft deutlich zu erkennen. Anthocyanerfüllte Steinzellen habe ich besonders reichlich in den Gallen des *Oligotrophus capreae* (auf *Salix caprea*) gefunden. WEIDEL fand in den Sklereiden der von *Andricus corticis* erzeugten Galle große Calciumoxalatkristalle. In der soeben genannten Weidengalle fand ich oft 1 bis 6 Kristalle in einer Sklereide.

Sehr auffallend sind die Unterschiede, welche die Sklereiden zahlreicher Dipteren- und Cynipidengallen hinsichtlich der Lokalisation ihrer Wandverdickungen aufweisen. Die Steinzellen der von verschiedenen Cynipiden erzeugten Eichengallen sind von BEXERICK u. a.<sup>1)</sup> auf ihre auffallende einseitige Wandverdickung hin untersucht worden. In den Linsengallen (*Neuroterus lenticularis*, *N. numismalis* u. a.) sind die Steinzellen nur auf den der Larvenhöhle abgewandten Seiten stark verdickt; die der Höhle zugewandten Membranteile bleiben völlig zart. Gerade umgekehrt verhalten sich die Steinzellen der von *Dryophanta longiventris*, *Dr. divisa* u. a. erzeugten Gallen: die dicken, getüpfelten Membranteile sind hier der Larvenhöhle zugewandt, die dünn gebliebenen ihr abgewandt (Fig. 122 a). Ähnliche Eigentümlichkeiten

<sup>1)</sup> Zuletzt von WEIDEL a. a. O. 1911.

und dieselben Unterschiede zeigen diejenigen mechanischen Zellen, welche unmittelbar unter der Epidermis der Gallen liegen: bei den von *Dryophanta divisa* erzeugten sind die Außenwände besonders dick,



a



b



c

Figur 122. Ungleichmäßig verdickte Sklereiden aus Cynipidengallen: a, *Dryophanta divisa* auf *Quercus*: hinsichtlich der Lage des Zellkerns ist keine Gesetzmäßigkeit zu erkennen. b und c *Dryophanta folii* auf *Quercus* (c nach Beyerinck); die Tüpfelung der stark verdickten Zellen (b) ist nur unvollkommen, das Lumen zuweilen gar nicht mehr erkennbar; bei c das von Beyerinck beschriebene, thyllenartige Wachstum der Steinzellen; ss unveränderte Steinzeile, zs thyllenartig ausgewachsene.

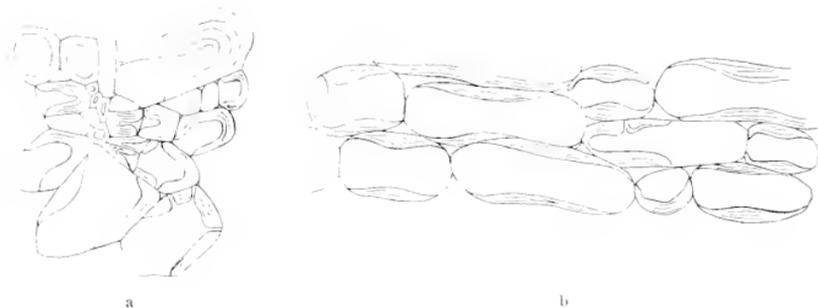
bei den Gallen der *Dr. disticha* sind nach WEIDEL die Innenwände sehr dick und die Außenwände zart. Die ungleichmäßig verdickten Sklereiden können so enorm dicke Wände bekommen, daß von dem Lumen nur ein schmaler Kanal übrig bleibt, und die Sklereide einem kugeligen Cellulosekorn ähnlicher wird als einer Zelle (vgl. Fig. 122b); vielleicht hat HARTWICH bei Untersuchung der von ihm

bei den Gallen der *Dr. disticha* sind nach WEIDEL die Innenwände sehr dick und die Außenwände zart. Die ungleichmäßig verdickten Sklereiden können so enorm dicke Wände bekommen, daß von dem Lumen nur ein schmaler Kanal übrig bleibt, und die Sklereide einem kugeligen Cellulosekorn ähnlicher wird als einer Zelle (vgl. Fig. 122b); vielleicht hat HARTWICH bei Untersuchung der von ihm

als Ligninkörper beschriebenen Gebilde derartige Steinzellen vor sich gehabt<sup>1)</sup>.

WEIDEL, welcher das mechanische Gewebe zahlreicher Cynipidengallen untersucht hat, stellt fest, daß — abgesehen von den Linsengallen — alle von ihm untersuchten Gallensorten sich durch Formgröße und Verdickungsart ihrer Sklereiden unterscheiden; bei den Blattgallen ist die ungleichmäßige Verdickung nach WEIDEL viel auffallender als bei den übrigen; die von ihm untersuchten Blattgallen besitzen überhaupt nur ungleichmäßig verdickte Sklereiden.

Figur 123 zeigt, daß auch Dipterengallen durch dieselben anatomischen Eigentümlichkeiten ausgezeichnet sein können. In den Gallen von *Rhabdophaga salicis* (auf *Salix caprea*) trifft man die denkbar größte



Figur 123. Ungleichmäßig verdickte Sklereiden aus einer Dipterengalle: *Rhabdophaga salicis* an *Salix caprea*. Bei a Zellen mit meist hufeisenartiger Verdickung; die Orientierung der Verdickung ist regellos. Bei b beschränkt sich die Verdickung auf die in der Richtung des Radius verlaufenden Teile der Zellmembranen.

Mannigfaltigkeit; hufeisenförmig verdickte Zellen und solche, welche nur an den radial orientierten Wänden verdickt sind, herrschen vor. Die Figur läßt erschen, daß die Orientierung der einseitig verdickten Zellen nicht so regelmäßig ist wie in den Cynipidengallen.

Nach BEYERINCK'S Angaben machen die einseitig verdickten Sklereiden in den Linsengallen der Eiche und anderen Cynipidengallen während der späteren Entwicklungsphasen der Galle eigenartige Veränderungen durch: ihre dünn gebliebenen Membranteile erfahren starke Streckung und die Zellen wachsen zu thyllenartigen Gebilden heran (vgl. Fig. 122 c). WEIDEL hat neuerdings gezeigt, daß diese Beobachtungen jedenfalls nicht für alle von BEYERINCK angeführten Fälle zutreffend sind; die Veränderungen, welche die Steinzellen erfahren,

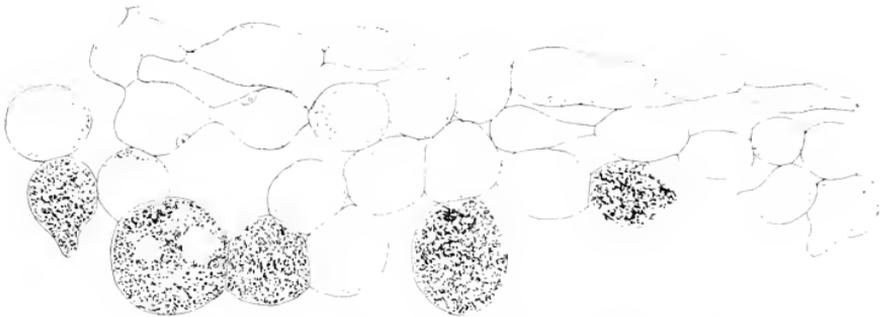
<sup>1)</sup> HARTWICH, Über Gerbstoffkugeln und Ligninkörper in der Nahrungsschicht der *Infectoria*-Gallen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1885. 3, 146).

seien vielmehr folgender Art: ihre Membranen entholzen sich und geben Cellulosereaktion; die Verdickungsschichten werden gelöst, und die dünnwandig gewordene Zelle füllt sich mit Stärke, Fett und Eiweiß. Während sich diese Veränderungen innen am mechanischen Mantel abspielen, wird dieser außen durch Sklerose von Zellen, die bis dahin dünnwandig geblieben waren, ergänzt.

Schwach collenchymatisch verdickte Zellwände finden sich namentlich in den subepidermalen Schichten des Grundgewebes verschiedener Gallen. Verholztes und recht dickwandiges „Collenchym“ fanden BEYERINCK und WEIDEL in den Gallen von *Cynips Köllari* (auf *Quercus*).

#### Stoffspeicherndes Gewebe.

Nicht nur die Zellen der inneren Epidermis der Gallen und mancherlei Haarformen auf ihr, sondern auch die der Larvenkammer



Figur 124. Stoffspeichernde Zellen: *Neuroterus tricolor* auf *Quercus*.

anliegenden Grundgewebeschiechten und selbst viele in größerer Entfernung von jener liegende Parenchymzellen sind sehr oft in erster Linie durch ihren Reichtum an plastischem Material — Stärke, Fett, Eiweiß — gekennzeichnet.

Figur 124 zeigt derartige Speicherzellen aus der Galle der *Neuroterus tricolor* (auf *Quercus*): zwischen den einzelnen Zellen liegen anscheinlich große Interzellularräume. In den Gallen der Pontanien (auf *Salix*) bildet das stoffreiche Parenchym eine dichte callusähnliche Gewebemasse rings um die Larvenhöhle.

Ist in den Gallen ein mechanischer Mantel vorhanden, so können auch außerhalb von ihm stoffspeichernde Zellen liegen; die der Larvenhöhle anliegenden Schichten enthalten vorzugsweise Fett- und Eiweißstoffe, die von ihr durch den mechanischen Mantel getrennten vorzugsweise Stärke; der Inhalt der Zellen des äußeren Speichers wird

den Ceeidozoön durch die Steinzellen hindurch in veränderter Form zugeführt; über die Veränderung dickwandiger Zellen in stoffspeichernde dünnwandige (Linsengallen der Eichen) ist soeben das Nötige gesagt worden.

Die Form der stoffspeichernden Zellen weicht nur selten<sup>1)</sup> von dem Schema rundlicher oder polyedrischer Parenchymzellen ab.

In vielen Cynipidengallen (*Cynips Kollari*, *Neuroterus lenticularis*, *N. numismalis*, *N. lacviusculus*, *Andricus globuli* u. a.) treten bei Umwandlung der stärkeführenden Elemente in eiweiß- und ölführende Nahrungszellen braune Inhaltskörper auf, die bereits LACAZE-DUTHIERS beachtet und als „corps roux“ beschrieben hat<sup>2)</sup>.

### Assimilationsgewebe.

Wie bereits mitgeteilt wurde, ist der Chlorophyllgehalt der meisten Gallen gering. Reich an Chloroplasten, so daß man von einem Assimilationsgewebe sprechen kann, sind z. B. die inneren Gewebeschichten der Gallen von *Pontania proxima* (auf *Salix*): die chlorophyllreichen Zellenlagen sind von der Oberfläche der Gallen durch mehrere Lagen chlorophyllfreien oder chlorophyllarmen Grundgewebes getrennt.

Bei den Gallen der *Aulax Latreillei* (auf *Glechoma*) liegen relativ chlorophyllreiche Schichten an der Peripherie. —

Hier mag erwähnt werden, daß Gewebeschichten, die durch ihre Palissadenform an das typische Assimilationsgewebe normaler Blätter erinnern, auf der Innenseite mancher Gallen auftreten: in den kleinen Blattbentelgallen des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf *Acer pseudoplatanus*) findet man — nicht immer, aber oft — unmittelbar unter der inneren Epidermis eine Lage chlorophyllarmer Palissaden; ähnliches beobachtete ich wiederholt bei den cephaloneonartigen Eriophyidengallen auf *Salix*-blättern (z. B. *S. alba*).

Panaschierte Gallen von *Cynips Kollari* auf panaschierten Eichen beobachteten DE VRIES<sup>3)</sup> und LEEUWEN-RIJNVAAN<sup>4)</sup>. Die grünen und weißen Flächen sind sektorial gestaltet (vgl. das p. 100 Gesagte).

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER a. a. O. 1903. 252.

<sup>2)</sup> Vgl. namentlich BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 151. Ferner HARTWICH, C., Über Gerbstoffkugeln und Ligninkörper in der Nahrungsschicht der *Infectoria*-Gallen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1885. 3, 146).

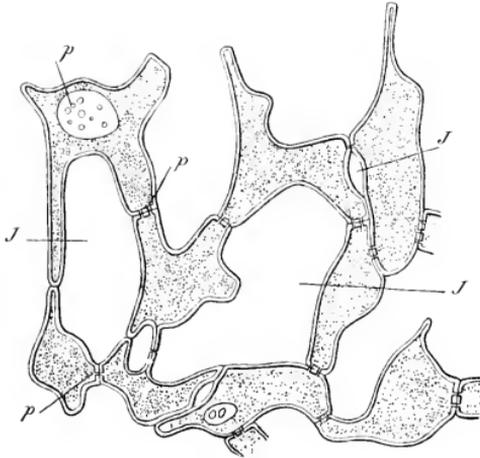
<sup>3)</sup> DE VRIES, Mutationstheorie 1901. 1, 600.

<sup>4)</sup> LEEUWEN-RIJNVAAN, Variegated galls of *Cynips Kollari* HARTIG (Marcellia 1906. 5, 51).

## Sternparenchym.

Die Gewebe der Gallen sind im allgemeinen von großen oder doch wenigstens leicht wahrnehmbaren Intercellularräumen durchsetzt.

Nirgends sind die Intercellularräume auffällender als in vielen Cynipidengallen, deren äußere Grundgewebsschichten aus sternförmigen, langarmigen Zellen bestehen. Figur 125 stellt einige Zellen dieses schwammigen Gewebes aus der Galle der *Cynips Kollari* dar; die Zellwände sind ziemlich dick und getüpfelt.



Figur 125. Sternparenchym: *Cynips Kollari* auf *Quercus* nach Figdor); J—J Intercellularräume, p getüpfelte Querwände.

Unter den mir bekannten Dipterengallen ist die von *Contarinia tiliarum* erzeugte durch ihre lockere, schwammige Gewebetextur den sternparenchymführenden Cynipiden am ähnlichsten.

Der Reichtum an großen, luftgefüllten Intercellularräumen — von den im

vorigen Kapitel (p. 168) erwähnten Höhlungen des Galleninneren ganz abgesehen — erklärt das geringe spezifische Gewicht, das sehr viele Gallen auszeichnet. Sehr leicht sind z. B. die Gallen der *Biorrhiza pallida* (auf *Quercus*); das spezifische Gewicht ausgewachsener Exemplare beträgt ungefähr 0,6.

## Sekretorgane, Kristallzellen, Gerbstoffzellen.

Es ist unmöglich, etwas Allgemeingültiges über die Sekretorgane im Grundgewebe der Gallen auszusagen: Die Sekretorgane, die in den normalen Organen des Gallenwirtes auftreten, bleiben entweder unverändert (*Trioxa alacris* auf *Laurus*<sup>1)</sup>, *Rhopalomyia artemisiae* auf *Artemisia campestris*<sup>2)</sup>), oder sie erscheinen in den Gallen sehr viel reich-

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., Die Blattflohkrankheit der Lorbeerbäume (Gartenflora 1891. 40, 42).

<sup>2)</sup> KÜSTENMACHER a. a. O. 153.

licher als in den normalen Teilen (Harzgänge in den Gallen des *Pemphigus cornicularius* auf *Pistacia*, Milchröhren in den Blütengallen von *Funtumia africana*<sup>1)</sup> usw.); im Holz von *Abies pectinata*, das normalerweise keine Harzgänge besitzt, können nach Besiedelung durch Parasiten solche auftreten<sup>2)</sup>. Die Gallen auf *Eucalyptus* sind teils sehr reich an Öllücken, teils ganz frei von solchen.

Ein eigenartiges vielzelliges Drüsengebilde habe ich<sup>3)</sup> für eine Cynipidengalle der *Quercus Wislizeni* beschrieben.

Harzgänge, deren Lumina von proliferierendem Parenchym erfüllt waren, fand HOARD in den Gallen des *Eriophyes pini* auf *Pinus silvestris*: daß die Zellen, welche den Sekretgang auskleiden, sich wiederholt teilen, ist bei verschiedenen Gallen beobachtet worden<sup>4)</sup>.

Calciumoxalatkristalle sind im allgemeinen in den Gallen nicht so häufig wie in den normalen Anteilen der Wirtspflanze; doch scheinen die größeren Gallen selten oder niemals ganz kristallfrei zu sein.

Den Anatomen interessiert die charakteristische Verteilung der drusen- oder einzelkristallführenden Zellen im Gewebe der Gallen. In den Gallen der *Perrisia ulmariae* (auf *Spiraea ulmaria*) sind die unter der inneren Epidermis liegenden Grundgewebszellen sehr kristallreich. In den Gallen der *Mikiola fagi* liegen die kristallführenden Elemente an der Grenze zwischen dem kleinzelligen inneren und dem großzelligen äußeren Gewebe der Gallen: die Zellen sind durch äußerst zarte Querwände septiert, in jedem Fach liegt ein kleiner Einzelkristall<sup>5)</sup>. Über die lokale Anhäufung der Oxalatdrüsen in den über der Larvenkammer von *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus*) liegenden Parenchymschichten gibt Figur 92 Aufschluß. In den Gallen von *Rhodites spinosissimae* fand ich auf der Unterseite zwei bis drei Grundgewebslagen mit Drüsen gleichsam gepflastert.

Kristalle in Steinzellen sind schon oben (p. 229) erwähnt worden.

Von Cystolithen und Calciumcarbonatablagerungen in den Zellen der Gallen war ebenfalls schon oben (p. 186, Anm. 4) die Rede.

Anthocyan tritt in der Epidermis und namentlich im Grundgewebe vieler Gallen sehr reichlich auf. Verschiedene Nuancen von

<sup>1)</sup> Vgl. HOARD, Les galles de l'Afrique occidentale française. I. Cecidie florale de *Funtumia africana* (BENTH.) STAPE. (Marcellia 1905. 4, 86.)

<sup>2)</sup> Literatur bei KÜSTER a. a. O. 1903. 204; vgl. auch HOARD a. a. O. 175.

<sup>3)</sup> KÜSTER a. a. O. 1903. 259.

<sup>4)</sup> HOARD a. a. O. 193; dort weitere Angaben über die Sekretorgane der Gallen. Vgl. auch MOLLARD, M., Caractères anatomiques de deux Phytophagocécidies caulinaires internes (Marcellia 1902. 1, 21.)

<sup>5)</sup> Je nach dem Standort schwankt der Kristallreichtum der *fagi*-Gallen innerhalb weiter Grenzen.

rot sind die häufigsten Farben bei Zoo- und Mycocecidien. Blau-rote Farbtöne sind bei den Gallen sehr selten.

Die Lokalisation des Anthocyans wird von den Belichtungsverhältnissen bestimmt (rote Backen an den Gallen von *Dryophanta folii* u. v. a.), oder von unbekanntem inneren Faktoren (anthocyanhaltige Ringe um die jugendlichen Gallen von *Pontania proxima*, rote Umwallungsränder an den Gallen der *Adelges abietis*, rote Zellen in der Nachbarschaft der Stomata [s. o. p. 212] u. s. f.).

### c) Primäres Leitbündelgewebe.

Leitbündel und Leitbündelbrünge, welche unter den Einfluß gallenerzeugender Parasiten geraten, unterscheiden sich von normalen meist dadurch, daß ihre trachealen Elemente sich schwächer ausbilden als die der letzteren, und daß ihre parenchymatischen Anteile besonders üppig sich entwickeln: durch reichliche Zellteilungen in den Markstrahlen können die einzelnen Bündel weit voneinander abgerückt, und durch reichliche Entwicklung der Holzparenchymzellen können die Abstände zwischen den einzelnen Gefäßen abnorm groß werden.

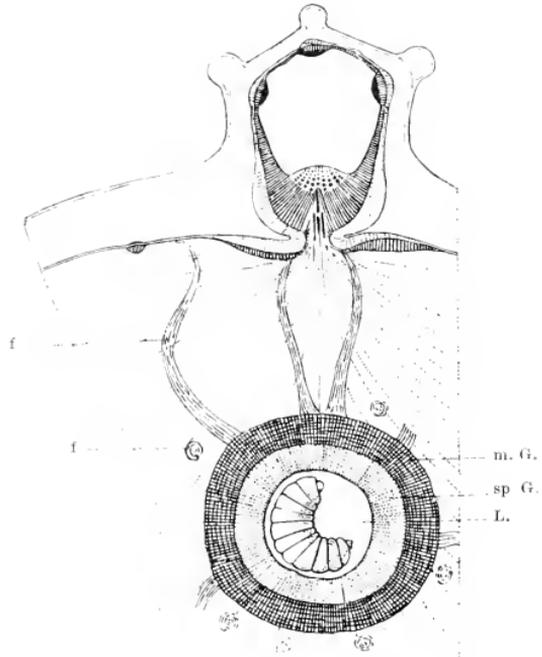
Das in den Gallen sich neu bildende primäre Leitbündelgewebe ist meist recht spärlich: das Massenverhältnis zwischen Grundgewebe und Leitbündelgewebe verschiebt sich bei der Gallenbildung zuungunsten des letzteren. Kleine Gallenwucherungen (vgl. Fig. 99) enthalten überhaupt keine Leitbündel; auch diejenigen Gallen, welche nur durch Hypertrophie der Epidermis und Grundgewebszellen zustande kommen (s. o. p. 180), haben keine anderen als die unverändert bleibenden Bündel des Wirtsorgans zu ihrer Verfügung. Auch in großen, durch Hyperplasie gebildeten Gallen — sowohl in den saftigen, sukkulenten wie den durch holzige Konsistenz ausgezeichneten — finden sich nur dünne Leitbündelstränge.

Die Leitbündel entwickeln sich aus procambialen Strängen oder gehen, soweit es sich um tracheale Elemente handelt, aus dem zartwandigen Parenchym jugendlicher Gallen hervor, indem seine rundlichen oder polyedrischen oder regellos gestalteten Zellen durch Verdickung und Verholzung der Wände sich in Tracheiden umwandeln: wir finden rundliche, palissadenförmige, solche, welche den Spicularzellen durch ihre willkürliche Regellosigkeit ähnlich werden (*Perrisia rosarum* u. a.) u. s. f. Die Leitbündel der Gallen können sich mitten im Gallengewebe bilden und erst nachträglich den Anschluß an die des Mutterorgans finden. Früh entwickelte tracheale Elemente können durch Wachstum der umliegenden Gewebe passiv gedehnt und zu langen Schläuchen von wenigen  $\mu$  Dicke ausgezogen werden, deren

steil gestellte Schraubenbänder — Schraubengefäße herrschen in den Gallen vor — manchmal kaum noch als solche zu erkennen sind (*Oligotrophus capreae* u. a.).

Die histologische Zusammensetzung und die Orientierung der einzelnen Bündel gleichen im allgemeinen den normalen: die Bündel sind collateral und so orientiert, daß das Xylem dem Galleninneren, das Phloëm der Oberfläche der Galle zugewandt ist. Ausnahmen dürften zahlreich sein. Umgekehrte Orientierung fand BEYERINCK in den Gallen von *Andricus Matpighii*. Bald normal, bald invers orientiert sind die Bündel in den von *Coleophora Stefani* auf *Atriplex halimus* erzeugten Stengelgalen (nach HOUARD). Konzentrische Bündel fand BEYERINCK in den Eichengallen von *Trigonaspis megaloptera* und *Andricus albopunctatus*: zentrales Xylem wird allseits von Phloëm umgeben (hadrocentrische Bündel), das auf der Larvenkammerseite am mächtigsten entwickelt ist.

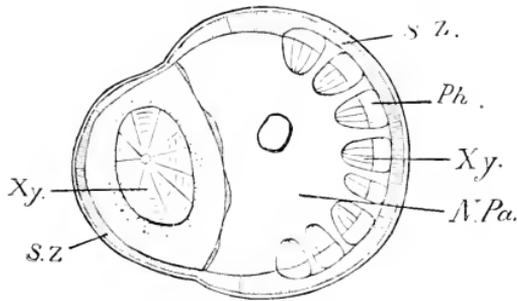
Die Verteilung der Leitbündel im Körper der Galle und ihre räumlichen Beziehungen zu den Bündeln des Wirtsorgans sind naturgemäß verschieden, je nachdem die Gallen aus der Rinde oder dem Mark oder im Leitbündelgewebe einer Achse sich entwickeln und je nach ihrer Anheftung an das Mutterorgan. HOUARD hat darauf aufmerksamer gemacht, daß bei Achsengallen von den Bündeln des Wirtsorgans centrifugal nach der Rinde — oder centripetal ins Mark Leitbündel die Verbindung mit dem Galleninneren besorgen<sup>1)</sup>



Figur 126. Verlauf der Leitbündel (faisceaux d'irrigation): *Aulax Latreillei* auf *Glechoma hederacea* (nach HOUARD). Oben der normale Teil der Achse, unten die Galle; in ersterem deutliche Heterotrophie der Leitbündelgewebe; f faisceaux d'irrigation; m. G. mechanisches Gewebe, sp. G. speicherndes Gewebe, L. Larvenhöhle.

<sup>1)</sup> HOUARD a. a. O.; s. auch Recherches sur la nutrition des tissus dans les galles des tiges (C. R. Acad. Sc. Paris 1903. 136, 1489).

(*faisceaux d'irrigation*). Figur 126 zeigt den Querschnitt durch einen Teil der Galle von *Aulax Latreillei* auf *Glechoma hederacea*: von den abnorm stark entwickelten Leitbündeln des Mutterorgans führen drei Bündel nach dem Galleninneren hin.



Figur 127. Leitbündelring: Chalcidengalle auf *Ficus*: links das normale Wirtsorgan, rechts die Galle. Xy Xylem, Ph Phloem, SZ Steinzellen, N. Pa. Speichergewebe (nach Docters van Leeuwen-Rijnvaan).

Die von DOCTERS VAN LEEUWEX-RIJNVAAN auf Luftwurzeln von *Ficus*-Arten gefundene Galle<sup>1)</sup> ist dadurch interessant, daß die Leitbündel in ihr ähnlich wie in der Achse der Wirtspflanze ringförmig angeordnet sind (vgl. Fig. 127).



Figur 128. Doppelter Leitbündelring: *Pemphigus cornicularius* auf *Pistacia*.

Die Gallen des *Pemphigus cornicularius* (auf *Pistacia*) enthalten einen doppelten Kreis Leitbündel: die Bündel des inneren Kreises sind mit ihrem Xylem und Phloem spiegelbildlich zu den des äußeren orientiert; die Anordnung ist ähnlich wie in den *Acacia*-Phyllodien. Die

<sup>1)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEX-RIJNVAAN a. a. O. 1910 (vgl. oben p. 77, Anm. 1).

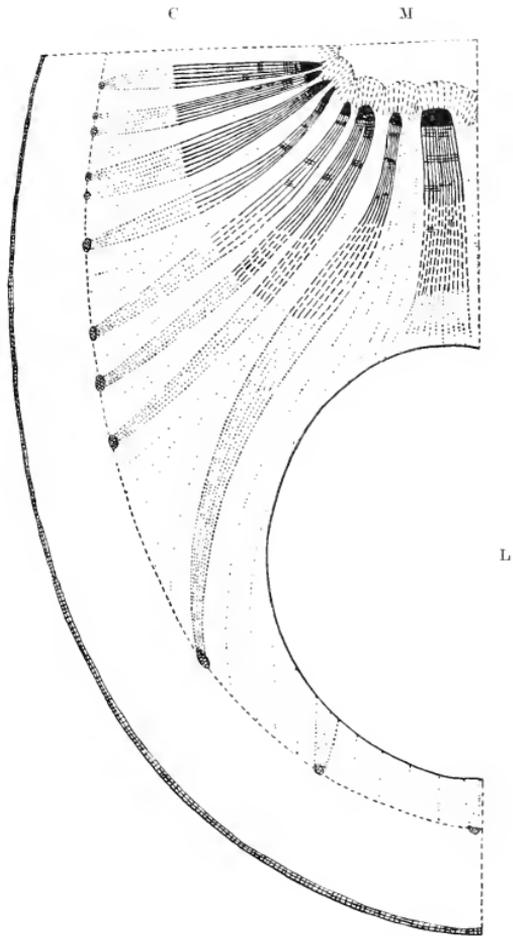
von COURCHET klargelegte Entwicklungsgeschichte der Galle (s. o. p. 148) macht das Zustandekommen des doppelten Ringes ohne weiteres verständlich (vgl. Fig. 128).

#### d) Sekundäre Gewebe.

Sekundäre Gallenge-webe entstehen nach Beeinflussung des normalen, zwischen Xylem und Phloëm liegenden Verdickungsringes, dessen Teilungstätigkeit durch den von den Gallenerzeugern ausgehenden Reiz besonders lebhaft werden kann, — und gehen ferner aus Meristemen hervor, welche in den Gallen neu entstanden sind.

Knollen und Knoten, die sich aus sekundärem Xylem oder Phloëm aufbauen, entstehen unter der Einwirkung verschiedener Pilze und Tiere (*Gymnosporangium*, *Myzoxylus* u. v. a.).

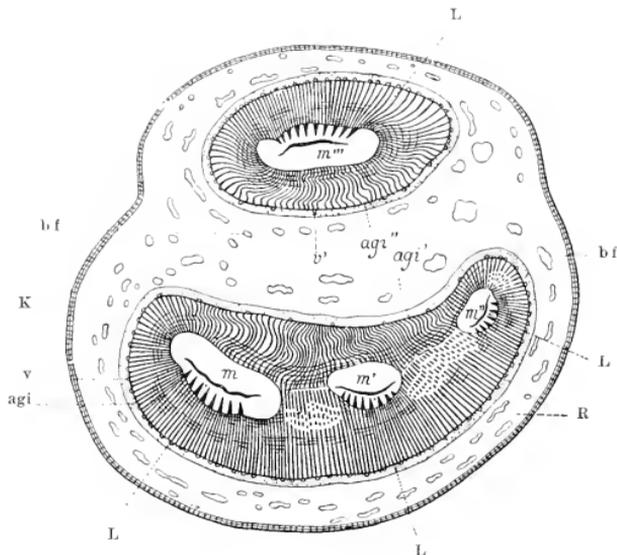
Figur 129 zeigt, wie sehr bei der lokalen Heterotrophie, welche viele Parasiten hervorrufen, das Verhältnis der primären und sekundären Gewebeanteile des Achsenquerschnittes und auch das zwischen Xylem- und Phloëmmassen modifiziert werden kann; der Holzkörper hat unmittelbar unter dem Cecidozoon eine sattelförmige Einsenkung, weil an eben jener Stelle die Produktion des Holzes nicht so starke Förderung erfahren hat, wie in einigem Abstände von dem Parasiten. Analoge Verhältnisse finden sich bei zahlreichen anderen Gallen.



Figur 129. Förderung der sekundären Gewebebildung: *Catorrhynchus pleurostigma* auf *Brassica oleracea* (nach Houard). M Mark, C Cambium, L Larvenhöhle.

Der histologische Aufbau der abnormen sekundären Xylem- und Phloëmassen macht diese den entsprechenden normalen Schichten sehr unähnlich.

Ein für alle Fälle zutreffendes Merkmal gibt die starke Förderung der parenchymatischen Anteile ab: die Markstrahlen werden zahlreich, abnorm breit und hoch, und die prosenchymatischen Elemente des Xylems und des Phloëms werden bald mehr bald weniger durch Holz- und Bastparenchymzellen ersetzt. Die Veränderungen, welche



Figur 130. Polystelie: *Gypsonoma aceriana* auf *Populus alba* (nach Houard). m, m', m'', m''' Teile des Marks, L Leitbündel, v, v' eine Lage weitleumiger Frühjahrsgefäße, agi, agi', agi'' Cambium, R Rinde, bf Bastfasergruppen.

zumal an dem sekundären Holze leicht zu verfolgen sind, ähneln denjenigen, welche zur Bildung von Wundholz führen<sup>1)</sup>: die sich teilenden Cambiumzellen segmentieren sich und liefern durch ihre weiteren tangentialen Teilungen parenchymähnliche Gewebemassen; die Verholzung kann ausbleiben. In den Gallen des *Myzoxylus* sind die Übergänge zwischen normalem Xylem und großzelligem, suk-

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER a. a. O. 1903. 202ff. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, L., Sur les mycoécidies des *Gymnosporangium* (Ann. Sc. nat., Bot. sér. IX, 1905. 2, 313, 330) u. a.

kulentem Parenchym leicht zu verfolgen. Unvollständige Jahresringe entstehen unter Einfluß des *Gymnosporangium* in den *Juniperus*-Gallen u. a. m. —

Die Bildung neuer Cambiumschichten in den Gallen kann im Anschluß an die bereits vorhandenen Cambien erfolgen oder unabhängig von diesen.

Es ist ein häufiger Fall, daß durch die hyperplastischen Gewebeeränderungen im Mark und in den Markstrahlen der Leitbündelring bald in annähernd gleich große, bald in sehr ungleich große Portionen zersprengt wird. Das Cambium dieser Teilstücke kann sich nun in der Weise ergänzen, daß jedes Stück von ihm zu einem geschlossenen Ringe wird und die Galle deutlich polystelen Bau annimmt. Figur 130 zeigt die Veränderungen, welche *Gypsosoma uceriana* an *Populus alba* hervorruft: aus dem ursprünglich einheitlichen Mark sind vier Markinseln geworden: anstatt eines Cambiumringes sieht man zwei. Die Gallen des *Andricus inflator* (auf *Quercus*) u. v. a. sind ebenfalls polystel; untersucht man verschiedene Exemplare einer und derselben Gallensorte oder die nämliche Galle in verschiedenen Höhen, so wird man leicht eine Vorstellung von der großen Mannigfaltigkeit, mit der sich diese sekundären Gewebe der Gallen entwickeln, gewinnen können<sup>1)</sup>.

Die Anhäufung sekundärer Xylemmassen und die Orientierung ihrer einzelnen Elemente machen die Gallen zuweilen holzigen Maserknollen in der äußeren Erscheinung und der inneren Struktur ähnlich (*Synophrus politus* auf *Quercus*<sup>2)</sup>, *Apiomorpha Karschi* RÜBS. auf *Eucalyptus*<sup>3)</sup> u. a. m.).

In der Galle von *Cynips Kollari* entsteht nach BEYERINCK ein Meristem, welches nach innen sekundäres Stärkegewebe, nach außen rindenähnliches Gewebe liefert (vgl. auch Fig. 83 rechts, cz).

Kork ist bei den Gallen nicht häufig. Deutlich wahrnehmbare Korkschichten finden sich auf der Oberseite der Gallen des *Neuroterus numismalis*. Lentizellen von anscheinlicher Größe entstehen namentlich auf den Gallen von *Pontania salicis*, sowie *Pemphigus burarius* und *P. spirothece* (letztere beiden auf *Populus*).

<sup>1)</sup> Weitere Beispiele bei HOUARD a. a. O.; konzentrische sekundäre Gewebemassen findet HOUARD rings um die Phloëmassen von *Hedera helix* nach Infektion durch *Asterolecanium Massalongoiannum*.

<sup>2)</sup> KÜSTER, E., Über die Eichengalle des *Synophrus politus* (Marcellia 1903. 2. 76).

<sup>3)</sup> RÜBSAAMEN, EW. H., Über australische Zooecidien und deren Erzeuger (Berl. entomol. Zeitschr. 1894. 39, 199).

Wundkork ist in verlassenen Gallen an den Fraßgängen vielfach nachweisbar.

Eine wundkorkartige Schicht um jedes Leitbündel fand HOWARD <sup>1)</sup> in den Gallen einer Cecidomyide auf *Ephedra distachya*.

Borke, die nach BEYERINCK'S Vergleich das schuppige Relief eines *Testudinaria*-Stammes im kleinen wiederholt, fand dieser Autor auf den Gallen der *Biorrhiza aptera*.

---

<sup>1)</sup> HOWARD a. a. O., 352.

## Fünftes Kapitel.

### Chemie der Gallen.

Die mikroskopische Prüfung der Gallen läßt bereits ihren großen Wasserreichtum erkennen. Nicht nur diejenigen Gallen, welche saftigen Beeren ähneln, sondern auch viele von denjenigen, deren Konsistenz fast holzig ist, erweisen sich als sehr wasserreich; ihr Wassergehalt ist meist größer als der ihres normalen Mutterorgans. Die nachfolgende Tabelle gibt hierüber für einige Beispiele näheren Aufschluß.

Die Gallen und ihre Mutterorgane wurden stets an demselben Tage auf ihren Wassergehalt geprüft; normales und pathologisches Material wurde — was die Zoococcidien betrifft — demselben Zweig entnommen.

Auf 1000 g Frischgewicht kommen an Trockengewicht:

	beim normalen Mutterorgan	bei den Gallen
<i>Rhodites eglanteriae</i> auf Blättern von <i>Rosa</i>	383	280
<i>Rh. rosarum</i> , desgl. . . . .	383	152
<i>Mikiola fagi</i> auf Blättern von <i>Fagus</i> . .	450	220
<i>Dryophanta divisa</i> auf Blättern von <i>Quercus</i>	460	465
<i>Biorrhiza pallida</i> auf <i>Quercus</i> . . . . .	—	110
<i>Trigonaspis megaptera</i> auf <i>Quercus</i> . . .	—	138
<i>Perrisia tiliamvolvans</i> auf Blättern von <i>Tilia</i>	248	191
<i>Pediaspis aceris</i> auf Blättern von <i>Acer</i> . .	256	156
<i>Eriophyes avellanae</i> auf <i>Corylus</i> . . . . .	275	292
<i>Pontania proxima</i> auf Blättern von <i>Salix</i> .	323	155
<i>Ecobasidium vaccinii</i> auf Blättern von <i>Vaccinium vitis idaea</i> . . . . .	436	210 <sup>1)</sup>

Die angeführten Zahlen illustrieren den Wasserreichtum der Gallen und zeigen gleichzeitig, wie verschieden groß die Unterschiede zwischen Gallen und

<sup>1)</sup> Die letzte Angabe nach Untersuchung durch Herrn Dr. HARDER-Freiburg i. Br.

normalen Wirtsorganen hinsichtlich ihres Gehalts an Trockensubstanz sein können. Daß in verschiedenen Stadien der Gallenentwicklung der Wassergehalt aller Gallen sehr ungleich ist, darf als sicher angenommen werden; die in der Tabelle zusammengestellten Zahlen beziehen sich auf ausgewachsene Gallen. — Die Gallen des *Eriophyes avellanae* sind in der Tabelle mit jugendlichen normalen Trieben des Wirtes verglichen worden; wie aus ihr zu ersehen, enthalten die Gallen etwas mehr Trockensubstanz als die normalen Triebspitzen.

Untersuchungen über den Einfluß äußerer Bedingungen (vgl. oben p. 179) sind bisher noch nicht angestellt worden.

Über den Wasserverlust der Gallen durch Transpiration liegen bisher erst sehr wenige Untersuchungen vor<sup>1)</sup>, welche keine allgemeinen Schlüsse zu ziehen gestatten.

Der anatomische Bau der Stomata der Gallen (s. o. p. 211 ff.) läßt vermuten, daß die Gallen gegen Wasserverlust auf dem Wege der Transpiration schlecht „geschützt“ sind — jedenfalls sehr oft schlechter als die entsprechenden normalen Wirtsorgane. Andererseits sind ihre morphologischen Verhältnisse in vielen Fällen sehr danach angetan, ihre Transpiration zu vermindern: ich denke an die den normalen Rollblättern vergleichbaren Blattrollungsgallen, an die Bentelgallen, deren Innenfläche zweifellos nur sehr geringe Mengen von Wasserdampf abgibt, an die zahlreichen kugelförmig gestalteten Gallen, bei welchen die transpirierende Oberfläche eine — im Verhältnis zum Volumen — sehr geringe ist, u. a. m. Auch an den Sekretüberzug, der manche Cynipidengallen auszeichnet (vgl. Fig. 120), wäre hier als an einen transpirationhemmenden Faktor zu erinnern.

Normale *Ribes*-Blätter und solche, welche von *Myzus ribis* stark infiziert und deformiert worden sind, welken, wenn man sie von der Achse loslöst und an der Luft liegen läßt, ungleich stark: die infizierten Spreiten verlieren in 6 Stunden nicht ganz  $\frac{1}{10}$  ihres Frischgewichtes, die normalen Blätter ungefähr  $\frac{1}{5}$ . Derselbe Unterschied macht sich beim Vergleich normaler und infizierter Blätter bemerkbar, wenn ganze Triebspitzen in Wasser gestellt auf ihre Transpiration geprüft werden: die Mengen des abgegebenen Wasserdampfes verhielten sich unter diesen Umständen bei *Myzus*-Blättern und normalen ungefähr wie 10:15 (Ende Juni, Zimmerversuch im diffusen Licht) — auf gleiche Flächen berechnet<sup>2)</sup>.

Blattspreiten der Linde, welche von *Perrisia tiliaevoles* infiziert worden sind, verlieren innerhalb 24 Stunden beim Welken — trotz ihrer Rollblattform (vgl. Fig. 59) — etwa 50% ihres Frischgewichtes, normale Lindenblätter nur 37%. Eine isolierte, nahezu kugelförmige Galle von *Biorrhiza pallida* (*Quercus*), deren Durchmesser 25 mm und deren Gewicht 9,5 g betrug, verlor bei 15° R. pro Stunde nicht weniger als 75 mg.

Vielleicht genügen diese Mitteilungen über die Transpiration der Gallen, um zu eingehenderen Versuchen in derselben Richtung anzuregen.

Die Zusammensetzung der Gallentrockensubstanz ist bisher leider nur wenig erforscht; nur für die technisch wertvollen Gallen und einige wenige andere liegen Untersuchungen vor.

<sup>1)</sup> TROTTER, A., Rapporti funzionali tra le galle di *Dryophantu folii* ed il loro supporto (Marcellia 1908. 7, 167).

<sup>2)</sup> Bei der Berechnung der Werte für gleich große Flächen macht die benigne Deformation der von *Myzus* infizierten Blätter Schwierigkeiten.

Den Aschengehalt der Gallen bestimmte KOCH<sup>1)</sup> auf 1,3—2<sup>0</sup>/<sub>0</sub>. In den Gallen von *Cynips Kollar* fanden sich 1,3839<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Asche (bei einem Wassergehalt von 85,71<sup>0</sup>/<sub>0</sub>); die Zusammensetzung der Asche war folgende:

SiO <sub>2</sub> . . . . .	17,79 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> . . . . .	32,38 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
CaO . . . . .	5,17 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
SO <sub>3</sub> . . . . .	24,82 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
K <sub>2</sub> O . . . . .	15,65 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>

Magnesium konnte nicht gefunden werden.

Für die Gallen der *Cynips Mayri* (auf *Quercus*) und des *Pemphigus cornicularius* (auf *Pistacia*) führte RONCALI<sup>2)</sup> Aschenbestimmungen aus. In den *Mayri*-Gallen fanden sich 2,91<sup>0</sup>/<sub>0</sub> (bei einem Wassergehalt von 10,27<sup>0</sup>/<sub>0</sub>), in den von *Pemphigus cornicularius* 4,65 bis 4,86<sup>0</sup>/<sub>0</sub> (Wassergehalt der Gallen 12,74<sup>0</sup>/<sub>0</sub>).

Man vergleiche mit dem relativ geringen Aschengehalt der Gallen den relativ hohen der auf Bäumen lebenden Schmarotzer: der Aschengehalt der Misteln übertrifft nicht unerheblich den des Wirtes (Tanne 1,61<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, Tannemistel 3,14<sup>0</sup>/<sub>0</sub> der Trockensubstanz<sup>3)</sup>).

Der Stickstoffgehalt der Gallen ist, soweit die vorliegenden Untersuchungen ein Urteil gestatten, gering zu nennen. Reich an stickstoffhaltigen Verbindungen sind vielleicht nur die den Parasiten nahe liegenden Gewebeschichten der Gallen. RONCALI gibt für die Gallen von *Cynips Mayri* 2,68<sup>0</sup>/<sub>0</sub> N an, für die des *Pemphigus cornicularius* 2,50 bis 6,99<sup>0</sup>/<sub>0</sub>; der Stickstoffgehalt nimmt mit dem Alter der Gallen auffallend stark zu.

Über die in den Gallen vorliegenden Stickstoffverbindungen hat MOLLARD neuerdings berichtet. In den von *Phyllocoptes convolvuli*, *Eriophyes geranii* und *Livia juncorum* infizierten Blättern fand MOLLARD mehr N vor als in entsprechenden gesunden Organen (ungefähr wie 1,5:1,2; Amidverbindungen sind reichlicher als in gesunden Organen; Ammoniakstickstoff, welcher diesen fehlt, ist in den infizierten Organen in beträchtlichen Mengen nachweisbar; Eiweißstickstoff ist in geringen Mengen vorhanden<sup>4)</sup>).

<sup>1)</sup> KOCH, F., Beiträge zur Kenntnis der mitteleuropäischen Galläpfel (Arch. d. Pharm. 1895. 223, 48).

<sup>2)</sup> RONCALI, F., Contributo allo studio della composizione chimica delle galle I, II (Marcellia 1904. 3, 54. — 1905. 4, 26).

<sup>3)</sup> Nach GRANDEAU, H., u. BOUTON, Etude chimique du gui (*Viscum album*) (C. R. Acad. Sc. Paris 1877. 84, 129, 500).

<sup>4)</sup> MOLLARD, M., Remarques physiologiques relatives au déterminisme des

Über den Reichtum der Gallen an Stärke gibt die mikroskopische Prüfung bereits Aufschluß.

Für die Aleppogallen werden 2<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, für die chinesischen Galläpfel 8<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Stärke angegeben<sup>1)</sup>, für die *Mayri*-Gallen 8,92<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, für die *cornicularius*-Gallen 6,21 bis 6,59<sup>0</sup>/<sub>0</sub> (RONCALI).

Relativ zuckerreich sind die Gallen des *Neuroterus buccarum*.

Bei dem geringen Chlorophyllgehalt der meisten Gallen kann es nicht zweifelhaft sein, daß die weitaus größten Mengen der in den Gallen enthaltenen Kohlehydrate nicht an Ort und Stelle entstehen, sondern von den normalen Teilen der Wirtspflanze stammen.

Für die *cornicularius*-Gallen gibt RONCALI 18,27 bis 20,52<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, für die *Mayri*-Gallen 24,41<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Cellulose an.

Der Reichtum der Gallen an Gerbstoffen, welcher ihre technische Verwendbarkeit bedingt und schon vor Jahrtausenden die Aufmerksamkeit der Naturforscher und Ärzte gefesselt hat, zeichnet außerordentlich viele Gallen aus. Auf die Trockensubstanz berechnet, enthalten (nach FIGDOR) die

Aleppogallen . . . . .	58 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
Bassorahgallen . . . . .	30 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
Moreagallen . . . . .	30 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
Knoppem . . . . .	23 bis 25 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
chinesischen Galläpfel . . . . .	77 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>
<i>Pistacia</i> -Gallen . . . . .	60 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>

Einen spezifischen Unterschied zwischen dem „pathologischen“ Gerbstoff der Gallen und dem der normalen Teile des Wirtes hat KÜSTENMACHER nicht finden können<sup>2)</sup>.

Die chemischen Prozesse, welche sich in den Gallen abspielen, sind unzweifelhaft in vielen Fällen wesentlich andere, als bei der nor-

gales (Bull. soc. bot. France 1910. 57, 24). M. nimmt an, daß von den Cediozoen ein proteolytisches Ferment ausgeschieden wird.

<sup>1)</sup> Nach FIGDOR in WIESNERS Rohstoffen des Pflanzenreichs, 2. Aufl. 1900. I, 675 ff. Vgl. auch die von RONCALI gegebene Tabelle (a. a. O. 1904. 59). BOSCOLO, J., Taino de las agallas de la *Durva longifolia* etc. (Soc. nac. Farmacia Buenos Aires 1906; nur 4,1 bis 6,9<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Gerbstoff).

<sup>2)</sup> KÜSTENMACHER, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895. 26, 82, 168). Über die chemischen Qualitäten des Gallengerbstoffes berichten ferner WAGNER, Beiträge zur Kenntnis und zur quantitativen Bestimmung der Gerbsäuren (Ztschr. f. anal.

malen Ontogenese der Pflanzen. Die Analysen der Chemiker geben hierüber zwar keinen Aufschluß; Anhaltspunkte geben uns vorläufig aber die Prüfung der Gallen auf ihren Geruch und die mikroskopische Untersuchung. Die im vorigen Kapitel erwähnten Sekretschichten auf der Oberfläche mancher Cynipidengallen stellen etwas für die Wirtspflanze durchaus Neues dar. Sehr auffallend ist, daß Zweige von *Prunus cerasus* und *P. chamaecerasus*, die von *Exoascus minor* befallen worden sind, nach Cumarin duften (SADEBECK). KERNER sammelte in Tirol (Gschmitztal) Exemplare von *Valerianella olitoria*, die durch *Trioza centranthi* deformiert worden waren und im Gegensatz zu den normalen Exemplaren Baldrianduft ausströmten<sup>1)</sup>.

An dieser Stelle mag schließlich noch daran erinnert sein, daß die Atmung der Gallen bisher noch nicht geprüft worden ist. Von einigen Untersuchungen, die ich selbst angestellt habe, erwähne ich nur diejenigen, welche sich auf die Blattstielgallen des *Penpligus bursarius* (auf *Populus pyramidalis*) beziehen: 100 g frische Gallen<sup>2)</sup> liefern in einer Stunde 34,66 mg Kohlensäure, normale Blattspreiten desselben Exemplars in derselben Zeit nur 24,00 mg. Die Versuche wurden Ende Juni angestellt (Temperatur ca. 16° C.).

Geringere Unterschiede hinsichtlich der Atmungstätigkeit normaler Pflanzenteile und der Gallen ermittelte ich auch bei Untersuchung anderer Objekte; doch möchte ich auf die bei ihnen gefundenen Werte nicht näher eingehen, bis eine größere Anzahl von Versuchen vorliegt. —

Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der gallentragenden Wirtsorgane liegen bisher in nur

---

Chemie 1866. **5**, 1). WATTS, J., Pyrocatechin als Abkömmling gewisser Varietäten. Gerbsäureuntersuchungen (Ber. d. D. chem. Ges. 1877. **10**, 1764). SCHIFF, H., Über die Natur und Konstitution der Gerbsäure (Ann. d. Chemie 1873. **170**, 43. 1875. **175**, 165). MANCEAU, Sur le tannin de la galle d'Alep et de la galle de Chine. Thèse. Epernay 1896. KRAEMER, H., Note on the origin of tannin in galls (Bot. Gaz. 1900. **30**, 274). MANEA, A., Sur les acides gallotannique et digallique (Thèse. Genève 1904). RONCALI 1905 a. a. O.

<sup>1)</sup> Nach Löw, Neue Beiträge zur Kenntnis der Psylliden (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1886. **36**, 149, 166). Einige Angaben über Geruch und Geschmack bei CONNOLD (British oak galls 1908. 18). — Bei dieser Gelegenheit mag erwähnt werden, daß einige Gallen als essbar geschätzt werden, namentlich Cynipidengallen auf *Salvia pomifera* (BELOW und FOCKE nach RÜBSAMEN, Ew. H., Mitteilung über die von Herrn J. BORNMÜLLER im Orient gesammelten Zooecidien, Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. usw. 1902. **16**, 243). Vgl. ferner PASZLAVIZKY, nach bot. Jahresber. 1883. **1**, 452; BARCLAY, M. B., Description of a new fungus, *Accidium esculentum* n. sp. on *Acacia eburnea* WILLD., Journ. Bombay Nat. hist. Soc. 1890. **5**, 1 u. a. m.; FARLOW teilt mit, daß die Gallen des *Exobasidium azaleae* essbar seien (vgl. THOMAS, Fr., Über einige Exobasidien und Exoascen. Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1897. **6**, 305).

<sup>2)</sup> Die Gallen wurden aufgebrochen und die Cecidozoen mit einem Pinsel herausgefegt.

geringer Zahl vor. Den geringen Aschengehalt gallentragender Blätter behandelt VANDEVELDE<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> VANDEVELDE, A. J. J., Bydrage tot de physiologie der gallen. Het aschgehalte der aangetoete bladeren (Bot. Jaarb. Dodonaea 1896. **8**, 102). — In der Reblausliteratur Angaben über die chemische Zusammensetzung gesunder und kranker Rebstöcke: vgl. namentlich PANTANELLI, E., Ricerche fisiologiche su le viti americane oppresse da galle fillosseriche (Staz. sperim. agr. ital. 1909. **42**, 305).

## Sechstes Kapitel.

### Ätiologie der Gallen.

---

Von der Ätiologie der Gallen haben wir bisher nur insofern gesprochen, als wir (Kap. I) diejenigen Tier- und Pflanzengruppen namhaft gemacht haben, deren Vertreter auf geeigneten Pflanzen Gallen erzeugen können. Eine Einsicht in die Entwicklungsmechanik der Gallen ist freilich mit der Kenntnis der Gallenerzeuger noch nicht gewonnen. Wir wollen die entwicklungsgeschichtlichen, morphologischen und anatomischen Daten, die in den letzten beiden Kapiteln zusammengestellt worden sind, nunmehr daraufhin prüfen, ob sie uns irgendwelche Einblicke in die Entwicklungsmechanik der Gallen gestatten. Wir wollen zu ermitteln versuchen, welcher Art die wirksamen Faktoren sind, welche die Gallenbildung hervorrufen, wollen prüfen, ob der Entstehung aller Gallengebilde die gleichen Reize zugrunde liegen, wie es mit der Empfänglichkeit der Pflanzen für die Gallenreize steht, und wollen überhaupt alles zur Sprache bringen, was die kausale Erforschung der Gallen bisher geleistet hat, oder was sie künftig zu fördern geeignet erscheint.

Schon jetzt mag vorausgeschickt werden, daß die Ätiologie der Gallen trotz aller Bemühungen, welche von vielen Forschern gerade ihr gewidmet worden sind, noch außerordentlich unklar ist; voraussichtlich wird sie auch noch so lange einer befriedigenden Erforschung sich verschließen, wie es nicht gelingt, experimentell die Pflanzen zur Produktion abnormaler Wucherungen anzuregen, welche den Gallen gleichen. Wir sind, bevor diese Schwierigkeit überwunden ist, darauf angewiesen, aus den von der Natur selbst gelieferten, von den Parasiten selbst erzeugten Gebilden Aufschlüsse über ihre Entstehungsursachen herauszulesen.

## A. Vorbedingungen der Gallenbildung.

Das Zustandekommen einer Galle setzt offenbar voraus, daß ein Parasit, der „oocidogene“ Reize auszuüben vermag, auf eine Pflanze oder ein Pflanzenorgan gelangt, das auf diese Reize mit Gallenbildung reagieren kann. Vorausgesetzt, daß die gallenerzeugenden Tiere von ihren Instinkten zu geeigneten Wirtspflanzen geführt werden, und bei der Verbreitung der Pilzsporen der Zufall diese auch auf taugliche Spezies fallen läßt, so bleibt noch zu untersuchen, ob die gallentragenden Pflanzenspezies bestimmten Gallenerregern gegenüber mit allen ihren Organen und namentlich in allen ihren Entwicklungsphasen reaktionsfähig sind oder nicht, — und ferner, ob die Gallenerzeuger, zumal die gallenbildenden Tiere, in allen Phasen ihrer Entwicklung oder nur in bestimmten den zur Gallenbildung notwendigen Reiz ausüben können.

Was zunächst die zur Gallenbildung tauglichen Phasen der Gallentiere betrifft, so ist bekannt, daß in manchen Fällen das Ei oder die vom Muttertiere zugleich mit dem Ei gelieferte Flüssigkeit das pflanzliche Substrat zur Gallenbildung anregt, in anderen dasselbe erst die dem Ei entschlüpfte Larve tut; man hat dementsprechend zwischen Oococcidien und Scelaeooccidien (Ei- und Larvengallen) unterschieden<sup>1)</sup>; bei jenen geht, so weit wir wahrnehmen können, die erste Veranlassung zur Gallenbildung vom Ei, bei diesen von der Larve aus. Oococcidien sind z. B. die an Blattspreiten von Psylliden erzeugten Gallen<sup>2)</sup> und die der Tenthrediniden (*Pontania* sp. auf Weiden); Scelaeooccidien liefern alle Dipteren und Cynipiden, die bisher hierauf geprüft worden sind<sup>3)</sup>. — Bei den Gallen, welche *Mecinus*

<sup>1)</sup> KARSCH, F., jun., Eine Galle und ein neues Galleninsekt, nebst Andeutungen über Cynipidengallen im allgemeinen (Jahresber. zool. Sekt. Westfäl. Prov.-Ver. d. Wissensch. u. Kunst. Münster 1877. 46). — Eine ähnliche Unterscheidung legt BEYERINCK seinem Entwurf zu einem System der Gallen zugrunde (s. o. p. 173).

<sup>2)</sup> THOMAS, FR., Durch Psylliden erzeugte Cecidien an *Aegopodium* und anderen Pflanzen (GIEBELS Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. 1875. 46, 438). — Anderer Meinung ist J. VOSSELER, (Eine Psyllide als Erzeugerin von Gallen am Mwnlebaum, Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. 1906. 2, 276), der die Gallenbildung auf den Stich der Larve zurückführt.

<sup>3)</sup> Vgl. namentlich BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. Besonders einleuchtend wird die Bedeutung der Larve für die Gallenbildung bei denjenigen Cynipiden, bei welchen die abnormalen Wachstumserscheinungen am Mutterboden erst mehrere Wochen oder gar Monate nach der Eiablage erkennbar werden: die Eier, aus

*barbarus*, eine Coleoptere, an den Blütenschäften von *Plantago serraria* entstehen läßt, liegt die stärkste Schwellung an der Stelle, an welcher sich die Larve verpuppt<sup>1)</sup>.

Sind die Pflanzen in allen ihren Teilen und Entwicklungszuständen reaktionsfähig gegenüber dem Reiz, der von den Gallenerzeugern ausgeht?

Gallen entwickeln sich — sagt HOFMEISTER<sup>2)</sup> — „sowohl aus jugendlichen, bei normalem Entwicklungsgange zu bedeutendem fernern Wachstum bestimmten Gebilden, als auch aus solchen, die ihr normales Wachstum vollendet haben“. In dieser allgemeinen Fassung ist der von HOFMEISTER formulierte Satz keinesfalls zutreffend. Es ist das Verdienst THOMAS', nachdrücklich darauf hingewiesen zu haben, daß Gallen nicht an ausgewachsenen Pflanzenorganen entstehen können: „Gallenbildung ist nur möglich, solange der betreffende Pflanzenteil noch in der Entwicklung begriffen<sup>3)</sup>.“ Dieser Satz, dessen Gültigkeit andere Forscher, wie SACHS, BEYERINCK und APPEL bestätigt haben<sup>4)</sup>, bringt insofern eine überraschende Erkenntnis zum Ausdruck, als wir von Dauergeweben verschiedenster Art wissen, daß sie ungeachtet ihres Alters und der langen Zeit, die seit ihrer Entstehung und Ausbildung verstrichen sein mag, wieder meristematisch werden und rege Teilungstätigkeit entwickeln können. Bei der Entstehung des Interfascicularcambiums, bei der Bildung der Korkmeristeme sind es innere Bedingungen unbekannter Art, welche die Zellen des Dauergewebes wieder teilungsfähig werden lassen; der Callus, der nach Verwundung irgendwelcher Laubholzzweige aus jungen und alten Jahrgängen der sekundären Rinde und sogar aus dem Mark hervorsproßt, zeigt, daß auch Eingriffe von außen — traumatische Reize — dieselbe Umwandlung herbeiführen können. Ähnlich liegen die Dinge, wenn

---

welchen sich *Dryophantu divisa* entwickelt, werden im Oktober gelegt; die Galle bildet sich aber erst im Mai; die Eier von *Trigonaspis crustalis* werden Mai oder Juni gelegt, die Gallenbildung erfolgt aber erst im September.

<sup>1)</sup> DE STEFANI-PEREZ, Nota su due cecidii inediti (Marcellia 1904. 3. 122).

<sup>2)</sup> HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie der Gewächse 1867. 634.

<sup>3)</sup> Vgl. namentlich THOMAS, Fr., Zur Entstehung der Milbengallen und verwandter Pflanzenauswüchse (Botan. Zeitg. 1872. 30. 284); Larve und Lebensweise der *Cecidomyia pseudococcus* n. sp. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1890. 40. 301); Beobachtungen über Mückengallen (Programm Gymnas. Ohrdruf 1892); Eine Bemerkung zu JULIUS SACHS' physiologischen Notizen, den Fundamentalsatz der Cecidiologie betreffend (Ber. d. D. Bot. Ges. 1898. 16. 72).

<sup>4)</sup> Vgl. z. B. BEYERINCK a. a. O. 1882. 180. SACHS, Physiologische Notizen 1898. 84. (Vgl. auch Flora 1893. 76. 241.) APPEL, Über Phyto- und Zoomorphen. Würzburg 1899. 52.

alte „ausgereifte“ *Begonia*-Blätter an Wundstellen Callus und Adventivtriebe bilden, sowie in manchen anderen Fällen.

Unter diesen Umständen sollte man erwarten, daß auch die von den Gallenerzeugern ausgehenden Reize aus dem Material, welches die Dauergewebe abgeben, die ihre Entwicklung längst abgeschlossen haben, gelegentlich Gallen entstehen lassen könnten. Als ein vereinzelt Beispiel, welches die Bestätigung hierfür bringt, habe ich bereits früher die Galle der Buchenwollaus (*Adelges fagi*) genannt<sup>1)</sup>: wie aus HARTIG'S Untersuchungen bekannt ist, werden durch diese Laus auch in älteren Buchenstämmen die Rindenschichten bis aufs Holz zum Proliferieren angeregt<sup>2)</sup>. Eine eingehende Untersuchung der Pilzgallen nach dem uns hier interessierenden Gesichtspunkt würde, wie ich glaube, mit manchen ähnlichen Beispielen bekannt machen.

Die genannte Buchenrindengalle gehört zu denjenigen Cecidien, welche in ihrer anatomischen Struktur stark an Callusgewebe erinnern, von welchen eben mitzuteilen war, daß sie auch aus altem Dauergewebe entstehen können. Der von THOMAS aufgestellte „Fundamentalsatz der Lehre von der Bildung der Pflanzengallen“ verliert durch Ausnahmen wie die angeführte nichts von seiner Bedeutung, und ich möchte besonders betonen, daß bisher keine prosoplasmatische Galle bekannt ist, welche gegen ihn verstieße<sup>3)</sup>.

Fakultative Gallen. Wenn bestimmte Gallen lediglich dadurch zustande kommen, daß bestimmte Wachstumsprozesse gehemmt werden, so steht sich von selbst, daß die hemmend wirkenden Faktoren bei ihnen erst eine bestimmte Intensität erreichen müssen, bis ein als Gallenbildung erkennbarer Effekt zustande kommt. GREVILLUS und NIESSEN machten darauf aufmerksam, daß *Macrosiphum solani*, das gewöhnlich als Gallenbildner nicht in Betracht kommt, bei starker Invasion auf den Kartoffelpflanzen Gallen hervorrufen kann — freilich nicht Gallen von charakteristischen Eigenformen, sondern nur Blatt-

<sup>1)</sup> KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie 1903. 227.

<sup>2)</sup> HARTIG, Die Buchenwollaus (*Chermes fagi* KLTH.) (Unters. aus d. forstbot. Inst. München 1880. 1, 156).

<sup>3)</sup> Ob der THOMAS'sche Satz auch den organoiden Gallen gegenüber künftig seine unbedingte Gültigkeit behalten wird, scheint mir fraglich. Vorläufig kenne ich unter ihnen keinen Fall, der mit Sicherheit als Ausnahme von der Regel bezeichnet werden dürfte. Es wäre aber recht gut vorstellbar, daß z. B. Adventivprosse, ebenso wie sie nach Verwundung an ausgewachsenen Blättern oder anderen Organen entstehen, auch unter dem Einfluß gallenerzeugender Parasiten aus Zellenmaterial, das bereits zum Dauergewebe gehört, sich entwickeln könnten. — Über die Beteiligung ausgebildeter Zellen bei der Gallenbildung haben sich RENVAAAN und DOCTERS VAN LEEUWEN geäußert (*Antax piperis* PERRIS, its biology and the development and structure of the gall, which it produces. Marcellia 1906. 5, 137); eingehendere Untersuchung mit besonderer Rücksicht auf den von THOMAS aufgestellten Satz wäre erwünscht.

kräuselungen und -verbiegungen<sup>1)</sup>. Daß unter diesen und ähnlichen Umständen bei gleicher Wirtspflanze und gleichem Parasiten die Gallenbildung bald eintritt, bald ausbleibt, ist wenig überraschend. Wichtiger sind folgende Fälle: Tritt ausnahmsweise die Infektion eines geeigneten Wirtspflanzenorgans durch einen zur Gallenbildung befähigten Parasiten zu spät ein, d. h. dann, wenn die Gewebe des betreffenden Organs schon ihre Wachstums- und Teilungstätigkeit beschlossen haben, so erfolgt — so weit wir bisher wissen — keine Gallenbildung. RACIBORSKI<sup>2)</sup> beobachtete, daß *Exobasidium discoideum* auf *Azalea pontica* bald als Gallenbildner wächst, bald keine Gallenbildung veranlaßt; möglicherweise liegt das ungleiche Verhalten eines und desselben Parasiten auf dem nämlichen Wirt in dem ungleichen Alter der Organe des letzteren zurzeit der Infektion begründet.

Etwas Ähnliches dürfte wohl bei den von MOLLARD beschriebenen Fällen vorliegen<sup>3)</sup>; auf *Salix caprea* ruft ein Coleopteron — wohl ein *Dorytomus* — zuweilen Gallen an den männlichen Infloreszenzen hervor; in anderen Fällen sieht man keine Gallenbildung eintreten, ohne daß deswegen die Entwicklung des Tieres auf der Wirtspflanze unmöglich würde. Analoges beobachtete PIERRE für *Apion semivittatum*, einem auf *Mercurialis annua* lebenden Käfer<sup>4)</sup>. Solche „fakultative“ Gallen — der Terminus stammt von MOLLARD — sind wahrscheinlich sehr viel verbreiteter, als man bisher meint; es liegt in der Natur der Sache, daß sie nur schwer gefunden und erkannt werden können. —

In diesem Zusammenhang mag noch der *Cecidomyia pseudococcus* gedacht werden; sie lebt auf den Blättern von *Salix caprea*; trotz ihrer feststehenden Lebensweise erzeugt sie keine Gallen. THOMAS, der Autor der Spezies<sup>5)</sup>, stellt

<sup>1)</sup> GREVILLIUS, A. Y., u. NIESSEN, J., Begleitwort zu Zooecidia et Cecidozoa. Lieferung V. Kempen 1910. 18.

<sup>2)</sup> RACIBORSKI, M., *Azalea pontica* im Sandomierer Walde und ihre Parasiten (Bull. acad. sc. Cracovie, cl. sc. math. et nat. 1909. 355).

<sup>3)</sup> MOLLARD, M., Une coléoptéroécidie nouvelle sur *Salix caprea*, type de cécidies facultatives (Rev. gén. de Bot. 1904. 16, 91).

<sup>4)</sup> PIERRE, Le Mercuriale et ses galls (Rev. scientif. du Bourbon et du Centre 1897. 10; zitiert nach TROTTER in Marcellia 1904. 3, VIII). Wenn z. B. THOMAS, NALEPA und andere Forscher (vgl. NALEPA, Zur Systematik der Gallmilben, Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1896. 99, Abt. I, 40) angeben, daß die Klunkern auf den infizierten Eschenbäumen in wechselnder Reichlichkeit auftreten und in manchen Jahren sogar ganz fehlen können, so wäre die Möglichkeit zu erwägen, daß auch für den klunkernerzeugenden *Eriophyes fraxini* die Gallenbildung „fakultativ“ ist, und er unter Umständen auch ohne Gallen zu erzeugen ein Jahr überdauern kann. Genaue Prüfung dieser Möglichkeit wäre von großem Interesse. — Anders liegen die Dinge, wenn das nämliche Cecidozoon auf verschiedenen Wirtsarten zu leben, aber nur auf einer (oder mehreren) seine Gallen zu erzeugen vermag. MASSALONGO (Intorno al mimetismo del bruco della *Cucullia artemisiae* HUFN., Boll. natural. 1903. 23, 132; vgl. Marcellia 1903. 2, XLI) teilt mit, daß *Eriophyes artemisiae* auf den Blüten von *Artemisia camphorata* leben kann, ohne Gallen zu erzeugen; dieselbe Milbe ruft auf *A. vulgaris* gewöhnlich deutlich wahrnehmbare cephalononförmige Blattgallen hervor. Vergleiche auch Kapitel VII.

<sup>5)</sup> THOMAS, FR., Larve und Lebensweise der *Cecidomyia pseudococcus* n. sp.

Erwägungen an, ob die genannte Gallmücke überhaupt nicht instande ist, Gallen zu erzeugen, — oder ob das Ausbleiben der Gallenbildung nur durch phänologische Momente, durch den zu spät erfolgenden Angriff seitens des Parasiten bedingt ist. THOMAS deutet die Möglichkeit an, daß man von *C. pseudococcus* vielleicht Gallen erzeugen lassen könnte, wenn es gelänge, durch hohe Temperatur die Metamorphose des Gallentieres zu beschleunigen oder umgekehrt durch andere Mittel die Entwicklung der Wirtspflanze so weit zu hemmen, daß die Mücke unfertige d. h. zur Produktion von Gallen geeignete Blätter noch vorfände. Wie THOMAS selbst bereits zugibt, bleibt es allerdings fraglich, ob das Absetzen von Eiern auf unvollkommen entrollten Blättern mit den Instinkten der Mücke vereinbar sein würde.

Die jugendliche Altersstufe, auf der sich ein Pflanzenorgan zur Zeit der Infektion befindet, genügt aber noch nicht, um in allen Fällen das Zustandekommen einer Galle zu ermöglichen oder gar zu sichern; denn nicht alle jugendlichen Gewebe einer Pflanze sind dem Gallenreiz gegenüber reaktionsfähig. Figur 97e stellt ein paar Zellen aus einer *Tylenchus*-Galle dar: die Pleromzelle ist zu einem mächtigen Schlauche herangewachsen, die unmittelbar daneben liegenden Elemente des Periblems sind unverändert geblieben. Nach ADLER ist es wenigstens für manche Cynipidengallen von entscheidender Bedeutung, daß das Ei, in dem die gallenerzeugende Larve sich entwickeln soll, an die richtige Stelle kommt: „Gerade in den Fällen, wo Winterknospen angestochen werden, muß das Ei genau in die Zone des Cambiumringes, der sich als ein schmaler Saum in die Basis des Knospenskegels erstreckt, zu liegen kommen. Wir sehen nämlich, daß aus den angestochenen Winterknospen ausnahmslos nur Knospen-, niemals Blattgallen hervorgehen, ein Beweis dafür, daß eine Entfaltung der Blätter durch die Larve nicht erreicht werden kann, sondern daß nur von der Zone des Cambiumringes die Gallenbildung ausgehen kann. Wird also von der Wespe das Ei nicht ganz genau so gelegt, daß die ausschlüpfende Larve den schmalen Cambiumring erreichen kann, dann geht sie zugrunde ohne eine Galle zu bilden“<sup>1)</sup>.

Garantiert ist das Zustandekommen einer Galle freilich auch dann noch nicht, wenn Ei oder Larve zur richtigen Zeit an die richtige Stelle gelangen; mancherlei Umstände können auch dann noch die Bildung der Galle vereiteln. Welcher Art diese Umstände sind, ist freilich noch nicht durchweg klar; es scheint, daß der Ernährungs-

(1890 a. a. O.). — Über die von den Larven ausgeführte „Pelzmantelfabrikation“ vgl. auch Sitzungsber. d. Ges. ibid. p. 66.

<sup>1)</sup> ADLER, Über den Generationswechsel der Eichengallwespe (Ztschr. f. wiss. Zool. 1881. 35, 214).

zustand der Wirtspflanze in vielen Fällen eine bedeutsame Rolle spielt. Wir werden Beispiele hierfür besser in anderem Zusammenhang behandeln und verweisen zunächst auf Kapitel VII. —

Daß die Entstehung einer Galle auch dann, wenn alle genannten Vorbedingungen erfüllt sind, von besonderen äußeren Faktoren abhängig ist, scheint ein seltener Fall zu sein. Nach BEYERINCK entwickelt sich die Galle der *Trigonaspis renum* nur in diffusem Lichte — im Schatten des Waldes oder an der Nordseite der Eichenbäume; Blätter, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind, tragen keine Gallen, auch wenn die Mutterwespe (*Trigonaspis megaptera*) fruchtbare Eier auf sie abgelegt hat<sup>1)</sup>.

GERBER<sup>2)</sup> gibt an, daß die Gallmilbe *Eptrimerus flammulae* GERB. in den Blüten von *Clematis flammula* das Gynäceum verkümmern läßt, wenn der Angriff der Galltiere vor der Befruchtung erfolgt, daß aber Hypertrophie eintritt, wenn jener Angriff nach der Befruchtung kommt. Die Möglichkeit eines derartigen verschiedenartigen Wirkens ist durchaus zuzugeben; nähere Prüfung des kombinierten Einflusses von Bestäubung oder Befruchtung und Gallenreiz wäre sehr wünschenswert.

Voraussetzung dafür, daß eine begonnene Galle auch ihren typischen Entwicklungsgang vollende, sind vor allem Leben und dauernde Nähe der Cecidozoën. Werden diese getötet oder entfernt oder verlassen sie spontan das jugendliche Cecidium, so wird die Entwicklung des letzteren sistiert; es resultieren unfertige Gallen, die den Cecidologen in hohem Maße interessieren, und auf die wir weiter unten noch kurz zurückkommen wollen. Ganz einzigartig und durch die ungewöhnlichen Zellenverhältnisse der Galle (s. o. p. 150) bedingt ist der Fall des Rädertieres *Notommata Werneckii* (auf *Vaucheria*), welches sein Cecidium vorübergehend verlassen, von der Galle in die normalen Anteile des Wirtes sich zurückziehen und später wieder in sie zurückkehren kann; das Wachstum der Galle bleibt nach ROTHERT<sup>3)</sup> so lange sistiert, als das Cecidozoon sie leer stehen läßt, und wird wieder aufgenommen, so bald es sie wieder bezogen hat.

<sup>1)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1852. 17.

<sup>2)</sup> GERBER, Zoocécidies provençales (C. R. assoc. franç. avanc. d. sc. 1902. 1, 140. 2, 524).

<sup>3)</sup> S. oben p. 64, Anm. 4.

## B. Allgemeines über die Ursachen der Gallenbildung.

Alle Erwägungen über die Ätiologie der Gallen, welche als wissenschaftliche bezeichnet zu werden verdienen, gehen von der Erkenntnis aus, daß die Gallen durch Parasiten irgendwelcher Art erzeugt werden. Nur darin gehen die Meinungen auseinander, welcher Art die Mittel sind, durch die der Parasit so merkwürdig auf die Wirtspflanze zu wirken vermag. MALPIGHI, von dem nicht nur der parasitär-pathologische Charakter der Gallen erkannt worden ist, hat auch insofern den Kernpunkt der Frage nach der Ätiologie der Gallen getroffen, als er auf die Bedeutung des vom Parasiten gelieferten Giftes nachdrücklich hingewiesen hat.

Die Autoren des 17. und 18. Jahrhunderts, die sich mit der Ätiologie der Gallen befaßt haben und in ihnen pathologische Gebilde erkennen, stehen entweder auf dem Boden der Humoralpathologie und sehen in den „unreinen Säften“ die Ursache der Gallenbildung, — oder verfügen bereits über die Erkenntnis, daß Parasiten die Erzeuger der Gallen sind.

Ganz im Sinne der Humoralpathologie äußert sich z. B. JOH. DANIEL MAYOR<sup>1)</sup>: „quae gallae vix aliud certe sunt, quam coagula quaedam extravasati succi nutritii, nondum penitus digesti, et sale quodam impuro, terrestri, ac styptico turgescencia. Haec, veluti foliis arborum arctissime infixae haerent; sic sibimet ipsis etiam accrescunt saepius, nunc bina, nunc trina, aut pluscula, ut recentia adhuc, ob gratum, quem tum habent, virorem, maturescentes uvae baccae mentiantur.“ —

MALPIGHI ist der erste, welcher die Tiere als Erzeuger der Gallenbildung erkennt und noch dazu die Frage nach den bei der Infektion und der Gallenbildung wirksamen Faktoren aufnimmt<sup>2)</sup>: die Tiere lassen nach MALPIGHI ein kleines Quantum flüssiges Gift in die von ihnen geschaffene Wunde der Pflanze fließen und leiten damit die Gallenbildung ein: „ex infuso namque liquore, a terebrae extremo effluente, qui summe activus et fermentativus est, nova in tenellis vegetantibus partienlis excitatur fermentatio seu intestinalis motus, ita ut appellens nutritivus succus et in transversalibus recollectus utriculis perigrina aura inspiratur fermentari incipiat et turgere, ut frequenter in nobis, et sanguineis quibusdam perfectis animalibus, ex apum inflato vulnere et subinde infuso ichore experimur.“

Was die „Gärung“ betrifft, so hat MALPIGHI hier das Lieblingswort seiner Zeit wiederholt, ohne mit ihm irgend etwas für die Gallenbildung besonders Charakteristisches anführen zu wollen: eine intestinalis fermentatio an-

<sup>1)</sup> Von Tieren in den Gallen ist bei MAYOR nicht die Rede. (Dissertatio botanica de planta monstrosa gottorpiensi mensis junii, anni MDCLXV ubi quaedam de coalescentia stirpium et circulatione succi nutritii per eandem profertur, Schleswig MDCLXV.) — Einige Mitteilungen über MAYOR (geb. in Breslau 1639, gest. in Stockholm 1693) bei SACHS, Geschichte der Botanik 1875. 493.

<sup>2)</sup> MALPIGHI, Anatomie plantarum. 1675, 1679. Vgl. auch das oben p. 11 ff. Gesagte. —

zunehmen ist MALPIGHI auch den normalen Entwicklungsvorgängen gegenüber geneigt, z. B. p. 31: *de gemmis*; der Same ferner wird nach einer Gärung fruchtbar, d. h. entwicklungsfähig: *maturato interno fermento* (vgl. p. 39)<sup>1)</sup>.

REDI meint (1668), die Bildung der Galle und der in ihnen enthaltenen Ceeidozoën gehe „da quella stessa anima e da quella stessa naturale virtude, che fa nascere i frutti stessi nelle piante“ aus; REDI hat sich aber später selbst korrigiert<sup>2)</sup>.

Von den nachmalpighischen Forschern, die auf anderem Wege eine kausale Erklärung der Gallenbildung anstreben, möchte ich wenigstens RÉAUMUR nennen<sup>3)</sup>, welcher die Entstehung der Gallen sich sehr einfach erklären zu können glaubt: „L'insecte, en aspirant les sucs dans une partie quelconque de la plante, sur une feuille par exemple, y détermine un appel de sève anormal. Mais comme cette sève est sans cesse soustraite au point où se trouve l'insecte, la tige ou la feuille doit se courber dans ce sens et devenir concave, tandis que les parties voisines s'épaississent. C'est ce que nous voyons se produire, par exemple, sur les tiges du tilleul, sur les feuilles du pommier et du groseiller.“ Über die Beutelgallen sagt RÉAUMUR folgendes: „L'endroit piqué s'élèvera au-dessus de la surface de la feuille, et formera en même temps une petite cavité du côté où est l'insecte. Que l'insecte avance dans cette cavité et qu'il continue à la piquer dans l'endroit le plus enfoncé, cet endroit continuera à s'étendre, et s'étendra en s'allongeant; je veux dire que l'excroissance prendra une figure plus approchante de la cylindrique ou de la conique que de la sphérique . . . Dès que l'insecte s'éloigne de l'ouverture, rien ne contribue à la conserver, les parois vont se rapprocher assez vite et la boucher.“ Sehr gezwungen werden RÉAUMURS Erklärungen für das Zustandekommen der komplizierten Cynipidengallen. Außer der Saugwirkung, die von den Parasiten ausgeht, nimmt er auch eine durch diese bedingte, wachstumfördernde Temperaturerhöhung an.

Der von MALPIGHI vertretenen Auffassung haben sich im neunzehnten Jahrhundert namentlich LACAZE-DUTHIERS<sup>4)</sup> angeschlossen, ferner DARWIN<sup>5)</sup>,

<sup>1)</sup> Über die Rolle, welche die Pflanzenphysiologen der Zeit der fermentatio beimaßen, unterrichtet man sich z. B. bei TH. WILLIS, *Diatribae duae medicophilosophicae, quarum prior agit de fermentatione etc.* 1659 (besonders cap. IV, p. 20).

<sup>2)</sup> REDI, *Esperienze intorno alla generazione degl' insetti.* Firenze 1668. Vgl. TROTTER, A., *Credette REDI davvero, che le galle ed i produttori di esse fossero generali da „un anima vegetativa“ delle piante?* Nota critica (Bull. soc. veneto-trentina sc. natur. 1899. 6, No. 4).

<sup>3)</sup> RÉAUMUR, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes.* 1737. 3. Zitiert nach COURCHET (s. o. p. 146, Ann. 2). — Über die Meinungen, die man im 18. Jahrh. von der Ätiologie der Gallen hatte, vergleiche man von deutschen Autoren FRISCH, J. L., *Beschreibung von allerhand Insekten in Teutschland.* Berlin 1720—1738.

<sup>4)</sup> LACAZE-DUTHIERS, *Recherches pour servir à l'histoire des galles* (Ann. Sc. nat., Bot., 1853. 3<sup>me</sup> sér., 19, 273).

<sup>5)</sup> DARWIN, *On the origin of species.* 5. edit. 1869. p. 9. „Such facts as the complex and extraordinary outgrowths which invariably follow from the insertion of a minute drop of poison by a gall-producing insect, show us what singular modification might result in the case of plants from a chemical change in the nature of the sap.“ — Vgl. auch: *Variation of animals and plants under domestication.* 1. edit. 1868. 2, 384, 418.

HOFMEISTER<sup>1)</sup>, BEYERINCK<sup>2)</sup> und viele andere, deren Namen hier aufzuzählen überflüssig sein wird.

Versuche, die Gallenbildung „mechanisch“ zu erklären, sind auch späterhin noch wiederholt gemacht worden. So hat CORNU sich dahin geäußert, daß die Gallen der Reblaus dadurch zustande kämen, daß an der Infektionsstelle durch den Parasiten das Wachstum des Pflanzenorgans gehemmt würde, daß es aber in der Nachbarschaft seinen Fortgang nähme; dadurch kämen Gewebespannungen zustande, welche die Gallenbildung hervorriefen<sup>3)</sup>.

Daß die Schwere eines Gallenbewohners oder der durch seine Bewegungen ausgeübte Druck für die Entstehung von Buntgallen verantwortlich gemacht werden könne, ist eine von KESSLER geäußerte Vermutung, die durchaus abzulehnen ist<sup>4)</sup>.

Nur beiläufig erwähne ich die Erwägungen KRAŠANS, welcher sich vorstellt, „daß die Gegenwart der Parasiten eine Folge der durch pathologische Ursachen entarteten Säfte ist“, und welcher an dem kausalen Zusammenhang zwischen der Besiedelung der Wirtspflanzen durch Parasiten und dem Erscheinen der Gallen stark zweifeln zu müssen glaubt<sup>5)</sup>.

MALPIGHI'S Auffassung von der Entstehung der Gallen hat durch die subtilen mikroskopischen Untersuchungen und die Experimente, welche in den letzten Dezennien des 19. Jahrhunderts ausgeführt worden sind, ihre Bestätigung gefunden. Bald ist es ein Stoff, welcher vom eilegenden Muttertier geliefert wird, bald ein chemischer Einfluß, der von den jugendlichen Larven ausgeht. Der Formenmannigfaltigkeit, mit der die Gallen mancher Cecidozoën überraschen, entspricht offenbar eine ebenso große Mannigfaltigkeit in der chemischen Zusammensetzung des Giftes, welches die Tiere zu liefern vermögen. Wir werden später auf dieses Gallengift, seine Einführung in den Pflanzenkörper und seine Wirksamkeit zurückkommen.

So wichtig auch der von fremden chemischen Stoffen ausgehende Reiz bei der Entstehung der Gallen sein mag, so wäre es doch un-

<sup>1)</sup> HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868. 634.

<sup>2)</sup> BEYERINCK, M. W., Über Pflanzengallen (Botan. Zeitg. 1878. 35, 17). Der Autor stellt den Satz auf: „Jede Gallenbildung ist Folge eines Flüssigkeitsergusses in die bezüglichen Pflanzenzellen“ (a. a. O. p. 18). — Vgl. auch unten sub D).

<sup>3)</sup> CORNU, M., Altération des radicules de la vigne sous l'influence du *Phylloxera vastatrix* PLANCHON (Bull. Soc. bot. de France 1874. 22, 290). — Auch anderweitig hat sich CORNU über die Ätiologie der Gallen, wenigstens über die der *Phylloxera*, geäußert und dem Sagen der Tiere dabei große Bedeutung beigemessen; vgl. z. B. Études sur le *Phylloxera vastatrix* (Mém. prés. par div. savants à l'Acad. d. sc. 1878. 26).

<sup>4)</sup> KESSLER, H. F., Die Lebensgeschichte der auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphidenarten und die Entstehung der durch dieselben bewirkten Mißbildungen an den Blättern (Progr. höh. Bürgerschule Cassel, 1877/78; 24/25. Bericht Ver. f. Naturkde., Cassel 1878).

<sup>5)</sup> KRAŠAN, FR., Ansichten und Gespräche über die individuelle und spezifische Gestaltung in der Natur. Leipzig 1903. 32.

zulässig, die Gallen insgesamt für Chemomorphosen zu erklären und alle Vorgänge, die wir bei ihrer Entstehung und Reifung sich summieren sehen, als Reaktionen der Pflanze auf chemische Reizungen aufzufassen. Die Dinge liegen viel komplizierter. Zunächst werden der Wirtspflanze bei der Entstehung vieler Gallen Verwundungsreize auf verschiedene Weise und in verschiedener Stärke beigebracht: Stachel und Legeröhre vieler Tiere verletzen einzelne Zellen oder viele Zellenlagen, die Pilzhyphen trennen benachbarte Zellen voneinander, bohren sie mit ihren Haustorien an oder wachsen quer durch sie hindurch. Gröbliche Verwundungen bringen die gefräßigen Larven vieler Ceetozoen den Pflanzengewebe bei. Die Verwundungen sind insofern für die Beurteilung der Gallenbildung von größter Bedeutung, als sie an sich schon imstande sind, abnorme Wachstumsvorgänge an den infizierten Pflanzenorganen hervorzurufen oder zum mindesten die Reaktionsfähigkeit der pflanzlichen Gewebe irgendwelchen anderen gleichzeitig auf sie einwirkenden Reizen gegenüber beeinflussen. Das Saugen der Tiere bringt den Pflanzen nicht nur Wunden bei, sondern beeinflußt sie ferner auch, indem es den Zellen einen Teil ihres Flüssigkeitsgehaltes abzapft, ihren Turgordruck verändert und Unterschiede im Substanzgehalt benachbarter Zellen und Gewebeteile zustande bringt. Es darf angenommen werden, daß durch das Saugen und Anzapfen seitens der Tiere abnorme Diffusionsvorgänge in dem infizierten Pflanzenteil hervorgerufen werden können, die für seine weitere Entwicklung schwerlich bedeutungslos sind<sup>1)</sup>.

Erwägungen mancherlei Art sprechen dafür, daß die Gallen ätiologisch genommen eine sehr heterogene Gruppe pflanzlicher Gebilde darstellen: das den Gallen der Pflanzen Gemeinsame liegt, wie die früher diskutierte Definition bereits ergibt, in entwicklungsgeschichtlichen und biologischen Momenten, nicht in ihrer Ätiologie begründet. —

Gibt es Gallen, die als Chemomorphosen anzusprechen kein Grund vorliegt? Welcher Art sind die wirksamen Faktoren, durch welche die Nicht-Chemomorphosen erzeugt werden? Ist es vorstellbar, daß nur bestimmte Teilvorgänge, welche bei der Entstehung einer Galle sich abspielen, unmittelbar durch chemische Reize ausgelöst werden und sich

<sup>1)</sup> Ob es Gallen gibt, welche ohne alle Verwundung des Wirtsorgans zustande kommen, d. h. deren Bildung keinerlei Verwundung voraussetzt, ist durch die eingehenden Untersuchungen WEIDELS fraglich geworden (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche. Flora 1911. 102, 279; vgl. auch MAGNUS, W., Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. 21, 129). Nach WEIDEL bohren die Cynipidenlarven das Wirtsorgan mit ihren Kiefern an; dann erst beginnt die Gallenbildung.

bei der Gallenbildung mit Vorgängen ätiologisch anderer Art kombinieren?

Ich glaube, daß die vergleichende Pathologie der Pflanzen imstande ist, uns in der kausalen Analyse der Gallenbildung zu unterstützen.

Wenn sich herausstellt, daß manche Gallen durchaus mit denjenigen abnormen Geweben übereinstimmen, welche nach Verwundung entstehen, so wird für uns jeder Grund wegfallen, für die kausale Erklärung jener Gallen die Wirkung eines spezifischen, vom Gallenerzeuger gelieferten Giftstoffes anzunehmen. Stellt sich heraus, daß manche Eigentümlichkeiten der Gallen denjenigen der Wundgewebe der Pflanze ähneln, so dürfen wir folgern, daß wenigstens manche von den Faktoren, welche bei der Gallenbildung vereint oder nacheinander wirksam werden, denjenigen gleichen, welche bei der Bildung der Wundgewebe wirken.

Wenn sich ferner zeigen läßt, daß viele Gallen mit denjenigen Formanomalien der Pflanzen übereinstimmen, welche nach verschiedenartigen experimentell herbeigeführten Störungen in der Ernährung wahrnehmbar werden, so werden wir folgern, daß die Gallenerzeuger — sei es auf chemischem, sei es auf physikalischem Wege — ganz ähnliche Störungen in der Ernährung der Wirtspflanzen hervorrufen, wie sie z. B. durch Änderung in der Bodenqualität oder nach lokaler Saftstauung im Experiment erzielt werden können. Auch hier werden wir davon Abstand nehmen, von Chemosmorphosen zu sprechen, da auch bei Gallen dieser Art nichts zu der Annahme nötigt, daß sie der Reizung durch spezifische Stoffe ihre Entstehung verdanken.

Bei den nachfolgenden Erörterungen soll die nächste Aufgabe die sein, auf dem Wege eines Vergleichs der Gallen mit anders gearteten abnormen Pflanzengeweben, deren Ätiologie relativ gut erforscht ist, zu ermitteln, welche Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsvorgänge jenen und diesen gemeinsam sind, und was sich aus diesen Übereinstimmungen der Gallen mit anderen pathologischen Gebilden für die Ätiologie der Gallen erschließen läßt<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> APPELS Vorschlag, die Gallen als Zoo- und Phytomorphosen zu bezeichnen, ist nach meiner Ansicht deswegen abzulehnen, weil in diesen Terminis nicht die wirksamen Faktoren zum Ausdruck kommen, die mit den Parallelbezeichnungen Photo-, Barymorphosen usw. getroffen werden. Die Ausdrücke Zoo- und Phytomorphosen weisen auf biologische, nicht auf entwicklungsmechanische Eigentümlichkeiten der Galle hin; es wäre aber zweckmäßig, die „Morphosentermini“ dem Entwicklungsmechaniker reserviert zu lassen. Vgl. APPEL, O., Über Phyto- und Zoomorphosen. Dissertation. Würzburg 1899.

## C. Die Gallen als Osmo-, Tropho- und Traumatomorphosen.

Der im vorigen Abschnitt empfohlene Vergleich der Gallen mit pathologischen Gewebsbildungen anderer Art macht uns mit einer Reihe beachtenswerter formaler Übereinstimmungen bekannt. Diejenigen Formanomalien, welche durch Trauma hervorgerufen werden können, wollen wir als Traumatomorphosen bezeichnen; Trophomorphosen sind diejenigen, welche unter dem Einfluß abnormer Ernährung einer Pflanze oder eines Pflanzenteils zustande kommen; Osmomorphosen schließlich sind ätiologisch auf osmotische Störungen irgend welcher Art zurückzuführen; mit ihnen wollen wir unsere Erörterungen beginnen.

Die Unterscheidung der drei genannten Gruppen wird uns eine übersichtliche Gliederung unseres Stoffes ermöglichen, obwohl eine scharfe Scheidung zwischen ihnen selbstverständlich nicht durchführbar ist.

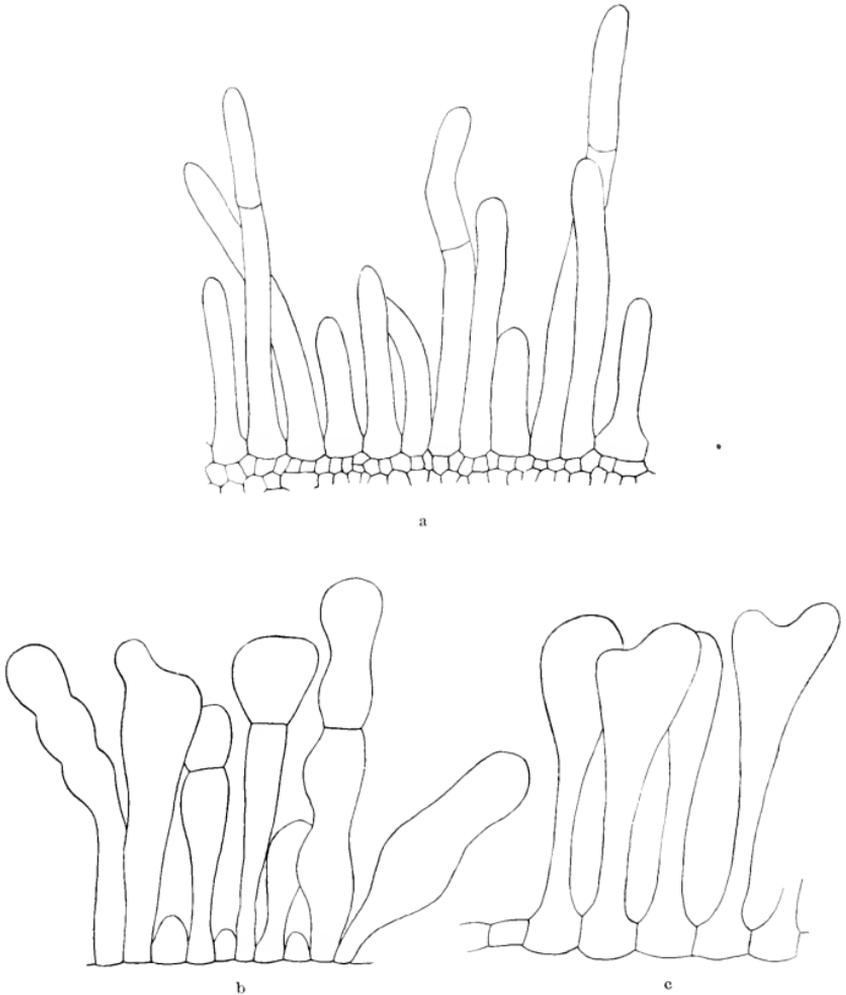
### a) Osmomorphosen.

Es gibt eine ganze Reihe wohl gekennzeichnete abnormer Gewebbildungen, die immer dann zustande kommen, wenn die Zellen geeigneter Gewebe in den Zustand besonderer Wasserfülle gebracht werden: bei vielen Objekten genügt Aufenthalt in feuchter Luft oder Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser, um in wenigen Tagen abnorme Gewebbildungen hervorzurufen, die vor allem durch starke Zellenvergrößerung und sehr lockeren d. h. an Interzellularen reichen Gewebeaufbau gekennzeichnet sind. Ich habe diese abnormen Gewebe, gleichviel an welchen Organen und in welcher Form sie sich zeigen, als *hyperhydrische*<sup>1)</sup> bezeichnet.

Nun sollen zwar die Unterschiede, welche ganz allgemein zwischen hyperhydrischen Geweben und den Gallen bestehen und sich namentlich in der Dünnwandigkeit, der Plasmaarmut und der Hinfälligkeit der ersteren gegenüber dem Substanzreichtum der durablen Gallen bekunden, nicht unterschätzt werden; andererseits ist nicht zu verkennen, daß dieselben Gestaltungsprozesse, welche den Zellen der hyperhydrischen Gewebe ihre Form geben, auch in der Entwicklungsgeschichte der Gallen eine große Rolle spielen.

<sup>1)</sup> KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie 1903. 74; daselbst Ausführliches über ihre Verbreitung, ihren Bau u. a., sowie Literaturnachweise.

An den Lentizellen vieler Holzgewächse wuchern beim Aufenthalt im feuchten Raume weiße Gewebemassen hervor, deren Zellformen und deren stark entwickelte Interzellularräume durchaus an die Eigen-



Figur 131. Intumescenzen und Erineumgallen: a, Intumescenzen von *Pisum sativum*; b, dergl. von *Cytisus laburnum*; c, Erineum auf Birke (*Eriophyes rudis*).

schaften des spongiösen Gewebes erinnern, welches von vielen Cynipidengallen her bekannt ist (vgl. o. Fig. 125).

Eine sehr verbreitete und wichtige Form der hyperhydrischen

Gewebe sind die zuerst von SORAUER eingehend studierten Intumescenzen<sup>1)</sup>. Bei ihnen handelt es sich um lokale Wucherungen der Epidermis oder des Grundgewebes. In der Mehrzahl der Fälle wachsen die Zellen der Epidermis oder einer oder mehrerer Grundgewebsschichten zu langen, zylindrischen, meist unseptierten Schläuchen aus, deren dünne Zellwand einen sehr großen wasserhellen Zellsaft Raum und meist nur spärliche Mengen Protoplasma umschließt. Sind es die Zellen des Grundgewebes, welche zu so starkem abnormem Wachstum angeregt werden, so wird die über ihnen liegende Epidermis früher oder später zerrissen, und die Zellenschläuche des Grundgewebes dringen aus der Öffnung hervor.

Die Ähnlichkeit, welche zwischen den Schlauchzellen der Intumescenzen, zumal der aus der Oberhaut entstehenden, und den früher (s. o. p. 218) geschilderten Erineum- oder Filzgallen besteht, ist nicht zu verkennen.

Die Haarformen, die an der Innenseite des unreifen Perikarps von *Pisum sativum* entstehen<sup>2)</sup>, haben durchaus dieselben Formen wie die Erineumhaare, welche *Eriophyes tiliae* erzeugt (vgl. Fig. 110 und 131 a) und unterscheiden sich, abgesehen von der Beschaffenheit des Zellinhaltes, von diesen hauptsächlich dadurch, daß die Haare der Intumescenzen hie und da septiert sind.

Auch für diejenigen Erineumformen, die sich durch kopfige oder keulenförmige Anschwellung der Haare von den rein zylindrischen unterscheiden, finden sich Analoga bei den Intumescenzen. In Figur 131 b und c steht neben dem Querschnitt durch die Intumescenzen vom Perikarp des Goldregens (*Cytisus laburnum*) ein solcher durch den Erineumrasen, den *Eriophyes rudis* auf der Birke erzeugt: in beiden Fällen sind die von der Epidermis sich ableitenden Zellenschläuche nur in ihrem unteren Teil zylindrisch; in ihrem oberen sind sie stark aufgetrieben<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Mitteilungen über sie und Literaturangabe bei KÜSTER a. a. O. 1903, 83, und SORAUER, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Auflage 1909. 1, 435.

<sup>2)</sup> Vgl. KÜSTER, E., Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumescenzen (Flora 1906. 96, 527).

<sup>3)</sup> Ich möchte weiterhin noch auf die Übereinstimmung aufmerksam machen, welche sich zwischen der von SORAUER (a. a. O. 1909. 434) studierten Erscheinung der „Gelbsprenkelung“ (*Aurigo*) und manchen jugendlichen Gallenstadien oder unfertig gebliebenen Cecidien (s. o. p. 203) — Milben, Aphiden u. a. — sowie zahlreichen anderen von Tieren hervorgerufenen Krankheitserscheinungen, bei welchen es nicht zur Gallenbildung kommt, erkennen läßt. Die Gelbsprenkelung, die SORAUER als Folge allzu reichlicher Luftfeuchtigkeit betrachtet, tritt nach diesem Autor bald als Vorstadium typischer Intumescenzen (s. o.), bald als selbständiges Krankheitsbild auf.

Gerade diese Auftreibungen und regellosen Deformationen der Haare mancher Erineumarten gestatten uns, eine weitere Parallele zwischen Gallenformen und experimentell erzeugbaren Osmomorphosen zu ziehen. Daß irgendwelche Zellenschläuche, die durch Spitzenwachstum sich verlängern (Hyphen, Pollenschläuche, Wurzelhaare u. a.), an ihrem Ende keulige oder blasige Auftreibungen bilden, ist eine weit verbreitete Erscheinung, mag es sich nun um normale Vorgänge wie bei der Sporangienbildung der Siphonocysten oder Phycomyceten oder um abnorme Bildungen wie bei den Auftreibungen der Wurzelhaare handeln, welche diese unter dem Einfluß schon sehr geringer osmotischer Störungen erfahren<sup>1)</sup>.

Die Wachstums- und Formanomalien, die sich an den Wurzelhaaren verschiedener Pflanzen nach Infektion durch Parasiten beobachten lassen, gleichen in allen wesentlichen Punkten den Deformationen, welche dieselben Objekte nach chemischen oder mechanischen — in letzter Instanz wohl immer osmotischen — Reizungen erfahren und sind diesen ätiologisch durchaus gleichzusetzen. Auch die von *Notommata Werneckii* erzeugte *Vaucheria*-Galle (vgl. Fig. 3) gehört wohl in denselben Formenkreis<sup>2)</sup>. —

Ein letztes Beispiel für die Beziehungen zwischen Gallenstruktur und experimentell erzielbaren Osmomorphosen liefert die Betrachtung der Spaltöffnungen. Wie von früher erinnerlich (vgl. o. p. 211), zeichnen sich die Stomata zahlreicher Gallen dadurch aus, daß sie ihre Fähigkeit zu automatischem Öffnen und Schließen verloren haben und dauernd weit geöffnet bleiben. Bei halbringförmig sich spreizenden Schließzellen, wie den in Figur 102 dargestellten, möchte ich das hypertrophische Wachstum vermutungsweise auf osmotische Anomalien zurückführen, da dieselben Erscheinungen auch im Experiment unter denselben Bedingungen hervorgerufen werden können, wie die vorhin mit den Gallen verglichenen hyperhydrischen Gewebe<sup>3)</sup>.

### **b) Tropho- und Traumatomorphosen.**

Die beiden Gruppen stehen sich ätiologisch so nahe, daß sie hier ihre gemeinsame Behandlung finden mögen.

<sup>1)</sup> KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei botan. 1908. 2, 455, 465 ff.).

<sup>2)</sup> ROTHERT (a. a. O. 1896; s. o. p. 64, Anm. 4) diskutiert eingehend die Frage nach den Entstehungsursachen der *Notommata*-Galle und erörtert die Möglichkeit, daß die vom Parasiten mechanisch bewirkte Durchrührung und Durchwühlung des Protoplasmas die Gallenbildung veranlasse.

<sup>3)</sup> KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie 1903. 73.

### Organoide Morphosen.

Bei keiner Gruppe der Gallen läßt sich die Ähnlichkeit zwischen Coccidien und Mißbildungen anderer Art so leicht verfolgen, wie bei den organoiden Gallen: alle Mißformen, die wir an ihnen wahrnehmen, können auch auf anderem Wege als nach parasitärer Infektion zustande kommen; von allen wesentlichen Kennzeichen der Gallengruppe bleibt nicht ein einziges übrig, das irgendwie ein Privilegium der Gallen bedeutete. Die organoiden Gallen haben vom ätiologischen Standpunkt aus betrachtet weitaus das geringste Anrecht darauf als Gebilde *sui generis* zu gelten. Die Übereinstimmung zwischen organoiden Gallen und organoiden Mißbildungen, die — aus biologischen Gründen (s. o. p. 2) — keinesfalls den Gallen zuzurechnen sind, ist entweder eine so vollkommene, daß die Entscheidung, ob Galle oder Nichtgalle, sehr erschwert sein kann, oder es sind doch wenigstens die wesentlichen organogenen Prozesse bei den Gallen und ihren morphologischen Doppelgängern dieselben, derart, daß aber die ersteren durch bestimmte Gewebsbildungsvorgänge (z. B. Haarproduktion) für das Auge des Kenners als Gallen kenntlich bleiben können.

Eine Untersuchung der experimentell erzielbaren organoiden Morphosen, welche den organoiden Gallen ähnlich oder gleich sind, wird uns zu Folgerungen über die Ätiologie der letzteren führen.

Das Ergebnis darf bereits vorweggenommen werden: es wird sich herausstellen, daß alle organoiden Mißbildungen die Reaktion der Pflanze auf Ernährungsstörungen darstellen — gleichviel ob diese ganze Pflanzen betreffen oder nur einzelne Teile von solchen, ob sie durch allzu reichliche Zufuhr bestimmter Stoffe zustande kommen oder durch Verwundung, durch Frost usw. Wir werden zu der Folgerung gedrängt, daß die organoiden Gallen „Trophomorphosen“ sind, oder daß zum mindesten sehr viele — und gerade die für ihren Habitus Ausschlag gebenden — Teilprozesse ihrer gestaltlichen Entwicklung ätiologisch auf ganz ähnliche Ernährungsstörungen zurückzuführen sind, wie diejenigen ähnlichen Morphosen, welche ohne Einwirkung von Parasiten zustande kommen.

Die nachfolgende Zusammenstellung soll an einer Reihe von Beispielen das Gesagte erläutern.

Die Blattmißformen, von welchen oben (p. 88 ff.) die Rede war, entsprechen durchaus den in der „teratologischen“ Literatur oft erwähnten zweispitzigen, laciniaten, doppelspreitigen Blättern usw. Daß Ascidien sehr viel öfter als in Abhängigkeit von der Galleninfektion ohne Einwirkung und Mitwirkung von Parasiten entstehen können,

ist bekannt. Auch an den schlitzblättrigen „roncet“ der Reben, dessen Auftreten mit Parasiten nichts zu tun hat, wäre zu erinnern<sup>1)</sup>. Willkürlich derartige Formanomalien hervorrufen, ist zwar bisher noch nicht gelungen; doch läßt ihr Auftreten in der Natur an Wurzeltrieben, an Adventivsprossen usw. keinen Zweifel daran, daß sie durch Ernährungsanomalien verschiedener Art hervorgerufen werden.

Wie bei den Gallen können sich auch bei den „teratologischen“ Befunden abnorme Blattformen mit abnormer Blattstellung kombinieren<sup>2)</sup>.

Fasziationen, die bei den Gallen nur eine untergeordnete Rolle spielen (s. o. p. 87), bekunden durch ihr häufiges Auftreten an Sproßauschlägen und Wasserlohlen ihre Abhängigkeit von den Ernährungsbedingungen. An dekapitierten *Helianthus*-Pflanzen u. a. verbändern nicht selten die Achseltriebe; daß man durch Trauma verbänderte Seitenwurzeln und verbänderte Kotyledonarsprosse entstehen lassen kann, hat LOPRIORE gezeigt<sup>3)</sup>.

Vermehrung der Hochblätter in den Infloreszenzen von *Juncus* (Phyllidomanie) tritt nicht nur nach Infektion durch *Livia juncorum*, sondern auch unabhängig von dieser auf<sup>4)</sup>.

Umbildung von Nebenblättern in Laubblätter (Verlaubung der Nebenblätter; vgl. o. p. 96) tritt hier und da ein, wenn an irgendwelchen Sproßabschnitten die Ernährung besonders reichlich ausfällt: GÖBEL beobachtete sie an Wurzeltrieben von *Sambucus*<sup>5)</sup>, IRMSCH an den unteren Sproßabschnitten von *Tropaeolum minus*<sup>6)</sup>.

GÖBEL hat gezeigt, daß die Jugendformen der Pflanzen nach verschiedenartigen Eingriffen in ihren Ernährungszustand hervorgerufen werden können<sup>7)</sup>: wenn Frost, Verwundungen, Kultur unter natur-

<sup>1)</sup> Interessante Mitteilungen über die Ätiologie des „roncet“ hat in neuester Zeit PANTANELLI veröffentlicht (Influenza del terreno su lo sviluppo del „roncet“ od arricciamento della vite, Rendic. d. r. accad. dei lincei, Roma 1910. 18).

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. GEISENHUEYNER, L., Über einige Monstrositäten an Laubblättern (Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. 21, 440).

<sup>3)</sup> Vgl. z. B. LOPRIORE, G., Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflorus* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1904. 22, 394). LOPRIORE, G. e CONIGLIO, G., La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche (Atti Accad. Gioenia di sc. nat. Catania 1904. ser. IV, 17, mem. 3).

<sup>4)</sup> BUCHENAU, FR., Zwei neue *Juncus*-Arten aus dem Himalaya und eine merkwürdige Bildungsabweichung im Blütenstande der einen Art (Abh. naturw. Ver. Bremen 1873. 293).

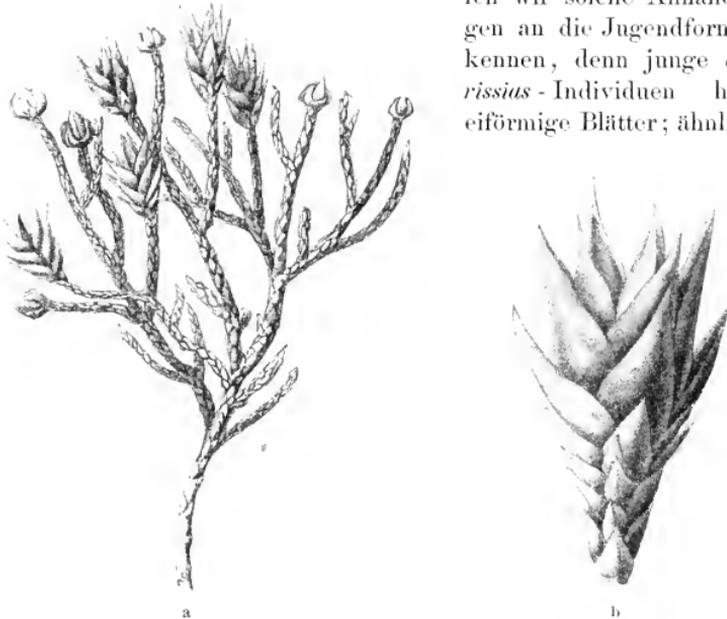
<sup>5)</sup> GÖBEL, Organographie 1898. 164.

<sup>6)</sup> IRMSCH (Flora 1856. 692).

<sup>7)</sup> GÖBEL, Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung (Sitzungsber. Akad. Wiss. München, math.-physik. Kl. 1896). Ferner Organographie 1898. 124, 148.

widrigen Lebensbedingungen usw. in stande sind, an Pflanzen der verschiedensten Art die Jugendformen wieder entstehen zu lassen, kann es nicht wundernehmen, wenn auch Schädigung durch Insektenfraß oder Pilzinfektion dieselben Wirkungen hat<sup>1)</sup>, oder wenn die von Gallenerzeugern ausgehende Reizung den Rückschlag zur Jugendform oder eine Annäherung an diese herbeiführt. In den Deformationen, welche verschiedene Uredineen (*Uromyces pisi*, *U. scutellatus*) an *Euphorbia*

*cyparissias* hervorrufen, dürfen wir solche Annäherungen an die Jugendform erkennen, denn junge *cyparissias*-Individuen haben eiförmige Blätter; ähnliches



Figur 132. Galle mit den Charakteren der „Jugendform“: Cecidomyiden auf *Juniperus sabina* (nach Thomas).

gilt wahrscheinlich für viele Knospengallen, von deren Blattformen oben die Rede war (p. 95).

Noch lehrreichere Beispiele liefern einige Coniferengallen. THOMAS fand auf *Juniperus sabina* zwei verschiedene von Cecidomyiden erzeugte Triebspitzengallen, an welchen die Blätter die Jugendform angenommen hatten; namentlich die in Figur 132 rechts dargestellte Galle zeigt den *Retinispora*-Charakter außerordentlich deutlich<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Vgl. BEYERINCK, L., BEISSNER'S Untersuchungen bezüglich der *Retinispora*-frage (Botan. Zeitg. 1890. 48, 517).

<sup>2)</sup> THOMAS, FR., Alpine Mückengallen (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1892, 42, 356, 373). Ähnliche Angaben über *Juniperus*-Gallen macht z. B. RÜBSAAMEN:

Ferner liegt keine Veranlassung vor, die Hexenbesen (p. 110) als Gallengebilde sui generis aufzufassen. An der Buche z. B. entstehen den Hexenbesen<sup>1)</sup> ähnliche struppige Verzweigungen nach Verbiß und ähnlichen gröblichen Insulten („Kuhbüsche“). Gar mancher der von den Teratologen beschriebenen Fälle von „Knospensucht“ (Polycladie, Zweigsucht, Kladomanie) werden zwar auf Parasiten, zumal auf Gallmilben, zurückzuführen sein; andere, im wesentlichen mit ihnen übereinstimmende Gebilde werden aber ebenso sicher nicht von



Figur 133. Hexenbesen: *Melanasporella caryophyllacearum* auf *Abies pectinata* (aus Engler-Prantl).

Parasiten hervorgerufen: SORAUER nennt als Beispiele für die zweite Reihe die von ihm auf *Campanula* und *Petargonium* beobachteten Verzweigungsanomalien<sup>2)</sup>.

Mitteilung über die von Herrn J. BORNMÜLLER im Orient gesammelten Zooecidien (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. usw. 1902. 16, 243, 268); um eine Jugendformgalle scheint es sich auch bei dem von demselben Autor (a. a. O. 266) abgebildeten Cecidomyideneccidium auf *Haloxylon ummodendron* zu handeln. Hier mag auch auf die Beobachtung GERBERS hingewiesen sein (Action de *Eriophyes passerinae* N. sur les feuilles de *Giardia hirsuta* G., C. R. Acad. Sc. Paris 1906. 143, S44), daß *Thymelaea hirsuta* (*Giardia hirsuta*) nach Infektion durch *Eriophyes passerinae* ihren halophilen Charakter verliert; die infizierten Teile der Pflanze haben große Blätter (12:4 mm statt 4:2 mm), ihre Einrollung bleibt aus, ihre Form ändert sich, ebenso Behaarung, Verteilung der Spaltöffnungen u. a. m. Die infizierten Exemplare von *Th. hirsuta* werden nach GERBER der nahe verwandten *Th. sanamunda* sehr ähnlich.

<sup>1)</sup> Gemeint sind die großen Hexenbesen der Buche; vgl. z. B. TUBEUF (Forstl.-naturw. Zeitschr. 1892. 1, 279).

<sup>2)</sup> SORAUER, P., Handbuch der Pflanzenkrankh., 3. Aufl. 1909. 1, 144.

Der von W. MAGNUS neuerdings studierte „Hexenbesen“ auf *Pometia pinnata* (Sapindaceae, Ceylon) ist zwar von allen bisher genannten Hexenbesen schon dadurch verschieden, daß er keinen abnorm gebanten Sproßabschnitt, sondern ein durch unbegrenztes Wachstum stark metamorphosiertes Blatt darstellt<sup>1)</sup>, — mag aber gleichwohl hier erwähnt werden, da auch bei seiner Entstehung nach W. MAGNUS keine Parasiten beteiligt sind.

Der Vergleich von Figur 133 mit Figur 134 soll schließlich lehren, daß auch diejenigen habituellen Eigenschaften der Hexenbesen, die



Figur 134. Hexenbesenähnlich gestalteter Seitenast auf *Picea excelsa* (nach R. Hartig).

durch ihren Geotropismus und die Störung ihrer Korrelationen zum Mutterast bedingt sind, unabhängig von Galleninfektion eintreten können: die erste Figur stellt den aufwärts strebenden Hexenbesen von *Melampsorella caryophyllacearum* dar, die zweite einen Ersatzsproß, der sich nach Dekapitation eines Fichtenbaumes auf einem Seitenast entwickelt hat; GÖBEL zieht bereits den Vergleich zwischen Hexenbesen und radiären,

<sup>1)</sup> MAGNUS, W., Blätter mit unbegrenztem Wachstum in einer Knospenvariation von *Pometia pinnata* Forsk. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg 2. sér., suppl. III, 1910. 507).

als Ersatzsprosse sich aufrichtenden Seitenzweigen<sup>1)</sup> („labile Lateralität“ bei Nadelhölzern).

Noch näher liegt der Vergleich der durch Trauma herbeigeführten Verzweigungsanomalien mit den Gallenhexenbesen dann, wenn das Trauma von einem Insekt ausgeht. Die hexenbesenähnlichen „Narrenbüschel“ (Narrenköpfe) des Hopfens kommen zustande, wenn die Triebspitze durch eine Wanze zerstört wird<sup>2)</sup>. —

Wir kommen später bei Besprechung der Vererbbarkeit gallen-ähnlicher Gebilde auf die nicht-parasitären Hexenbesen nochmals zurück.

Analoga zu den p. 125 geschilderten Fällen — Neubildung von Geschlechtsorganen — stehen zwar nicht in besonderer Fülle zur Verfügung, fehlen aber nicht ganz. Zwar hebt STRASBURGER mit Recht hervor, daß es bei *Melandrium* durch keinerlei experimentelle Eingriffe gelingt, hermaphrodite oder pseudohermaphrodite Blüten hervorzurufen, wie sie nach Infektion durch *Ustilago antherarum* entstehen; denn bei den in der teratologischen Literatur angeführten Fällen wird es sich wohl um Blüten mit Brandinfektion handeln. Trotzdem glaube ich daran festhalten zu müssen, daß auch andere Einflüsse als die vom Gallenerzeuger ausgehenden die in den Blüten von *Melandrium* schlummernde Zweigeschlechtigkeit sichtbar werden lassen können. Dafür spricht vor allem der Befund BUCHENAU'S, der bei *Melandrium rubrum* in weiblichen Blüten Staubgefäße entstehen sah, — allerdings nicht da, wo sie nach *Ustilago*-Infektion entstehen, sondern im Innern der Fruchtknoten<sup>3)</sup>. KLEBS' Erfolge auf dem Gebiet der experimentellen Blüten-teratologie berechtigen zu dem Schluß, daß auch bei *Melandrium* Anomalien der geschilderten Art als Reaktion der Pflanze auf bestimmte äußere Umstände sich künstlich hervorrufen lassen werden.

Daß bei Gramineen und bei Cyperaceen abnormerweise androgyne Ähren anstatt eingeschlechtiger auftreten können, ist bekannt, — ebenso, daß Weiden und Pappeln sogar hermaphrodite Blüten produzieren können. Ob freilich für alle von BLARINGHEM beschriebenen Fälle bei *Zea* die Wirkung eines Traumas verantwortlich zu machen ist<sup>4)</sup>, möchte ich zunächst lieber noch dahingestellt sein lassen, nachdem

<sup>1)</sup> GÖBEL, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908. 75.

<sup>2)</sup> Vgl. Zool. Jahresber. 1880. 2, 143, wo die Wanze *Lygus spinolae* als Erzeuger genannt wird. HARZ nennt *Calocosis vandaticus* (Allgem. Hopfenzeitg. 1880. 134) als Täter.

<sup>3)</sup> BUCHENAU, FR., Entwicklung von Staubblättern im Innern von Fruchtknoten bei *Melandrium rubrum* GARCKE (Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. 21, 417).

<sup>4)</sup> BLARINGHEM, L., Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité. Thèse. Paris 1907. Mutation et traumatismes. Paris 1908.

CHIFFLOT darauf aufmerksam gemacht hat, daß dieselben Deformationen, welche BLARINGHEM an *Zea mays* beobachtet hat, an derselben Pflanze auch nach Besiedelung durch *Ustilago maydis* eintreten; der „traumatisme parasitaire“ ruft, wie CHIFFLOT es ausdrückt, dieselben Formanomalien hervor wie der „traumatisme violent“<sup>1)</sup>.

Das Auftreten metaschematischer Blüten hat KLEBS als abhängig von der Ernährung erkannt; man vergleiche mit seinen Mitteilungen das oben (p. 115) Gesagte. KLEBS hat ferner die verschiedenartigsten Blütenanomalien anderer Art an *Sempervivum*-Arten durch bestimmte Kombinationen der Lebensbedingungen experimentell zu erzielen vermocht: Apetalie, petaloide Ausbildung und Vergrünung der Staubblätter und manches andere<sup>2)</sup>, die durch ihre Übereinstimmung mit den von den Gallen her bekannten Erscheinungen für uns wertvoll sind. Abnormale Blüten an Solanaceen sah MOTTAREALE nach der Einwirkung von Frost entstehen<sup>3)</sup>. Gefüllte Blüten erzeugte MOLLIARD<sup>4)</sup> an *Ranunculus flammula* und *Pelargonium zonale* durch mechanischen Druck (duplicature traumatique).

Auch komplizierte Formanomalien, wie Proliferationen, Bildung sekundärer Köpfchen usw. entstehen nach Ernährungsstörungen nicht-parasitärer Natur in derselben Weise wie nach Infektion durch irgendwelche Gallenerzeuger. In Figur 135 ist ein Exemplar von *Trifolium hybridum*, welches allerhand Blütenanomalien — Vergrünung, Durchwachsung, Bildung sekundärer Köpfchen — ohne Einwirkung eines Gallenerzeugers entwickelt hat, dargestellt zum Vergleich mit einigen Exemplaren von *Scabiosa maritima* (Fig. 136), deren Infloreszenzen nach Infektion durch eine Gallmilbe dieselben Deformationen durchgemacht haben<sup>5)</sup>. —

Der in Figur 135 dargestellte Fall vermittelt uns den Übergang zu einer besonderen Gruppe von Blütenanomalien, die zwar durch Parasiten hervorgerufen werden, aber als Gallenbildungen deswegen nicht angesprochen werden dürfen, weil die Parasiten keinerlei biologische Beziehungen zu den abnormen Teilen der Pflanzen unter-

1) CHIFFLOT, Sur la castration thylogène chez *Zea mays* L. var. *tunicata*, produite par l'*Ustilago maydis* D. C. (CORDA). (C. R. Acad. Sc. Paris 1909. 148, 426.)

2) Vgl. z. B. KLEBS, G., Über künstliche Metamorphosen (Abh. naturforsch. Ges. Halle 1906. 25). Vgl. auch Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

3) MOTTAREALE, G., Gelate e fenomeni cleistogami e teratologici nel *Solanum Melongena* e nel *Capsicum annuum* e *C. grossum*. Portici 1904 (vgl. Bot. Jahresber. 1904. 528).

4) MOLLIARD, M., 1895 a. a. O., s. o. p. 97, Ann. 4.

5) Material von *Scabiosa maritima* verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Dr. H. ROSS (München).

halten (s. o. p. 2); es handelt sich um Vergrünungen oder Füllungen der Blüten, die nach parasitärer Schädigung der Wurzeln sich entwickeln,



Figur 135. „Teratologische“ Blütendeformationen: *Trifolium hybridum*.

und die wir als Tropho- oder Traumatomorphosen hier mit den echten Gallen vergleichen wollen. MOLLARD, der neuerdings die Aufmerksamkeit

auf diese Gruppe von Erscheinungen gelenkt hat, beobachtete Füllungen von Blüten<sup>1)</sup> an *Scabiosa columbaria* nach Infektion der Wurzeln durch Älchen (*Heterodera radicumicola*), bei *Primula officinalis* nach Wurzelinfektion durch *Dematium*; auch Füllung von *Saponaria officinalis* wird



Figur 136. Dieselben Deformationen wie in Figur 135 nach Infektion durch Gallentiere: *Eriophyes* sp. auf *Scabiosa maritima*.

VON MOLLARD vermutungsweise auf Infektion durch *Fusarium* zurückgeführt. Die von GIARD gefundene „diöcische Form“ von *Pulicaria dysenterica* wird VON MOLLARD ebenfalls als das Resultat parasitärer

<sup>1)</sup> MOLLARD, M., Fleurs doubles et parasitisme (C. R. Acad. Sc. Paris 1901. 133, 548).

Infektion (*Baris unalis*) angesprochen<sup>1)</sup>. Verschiedenartige Formanomalien können ferner in den Blüten auftreten, wenn die blütentragenden Achsen lokal durch Insektenfraß geschädigt worden sind: derartige Anomalien beobachtete MOLLARD<sup>2)</sup> an *Trifolium pratense* nach Schädigung durch *Hylastinus obscurus*, an *Melilotus arvensis* nach Infektion durch *Apion meliloti*, an *Senecio Jacobaea* nach Infektion durch eine Curculionide (*Lirus*), an *Cardamine pratensis* nach Infektion durch eine *Apion* sp. Auch das in Figur 135 dargestellte abnorme *Trifolium hybridum* ist höchst wahrscheinlich durch ähnliche Schädigungen zustande gekommen. Wenn *Rhopalomyia hypogaea* die Stengel von *Chrysanthemum leucanthemum* infiziert, so kann an den darüber stehenden Infloreszenzen die Bildung der Strahlenblüten ausbleiben<sup>3)</sup>.

Übrigens sind schon lange vor MOLLARD „parasites agissant à distance“ beobachtet und ihre Wirkung auf die Blüten erkannt worden. SORAUER<sup>4)</sup> teilt mit, daß Verlaubung der Blüten eintreten kann, wenn die Blätter der Pflanze durch Parasiten geschädigt werden (Rußtaupilze oder Aphiden auf *Humulus lupulus*). Schon MOREL führt die von ihm auf *Ranunculus* beobachteten Vergrünungen auf Schädigung der Wurzeln durch Insekten zurück<sup>5)</sup>.

Organoide Anomalien ähnlicher Art können sich unter dem Einfluß der von Parasiten ausgehenden Wirkungen natürlich auch an den vegetativen Teilen der Wirtspflanze bemerkbar machen. MOLLARD<sup>6)</sup> beobachtete Verbänderung an

<sup>1)</sup> GIARD, A., Sur la transformation de *Pulicaria dysenterica* GAERTN. en une plante dioïque (Bull. scient. de la France et de la Belgique 1889. 20, 53; vgl. hierzu auch oben p. 127, Anm. 3). MOLLARD, M., Sur la prétendue transformation du *Pulicaria dysenterica* en plante dioïque (Rev. gén. de Bot. 1909. 21, 1).

<sup>2)</sup> MOLLARD, M., Virescences et proliférations florales produites par des parasites agissant à distance (C. R. Acad. Sc. Paris 1904. 139, 930). Nouveau cas de virescence florale produite par un parasite localisé dans le collet (Bull. soc. bot. France 1906. 53, 50; Curculionide auf *Sinapis arvensis*).

<sup>3)</sup> Vgl. HOUARD, Nr. 5736. Vgl. ferner RIPPA, G., Studi su di un caso di cloranzia dovuta a parasitismo (Boll. Orto botan. Napoli 1904. 2, fasc. 1, 101). Fernwirkung liegt schließlich auch dann vor, wenn die im Gynäceum von *Triumphetta rhomboidea* lebenden Gallmilben die Blumenkronen zum Vergrünen bringen (DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, Einige Gallen aus Java II. Marcellia 1909. 8, 85, 117).

<sup>4)</sup> SORAUER, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten 1874.

<sup>5)</sup> MOREL, V., Etude d'un cas de virescence en novembre 1875 sur le *Ranunculus bullatus* (Ann. Soc. bot. Lyon. 1875/76. Nr. 1, 7).

<sup>6)</sup> MOLLARD, M., Cas de fasciation d'origine parasitaire (Rev. gén. de Bot. 1900. 12, 326). Wie LOPPIRE und CONIGLIO (a. a. O. 10) mitteilen, beobachtete CAVARA Fasziationen an *Cucurbita pepo* nach Infektion durch Bakterien. — Über collaterale Blattspaltung bei *Salix caprea* siehe KÜSTER, Über organoide Mißbildungen an Pflanzen (Aus d. Natur 1911. 6, 673). Vgl. ferner die Mitteilungen über hexenbesenähnliche Verzweigungsanomalien: MASSALONGO, Scopazzi di natura parasitaria osservati su piante di *Picris hieracioides* (Boll. soc. bot. ital. 1903.

*Picris hieracoides* unter dem Einfluß einer minierenden Lepidoptere, an *Raphanus raphanistrum* nach Fraßschädigung durch eine Coleoptere.

Ähnliches liegt schließlich auch vor, wenn an *Pinus silvestris* nach Fraßschädigung durch *Retinia buoliana* u. a. sogenannte Scheidentriebe gebildet werden<sup>1)</sup>.

### Histioide Morphosen.

Wenn man den natürlichen Zusammenhang der Organe einer Pflanze in der einen oder anderen Weise löst, so sieht man als Folge der abnorm



Figur 137. Histioide Trophomorphosen: Holzkröpfe verschiedenen Alters nach Wirrzopfbildung an *Salix*. a, ein jugendlicher Holzkröpf mit zugehörigem Wirrzopf; b, ein alter Holzkröpf, dessen Wirrzopf nicht mehr vorhanden ist.

gewordenen Stoffleitung an irgendwelchen Stellen des Pflanzenkörpers überraschendes Dickenwachstum eintreten, das geradezu zur Knollen-

154; Hexenbesen nach Minierung durch eine Curculionide). DELPINO, F., Cladomania di *Picris hieracoides* (ibid. 1903. 275). JANSE, J. M., Sur une maladie des racines de l'*Erythrina* (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1906. 20, 153; Hexenbesen nach Erkrankung der Wurzeln).

<sup>1)</sup> Über Scheidentriebe (*Pinus*) und ihre Ätiologie vgl. NÖRDLINGER, Deutsche Forstbotanik 1874. I, 145. BÜSGEN, Bau und Leben der Waldbäume 1897. 15 u. a.

bildung führen kann — nicht nur zur heterotropischen Knollenbildung bei Gewächsen, die als Knollenbildner bekannt sind („vikariierende Knollenbildung“), sondern in ganz ähnlicher Weise auch bei Gewächsen, deren normale Formen nichts Knollenähnliches kennen<sup>1)</sup>. Sehr geeignete Versuchspflanzen sind z. B. die kräftigen Rassen der Sonnenrose (*Helianthus annuus*): dekapitiert man sie vor der Blütezeit, so entstehen unweit der Wunde Achsel sprosse, die an der Basis nicht selten mächtige Knollen tragen. Manche Bildungen, die wir an Gallen wahrnehmen, dürften mit jenen gut vergleichbar sein: Figur 137 veranschaulicht Entstehung und Habitus der holzigen Kröpfe, welche an Weiden unterhalb der Wirtzöpfe oft entstehen<sup>2)</sup>.

Analoge Bildungen treten auch anderweitig bei Gallen nicht selten auf: nach Löw sind zuweilen an der Basis der Gallen von *Eriophyes populi* (an *Populus tremula*) Holzknorren zu finden<sup>3)</sup>; *Populus tremula* bildet solche kugelige Stammverdickungen aber auch ohne Einwirkung irgendwelcher Parasiten unter bestimmten Ernährungsverhältnissen, über die sich zunächst nichts Näheres angeben läßt, an der Basis der Kurztriebe aus<sup>4)</sup>.

An geköpften *Helianthus*-Pflanzen tritt noch eine andere auffällige Trophomorphose ein: unterhalb der Blattinsertionsstellen bilden sich oft noch in meterweisem Abstand von der Schnittfläche drei mächtige, längs verlaufende Schwielen<sup>5)</sup>. Diese Bildung, die offenbar ebenso zu erklären ist wie die erwähnte Produktion kugliger oder spindelförmiger Knollen, scheint mir ganz und gar den Schwielenbildungen zu entsprechen, die sich — freilich viel kleiner als bei *Helianthus* — an alpinen *Salix*-Arten nach Infektion durch ein Dipteron<sup>6)</sup> finden. Die

<sup>1)</sup> Vgl. namentlich VÖCIRTING, H., Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900. 34, 1). GÖBEL, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig-Berlin 1908. 113.

<sup>2)</sup> v. TUBEUF, Wirtzöpfe und Holzkröpfe der Weiden (Naturw. Ztschr. f. Land- und Forstwirtschaft. 1904. 2, 330. Dasselbst weitere Literaturangaben.)

<sup>3)</sup> Löw, FR., Beiträge zur Kenntnis der Milbgallen (Phytoptococcidien). Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1878. 28, 127.)

<sup>4)</sup> In den Krebsbeulen, die am Grunde vieler Tannen- und anderen Hexenbesen (s. o. p. 115 und Fig. 133) sich finden, liegt der Effekt unmittelbarer Infektion vor. Trotz äußerer Ähnlichkeit mit den Knollen der Wirtzöpfe stehen sie ätiologisch wohl den weiter unten genannten mycogenen Zweiggallen näher als den hier geschilderten durch „Stoffstauung“ bedingten Wucherungen. Wie bei den interkalaren Holzknollen des Buchenhexenbesens die Dinge liegen mögen, bedarf näherer Untersuchung.

<sup>5)</sup> Vgl. VÖCIRTING, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen 1908. tab. XVIII.

<sup>6)</sup> Herr EW. H. RÜBSAAMEN hatte die Güte mir mitzuteilen, daß es sich bei der mir vorliegenden Galle wahrscheinlich um eine bisher nicht beschriebene Cecidozoospezies handelt.

bei der Galle erkennbaren Blattkissenschwielen werden wahrscheinlich auf ähnliche Ernährungsstörungen und Stoffstauungen zurückzuführen sein wie die ähnlichen Gebilde an dekapitierten *Helianthus*-Sprossen. —

Schließlich bleibt noch die Ähnlichkeit der Gallen mit den Wundgeweben zu erörtern.

Verwundungen der verschiedensten Art spielen, wie wir schon vorhin erwähnt haben, bei der Gallenbildung eine große Rolle: *Biorrhiza aptera* schafft vor der Eiablage eine große Wundfläche am Wirtsorgan (vgl. Fig. 5 a). Viele andere Hymenopteren schieben ihre Eier ins Gewebe des Wirtsorgans hinein. Die Larven vieler Cecidozoön nagen am Gewebe der Gallen und sorgen für ständige Fortsetzung der Wundreize usw.

Welche Bedeutung haben die Wundreize für die Entstehung und Gestaltung der Gallen?

Es gibt Cecidien, welche ätiologisch erschöpfend definiert sind, wenn wir sie schlechthin als Traumatomorphosen bezeichnen. Hierher gehören die an Kiefernzweigen sich bildenden Gallen der *Evetria resinella*: bei ihrer Entstehung handelt es sich ebenso wie bei der Entstehung von Wundholz offenbar nur um Wundreize<sup>1)</sup>.



Figur 138. Callusähnliche Galle: *Biorrhiza pallida* auf *Quercus*.

<sup>1)</sup> Manche Autoren rechnen die wundholzartigen Produkte der *Evetria* eben wegen der großen Übereinstimmung mit den Wundgeweben nicht zu den Gallen. Nach der oben (p. 2) gegebenen Definition liegt kein Grund vor, sie nicht als Galle zu betrachten. — Auch die Holzrosen der Loranthaceen (vgl. Fig. 17) werden in diese Gruppe der Gallen zu stellen sein: ferner mag hier an die „Rindenrosen“ der Esche erinnert werden, die an den Fraßstellen des *Hylesinus fraxini* entstehen; vgl. RATZBURG, Waldverderbnis usw. 1868. 2, 275 und HENSCHEL, G., Die Rindenrosen der Esche und *Hylesinus fraxini* (Zentralbl. ges. Forstwesen 1880. 6, 514).

Bei anderen Gallen scheinen die von den Parasiten beigebrachten Wunden gar keinen Einfluß auf die Gallenbildung auszuüben.

Zwischen diesen beiden Extremen liegen viele Fälle, in welchen Wundreize und Reize anderer Art sich kombinieren, und die Wirkung der ersteren wenigstens in gewissen Teilprozessen der Gallenontogenese erkannt werden kann. Die runden Äpfel, welche *Biorrhiza pallida* an Eichen erzeugt (vgl. Fig. 138), gleichen im Habitus durchaus riesigen Callusgeschwülsten; die nach Verwundung entstehenden Callusmassen erreichen bei *Quercus* allerdings niemals die enorme Größe der callusähnlichen *pallida*-Gallen. Die Gallen der *Lasioptera rubi* auf *Rubus* haben äußerlich große Ähnlichkeit mit den Wucherungen, die an derselben Pflanze, an *Fraxinus*-Zweigen u. a. gar nicht selten nach gewaltsamer Knickung der Äste entstehen; die mikroskopische Untersuchung läßt aber ohne weiteres große Unterschiede zwischen den nach Verwundung und den nach Galleninfektion entstandenen Gebilden erkennen.

In anderen Fällen sind es gerade die anatomischen Eigentümlichkeiten der Gallen, welche den Vergleich zwischen diesen und den Wundgeweben nahelegen. Daß die feinen Stiche saugender Aphiden oder anderer Cecidozoön oder die im Wirtsgewebe vorwärts dringenden Pilzhyphen imstande sind, Wundreize auszuüben, die zur Bildung umfangreicher Wundgewebe anregen können, wird durch die überraschend große Ähnlichkeit vieler Zoo- und Mycocecidien mit Callus- und Wundholzgeweben sehr wahrscheinlich gemacht<sup>1)</sup>. Das Vorherrschende der Parenchymelemente, die Gestalt der trachealen Zellen vieler Gallen, der Mangel der letzteren an Chlorophyll u. v. a. machen viele Gallen den Wundgeweben überaus ähnlich.

Wie namentlich für die Gallen der Blutlaus (auf *Pirus malus*) genau festgestellt und schon oben hervorgehoben worden ist, erfolgt unter der Einwirkung der Läuse dieselbe Steigerung in der Teilungstätigkeit der Cambiumzellen, dieselbe Querseptierung in ihnen wie bei Beginn der Wundholzbildung. In anderen Fällen (*Gymnosporangium* auf *Juniperus*) spricht sich die Parenchymatisierung des Holzgewebes namentlich in einer stärkeren Ausbildung der Markstrahlen aus. Die Veränderungen, welche *Adelges fagi* in der sekundären Rinde der Buche hervorruft, gleichen durchaus den Vorgängen der Callusbildung, welche Verwundung der Rindengewebe zur Folge hat. Ähnliche Über-

---

<sup>1)</sup> In vielen Fällen leben freilich saugende Insekten auf Pflanzen oder Pilze in ihren Geweben, ohne daß es zur Gallenbildung kommt. Es wäre zu erwägen, ob in solchen Fällen durch bestimmte Wirkungen des Parasiten auf die Zellen des Wirtes die Bildung von Wundgewebe verhindert wird.

einstimmungen bestehen zwischen primären Gallengeweben und dem Callus. Besonders gut scheinen mir die in vielen Milbengallen auftretenden Gewebezapfen und Gewebeleisten (vgl. Fig. 99) die Ähnlichkeit mit Callusgewebe erkennen zu lassen. Gallen, die wie Callus aus undifferenziertem, parenchymatischem, saftreichem Gewebe bestehen, oder welche durch das Auftreten parenchymatischer trachealer Elemente an die von vielen Callusgeweben her bekannten Verhältnisse erinnern, ließen sich auch aus der Reihe der Mycocecidien in großer Zahl anführen. Auch die langen schlauchartigen Zellen, welche in den Gallen von *Chlorops taeniopus* auf *Triticum* aus dem Mark des Wirtes hervorgehen, dürften wegen ihrer Ähnlichkeit mit manchen Wundgeweben hier zu erwähnen sein<sup>1)</sup>. Schließlich haben die Gewebe vieler Gallen mit dem des Callus noch die Fähigkeit gemeinsam, leicht miteinander zu verwachsen (s. o. p. 189).

Eine nicht näher bestimmte Diptere ruft nach HOUARD an 'der Achse von *Brachypodium silvaticum* eine sattelförmige Anschwellung hervor, in deren Vertiefung das Gallentier liegt (vgl. o. p. 153): die Anschwellung, welche über ihm liegt, ist größer als die untere. Es wäre recht gut vorstellbar, daß die Förderung des oberen Gallenteiles der Förderung des Calluswulstes entspricht, welche dieser oberhalb der Ringelung eines Stammes erfährt; der Ringelungsstelle entspräche in unserem Falle die Infektionsstelle.

Auch in ihren letzten Entwicklungsstadien können die Gallen noch durch Wundreize beeinflußt werden. Im Innern der *Pontania*-Gallen wird das zartwandige Parenchym, das die Larvenkammer auskleidet, und dessen Zellen den Fraßwerkzeugen der Gallenbewohner zum Opfer fallen, immer wieder durch callusartige Wucherungen regeneriert.

#### D. Die Gallen als Chemomorphosen.

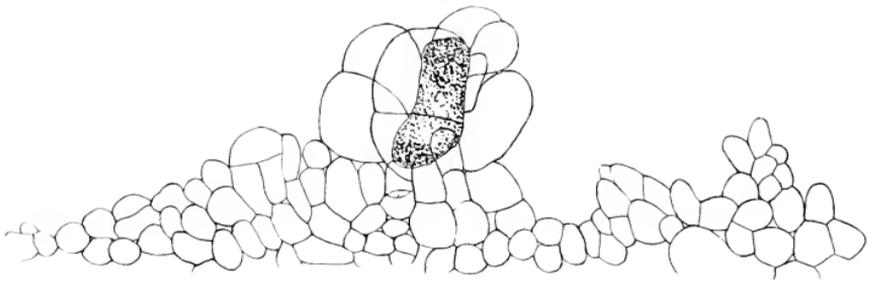
Daß die gallenerzeugenden Parasiten das Gewebe ihrer Wirtspflanzen durch ihre Ausscheidungsprodukte chemisch beeinflussen, kann in manchen Fällen unmittelbar beobachtet, in vielen anderen nur mit größerer oder geringerer Sicherheit erschlossen werden!

Der unmittelbaren Beobachtung relativ gut zugänglich sind die Vorgänge, welche die Bildung der Tenthredinidengallen einleiten. Da die *Pontania*-Muttertiere gleichzeitig mit dem Ei eine kleine Quantität Sekret in die der Wirtspflanze beigebrachte Wunde über-

<sup>1)</sup> Vgl. COHN, F., Über die bandfüßige Halmfliege (*Chlorops taeniopus*) (Ber. üb. d. Tätigk. bot. Sekt. Schles. Ges. vaterl. Kultur 1865, 43, 71).

treten lassen, und sogleich die Gallenbildung beginnt, da ferner nach BEYERINCK<sup>1)</sup> die Gallenbildung auch dann eintritt, wenn das Ei frühzeitig getötet wird, so ist die Folgerung unabweislich, daß der von dem Gallenmuttertier gelieferte Giftstoff die Gallenbildung hervorruft. In anderen Fällen (*Biorrhiza aptera* u. v. a.) ist das von den Gallenmuttertieren gelieferte Sekret für die Gallenbildung anscheinend durchaus belanglos. Von den Cynipiden wissen wir, daß der Reiz zur Gallenbildung überhaupt erst von den jugendlichen Larven ausgeht.

Wie kompliziert die chemischen Beziehungen zwischen Gallenerzeuger und Wirtspflanze werden können, lehren diejenigen Fälle, in welchen außer der gallenerzeugenden noch andere Wirkungen, die wir für chemische erachten müssen, von dem Parasiten ausgehen. Wenn *Rhodites Mayri* oder *Rh. rosae* das infizierte Organ zum Absterben bringen, so haben wir hierin zweifellos eine vom Ei oder



Figur 139. Chemische Wirkung tierischer Exkremente auf das Pflanzengewebe: Wachstum der dem Kotballen benachbarten Zellen; Weidengallen von *Pontania proxima*.

Gallenmuttertier ausgehende Giftwirkung zu sehen; fraglich bleibt allerdings, warum in so zahlreichen Fällen diese Giftwirkung ausbleibt, und nur die Wirkung des zu abnormer Wachstumstätigkeit ausregenden Gallengiftes erkennbar wird BEYERINCK, der ähnliches wie an Rosen z. B. auch bei *Quercus cerris* nach Infektion durch *Andricus circulans* beobachtete, hilft sich mit der Annahme, daß das cecidogene Agens den zuerst gelieferten Giftstoff „neutralisiert“ und seine Wirkung aufhebt<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> BEYERINCK, Über das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina* (Botan. Zeitg. 1888. 46, 1). Zu anderer Auffassung kommt W. MAGNUS, Experimentell-morphologische Untersuchungen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. 21, 129), der bei denselben *Pontania*-Gallen nach Abtötung des Eies durch einen Nadelstich niemals Gallenbildung eintreten sah.

<sup>2)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 167. Über Gallbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* und über die Circulansgalle (Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896). BEYERINCK'S Annahmen dürften doch wohl manche Schwierigkeiten im Wege stehen.

Auch von Parasiten, welche keine Gallenbildung hervorrufen, gehen in vielen Fällen chemische Wirkungen aus, welche auf die Abscheidung irgendwelcher „giftigen“ Stoffe schließen lassen. Eine gründliche Untersuchung dieser Fälle — ich denke dabei hauptsächlich an Aphiden und Cocciden — wäre dringend zu wünschen; die Ergebnisse, welche sie verspricht, würden auch zur richtigen Beurteilung der bei der Gallenbildung sich abspielenden Vorgänge beitragen.

Chemische Wirkungen können sicherlich auch von den Exkrementen der Gallenbewohner ausgehen. Da sich keine Gelegenheit mehr bieten wird, auf diese Wirkungen zurückzukommen, möchte ich hier bereits auf die Befunde hinweisen, die ich bei Untersuchung der Gallen von *Pontania proxima* (auf verschiedenen *Salix*-sp.) wiederholt feststellen konnte: in der Nähe der von den Larven ausgeworfenen Kotbällen sind die Zellen zu großen saftreichen Blasen angewachsen (Fig. 139); seltener fand ich, daß unmittelbar unter den Exkrementen die Zellen einige Teilungen durchgemacht hatten; diese erinnerten durchaus an jugendlichen Wundkork. Ich konnte mit Bestimmtheit feststellen, daß an diesen Stellen keine Verwundung durch Fraß in Betracht kam; die Beobachtung gewinnt dadurch ihr Interesse, daß an eben jenen Stellen offenbar die von den Kotbällen her in die Zellen diffundierenden Stoffe die Bildung von Wundkork veranlaßt hatten<sup>1)</sup>.

Wenn wir aus der großen Mannigfaltigkeit der Gallen, den sinnfälligen Unterschieden der von einer Wirtspflanzenspezies produzierten Formen und dem oft sehr großen Abstand zwischen den morphologischen oder anatomischen Eigenschaften der Gallen und den der Wirtspflanze, aus dem Mangel an Übereinstimmung zwischen den Charakteren sehr vieler prosoplasmatischer Gallen und den anatomischen Eigenschaften anderer pathologischer Gewebsneubildungen der Pflanzen, geleitet durch die Befunde an frühen Entwicklungsstadien mancher Cynipidengallen und die Vorgänge der Cecidogenese nach Infektion durch Pontanien die Schlußfolgerung ziehen, daß bei der Entstehung sehr vieler Gallen spezifisch wirkende Stoffe im Spiele sind<sup>2)</sup>, die im normalen Stoffwechsel der Wirtspflanzen niemals auftreten, und von der Pflanze selber auch unter abnormen Bedingungen nicht hergestellt werden, — so handelt es sich dabei freilich nur um eine Hypothese, allerdings um eine nach meinem Dafürhalten gut begründete. Die Bedeutung spezifisch wirkender Stoffe für die Gallenbildung experimentell zu erweisen, wird erst dann möglich sein, wenn es gelingt, durch künstliche Injektion bestimmter, bekannter Stoffe Gallen oder gallenähnliche Gebilde an geeigneten Pflanzen hervorzurufen. Um dieses Ziel haben sich schon zahlreiche Autoren bemüht; ihre Resultate waren durchaus negativ.

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie 1903. 281.

<sup>2)</sup> Eine abweichende Auffassung vertritt W. MAGNUS a. a. O. 1903.

KNY<sup>1)</sup>, CORNU<sup>2)</sup>, KÜSTENMACHER<sup>3)</sup> u. a. ließen kleine Mengen verschiedenartiger Flüssigkeiten — Säuren, Öle, Cantharidenextrakt, Eiweiß, Hefe u. v. a. — in feine Stiehunden der Versuchspflanzen fließen.

W. MAGNUS operierte mit dem Extrakt junger Zooecidien, mit dem der Gallenmuttertiere und der Eier, ohne Erfolge zu erzielen<sup>4)</sup>.

LABOULBÈNES Angaben<sup>5)</sup>, nach welchen es gelingen soll, durch Einführung kleiner Stückchen getöteter Larven oder des Wassers, in dem man Larven gewaschen hat, Gallen zu erzeugen, bedürfen sehr der Nachprüfung.

STRASBURGER<sup>6)</sup> arbeitete mit Pilzgallen und verfuhr in der Weise, daß er Antheren von *Melandrium*, die von *Ustilago antherarum* durchwuchert waren, mit Wasser zerrieb und abgeschnittene Zweige normaler weiblicher Exemplare in die filtrierte Flüssigkeit stellte. Die in dem Extrakt enthaltenen Stoffe waren auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane ohne jeden Einfluß.

Besonders entmutigend muß es wirken, daß BEYERINCK selbst bei Verwendung des Giftblaseninhalts lebender Tentrediniden (*Pontania proxima*) und durch Injektion des Stoffes in zugehörige Wirtspflanzen (*Salix*) keine „künstlichen“ Gallen erzielen konnte<sup>7)</sup>.

Von meinen eigenen Versuchen, die ich eine lange Reihe von Jahren hindurch unter den verschiedensten Gesichtspunkten angestellt habe, will ich nur die Pfropfversuche erwähnen, obwohl auch sie bisher niemals zu positiven Resultaten geführt haben. Ich glaube aber, daß eine Wiederholung und Variierung der Versuche — ich selbst arbeitete nur mit verschiedenen Weidengallen — sich trotzdem lohnen möchte. Pfropfungen mit Pilzgallen sind übrigens auch von anderen Autoren durchgeführt worden; ich erinnere an HEINRICHS Pfropfungen

<sup>1)</sup> KNY, L., Über künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamm der Dikotylen (Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1877, 189).

<sup>2)</sup> CORNU, Etudes sur la *Phylloxera vastatrix* (Mém. prés. par divers savants à l'Acad. d. Sc. Paris 1875, 26).

<sup>3)</sup> KÜSTENMACHER, M., Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, 26, 82).

<sup>4)</sup> MAGNUS, W., a. a. O. 1903.

<sup>5)</sup> LABOULBÈNE, Essai d'une théorie sur la production des divers galls végétales (C. R. Acad. Sc. Paris 1892, 114, 720).

<sup>6)</sup> STRASBURGER, E., Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtverteilung (Biolog. Zentralbl. 1900, 22, 657, 722).

<sup>7)</sup> BEYERINCK a. a. O. 1888. Derselbe Forscher (1882, a. a. O. 68) übertrug ferner kleine Portionen von dem Schleim, mit welchem die aptera-Mütter die soeben gelegten Eier (*Biorrhiza pallida*) bedecken, in jugendlich schnell wachsende Gewebe von Tulpen und Erbsen. Auch wurden Proben des getrockneten Schleims in junge Eichenknospen und in die Cambiumschicht der Zweige eingeführt; irgendwelche Chemomorphosen traten nicht ein. Das negative Ergebnis kann in diesen Fällen nicht überraschen, da auch beim natürlichen Gang der Dinge der Gallenreiz nicht von dem Schleim der Gallenmutter, sondern von den jungen Larven ausgeht (vgl. auch das p. 250 Gesagte). Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch der Versuche gedenken, die BEYERINCK (1888 a. a. O.) mit dem Gift von Bienen, Wespen und Hummeln angestellt hat; Gallenbildungen ließen sich auch mit Hilfe dieser Stoffe nicht erzielen.

mit Hexenbesen<sup>1)</sup>, durch die es gelang, auf Kirschbäume Hexenbesen zu verpflanzen. —

Wenn angegeben wird, daß an Blättern von *Conocephalus ovatus* nach Sublimatbehandlung hydathodenähnliche Haargruppen<sup>2)</sup>, an *Brassica oleracea* unter der Einwirkung von Kupfersalzen intumeszenzenähnliche Wucherungen entstehen<sup>3)</sup>, so handelt es sich dabei nicht um spezifische Wirkungen der angewandten Gifte, sondern um Produkte, die den hyperhydrischen und den Callusgeweben vergleichbar sind<sup>4)</sup>. —

Mit der zoologischen Seite des Problems hat sich RÖSSIG zuletzt beschäftigt<sup>5)</sup>, seine Versuche führen ihm nicht zu völliger Sicherheit. RÖSSIG glaubt die Bildungsstätte der wirksamen Substanz in den MALPIGHIENEN Gefäßen suchen zu sollen; ob sie ausschließlich an der Bildung des Virus beteiligt sind, bleibt dahingestellt.

Daß auch von vielen gallenbildenden Pilzen spezifische gallenerzeugende Stoffe ausgeschieden werden, kann nicht zweifelhaft sein. Das in *Ustilago maydis* gefundene „Ustilagin“ hat schwerlich etwas mit der Gallenbildung zu tun<sup>6)</sup>.

So zahlreich auch die Versuche sind, von deren Erfolglosigkeit soeben zu sprechen war, so wäre es doch verfrüht, aus diesen negativen Ergebnissen zu folgern, daß es keine spezifisch wirkenden Gallengiftstoffe geben kann. Wir werden uns die Genese der prosoplasmatischen Gallen schwerlich in derselben Weise erklären dürfen, wie KLEBS die von ihm experimentell erzeugten organoiden Anomalien der vegetativen Sprosse und der Blüten erklärt hat<sup>7)</sup>, und nicht in be-

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. HEINRICHER, E., *Exoascus cerasi* (FUCK.) SADEB. als günstiger Repräsentant hexenbesenbildender Pilze für pflanzenbiologische Gruppen (Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstw. 1905. 3, 344). Eine Übertragung des Gallenerregers auf die Unterlage trat in HEINRICHERS Pfropfversuchen nicht ein. Auch SOLEREDERS hat mit Zweigen des *Prunus*- und *Carpinus*-Hexenbesens erfolgreiche Pfropfungen ausgeführt (Über Hexenbesen auf *Quercus rubra* L. usw., ibid. 1905. 3, 17).

<sup>2)</sup> HABERLANDT, Über experimentelle Hervortreibung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* TRÉC. (Festschr. f. SCHWENDENER 1890. 104; vgl. KÜSTER, E., Pathol. Pflanzenanatomie 1903. 88).

<sup>3)</sup> v. SCHRENK, Intumescences formed as a result of chemical stimulation (Missouri Bot. Garden 1905. 125); vgl. KÜSTER, E., Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumescenzen (Flora 1906. 96, 527).

<sup>4)</sup> Diese Meinung hat neuerdings auch MARX verteidigt (Über Intumescenzbildung an Laubblättern infolge von Giftwirkung, Österr. bot. Ztschr. 1911. 61, 49).

<sup>5)</sup> RÖSSIG, Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. usw. 1904. 20, 19).

<sup>6)</sup> RADEMAKER und J. L. FISCHER in Chem. Zentrabl. 1887. 1287; vgl. auch MARCHIS, E. DE, Sui principi attivi della *Ustilago maydis* (Arch. farmacol. sper. e sc. affini 1904. 265; bestreitet das Vorkommen der als Ustilagin beschriebenen Substanz). ZELLNER, J., Zur Chemie der höheren Pilze (Monatshefte f. Chemie 1910. 31, 617; findet Ustilagin in den Sporen).

<sup>7)</sup> KLEBS, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena

sonderen Konzentrationsverhältnissen der in den Zellen enthaltenen Nährstoffe oder in der Art ihrer Kombination die Entstehung der Gallen kausal begründet finden. Wenn KLEBS meint: „Mehr oder weniger werden alle Mißbildungen der vegetativen und der sexuellen Organe, wie sie schon nach heutigen Erfahrungen durch Tiere oder Parasiten hervorgerufen werden, ebenso durch besondere Kombinationen der eigentlichen äußeren Faktoren hervorzurufen sein. In den einen Fällen handelt es sich um lokale Einwirkungen, in anderen um allgemeine — das Resultat kann das gleiche sein<sup>1)</sup>“ — so bezieht sich diese Äußerung offenbar nur auf die organoiden Gallen. Wie groß die Übereinstimmung zwischen diesen und den von KLEBS u. a. experimentell erzielten organoiden Anomalien ist, haben wir p. 271 erläutert, und aus ihrer formalen Ähnlichkeit haben wir auf ätiologische Übereinstimmung geschlossen. Für die histioiden Gallen — soweit sie nicht als Osmo-, Tropho- oder Traumatomorphosen verständlich sind — bleibt aber bei dem heutigen Stand unseres Wissens die Annahme spezifisch wirkender Giftstoffe unerlässlich; nur auf dem Weg über die chemische Theorie der Cecidogenese wird sich für die komplizierten prosoplasmatischen Gallen eine Antwort auf die alte Frage des R. J. CAMERARIUS: unde ista regularis gallarum figura? — gewinnen lassen.

Da, wie gesagt, das Experiment bisher uns jeden näheren Aufschluß über die Qualität der Gallengiftstoffe verweigert hat, müssen wir uns vorläufig mit der Erkenntnis dessen begnügen, was sich an den von der Natur selbst gelieferten Gallen über die Eigentümlichkeiten der Giftstoffe ablesen läßt. Hierüber sollen die folgenden Blätter Auskunft geben.

Über die Natur des Gallengiftes läßt sich mit Bestimmtheit angeben, daß der wirksame Stoff in Wasser löslich und instande ist, die Membranen der Pflanzenzellen zu durchdringen. Ob auch völlig intakte Pflanzenorgane zur Gallenbildung angeregt werden können, ist eine noch unstrittene Frage; BEYERINCK nennt eine ganze Reihe von Gallen, bei deren Genese nach seiner Ansicht Verwundung des Mutterorgans ausgeschlossen bleibt; W. MAGNUS und WEIDEL<sup>2)</sup> haben sich aber hierüber in anderem Sinne ausgesprochen und für alle von

---

1903; Über Probleme der Entwicklung (Biol. Zbl. 1904. **24**, 14 -19); Über künstliche Metamorphosen (Abhandl. Naturforsch. Ges. Halle 1906. **25**, 135). Vgl. auch die folgende Anmerkung.

<sup>1)</sup> KLEBS, G., Über Variationen der Blüten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. **42**, 155, 312).

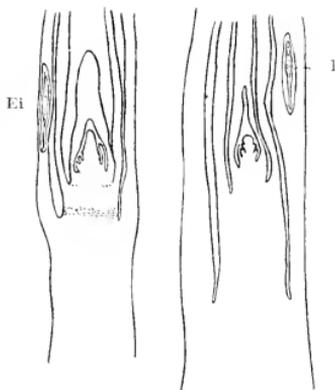
<sup>2)</sup> S. o. p. 259, Anm. 1.

ihnen untersuchten Fälle Verwundungen, die der Gallenbildung vorausgehen, nachweisen können. Wie dem auch sei, es sind in erster Linie oder sogar ausschließlich die unverletzt bleibenden Zellen, deren Hyperplasie die Gallenwucherung zustande bringt, — Zellen, welche oft sehr weit von der Infektions- und Verwundungsstelle entfernt liegen. Auch in großem Abstände von diesen kann sich noch die Wirkung des Gallengiftes äußern. Ja es kann sogar die Wachstumsreaktion, welche durch das Cecidozoon angeregt wird, ausschließlich in großem Abstand vom Parasiten sich bemerkbar machen. Figur 140 zeigt, wie *Isosoma agropyri* vom Blatte her wirkend die Stengelgalle an *Triticum repens* zustande kommen läßt<sup>1)</sup>. —

Sehr lehrreich für die Beurteilung der Diffusionsfähigkeit des Gallengiftes sind die Erineumgallen. Bei denjenigen von ihnen, welche aus kopfförmig erweiterten Haaren bestehen (s. o. p. 218 und Fig. 111), kann man beobachten, daß nicht alle Zellen der Epidermis in abnormem Wachstum sich betätigen, sondern daß nur einzelne von ihnen zu so umfangreichen Haaren heranwachsen; die ihnen benachbarten Zellen bleiben völlig oder nahezu unverändert.

Bei der Synchroniumgalle, die in Figur 149 dargestellt ist, sehen wir die pilzföhrnden, stark vergrößerten Zellen unmittelbar neben den pilzfrei gebliebenen liegen; die letzteren lassen in Form und Größe nichts Abnormes erkennen.

In diesen und ähnlichen Fällen sehen wir den Gallenreiz auf einzelne Zellen beschränkt bleiben. Bei der Synchroniumgalle ist es von vornherein klar, daß nur einzelne Zellen infiziert worden sind: der in ihrem Lumen liegende Pilz läßt daran keinen Zweifel. Bei dem Erineum, dessen Parasiten dauernd außerhalb der Zellen bleiben, liegen die Dinge offenbar ähnlich, insofern als nur einzelne Zellen von den erineumbildenden Milben gereizt worden sind. In beiden Fällen waren die in den infizierten Zellen eingetretenen Veränderungen nicht imstande, die benachbarten Zellen in Mitleidenschaft zu ziehen und zu



Figur 140. Fernwirkung der Parasiten: *Isosoma agropyri* auf *Triticum repens* (nach Doeters van Leeuwen-Rijnvaan). 1 Larve.

<sup>1)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN. Über die Anatomie und die Entwicklung einiger *Isosoma*-Gallen auf *Triticum repens* und *juncum* und über die Biologie der Gallformen (Marcellia 1907. 6, 68).

gleichen Wachstumsleistungen anzuregen. Da das wirksame Agens höchst wahrscheinlich chemischer Natur ist, werden wir zu der Annahme geführt, daß der wirksame Stoff aus den infizierten Zellen nicht in die benachbarten zu diosmieren vermag.

Wenn sich andererseits herausstellt, daß bei Erineumformen mit schlanken zylindrischen Haaren (z. B. auf *Tilia*) alle Zellen der Epidermis an der Bildung des Haarrasens teilnehmen oder höchstens ausnahmsweise hier und da eine Zelle übersprungen erscheint, so werden wir folgern, daß zwar auch hier die Milben nur einzelne Zellen infiziert und nicht jede Zelle einzeln behandelt haben, daß aber bei dieser zweiten Reihe von Erineumgallen nicht nur die unmittelbar affizierten Epidermiszellen, sondern auch die ihnen benachbarten zu abnormer Wachstumstätigkeit angeregt worden sind. Ähnliches tritt ja auch bei vielen Synchytriumgallen ein, bei welchen wir sehen, daß die vom Pilz infizierte, den Parasiten dauernd umschließende Zelle zu gewaltigen Dimensionen heranwächst, aber auch die ihr anliegenden Zellen zu mehr oder minder lebhaftem Wachstum und sogar zu Teilungen angeregt werden (vgl. Fig. 112).

Werden wir aus Fällen dieser zweiten Art auf Diffusionsfähigkeit des Gallengiftstoffes schließen dürfen?

Die beiden angeführten Beispiele unterscheiden sich offenbar sehr wesentlich dadurch, daß beim Milbenerineum die nicht unmittelbar infizierten Zellen sich ganz ähnlich verhalten wie die unmittelbar infizierten, — während bei den Synchytriumgallen die pilzführende Zelle sich anders verhält als ihre Nachbarinnen. Beim ersteren scheint die unmittelbar infizierte Zelle auf ihre Nachbarinnen einen ganz ähnlichen Reiz „weitergegeben“ zu haben wie er auf sie selbst vom Parasiten ausgeübt worden ist. Hier liegt es nahe, eine Verbreitung des chemischen Agens durch Diffusion anzunehmen. Bei der Synchytriumgalle liegen die Dinge komplizierter: wir könnten annehmen, daß der wirksame Giftstoff in der vom Pilz besiedelten Zelle so fest liegt und liegen bleibt wie etwa Anthocyan, und daß die Nachbarzellen nicht vom Giftstoff selbst erreicht, sondern in irgendeiner anderen Weise chemisch oder physikalisch beeinflusst würden.

Bei den aus vielzelligen Gallplastemen sich entwickelnden Cynidengallen und ähnlichen ist meines Erachtens die Annahme einer Diffusion der spezifisch wirkenden Gallengifte durch mehrere Zellenlagen hindurch (oder einer Diffusion der durch chemische Bindung des Gallengiftes mit den normalen chemischen Bestandteilen der Pflanzenzellen entstandenen Stoffe) schon deswegen unerläßlich, weil auch die der Infektionsstelle selbst relativ fern liegenden Zellen spezifisch reagieren. BEYERINCK hat es wahrscheinlich gemacht, daß das Gift, welches bei

der Entstehung der Galle von *Neuroterus baccarum* wirksam ist, im allgemeinen gerade so weit zu diffundieren vermag, als die Dicke eines Eichenblattes beträgt: in der Tat werden auch bei der Bildung dieser Galle alle Schichten der Lamina zur Beteiligung angeregt. Wird ausnahmsweise einmal eine Achse infiziert, so werden nur diejenigen Schichten zur Gallenbildung herangezogen, welche etwa um die Dicke eines Eichenblattes von der Oberfläche, d. h. vom Ort der Infektion entfernt sind. Es hat demnach den Anschein, als ob das bei der Bildung dieser Galle wirksame Gift nur soviel Zellenlagen als in der Blattspreite übereinander liegen durchsetzen kann, ohne seine Wirkungsfähigkeit einzubüßen<sup>1)</sup>.

Gerade bei den komplizierten prosoplasmatischen Gallen werden wir aber in der sehr merkwürdigen Tatsache, daß die vom Infektionspunkt weiter entfernt liegenden Zellschichten anders reagieren und zu anders gearteten Gewebsanteilen der Galle sich entwickeln als die näheren (wir kommen in anderem Zusammenhang noch auf diese Erscheinung zurück), eben wegen der spezifischen, für die betreffende Gallensorte charakteristischen Eigentümlichkeiten sämtlicher Gallenteile keinen Widerspruch mit der Annahme diffundierender Gallengifte zu finden brauchen. —

Was die von Milben erzeugten Erineumgallen betrifft, so wäre weiterhin zu berücksichtigen, daß bei manchen Formen, z. B. bei dem Erineum der Linden, wie schon FRANK festgestellt hat, nicht nur an der von den Milben befallenen Unterseite des Blattes, sondern auch an den entsprechenden Teilen der Oberseite die charakteristischen Haarrasen sich bilden. Der Reiz, der von den Parasiten ausgeht, hat sich offenbar durch die ganze Dicke des Blattes hindurch bis zur oberseitigen Blattepidermis verbreitet und hat auch die Zellen der letzteren zur Haarbildung veranlaßt. Ich habe an verschiedenen Fundorten in Deutschland diese beiderseitigen korrespondierenden Erineumfelder an den Laubblättern der Linde und sogar an den derberen Hochblättern ihrer Infloreszenzen wiederholt beobachten können. Auf der Oberseite bleiben die Trichome oft etwas kürzer als auf der Unterseite (vgl. Fig. 110). Warum diese Ausbildungsweise des Linden-erineums immerhin selten ist, und warum in der überwiegend großen Mehrzahl der Fälle die Fortleitung des chemischen Reizes bis zur gegenüberliegenden Epidermisschicht unterbleibt oder doch wenigstens nicht zu den geschilderten Wachstumsvorgängen führt, ist unklar.

Die Richtung, in welcher der diffundierende Giftstoff das Blatt durchwandert, ist auf seine Wirkung ohne Einfluß: man findet an

<sup>1)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen 1882. 93.

Linden solche Erineumfelder, deren unmittelbar infizierte, stärker behaarte Fläche auf der Unterseite der Spreite liegt, sehr oft neben solchen, bei welchen die Besiedelung durch Milben blattoberseits erfolgt und die sekundäre Haarbildung auf der Unterseite eingetreten ist.

Dieselbe Erscheinung wie an den Linden tritt nach Löw an *Rubus Grembii* auf: auch hier entsprechen sich die Erineumfelder der beiden Blattseiten durchaus; die Haare der Blattoberseite sind etwas kürzer als die der Blattunterseite<sup>1)</sup>.

Mit der Diffusion des Gallengiftes im Gewebe seines Mutterbodens läßt sich vielleicht auch die Tatsache in Zusammenhang bringen, daß das durch den Parasiten angeregte abnorme Wachstum der Pflanzenzellen in verschiedenen Abständen von der Infektionsstelle verschieden stark sich betätigt. Viele Blattrollen, die Beutelgallen und manche ähnliche Produkte abnormen Wachstums kommen dadurch zustande, daß die verschiedenen Schichten des Blattes, die zu besonderen Flächenwachstumsleistungen angeregt werden, ungleich stark wachsen. Da die Parasiten stets auf die Innenseite der Blattrolle, in die Höhlung des Blattbeutels usw. zu liegen kommen (vgl. p. 138 ff.), muß offenbar die den Parasiten zugekehrte Seite die schwächer wachsende sein. Wodurch wird die relative Hemmung ihres Wachstums bedingt? Vielleicht dadurch, daß an den von Parasiten besiedelten Stellen von diesen den Zellen fortwährend Stoffe entzogen werden: die Herabsetzung des Turgors, die Entziehung von Nährstoffen durch die saugenden Tiere könnten bereits genügen, um das Wachstum der angezapften Zellen und Gewebe zu verlangsamen. Es wäre aber auch an die Möglichkeit zu denken, daß eine verschiedenartige physiologische Veranlagung der oberen und unteren Blattschichten ihre Zellen auf den gleichen Reiz mit verschieden intensivem Wachstum reagieren ließe, und daß bei der Bildung der Gallen infolgedessen immer eine bestimmte Seite bevorzugt erscheinen müsse; den Gedanken an diese Möglichkeit legen die Beobachtungen an manchen beutelförmigen Pilzgallen (Exoascen) nahe, bei deren

<sup>1)</sup> Löw, Fr., Über neue und schon bekannte Phytoptococcidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1885. 35, 451, 453). Ferner haben W. und J. DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN (Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Java II. Über die Entwicklung einiger Milbengallen [Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910. 23, 119]) für die von *Eriophyes Doctersi* NAL. auf *Cinnamomum zeylanicum* BREXN erzeugte Blattgalle dasselbe Phänomen beschrieben: auch hier bilden sich schon in den frühesten Stadien der Gallenentwicklung an dem der Infektionsstelle gegenüberliegenden Blattflächenteil die für die Galle charakteristischen Haare aus; freilich handelt es sich bei der javanischen Galle nicht um ein Erineum, sondern um ein komplizierteres Gallengebilde, das nur in den ersten Stadien seiner Entwicklung mit den Pilzgallen übereinstimmt.

Bildung sich die Spreiten immer oder fast immer nach einer bestimmten Seite verwölben (s. o. p. 142); die Tatsache andererseits, daß manche beutelförmige Milbgallen bald blattoberseits, bald -unterseits — je nach dem Ort der Parasitenansiedelung — entstehen können, und immer die Konkavität der heranwachsenden Galle sich den Parasiten zuwendet, beweist, daß in Fällen dieser Art die Stelle des stärksten Wachstums ausschließlich von den Parasiten bestimmt wird. Schließlich wäre zu erwägen, daß das von den Cécidozoën gelieferte Gift in unmittelbarer Nähe der Parasiten in besonders hoher Konzentration auf die Zellen einwirkt, und die für das abnorme Wachstum optimale Konzentration vielleicht erst in größerem Abstand von der Infektionsstelle erreicht wird.

Für diesen letzten Erklärungsversuch spricht vor allem die Ontogenie der Umwallungsgallen: wenn junge Cynipidenlarven von dem wuchernden Gewebe des Gallplastems umwallt und von ihm eingeschlossen werden, so ist dieser Vorgang offenbar nur dann möglich, wenn in der unmittelbarsten Nähe des Gallenerzeugers das pflanzliche Gewebe minder lebhaft wächst als in größerem Abstände von ihm<sup>1)</sup>. Sehr deutlich kann man sich z. B. an den relativ großen Umwallungswulsten, von welchen die pappelbewohnenden Läuse (*Pemphigus bur-sarius*) eingeschlossen werden, anschaulich machen, daß der den chemischen Einwirkungen des Tieres unmittelbar ausgesetzte zentrale Teil gar nicht wächst — vermutlich weil die Giftwirkung zu stark ist; je weiter in der nach außen folgenden ringförmigen Zone der Abstand vom Gallentier, um so kräftiger betätigt sich das Wachstum, bis die optimale Giftkonzentration erreicht ist; dann sinkt die Wachstumsintensität wieder ab, und es folgen schließlich diejenigen Gewebezonen, welche gar kein Wachstum mehr erkennen lassen<sup>2)</sup>. Die Möglichkeit,

<sup>1)</sup> Für wesentlich hält BEYERINCK (a. a. O. 1882, p. 72) die „Verklebung“ des jugendlichen Gallengewebes mit der Eischale, wie er sie bei der Entstehung verschiedener Cynpidengallen, z. B. der Galle von *Biorrhiza pallida*, beobachten konnte; die Verklebung ist so fest, daß die beiden Anteile nur mit Schwierigkeit sich unverletzt voneinander trennen lassen. Mit dem Callus von durchschnittenen *Rosa*-Sprossen, auf welchen BEYERINCK die Eier der *Biorrhiza* übertrug, verklebten diese nicht; Gallenbildung blieb auf dem fremden Substrat aus. Selbstverständlich kommen anderweitig auch ohne jede Verklebung Umwallungsgallen zustande. WEIDEL (a. a. O.) konnte übrigens nur eine Verklebung des Eistieles konstatieren.

<sup>2)</sup> Anders geartet, aber ebenfalls sehr anschaulich ist die in verschiedenen Abständen vom Infektionszentrum ungleichartige Wirkung des Gallenreizes z. B. bei jugendlichen Gallen des *Eriophyes laevis* (auf *Alnus*): da, wo die Cécidozoën sitzen, bilden sich die charakteristischen blaßroten Pusteln (vgl. Fig. 66a, b); rings um sie herum nehmen wir eine relativ breite, kreisrunde Zone wahr, in

daß energische osmotische Einwirkungen seitens des Gallentiers durch lokale Herabsetzung des Turgors das Wachstum des pflanzlichen Gewebes beeinflussen und die zentrale Depression inmitten des wuchernden Umwallungswulstes zustande bringen, ist freilich auch für diese Fälle nicht außer acht zu lassen. --

Anders verteilt ist die Wachstumsintensität bei den Markgallen, welche *Pontania proxima* u. a. an Weiden erzeugen. In der Mitte ist das Wachstum am intensivsten; nach den Rändern hin nimmt es allmählich ab; ein Querschnitt durch die Galle belehrt hierüber mit der Deutlichkeit eines Kurvenbildes.

Wenn der Gallenreiz ähnlich wie bei den genannten *Pontania*-Gallen nach allen Seiten vom Infektionszentrum aus sich gleichmäßig verbreiten kann und überall Gewebe gleicher Reaktionsfähigkeit trifft, so werden Gallen von rundlicher Gestalt entstehen müssen. In sehr vielen Fällen wird aber die Fortleitung und Verbreitung des Gallenreizes nicht so regelmäßig sein und das „Reizfeld“ nicht kugel- oder kreisscheibenähnlich bleiben können. Für die Fortleitung des chemischen Agens, welches den Gallenreiz bedingt, und welches auf dem Wege der Diffusion sich verbreitet, werden, wie sich annehmen läßt, vor allem die Leitbündel schon wegen ihres Reichtums an langgestreckten, prosenchymatischen Elementen eine andere Rolle spielen als parenchymatisches Grundgewebe<sup>1)</sup>.

Gallen, bei welchen sich irgendeine Beziehung zwischen der Nähe und dem Verlauf der Leitbündel einerseits, der Fortleitung des Gallenreizes und der durch ihn bedingten abnormen Wachstumsvorgänge andererseits erkennen läßt, sind in großer Zahl vorhanden; doch ist diesen Beziehungen bisher wenig Beachtung geschenkt worden. Bei genauer Prüfung kann man wahrnehmen, daß bei manchen Blattgallen (z. B. *Pontania proxima*, *P. vesicator*) die feinen Netzadern des Blattes,

welcher kein Wachstum mehr eingetreten, sondern nur ein Verblässen der Grünfärbung wahrzunehmen ist.

<sup>1)</sup> Bei sehr vielen, vielleicht bei allen Gallen, die als Chemomorphosen anzusprechen sind, dürfte es sich bei der „Fortleitung des Gallenreizes“ um eine Fortleitung und Verbreitung des wirksamen chemischen Stoffes und nicht um eine Fortleitung chemischer Reize handeln; dafür, daß die dem Infektionszentrum fern liegenden Teile vom chemischen Agens selbst affiziert und nicht nur von einem zu ihnen geleiteten Reiz getroffen und zur Beteiligung an der Gallenbildung angeregt werden, scheint mir in vielen Fällen die spezifische Art ihres Reagierens zu sprechen. Doch ist die Möglichkeit, daß auch fortgeleitete chemische Reize fern von dem Infektionszentrum typische Gallenbildungsvorgänge auslösen, nicht außer acht zu lassen; vielleicht finden sich Beispiele hierfür in der Reihe derjenigen Gallen, welche wir auf „Auslösungsreize“ zurückführen werden (s. u.).

welche in radialer Richtung zur Peripherie der Galle hin verlaufen, in unmittelbarer Nähe vor dieser etwas parenchymreicher sind als in ihren übrigen Teilen. Selten freilich gewinnen diese Gewebeförderungen in den Leitbündeln, die wir unzweifelhaft mit den vom Infektionszentrum der Gallen ausstrahlenden Wirkungen ursächlich in Verbindung zu bringen haben, solche Dimensionen wie bei den Gallen des *Oligotrophus capreae* var. *major* (auf *Salix caprea*). Ausnahmsweise habe ich ähnliche, wenn auch sehr viel schwächere Nervenschwellungen auch bei den Gallen des *O. capreae* var. *minor* (auf derselben Wirtspflanze) beobachtet.

Unter den zahlreichen, den Nerven folgenden Blattgallen von länglichen Formen finden sich gewiß nicht wenige, deren gestreckte Gestalt weniger auf die Form des (den Nerven folgenden) Infektionsareales als auf die in der Richtung der Nerven geförderte Leitung des Gallenreizes zurückzuführen ist. Nähere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen hierüber wären sehr erwünscht.

Vom Wundreiz ist bekannt, daß er sich parallel zu der Richtung der Leitbahnen schneller fortpflanzt als senkrecht zu ihr<sup>1)</sup>. Von dem Gallenreiz gilt durchaus nicht ohne weiteres dasselbe; es wäre zu untersuchen, inwieweit bei langen, spindelförmigen Zweiggallen das Längenwachstum der infizierten Sproßteile, die longitudinale Ausdehnung des Infektionsareales und die in der Richtung der Sproßachse geförderte Leitung des Gallenreizes in den verschiedenen Fällen die Formung der Galle bestimmen.

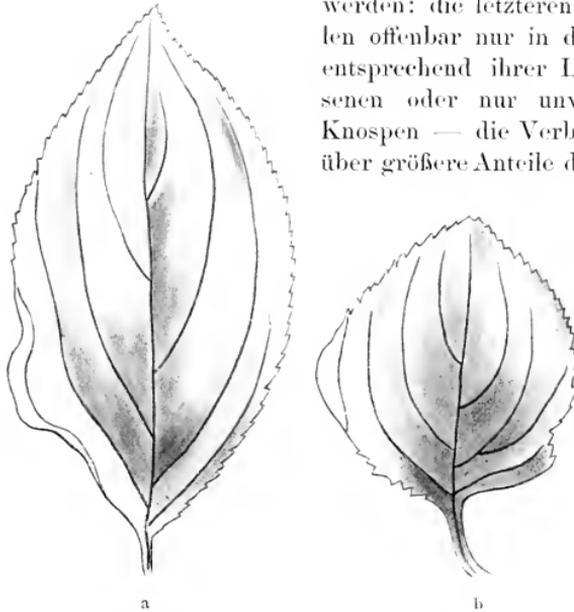
Selbstverständlich können auch gleichartige Gewebe verschiedenartiger Organe den Gallenreiz ungleich weit leiten. Ein solcher Fall scheint bei einer Coccidengalle (*Asterotecanium Massalongoianum* auf *Hedera helix*) vorzuliegen: an den Blattstielen scheint nach HOUARD<sup>2)</sup> der Reiz weiter geleitet zu werden als an den Achsen. —

Noch in anderer als der soeben beschriebenen Weise können die Nerven der Blätter — wenigstens die stärkeren unter ihnen — bestimmenden Einfluß auf Größe und Gestalt der Gallen und auf die Ausdehnung der vom Gallenreiz in Mitleidenschaft gezogenen Partien des Wirtsorgans gewinnen: sie können bei Pilzgallen die Einengung des Infektionsareals bedingen, indem sie der weiteren Ausbreitung des Mycels im Blattgewebe hinderlich werden, und ferner können sie die Ausbreitung der von den Gallenerzeugern ausgehenden „Reize“ — wie immer wir uns diese vorstellen wollen — hemmen und zu Grenzen

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. KÜSTER, Patholog. Pflanzenanatomie 1903. 155 ff.

<sup>2)</sup> HOUARD, Recherches anatomiques sur les gales de tiges: pleurococcidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903. 38, 152).

des Reizfeldes werden. Sehr deutlich ist z. B. bei den Gallen von *Exoascus Tosquinetii* auf *Abies* die Begrenzung der Gallen durch die Blattnerven erkennbar; seltener, dafür aber um so sinnfälliger ist dieselbe Wirkung der Blattnerven bei den Blattgallen des *Exobasidium vaccinii* auf *Vaccinium vitis idaea* erkennbar: an den vom Pilz durchwucherten Teilen ist die Blattspreite enorm verdickt, jenseits des hemmenden Blattnerven ist sie grün und dünn. Ähnliches liegt wohl vor, wenn die von Gallmilben erzeugten Erineumrasen (z. B. an *Acer*-Arten) von stärkeren Blatttrippen begrenzt werden: die letzteren wirken in solchen Fällen offenbar nur in der Weise, daß sie — entsprechend ihrer Lage in noch geschlossenen oder nur unvollkommen geöffneten Knospen — die Verbreitung der Gallmilben über größere Anteile des Blattes inhibieren<sup>1)</sup>.



Figur 141. Begrenzung des Gallenreizfeldes durch die Nerven: *Trichopsylla Walkeri* auf *Rhamnus cathartica*.

Wie die vom Gallenerzeuger ausgehenden, im Blattgewebe fortgeleiteten Wirkungen an den Nerven halten, erkennt man recht gut und gar nicht selten bei den Gallen der *Pontania vesicator* oder der *P. proxima* auf den Blättern von *Salix purpurea* u. a.: nur bis hart an den Mittelnerven der Blätter reicht die Verfärbung oder die Parenchymvermehrung, welche durch die vom Infektionszentrum ausgehenden Reize veranlaßt werden. Die ohrmuschelähnliche Galle der *Trichopsylla Walkeri* auf *Rhamnus cathartica* zeigt dasselbe vielleicht noch deutlicher: bei dem in Figur 141 a dar-

<sup>1)</sup> Dasselbe ist zuweilen auch für größere Gallenformen zutreffend. An den Blättern des Bergahorns z. B. kann man gelegentlich beobachten, daß die von *Eriophyes macrorrhynchus* erzeugten Beutelgallen mehr oder minder streng auf einzelne sektorähnliche Teile der Blattspreiten beschränkt bleiben, und das gallen tragende Areal der letzteren beiderseits von den Hauptnerven des Blattes von den gallenfreien Teilen geschieden wird.

gestellten Blatt ist das ganze Areal links von dem untersten Seitennerven der linken Spreitenhälfte deutlich unter den Einfluß der Gallenwirkungen gekommen; bei b sieht man einen Seitennerven erster und einen solchen zweiter Ordnung die Umgrenzung des Reizfeldes übernehmen: die dem Gallenreiz ausgesetzten Teile der Spreite sind heller als die normalen.

Bei den von *Trioza alacris* infizierten *Laurus*-Blättern macht sich die Gallenwirkung sehr oft nur auf einer Hälfte des Blattes in der Weise bemerkbar, daß diese in ihrer ganzen Ausdehnung blaß wird, und die Mittelrippe ein grünes und ein gelbes Feld in ganz ähnlicher Weise trennt, wie es bei sektorial panaschierten Pflanzen so oft der Fall ist. Ähnlich fällt die Begrenzung sehr oft bei den Blattrollgallen der *Schizoneura ulmi* aus; die Galle wird ganz scharf von der Mittelrippe begrenzt; in der Nähe der Blattspitze sieht man allerdings oft längs der Seitennerven schmale, blasse Streifen auch die gesunde Blattoberfläche durchziehen<sup>1)</sup>.

Der Widerstand, welchen die Blattnerven der Verbreitung der Gallenwirkung entgegenstellen, ist natürlich bei verschiedenen Gallenwirten und Cecidozoen — und vielleicht auch bei Gallenbildungen der gleichen Art bei verschiedenen Ernährungsbedingungen — ganz verschieden. Die von *Tetraneura ulmi* infizierten Blattareale werden zuweilen recht scharf von den stärkeren Nerven begrenzt, in andern Fällen ist keine derartige Begrenzung erkennbar. Im allgemeinen scheint aber der Satz zu gelten, daß stärkere Nerven, welche zu dem kreisrunden Diffusionsfeld in der Richtung der Tangente verlaufen, die weitere Ausbreitung des Gallenreizes leicht zu hemmen vermögen, während die in der Richtung des Radius verlaufenden, vom „Gallenreiz“ getroffenen Nerven diesen weiter zu leiten imstande sind als die benachbarten Grundgewebszellen.

Versuche zur Klärung der aus solchen Beobachtungen sich ableitenden physiologischen Fragen sind bisher weder an den genannten Objekten noch an ähnlichen jemals angestellt worden. —

Ob die Richtung des Diffusionsstromes auf die Ausbildung der Gallen irgendwie Einfluß gewinnen kann, derart, daß das Konzentrationsgefälle in den vom Gallengift getroffenen Zellen diese irgendwie polarisiert, möchte ich dahingestellt sein lassen. Daß eine Polarisation der Pflanzenzellen durch chemische Stoffe möglich ist, geht z. B. aus den Beobachtungen KNIEPS an *Fucus*-

<sup>1)</sup> An verschiedenen Standorten ist das Verhalten der erwähnten *Ulmus*-Gallen verschieden: an manchen Bäumen bildet die Mittelrippe die Grenze zwischen gesundem und krankem Blattmaterial, bei andern Bäumen ist auch ein zur Mittelrippe parallel verlaufender Streifen der gesunden Spreitenhälfte verblüht u. dergl. m.

Eiern hervor<sup>1)</sup>; vermutlich ist auch die Richtung der Zellteilungen, welche die Bildung des Wundkorkes einleiten, neben anderem auch von der Richtung abhängig, in welcher Zersetzungsstoffe von der Wundfläche her in die lebenden Zellen dringen. Daß analoge Wirkungen auch von den Gallengiften ausgehen können, wird zunächst nicht bestritten werden können; die bisher angestellten Untersuchungen lassen aber noch keine bündige Antwort auf die Frage zu<sup>2)</sup>. —

Das Areal, welches unter dem Einfluß des Gallenreizes sich in irgendeiner Weise verändert, ist bei verschiedenen Gallenarten ganz ungleich groß. HOUARD hat darauf aufmerksam gemacht, daß große Cecidozoön im allgemeinen einen großen „rayon d'activité cécidogénétique“ haben, kleine Cecidozoön einen kleinen. Liegen mehrere Gallentiere nahe beisammen, so kann sich ihre Wirkung summieren und ein größeres Areal im Wirtsorgan unter den Einfluß des Gallenreizes geraten, als wenn nur ein Individuum wirkt. Die Gallen der *Stefaniella trinacriæ* bestehen nach HOUARD bei Besiedelung des Wirtsorgans (Achsen von *Atriplex halimus*) durch einen Parasiten nur in Hyperplasie des Markes; liegen mehrere Larven beisammen, so wirkt der Gallenreiz noch auf die Rinde<sup>3)</sup>. Ähnliche Steigerungen in der Wirkung der Galleninfektion sind auch in verschiedenen andern Fällen leicht zu beobachten.

Namentlich viele Dipteren- und Hymenopteren gallen sind unter anderem auch dadurch gekennzeichnet, daß sie sich aus mehreren konzentrisch um Gallenerzeuger und Larvenhöhle sich legenden Gewebeschichten aufbauen, die durch ihre histologische Ausbildung sehr sinnfällig gegeneinander kontrastieren. Daß alle Schichten solcher Gallen (zum wenigsten in bestimmten Phasen ihrer Entwicklung) unter dem Einfluß der vom Gallentier ausgehenden Reize stehen oder gestanden haben, kann nicht bezweifelt werden; um so mehr muß das ungleiche Differenzierungsschicksal auffallen, das die verschiedenen Schichten erfahren. Die Ausbildung der einander so unähnlichen Schichten lediglich auf die vom Innern der Galle nach außen zu abnehmende Konzentration des Giftes ursächlich zurückzuführen, wird kaum befriedigen. Man könnte ferner zu der Annahme neigen, daß die vom Infektionszentrum her durch Diffusion sich verbreitenden

<sup>1)</sup> KNIPE, H., Beiträge zur Keimungsphysiologie und -biologie von *Fucus* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. 44, 635).

<sup>2)</sup> Abbildungen wie sie HOUARD z. B. für junge Gallen des *Nanophyes telephii* BREDEL (auf *Sedum telephium* L.) gegeben hat (a. a. O. 1903, 336), dürfen nicht zu der Meinung verführen, daß die Frage nach dem richtenden Einfluß des Gallenreizes schon im positiven Sinn gelöst wäre. Bei diesen und ähnlichen Bildern handelt es sich wahrscheinlich nur um dieselben Faktoren, wie sie bei vielen Verwandlungen wirksam werden.

<sup>3)</sup> HOUARD a. a. O. 1903. 401. — Wie sich wohl von selbst versteht, beweist die Größe erwachsener Gallen keineswegs, daß das Gallengift bei ihrer Bildung Strecken von der Größe des Radius ausgebildeter Gallen auf dem Wege der Diffusion durchwandern könne; vielmehr genügt eine Durchdringung der wenigen Zellschichten des Gallplastems durch das Gallengift, um die später eintretenden Wachstums- und Differenzierungsvorgänge verständlich zu machen.

Stoffe oder Stoffgemische in verschiedenen Abständen vom Diffusionszentrum qualitativ verschieden sind und die Ausbildung des pflanzlichen Gewebematerials daher ungleich beeinflussen; man könnte sich vorstellen, daß bestimmte Anteile der vom Infektionszentrum stammenden Giftstoffgemische bei der Diffusionswanderung durch die Zellen zurückbleiben — sei es, daß sie bereits in den Elementen der ersten, d. h. innersten Schichten chemische Bindung erfahren und unlösliche oder schwer diffundierende Verbindungen liefern, sei es, daß sie durch den von den Zellen entgegengesetzten Diffusionswiderstand zurückgehalten werden. Ich glaube, daß auf diesem Wege keine befriedigende Erklärung der Gewebeszonenbildung in den Gallen wird gewonnen werden können; da aber durch die Schichtung der Gallengewebe die soeben angedeuteten Erklärungsversuche nahe genug gelegt werden, wollte ich diese Fragen wenigstens mit einigen Worten schon hier streifen. Wir kommen unten darauf noch zurück (p. 299).

## E. Die Gallen als Korrelationsänderungen.

Zwischen den einzelnen Teilen, den verschiedenen Organen, Geweben und Zellen einer Pflanze bestehen Beziehungen, welche alle Lebensäußerungen der Teile mehr oder minder stark beeinflussen. Wir nennen diese Beziehungen Korrelationen<sup>1)</sup> und werden wohl mit der Annahme, daß sie in erster Linie ernährungsphysiologischer Natur sind, nicht fehlgehen. Das Zustandekommen eines charakteristischen Verzweigungsmodus, bestimmter Symmetrieverhältnisse und überhaupt aller bei den Angehörigen einer Spezies sich gesetzmäßig wiederholenden Formen ist ohne Korrelationen zwischen den einzelnen Teilen der Pflanze nicht vorstellbar; erst die Korrelationen lassen die Entwicklung eines Organismus sich „harmonisch“ abspielen und geben der Gestaltungstätigkeit eines Organs oder Organkomplexes den Eindruck des Geregeltens; denn die Korrelationen beeinflussen Dauer und Intensität des Wachstums, Form und Größe und entscheiden oft über Leben und Tod der einzelnen Teile einer Pflanze.

Die Korrelationen des Wachstums eines Organismus können auf verschiedene Weise gestört werden: vor allem durch Entfernen eines Teiles der Pflanze, durch künstliche Hemmung seiner Wachstumstätigkeit u. s. f.: eine Störung in den Korrelationen des Wachstums ruft abnormes Wachstum, abnorme Gestaltung usw. hervor. Planmäßig durchgeführte Experimente lassen nicht nur Licht auf die größere oder geringere Bedeutung einzelner Teile für die Entwicklung des Ganzen fallen, sondern sind auch geeignet, allmähliche Einsicht in die Natur der Korrelationen selbst anzubahnen.

Uns interessiert hier namentlich, daß Parasiten der verschiedensten

<sup>1)</sup> GÖBEL, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes (Botan. Ztg. 1880. 38, 753). PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904. 2, 195 ff.

Art in stande sind, die Wachstumskorrelationen im Organismus der Wirtspflanzen in der verschiedensten Weise zu stören.

Einen besonders auffälligen Ausdruck der durch den Gallenreiz veränderten Korrelationen zwischen den einzelnen Organen der Pflanze finde ich darin, daß die unter dem Einfluß der Gallenerzeuger heranwachsenden und sich differenzierenden Teile der Wirtspflanze in sehr vielen Fällen die Mannigfaltigkeit vermissen lassen, welche die normalen Teile erkennen lassen: während in normal sich entfaltenden Blüten die verschiedenen Wirtel der Blütenorgane aus sehr unähnlich gestalteten Blättern bestehen, wird durch Vergrünung und Füllung der infizierten Blüten eine Tilgung dieser Mannigfaltigkeiten herbeigeführt. Aus zygomorphen Korollen werden aktinomorphe, oder es wird wenigstens eine Annäherung an das polysymmetrische Schema erkennbar usw.<sup>1)</sup> (s. o. p. 98).

Bei der Bildung von Hexenbesen werden Knospen zum Treiben gebracht, deren Wachstum beim normalen Walten der Korrelationen von den anderen Teilen des betreffenden Sprosses im Schach gehalten worden wäre: statt des charakteristisch verzweigten Flieder-, Buchen- oder Birkenastes entsteht ein ungeordneter Besen oder ein dichter Astknäuel. Daß aber überhaupt noch Organe an den infizierten Partien der Wirtspflanze entstehen und noch dazu Organe, welche den normalen des betreffenden Wirtes mehr oder minder ähnlich sind, beweist, daß in dem kranken Teil keineswegs alle normalen Korrelationen aufgehoben oder auch nur gestört worden sind.

Ähnliche Betrachtungen lassen sich für viele andere Arten der organoiden Gallen anstellen und sind auch den histioiden Gallen gegenüber angebracht. Auch ihre Gestaltungs- und Differenzierungsanomalien werden als Symptom irgendwelcher Korrelationsstörungen aufgefaßt werden können.

*Myzus ribis*, welcher die Blätter von *Ribes*-Arten deformiert, und viele andere Gallenerzeuger lassen dem befallenen Objekte doch noch den Charakter des Blattes: diejenigen Korrelationen, welche auf das Zustandekommen einer Blattform hinwirken, bleiben

<sup>1)</sup> Auch bei der Ausbildung der Gewebe ist der Mangel an Mannigfaltigkeiten gegenüber der histologischen Differenzierung der normalen Teile nicht zu verkennen: das Mesophyll der infizierten Blätter bleibt homogen u. s. f. (s. o. p. 225). Ich möchte aber diese Fälle mit den oben genannten deswegen nicht ohne weiteres in eine Reihe bringen, weil es sich bei dem Ausbleiben der histologischen Mannigfaltigkeiten in den angeführten Fällen nur um eine Hemmung der Differenzierung, um ein Festhalten an frühen Entwicklungsphasen der betreffenden Gewebe handelt. Zum mindesten bei mehreren der im Text genannten organoiden Gallen dürften die Verhältnisse aber wesentlich komplizierter liegen.

also noch wirksam. Die Unähnlichkeit des infizierten Organs mit dem entsprechenden normalen kann aber größer und größer werden, so daß wir in den infizierten Organen schließlich kaum noch einen Rest der für die normalen Organe charakteristischen Eigenschaften finden.

Eine besonders energische Wirkung des Gallenreizes auf die zwischen den Zellen des Mutterbodens bestehenden Korrelationen liegt dann vor, wenn völlig regellos geformte Gewebemassen entstehen; die Gewebzapfen und Gewebeleisten, die unter der Einwirkung vieler Gallmilben (s. o. p. 147, 206) gebildet werden, und manche Mycoecidien möchte ich hierher rechnen. Völlig ohne Korrelationen wächst natürlich auch solch ein unregelmäßiges Gebilde nicht heran; denn wo immer Zellen zu einem Gewebe sich zusammenfügen, müssen immer irgendwelche Beeinflussungen von Zelle zu Zelle vorliegen; — aber Korrelationen, welche auf die äußere Gestaltung der wuchernden Gewebemasse in gesetzmäßiger Weise und im Sinne normaler Gestaltung modellierend wirken, scheinen hier ebenso zu fehlen, wie bei den Callusgeweben, die manchmal in ganz seltsam regellosen Formen hervorzutreten<sup>1)</sup>. Es wäre vorstellbar, daß zunal unter den Mycoecidien manche kugelförmige Gallen ihre Form ganz unabhängig von Korrelationen bekommen, und ihre Gestalt (Gallen des *Exobasidium rhododendri* u. a.) ausschließlich oder vorzugsweise auf Spannungswirkungen zurückzuführen ist.

Wenn ein Komplex von Zellen eines Blattes durch einen Parasiten zur Bildung eines Vegetationspunktes angeregt wird, so wird die Folgerung zulässig sein, daß hier die infizierten Zellen den Einflüssen, welche die Nachbarschaft auf ihre Gestaltung haben, nach der Infektion nicht mehr in dem Maße unterliegen wie beim normalen Verlauf der Ontogenese, daß aber die Zellen untereinander in neue korrelative Beziehungen getreten sind, in Beziehungen, welche den in Vegetationspunkten normaler Art wirksamen außerordentlich ähnlich oder sogar gleich sind.

Diese Gallen vermitteln den Übergang zu der vierten und letzten Gruppe von Gallen, bei welchen ebenfalls zwischen den Zellen des „Gallplastems“ (s. o. p. 187) und den von ihm sich ableitenden Zellen neue Korrelationen entstehen, aber qualitativ neuartige Beziehungen, welche mit den normalen Korrelationen wohl eine gewisse Ähnlichkeit haben können, aber sich doch von ihnen durch wesentliche Züge unterscheiden. Hierher gehören diejenigen Gallen, die wir als proplasmatische bezeichnet haben.

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie 1903. 156, 157.

Wie wir uns eine normale Blüte nicht ohne bestimmte Korrelationen zwischen den einzelnen Teilen der Gewebemasse, aus welchen sie sich formt, zustande gekommen denken können, ebensowenig werden wir einer solchen Annahme gegenüber den Gallen von *Cynips Hartigii*, *C. polycera*, *C. caput medusae* und zahlreichen anderen entraten können. Das Rätselhafte dieser und aller ähnlichen Gallengebilde liegt eben darin, daß unter dem Einfluß bestimmter Gallengiftstoffe zwischen den Zellen des Infektionsareales solche neuartige Beziehungen der verschiedensten Art sich ausbilden können.

Zu der Erwägung, daß auch die bei der Ausgestaltung einer komplizierten, reich gegliederten Cynipidengalle wirksamen Korrelationen denjenigen, welche in normalen Anteilen der Wirtspflanze walten, noch mehr oder minder ähnlich sein dürften, führt uns nicht die Betrachtung ihrer äußeren Gestalt, sondern die ihrer inneren Struktur.

Es ist entschieden sehr auffallend, daß Gallen der verschiedensten Wirtspflanzen, die von verschiedenen Coccidzoen erzeugt worden und äußerlich einander ganz unähnlich sind, hinsichtlich ihrer Gewebedifferenzierung in wesentlichen Merkmalen übereinstimmen: innen finden wir jedesmal dieselbe Schicht inhaltsreicher, dünnwandiger Parenchymzellen, weiter nach außen eine derbwandige Schicht und verholzte Zellwände und als äußerste Zone meist mehrere Lagen dünnwandiger Zellen. Diese Schichtenfolge erinnert an den Bau dikotyler Achsen: das Mark der letzteren würde dem Nährgewebe der Gallen entsprechen, das Xylem dem mechanischen Gewebemantel, primäre Rinde und Phloem schließlich der Gallenrinde<sup>1)</sup>. Bei anderen Gallen spricht sich die Ähnlichkeit mit den Achsen in der Anordnung der Leitbündel aus: in den dünnen Stielchen, welche die Gallen von *Dryophanta folii* u. a. mit ihrem Mutterboden verbinden, finden wir denselben Bündelring wie in normalen Achsen. Sehr auffallend ist die Verteilung der leitenden Gewebe in der Chalcidengalle, welche J. und W. DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN an den Luftwurzeln von *Ficus retusa* var. *nitida* und *F. pilosa* gefunden

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER, E., Neue Ergebnisse auf dem Gebiet der pathol. Pflanzenanatomie (Ergebn. d. allg. Pathol. u. pathol. Anatomie, Abt. 1 1907. 11). TROTTER, A., Sulla possibilità di una omologia caulinare nelle galle prosoplastiche (Marcellia 1910. 9, 109). KÜSTER, E., Über die Sproßähnlichkeit der prosoplastischen Gallen (ibid. 159). HOUARD (1903 a. a. O. 266) vergleicht die Gallen des *Andricus Sieboldi* auf *Quercus* mit kleinen Adventivtrieben. Die Ähnlichkeit vieler Gallen mit Sprossen scheint auch BEYERINCK beschäftigt zu haben (vgl. 1888, a. a. O.).

haben<sup>1)</sup>. Auf Figur 127 ist der Querschnitt durch eine Galle und ihr Mutterorgan, links der normale Teil der Wurzel, rechts die Galle dargestellt; die Ähnlichkeit der Leitbündelanordnung mit der der Achsen ist unverkennbar. Von Gallen, in welchen die Tiere ums Leben gekommen sind, geben die genannten Autoren an, daß sich in dem inneren Parenchym ein zweiter geschlossener Zylinder von Leitbündeln bilde.

Ebenso wie die Schichtenbildung in dem sich differenzierenden normalen Achsengewebe möchte ich auch die Schichtenbildung bei den in Rede stehenden Gallen auf „Selbstdifferenzierung“ in Roux's Sinne<sup>2)</sup> zurückführen, d. h. auf eine Veränderung, zu welcher alle determinierenden Ursachen im Gallengebilde selbst liegen. Der Hinweis auf die nach Galleninfektion entstehenden Adventivsprosse (s. o.) wird das Gesagte verständlich machen: auch bei ihnen handelt es sich um Gebilde, welche zwar unter dem Einfluß eines äußeren Reizes entstanden sind, die aber ihre (vom Normalen wenig abweichende) Struktur offenbar auf demselben Wege der Selbstdifferenzierung bekommen wie normale Sproßanteile. Dasselbe dürfte auch für die prosoplasmatischen Gallen, deren Sproßähnlichkeit hier erklärt werden soll, zutreffend sein; auch bei ihnen handelt es sich um pathologische Neubildungen, bei deren innerer Ausgestaltung Differenzierungsprozesse sich abspielen, welche kausal mit den der normalen Sproßontogenese in vieler Beziehung übereinstimmen. Das Thema, das überaus zahlreiche prosoplasmatische Gallen mit ihrer Gewebedifferenzierung wiederholen, kennen wir von der normalen Anatomie her, es hat mit dem Gallenreiz direkt wenig oder gar nichts zu tun; — die Variationen des Themas aber, welche die histologische Eigenart der Gallen ausmachen, sind die Reaktionen des wachsenden und sich differenzierenden Gallengewebes auf die spezifisch verschiedenen Gallenreize. — Ich glaube, daß diese Annahme sich mit den Tatsachen besser in Einklang wird bringen lassen, als die ursächliche Zurückführung der Schichtenbildung auf die Diffusionszonen des Gallengiftes (bzw. der Giftgemische, vgl. o. p. 295). —

Für die Erforschung der Korrelationen werden die Gallen auch dadurch wertvoll, daß durch sie auch die nicht infizierten Teile der Wirtspflanze korrelativ beeinflußt werden können. Bei Erörterung der Beziehungen zwischen Gallen und Wirtspflanzen (Kap. VII) wird hierauf zurückzukommen sein. Das Unter-

<sup>1)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, J. u. W., Kleinere cecidologische Mitteilungen II (Ber. d. D. Bot. Ges. 1910. 28, 169).

<sup>2)</sup> ROUX, W., Einleitung zu den „Beiträgen z. Entwicklungsmechanik des Embryo“ (Zeitschr. f. Biol. 1885. 21; vgl. auch Ges. Abhandl. 1895. 2, 15).

suchungsmaterial, das die von Gallenerzeugern infizierten Pflanzenindividuen für die Erforschung dieser Fragen bieten, hat bisher keineswegs genügende Beachtung gefunden.

Die Korrelationen, welche zwischen den einzelnen Teilen eines pflanzlichen Organismus bestehen, haben auf die Fähigkeit der Teile, auf bestimmte Reize zu reagieren, großen Einfluß; Störungen in den Korrelationen können sich neben anderem dadurch bekunden, daß die Befähigung zu bestimmten Reizreaktionen sich mehr oder weniger auffällig verändert, oder daß die „Stimmung“ oder der Tonus der beeinflussten Organe andere werden als bei ungestörtem Fortbestand und ununterbrochener Betätigung der normalen Korrelationen.

Auch bei der Gallenbildung scheinen Änderungen im Tonus und überhaupt Änderungen in der Reaktionsfähigkeit und der Reaktionsweise der unter den Einfluß des Gallenreizes geratenen Zellen gegenüber den verschiedensten Agentien eine nicht geringe Rolle zu spielen.

Von den Zweigen vieler Hexenbesen ist bekannt, daß sie sich negativ geotrop nach oben wenden. Sehr auffällig ist das lotrechte Wachstum z. B. an dem der Weißtanne (s. o. Fig. 133); aus dem infizierten, dorsiventral beblätterten Seitensproß der Wirtspflanze wächst der radiäre Stamm des Hexenbesens negativ geotrop hervor. Bei der Kirsche streben die Hexenbesenäste (*Exoascus cerasi*) im Bogen deutlich nach oben. *Euphorbia*-Arten vom prostraten Typus verlieren ihren normalen Habitus, wenn nach Infektion durch Rostpilze anstatt der niederliegenden Zweige vertikal aufgerichtete entstehen. Auch an den Hexenbesen der *Puccinia Rübsaameni* auf *Origanum vulgare*<sup>1)</sup>, an die von *Calyptospora* oder *Exobasidium* infizierten *Vaccinium*-Zweige und schließlich an die von *Anabaena* besiedelten Cycadeenwurzeln (vgl. Fig. 9) möchte ich hier erinnern. Ferner sind bei manchen Milbengallen die nach der Infektion sich entwickelnden Äste auffallend negativ geotrop; mir ist diese Erscheinung namentlich bei den von *Eriophyes cladophthirus* an *Solanum dulcamara* erzeugten Hexenbesen wiederholt aufgefallen<sup>2)</sup>. —

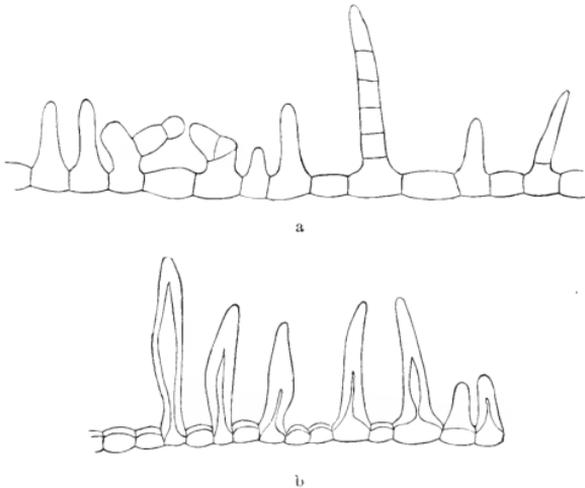
Bei der Ausgestaltung der histioiden Gallen spricht der Umstand mit, daß die Gewebe der jungen Gallen auf bestimmte Faktoren

<sup>1)</sup> MAGNUS, P., *Puccinia Rübsaameni*, P. MAGN. n. sp., eine einen einjährigen Hexenbesen bildende Art (Ber. d. D. Bot. Ges. 1904. 22, 344).

<sup>2)</sup> Ob Änderungen im reizphysiologischen Verhalten im Spiele sind, wenn beispielsweise infizierte Blätter entsprechend ihrer Knospenlage dauernd aufgerichtet stehen bleiben, anstatt sich epinastisch von der Achse abzukrümmen (*Perrisia salicis* auf *Salix* sp.), oder infizierte Blüten, z. B. bei *Polygala* (nach Infektion durch eine Cecidomyide) sich ähnlich verhalten (vgl. THOMAS, Alpine Mückengallen, Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1892. 42, 356, 367), bedarf näherer Untersuchung.

anders reagieren als die Gewebe normaler Anteile der Wirtspflanze. Es mag gestattet sein auf diese Verhältnisse hier mit einigen Worten einzugehen, obschon nicht alles, was angeführt werden soll, mit den Störungen und Änderungen der Korrelationen in direktem Zusammenhang steht.

Vor allem möchte ich darauf hinweisen, daß manche Eigentümlichkeiten der Gallen offenbar mit der Transpiration eng zusammenhängen; wir wissen, daß diese die histologische Struktur der Pflanzenorgane weitgehend beeinflusst. Figur 113 zeigt ein Stück der Galle des *Eriophyes similis* (auf Blättern von *Prunus spinosa*): die Epidermis



Figur 142. Einfluß der Transpiration auf die Ausbildung der Gallengewebe: Epidermis aus einer normal ausgebildeten (a) und einer unfertig gebliebenen Galle (b) des *Pemphigus marsupialis* auf *Populus pyramidalis*.

ist an verschiedenen Stellen ganz verschieden ausgebildet: inwendig ist sie dünnwandig, hie und da trägt sie breite, keulenförmige, plasmareiche Haare; an der Öffnung und außen ist die Epidermis erheblich dickwandiger; fast sämtliche Zellen sind zu längeren oder kürzeren Haaren ausgewachsen, die den Eiweißhaaren des Inneren ganz unähnlich sind. Andere Beispiele für ebenso unvermittelte Unterschiede zwischen innen und außen ließen sich in großer Zahl anführen.

Figur 142 zeigt Stücke von zwei Querschnitten durch Gallen des *Pemphigus marsupialis* auf *Populus pyramidalis*. Bei a handelt es sich um ein Stück der normalen Galle, deren Epidermis auf der den Gallentieren zugewandten Seite dünnwandig ist und einzellige oder mehrzellige, manchmal callusähnlich sprossende Haare trägt; die bei b ge-

zeichnete Epidermis stammt aus einer unvollendet gebliebenen, verlassenen Galle, bei der kein Beutel, kein abgeschlossener Raum entstanden ist; die infizierten Teile der Blätter sind nur schwielentartig verdickt, und ihre Epidermiszellen tragen die in der Figur gezeigten sehr dickwandigen Trichome.

Daß die Transpirationsverhältnisse, welche im Innern der Galle herrschen, die Ausbildung der inneren Gewebe und namentlich die der Epidermis beeinflussen und insbesondere die Dünnwandigkeit der letzteren — die mit geringen Ausnahmen alle Beutel- und Umwallungsgallen kennzeichnet (s. o. p. 205) — herbeiführen, kann nicht zweifelhaft sein; selbst bei sehr unvollkommenem Verschuß ändern sich, wie ich mit Hilfe der Intumeszenzen an den Espenblättern zeigen konnte<sup>1)</sup>, die Transpirationsverhältnisse im Innern der abnormen Gebilde sehr stark. Ob auch noch andere Einzelheiten im Bau der inneren und äußeren Epidermis von den Transpirationsverhältnissen abhängig sind, und inwieweit neben diesen noch der Einfluß der unmittelbaren Nähe des Gallentiers seine Bedeutung auf die Differenzierung der Gewebe hat, muß von Fall zu Fall erst experimentell geprüft werden. Versuche in dieser Richtung wären sehr erwünscht.

Ich vermute, daß nicht nur manche Eigenschaften der Epidermis und ihrer Trichome, sondern auch der tiefer liegenden Grundgewebeschichten sich auf die Wirkung der Transpirationsverhältnisse werden zurückführen lassen. So z. B. ist von Interesse, daß bei der Eschengalle von *Perrisia fraxini* die zu Steinzellen sich umwandelnden Parenchymzellen in der Nähe der Larvenhöhle erst einige Schichten unter der Epidermis liegen, während sie am Ausgange und in dessen Nähe bis an die Epidermis reichen, und auch diese selbst dickwandig ausgebildet ist (vgl. Fig. 101 c) u. dergl. m.<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Vgl. KÜSTER, E., Cecidiologische Notizen II (Flora 1903. 92, 380, 394). Die Bedeutung der Transpiration für die Ausbildung der Zellen mancher Gallen hat BEYERINCK (1882 a. a. O.) bereits gewürdigt. Verwundet man Eichenknospen in ähnlicher Weise, wie es *Biorrhiza aptera* vor der Eiablage tut (vgl. Fig. 5 a), so entsteht ein kleinzelliger Callus; größere Calluszellen und ein Gewebe, welches jungen Stadien der Galle von *Biorrhiza pallida* in manchen Beziehungen gleicht, werden an der Wundfläche dann gebildet, wenn das Wundgewebe nur wenig transpiriert. Mit BEYERINCK werden wir annehmen dürfen, daß auch nach der Verwundung der Knospe durch die Gallwespe das Wundgewebe nur schwach transpirieren kann.

<sup>2)</sup> Eine Wirkung des Außenmediums — etwa eine Wirkung der Transpiration — liegt aber keineswegs immer dann vor, wenn die Epidermis oder die ihr benachbarten Grundgewebeschichten von bestimmten Differenzierungsvorgängen ausgeschlossen bleiben. Hierüber kann man sich zuweilen an den Gallen von *Oligotrophus capreae* informieren, deren mechanischer Mantel niemals aus der Epidermis hervorgeht, und von dieser stets durch eine oder zwei (selten mehr) Lagen

Weiterhin möchte ich die Vermutung aussprechen, daß die Form, welche das zur Galle sich ausbildende Plaster annimmt, bei der Differenzierung der Gewebe kausale Bedeutung gewinnen kann. Bei der in Figur 113 dargestellten Galle und bei vielen anderen läßt sich beobachten, daß die Gewebsvorsprünge, welche am Eingang der Bentelgallen oder vieler offener Umwallungsgallen sich finden, besonders markante Ausbildung ihrer Gewebe erfahren, die in der Produktion besonders kräftiger Trichome oder massiver Gewebewucherungen („Münchingswall“) sich bekundet. In diesen Fällen ebenso wie bei der Bildung von kompliziert gestalteten Auswüchsen an den Rändern mancher Cynipidengallen (*Cynips caput medusae*) ist vielleicht NOLLS „Formspannung“ (morphostatische Oberflächenspannung) für die Entstehung der angeführten, durch lokales Wachstum entstandenen Formeigentümlichkeiten verantwortlich zu machen<sup>1)</sup>. —

Auch auf Wundreiz reagieren die vom Gallenreiz betroffenen Gewebe offenbar anders als normale; der Riesencallus, welchen die Galle der *Biorrhiza pallida* (auf *Quercus*, s. o. Fig. 138) darstellt, scheint für diese Annahme zu sprechen.

Die fremdartige, verwunderliche Gestalt, die nicht wenigen Gallen eigen ist, unterscheidet diese von den normalen Anteilen oft so gründlich, daß schon wiederholt die Frage aufgeworfen worden ist, ob bei der Gallenbildung etwas Fremdes oder „Neues“, dessen Erzeugung der Wirtspflanze beim ungestörten Verlauf ihrer Entwicklung durchaus unmöglich bleibt, produziert werden kann, oder ob die Gestaltungsprozesse immer dieselben sind wie bei der normalen Ontogenese, und nur die Kombination, in welcher sich diese Prozesse abspielen, von der beim typischen Entwicklungsgange verwirklichten sich mehr oder minder stark unterscheidet.

Die Antwort auf die Frage wird verschieden ausfallen müssen, je nachdem ob man die morphologische Ausgestaltung der Gallen als Ganzes oder die Teilprozesse ihres Wachstums und ihrer Differenzierung im Auge hat, — und ferner nach dem Sinn, den man dem Worte „neu“ hier geben will.

Eine flüchtige Umschau unter den Cynipidengallen der Eichen und Rosen kann es nicht zweifelhaft lassen, daß unter dem Einfluß des

dünnwandigen Grundgewebes getrennt bleibt. Zuweilen bilden sich blattunterseits am Porus der Galle Grundgewebswülste, die von keiner Epidermis überkleidet sind; die mechanische Schicht kommt auch in ihnen zur Entwicklung und zwar unmittelbar an ihrer Oberfläche (vgl. die Fig. 93). Die Wirkung des Außenmediums ist es demnach nicht, welche an den übrigen Teilen die Bildung eines mechanischen Mantels in die Tiefe verlegt, sondern wahrscheinlich die eigenartige Reaktionsunfähigkeit der Epidermis und der ihr anliegenden Zellschichten.

<sup>1)</sup> Vgl. NOLL, E., Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln (Landwirtsch. Jahrb. 1900. 29, 361); Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biolog. Zentrabl. 1903. 23, 281, 404). NORDHAUSEN, M., Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. 44, 557).

Gallenreizes Formen an der Pflanze entstehen, die normalen Individuen völlig fremd sind. BEYERINCK nennt einmal die *Kollari*-Galle ein besonderes, eigenartiges Organ der Eiche, das ebenso wie das Blatt der Eiche oder ihre Blüte diese Bewertung verdiene.

Umständlicher ist die Frage nach „neuartigen“ anatomischen Bausteinen in den Gallen zu beantworten<sup>1)</sup>.

Die Annahme, daß die Zellen der Gallen dieselben wären wie die, welche die normalen Organe der Wirtspflanze aufbauen, daß aber ihre Gruppierung eine andere sei als in diesen, ist jedenfalls nicht zutreffend. In Größe und Form weichen vielmehr die Zellen der Gallen nicht nur von den Zellen des gallentragenden Wirtsorgans, sondern des Wirtsorganismus überhaupt wesentlich ab. So große Zellen, wie die von den Älchengallen (Fig. 97 e), von der Blasengalle von *Viburnum* (Fig. 87) oder den Erineungallen (z. B. Fig. 111) her bekannten, kommen in den normalen Wirtsorganismen nie und nirgends vor. Dasselbe gilt für die Gestalt der Zellen, wie namentlich durch einen Vergleich der komplizierten (vgl. Figur 90 und 111) Zellenformen verschiedener Gallen mit den entsprechenden normalen klar wird. Zweiarmlige Haare, wie sie die Gallen des *Neuroterus numismalis* kennzeichnen (Fig. 118 b), sind bei Eichen normalerweise niemals anzutreffen usw. Schließlich unterscheiden sich noch die Zellen der Gallen hinsichtlich der Ausbildung ihrer Membranen von den normalen Zellen: einseitig verdickte Steinzellen, wie sie in Cynipiden- und Dipteren gallen auftreten (s. o. p. 229, Fig. 122, 123), treten in den Wirten (*Quercus*, *Salix*) niemals auf<sup>2)</sup>. Sklereidenhaare sind wohl von den Gallen der Esche (Fig. 115), aber nicht von ihren normalen Organen her bekannt. Dasselbe trifft für die merkwürdigen dickwandigen Haare in den Gallen von *Perrisia ulmariae* zu (Fig. 114), für die Sekrethaare mancher Eichengallen (Fig. 120) und für sehr viele andere Einzelheiten der Gallenanatomie.

Die Verbreitung der Zellenformen, welche in normalen Geweben nicht auftreten, ist namentlich bei vielen komplizierten prosoplasmatischen Gallen sehr viel größer als es GÖBEL und DE VRIES zu glauben scheinen; zieht man auch diejenigen Zellen, welche namentlich durch abnorme Größe von den normalen sich unterscheiden, als „neuartig“

<sup>1)</sup> Ich verweise auf die ausführlichere Behandlung der Frage in meiner Pathologischen Pflanzenanatomie 1903. Vgl. auch GÖBEL, Organographie 1898. 169, 170. DE VRIES, Intracellulare Pangenesis 1889. 117. BERTHOLD, Untersuch. zur Physiologie der pflanzlichen Organisation 1898. 1, 9 u. a.

<sup>2)</sup> KÜSTER, Bemerkungen über die Anatomie der Eichen, als Vorstudie für ecceidiologische Untersuchungen (Bot. Zentralbl. 1900. 83, 177). WEIDEL, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche (Flora 1911. 102, 279).

in Rechnung, so werden gewiß außerordentlich viele Gallen lediglich aus Zellen bestehen, welche in normalen Organen nicht anzutreffen sind.

Die Bildungsvorgänge, durch welche jene neuartigen Zellen zustande kommen (Flächenwachstum und Dickenwachstum der Membran), sind freilich dieselben wie in der normalen Zellen- und Gewebeentwicklung, so daß wir auch für die atypischen Gestaltungen der Gallen mit ROUX konstatieren können, daß sie durch die typischen elementaren Bildungsweisen vollzogen werden, und diese nur am unrechten Ort, zu unrechter Zeit oder in unrichtiger Intensität und Richtung stattfinden<sup>1)</sup>.

## F. Die Gallen als Variationen.

BEYERINCK hat die Frage aufgeworfen, ob vielleicht die cecidiogene Substanz ebenso wie das Protoplasma der Wirtspflanze ein lebendiger Stoff sei und in dieser unbegrenzt fortwachsen oder vielleicht dem Protoplasma des Wirtes eine bleibende Veränderung aufprägen könne: in beiden Fällen müßten, wenn man das Wachstum einer Galle oder eines ihrer Teile über das normale Maß hinaus fördern könnte, die neu sich entwickelnden Teile dieselben Eigenschaften aufweisen wie die Galle selbst. „Wenn umgekehrt die cecidiogene Substanz an sich nicht wachsen und auch nicht durch Umbildung des pflanzlichen Protoplasmas neues, reproduktionsfähiges Protoplasma erzeugen kann, so muß man, im Falle von Überentwicklung, die ursprünglichen Charaktere der Organe, woraus das Cecidium entstanden ist, zurückkehren sehen.“

„Der Versuch hat gezeigt, daß es dieser letztere Umstand ist, welcher wirklich eintritt. Ein durch einen beblätterten Stengel erzeugtes Cecidium ändert sich, im Falle von Wachstum über die normale Grenze, in einen vollständig normalen, beblätterten Zweig; — eine durch Cecidiogenesis veränderte Wurzel kehrt unter diesem Verhältnis zur normalen Wurzel zurück; ein durch Cecidiogenesis verändertes Blatt wird zu einem normalen Blatte.“<sup>2)</sup>

Durchwachsene Gallen, d. h. solche Akrocecidien, bei welchen der Vegetationspunkt des infizierten Sprosses im allgemeinen verloren geht, ausnahmsweise aber erhalten bleiben und das Längenwachstum der Achse

<sup>1)</sup> Vgl. ROUX, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905. 251.

<sup>2)</sup> BEYERINCK, M. W., Über das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina* (Botan. Zeitg. 1888. 46, 1).

fortsetzen kann, sind nicht gerade selten in der Natur anzutreffen. Figur 143 stellt eine durchwachsene Galle von *Perrisia capitigena* auf *Euphorbia cyparissias* neben einem typischen d. h. nicht durchwachsenen Cecidium dar: während beim typischen Verlauf der Dinge die Triebe der *Euphorbia* mit den Blattschöpfen abschließen, entsteht in dem dargestellten Ausnahmefall aus dem Innern der Galle heraus ein kräftiger, in allen Stücken durchaus normaler Sproß. Während die Blattschöpfe,



Figur 143. Durchwachsene Triebspitzengalle: *Perrisia capitigena* auf *Euphorbia cyparissias*. a, normales, — b, durchwachsenes Gallenindividuum.

welche *Perrisia crataegi* an Rotdorn entstehen läßt, meist ein weiteres Wachstum der infizierten Triebe ausschließen, findet man an manchen Standorten wohl 50 Prozent aller Gallen oder noch mehr durchwachsen, ja sogar wiederholt durchwachsen, derart, daß der austreibende Sproß an seiner Spitze abermals infiziert, die neu entstandene Galle abermals durchwachsen wird, und der aus ihr hervortreibende Sproß schließlich mit einer dritten Galle gleicher Art definitiv abschließt. Diese etagenartig durchwachsenen Gallen, die stets Sprosse von völlig normalem Aussehen aus sich hervortreiben lassen, scheinen an üppig ernährten *Crataegus*-Exemplaren sehr viel häufiger zu sein als an mittelmäßig ernährten.

Um auch ein Beispiel aus der Reihe der Wurzelgallen zu nennen, sei erwähnt, daß aus den Nodositäten reblauskranker *Vitis*-Wurzeln normale Würzelchen hervortreiben können<sup>1)</sup>.

Im kleinen kann man dieselbe Erscheinung des Durchwachsens an den Gallen der *Notommata Werneckii* beobachten, aus welchen zuweilen normale *Vaucheria*-Fäden hervorsprossen.

Aus einem von BEYERINCK angeführten Beispiel (a. a. O.) geht hervor, wie sehr man durch künstliche Steigerung der Ernährungszufuhr das Wachstum der Gallen über das Normalmaß hinaus fördern kann: wenn man an Rosensträuchern, die von *Rhodites rosae* infiziert sind, zu einer Zeit, in der die Gallen noch in ihren ersten Anfangsstadien sich befinden, die Wurzelohden und die Seitenzweige entfernt und dadurch die Nährstoffzufuhr zu den Gallen begünstigt, so kann man einzelne der Filamente, welche die Bedegware bekanntlich auskleiden (s. o. Fig. 81), zu einfachen oder gefiederten Blättchen von durchaus normalen Qualitäten auswachsen sehen.

Weiterhin führt BEYERINCK z. B. an: durchwachsene Gallen von *Eriophyes avellanae* auf *Corylus avellana*, die auch von anderen Autoren beobachtet worden sind, normale Seitenzweige aus den Weidengallen (*Salix alba*) von *Rhabdophaga rosaria*, normale Wurzeln aus den Gallen der *Mayetiola poae*. —

Die Bedingungen, welche in der freien Natur unabhängig von gewaltsamen Eingriffen die Gallen zum Durchwachsen bringen, bedürfen genauerer Untersuchung. Bei den erwähnten Gallen der *Perrisia crataegi* scheinen üppige Ernährung und reichliche Wasserversorgung der Wirtspflanze bereits zu genügen, um die Erscheinung des Durchwachsens hervorzurufen. Auffallend ist, daß die Knospengallen des *Eriophyes avellanae* an *Corylus avellana* an manchen Standorten und in manchen Jahren sehr reichlich „auswachsen“, indem der wachstumshemmende Einfluß des Cecidozoons, welcher in typisch entwickelten Gallen die Internodien ganz kurz bleiben läßt, ausgeschaltet oder überwunden wird, und die Internodien nachträglich noch ansehnlich lang werden; aus den rindlichen Knospengallen werden dabei langgestreckte, kätzchenähnliche Gebilde, deren Laubblätter meist als unscheinbare, lineale Organe zwischen je zwei großen Nebenblättern stehen (s. o. p. 94). Geteilte Spreiten findet man hier und da, nur selten aber so große und reich gegliederte wie die in Figur 29b dargestellte. Nimmt der infizierte Vegetationspunkt Wachstum und Organproduktion wieder auf, so durchwachsen die kätzchenartig gestreckten Gallen und liefern völlig normal beladene Triebe.

BEYERINCK'S Folgerungen, daß die von dem Gallentier sezernierte Substanz sich nicht im Wirtsorganismus vermehrt und dem Protoplasma keine bleibenden Modifikationen aufprägt, bleiben zu Recht bestehen.

<sup>1)</sup> Vgl. CORNU, M., Sur la production des galles dans les vignes attaquées par le *Phylloxera* (C. R. Acad. Sc. Paris 1873. 77, 879) u. a.

auch wenn ihnen eine Reihe von Fällen, in welchen abnormal gebaute Sprosse aus Gallen hervordachsen, zu widersprechen scheint. Bei



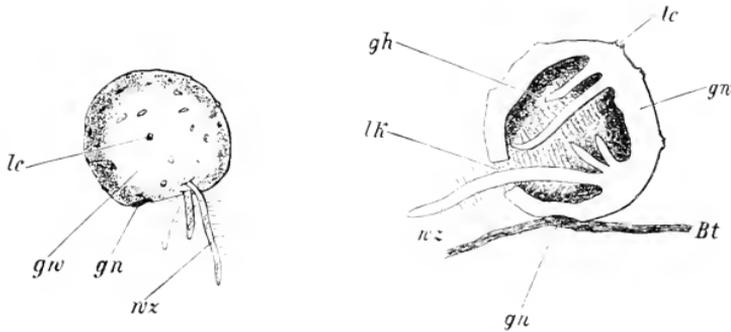
Figur 144. Durchwachsener „Wirrstraub“:  
*Eriophyes dispar* auf *Populus tremula*.

den Wirrzöpfen der Weiden sieht man außerordentlich oft aus metamorphosierten Kätzchen Sprosse hervorbrechen, die allerhand Anomalien — pathologische Blattformen, abnorme Blattstellung, Verhinderung der Achsen u. a. — erkennen lassen; hier sprossen also aus den Gallen Triebe hervor, die durch mancherlei Eigentümlichkeiten mit den der unmittelbaren Infektion ausgesetzten, zu Gallen verwandelten Teilen der Wirtspflanze übereinstimmen; allerdings wird sich der Beweis dafür, daß die Vegetationspunkte dieser Sprosse ihrerseits keine unmittelbare Infektion erfahren haben, nicht leicht erbringen lassen. Einfacher liegen die Verhältnisse wohl bei dem in Figur 144 dargestellten durchwachsenen Zitterpappelwirrstrauß (*Eriophyes dispar* auf *Populus tremula*): an der im allgemeinen normal gebauten Fortsetzung des infizierten Langtriebes fällt als abnorm die Blattstellung auf; andere ähnliche Exemplare zeigen überdies abnorme Gabelung der Achsen und dergleichen mehr.

Nachdem wir oben gehört haben, daß die „organoiden“ Formanomalien, um die es sich hier handelt, nach „Störungen“ verschiedenster Art sich einfinden können, beweist ihr Auftreten an durchwachsenen Gallen nicht das

geringste für eine durch hypothetische Gallengifte dem Plasma dauernd aufgeprägte Modifikation, und die Sache darf als erledigt in BEYERINCK'S Sinn aufgefaßt werden<sup>1)</sup>. —

Eine besondere Art der Organbildung, die wir an den Weiden-gallen der *Pontania salicis* beobachten können, beruht darin, daß diese Blattgallen unter günstigen Bedingungen — d. h. isoliert von ihrem Mutterorgan und auf feuchten Sand gelegt — kräftige endogene Wurzeln treiben können (vgl. Fig. 145). Sproßvegetationspunkte habe ich niemals entstehen sehen. Die Fähigkeit zur Bildung von Wurzeln teilen die Gallen mit ihren Mutterorganen, da bekanntlich Weidenblätter, wenn sie als Stecklinge behandelt werden, sich leicht bewurzeln.



Figur 145. Bewurzelung isolierter Gallen: *Pontania salicis* auf *Salix* (nach Beyerinck). Bt Blatt, gn Gallennabel, wz Wurzel, lc Lenticelle, gw Gallenwand, gh Gallenhöhlung, lk Larvenkammer.

Die aus den *Pontania*-Gallen sich entwickelnden Wurzeln gleichen durchaus den normalen<sup>2)</sup>. Gallen, welche sich bewurzeln können, gibt es gewiß noch zahlreiche andere<sup>3)</sup>; eine eingehende Prüfung der Frage steht noch aus. — Ich erwähne diese Fälle in diesem Zusammenhang,

<sup>1)</sup> Vgl. auch BEYERINCK, M. W., Über Gallenbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* usw. (Verhandl. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896).

<sup>2)</sup> BEYERINCK, M. W., Über das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina* (Botan. Zeitg. 1888. 46, 1).

<sup>3)</sup> Daß die Gallen der *Tephritis megalcephala* (auf *Luula crithmoides*) sich bewurzeln, wenn sie mit dem Boden in Berührung kommen, teilt STEFANI-PEREZ mit (Nota su due cecidii inediti. Marcellia 1904. 3, 122). Holzige, wurzeltreibende Stammwucherungen an Apfel- und Quittenbaum, deren Gallennatur allerdings unerwiesen ist, beschreibt G. G. HEDGCOCK (Some stem tumors or knots on apple and quince trees. U. S. Departm. of Agricult., Bur. of Pl. ind. Circ. Nr. 3. 1905).

weil die Bildung normaler Wurzeln aus Gallen die von BEYERINCK aufgeworfene Frage in demselben Sinne beantworten wie die durchwachsenen Gallen.

BEYERINCK ist geneigt, in der Gallenbildung einen „qualitativen Variationsvorgang“ zu sehen — allerdings eine äußerst instabile Variation. Die Eigenschaften, welche die Gewebe der Gallen auszeichnen, besitzen — wie die Beispiele „durchwachsener“ Gallen lehren — eine sehr niedrige Stufe der Übertragbarkeit; BEYERINCK erinnert an gewisse Fälle der Verbänderung, bei welchen die abnorme Gestalt ebenso schnell an einem Sprosse verschwinden kann, wie sie aufgetreten ist<sup>1)</sup>.

BEYERINCK denkt bei diesen Erwägungen offenbar in erster Linie an die histioiden Gallen und ihre charakteristischen Merkmale. Die Tatsache, daß auch aus organoiden Gallen beim „Durchwachsen“ wieder normale Pflanzenorgane entstehen, scheint mir gleichwohl die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß gerade unter den organoiden Gallen einmal Beispiele für festere Fixierung der Gallenmerkmale allerdings in anderem Sinne, als es BEYERINCK meint, gefunden werden könnten. Die Übereinstimmung zwischen organoiden Gallen und den experimentell erzielbaren organoiden Formanomalien haben wir bereits geschildert; bisher ist zwar auch für die letzteren erbliche Übertragbarkeit noch nicht mit der wünschenswerten Sicherheit nachgewiesen; die Aussicht, daß dieser Nachweis noch erbracht werden wird, besteht aber, und dieselbe Möglichkeit besteht doch wohl auch für diejenigen organoiden Anomalien, welche parasitisch lebende Tiere oder Pflanzen hervorrufen.

Auf die Erbllichkeit der Hexenbesen hat unlängst TUBEFF aufmerksam gemacht, nachdem es ihm gelungen ist, aus reifem Samen eines an *Abies* als Mutation entstandenen Hexenbesens habituell abnorme „Hexenbesenpflanzen“ zu erziehen<sup>2)</sup>. Auch bei denjenigen Hexenbesen,

<sup>1)</sup> BEYERINCK, Über Gallenbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* usw. (Verhandl. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896). „Ich bin durchaus überzeugt,“ sagt BEYERINCK, „daß Variabilität gewöhnlich monocellular ist, — seßhaft innerhalb des Bezirkes der einzelnen Keimzelle, einer einzigen Zelle eines Urmeristems, einer einzigen Urmutterzelle, woraus sich eine Knospenvariation entwickelt. Ich behaupte nur, daß dieses nicht notwendig der Fall sein muß, und daß die Gallbildung zeigt, daß eine richtige Theorie der Variabilität nicht damit allein rechnen kann, sondern auch multicellulare Variabilität als möglich anerkennen und danach die Erklärungsversuche einrichten muß.“ Bei den Gallen läge somit nach BEYERINCK eine durch flüssige, diffusionsfähige Stoffe bedingte, multicellulare Variation vor.

<sup>2)</sup> TUBEFF, C. v., Aufklärung der Erscheinung der Fichtenhexenbesen (Naturwiss. Ztschr. f. Land- und Forstwirtschaft. 1910. 8, 349); Vererbung der

welche durch Parasiten erzeugt werden, ließe es sich demnach als möglich erwarten, daß abnorm gestaltete Nachkommen von ihm geliefert werden könnten, wenn einmal an ihnen Fruktifikationsorgane und unter fortgesetztem Einfluß der Parasiten reife Samen zur Entwicklung kämen.

Die Frage nach dem Einfluß des Gallenreizes auf die Zeugungsfähigkeit der Geschlechtszellen und die Qualität der Nachkommen ist für eingehende Untersuchung zu empfehlen. In der Mehrzahl der Fälle, in welchen Gallenerzeuger die Blüten infizieren und die Geschlechtsorgane beeinflussen, kommt es nicht zur Entwicklung normaler Geschlechtszellen, oder die Beeinflussung ist gering und ohne Einfluß auf die Nachkommenschaft<sup>1)</sup>. Ich zweifle aber nicht, daß sich gar manche Blütengallen würden finden lassen, in welchen die Gallenwirkung in der Mitte zwischen beiden Extremen sich hält. Es wäre gar wohl vorstellbar, daß nach hinreichend energischer Blastophthorie durch den Gallenreiz Nachkommen entstünden, die sich von den normalen Vertretern ihrer Spezies irgendwie unterscheiden. —

Eingehende Untersuchungen über die Veränderungen der Geschlechtszellen nach Galleninfektion hat bisher nur MOLLIARD ausgeführt<sup>2)</sup>. Bei der von GIARD als indirekt bezeichneten „castration parasitaire“<sup>3)</sup> ist das Schicksal der Pollenkörner verschieden, je nachdem ob der Einfluß des Cecidozoons sie in ihrem einkernigen oder dem zweikernigen Stadium trifft: ist erst ein Kern vorhanden, so hypertrophiert dieser; sind zwei Kerne vorhanden, so hypertrophiert der eine, der andere atrophiert (*Perrisia lotharingiae* auf *Cerastium vulgatum*); MOLLIARD nimmt an, daß es der generative Kern ist, welcher untergeht. Nach demselben Forscher sollen die weiblichen Geschlechtszellen dem Gallenreiz gegenüber im allgemeinen widerstandsfähiger sein als die männlichen. Bei der indirekten Kastration verändern sich die Embryosäcke in der Weise, daß entweder ein Embryosack gar nicht zur Entwicklung kommt, oder seine Kerne atrophieren<sup>4)</sup>.

Eine Fortsetzung der MOLLIARDschen Untersuchungen über die Wirkung des Gallenreizes auf die Geschlechtszellen würde unzweifelhaft die aufgewandte Mühe reichlich lohnen.

Daß auf die Nachkommenschaft der von Gallenerzeugern besiedelten und deformierten Pflanzen Blattbeutelgallen, Linsengallen, Stengelschwellungen usw. nicht erblich übertragen werden, — ebensowenig wie die durch Verstümmelung erhaltenen oder andere somatische Formanomalien, versteht sich wohl von selbst.

Hexenbesen (ibid. 582). Abbildungen bei TUBEUF, Hexenbesen der Fichte (ibid. 1905. 3, 253). [JACCARD, Journ. forestier suisse 1911.]

<sup>1)</sup> STRASBURGER, E. 1900, a. a. O.; s. o. p. 282, Ann. 6.

<sup>2)</sup> MOLLIARD, M., Recherches sur les cécidies florales (Ann. Sc. Nat., Bot., 1895. 8. sér., 1, 67).

<sup>3)</sup> GIARD (vgl. oben p. 127) bezeichnet als direkte parasitäre Kastration diejenige, bei welcher der Parasit die Geschlechtszellen räumlich ersetzt wie die Brandsporen der *Ustilago antherarum* in den Antheren von *Melandrium* (s. o. Fig. 56) oder die Sporen des *U. avenae* in den Fruchtknoten des Hafers. Bei der indirekten Kastration erfolgt keine derartige räumliche Verdrängung.

<sup>4)</sup> Vgl. auch DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, J. W. a. J., *Aulax papyris* PERIS, its biology and the development and structure of the gall, which it produces (Marcellia 1906. 5, 137).

Trotzdem sind gerade in dieser Richtung wiederholt Vermutungen über die Vererbbarkeit der Gallen geäußert worden. So hält KRONFELD<sup>1)</sup> die Anthocyan- oder Mohrenblüten von *Daucus carota* für erblich fixierte Blütengallen; LUNDSTRÖM<sup>2)</sup> hält es für möglich, daß die Acarodomatien erblich gewordene Phytoptococcidien seien u. dergl. m.

Über GIARDS wenig einleuchtende Vermutung, die diözischen Pflanzen könnten aus hermaphroditen durch castration parasitaire entstanden sein, gibt bereits das oben p. 128, Ann. gegebene Zitat Auskunft.

KRAŠAN ist der Meinung, daß die Erineumgallen es sind, durch welche manche Arten zu einer ihnen erblich eigentümlichen, dichteren Behaarung kommen können<sup>3)</sup>.

## G. Abnorme Gallen.

Gallen, die durch ihre Größe, ihre Form oder den Ort ihrer Entstehung irgendwie abnorm sind, d. h. vom Typus der betreffenden Gallensorte abweichen, sind schon oft beschrieben worden. Je enger die Grenzen, innerhalb deren wir im allgemeinen namentlich die prosoplasmatischen Gallen hinsichtlich ihrer Form- und Größenverhältnisse schwanken sehen, um so auffallender ist die Erscheinung, daß doch auch bei ihnen hier und da einmal Abweichungen vom Typus vorkommen.

Die abnormen Gallen haben bisher keineswegs die Beachtung gefunden, die sie verdienen. Solange wir nicht imstande sind, Gallen künstlich durch Injektion giftiger Stoffe oder auf anderem Wege herzustellen, müssen wir gerade die abnormen Gallen als wichtige Dokumente schätzen, und der Entwicklungsmechaniker hat zu prüfen, inwieweit die abnormen Gallen, ihre Entstehungsgeschichte, ihre Formverhältnisse usw., Rückschlüsse auf das typische Geschehen der Gallenbildung zulassen. Es mag daher gerechtfertigt erscheinen, wenn

<sup>1)</sup> KRONFELD, M., Über die Anthocyanblüten von *Daucus carota* (Botan. Zentrabl. 1892. **49**, 11; vgl. auch Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1891. **41**, Sitzungsber. 83).

<sup>2)</sup> LUNDSTRÖM, Pflanzenbiologische Studien 1887. **2**: Einige neuere Untersuchungen über Domatien (Botan. Zentrabl. 1890. **41**, 245). BECCARI, O., Malesia. Raccolta di osservazioni botaniche intorno alle piante dell'arcipelago indo-malesa e papuano 1884. **2** (vgl. Bot. Jahresber. 1884. **2**, 477). Auch v. ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN (Untersuchungen über Deformationen im Pflanzenreich; Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. 1891. **58**, 611, 628) äußern den Gedanken, daß die bei Galleninfektion entstehenden Deformationen erblich werden könnten.

<sup>3)</sup> KRAŠAN, Über kontinuierliche und sprungweise Variation (Bot. Jahrb. f. Syst. 1888. **9**, 380; „ich habe mehrmals gesehen, daß, wenn z. B. an einem *Rubus glandulosus* BELL. reichliches und gleichmäßig ausgebildetes Erineum auftritt, die Pflanze mehr oder weniger die Natur des *R. hirtus* W. K. annimmt.“ a. a. O. 425).

die Beschreibung der abnormen Gallen bei Behandlung der Gallenmorphologie (Kap. III) unterblieb und erst hier nachgeholt wird.

Geduldiges Suchen ist bei der Beschaffung des nötigen Untersuchungsmaterials, wenn es sich um die Erforschung der abnormen Gallenindividuen handelt, in vielen Fällen unerlässlich, und oft wird man auf günstige Zufälle warten müssen, die dem Forscher zu geeignetem „teratologischem“ Material verhelfen. In anderen Fällen werden wir auf experimentellem Wege uns in den Besitz abnormer Gallen bringen können.

## I. Unfertige und verlassene Gallen.

Bei manchen Gallen ist der Fall gar nicht selten, daß einzelne Individuen, manchmal sogar recht viele in der Entwicklung stehen bleiben. Der Grund für die Sistierung des Wachstums liegt darin, daß — wie es BEYERINCK für die Gallen der *Pontania proxima* beschreibt<sup>1)</sup> — das Gallenmuttertier gar kein Ei auf das Organ der Wirtspflanze abgelegt, sondern nur eine kleine Quantität seines Giftstoffes ausgestoßen hat, — oder daß die Gallen von ihren Gallenerzeugern aus irgendwelchem Grunde vorzeitig verlassen werden, oder das Gallentier in der jungen Galle abstirbt — oder schließlich daß fremde Tiere, Inquilinen (siehe Kap. VII), sich in der Galle ansiedeln und ihre Entwicklung hemmen.

Wir wissen nicht, aus welchen Gründen die Eierlegenden Tenthrediniden, welche BEYERINCK untersucht hat, zuweilen es unterlassen, ein Ei in die Stichwunde zu schieben. Tatsache ist, daß der Fall recht häufig eintritt. An manchen Standorten in Ostholstein beobachtete ich Weiden, deren Blätter beinahe ebensoviel sterile, unvollendete Gallen wie eihaltige trugen; die ersteren sind durch ihre miniaturmäßigen Dimensionen von den anderen leicht zu unterscheiden<sup>2)</sup>.

Unfertig gebliebene Gallen sind an den von *Tetraneura ulmi* infizierten Ulmenbäumen kaum zu übersehen: fast stets finden sich neben großen und normal entwickelten Gallenexemplaren kleine unfertige. Außer dem oben (p. 142) erwähnten *Pemphigus marsupialis* hinterlassen an Pyramidenpappeln auch *P. spiraeae* und *P. bursarius* sehr häufig unfertige Gallen. Weiterhin gilt das gleiche für die Gallen des *Oligotrophus annulipes* an *Fagus*, die an manchen Standorten nur zu einem relativ geringen Prozentsatz zu voll entwickelten Individuen werden<sup>3)</sup>, während *Mikiola fagi* — ebenfalls auf der Buche — nur selten unfertige, inwendig fast völlig mit Gewebe gefüllte Gallen zurückläßt. Unfertig verlassene Gallen von *Eriophyes fraxinicola* habe ich an manchen Standorten fast auf jedem Blatte der infizierten Eschenzweige beobachten können (vgl. oben p. 204).

<sup>1)</sup> BEYERINCK 1888 a. a. O.

<sup>2)</sup> Bei Untersuchung der Gallen von *Rhodites rosarum* stößt man zuweilen auf Zwerggallen, die in ihrer morphologischen Ausgestaltung zwar das genaue Abbild der normal entwickelten Individuen sind, aber kaum die Höhe von 1 mm erreichen. Über ihre Entwicklungsgeschichte kann ich nichts angeben.

<sup>3)</sup> Vgl. auch Löw, FR., Cecidiologische Notizen (Verhandl. zool.-bot. Ges. 1886. 36, 97); entwicklungsgeschichtliche Angaben.

Die Veränderungen, welche eine Milbengalle auf den Früchten von *Opuntia cylindrica* erfährt, wenn sie von den Gallentieren verlassen worden ist, hat LAGERHEIM beschrieben<sup>1)</sup>. —

Biologisch von großem Interesse sind diejenigen unfertigen Gallen, welche nach Besiedelung der Galle durch parasitisch lebende Insekten ihren legitimen Bewohner verloren haben und dadurch in ihrer Entwicklung aufgehalten wurden.

ADLER berichtet von unvollkommenen Gallen des *Audricus fecundator*, dessen Inmenteil von Parasiten heimgesucht worden war. Die Galle des *A. Sieboldi* bleibt nach Angaben desselben Forschers unter dem Einfluß des Parasiten so klein, daß sie kaum aus der Rinde hervorragt<sup>2)</sup> u. dergl. m. —

Das theoretische, entwicklungsmechanische Interesse, das die verlassenen und daher unfertig gebliebenen Gallen bieten, besteht in dem von ihnen erbrachten Nachweis, daß die typische Entwicklung und Fertigstellung der Gallen nur eintritt, wenn der von den Ceidozoön ausgehende Reiz länger als während der ersten Entwicklungsphasen anhält (vgl. p. 255), und ferner darin, daß, wie ich bereits oben p. 301 und mit Figur 142 angedeutet habe, die unter dem Einfluß des Gallenerzeugers entstandenen abnormen Pflanzengewebe dann, wenn die Entwicklung der Galle sistiert wird, unter andere Bedingungen kommen als beim normalen Fortgang der Entwicklung: die Einwirkungen der Außenwelt können in anderer Weise zur Geltung kommen als bei typischem Verlauf des Wachstums und der Gestaltung.

Die oben schon behandelte Chalcidengalle auf den Luftwurzeln von *Ficus* (vgl. o. Fig. 137) zeigt, daß in verlassenen Gallen manche Entwicklungsvorgänge sich abspielen können, die unterdrückt bleiben, solange die von den Gallentieren ausgehenden Reize wirksam sind. Ebenso wie bei den verlassenen *Ficus*-Gallen beobachtet man auch anderweitig nachträgliche Füllung der Larvenhöhle mit Gewebe dann, wenn das Ceidozoon nicht mehr in der Galle sich anfählt. Ich beobachtete dergleichen zuweilen an unfertigen Gallen von *Mikiola fugi* (an *Fagus*), von *Oligotrophus Reaumurianus* (an *Tilia*) u. a. m., kann aber über die Entwicklung dieser Ausfüllungen keine näheren Angaben machen. Massiv sind übrigens auch die ei- und larvenlosen Gallen der *Pontania proxima* (s. o.).

Durch einen Vergleich der normal entwickelten mit verschiedenartigen unfertigen Gallen werden wir über die Wirkungen der von den Gallenerzeugern ausgehenden Reize und über das Reaktionsvermögen der abnormen Pflanzengewebe verschiedenen äußeren Einflüssen gegenüber manches ermitteln können. —

Zu wissen, was aus Pilzgallen wird, wenn der Gallenerzeuger abstirbt, wäre z. B. für die Synchytriumgallen von großem Interesse. Aus der mykologischen Literatur sind mir Angaben darüber, ob der Fall spontan jemals eintritt und mit welchen Folgen für die Wirtspflanze, bisher nicht bekannt geworden.

<sup>1)</sup> LAGERHEIM, Einige neue Acaroeccidien und Acarodomatien (Ber. d. D. Bot. Ges. 1892. **10**, 611).

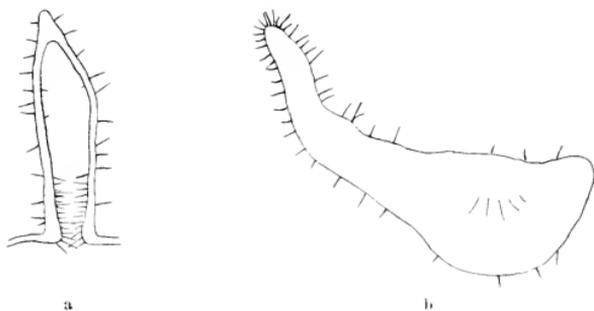
<sup>2)</sup> ADLER, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1881. **35**, 151, 212).

## II. Verirrte Gallen.

Als verirrte Gallen will ich diejenigen bezeichnen, welche nicht am typischen Orte entstehen. Die Instinkte vieler Tiere arbeiten so präzise, daß der Ort der Gallenbildung geradezu die charakteristischen Merkmale der Galle bilden hilft: viele Gallen entstehen nur auf Blättern, andere nur auf Achsen usw. Ein ganz geringer Promillesatz auch der streng lokalisierten Gallensorten kann aber doch Abweichungen zeigen.

Figur 146 erläutert, wodurch uns verirrte Gallen in diesem Zusammenhang interessieren müssen.

Bei a ist eine Galle von *Diplosis botularia*, eine blattbürtige Beutelgalle auf *Glechoma hederacea*, im Längsschnitt dargestellt. Hier und da siedelt sich derselbe Parasit auf den Blattstielen an: dann kann natürlich keine Ausstülpung, kein Beutel wie auf den Blattspreiten zustande kommen, sondern es bildet sich durch lebhaftes Wachstum der Epidermis und der Rindenzellenschichten parallel zur Oberfläche ein unregelmäßiges, ohrenschelartiges Gebilde (Querschnitt in



Figur 146. Verirrte Galle: *Diplosis botularia* auf *Glechoma*; a, ein normales blattbürtiges, — b, ein verirrtes, auf dem Blattstiel entstandenes Exemplar.

Fig. 146, b); ein auch nur halbwegs geschlossener Innenraum fehlt und die Form der (dünnwandigen) Epidermis, welche bei den typischen *botularia*-Gallen innen zu finden ist, fehlt den atypischen durchaus, — nach meiner Ansicht vor allem deswegen, weil die für ihr Zustandekommen maßgebenden Transpirationsverhältnisse nirgends verwirklicht sind.

Unter den Beutelgallen gibt es noch viele andere, welche sich gelegentlich „verirren“. Die Eriophyidengallen verschiedener *Salix*-Arten richten ihren Ausgang zumeist nach unten; mustert man eine große Anzahl von Gallen durch, so findet man auch invers orientierte mit oberseitigem Eingangspor. Ähnliches gilt für die Gallen des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf *Acer campestre*), des *E. brevipunctatus* (auf *Ulmus*), der *Perrisia urticae* (auf *U. dioica*) und für sehr viele andere. Die Beutelgallen sind wegen ihres Typus naturgemäß an die zur Ausstülpung befähigten Blattspreitenteile gebunden; doch kommen *Eriophyes macrorrhynchus*, *E. padi* u. a. gelegentlich auch an Blattstielen und Achsentteilen ihrer Wirtspflanzen vor; wie bei dem in Figur 146 dargestellten Falle unterscheidet sich die verirrte Galle von der typischen in der Form sehr wesentlich. *Pemphigus spirothece*

infiziert nach GREVILLIUS und NIESSEN<sup>1)</sup> auch die Achsen. *Ferrisia urticae* infiziert ausnahmsweise auch die Blüten, *Eriophyes piri* gelegentlich auch die Fruchtknoten<sup>2)</sup> usw., usw.

Unter den Cynipiden interessiert *Biorrhiza pallida* deswegen, weil sie nach ADLER ihre Eier nicht nur auf den Wurzeln niederlegt, sondern ausnahmsweise auch Blattstiele und Knospen ansticht: Die Gallen der oberirdischen Organe wachsen zu Erbsengröße heran und gehen dann zugrunde. „Die atypische Infektion der Knospen nur als ein Irren des Instinktes aufzufassen, scheint mir sehr mißlich. Ich sehe in dieser Erscheinung vielmehr eine von der *aptera*-Generation vererbte Eigentümlichkeit. Die beiden Generationen sind einander so außerordentlich ähnlich, daß abgesehen von den bei *terminalis* stets vorhandenen Männchen zwischen den beiden weiblichen Wespen kein bestimmter Unterschied aufzufinden ist. Diese nahe Verwandtschaft bekundet sich auch darin, daß bei *Teras terminalis*<sup>3)</sup> zum Teil die Gewohnheit fortbesteht, wie die Mutterwespe Knospen anzubohren“<sup>4)</sup>.

### III. Doppelgallen.

Wenn zwei Gallen gleicher Art nahe genug aneinander entstehen, so beeinflussen sie sich gegenseitig in ihrer Entwicklung mehr oder weniger; statt zwei selbständiger Gallenindividuen entstehen zwei miteinander verwachsene Exemplare. Auch drei und noch mehr Gallenindividuen können zu einem Konglomerat miteinander verwachsen. Bei den Gallen der *Rhabdophaga salicis*, der *Biorrhiza aptera*, ferner auch den unscheinbareren des *Eriophyes macrorrhynchus* u. v. a. ist diese Erscheinung außerordentlich häufig. Allerhand Verwachungen hat CONNOLD für *Cynips Kollari* abgebildet<sup>5)</sup>. Auf stark infizierten Linden findet man die Gallen von *Contarinia tiliarum*, auf den Buchen die Gallen der *Mikiola fagi* oft zu Gruppen verwachsen vor; unter den letzteren, die bei der unvollkommenen Verwachsung allerhand zweispitzige Formen liefern, fand ich wiederholt solche, deren eines Individuum grün, deren anderes sehr anthocyanreich war; die Grenzlinie zwischen beiden war mit größter Schärfe erhalten geblieben. In Jahren, welche der Entwicklung der pappelbewohnenden *Pemphigus*-Arten günstig sind, erscheinen nicht selten die *bursarius*-Gallen in Gruppen, indem auf einer Blattstielgalle eine zweite Galle desselben Cecidozoons aufsetzt.

Doppelgallen von *Oligotrophus capreae*, die man auf stark infizierten Blättern von *Salix caprea* nicht allzu selten finden kann, interessieren deswegen besonders, weil die beiden Gallenindividuen histologisch insofern zu einer Einheit verschmelzen, als beide Gallenindividuen zusammen nur einen mechanischen Mantel haben; an der idealen Trennungsfläche zwischen den beiden Gallenindividuen

<sup>1)</sup> GREVILLIUS und NIESSEN, Begleitwort zu Cecidozoen usw. 4, 24.

<sup>2)</sup> MAGNUS, P., Über Birnbäume mit Milbengallen (Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg 1875. 62).

<sup>3)</sup> = *Biorrhiza pallida*.

<sup>4)</sup> ADLER, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1881. 35, 151, 196).

<sup>5)</sup> CONNOLD, British oak galls 1908. pl. XXXVI. Vgl. ferner BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterd. 1882. 141, sowie ORMEROD, E. A., Considerations on abnormal gall-growth (The Entomologist 1878. 11, 82; bezieht sich ebenfalls auf *C. Kollari*).

fehlen die mechanischen Zellen durchaus; das Parenchym unterscheidet sich aber hier von den benachbarten Parenchymmassen durch besonderen Reichtum an luftgefüllten Interzellularräumen; auch entwickeln sich an jener Stelle manchmal dünne Reihen trachealer Elemente.

Noch vollkommener ist die Vereinigung der beiden Komponenten zu einer Einheit bei dem von BEYERINCK beschriebenen Fall einer Doppelgalle von *Dryophanta Taschenbergi*<sup>1)</sup>; aus zwei Gallplastemen, die um zwei Eier bzw. junge Larven entstanden waren, hatte sich eine einheitliche, mit zwei isolierten Larvenkammern ausgestattete Galle gebildet.

Unmittelbar an diese Fälle schließt sich noch eine weitere von BEYERINCK (a. a. O.) beobachtete und beschriebene, höchst interessante Anomalie an. Die Gallen des *Neuroterus baccarum* werden in seltenen Ausnahmefällen gleichzeitig an zwei benachbarten Lappen der Eichenblätter haftend gefunden. Mit BEYERINCK werden wir die Erscheinung mit der Annahme erklären, daß das vom Muttertier gelegte Ei zufällig so zu liegen gekommen ist, daß es zwei Lappen des jugendlichen Blattes berührte. An beiden Blattlappen hat sich unter der Einwirkung des Gallentiers ein Gallplastem gebildet; beide Plasteme haben sich schließlich berührt, sind miteinander verwachsen und haben ein einheitliches Gebilde geliefert, das sich weder makroskopisch noch mikroskopisch von den typischen, aus einem Gallplastem entwickelnden Gallenindividuen nennenswert unterscheidet.

Während bei den Gallen von *Mikiola fagi*, die wir oben erwähnten, von den beiden benachbarten Bildungszentren jeder für sich seine formative Aufgabe durchführt, bringen namentlich die beiden letztgenannten Fälle zur Anschauung, daß zwei einander genäherte Zentren zusammen ein einheitliches „harmonisches“ Gebilde liefern. Zoologischseits sind dergleichen Vorgänge schon wiederholt beschrieben worden; so z. B. hat DRIESCH<sup>2)</sup> aus zwei miteinander vereinigten Echinidenblastulis (*Sphaerechinus granulatus*) eine einheitliche, abnorm große Gastrula und später eine ebenso einheitliche Pluteuslarve hervorgehen sehen. An pflanzlichen Objekten sind analoge Experimente nicht durchgeführt worden und aus vielen Gründen besonders schwierig.

Daß bei Pflanzen sogar Anlagen, welche verschiedenen, allerdings nahe verwandten Arten angehören, zu einem einheitlichen Gebilde werden können, hat WINKLER unlängst durch die von ihm gewonnenen „Chimären“ erwiesen<sup>3)</sup>.

#### IV. Mischgallen.

Bei den soeben geschilderten Doppelbildungen waren die beiden nebeneinander liegenden Gallen oder Gallenanlagen gleicher Art. Was geschieht, wenn auf einem und demselben Organ der Wirtspflanze unmittelbar nebeneinander Gallen verschiedener Art entstehen, oder wenn auf der einen Galle eine zweite von anderer Art entsteht?

<sup>1)</sup> BEYERINCK a. a. O. 1882. 104.

<sup>2)</sup> DRIESCH, H., Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen (Arch. f. Entwicklungsmech. 1900. 10); vgl. ferner STOCKARD, C. R., The artificial production of a single median cyclopean eye in the fish embryo etc. ibid. 1907. 23.

<sup>3)</sup> Vgl. WINKLER, H., Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären (Ber. d. D. Bot. Ges. 1907. 25, 568).

Alle Gallengebilde, an deren Entstehung Gallenerzeuger verschiedener Art irgendwie beteiligt sind, mögen vorläufig mit einem gemeinschaftlichen Terminus als Mischgallen bezeichnet werden.

Es ist nicht gerade selten, daß auf den Gallen des *Andricus inflator* die Knospengallen des *A. globuli* sitzen; der Generationswechsel, der die beiden Formen miteinander verbindet, macht die Erscheinung leicht verständlich. Von einem Gallendoppelgebilde kann aber bei einer derartigen Kombination nicht wohl die Rede sein, da die Knospen, aus welchen sich die *globuli*-Gallen entwickeln, bei der Bildung der *inflator*-Galle kaum beeinflußt werden. Nach ADLER ist eine Kombination der *collaris*-Galle mit der des *Andricus fecundator* gar nicht selten: jene sitzt zwischen den Knospenschuppen der letzteren, manchmal zu zwei oder drei an einer *fecundator*-Galle<sup>1)</sup>. Nach BEYERINCK werden die Gallenmütter von den schon anderweitig infizierten Stellen „angeheimelt“; sie bevorzugen, wie BEYERINCK meint, jene Stellen, weil deren Vegetationskraft bereits geschwächt sei. Auch andere Knospengallen, z. B. die des *Andricus fecundator*, werden an der *inflator*-Galle gelegentlich gefunden u. dergl. m.

Wichtiger sind diejenigen Fälle, in welchen unmittelbar aus dem Gewebe der einen Galle eine neue erzeugt wird, z. B. wenn die Drüsenanhängsel der Gallen von *Rhodites rosae* Gallen von *Rh. eglanteriae* tragen. Die *eglanteriae*-Gallen, welche dem ungewöhnlichen Mutterboden entspringen, gleichen den normalen durchaus; die Reaktionsfähigkeiten des Wirtspflanzengewebes scheinen demnach dem von *Rh. eglanteriae* ausgehenden Reiz gegenüber nach Infektion und Veränderung durch *Rh. rosae* dieselben zu sein wie ohne diese.

Auf den Gallen von *Pontania proxima* fand ich gar nicht selten die des *Oligotrophus capreae*; die Struktur der Gallen der letzteren war auf diesem ungewöhnlichen Mutterboden im wesentlichen dieselbe wie unter normalen Verhältnissen, nur die ungewöhnliche Größe der Sklereiden im mechanischen Mantel der *Oligotrophus*-Galle war sehr auffällig.

Eine besondere Gruppe unter den Mischgallen bilden die von den Inquilinen erzeugten (vgl. Kap. VII). Wenn die als Einmieter lebenden Hymenopteren in den Gallen anderer Tiere ihre Eier deponieren, regen sie die als Mutterboden dienende Galle zu den verschiedensten Wachstums- und Differenzierungsleistungen an: bei der in Figur 95 dargestellten Inquilinengalle in den Cecidien der *Rhodites eglanteriae* bilden sich nicht nur um die kleinen Larvenhöhlen des Einmieters feste mechanische Hüllen, sondern es erfolgen auch zahlreiche Zellteilungen, welche die *eglanteriae*-Galle größer werden lassen als die nicht infizierten Gallenexemplare sind. Es gelingt also den Einmietlern, das Wachstum der Galle über ihr normales Maß hinaus zu treiben, und wenn isolierte Gallen, abgesehen von den oben erörterten Fällen der Wurzelbildung (vgl. p. 309), sich zu keinen besonderen Wachstumsleistungen mehr anregen lassen, so liegt das offenbar nicht in einem beschränkten Wachstumsvermögen, sondern nur an der untanglichen Kombination der von den Forschern bisher angewandten Bedingungen; durch das Eingreifen der Inquilinen werden die Bedingungen geschaffen, welche das Wachstum weiter fortschreiten lassen.

Nach den Angaben BEYERINCKs<sup>2)</sup> bleibt im allgemeinen die Oberfläche der Gallen von *Cynips Kollari* glatt; sie entwickelt aber deutliche Auswüchse, wenn sie frühzeitig von Parasiten infiziert wird.

<sup>1)</sup> ADLER, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1881. 35, 151, 212).

<sup>2)</sup> BEYERINCK a. a. O. 1882. 140.

Über die Deformationen, welche die Gallen von *Andricus callidoma*, *A. albopunctatus*, *Cynips calicis*, *Rhodites eglanteriae* u. a. nach Infektion durch fremde Gallwespen erfahren, teilt SCHLECHTENDAL<sup>1)</sup> viele Einzelheiten mit.

Da die Inquilinen ihre Gallen nur in anderen Gallen hervorbringen, sind wir natürlich nicht imstande, mit ihrer Hilfe die Wirkungen eines Gallenreizes auf normalen Mutterboden und auf Gallengewebe zu vergleichen. —

Mischgallen kann man sich auch noch auf andere Weise zustande kommen denken. Es wäre vorstellbar, daß ein und dasselbe Gewebe zu gleicher Zeit oder doch wenigstens binnen eines kurzen Zeitraumes unter die Einwirkung von zwei verschiedenen Gallengiften käme, die sich miteinander zu mischen Gelegenheit hätten. Im vorhin erörterten Fall konnten wir die Bildung der Mischgalle auf zwei sich überschneidende Diffusionsfelder zurückführen; diesmal würden wir uns beide Substanzen von ein und demselben Diffusionszentrum ausgehend denken müssen. Es sind keine Gallen bisher bekannt, welche dieser zweiten Art der Mischgallen entsprächen; es scheint aber nicht ausgeschlossen, daß es gelingen könnte, z. B. bei Verwendung verschiedener Tenthrediniden auf *Salix* solche Gallen entstehen zu lassen. Darüber, welche Eigenschaften diese Mischprodukte haben könnten, läßt sich schlechterdings nichts voraussagen: vielleicht entstehen Zwischenformen; vielleicht „dominieren“ die Merkmale des einen Gallentypus; vielleicht führen chemische Bindungen oder Veränderungen anderer Art zwischen den beiden Giftsäften zu Gewebewucherungen neuer Art, die von beiden Normen sich mehr oder minder deutlich unterscheiden. Neben den Blattwespen eignen sich möglicherweise auch Gallmilben zur experimentellen Behandlung dieser Frage: das oft beobachtete Zusammenleben mehrerer Milben in einer Galle läßt mit der Möglichkeit rechnen, daß zwei Gallenbildner gelegentlich an der nämlichen Stelle des Wirtsorganes ihre Tätigkeit entwickeln oder durch geeignete Eingriffe seitens des Experimentators dazu gebracht werden können<sup>2)</sup>.

Eine letzte Sorte von Mischgallen, die zurzeit allerdings auch nur in der Vorstellung existiert, ist von BEYERINCK erwähnt worden: was für Gallen mögen wohl von den Bastarden der Cecidozoen hervorgerufen werden? BEYERINCK schlägt vor, mit Cynipiden zu arbeiten<sup>3)</sup>; zur Ausführung sind seine Vorschläge bisher nicht gekommen. —

Wir sprechen absichtlich hier nur von Zoocecidien. Bei den Pilzgallen tritt eine Mischinfektion offenbar sehr viel leichter ein (vgl. Kap. VII) als bei den Zoocecidien. Sie liefern aber recht wenig Material zur Erledigung allgemeiner biologischer Fragen, da die von den Pilzen ausgehenden Reizungen nur schlecht charakterisierte Gewebewucherungen entstehen lassen. Auch die von Pilzen infizierten Zoocecidien können wir hier übergehen, weil von den in Betracht kommenden Uredinaceen nur unwesentliche Veränderungen im Gewebe des Mutterbodens hervorgerufen werden.

<sup>1)</sup> SCHLECHTENDAL, D. H. R. v., Beobachtungen über Gallwespen (Stettiner entomol. Zeitg. 1870. 31, 338). Nähere Angaben in Kapitel VII.

<sup>2)</sup> RÜBSAAMEN (Über russische Zoocecidien und deren Erzeuger, Bull. soc. nat. Moscou 1895. 9, [N. S.] 396, 440) spricht die Vermutung aus, daß die gelegentlich auftretenden Mittelformen zwischen den Gallen der *Perrisia capitigena* und *P. subpatula* auf *Euphorbia cyparissias* ihre Entstehung einer Doppelinfection durch beide Tiere verdanken.

<sup>3)</sup> BEYERINCKs Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidegallen. Amsterdam 1882.

## V. Überernährte Gallen.

Wie normale Teile der Pflanzen können auch ihre abnormen Produkte zu atypischen Dimensionen heranwachsen, wenn es gelingt, abnorm große Mengen von Nährstoffen ihnen zuströmen zu lassen. Was wir oben (p. 307) über auswachsende und durchwachsende Knospengallen, über die atypische Organproduktion bei den Gallen von *Rhodites rosae* gesagt haben, bringt bereits hinreichend zahlreiche Belege. Ich will an dieser Stelle nur noch auf die abnorm starke Entwicklung eine histioiden Galle aufmerksam machen, welche diese bei reichlicher Ernährung erfährt. Älchengallen der *Heterodera radicolica* werden an den Wurzeln von *Helianthus annuus* gewöhnlich nur 1—3 mm groß; an Sonnenrosen, die ihres blühenden Sproßgipfels beraubt worden waren, sah VÖCHTING<sup>1)</sup> die Gallen 12—19 mm groß werden; von den ungewöhnlichen Formen, welche die normalen Teile der genannten Pflanze nach Dekapitation annehmen können, sprachen wir schon oben (p. 276).

## VI. Gallen auf abnormem Gewebematerial: verstümmelte und etiolierte Gallen.

Versuche, Gallen auf abnormalen Geweben entstehen zu lassen, die sich vom typischen Mutterboden irgendwie unterscheiden, dürften zu manchem wertvollen Resultate führen. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß sich z. B. Eichenecynipiden auf Calluswülsten verwundeter Achsenteile zur Gallenbildung bringen lassen könnten<sup>2)</sup>. Auch auf etioliertem Wirtspflanzenmaterial könnte man wahrscheinlich durch Übertragung von Thenthrediniden und Milben interessante Gallenbildungen abnormer Art entstehen lassen.

Ein weites, noch völlig unbebautes Feld für künftige Untersuchungen eröffnet die Frage, was aus verletzten, verstümmelten Gallen wird; über die Regenerationsfähigkeit der Gallen ist leider noch gar nichts bekannt.

Während in der Larvenhöhle der *Pontania*-Gallen callusartiges Parenchym reichlich proliferiert, konnte ich an durchschnittenen Gallen von *P. proxima* nur ganz schwache Callushypertrophie hier und da beobachten.

Über die Ausbildung des mechanischen Gewebes an denjenigen Stellen der Gallen von *Oligotrophus capreae*, an welchen das Grundgewebe bloßliegt, vergleiche man das p. 302, Anm. 2 Gesagte. —

Daß das Licht auf die Bildung der Gallen des *Trigonospis renum* großen Einfluß hat, erwähnten wir bereits (p. 255). Ob bei Lichtausschluß besondere Gestaltungsprozesse sich abspielen, ob vielleicht die im Dunkeln gehaltenen Gallen „etiolieren“ und besonders ergiebiges Streckungswachstum erfahren, ist bisher weder für organoide noch für histioide Gallen geprüft worden. —

Beim Aufenthalt in feuchter Luft produzieren die Gallen der *Harmandia tremulae* (an *Populus tremula*) auf der Blattunterseite und oben an der Grenze zwischen normalem und abnormem Gewebe enorm kräftige Intumeszenzen.

<sup>1)</sup> VÖCHTING 1908. a. a. O. 169 (s. o. p. 276, Anm. 5).

<sup>2)</sup> *Myzoxylylus laniger* infiziert am Apfelbaum gern die Überwallungswülste irgendwelcher Wunden.

## H. Allgemeine Bemerkungen.

Bereits HERBST hat mit besonderer Berücksichtigung dessen, was uns die Gallen lehren, hervorgehoben, daß die verschiedenartigen pathomorphogenen Reize, d. h. diejenigen, welche abnorme Gestaltungen hervorrufen, sehr ungleiche „Wertigkeit in kausaler Hinsicht“ haben.

Bei der einen Gruppe von Reizen handelt es sich um solche, welche lediglich „auslösend“ wirken, d. h. gleichsam den Anstoß zum Ablauf einer Maschine geben.

In anderen Fällen können wir uns nach HERBST vorstellen, daß in einer Organanlage oder einem Zellenkomplex mehrere verschiedenartige „Reaktionsketten“ enthalten sind; jede bedarf einer besonderen Auslösungsursache, um in Gang gesetzt zu werden.

Bei der dritten Gruppe von Reizen wird von diesen nicht nur die Reaktionskette in Tätigkeit gesetzt, sondern auch in ihrer Zusammensetzung oder „Struktur“ verändert. Bei diesen „strukturellen“ Reizen ist die Qualität der Reaktion in hohem Maße von der Qualität des Reizes abhängig. —

Auslösungsreize — wir wollen hierbei HERBSTS erste und zweite Gruppe zusammenfassen — spielen bei der Gallenbildung eine außerordentlich große Rolle<sup>1)</sup>.

Zu einer Reihe von Beispielen führt uns zunächst eine Betrachtung der Ähnlichkeit, welche viele Gallen mit Früchten haben. Diese formale Übereinstimmung ist MALPIGHI bereits aufgefallen, DARWIN beschäftigte sich mit ihr<sup>2)</sup>, KERNER, BEYERINCK, KÜSTENMACHER (s. o. p. 175) u. a. haben sich über sie geäußert. Ich sehe hier von der äußeren und belanglosen Ähnlichkeit, welche etwa die Gallen des *Neuroterus baccarum* mit Beeren, die der *N. lenticularis* mit flachen Samenkörnern usw. haben, ganz ab und beschränke mich auf diejenigen Fälle, in welchen die Gallen morphologisch mit den Früchten der Wirtspflanze selbst in irgendwelchen Punkten übereinstimmen.

Die Galle des *Cynips calicis* gleicht in jungen Stadien durchaus kleinen Früchten der Eiche, an deren Fruchtblättern jene entsteht. Die äußere Umwallung der Galle (Fig. 71) haben wir bereits früher mit BEYERINCK als Gallencupula bezeichnet. Das Gebilde, welches der Gallenerzeuger entstehen läßt, ist eine „Adventivfrucht“, die allerdings

<sup>1)</sup> HERBST, C., Über die Bedeutung der Reizphysiologie, II. Teil (Biolog. Zentralbl. 1895. 15, 721, 822).

<sup>2)</sup> DARWIN, Variation of animals and plants under domestication, 1. edit. 1868. 2, 284.

mit den späteren Stadien ihrer Entwicklung von der normalen Fruchtform sich weit entfernt.

Die Galle des *Andricus fecundator* (Fig. 2) auf demselben Wirt wiederholt wiederum mit ihrem breiten schüsselförmigen Aehsenteil die Formen einer *Quercus*-Cupula; KRAŠAN und ETTINGSHAUSEN machen darauf aufmerksam, daß die Cupulae von *Quercus libani*, *graeca*, *Look* oder *cornea* mit ihren großen Schuppen denselben artischockenartigen Habitus annehmen, welcher die *fecundator*-Gallen auszeichnet; die Galle sei nichts anderes als eine „halbgeratene Eichenfrucht“<sup>1)</sup>.

Weiterhin interessieren uns hier die Koniferengallen der *Adelyes*-Arten; sie sind durchaus zapfenähnlich<sup>2)</sup>.

Daß an männlichen Blüten fruchtähnliche Gallen auftreten können, beobachtete PENZIG auf Ceylon an *Toddalia aculeata*; nach TROTTER wird die merkwürdige Galle von einer Cecidomyide erzeugt<sup>3)</sup>.

Alle diese Ähnlichkeiten als zufällige zu betrachten, geht nicht an; vielmehr handelt es sich offenbar um latente Wachstums- und Gestaltungspotenzen zur Fruchtbildung, die in vegetativen Knospen, auch in männlichen Blüten schlummern und bei der Gallenbildung aktiviert werden.

Es geschah nur wegen der weiten Verbreitung und ihrer wiederholten Erwähnung in der Literatur, daß wir mit der Erzeugung fruchtähnlicher Gebilde unsere Aufzählung begannen.

Auch andere Organformen aus dem Repertoire der Wirtspflanze können heterotopisch durch Auslösungsreize irgendwo zur Erscheinung gebracht werden. Daß z. B. ♂ Geschlechtsorgane in ♀ Blüten entstehen können, haben wir oben (p. 125) bereits mitgeteilt. Auf Aus-

<sup>1)</sup> KRAŠAN, FR. u. ETTINGSHAUSEN, C. v., Untersuchungen über Deformationen im Pflanzenreiche (Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1891. 58, 611): „Morphologisch und genetisch betrachtet ist auch die normale *Quercus*-Eichel nur eine Galle, aber diese ist in den lebendigen Organismus der Pflanze aufgenommen . . . Von der beschriebenen Eichelgalle aber dürfen wir sagen: sie ist eine Eichel, allein sie dient nicht der Pflanze, sondern dem Insekte, obschon an deren Hervorbringung jene einen größeren Anteil hat als die Gallwespe“ (a. a. O. p. 626). Die gedankenreiche Arbeit von ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN enthält gar manche Folgerungen und Vermutungen, welchen ich mich nicht anschließen kann. — Über heterotopisches, von parasitärer Infektion durchaus unabhängiges Auftreten von Cupulae an ♂ Blüten von *Quercus* berichtet WEBERBAUER, A., Über Bildungsabweichungen in den Blütenständen der Eiche (Ber. d. D. Bot. Ges. 1899. 17, 194).

<sup>2)</sup> Vgl. auch STEBBING, E. P., On the cecidomyid (*Cecidomyia* sp.?) forming the galls or pseudo-cones of *Pinus longifolia* (Indiana forester 1905. 31, 429; vgl. Botan. Jahresber. 1905. 3, 360).

<sup>3)</sup> PENZIG, O., Noterelle biologiche I: Sopra una galla di *Toddalia aculeata* PERS. (Malpighia 1904. 18, 188; vgl. TROTTERS Referat in Marcellia 1904. 3, XIV).

lösungsreize werden wir das von MOLLARD<sup>1)</sup> beobachtete Erscheinen weiblicher Organe in rein männlichen Cyathien von *Euphorbia cyparissias* nach Infektion durch *Uromyces scutellatus* zurückführen dürfen, ebenso wie die von demselben Autor studierte Bildung eines akzessorischen Ovulum in den normalerweise eineiigen Fruchtknotenfächern der Umbelliferen (*Aphis anthrisci* auf *Torilis anthriscus*).

Auch bei der Erzeugung von Adventivsprossen auf Blattspreiten oder an den Internodien der Achsen (s. o. p. 117 ff.), von Adventivwurzeln bei der Galle der *Majetiola poae* (Fig. 49) usw. handelt es sich offenbar um Reaktionen der Pflanze auf Auslösungsreize. Ferner mag hier auch noch auf die neuerdings von DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN beschriebene Galle von *Psilotum triquetrum* aufmerksam gemacht werden<sup>2)</sup>: eine Coccide ruft an den oberirdischen Teilen der Wirtspflanze hexenbesenähnliche Zweigbüschel hervor, welche in manchen Punkten mit den Rhizomen des Wirtes übereinstimmen.

Von den organoiden Gallen gehören schließlich auch alle diejenigen, bei welchen Rückschläge zur Jugendform vom Parasiten veranlaßt werden, in diesen Zusammenhang (s. o. p. 266), ferner die von DE VRIES beschriebenen brutknospenartigen Gallen der *Livia juncorum*<sup>3)</sup> und ähnliche mehr.

Wir wenden uns den durch Gallenreize veranlaßten histioiden Veränderungen zu. Wahrscheinlich sind es Auslösungsreize, welche die für zahlreiche Gallen charakteristische Haarbildung<sup>4)</sup> herbeiführen. Da die verschiedenartigsten Parasiten Epidermiszellen zur Bildung von Haaren anregen können, werden wir diese schwerlich als unbedingt abhängig von der Qualität des Reizes betrachten dürfen.

Zu der Annahme, daß die durch Cecidozoön veranlaßte Haarbildung auf *Thymus* (*Th. chamaedrys*, *Th. montanus* und *Th. hwnifusus*) die Reaktion auf einen Auslösungsreiz bedeutet, scheint auch KRAŠAN<sup>5)</sup> zu neigen; er beobachtete, daß die unter dem Einfluß der Gallentiere entstehenden Haare denjenigen gleichen, welche an den haarigen Varietäten von *Thymus* unabhängig von jeder Infektion entstehen, und fand ferner, daß die Gallen dort auftreten, wo auch die haarigen Varietäten anzutreffen sind — nämlich an Stellen mit dem klimatischen Charakter

<sup>1)</sup> MOLLARD, M., Recherches sur les cécidies florales (Ann. sc. nat., Bot., 1895. s. sér. 1, 67). Vgl. mit der erwähnten Umbelliferengalle auch die Befunde der Teratologen; EICHLER, Blütendiagramme 1875. 2, 411.

<sup>2)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, J. u. W., Kleinere cecidologische Mitteilungen III (Ber. d. D. Bot. Ges. 1911. 29, 166).

<sup>3)</sup> DE VRIES, De knopgallen der bloembiesen (Album d. Natuur 1903/04. 257).

<sup>4)</sup> Von den Erinenngallen sehen wir hier ab.

<sup>5)</sup> KRAŠAN, F., Über die Ursachen der Haarbildung im Pflanzenreiche (Österr. Bot. Zeitschr. 1887. 37, 7).

der Sandsteppe; es scheine demnach, daß die klimatischen Umstände eine Prädisposition zur Behaarung in den Organen der Pflanze schaffen, und die Milbe nur den Anstoß zur Bildung der Haare zu geben braucht. —

Auf strukturelle Reize sind alle Gallen mit prosoplasmatischer Gewebedifferenzierung zurückzuführen. Die spezifische Struktur der Gallen setzt Reize voraus, welche auch die Qualität der Reaktion bestimmen.

Die weitaus größte Zahl von Gallen dieser Art verdankt ihre Entstehung wahrscheinlich aber einer Kombination gleichzeitig oder nacheinander wirkender Auslösungs- und Struktureize.

Die zahlreichen früher geschilderten prosoplasmatischen Gallen illustrieren bereits zur Genüge das Vermögen der Pflanze, auf Gallenreize mit streng spezifischen Wachstums- und Differenzierungsvorgängen zu reagieren, so daß wir hier nicht mit Erläuterung von Beispielen uns aufzuhalten brauchen.

Wir haben schon wiederholt hervorgehoben (vgl. p. 255), daß Gallen nur dann ihre Entwicklung in der typischen Weise durchmachen, wenn die Cecidozoën in den Gallen am Leben bleiben; offenbar bedarf es zur Gallenbildung nicht eines einmaligen „Anstoßes“, sondern einer langen Reihe von Impulsen. Es fragt sich nun, ob bei der Entstehung komplizierter prosoplasmatischer Gallen alle diese Impulse hinsichtlich ihrer „Wertigkeit in kausaler Hinsicht“ gleich sind oder nicht. So viel ist jedenfalls sicher, daß schon sehr früh strukturelle Reize auf das Wirtsgewebe wirken. Im übrigen wird sich zur Zeit auf die soeben gestellte Frage nur mit Vermutungen antworten lassen. Mir scheinen die bisher ermittelten ontogenetischen Tatsachen nicht gegen die Annahme zu sprechen, daß Auslösungs- und strukturelle Reize die Anlage und die ersten Entwicklungsphasen der Gallen bestimmen, und während der späteren Entwicklungsphasen hauptsächlich oder ausschließlich Auslösungsreize wirksam werden. Diese Hypothese steht, wie mir scheint, auch mit denjenigen Tatsachen in Einklang, die uns vorhin zur Annahme der Selbstdifferenzierung in prosoplasmatischen Gallen führten (s. o. p. 299).

---

Wir nannten bereits einige ausländische *Quercus*-Arten und verglichen mit ihrer schuppenreichen Cupula die Galle des *Andriens fecundator*.

Vermag der Gallenreiz auch Gestaltungsvorgänge seitens der Wirtspflanze auszulösen, welche normalerweise nicht die Wirtsspezies, sondern die ihr verwandten Arten kennzeichnen? Ist es gestattet, die an Gallen beobachteten und überhaupt durch Galleninfektionen hervorgerufenen Organformen oder Gewebestrukturen zu Schlüssen über die Phylogenie der Wirtspflanzen zu verwenden? —

Es ist nicht zu verkennen, daß die durch *Adelges-* (*Chermes-*) Arten erzeugten Koniferengallen eine große Ähnlichkeit mit den Fruchtzapfen der japanischen Schirmtanne (*Sciadopitys verticillata*) haben: „hier wie dort entsteht — nach der Schilderung von ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN — durch seitliche Wucherung des Blattparenchyms eine aus zwei konkaven Blättern bestehende zweiklappige holzige Kapsel. Bei den *Chermes*-Zapfen der Fichte sind die Blätter von der Mitte an meist normal, die Kapselvalven erscheinen daher wie durchwachsen, sowie auch der Zapfen selbst, da sich die beschuppte Achse darüber hinaus fortsetzt. Ähnliche Durchwachsungen beobachtet man aber bisweilen bei *Larix europaea* und manchen anderen Koniferen, wo die Zapfenschuppen (wie namentlich bei mehreren Tannenarten) in je eine grüne Blattspitze auslaufen.“

Die Zotten auf den von *Rhodites rosae* erzeugten Bedeguarern (vgl. Fig. 81) sind schon wiederholt mit den normalen der Moosrose verglichen worden.

ILTIS hat neuerdings darauf hingewiesen, daß an *Zea mays* nach Infektion durch *Ustilago maydis* neben anderen organoiden Anomalien die „Andropogoneen-Ähre“ auftritt und befürwortet daraufhin die Einreihung der Maydeen zu den Andropogoneen<sup>1)</sup>. —

Gegen die Annahme, daß dergleichen Übereinstimmungen zwischen der Form der Gallen und der normalen Organe verwandter Arten nicht auf Zufall, sondern auf der natürlichen Verwandtschaft zwischen diesen und dem Gallenwirt beruhen, wird sich nichts einwenden lassen. Um so energischer muß gegen die Meinung derer protestiert werden, welche die durch Gallenerzeuger hervorgerufenen Formanomalien zu Schlüssen über die Phylogenie des Wirtes und die phylogenetische Entwicklung seiner Organe unbedenklich und ganz allgemein ausbeuten zu können glauben. Die durch Cecidozoön hervorgerufenen Deformationen der Ovula (s. o. p. 124) lehren uns nichts über die morphologische Bedeutung der letzteren, die Wirtzöpfe nichts über die Qualitäten der Infloreszenzen der Weiden-vorfahren; ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN diskutieren die Möglichkeit, daß die gefiederte Form der von *Eriophyes avellanae* infizierten Blätter (s. o. Fig. 29b) einen Rückschlag zu der Blattform ausgestorbener *Corylus*-Arten bedeuten könne, oder — da gefiederte *Corylus*-Arten aus paläontologischen Funden nicht bekannt sind — als Vorläufer eines für diese Gattung neuen Blatttypus zu betrachten sei<sup>2)</sup>. Solche Erwägungen möchte ich als unbegründet ablehnen: wir haben keinen Grund, alle Formen der Pflanzen, welche bei der Gallenproduktion sichtbar werden, als atavistische Rückschläge oder phylogenetische Vorläufer zu betrachten. Unzweifelhaft schlummern in allen Pflanzen viele Gestaltungsmöglichkeiten, deren Realisation niemals die normale Ontogenie ihrer Ahnen kennzeichnen half, und die ebensowenig Schlüsse auf die künftige Entwicklung der betreffenden Art oder Gattung zu ziehen gestatten<sup>3)</sup>. — BAILLONS Satz, daß mit Hilfe der Mißbildungen alles zu nichts zu beweisen sei, gilt auch für die Gallen.

Die Resultate eines Vergleiches zwischen den Gallen und dem Formenrepertoire normaler Wirtspflanzen lassen sich noch in anderem Sinne, als wir es soeben versuchten, verwerten.

<sup>1)</sup> ILTIS, H., Über einige bei *Zea mays* L. beobachtete Atavismen, ihre Verursachung durch den Maisbrand usw. (Ztschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre 1911. 5, 1).

<sup>2)</sup> A. a. O. 1891. 629.

<sup>3)</sup> Vgl. GÖBEL, Organographie 1898. 152 ff.

Wenn bei der Gallenbildung sich dieselben Gestaltungsvorgänge wie bei der normalen Ontogenese abspielen, so wird die Folgerung zulässig sein, daß beide Male den gleichen Gestaltungsprozessen die gleichen Ursachen zugrunde liegen — das eine Mal gehen diese auf die Einwirkung des Parasiten zurück, im anderen Falle kommen sie ohne Eingriffe von außen in der Pflanze zustande.

Vergleichen wir die Vorgänge der normalen Frucht- und Samenbildung mit den Veränderungen, welche manche Fruchtknoten nach der Infektion durch gallenerzeugende Parasiten erfahren, so stellt sich heraus, daß bestimmte Vorgänge der normalen Postfloration auch durch Gallenerzeuger hervorgerufen werden können: die Fruchtknoten wachsen in vielen Fällen stark heran, auch wenn die Parasiten keine entwicklungs-fähige Ovula übrig gelassen haben. Die charakteristischen anatomischen Veränderungen, durch welche aus den Fruchtknotenwänden das reife Perikarp wird, bleiben aber aus. Immerhin wird die Ähnlichkeit zwischen der Entwicklung mancher Fruchtgallen und den Erscheinungen der Parthenokarpie nicht in Abrede gestellt werden können. Dafür, daß der Gallenreiz imstande sei, aus infizierten Fruchtknoten normal oder nahezu normal gestaltete, aber taube Früchte werden zu lassen, ist mir bisher noch kein sicheres Beispiel bekannt geworden. Eine eingehende vergleichende Studie zwischen Blüten- und Fruchtgallen einerseits, den normalen Postflorationsvorgängen andererseits wäre sehr erwünscht; sie wird freilich mehr Differenzen als Übereinstimmungen aufdecken.

Hier mag der Beobachtung TREUBS gedacht sein, welcher bei *Liparis latifolia* nach Infektion durch Insekten die Ovarien stark angeschwollen und die Gefäßbündel und die Inhaltsstoffe der Zellen in demselben Sinne verändert fand wie nach Bestäubung<sup>2)</sup>. LECLERC DU SABLON hat festgestellt, daß die Blastophagen bei *Ficus carica* Vergrößerung der Samenknospen und Endospermibildung („albumen parthéno-génétique“), die normalerweise erst nach Befruchtung eintritt, hervor-rufen<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> [Neuerdings hat DOKTOROVICH-GHREBNITZKY (Exper. Stat. Record. 1910. 21, 333; Ref. in Marcellia 1911. 10, 1) mitgeteilt, daß *Anthonomus pomorum* Parthenokarpie hervorruft.]

<sup>2)</sup> TREUB, M., Abnormal gezwollen ovarien van *Liparis latifolia* LINDL. (Nederl. kruidk. archief. 2. sér., 3. deel. 4. stuk. 1882. 404).

<sup>3)</sup> LECLERC DU SABLON, Sur la symbiose du figuier et du blastophage (C. R. Acad. Sc. Paris 1907. 144, 146); Structure et développement de Fallomen du caprifiguier (Rev. gén. de Bot. 1908. 20, 14). Vgl. auch MOLLARD 1895 a. a. O., 232. — Betrachtungen über Gallenbildung und Fruchtentwicklung, deren Kritik zu weit führen würde, bei GIARD, A., Sur la castration parasitaire de

BEYERINCK<sup>1)</sup> hat wiederholt darauf hingewiesen, daß die Gestaltungsvorgänge, die sich an jungen Gallplastemen beobachten lassen, vielfach an die Modellierung normaler Meristeme erinnern; z. B. läßt sich die Umwallung junger Larven mit der normalen Ringwallbildung, die zur Entstehung eines Receptaculum, eines unterständigen Fruchtknotens führt, vergleichen. Freilich darf nicht vergessen werden, daß in dem ersten Fall die Konkavität im meristematischen Gewebe in äußeren, lokal wachstumshemmenden Faktoren ihre leicht erkennbare Ursache hat, während bei den jungen Blüten eine solche fehlt.

SCHIFFNER macht darauf aufmerksam, daß die Blätter, welche die Nematodengallen der Moosstämmchen aufbauen, nicht geringe Ähnlichkeit mit den „Perianthblättern“ der Moosblüten haben<sup>2)</sup>, und zieht hieraus allgemeine Schlüsse über die Morphogenese der letzteren.

Für die Aufgabe, die typischen Gestaltungsvorgänge, die am normalen Organismus sich abspielen, kausal zu erforschen, läßt sich von einem sorgfältigen Studium der Gallen wertvolle Hilfe erwarten. Die Gallen sind Experimente der Natur, die wir vorläufig zum weitaus größten Teil nicht wiederholen können; in Verbindung mit denjenigen, die wir selbst anzustellen vermögen, versprechen sie uns bei der Erforschung der formbildenden Reize überhaupt zu unterstützen<sup>3)</sup>.

---

*Hypericum perforatum* L. par la *Cecidomyia hyperici* BREMI et par *Erysiphe Martii* LEV. (C. R. Acad. Sc. Paris 1889. **109**, 324).

<sup>1)</sup> BEYERINCK a. a. O. 1882.

<sup>2)</sup> SCHIFFNER, V., Beobachtungen über Nematodengallen bei Laubmoosen (Hedwigia 1905. **44**, 218).

<sup>3)</sup> Vgl. ROUX, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905. 249.

## Siebentes Kapitel.

### **Biologie der Gallen.**

Wenn von „Biologie“ die Rede sein soll, muß zunächst erörtert werden, in welchem Sinne das Wort verstanden werden soll.

Wir wollen DELPINO folgen und die Biologie der Gallen in der Lehre von ihren Lebensbeziehungen zur Umgebung finden und aus dieser Lehre das, was die Beziehungen der Gallen zur belebten Umgebung betrifft, in seinen Grundzügen hier schildern. Dabei wird sich Gelegenheit bieten, auch auf mancherlei Gesichtspunkte kritisch einzugehen, die für das teleologische Verständnis der für viele Gallen und Gallenerzeuger charakteristischen Eigentümlichkeiten von Wichtigkeit sind, und von deren Behandlung wir uns bisher geflissentlich ferngehalten haben.

Schon jetzt darf vorausgeschickt werden, daß — ähnlich wie in der Blütenbiologie — auch in der erheblich jüngeren Gallenbiologie mehr als einmal völlig unerwiesene Beziehungen zwischen Pflanze und Tier, zwischen Galle und Gallenerzeuger oder zwischen Galle und Gallenwirt vermutet worden sind; auf alle diese Meinungen und Äußerungen in den nächsten Seiten einzugehen, liegt — wie ich glaube — keine Nötigung vor; wir werden uns auch hier mit dem Wichtigsten begnügen und wollen uns noch mehr als in den früheren Kapiteln bei der Auswahl von Beispielen große Beschränkung auflegen. —

Den umfangreichen Stoff, der in das vorliegende Kapitel gehört, wollen wir in der Weise zu gliedern versuchen, daß wir zunächst die Beziehungen zwischen Gallenerzeuger und Gallenwirt behandeln, hernach die zwischen Galle und Gallenerzeuger einerseits, Galle und Gallenwirt andererseits bestehenden erläutern und schließlich die Beziehungen dritter Organismen zu der Symbiose, welche jede Galle darstellt, diskutieren.

## A. Gallenerzeuger und Gallenwirt.

Die Gallenerzeuger sind ebenso sehr hinsichtlich der Verbreitung der Spezies wie der Entwicklung des Individuums unbedingt von der gallentragenden Wirtspflanze abhängig: die Verbreitung der Gallenwirte bestimmt die geographischen Grenzen, welche die an jene angepaßten Gallenerzeuger nicht überschreiten können. Außer diesen Beziehungen werden wir zu untersuchen haben, ob die Gallenwirte auch auf Qualität und Arten- oder Rassenbildung bei den Gallenerzeugern Einfluß gewinnen können.

### I. Pleophagie und Spezialisierung.

Die überwiegende Mehrzahl der Gallenerzeuger ist an einen mehr oder minder eng bemessenen Kreis von Wirtspflanzen angepaßt, und sehr viele von ihnen können sich nur auf den Arten einer Gattung oder gar nur auf einer Spezies ansiedeln.

Sehr überraschend ist daher die Pleophagie, die sich für *Heterodera radicum*, das in Wurzelgallen lebende Älchen, hat nachweisen lassen: dieses infiziert Angehörige der verschiedensten mono- und dikotylen Familien und kann anscheinend ohne irgendwelche Schwierigkeiten von dem einen Wirt auf den anderen übergehen. Von großem Interesse sind die Impfversuche FRANKS, welcher *Trifolium*, *Medicago*, *Onobrychis*, *Carum*, *Daucus*, *Cucumis*, *Dipsacus*, *Cichorium*, *Lactuca*, *Balsamina*, *Beta*, *Berberis* und *Coffea* mit den aus Birnbaumwurzelgallen gewonnenen Älchen erfolgreich infizieren und Gallenbildung erzielen konnte<sup>1)</sup>. Der Kreis der Wirtspflanzen, welche der *Heterodera radicum* zugänglich sind, ist mit den genannten Gattungen aber noch keineswegs abgeschlossen: auch auf Liliaceen, Musaceen, Gramineen, Cupuliferen, Malvaceen, Vitaceen, Crassulaceen, Cruciferen, Primulaceen, Asclepiadaceen, Solanaceen, Plantaginaceen, Labiaten und Vertretern anderer Familien hat man das Wurzelälchen gefunden<sup>2)</sup>, das als wahrer Kosmopolit in allen Zonen der Erde zu Hause ist<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> FRANK, Über das Wurzelälchen und die durch dasselbe verursachten Beschädigungen der Pflanzen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1884. 2, 145).

<sup>2)</sup> Näheres z. B. bei FRANK, Krankheiten der Pflanzen. 2. Auflage. 1896 3, 19 ff.

<sup>3)</sup> JOBERT (C. R. Acad. Sc. Paris 1878) fand Älchengallen an *Coffea* in Brasilien, und seitdem ist derselbe Parasit in den Tropen sehr oft an den verschiedensten Pflanzen gefunden worden (vgl. z. B. HOLLRINGS Jahresberichte über das Gebiet der Pflanzenkrankheiten). ERIKSSON fand ihn an *Hordeum* nördlich

Bei dieser ganz einzigartigen Omnivorie wäre es von großer Bedeutung, näher zu erforschen, welche Wirtspflanzen dem Wurzelälchen nicht zugänglich sind, und zu ermitteln, durch welche Eigenschaften diese gegen den Parasiten gefeit werden.

Unter den Pilzen ist kein einziger Gallenerzeuger bekannt, der es an Pleophagie mit der *Heterodera radiculola* aufnehmen könnte. Bei ihnen ist die Erscheinung häufig, daß bestimmte Gallenerzeugerarten an bestimmte Wirtsfamilien — seltener an mehrere Wirtsfamilien — angepaßt sind. Oft untersuchte Beispiele sind der Myxomycet *Plasmodiophora brassicae* und die Phycomyceten *Peronospora parasitica* und *Athyria candida*: alle drei sind an Cruciferen angepaßt<sup>1)</sup>. Ähnliche Beispiele liefern uns *Plasmopara nivea* und *Peronospora effusa* (auf Chenopodiaceen), *Brennia lactucae* (auf Compositen), *Endophyllum semper-vivi* (auf Crassulaceen) usw. Noch viel zahlreicher sind die Fälle, in welchen eine bestimmte Pilzart an die Angehörigen einer Gattung oder nur an eine Spezies angepaßt sind; Beispiele hierfür sind zahlreich in allen mykologischen Handbüchern zu finden. Die Beschränkung auf eine geringe Zahl von nahe verwandten Wirtsspezies ist bei den gallenerzeugenden Pilzen so allgemein, daß eine Anpassung an verschiedene, im System einander fern stehende Arten eine auffällige Ausnahme bildet (*Synchytrium anomalum* auf *Adoxa*, *Ranunculus*, *Rumex* u. a., *Pycnochytrium aureum* auf 100 verschiedenen Nährpflanzen der verschiedensten Familien).

Unter den Insekten findet sich ebenfalls kein gallenerzeugender Vertreter, der bei der Wahl der Wirtspflanze so wenig Beschränkung zeigte wie *Heterodera radiculola*. Wie unter den Pilzen ist auch bei den Insekten der Fall selten, daß eine und dieselbe Tierspezies an mehrere Wirte aus verschiedenen Pflanzenfamilien angepaßt ist und diese zur Gallenbildung bringen kann: wenn dieser Fall eintritt, so handelt es sich stets um Gallen von wenig ausgesprochener formaler Eigenart. *Aphis myosotidis* KOCH tritt auf Scrophulariaceen, Plantagina-

---

von Haparanda (Bidrag till kännedom om våra odlade växters sjuk domar; vgl. Bot. Jahresber. 1885. 2, 502). Als tropische Spezies hat TREUB *H. javanica* beschrieben (s. o. p. 30, Anm.).

<sup>1)</sup> *Plasmodiophora brassicae* soll nach neuen Untersuchungen MARCHANDS (Le *Pl. br.* WOR., parasite du melon, du céleri et de l'oscille-épinard, C. R. Acad. Sc. Paris 1910. 150, 1348) auch auf Cneurobitaceen, Umbelliferen und Chenopodiaceen auftreten können; die von MARCHAND mitgeteilten Sporenmaße lassen es aber doch fraglich erscheinen, ob ihm wirklich immer WORONIN'S Spezies vorgelegen hat. Nachuntersuchung wäre sehr erwünscht. — Ein Verzeichnis der Cruciferen, an deren Wurzeln bisher *Pl. brassicae* gefunden worden ist, gibt HALSTED (Report bot. dep. New Jersey Agric. Coll. Exp. Stat. 1896. Trenton 1897).

ceen und Compositen auf, *A. padi* L. sogar auf dikotyledonen und monokotyledonen Familien, *A. urticae* FAB. auf Urticaceen, Malvaceen und Rosaceen; im allgemeinen bleiben aber auch die Arten dieser Gattung auf eine Spezies, auf eine Gattung oder wenigstens auf eine Familie beschränkt.

Weiterhin lassen die gallenerzeugenden Insekten eine auffällige Anpassung den Gallenwirten gegenüber darin erkennen, daß sämtliche oder fast sämtliche Vertreter einer Gattung sehr oft an dieselbe Pflanzenfamilie, sogar an dieselbe Gattung gebunden sind, so z. B. finden sich in dem von HOUARD berücksichtigten Florengebiet fast alle Arten der Gattung *Adelges* auf Coniferen; an Compositen sind die Arten der Dipterengattungen *Clinorrhyncha*, *Cystiphora*, *Myopites*, *Rhopalomyia* (bis auf wenige Ausnahmen), *Tephritis*, *Trypeta* und *Urophoru* angepaßt, ferner die Lepidopteren *Conchylis* und *Epiblema*, die Coleoptere *Larinus* und von den Hymenopteren *Aulacidea*. An die Salicaceen halten sich die *Rhabdophaga*-Arten (Dipteren), sowie die *Cryptocampus*- und die meisten *Pontania*-Arten (Hymenopteren); das überraschendste Beispiel sind aber die Cupuliferen, denn auf Eichen beschränkt sind sämtliche Arten der Hymenopterengattungen *Andricus* (90 Arten und Varietäten), *Biorrhiza*<sup>1)</sup> (4), *Cynips* (über 100), *Dryocosmus* (6), *Dryophantu* (12), *Newoterus* (23), *Plagiotrochus* (11) und *Trigonaspis* (6), und die Zahlen, welche über die einzigartigen Beziehungen zwischen einer Pflanzengattung und der Mehrzahl aller Cynipiden berichten, würden sich noch viel auffälliger gestalten, wenn wir die auch an amerikanischen *Quercus*-Arten auftretenden Cynipiden berücksichtigen und noch mitzählen wollten. —

Vergleichen wir die verschiedenen Insektenklassen untereinander, so stellt sich heraus, daß bei den Gattungen der Hymenopteren die Anpassung an bestimmte Wirtsgattungen und Wirtsfamilien am weitesten geht; am wenigsten spricht sie sich bei den Rhynchoten aus. Unter den Lepidopteren finden wir Gattungen, die über Gymnospermen und Angiospermen verbreitet sind. Bei den Dipteren und Coleopteren ist der Fall häufig, daß sämtliche Arten bestimmter Gattungen auf Gattungen einer Pflanzenfamilie ihre Gallen erzeugen.

Im Reiche der Pilze finden sich ähnliche Anpassungsverhältnisse wie bei den Insekten unter den Exoasceen, welche die Pruneeen und Betulaceen bevorzugen, und bei den Gymnosporangien, die auf Cupres-

<sup>1)</sup> Die Angabe A. MÜLLERS (Remarque sur une galle de racine de *Deodara*, Transact. Ent. Soc. London Proc. 1873. 37; zitiert nach HOUARD, 2, 1145), daß *Biorrhiza aptera* auch auf *Cedrus deodara* vorkommt, klingt wenig glaubhaft.

sineen und Pomaceen vorkommen; auf die letzteren wird später noch zurückzukommen sein.

Nachfolgende Tabelle gibt über die Anpassungsverhältnisse bei den verschiedenen Insektengruppen näheren Aufschluß; sie ist nach HOUARDS Katalog zusammengestellt und berücksichtigt also nur die für Europa und die außereuropäischen Länder des Mittelmeeres ermittelten Verhältnisse.

Wenn eine größere Anzahl von Arten einer Insektengattung an eine Familie oder eine Pflanzengattung angepaßt ist, wird durch fetten Druck hierauf aufmerksam gemacht werden.

### 1. Rhynchota.

Adelges: 15 Arten auf **Coniferen**, 2 auf Fagus und Populus.

Aphalara: Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen ist nicht zu erkennen: *A. calthae* auf Rumex und Caltha, *A. nebulosa* auf Epilobium, *A. picta* auf Hypochaeris usw.

Aphis: Auf den verschiedensten Dikotyledonenfamilien. Viele A.-Arten sind auf mehreren Gattungen verschiedener Familienzugehörigkeit heimisch (s. o.).

Asterolecanium: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.

Copium: Auf Teucrium (Labiaten).

Hyalopterus: Auf Mono- und Dikotyledonen.

Macrosiphum: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.

Myzus: Ebenso.

Pemphigus: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien (9 Arten auf Populus, 7 auf Pistacia).

Phylloxera: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.

Psylla: Desgl.

Rhopalosiphum: Desgl.

Schizoneura: Desgl.

Siphocoryne: Je 2 Arten an Umbelliferen und Caprifoliaceen.

Trioza: Auf zahlreichen Dikotyledonenfamilien.

### 2. Diptera.

Arnoldia: 3 Arten auf Quercus, eine (*A. sambuci*) auf Sambucus.

Asphondylia: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien; die einzelnen Arten nur an eine Gattung gebunden oder an wenige Gattungen derselben Familie (*A. bitensis*).

Clinodiplosis: Ebenso.

Clinorrhyncha: Auf **Compositen**.

Contarinia: Die meisten Arten auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien (*C. quinquenotata* auf Hemerocallis). Jede Art ist an eine Gattung angepaßt oder doch wenigstens (*C. ruderalis*, *C. nasturtii*) an Gattungen einer Familie (Cruciferen).

Cystiphora: Auf **Compositen**.

Dasyneura: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien (3 Arten auf Cruciferen).

Hormomyia: Fast alle Arten auf **Carex**-Arten.

Janetiella: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.

- Lasioptera: Auf verschiedenen Mono- und Dikotyledonenfamilien, insbesondere auf Gramineen und Umbelliferen.
- Lipara: 3 Arten an *Phragmites communis*.
- Macrolabis: 9 Arten an fast ebenso vielen Dikotyledonenfamilien.
- Mayetiola: Auf **Gramineen**.
- Myopites: Auf **Compositen**.
- Oligotrophus: 20 Arten auf Gymnospermen und verschiedenen Dikotyledonenfamilien.
- Perrisia: Auf zahlreichen Familien der Gefäßkryptogamen (z. B. *P. filicina*), Gymnospermen, Monokotyledonen (*P. asparagi*, *P. muricatae*) und Dikotyledonen. Jede Perrisia-Art ist im allgemeinen nur an eine Wirtspflanzengattung angepaßt.
- Rhabdophaga: Auf **Salicaceen** (*Salix* und *Populus*).
- Rhopalomyia: Fast sämtlich an **Compositen** (*Rh. cristaegalli* an *Rhinanthus*, *Rh. Valerii* an *Juniperus oxycedrus*).
- Schizomyia: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien, nur *Sch. tami* an einer Monokotyledonen (*Tamus*).
- Stefaniella: Auf **Chenopodiaceen**.
- Stictodiplosis: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.
- Tephritis: Sämtlich auf **Compositen**.
- Trypeta: Die meisten Arten auf **Compositen**.
- Urophora: Sämtliche Arten auf **Compositen**.

### 3. Lepidoptera.

- Conchyliis: Sämtliche Arten auf **Compositen**.
- Epiblema: 4 Arten, davon 3 auf **Compositen**, eine auf Betulaceen.
- Gelechia: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien (*G. electella* auf Gymnospermen).
- Grapholitha: Auf verschiedenen Gymnospermen und Dikotyledonen.
- Orneodes: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien (*Gamopetalae*).
- Sesia: An Koniferen und Dikotyledonenfamilien.

### 4. Coleoptera.

- Anthonomus: Sämtliche auf **Rosaceen**.
- Apion: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.
- Centorrhynchus: Die meisten Arten auf **Cruciferen**.
- Larinus: An **Compositen**.
- Mecinus: Auf **Serophulariaceen** und **Plantaginaceen**.
- Nanophyes: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.
- Sibinia: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien, die meisten Arten an **Papilionaceen**.
- Thamnurgus: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien.

### 5. Hymenoptera.

- Andricus: Auf **Quereus**.
- Aulacidea: Auf verschiedenen Compositengattungen (*Hypochoeris*, *Scorzonera*, *Tragopogon* und besonders *Hieracium*). Nur *A. hieracii* kommt auch auf *Cytisus* vor.

Aulax: Auf verschiedenen Dikotyledonenfamilien (Labiaten, Papaveraceen und besonders Compositen). A. Latreillei kommt auf Glechoma (Labiaten) und Centaurea (Compositen) vor.

Biorrhiza: Auf **Quercus** (s. o. p. 331, Anm.).

Blastophaga: Auf Ficus.

Cryptocampus: Auf **Salicaceen** (Populus und Salix).

Cynips: Auf **Quercus**.

Dryocosmus: Auf **Quercus**.

Dryophanta: Auf **Quercus**.

Isosoma: Fast alle Arten auf **Gramineen** (E. orchidearum an Orchideen).

Neuroterus: Auf **Quercus**.

Plagiotrochus: Auf **Quercus**.

Pontania: 10 Arten auf **Salix**. Nur P. vacciniella auf Vaccinium.

Rhodites: Auf **Rosa**.

Trigonaspis: Auf **Quercus**.

Wenn bestimmte tierische Gallenerzeuger immer nur auf bestimmten Wirtsspezies gefunden werden, so liegen die Dinge offenbar wesentlich anders, als wenn Pilze immer nur auf einem und demselben Wirt anzutreffen sind; denn von den Pilzen läßt sich annehmen, daß ihre Sporen sowohl auf diejenigen Pflanzen fallen, auf welchen wir die betreffenden Pilze anzutreffen gewöhnt sind, als auch auf viele andere: aber nur auf einem Wirt oder nur auf einer beschränkten Zahl von Wirtsspezies finden die Pilze die Bedingungen verwirklicht, welche für ihre Entwicklung erforderlich sind.

Anders bei den Tieren, welche — geleitet vom Instinkt — ihren Wirt sich suchen und wählen.

Aufmerksamen Beobachtern der Gallen muß es auffallen, daß viele tierische Gallenerzeuger nur an eine oder sehr wenige Wirtsspezies angepaßt erscheinen und andere Arten verschmähen<sup>1)</sup>, auch dann, wenn diese den von ihnen bevorzugten Gewächsen habituell außerordentlich ähnlich sind und ihnen im System sehr nahe stehen.

TÜPFER<sup>2)</sup> gibt an, daß *Pontania vesicator* nur an *Salix purpurea* und *purpurea*-Bastarden Gallen erzeugt; *Tetraneura ulmi* läßt sich nach

<sup>1)</sup> Über die Faktoren, welche vor langen Zeiten die Ausbildung des Instinktes der Gallentiere beeinflußt, die Tiere zu bestimmten Wirtspflanzen geführt und sie an diese gewöhnt haben, lassen sich natürlich nur Vermutungen äußern. In erster Linie wird man an die chemischen Qualitäten der Wirtspflanzen zu denken haben, soweit sie für die Ernährung des jungen Tieres von Belang sind, an phänologische Eigentümlichkeiten der Wirtspflanze und des Cecidozoons (s. o. p. 254), weiterhin an anatomische Eigentümlichkeiten, welche auf die Eiablage von Einfluß sein können, an spezifische Gerüche der Pflanzen, welche vielleicht den Insekten den Aufenthalt auf oder in ihnen verleiden können, schließlich an ökologische Eigentümlichkeiten, durch welche manche Pflanzen für Cecidozoen schwer, andere leicht zugänglich werden.

<sup>2)</sup> TÜPFER, Bemerkungen zum *Salix. exsicc.* (Nr. 49.)

LICHTENSTEIN nur auf *Ulmus campestris* nieder und verschmäht *U. effusa*, während *Colopha compressa* nach demselben Autor nur auf *U. effusa* vorkommt<sup>1)</sup>; *Schizoneura lanuginosa* bevorzugt die strauchartigen Formen von *U. campestris*. Beispiele für solche Beschränkung ließen sich noch in großer Zahl anführen.

Sind diejenigen Arten, welche der Gallenerzeuger meidet, zur Produktion von Gallen untauglich, so daß es nicht zur Gallenbildung kommt, obwohl sie von den Tieren aufgesucht und infiziert werden? — oder würden sie Gallen entwickeln, wenn die Tiere sie besiedeln könnten und nicht durch ihren Instinkt von jenen Pflanzen ferngehalten würden? Die Befunde in der Natur geben hierauf schon Aufschluß. Gallen der *Pontania vesicator* sind von andern Autoren — wie aus der von HOUARD zitierten Literatur hervorgeht — auch an anderen als an *purpurea*-Weiden beobachtet worden, *Tetraneura ulmi* und *Colopha compressa* werden gelegentlich auch an anderen Ulmen, als es LICHTENSTEIN angibt, gefunden. *Eriophyes populi*, welcher im allgemeinen nur an *Populus tremula* Knospenwucherungen hervorruft, kann ausnahmsweise, d. h. unter Umständen, die uns nicht näher bekannt sind und auf den Instinkt der Tiere Einfluß haben, auch an *P. pyramidalis* seine Gallen hervorrufen<sup>2)</sup> u. dergl. m.

Sehr lehrreich sind die Beobachtungen BEYERINCK'S an verschiedenen *Rhodites*-Arten. *Rh. rosae* ließ BEYERINCK auf *Rosa rugosa* und *R. acicularis*, die in der Natur keine Bedeguarre tragen, Eier ablegen und Gallen erzeugen. Versuche mit *Rosa pimpinellifolia* führten nie zu positiven Ergebnissen; dennoch wurde BEYERINCK mit einer Anpflanzung dieser Rose bekannt, welche Hunderte von Bedeguarren trug. Dieselbe *Rosa*-sp. trug in früheren Jahren in den Niederlanden reichlich die Gallen der *Rhodites Mayri*, während BEYERINCK sich vergebens bemühte, auf diesen Rosen *Mayri*-Gallen zu erzielen<sup>3)</sup>.

Der Instinkt des Gallenerzeugers ist, wie mir aus diesen und ähnlichen Befunden hervorzugehen scheint, insofern sehr variabel, als manche Wirtspflanzenspezies, welche ein bestimmter Gallenerzeuger im allgemeinen oder an bestimmten Standorten meidet, unter besonderen Umständen und an bestimmten anderen Standorten von demselben

<sup>1)</sup> LICHTENSTEIN, J., Les migrations des pucerons confirmés. Evolution biologique complète du puceron de l'ormeau (*Tetraneura ulmi* AUT.) (C. R. Acad. Sc. Paris 1883. 97, 197).

<sup>2)</sup> Vgl. Löw, FR., Neue Beiträge zur Kenntnis der Phytoptocceidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1887. 37, 23, 32).

<sup>3)</sup> BEYERINCK, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1885. 163. Über Gallbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* (Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896).

Tiere infiziert werden können. Aus dem Fehlen von bestimmten Gallen an bestimmten Wirtspflanzen wird man daher nicht immer schließen dürfen, daß jene Pflanzen nicht instande wären, auf den von den Cecidozoën ausgehenden Reiz mit Gallenbildung zu reagieren, und daß sie deswegen gallenfrei bleiben.

Die Beobachtung dessen, was die Natur bietet, lehrt andererseits, daß tatsächlich Pflanzen, die im System sich außerordentlich nahe stehen, auf die von einem und demselben Parasiten ausgehende Reizung sehr verschieden reagieren können; COURCHET erwähnt z. B., daß *Aploneura lentisci* PARS. nicht nur auf *Pistacia lentiscus*, sondern gelegentlich auch auf *P. terebinthus* vorkommen kann; Gallen vermag das Tier aber nur auf *P. lentiscus* zu erzeugen<sup>1)</sup>. Ich glaube, daß BEYERINCKs Annahme<sup>2)</sup>, alle diejenigen Pflanzen, welche auf dem Wege geschlechtlicher Kreuzung miteinander verbunden werden können, verhielten sich gleichen Gallenreizen gegenüber ähnlich, doch allzu willkürlich ist und schwerlich den tatsächlichen Verhältnissen entspricht.

Der experimentellen Methode eröffnet sich hier ein weites Arbeitsgebiet zur Erforschung wichtiger biologischer Fragen.

Ob es wohl möglich sein mag, durch irgendwelche experimentelle Eingriffe den Instinkt der Gallentiere zu beeinflussen und diese zur Gallenbildung auf atypischen Wirtspflanzen geneigt zu machen? Solche Versuche hat SCHRÖDER mit Tenthrediniden angestellt; doch scheinen mir seine Experimente zur Lösung der Frage, ob sich „Instinktvariationen“ bei Cecidozoën experimentell hervorrufen lassen, nicht zu genügen<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> COURCHET, Etude sur les galles produites par les aphidiens, Montpellier 1879. 83. — COURCHET spricht in der zitierten Arbeit davon, daß manche phytophag lebende Tiere instande sind, „de saisir entre les êtres des rapports que nous ne parvenons souvent à connaître qu'à force d'études et de recherches approfondies“, und macht auf eine Cantharide aufmerksam, welche die verschiedensten Oleaceen (*Ligustrum*, *Syringa*, *Fraxinus*) befällt. — Freilich wäre es leichtsinnig, aus dem Auftreten einer und derselben Parasitenart auf mehreren Wirten auf „Blutsverwandtschaft“ zwischen diesen schließen zu wollen; darüber gaben die früher angeführten Fälle von bescheidener und ausgedehnter Pleo- phagie hinreichend Auskunft.

<sup>2)</sup> BEYERINCK a. a. O. 1896. Die erfolgreiche Bastardbestäubung ist überdies nicht nur von den chemischen Qualitäten der Eltern abhängig, sondern auch von mancherlei morphologischen Eigentümlichkeiten, die mit Gallenreiz und Gallenreaktion nicht das geringste zu tun haben. Man vergleiche andererseits hierzu TÖPFERS Beobachtungen über *Pontania vesicator* (s. o. p. 334).

<sup>3)</sup> Vgl. SCHRÖDER, CH., Über experimentell erzielte Instinktvariationen (und deren Vererbung) (Verh. d. zool. Ges. 1903. 158). *Salix viminalis* wurde mit Absud von *S. alba*, *fragilis* und *caprea* besprengt; hiernach führten Individuen der Art *Pontania proxima* auf dieser (nach SCHRÖDER für diese Tierspezies

Ferner wird das Schicksal derjenigen Gallentiere zu untersuchen sein, die gewaltsam auf atypische Wirtspflanzen übertragen worden sind. Geeignete Versuchstiere sind allem Anschein nach vor allem die Gallmilben: PEYRITSCH<sup>1)</sup> übertrug *Eriophyes avellanae* auf Wirtspflanzen aus den verschiedensten Familien und sah auch an atypischen Wirten (*Bellis perennis*, *Euphorbia pepus*, *Capsella bursa pastoris*) mehr oder minder auffällige Gallenbildungen entstehen; eine Gallmilbe von *Valeriana tripteris* vermochte außer verschiedenen Valerianaceen auch Cruciferen und *Linaria cymbataria* zu infizieren und zu deformieren.

## II. Generationswechsel und Wirtswechsel.

Parasiten tierischer oder pflanzlicher Natur, welche einen Generationswechsel durchmachen, sind entweder in allen ihren Generationen an dieselbe Wirtsspezies gebunden, oder ihr Generationswechsel verbindet sich mit Wirtswechsel. Organismen der zweiten Art nennen wir heteröisch. —

*Pontania proxima* (auf *Salix*) erscheint alljährlich in zwei Generationen: die Angehörigen beider Generationen erzeugen auf derselben Wirtspflanze gleichartige Gallen.

*Rhabdophaga heterobia* (auf *Salix*) erscheint ebenfalls in einer Frühlings- und einer Sommergeneration; beide erzeugen auf der nämlichen Wirtsspezies ihre Gallen, die sich aber insofern unterscheiden, als im Sommer die Infloreszenzen, die an männlichen Weidenindividuen zur Produktion der früher beschriebenen Gallen angeregt werden (vgl. Fig. 107), naturgemäß meistens fehlen, und die Sommergeneration nur die Triebspitzen der Weiden zur Verfügung hat, die zu kleinen haarigen Blattschöpfen umgestaltet werden. Wenn meteorologische Bedingungen besonderer Art auch der zweiten Generation blühende ♂ Infloreszenzen zur Verfügung stellen, entstehen auch im Sommer dieselben Blütengallen wie sonst im Frühjahr<sup>2)</sup>. Ähnlich verhält es

atypischen) Weidenart die Eiablage aus und ließen abnorm gestaltete, nur blattoberseits stark hervorragende Gallen entstehen. Diese Versuche sind schon deswegen von geringer Bedeutung, weil auf *S. viminalis* auch ohne genannte Vorbehandlung *proxima*-Gallen entstehen können. Überdies scheint es mir unwahrscheinlich, daß so einfache Eingriffe, wie sie SCHRÖDER vornahm, genügen können, um die Instinkte des Insekts zu täuschen.

<sup>1)</sup> PEYRITSCH, J., Über künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1888. 97, Abt. I, 597).

<sup>2)</sup> KÜSTER, E., Zoococcidien aus der Umgegend von Kiel (Schriften Naturw. Ver. Schleswig-Holstein 1911. 15, 77).

sich mit *Asphondylia sarothamni*: die erste Generation erzeugt Knospengallen, die zweite Hülsengallen an demselben Wirt<sup>1)</sup>.

Für die Gallmilben, welche im Laufe eines Sommers mehrere Generationen erzeugen, ist von einem Saisondimorphismus bisher nichts bekannt geworden. Vielleicht machen künftige Beobachtungen mit Erscheinungen dieser Art bekannt<sup>2)</sup>.

Die Blattläuse erscheinen im Laufe eines Sommers in zahlreichen Generationen, deren Eigentümlichkeiten schon früher zu erläutern waren. Leider sind wir nur unvollkommen darüber unterrichtet, ob die auf einer und derselben Wirtspflanze erscheinenden Generationen nur eine Sorte von Gallen erzeugen, oder ob der Generationswechsel mit einem Wechsel in den Fähigkeiten zur Gallenbildung sich kombiniert. COURCHET und DERBÈS<sup>3)</sup> haben darauf aufmerksam gemacht, daß die Aphiden der Pappeln und der Pistazien im ersten Frühjahr an den Blättern kleine rote Gallen erzeugen, die „provisorischen“ (oder transitorischen) Gallen; ihre Erzeuger sind ungeflügelte Tiere mit viergliedrigen Antennen; erst die von ihnen sich ableitende ebenfalls ungeflügelte Generation mit fünfgliedrigen Antennen erzeugt die „definitiven“ Gallen.

Von der *Phylloxera vastatrix* vermögen verschiedene Generationen an verschiedenen Organen des Wirtes (*Vitis*) ungleichartige Gallen zu erzeugen (s. o. p. 36).

Bei den Cynipiden, welche in einer agamen und einer geschlechtlichen Generation auftreten, sind beide Generationen zur Gallenbildung befähigt: Die Gallen der beiden Generationen sind deutlich voneinander verschieden. Beispiele haben wir bereits oft zu nennen gehabt (vgl. auch oben p. 42).

Allen diesen Cecidozoön ist gemeinsam, daß Angehörige verschiedener Generationen auf derselben Wirtspflanze ungleichartige Gallen erzeugen; bei *Rhabdophaga heterobia* kann der Gallenformwechsel und der Wechsel im Wirtorgan als fakultativer Saisondimorphismus bezeichnet werden; bei den Cynipiden ist die Heteromorphie der Gallen obligatorisch.

Wir kommen schließlich zu denjenigen Gallenerzeugern, deren Generationen auf verschiedenen Wirtspflanzen leben.

<sup>1)</sup> BORRIES, H., Bidrag til danske insecters biologi (Entom. Meddels. 1877/78. 1, 285; vgl. Entomol. Nachr. 1892. 18, 186).

<sup>2)</sup> Die Möglichkeit eines Saisondimorphismus bei Phytoptococcidien diskutiert THOMAS (Ein sechstes Phytoptococcidium von *Acer campestre*, Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. 1879. 52, 740).

<sup>3)</sup> COURCHET, L., Etude sur les galles produites par les aphidiens. Montpellier 1879, z. B. p. 75. DERBÈS, Troisième note sur les pucerons du térébinthe Ann. sc. nat., Zool. sér. VI, 1881, 12, art. 5).

Für viele Aphiden ist erwiesen, daß sie einen Wirtswechsel durchmachen, der für die Erforschung der Gallen aber insofern keine unmittelbare Bedeutung hat, als nur auf einem Wirt Gallen entstehen. Die Anpassungen der Tiere an ihren zweiten Wirt scheinen nicht überall dieselben zu sein; LICHTENSTEIN<sup>1)</sup> gibt an, daß die Ulmenläuse (*Tetraneura ulmi*) in Österreich an die Wurzeln von *Zea mays* wandern, in Südfrankreich an *Cynodon dactylon*, in anderen Gegenden wohl auch an anderen Gramineen sich ansiedeln. Im übrigen sei auf das im Kapitel I, p. 36 Mitgeteilte verwiesen.

Den Beschluß in der Reihe bilden diejenigen Cynipiden, deren beide Generationen an verschiedenen Wirten leben, und an diesen durchaus verschiedenartige Gallen erzeugen: *Cynips calicis* (auf *Quercus pedunculata*) und *Andricus cecri* (auf *Qu. cerris*), ferner *Cynips Kollari* (auf *Qu. pedunculata*) und *Andricus circulans* (auf *Qu. cerris*) sind durch Generationswechsel miteinander verbunden und sind unsere Beispiele für heteröcische Cynipiden<sup>2)</sup>.

Heteröcie unter den gallenerzeugenden Pilzen bleibt auf die Uredineen beschränkt. *Melampsorella caryophyllacearum*, deren Äcidiengeneration den Hexenbesen der Weißtanne und deren Teleutogeneration an den befallenen Caryophyllaceen keinerlei nennenswerten Wachstumsanomalien erzeugt, und die Gymnosporangien, welche in beiden Generationen anschnliche Gallenwucherungen hervorrufen, mögen als Beispiele genügen; daß die Äcidiengeneration der letzteren auf Pomaceen, die Teleutogeneration auf Cupressineen anzutreffen ist (*Roestelia lacerata* auf *Crataegus* — *Gymnosporangium clavariaeforme* auf *Juniperus communis*, *R. cancellata* auf *Pirus communis* — *G. sabiniae* auf *Juniperus sabina*), mag hier nochmals Erwähnung finden.

Folgerungen über das Verhalten verschiedenartiger Wirtspflanzen gegenüber dem von einer Pilzspezies ausgehenden Reize werden sich aus den Eigentümlichkeiten der Gallen heteröcischer Pilze nicht ableiten lassen, da die Äcidi- und Teleutogeneration der letzteren wahrscheinlich in ihren chemisch-physiologischen Eigenschaften durchaus verschieden voneinander sind, und daher auch die von ihnen ausgehenden Gallenreize nicht miteinander verglichen werden können.

Ein Beispiel dafür, daß an einer und derselben Wirtsspezies der nämliche Pilz in verschiedenen Stadien seiner Entwicklung verschiedenartige Gallen hervorrufen kann, liefert eine Chytridiacee, *Synchytrium*

<sup>1)</sup> LICHTENSTEIN, J., a. a. O. 1883. Über die *Pistacia*-Läuse, vgl. z. B. LICHTENSTEIN, Migration des pucerons des galles du lentisque aux racines des graminées (ibid. 1878. S. 7, 752).

<sup>2)</sup> Vgl. BEYERINCK a. a. O. 1896, ferner: Über die sexuelle Generation von *Cynips Kollari* (Marcellia 1902. I, 13).

*papillatum*: diejenigen Wirtszellen, in welchen Dauersporangien liegen, haben die Gestalt von Flaschen mit schlankem Hals und breitem Bauch (vgl. Fig. 149); die mit Sommersoris ausgestatteten Wirtszellen sind kugelig und ungestielt, und die benachbarten Epidermiszellen sind bis zu  $\frac{1}{5}$  ihrer Höhe an ihnen hinaufgewachsen<sup>1)</sup>.

### III. Biologische Arten und Rassen.

Von vielen auf Pflanzen parasitisch lebenden Pilzen, zumal von vielen Uredineen wissen wir, daß auch dann, wenn eine Pilzspezies auf mehreren Wirtspflanzenarten anzutreffen ist, es vielfach nicht gelingt, ihre Sporen von einer Nährpflanze auf die andere zu übertragen und mit ihnen auf allen Wirtsarten erfolgreiche Infektionen auszuführen. Man nimmt in solchen Fällen an, daß mehrere biologische Unterarten oder Rassen vorliegen, d. h. solche, die in ihren morphologischen Qualitäten sich durchaus gleichen, in ihren physiologischen Eigenschaften aber, zumal in dem Vermögen verschiedene Wirtspflanzen zu infizieren, sich voneinander unterscheiden.

Solche biologische Unterarten oder species sorores sind auch bei gallenerzeugenden Parasiten gefunden worden. Das bekannteste Beispiel sind die gallenerzeugenden Bakterien der Spezies *Rhizobium radicicola*. Man spricht bei ihnen von verschiedenen Rassen, weil nicht alle Leguminosen, welche der genannten Bakterienart erwiesenermaßen zugänglich sind, von allen Angehörigen der Spezies mit gleicher Leichtigkeit und gleichem Erfolg infiziert werden können. Für die Trifoliceen, Viciaen und Phaseoleen hat man verschiedene Rassen angenommen. Damit sind die Unterschiede zwischen den physiologischen Eigentümlichkeiten der von verschiedenen Leguminosen stammenden Bakterien aber noch keineswegs erschöpft: selbst die von so nahe verwandten Gattungen wie *Caragana* und *Robinia* stammenden zeigen Unterschiede, die zur Annahme von besonderen Rassen führen. Was das *Rhizobium Beyerinckii* betrifft, so lassen sich für dieses schon zwischen den Bakterien von *Lupinus luteus* und *L. angustifolius* Unterschiede erkennen<sup>2)</sup>.

Für die Gallenlehre ist von Interesse, daß biologische Rassen heterocischer Arten sich auch hinsichtlich ihrer Befähigung zur

<sup>1)</sup> Vgl. MAGNUS, P., Über *Synchytrium papillatum* FARL. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1893. II, 538).

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. HILTNER in LAFARS Handb. d. techn. Mykologie 1904—1906. 3, 35 ff.

Gallenbildung auf dem gemeinsamen Wirt voneinander unterscheiden können. Einen solchen Fall scheint JORDI gefunden zu haben<sup>1)</sup>: an *Euphorbia cyparissias* ruft *Uromyces pisi* die schon früher geschilderten Deformationen (vgl. Fig. 22) hervor. Diese Deformationen fallen etwas verschieden aus, je nachdem die eine oder die andere der beiden formae speciales, die JORDI für *U. pisi* nachgewiesen hat, die Pflanze befallen: wenn diejenige Form vorliegt, welche ihre Teleosporen auf *Vicia cracca* ausbildet, werden die Blätter der *Euphorbia* etwa  $15,8 \times 2,7$  mm groß; wenn die Form von *Lathyrus pratensis* vorliegt, messen die Blätter des Äcidiumwirtes  $10,9 \times 2,9$  mm; normale Blätter der *Euphorbia* messen  $22 \times 2,3$  mm. Wir dürfen folgern, daß die „Virulenz“ der beiden Formen gegenüber der Wolfsmilch eine verschiedene ist; die *Lathyrus*-Form wirkt stärker als die *Vicia*-Form.

THOMAS unterscheidet bei *Exobasidium vaccini* zwischen einer forma circumscripita und einer forma ramicola: die erstere befällt und verunstaltet Blätter, während die zweite ganze Laub- und Blüten sprosse oder deren Enden befällt. Auch hier dürfte es sich um biologische Rassen handeln<sup>2)</sup>. —

Die Bildung biologischer Rassen der hier geschilderten Art dürfte sich bei allen Gruppen von Pflanzenparasiten finden, soweit es sich um Parasiten handelt, die auf mehr als einer Wirtsart auftreten können<sup>3)</sup>. Auch bei den tierischen Parasiten der Pflanzen ist die Erscheinung unzweifelhaft sehr viel weiter verbreitet, als es bisher erwiesen ist. Über die Biologie der gallenerzeugenden Tiere sind wir in dieser Hinsicht noch ganz unvollkommen unterrichtet.

Wenn ein Cecidozoon eine Reihe von Generationen hindurch auf einer und derselben Wirtsspezies gebauet hat, so kann es unter Umständen in seinem Chemismus offenbar derart beeinflußt werden, daß es auf der „gewöhnten“ Nährspezies leichteres Fortkommen findet, als auf anderen; MAGNUS hat zunächst mit Rücksicht auf die Pilze die durch „Gewöhnung“ an eine bestimmte Wirtsspezies entstandenen Formen als „Gewohnheitsrassen“ bezeichnet<sup>4)</sup>. Solche Gewohnheits-

<sup>1)</sup> JORDI, E., Weitere Untersuchungen über *Uromyces pisi* (PERS.) (Zentralbl. f. Bakteriol. 2. Abt. 1904. 13, 64).

<sup>2)</sup> THOMAS, FR., Über einige Exobasidien und Exoascen (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1897. 305); *f. ramicola* gehört im allgemeinen höheren Regionen an, so daß TH. sie für eine klimatisch bedingte Form hält.

<sup>3)</sup> Über die biologischen Rassen der Mistel berichtet TUBEUF (Die Varietäten oder Rassen der Mistel. Naturwiss. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1907. 5).

<sup>4)</sup> MAGNUS, P., Die systematische Unterscheidung nächst verwandter parasitischer Pilze auf Grund ihres verschiedenen biologischen Verhaltens (Hedwigia 1894. 362).

rassen gibt es sicherlich auch bei den Tieren und recht reichlich gewiß unter den Gallenerzeugern. Von *Tylenchus dipsaci* wird angegeben, daß er nach mehreren Generationen auf Roggen im allgemeinen nur noch auf diesen übergeht und andere Wirte verschmäht.

Aus Gewohnheitsrassen werden scharf getrennte biologische Arten, die sich teils in ihrem Infektionsvermögen verschiedenen Wirtspflanzen gegenüber, teils durch irgendwelche andere physiologische Eigentümlichkeiten voneinander unterscheiden. Nach DOCTERS VAN LEEUWEN-REJNVAAN verbergen sich in der Spezies *Isosoma graminicola* zwei biologische Arten, von welchen die eine nur *Triticum junceum*, die andere nur *Tr. repens* infiziert<sup>1)</sup>. Nach denselben Autoren setzt sich die Spezies *Aulax papaveris* aus mehreren biologischen Unterarten zusammen, die an verschiedene *Papaver*-Arten angepaßt sind<sup>2)</sup>. *Macrolabis corrugans* ruft an *Heracleum sphondylium* Blattkräuselungen, an *Lamium album* Triebspitzendeformationen hervor; die von der Labiate stammenden Tiere sind aber nicht instande, an der Umbellifere Gallenbildungen hervorzurufen, und die von der Umbellifere stammenden können die Labiate nicht deformieren<sup>3)</sup>. Nach MARCHAL ist *Adelges pini* aus den Gallen von *Pinus silvestris* biologisch unterschieden von denselben Tieren aus Gallen von *P. orientalis*<sup>4)</sup>.

Wie bei den Pilzen die in verschiedenen Wirtsarten verwirklichten Ernährungsverhältnisse den Chemismus der Sporen und überhaupt der Pilzzellen in verschiedenem Sinne beeinflussen, so dürfte auch bei den tierischen Parasiten die verschiedenartige Zusammensetzung des Futters entweder die für die Gallenerzeugung ausschlaggebenden Vorgänge ihres Stoffwechsels oder den komplizierteren Chemismus beeinflussen, der in letzter Instanz den Äußerungen ihres Instinkts bei der Wahl und der Behandlung einer Wirtspflanze zugrunde liegt.

Biologische Arten können sich natürlich auch anders als bei Wahl ihres Wirtes unterscheiden und auf anderem Wege als durch differente Ernährung zustande kommen.

Die Gallmilben, von deren experimenteller Untersuchung sich viele Aufschlüsse über die Verbreitung und über die Entstehung biologischer Arten bei den Cécidozoön erwarten lassen, scheinen Beispiele hierfür zu liefern.

<sup>1)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-REJNVAAN, W. u. J., Über die Anatomie und die Entwicklung einiger *Isosoma*-Gallen usw. (Marcellia 1907. 6, 68).

<sup>2)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-REJNVAAN, W. u. J., *Aulax papaveris* PERRIS, its biology and the development and structure of the gall, which it produces (Marcellia 1906. 5, 137).

<sup>3)</sup> RÜBSAAMEN, EW. H., Über Pflanzengallen (Prakt. Ratgeber f. Obst- und Gartenbau 1903. 18, 118).

<sup>4)</sup> MARCHAL, P., Contribution à l'étude biologique des *Chermes*. La génération sexuée chez les *Chermes* des pins aux environs de Paris (C. R. Acad. Sc. Paris 1909. 149, 640).

Auf Linden treten Filzgallen, Benteigallen und kugelige Nervenwinkelgallen auf und werden, so weit wir bisher die Gallenerzeuger zu unterscheiden gelernt haben, alle von einer und derselben *Eriophyes*-Spezies (*E. tiliae*) erzeugt; selbst auf einem Blatte kann man verschiedene Gallen dieses Tieres nebeneinander finden<sup>1)</sup>.

Auf *Eriophyes macrochelus* werden nicht nur die auf *Acer campestre* (und anderen Ahornarten) auftretenden Cephaloneongallen zurückgeführt, sondern auch Erinenmrasen verschiedener Art und leistenförmige Wucherungen auf der Blattunterseite von *A. campestre*. Falls es sich bestätigen sollte, daß tatsächlich eine und dieselbe *Eriophyes*-Art überall der Täter ist, müßten auch hier innerhalb einer Spezies mehrere biologische Unterarten unterschieden werden<sup>2)</sup>. Oder sollte es vielleicht möglich sein, daß Angehörige einer und derselben morphologischen Art verschiedenartige Gallengebilde je nach dem Grad der Virulenz erzeugen, der ihnen durch die gerade vorliegende Kombination äußerer Bedingungen eigen geworden ist, ohne daß daraus eine Nötigung zur Unterscheidung biologischer Unterarten abgeleitet zu werden brauchte?

Wie es für die Pilze bekannt ist — ich erinnere an die Untersuchungen ERIKSSONS und CARLETONS —, werden wahrscheinlich auch bei den Cecidozoön die formae speciales, in welche eine Spezies sich aufspaltet, in verschiedenen Ländern, d. h. unter verschiedenartigen Bedingungen sich nicht immer in gleicher Weise ausbilden und hinsichtlich ihrer Anpassung an einen bestimmten Kreis von Nährpflanzen sich voneinander unterscheiden. Daß Beispiele dafür vorläufig nicht bekannt sind, kann nicht überraschen, da überhaupt das Studium der biologischen Rassen bei tierischen Gallenerzeugern noch in den ersten Anfängen steht.

#### IV. Gallenökologie.

Wir hörten schon früher (Kap. II), daß die Gallen über die nach ihrer natürlichen Verwandtschaft zusammengehörigen Familien und Gruppen der höheren Pflanzen keineswegs gleichmäßig verteilt sind: manche Familien erscheinen bevorzugt, andere von den Gallenerzeugern gemieden. Ähnliches gilt für die ökologisch zusammengehörigen Pflanzengruppen.

<sup>1)</sup> NALEPA, A., Zur Systematik der Gallmilben (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1890. 99, Abt. I, 40). Vgl. auch MASSALONGO, C., Acarocceidii nella flora veronese (N. G. bot. ital. 1891. 33, 469). — Zahlreiche Mitteilungen NALEPAS über das Verhalten der Gallmilben führen zu der Vermutung, daß biologische Rassen irgendwelcher Art eine große Rolle bei ihnen spielen; vgl. z. B. NALEPA, Neue Gallmilben (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1891. 55, 363); Neue Gallmilben (Anz. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1890. 27, 2) u. a. m.

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. TROTTER, A., Comunicazione intorno a vari acarocceidi nuovi o rari per la flora ital. (Boll. Soc. bot. ital. 1900. 191).

Klare Einsicht haben wir in die ökologische Verteilung der Gallen leider nur für Europa.

Allen Formationen an Gallenreichtum überlegen sind die Laubwälder.

Für *Quercus pedunculata*, *Qu. sessiliflora* und *Qu. pubescens* gibt HOÜARD über 200 Gallen an, für *Fagus sylvatica* etwa 20, für die verschiedenen *Betula*-Arten etwa 50 Gallen; die Zahl der einheimischen Lindengallen beträgt bei HOÜARD über 40. Dazu kommen ferner die Gallen der Zitterpappel (30), die der einheimischen Ahornarten (ungefähr 60), die Gallen der Erlen, der Eberesche und anderer *Sorbus*-Arten, die Gallen, welche auf *Viburnum*, *Sambucus*, *Ribes*, *Prunus spinosa*, *Crataegus*, *Lonicera*, *Rhamnus*, *Berberis*, *Clematis vitalba* und manchen anderen Unterholzarten des Laubwaldes gefunden werden. Auch von den sehr zahlreichen Gallen der *Salix*-Arten wären viele der Laubholzformation zuzurechnen.

Im Nadelwalde liegen die Verhältnisse ganz anders: die Koniferen (s. o. p. 71) beherbergen nur eine relativ bescheidene Anzahl von Cecidozoen; auch auf den „Unkräutern“ (*Hieracium*, *Rubus*, *Poa nemoralis* usw.) und den Moosen der Nadelwälder wird man nur wenige Gallen sammeln können. —

Sehr gering ist die Zahl der Gallen an Wasserpflanzen: abgesehen von den Gallen der Algen, über die oben (p. 62) im Zusammenhang berichtet worden ist, kommen für die einheimische Flora nur sehr wenige Zooecidien in Betracht. Die Familie der Lemnaceen ist gallenfrei; für die wasserbewohnenden Ranunculaceen, für *Hippuris*, *Callitriche*, *Limnanthemum*, *Hydrocharis* und *Zostera* ist nach HOÜARD ebenfalls kein einziges Zooecidium bekannt. Auf *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum* tritt dasselbe *Rhopalosiphum nymphaeae* (Aphide) gallenerzeugend auf, welches *Sagittaria sagittifolia* infizieren kann. Auf *Alisma plantago* ist *Lasioptera alismae* (Diptere) als Gallenerzeuger gefunden worden. Die Sumpfbewohner *Sparganium* und *Typha* tragen keine Gallen, während auf *Phragmites communis* außer der *Lipara lucens*, welche an den im Wasser wachsenden Exemplaren nach DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN selten anzutreffen ist<sup>1)</sup>, noch verschiedene andere Gallenerzeuger (*Lipara similis*, *Lasioptera arundinis*, *L. flexuosa*, *Tarsonemus phragmitidis* u. a.) auftreten. An verschiedenen *Carex*-Arten rufen Cecidomyiden Blütengallen hervor.

Von den an Wasserpflanzen vorkommenden Pilzgallen wären außer den *Tetramyxa*-Gallen auf *Ruppia* und *Zannichellia* noch die Cecidien

<sup>1)</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, Die Entwicklung der Galle von *Lipara lucens* (Rec. trav. bot. néerland. 1905. 2, 235).

des von LAGERHEIM gefundenen *Physoderma* auf *Zannichellia*<sup>1)</sup> und die von DUVAL-JOUVE beschriebene Brandpilzgalle auf *Zostera nana*<sup>2)</sup> zu nennen.

Die Halophyten der deutschen Flora sind äußerst gallenarm. Von den einheimischen Vertretern der Gruppe sind *Cakile maritima* und einige strandbewohnende *Atriplex*-Arten (auf ersterer *Ceutorrhynchus pleurostigma*, auf diesen besonders *Aphis atriplicis*) als Gallenwirte zu nennen. An den Küsten des Mittelmeeres tragen die Halophyten (*Cakile maritima*, verschiedene *Salicornia*- und *Salsola*-Arten u. a.) eine größere, aber immer noch beschränkte Zahl von Gallen.

Auf Dünengräsern sind ebenfalls nur wenige Gallen zu sammeln (*Psamma arenaria* mit *Isosoma hyalipenne*, *Elymus arenarius* mit *I. Brischkei* u. a.).

Es wäre sehr wertvoll, über die Gallen der Wüstenpflanzen näheres zu erfahren; die in der Literatur vorliegenden Angaben<sup>3)</sup> sind noch zu spärlich, um ein Urteil über die Zoocecidien der Wüste zu gestatten.

Auf der Heide finden wir entsprechend der geringen Zahl der Arten, welche die Heideflora zusammensetzen, auch nur wenige Gallen; verschiedene Triebspitzengallen sind an *Calluna vulgaris* beobachtet worden; weiterhin kann man an *Thymus serpyllum* und *Salix repens* mehrere Gallen finden; an *Empetrum nigrum* kommt *Eriophyes empetri* vor, welcher Vergrünung hervorruft.

Was die Flora der Heide- oder Hochmoore betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, daß an Sphagnaceen, soweit ich weiß, bisher niemals Gallen gefunden worden sind. Die phanerogamische Bevölkerung der Moore trägt mancherlei Gallen; an *Leikum palustre* tritt *Psylla ledi* auf, an *Andromeda polifolia* der blattrandrollende *Eriophyes Rübsaameni*; an den Vaccinien finden sich relativ zahlreiche Myco- und Zoocecidien. —

Im Gebirge<sup>4)</sup> und selbst in hügeligen Geländen finden sehr viele

<sup>1)</sup> LAGERHEIM a. a. O. (s. o. p. 54, Anm. 1).

<sup>2)</sup> DUVAL-JOUVE, Sur une déformation du *Zostera nana* ROTH. due à la présence d'un champignon (Bull. soc. bot. France 1873. 48).

<sup>3)</sup> Vgl. z. B. HOUARD a. a. O. (s. o. p. 178, Anm. 3). MASSART, J., Un voyage botanique au Sahara (Bull. soc. bot. Belgique 1898. 37, 202). FALLOU, J., Sur les galles du *Limonium Guyonianum* (Bull. soc. entom. de France 1894. p. CCXLI).

<sup>4)</sup> Auszug aus der Literatur:

THOMAS, FR., Suldener Phytocecidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1886. 36, 295); Beitrag zur Kenntnis alpiner Phytocecidien (Wissensch. Beil. Progr. herzogl. Realschule u. Progymnas. Ohrdruf 1885); Alpine Mückengallen (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1892. 42, 356); Zwei hochalpine *Rhopalumyia*-

Cecidozoön offenbar weitaus günstigere Bedingungen als im flachen Lande. Der Gallenreichtum der Mittel- und Hochgebirge und die relative Gallenarmut des Tieflandes sind schon vielen Gallensammlern aufgefallen; namentlich für die Milben scheint der Einfluß von Bodenrelief und Klima besonders groß zu sein. Die Veröffentlichung zahlreicher genauer Spezialgallenflore, wie die, welche THOMAS für das Suldener Tal gegeben hat, wäre sehr erwünscht. THOMAS zählt für das genannte Gebiet 57 Phytoptococcidien auf; von diesen wurden 39 in einer Meereshöhe von 1700 bis 2200 m gefunden, 12 sowohl über als unter 2200 m, 6 in einer Höhe von 2200 m und mehr, von diesen sechs kommen drei noch im Walde vor. Die alpinen Weiden, die Arten der Gattungen *Dryas*, *Rhododendron*, *Gentiana* und *Campanula* mögen als Beispiele gallenreicher Alpenpflanzen genannt werden. —

Die vom Menschen geschaffenen Kultur- und Halbkulturformationen sind keineswegs gallenarm. Recht zahlreiche Gallenerzeuger tierischer und pflanzlicher Natur siedeln sich in Obstgärten an (zumal an *Pirus communis*, *Prunus insititia*, *P. cerasus*, verschiedenen *Ribes*-Arten) sowie auf den Gemüsefeldern (*Brassica*).

Die angebauten Cerealien werden namentlich von Ustilagineen (*Ustilago avenae*, *U. maydis*) heimgesucht. Von den Alleebäumen sind die Pyramidenpappeln, die Linden und Kirschbäume sehr reich an Gallen.

Auf Ruderalgebieten wird man gallenerzeugende Peronosporaceen auf Cruciferen, *Protomyces macrosporus* auf *Aegopodium*, *Aphis atriplicis* auf Chenopodiaceen und *Perrisia urticae* oder *Puccinia caricis* auf *Urtica* selten völlig vermissen.

## V. Verbreitung der Gallenerzeuger.

Die gallenerzeugenden Tiere verfügen im allgemeinen nicht über die Befähigung zu schneller Ortsbewegung; ihre Verbreitung erfolgt daher langsam.

Die Älchen, die ihren Entwicklungsgang durchaus in der Erde erledigen und nur in feuchten Medien sich vorwärts bewegen können, dürften nur sehr langsam sich verbreiten.

Die Gallmilben sind sehr träge Geschöpfe und nur zu sehr bescheidenen Wanderungen befähigt. Daß unmittelbar neben infizierten Wirtspflanzen Exemplare der nämlichen Spezies jahrelang verschont

Arten (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1893. 43, 301). DALLA TORRE, K. W. v., Die Zoocecidien und Cecidozoön Tirols und Voralbergs (Ber. naturwiss.-mediz. Ver. Innsbruck 1892. 20, Abhandl. 90; Nachträge ibid. 21, 3 und 22, 135).

bleiben können, ist schon wiederholt beobachtet worden und beweist den Mangel an sicher wirkenden Mitteln zur Verbreitung von einer Wirtspflanze zur anderen. WARBURTON und EMBLETON haben angenommen, daß Gallmilben fliegende Insekten besteigen und sich von diesen forttragen lassen können<sup>1</sup>. NALEPA hat jüngst die Meinung vertreten, daß viele Gallmilben am herbstlichen Laube haftend durch den Wind fortgetragen werden<sup>2</sup>. Beide Vermutungen haben manches für sich und bedürfen näherer Prüfung. Aktive Wanderung von Pflanze zu Pflanze dürfte den Gallmilben nur unter besonders günstigen Verhältnissen möglich sein.

Unter den Dipteren sind viele Cecidomyiden als auffallend schlechte Flieger zu nennen. Die *Rhopulomyia*- und *Hormomyia*-Arten sind aufs Kriechen angewiesen oder fliegen nur ganz wenig. Die Cynipiden sind ebenfalls, was das Fliegen betrifft, träge Geschöpfe; daß *Biorrhiza aptera* überhaupt nicht fliegen kann, geht schon aus dem Namen hervor.

Die Unfähigkeit zu leichter und schneller Ortsveränderung erklärt es, daß Milben, Dipteren und Cynipiden immer in demselben Bereiche Jahre hindurch gefunden werden<sup>3</sup>, ja sogar an demselben Baum oder Strauch jedes Jahr von neuem ihre Gallen erzeugen. Es wird angegeben, daß diejenigen Ränder von Eichenwäldern, welche der herrschenden Windrichtung am meisten ausgesetzt sind, am stärksten von Cynipiden heimgesucht werden: auch diese Erscheinung ließe sich aus dem bescheidenen Flugvermögen der Tiere erklären.

Es ist klar, daß die Schwerfälligkeit vieler Cecidozoön, welche diese auf viele Jahre an ein und dasselbe Wirtsindividuum fesseln kann, der Entstehung von Gewohnheitsrassen und biologischen Arten (s. o.) sehr günstig ist.

<sup>1</sup>) WARBURTON u. EMBLETON, The life history of the blackcurrant gall mite (Lim. Soc. Journ. Zoology 1902. 28, 369).

<sup>2</sup>) NALEPA, A., Die Besiedelung neuer Wirtspflanzen durch die Gallmilben (Marcellia 1910. 9, 105); Die Milbengallen in den Kronen unserer Waldbäume (Naturwiss. Ztschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1910. 8, 331); Eriophlyiden (RÜNSAAMENS Zoocécidien Deutschlands, Lief. 1, 1911. 203; „Gewiß ist es keine zufällige Erscheinung, daß an Orten, wo bei Stürmen große Mengen von Laub und Bodenstreu zusammengetragen werden, wie in Mulden, an Zäunen, Wegrändern, im Hochgebirge zwischen Felsblöcken gallentragende Pflanzen häufiger zu finden sind als im offenen Gelände“). — Denselben Gedanken wie NALEPA hat vor längerer Zeit schon ORMEROD (Notes on the egg and development of the Phytoptus. The Entomologist 1877. 10, 280) ausgesprochen.

<sup>3</sup>) Die in Figur 136 dargestellten *Eriophyes*-Gallen sammelte Herr Dr. H. ROSS an demselben Fundort, an welchem schon seit 200 Jahren die Galle anzutreffen ist (vgl. ROSS, Herbarium siculum II cent., Bull. herb. Boissier 1901. 2. sér. 1, 1219 und BOSSANO, Panphyton siculum, Panormi 1713).

Vor allem ist aber die Trägheit und Seßhaftigkeit der Gallenerzeuger für den Tier- und Pflanzengeographen von großer Wichtigkeit. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß sehr viele Cecidozoön ihr Verbreitungsgebiet langsamer erweitern werden als ihre Wirtspflanzen, und wenn sich herausstellt, daß irgendwo das Verbreitungsgebiet der letzteren mit dem der zugehörigen Cecidozoön sich nicht deckt, so wird zu prüfen sein, ob klimatische Faktoren es den Cecidozoön unmöglich machen, überallhin ihren Wirten zu folgen, — oder ob das Zurückbleiben der Gallentiere nur historisch bedingt und von den Existenzbedingungen, die ihnen innerhalb des Verbreitungsbezirkes ihres Wirtes geboten werden, unabhängig ist. Wenn an den Grenzen des Verbreitungsgebietes einer Nährpflanze die Cecidozoön fehlen, so kann dieses seinen Grund darin haben, daß die Nährpflanze noch im Vorschreiten begriffen ist, und der Parasit ihr noch nicht hat folgen können. Fallen die Verbreitungsgrenzen der Nährpflanzen und nachweislich träger Cecidozoön zusammen, so wird anzunehmen sein, daß die Grenzen des Wirtspflanzengebietes schon lange unverändert bestehen, oder die Wirtspflanzen sogar im Zurückweichen begriffen sind. Inselartige Verbreitung von Pflanzen nebst ihren Gallenerzeugern wird sehr für ein solches Zurückweichen der Verbreitungsgrenzen sprechen. Die Frage, ob Pflanzen, die auf Inseln oder auch eng beschränkten Lokalitäten abseits vom Hauptverbreitungsbezirk vorkommen, als Relikte oder als Ansiedler aus relativ später Zeit anzupprechen sind, dürfte sich gelegentlich ebenfalls mit Hilfe der Gallen beantworten lassen: jedenfalls wird das Auftreten träger Cecidozoön auf jenen Pflanzen für ihre Reliktnatur sprechen<sup>1)</sup>.

Alle diese Erwägungen werden selbstverständlich nur dann angebracht sein, wenn Verbreitung der Pflanzen durch parasitenfreie Samen vorausgesetzt werden darf. Daß der Transport ganzer Pflanzen durch den Menschen auch den Cecidozoön zu schneller und weiter Verbreitung helfen kann, beweist das Vorkommen der *Trioza atacris*, die leider überall, wo Lorbeer kultiviert wird, anzutreffen ist<sup>2)</sup>. —

Für die Verbreitung der gallenerzeugenden Pilze wird in erster Linie der Wind in demselben Maße wie für die andern phytophagen Pilze, die nichts mit Gallenbildung zu tun haben, verantwortlich zu machen sein<sup>3)</sup>.

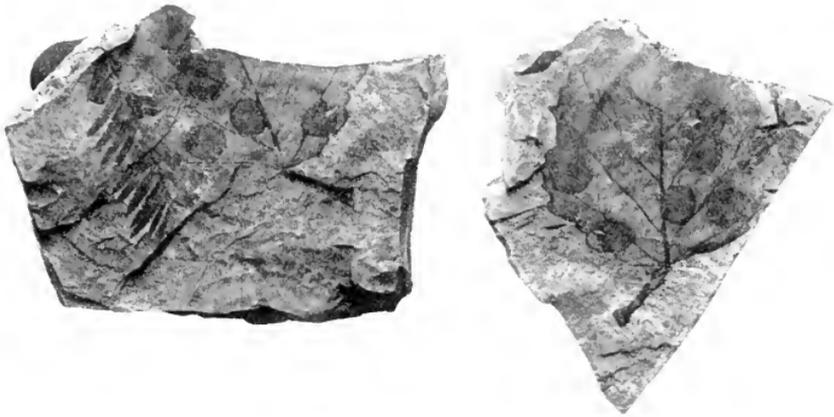
<sup>1)</sup> Hieronymus, Beiträge zur Kenntnis der europäischen Zooecidien und der Verbreitung derselben (Jahresber. schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1890. Ergänzungsheft). Lagerheim, G. v., Zooecidien vom Feldberg (Mitteil. Badisch. Ver. 1903. 337).

<sup>2)</sup> Vgl. Thomas, Fr., Die Blattflohkrankheit der Lorbeerbäume (Gartenflora 1891. 40, 42).

<sup>3)</sup> Vgl. Lindau, G., Über Wanderungen parasitischer Pilze (Naturwiss. Wochenschr. 1910. 625).

## VI. Paläontologie der Gallen.

Die Aussichten, daß uns jemals geeignete Petrefaktenfunde über die Beziehungen der Cecidozoön zu den Pflanzen früherer Epochen der Erdgeschichte befriedigende Auskunft geben werden, sind äußerst schwach. Bisher ist nur eine bescheidene Zahl von fossilen Gebilden gefunden worden, die als versteinerte Gallen gedeutet werden können, und die Meinungen, welche über die pflanzenpathologische Bedeutung der Funde geäußert worden sind, sind schwer zu beweisen und schwer zu widerlegen. Figur 147 stellt „Gallen“ auf Blättern von *Populus glandulifera* HEER dar (Senftenburger Schichten, Zschipkau): man hat sie mit dem *Erineum populinum* der rezenten Espen verglichen; aber



Figur 147. Versteinerte „Gallen“: *Populus glandulifera*.

weder die Form der Flecke, noch ihre Beziehung zu den Blattnerven geben überzeugenden Aufschluß über die wahre Natur der Gebilde. Dieselben Zweifel, welche die abgebildeten Pappelblattflecke uns nahelegen, sind verschiedenen ähnlichen Funden gegenüber am Platze.

Was über fossile Gallen und Gallenerzeuger mitgeteilt worden ist, hat TROTTER zusammengestellt<sup>1)</sup>.

Cynipidengallen sind bisher nicht gefunden worden. Bei der Größe, der Derbheit und dem reichlichen Auftreten der rezenten Cynipidengallen ist ihr

<sup>1)</sup> TROTTER, A., Studi cecidologici III: Le galle ed i cecidozoi fossili (Riv. ital. di Paleontologia 1903. 9, 12).

Fehlen unter den Fossilien sehr überraschend. Sollten vielleicht die Cynipiden erst seit relativ kurzer Zeit imstande sein, Gallen zu erzeugen?

Blattwespengallen: HEER spricht eine Galle auf einer nicht näher bestimmbarcn Pflanze als solche an.

Dipteren: *Mikiola fugi* auf *Fagus pliocenica*.

Hemipteren: *Pemphigus cornicularius* auf *Pistacia narbonensis*.

Milbengallen sind in größerer Anzahl beschrieben worden; ob die Blattflecke der versteimerten Blätter wirklich als Phytoptocccidien anzusprechen sind, ist eine andere Frage. Es handelt sich stets um crineumähnliche Zeichnungen auf den Blättern von *Acer*, *Abnus*, *Carpinus*, *Cassia*, *Credneria*, *Juglaus*, *Laurus*, *Myrica*, *Platanus*, *Populus*, *Salix*, *Vitis* u. a. MESCHINELLI hat sie als Pilze (Gattung *Phyllerites*) beschrieben. TROTTER schlägt vor, die hypothetischen Erzeuger in einer Gattung *Eriophyidites* zu vereinigen. —

Über den von OLIVER auf *Alcithopteris aquilina* (SCHLOTH.) GÖPP. im Carbon gefundenen Pilz (*Urophlyctites Oliverianus* P. MAGN.) macht MAGNUS Mitteilungen<sup>1)</sup>.

## B. Galle und Gallenerzeuger.

Der Gallenerzeuger bestimmt nicht nur den Ort der Gallenbildung und die Qualitäten der Galle, sondern auch die Zeit der Gallenentstehung: die Phänologie der Gallen ist in erster Linie von den biologischen Eigentümlichkeiten der Gallenerzeuger abhängig.

Solange dieser in der Galle lebt, wird er durch sie geschützt und durch ihre Stoffe ernährt: einige der biologischen Beziehungen, welche zwischen Galle und Gallenerzeuger bestehen und die uns schon bei Formulierung der Definition des Gallenbegriffs beschäftigt haben (s. o. p. 2), werden im folgenden näher zu untersuchen sein.

### I. Phänologie, Entwicklungs- und Lebensdauer der Gallen.

Die ersten Entwicklungsphasen der Gallen sind hinsichtlich der Jahreszeit, in der sie sich abspielen, vor allem daran gebunden, daß, wie wir oben hörten (p. 251), nur Pflanzenorgane und Pflanzengewebe, die noch in der Entwicklung begriffen sind, das Material für die Gallen abgeben. Auch in den Florengcbieten der gemäßigten Zonen sind nun

<sup>1)</sup> MAGNUS, P., Ein von F. W. OLIVER nachgewiesener fossiler parasitischer Pilz (Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. 21, 248). — Eier eines Arthropoden („*Arthroon Rochei*“) im Innern von Lepidodendronwurzeln (*L. esnostense*) hat B. RENAULT, zu finden gemeint (Sur quelques parasites des Lépidodendrons du Culm. C. R. Acad. Sc. Paris 1894. 118, 365).

freilich bei sehr vielen Pflanzen solche entwicklungsfähige Teile vom Frühling an bis in den Herbst mehr oder minder reichlich vorhanden; wenn sich bei ihnen die Gallenbildung trotzdem nicht über das ganze Jahr oder auch nur über alle Frühlings- und Sommermonate erstreckt, so liegt der Grund dafür vor allem in den biologischen, phänologischen Eigentümlichkeiten, in den „Gepflogenheiten“ der Cceidozoen, von welchen die Mehrzahl nur in bestimmten Jahreszeiten die Pflanzenorgane infizieren und zur Gallenbildung anregen kann.

In Klimaten, welche den Pflanzen ununterbrochen Organbildung und Wachstum gestatten, werden sich wahrscheinlich viele Gallen finden lassen, die zu allen Jahreszeiten gebildet werden können<sup>1)</sup>.

Auch in unserem Klima gibt es Gallen, welche von der Jahreszeit sehr wenig abhängig zu sein scheinen und fast während des ganzen Jahres angelegt werden können, z. B. die Wurzelgallen der *Heterodera radicicola*. Auch manche Milben und Insekten legen viele Monate hindurch in der warmen Jahreszeit Eier ab und geben fortwährend Anlaß zur Entstehung neuer Gallen. „Pocken“ entstehen auf den Blättern von *Sorbus aria*, *Pirus communis* u. a. bis in den Herbst hinein, *Livia juncorum* legt den ganzen Sommer hindurch auf *Juncus* ihre Eier ab. *Trioza alacris* erzeugt auf *Laurus* immer neue Gallen, solange neue Blätter entstehen; ähnlich verhält sich *Myzus ribis* auf *Ribes* und manche andere Cceidozoen. Auf *Veronica chamaedrys* kann man Gallen von *Perrisia veronicae* mehrere Monate hindurch neu entstehen sehen, und ähnlich scheint sich z. B. auch *Perrisia persicariae* (auf *Polygonum*-Arten) zu verhalten.

Die Mehrzahl der Gallen ist mit ihrem Erscheinen an bestimmte Jahreszeiten gebunden; die Gallen der *Pontania proxima* erscheinen, entsprechend ihrem Generationswechsel im Juni und August; von den Cynipidengallen der Eichen werden die der Sommergeneration sehr pünktlich im März und April sichtbar, die der überwinternden Generation im Juli oder noch später.

An den Eichen sammeln wir im April bereits die Gallen des *Audricus curvator*, im Mai die des *A. testaceipes*, der *Biorrhiza pallida*, des *Neuroterus baccarum* und verschiedene Gallen der ♂ Blüten, im Juni die des *Cynips caput medusae*, der *Dryophanta longiventris* usw., im Juli die Gallen von *Neuroterus umismalis* und andere Linsengallen, ferner *A. ostreus* u. a., im September die der *Trigonaspis renum*.

Nicht nur hinsichtlich der Zeit ihres Erscheinens, sondern auch was die Dauer ihrer Entwicklung und das Eintreten bestimmter Entwicklungsphasen betrifft, sind die Gallen offenbar von den Wirkungen, die von den Gallenparasiten ausgehen, abhängig; selbst die Lebensdauer der Gallen, die für verschiedene Gallenformen sehr ungleich ist, wird in erster Linie von jenen Wirkungen bestimmt. Wie diese Wirkungen im einzelnen zustande kommen, bleibt freilich zunächst noch eine offene Frage.

<sup>1)</sup> Vgl. DOCTERS v. LEEUWEN-RIJNVAAN, Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Java II (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910. 23, 119, 144).

Das Tempo, in dem sich ein Gallentier in seiner Galle entwickelt, kann ganz verschieden sein. Während bei der Sommergeneration der Cynipiden die Larven schnell heranwachsen und sich sogleich verpuppen, machen die Tiere der Wintergenerationen ein viel längeres Larvenstadium durch: entweder die Larven wachsen im Jahre der Gallenerzeugung vollkommen aus und ruhen dann ein Jahr oder länger in der Galle, oder sie vollenden ihr Wachstum erst nach der Überwinterung — oder sie unterbrechen ihr Wachstum bald nach der Gallenerzeugung und setzen es erst fort, wenn die Gallen zu Boden gefallen sind (*Neuroterus*).

Die Gallen sind zwar keineswegs gesetzmäßig und unabänderlich in ihrer Entwicklungsdauer und dem Alter, das sie erreichen, von dem Entwicklungstempo der Cecidozoön abhängig; immerhin ist der Parallelismus zwischen jenen und diesem nicht zu verkennen.

### Entwicklungsdauer der Gallen.

Die Entwicklung der Gallen, welche die geschlechtliche Generation der eichenbewohnenden Cynipiden im Frühjahr an den Eichen erzeugt, geht sehr schnell vor sich und nimmt nur wenige Wochen in Anspruch (*Neuroterus baccarum*, *N. tricolor* u. a.). Die Galle des *Cynips Kollari* wächst mehrere Monate lang.

Die Gallen des *Audricus Sieboldi* erreichen in dem Herbst, in dem sie angelegt werden, nur die ersten Phasen ihrer Ausbildung; im Winter stockt ihre Entwicklung, die sich erst im folgenden Frühjahr, im Mai und Juni vollendet. Die Gallen bleiben noch bis zum nächstfolgenden Frühjahr der Aufenthaltsort der Wespen.

Es dürfte in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle zutreffend sein, daß die Entwicklungsdauer der Gallen erheblich kürzer ist, als die Zeit, während welcher sie von den Cecidozoön bewohnt werden. —

Vieljährige Gallen, welche viele Jahre lang der Aufenthaltsort des Gallenerzengers bleiben und jahrelang wachsen, sind vor allem die Hexenbesen; die *Gymnosporangium*-Gallen auf *Juniperus* können jahrzehntelang ihr Wachstum fortsetzen. —

Mit der Entwicklungsdauer des gallentragenden Organs hat die der Gallen wenig zu tun: die Gallen können viel länger wachsen als die Tragorgane oder die entsprechenden normalen Organe des Wirtes (*Rhodites rosae* auf *Rosa*-Blättern; *Neuroterus*-Gallen, die auch nach der Ablösung vom toten Mutterorgan sich weiter entwickeln u. a.).

### Lebensdauer der Gallen.

Es gibt kurzlebige und langlebige Gallen, solche, welche nur wenige Monate und andere, welche mehrere Jahre alt werden können.

Ein sehr wesentlicher Faktor, der das für die Gallen erreichbare Alter bestimmt, ist zunächst der physiologische Tod des gallentragenden Mutterorgans und der Wirtspflanze überhaupt. Die Gallen von *Pemphigus spirothecae* fallen mit dem Mutterorgan im Herbst zu Boden und sterben erst zusammen mit diesem ab; das gleiche gilt für viele Milbenbeutelgallen, viele Blattrollungen und organoide Deformationen der verschiedensten Art; der durch den Gallenreiz veränderte Pflanzenteil wird also in seiner Lebensdauer gar nicht oder nur unwesentlich vom Parasiten beeinflusst.

Anders steht es mit denjenigen Gallen, welche vor dem physiologischen Tod ihres Mutterorgans zugrunde gehen: im Sommer, wenn die Blätter der Ulme noch schön grün und lebenskräftig sind, sieht man die von *Tetraneura ulmi* erzeugten Blattbeutel verdorrt und geschwärzt. Die Gallen des *Neuroterus baccarum* an den Blättern der Eiche sterben sehr viel früher als die Mutterorgane u. dergl. m.

Die Gallen können umgekehrt auch länger leben als ihr Mutterorgan. Das trifft vor allem in denjenigen Fällen zu, in welchen die auf den Blättern sommergrüner Gewächse entstandenen Gallen den Tieren als Überwinterungsquartier dienen. Bekannte Beispiele sind die im Herbst von den Eichenblättern sich lösenden Cynipidengallen, wie die des *Neuroterus lenticularis*, *N. numismalis*, *N. laeviusculus*, *Trigonaspis renoum* usw., die ihr Mutterorgan um mehrere Monate überleben und erst im Frühjahr sterben, wenn die Wespen ausgeschlüpft sind. —

Für die Beurteilung der organoiden Gallen ist wichtig, daß bestimmte Organe nach der Galleninfektion länger leben als die entsprechenden normalen. Vergrünte Kronen werden meist älter als normale, petaloid ausgebildete Glieder des Andröceums können dauerhafter sein als normal entwickelte. —

Die *aptera*-Galle, die an Eichenwurzeln sich findet, wird etwa 14 Monate alt.

Die Gallen der *Cynips operator* auf *Quercus ilicifolia* werden 21 Monate alt<sup>1)</sup> u. dergl. m.

Vergleicht man die Lebensdauer der Gallen mit der Dauer der Inanspruchnahme durch die Cecidozoön, so liegt die Schlußfolgerung nahe: die Gallen gehen erst zugrunde, wenn sie von den Gallenerzeugern nicht mehr gebraucht werden.

Je simfälliger die Regel, um so beachtenswerter die Ausnahmen. Von den Gallen des *Andricus curvator* ist bekannt, daß ihre Lebensdauer — wenigstens die der äußeren Gewebemassen (vgl. Fig. 77a) —, nur von der des Mutterorganes abhängt, und die Galle noch lange nach dem Ausschlüpfen des Tieres lebendig ist. Nach BEYERINCK<sup>2)</sup> können die Gallen von *Neuroterus numismalis*, *Dryophanta longiventris*, *Dr. folii* u. a. noch eine Zeitlang nach dem Ausschlüpfen der Wespen fortleben. Die Galle des *Andricus inflator* wird sehr oft zum Bestandteil der Wirtspflanze, in deren Sproßsystem sie eingelassen bleibt. Dasselbe gilt für manche andere, mehr oder minder holzige Sproßgallen, z. B. für die der *Evetriu resinella*, welche zweimal ihrem Bewolmer als Winterquartier dient.

Daß eine Galle nicht so lange lebt, als sie dem Gallentier als Behausung dient, kommt ebenfalls vor, z. B. bei den Gallen des *Andricus Sieboldi* auf *Quercus*, oder der *Aulacidea hieracii* auf *Hieracium*: die Gallen mancher *Rhodites*-Arten beherbergen im Winter noch als tote Hüllen ihre Cecidozoön (*Rhodites rosae* u. a.). Die Haare des blattoberseitigen Erineum des *Eriophyes brevitarsus* (auf *Abnus*) sterben nach GREVILLIUS und NIESSEN ab, noch bevor die Milben ihre Entwicklung abgeschlossen haben<sup>3)</sup>. —

Das bisher Gesagte bezog sich auf die Lebensdauer der Gallen bei ungestörter Entwicklung. Wie nun die Lebensdauer der normalen Pflanzen und

<sup>1)</sup> BASSETT, H. F., The structure and development of certain hymenopterous galls (The americ. Entomologist 1880. 3, 284).

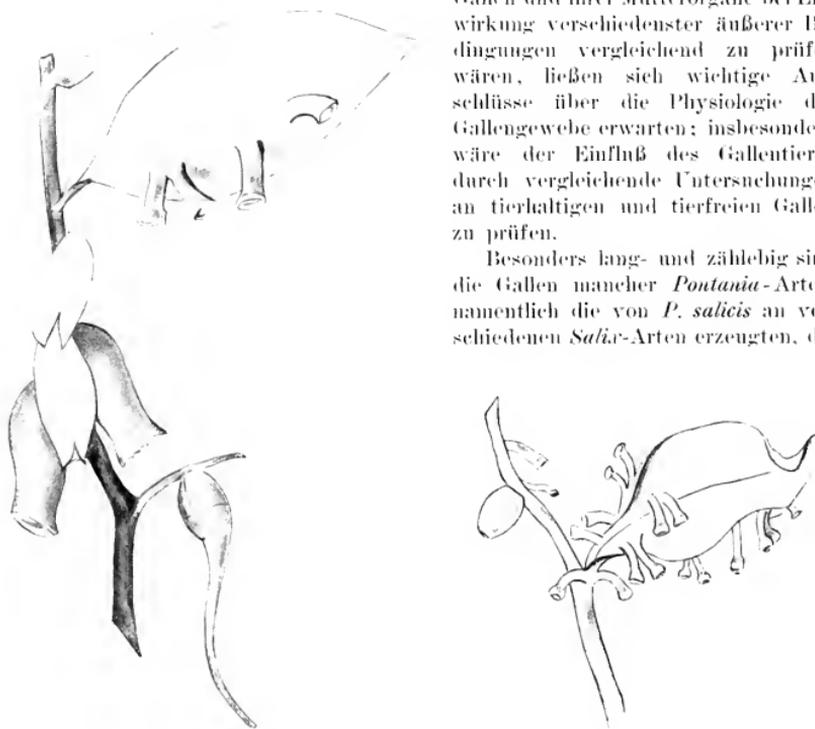
<sup>2)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 44.

<sup>3)</sup> GREVILLIUS, A. Y. u. NIESSEN, J., Begleitwort zu Zoocecidia et Cecidozoa, 1908. Lief. IV, 6.

Pflanzenteile durch experimentelle Eingriffe wesentlich verändert und verlängert werden kann, und die verschiedenen Pflanzenorgane bei richtiger Kombination der Lebensbedingungen ein wesentlich höheres Alter erreichen können, als sie unter „normalen“ Umständen erreichen<sup>1)</sup>, so werden zweifellos auch viele Gallen sich künstlich länger am Leben erhalten lassen als sie in der Natur am Leben bleiben. Von ausgedehnten experimentellen Untersuchungen über diese Frage,

bei welchen die Reaktionsweisen der Gallen und ihrer Mutterorgane bei Einwirkung verschiedenster äußerer Bedingungen vergleichend zu prüfen wären, ließen sich wichtige Aufschlüsse über die Physiologie der Gallengewebe erwarten; insbesondere wäre der Einfluß des Gallentieres durch vergleichende Untersuchungen an tierhaltigen und tierfreien Gallen zu prüfen.

Besonders lang- und zählebig sind die Gallen mancher *Pontania*-Arten, namentlich die von *P. salicis* an verschiedenen *Salix*-Arten erzeugten, die



Figur 148. Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Gallen: links *Brachysealis pillata* auf *Eucalyptus haemastoma*; auf dem Blatte sitzen vier männliche Gallen, an der Achse sechs weibliche in verschiedenen Entwicklungsstadien. Rechts *Brachysealis oricola* auf demselben Wirt; mehrere blatt- und achsenbürtige männliche Gallen nebst einer achsenbürtigen weiblichen Galle (nach Schrader).

ihre Gallentiere überleben und bei Kultur im Laboratorium noch bis zum nächstfolgenden Sommer frisch und grün bleiben können<sup>2)</sup>.

Werden Gallen von anderen Insekten infiziert, so können sie vielfach ein höheres Alter erreichen als bei ungestörter Entwicklung.

<sup>1)</sup> Vgl. KLEBS, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen an Pflanzen. Jena 1903.

<sup>2)</sup> Vgl. Figur 145 und das dazu Gesagte.

## II. Sexuelle Dimorphie der Gallen.

Die Gallenbildung und die Qualität der Gallen haben mit dem Geschlecht der Cecidozoön im allgemeinen nichts zu tun: sowohl Männchen als auch Weibchen erzeugen und bewohnen Gallen; die Cecidien der einen sind im allgemeinen genau ebenso gestaltet wie die der anderen.

Ausnahmen sind bisher nur von den australischen Cocciden (s. o. p. 37) her bekannt. Bei vielen von ihnen sind ♂ und ♀ Gallen — obwohl sie an der nämlichen Wirtspflanze und zuweilen sogar auf denselben Organen entstehen — durchaus verschieden in Form und Größe<sup>1)</sup>; sie stimmen nur darin überein, daß sowohl diese wie jene als Umwallungsgallen entstehen (vgl. Fig. 148). Die Formeigentümlichkeiten der Gallen sind hier geradezu den Geschlechtscharakteren der Cecidozoön zuzurechnen.

Die Richtigkeit der SCHRADERSchen Angabe, daß z. B. *Brachysealis pharetrata* ♂ seine Gallen an den des ♀ erzeuge, wird von RÜBSAAMEN bezweifelt<sup>2)</sup>.

## III. Das Auskriechen der Cecidozoön aus den Gallen.

Viele Gallen sind auf allen Stadien ihrer Entwicklung so unvollkommen geschlossen, daß den Cecidozoön jederzeit der Weg ins Freie offen steht. Hierher gehören namentlich zahlreiche Milbengallen<sup>3)</sup>.

Viele andere Gallen schließen ihre Gallenerzeuger entweder vollständig ein oder lassen doch nur einen so engen Ausgangsporus frei, daß erst durch irgendwelche Veränderungen zur Zeit der Gallenreife ein Ausweg für die Cecidozoön geschaffen werden muß. Für diesen Ausgang sorgen entweder die Gallen selber, indem sie spontan sich öffnen, wie eine Frucht, — oder die Cecidozoön, welche sich aus den Gallen herausfressen und sich ein „Flugloch“ schaffen.

Bei den Pilzen brauchen wir uns nicht lange aufzuhalten, da ihre Bedürfnisse naturgemäß ganz andere und einfachere sind: die Mycel-

<sup>1)</sup> Vgl. SCHRADER, H. L., Über gallenbildende Insekten in Australien (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1863. 13, 189).

<sup>2)</sup> RÜBSAAMEN, Über austral. Zooecidien und deren Erzeuger (Berl. entom. Ztschr. 1894. 39, 199, 206). Dort weitere Literaturangaben.

<sup>3)</sup> Daß die Milben, wie NALEPA will, beim Verlassen ihres oft labyrinthisch gewundenen Gallengehäuses erst durch ihren positiven Heliotropismus auf den rechten Weg geleitet werden sollen, will mir nicht recht wahrscheinlich vorkommen (vgl. NALEPA, a. a. O. [s. o. p. 31], 1911. 199).

anteile der Pilze verbleiben dauernd in den Gallen; ihre Sporen gelangen ins Freie meist dadurch, daß sie von vornherein an der Oberfläche der Galle ausgebildet werden (z. B. bei *Peronospora*, bei den Exoascaceen, Exobasidien), oder daß sie die vom Wirtsgewebe gebildete Hülle sprengen (Ustilagineen, Uredineen, *Albugo candida*).

#### a) Spontanes Öffnen der Gallen.

Diejenigen Gallen, welche durch Vorgänge in ihrem eigenen Gewebe einen Ausgang für die Cecidozoön zustande kommen lassen, führen entweder Bewegungen aus — oder sie zerreißen.

Öffnung durch Bewegung (ohne gleichzeitige Gewebezerrichtung) ist naturgemäß nur bei denjenigen Gallen zu erwarten, welche von vornherein nicht völlig geschlossen waren. Die Gallen des *Pemphigus spirothece* lassen im Herbst ihre spiralig gewundenen Ränder sich etwas lockern, so daß die Tiere ins Freie gelangen. Ähnliches findet man bei den halbmondförmigen Blattrandgallen des *Pemphigus semilunarius* (auf *Pistacia*), bei den Blattrollungen der *Schizoneura ulmi* (auf *Ulmus*) oder den Beutelgallen des *Pemphigus marsupialis* (auf *Populus*); bei letzteren treten die Lippen der Gallen auf der Unterseite des Blattes auseinander. Ähnlich öffnen sich die Gallen von *Perrisia fraxini* u. a. Auch die Fichtengallen der *Adelges abietis*, die durch Schrumpfung der Umwallungswülste zahlreiche Ausgangspforten für die Läuse öffnen, sind hier zu nennen.

Über den Mechanismus der Bewegungen ist nur soviel zu sagen, daß diese durch Welken der saftreichen, turgeszenten Teile der Galle zustande kommen; diese verkürzen sich beim Wasserverlust natürlich stärker als die dickwandigen, kleinzelligen, wasserarmen Schichten; die ungleiche Verkürzung führt zu einer Deformation der Galle. —

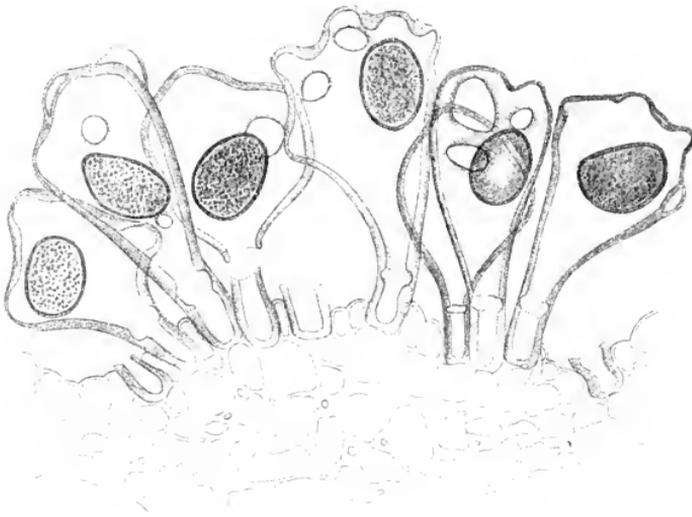
Zweitens kann die Öffnung der Gallen durch Zerreißen irgendwelcher Art erfolgen. Wir finden diesen Öffnungsmechanismus bei Beutelgallen und solchen, welche die Cecidozoön allseits einschließen. Der Effekt der Zerreißen ist entweder der, daß sich an irgend-einer Stelle eine Öffnung von irgendwelcher Form in der Gallenwand auftut, — oder daß ein Teil der Galle sich völlig ablöst und abfällt. Betrachten wir zunächst ein paar Beispiele für den ersten Fall.

Die Gallen von *Tetraneura ulmi* öffnen sich im Sommer wie mit einem seitlichen Ventil; sie sind in ähnlichem Sinne porizid, wie die Kapseln von *Antirrhinum*. An irgendeiner Stelle, ungefähr in der Mitte zwischen Fußteil und Gipfel der Galle, springt ihre Wand auf, der Saum der Öffnung schlägt sich nach außen um, und die Gallentiere

haben freien Weg in die Außenwelt. Die Gallen des *Pemphigus vesicarius* (auf *Populus*) öffnen sich mit zahlreichen ähnlichen Mündungen.

Unregelmäßig reißen die Urmengallen der *Schizoneura lamuginosa* an den Scheiteln auf; die Gallen des *Pemphigus cornicularius* (auf *Pistacia*) bekommen an der Spitze Längsrisse. Die Gallen der *Rhopalomyia millefolii* öffnen sich oben blumenartig<sup>1)</sup>.

Daß Gewebespannungen die Ursache des Aufreißens sind, ist nicht zu bezweifeln; wie diese zustande kommen, ist noch nicht näher untersucht worden; namentlich bedürfen auch noch die Faktoren, welche den Ort des Aufspringens bei den genannten *Tetraeneura*-Gallen auf



Figur 149. Loslösung einzelliger Gallen: *Synchytrium papillatum* auf *Erodium cicutarium* (nach Magnus).

*Ulmus* bestimmen, der Aufklärung. Durch Inquilineninfektion kann die spontane Öffnung der Gallen inhibiert werden<sup>2)</sup>. -

Wie wir früher gehört haben, können zahlreiche Gallen als Ganzes sich von dem Mutterorgan ablösen; mit der Befreiung des Ceidozoons aus seiner Behausung haben solche Trennungen zunächst natürlich nichts zu tun. Zerfällt aber die Galle bei der Loslösung in

<sup>1)</sup> Vgl. DAGULLON, A., Les cécidies de *Rh. millefolii* H. Lw. (Rev. gén. de Bot. 1905. 17, 241).

<sup>2)</sup> VOSSELER, J., Eine Psyllide als Erzeugerin von Gallen am Mwelebaum (Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. 1906. 2, 276, 308); die Öffnung der Galle von *Phytolyma lata* SCOTT unterbleibt nach Infektion durch Hymenopteren.

mehrere Stücke, derart, daß ein Teil von ihr am Mutterorgan verbleibt, ein anderer von ihm abfällt, so wird damit eine Erschließung des Galleninnern erreicht oder zum mindesten vorbereitet werden.

Das Stück, das sich löst, kann groß sein, der Rest, welcher am Mutterorgan bestehen bleibt, kann sehr unscheinbar ausfallen; — es kann aber auch umgekehrt nur ein kleiner Teil sich ablösen, und der größere samt dem Cecidozoon an der Mutterpflanze verbleiben.

Der in Figur 149 dargestellte Fall ist dadurch außerordentlich interessant, daß es sich hier um eine sich öffnende Pilzgalle handelt (*Synchytrium papillatum* auf *Erodium cicutarium*): der keulenförmig angeschwollene Teil der einzelligen Galle bricht ab und fällt samt dem darin liegenden Pilz zur Erde<sup>1)</sup>. Wie aus der Figur ersichtlich, ist eine ringförmige Zone der Membran am Fußteil der Galle besonders dünn, an dieser Stelle bricht die Zelle ab.



Figur 150. Lösungviell-zelliger Gallen: *Oligotrophus bursarius* auf *Glechoma*-Blättern; das Mutterorgan erscheint nach Ablösung der Gallen wie von Schußlöchern durchbohrt.

Die beutelförmigen Gallen des *Oligotrophus bursarius* auf den Blättern von *Glechoma hederacea* fallen in turgeszentem Zustand frühzeitig von ihrem Mutterorgan ab, indem an ihrer Anheftungsstelle eine ringförmige Zone des Gallengewebes eine Art Mazeration erfährt: die Zellen runden sich ab und lockern sich. Derselbe Ablösungsmechanismus ist aus der normalen Anatomie von vielen Blättern und Blütenorganen her bekannt<sup>2)</sup>. Der am Mutterorgan verbleibende Rest ist ein walstiger Gewebering (vgl. Fig. 150). Aufenthalt in feuchter Luft befördert das Ablösen der Gallen. — Die Beutelgalle

der genannten Diptere unterscheidet sich durch ihre Fähigkeit zur Ablösung von den habituell ihr ähnlichen Milben- und Hemipterengallen.

<sup>1)</sup> MAGNUS, P., Über *Synchytrium papillatum* FARL. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1893. **11**, 538). MAGNUS hält das Ablösen und Abfallen der Miniaturgallen für eine biologische Anpassung, die dem Parasiten es ermöglicht, auf den feuchten Boden, d. h. in günstige Entwicklungsbedingungen zu kommen.

<sup>2)</sup> Vgl. besonders KUBART, BR., Die organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die MOHLsche Trennungsschichte (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I. 1906. **115**, 1491). Ob bei den *Glechoma*-Gallen die Zellen an der Trennungsschichte dieselben physikalischen und chemischen Veränderungen durchmachen, wie sie KUBART für die Zellen der Korollen angibt, bedarf näherer Prüfung.

Fallen nur kleine Teile der Galle ab, und bleibt die Hauptmasse des Gallenkörpers zunächst noch die Behausung des Gallentiers, so erinnert der Öffnungsmodus der Galle an den der Deckelkapseln oder Pyxidien, wie er von *Anagallis* und anderen Pflanzen her bekannt ist<sup>1)</sup>. Das bekannteste Beispiel hierfür ist unter den Gallen die an *Ducawa* entstehende, auf *Cecidoses eremita* (Lepidoptere) zurückgeführte Galle<sup>2)</sup>, welche in Figur 151 dargestellt ist. Die Bedeutung der Deckelbildung für die Entlassung des Cecidozoons aus seinem vegetabilischen Behälter ergibt sich aus der Figur von selber.



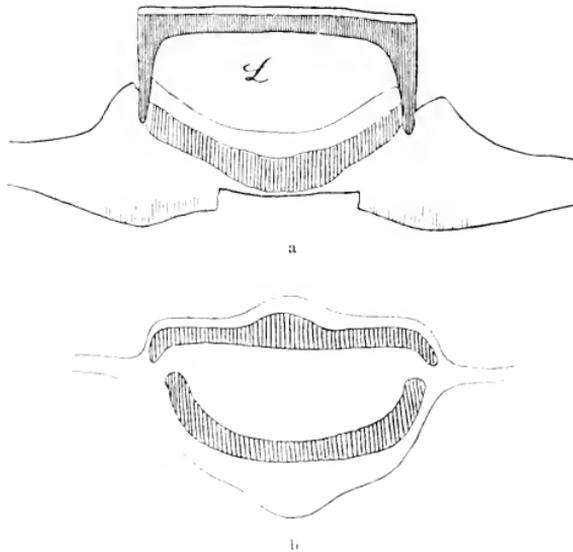
Figur 151. Deckelgallen vor und nach der Öffnung: *Cecidoses eremita* an *Ducawa* (nach Kerner). Links Zweig der Wirtspflanze mit geschlossenen und offenen Gallen; rechts eine habitierte offene Galle.

Über den Mechanismus der Ablösung ist mir für die *Cecidoses*-Galle nichts Näheres bekannt; die Ablösung eines Deckels oder Stopfens erinnert bei ihr stark an den Öffnungsmodus der Früchte von *Acrocomia sclerocarpa*.

<sup>1)</sup> Karsch jun., F. (Neue Zooecidien und Cecidozoön. Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. 1880. 53, 286) bezeichnet solche Gallen als Pyxidioecidien.

<sup>2)</sup> Zuerst beschrieben von CURTIS, On a species of moth found inhabiting the galls of a plant near to Monte Video (Transact. London Zool. Soc. 1835. 1, 311, tab. 40); vgl. ferner HERONYMUS, G., Über Untersuchungen einiger Gallen aus Argentinien (Jahresber. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Breslau 1884. 271). HERING, Die Galläpfel des südamerikanischen Neolhostranches (Entomol. Nachr. 1885. 129). BOSCOLO a. a. O. (s. o. p. 246, Anm. 1).

Bei zwei ausländischen Gallen, die ich schon früher<sup>1)</sup> beschrieben habe, kommt die Ablösung des Deckels durch die Wirkung des mecha-



Figur 152. Öffnungsmechanismen der Gallen: a, Blattgalle auf *Parinarium obtusifolium*— b, Blattgalle einer Anherstiee. L. Larvenkammer (nach Küster).

nischen Gewebeteils der Galle zustande. Figur 152 a stellt den Querschnitt durch eine Galle von *Parinarium obtusifolium* dar; der Erzeuger der Galle ist nicht bekannt; wie die schraffierten Teile der Figur an-



Figur 153. Lösung und Ausfallen des inneren Gallenkerns: *Oligotrophus Reaumarivans* auf *Tilia* (nach Kerner).

deuten, besteht der obere Teil der Galle aus einem sehr festen, nur aus sklerenchymatischen Elementen aufgebauten, von der Epidermis

<sup>1)</sup> KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie 1903. 221, 248.

überlagerten Deckel, der ähnlich wie der obere Teil einer Petrischale über den flachen, ebenfalls dickwandigen Boden der Galle greift. Zur Zeit der Reife löst sich der obere Teil glatt von dem unteren ab und öffnet die Larvenhöhle. Bei b ist eine andere nicht näher bestimmbare Galle einer Anherstiee dargestellt; der mechanische Mantel besteht aus zwei Teilen, die durch mehrere Lagen dünnwandigen Gewebes voneinander getrennt sind. Beim Reifen der Galle und beim Schrumpfen ihrer saftreichen, dünnwandigen Gewebe werden die sklerotischen ihre Form behalten und zu einer Zerreiung der Galle fhren. Einige Angaben ber die Anatomie der beiden interessanten Gallen haben wir schon oben (p. 228, 229) gebracht.

Ein ganz hnlicher Mechanismus ist schlielich auch bei den Lindengallen wirksam, welche *Oligotrophus Reaumurianus* erzeugt. Der feste innere Teil gleitet zur Zeit der Reife aus dem weichen Gewebe, das ihm bis dahin umgab, heraus und fllt zu Boden (vgl. Fig. 153).

Das mechanische Gewebe wirkt hier insofern, als der sklerenchymatische Kern der Galle seine normale Gre behlt, wenn das uere Gewebe im Herbst zu schwellen beginnt<sup>1)</sup>. —

Noch eine andere Art der Autotomie, die mit der ffnung der Gallen zwar nichts zu tun hat, aber am besten hier ihre Erwhnung finden wird, ist von verschiedenen Cynipidengallen her bekannt: ich meine das spontane Abwerfen eines ueren, schalenhnlichen Mantels. Figur 154 zeigt, wie die Cecidien des *Andricus Sieboldi* sich erst ihrer ueren Hlle entledigen (d), bevor sie als Ganzes vom Wirtsorgan abfallen (e).

### b) Springende Gallen.

Springende Gallen nennt man diejenigen, welche durch ihre lebenden Bewohner nach Loslsung vom Mutterboden in irgendwelche rollende oder hpfende Bewegungen versetzt werden knnen. Cecidien dieser Art erzeugen die Hymenoptere *Neuroterus saltans* Gir. und die Koleoptere *Nanophyes pallidus* Oliv. Jene erzeugt spindelfrmige Gallen an Blttern und Achsen von *Quercus cerris*, diese Fruchtgallen an *Tamarix africana* und *T. gallica*.

Die Bewegungen der Eichengalle des *Neuroterus saltans* hat MAYR schon beschrieben<sup>2)</sup>. Die in der Galle eingeschlossene Larve kann sich zusammenkrmmen und pltzlich wieder strecken und durch diese jhen Bewegungen der Galle einen so starken Choc geben, da sich diese im Oktober zur Zeit ihrer

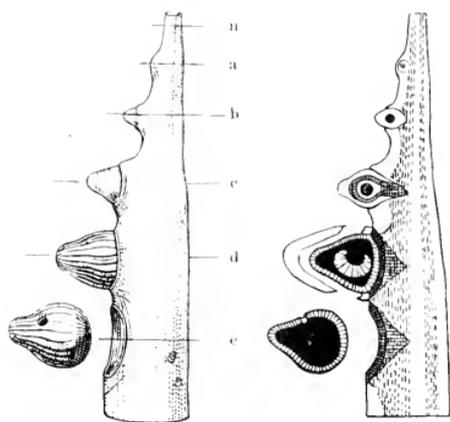
<sup>1)</sup> KERNER, Pflanzenleben 1891. 2, 532. — Dort noch weitere Mitteilungen ber die ffnungsmechanismen verschiedener Gallen.

<sup>2)</sup> Literatur ber springende Gallen: MAYR, G. L., Die mitteleuropischen Eichengallen (Wien 1870/71. Faks.-Ausg. 1907. 47). CECCONI, G., Contribuzioni alla cecidologia italiana, II parte (Staz. speriment. agrarie ital. 1902. 35, 609).

Reife vom Mutterorgan ablöst. Die losgelösten Gallen führen auf dem Boden hüpfende Bewegungen aus.

Noch beträchtlicher als die Leistungen der *saltans*-Galle sind nach TAVARES die des *pallidus*-Cecidinus; dieses kann bis 2 cm hoch springen und wiederholt die Bewegungen viele Male nacheinander. TAVARES beschreibt die Bewegungen, welche der Körper der Larve und mit schwächerem Erfolg auch die Puppe in der Gallenhöhlung ansführen, sowie die Eigentümlichkeiten im Bau der Larve, welche dabei mitwirken.

Daß den genannten Gallen aus der Fähigkeit zum Hüpfen ein Vorteil bei der „Verfolgung“ durch gallenfressende Tiere erwachsen könne, ist mir nicht unwahrscheinlich. Ob die Gallen jener beiden Tiere Feinde zu fürchten haben, die sich durch die Bewegung der Gallen abschrecken ließen, ist mir allerdings nicht bekannt.



Figur 154. Abwerfen eines schalenartigen Gallenmantels: *Andricus Sieboldi* auf *Quercus* (nach Houard; schematisiert). n normal, a, b, c, d und e verschiedene Stadien der Gallenentwicklung.

### c) Das Flugloch.

Die meisten Dipteren und Hymenopteren verlassen ihre Gallen, indem sie sich ein Loch in die Gallenwand beißen.

Beim Herausfressen bevorzugen die Cecidozoön vieler Gallen bestimmte Stellen, so daß die Lage des Fluglochs zur formalen Charakteristik der Gallen beitragen kann. Bei der Galle des *Andricus inflator* liegt das Flugloch an der Spitze der Galle; bei *Andricus Sieboldi* liegt es seitlich (vgl. Fig. 154 e), bei der ähnlichen Galle des *A. rhizomatis* an der Spitze usw.

Wenn das Gallentier erst als Puppe seine Galle verlassen soll, sorgt es noch im Larvenzustand rechtzeitig für Öffnung der Gallenwand. Das tut z. B. die Larve von *Oligotrophus betulae*, welche Frucht-

TAVARES DA SILVA, J., Bewegungen der Galle des Käfers *Nanophyes pallidus* OLIV. (Insektenbörse 1903. 20, 60; vgl. Descripcao de seis coleopterocecidias novas. Broteria 1902. 1, 172, 174). RILEY, C. V., Jumping seeds and galls (Proc. Unit. St. Nation. Mus. 5, 632. Amer. mag. nat. biol. (5) 12, 140; vgl. Bot. Jahrbuch. 1883. 2, 456; behandelt auch springende Samen, bewohnt von der Tortricide *Carpocapsa saltitans* WESTW.). GIBBS, M., Jumping gall (Bull. Nr. 54. U. St. Departm. Agricultur. Entom. 1905. 81). Die springenden Gallen sind schon seit langer Zeit bekannt; vgl. das oben p. 10 über MATIOLI Gesagte.

gallen auf Birken hervorruft<sup>1)</sup>, und in ähnlicher Weise die Larve von *O. Reaumarianus* (vgl. Fig. 153), welche in die Wand ihres Behälters einen Ring nagt und der künftigen Puppe es dadurch möglich macht, den Deckel abzustößen und die Freiheit zu gewinnen.

Bei den Blattgallen von *Braueriella phillyreae* (auf *Phillyrea media*) nagt die Larve bereits das Flugloch, in das später die Puppe sich hineinzwängt, um der Imago das Abstreifen der leeren Puppenhülle möglich zu machen<sup>2)</sup> u. dergl. m.

In der Galle von *Dryophanta scutellaris* ist es die Imago, welche das Herausbeißen in der Weise betreibt, daß sie schon im Oktober oder November von der Innenhöhle der Galle nach der Peripherie zu einen Gang nagt und nur eine dünne, durchscheinende Haut über dem Ausgang stehen läßt; diese wird erst später zerstört, im Januar, Februar oder März, je nach der Witterung<sup>3)</sup>.

*Dryophanta divisa* schlüpft, wenn die Witterungsverhältnisse für die Eiablage nicht günstig sind, zuweilen wieder in die verlassene Galle hinein<sup>4)</sup>.

Zu kleinen Äolsharfen werden nach dem Ausschlüpfen ihrer Bewohner die an den Stacheln von *Acacia fistulosa* (Semar. Afrika) von einem (meines Wissens noch nicht bestimmten) Insekt hervorgerufenen Gallen. Wenn der Wind durch die Fluglöcher bläst, gibt die Galle flötenähnliche Töne von sich; diese Eigenschaft erklärt den Speziesnamen der Wirtspflanze sowie ihren arabischen Vulgärnamen (*ssoffär*<sup>5)</sup>.

#### d) Das Schicksal der verlassenen Gallen.

Das Schicksal der verlassenen, unbewohnten Gallen, die noch mit dem Körper der Wirtspflanze in Zusammenhang geblieben sind, kann verschieden sein. Entweder sie zerfallen unter der Einwirkung von Mikroorganismen mehr oder minder schnell, oder sie vertrocknen und bleiben noch lange an der gallentragenden Pflanze sichtbar; ersteres ist für Wurzelgallen die Regel, letzteres bei vielen Gallen oberirdischer Achsen zu beobachten. Weiterhin kann das Schicksal der Gallen durch die Betätigung der Wirtspflanze dahin bestimmt werden, daß die Gallen

<sup>1)</sup> Löw, Fr., Mitteilungen über Gallmücken (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1878. 28, 387).

<sup>2)</sup> Löw, Fr., Über Gallmücken (Verhandl. zool. bot. Ges. Wien 1877. 27, 13).

<sup>3)</sup> Nach ADLER, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1881. 151, 187).

<sup>4)</sup> Nach BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 96.

<sup>5)</sup> Vgl. ASCHERSON, P., Gallen der *Salix conifera* WAXM. und *Acacia fistulosa* SCHWEINF. (Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1878. 20, 44).

gleichsam in den Leib der Wirtspflanze aufgenommen werden und durch allmähliche Wachstumsveränderungen den normalen Teilen der Pflanze immer ähnlicher werden. An den durch *Phylloxera* erzeugten „Tuberositäten“ an den Wurzeln von *Vitis riparia*, *rupestris* u. a. finden borkige Abblätterungen statt; da dieser nekrotische Veränderungen in den äußeren Schichten der Gallen vorausgehen, ist das an den *Phylloxera*-Gallen beobachtete Phänomen dem Vorgang der Wundkorkbildung an verletzten oder in Zersetzung begriffenen Pflanzenteilen irgendwelcher Art gleich zu stellen.

Die Erscheinungen des fauligen Zerfalls sind, wie gesagt, bei Wurzelgallen — bei den von *Plasmodiophora*, von Älchen, von *Phylloxera*, *Centorrhynchus* u. a. erzeugten Wucherungen — zu studieren und stehen mit dem sukkulenten Charakter vieler solcher Gallen und der Feuchtigkeit des sie umgebenden Mediums in leicht erkennbarem Zusammenhang. Wiederholt studiert worden ist die Nekrose der *Phylloxera*-Nodositäten und -Tuberositäten, deren Zersetzung auch den benachbarten normalen Teilen des Wirtsorganes gefährlich wird.

Von Interesse ist, daß Gallengewebe, die an der nämlichen Wirtspflanze von verschiedenen Parasiten erzeugt werden, der Fäulnis und dem nekrotischen Zerfall ungleich lange widerstehen können: die Kröpfe von *Brassica* erzeugt durch *Plasmodiophora brassicae* verfallen sehr schnell und faulen leicht, während die Gallen des *Centorrhynchus* erst spät oder gar nicht der Fäulnis anheimfallen<sup>1)</sup>.

Marzeszierende Gallen sind solche, welche noch als tote, trockene Gebilde an der Wirtspflanze hängen bleiben. Beispiele liefern die Gallen des *Andricus inflator* auf *Quercus* in denjenigen Fällen, in welchen keine der auf ihnen sitzenden Knospen das Wachstum aufnimmt, und die Galle als trockener, toter Stummel am Wirt sitzen bleibt, ferner die Gallen der *Schizoneura lanuginosa* und *Tetraneura ulmi* auf *Ulmus*, der *Perrisia crataegi* auf *Crataegus*, von *Adelges abietis* auf *Abies excelsa*, die Schuppenblätter der Gallen des *Andricus fecundator* auf *Quercus*, die Blättchen der von *Eriophyes Loewii* auf *Syringa* erzeugten Hexenbesen, die Wirtzöpfe der Weiden, die im Winter an den kahlen Zweigen des Wirtes sichtbar sind usw. usw. Besonders auffallend sind die an den Pistacien sitzenden marzeszierenden Gallen des *Pemphigus cornicularius*.

An *Populus* bleiben nicht nur die Gallen des *Pemphigus vesicarius* hängen, sondern unterhalb jeder Galle noch ein marzeszierendes Laubblatt: insofern als dieses mancherlei Abweichungen von normalen Blatt des Wirtes zeigt — die Form der Spreite ist abnorm, der Blattstiel fehlt —, darf es allerdings noch als Bestandteil der Galle selbst gelten.

Diejenigen Gallen von *Biorrhiza pallida*, welche von Inquilinen oder Parasiten heimgesucht worden sind, bleiben marzeszierend an der Wirtspflanze hängen: diejenigen, deren Entwicklung ungestört verlaufen ist, fallen ab. Die Gallen des *Andricus collaris* bleiben nach Infektion durch Parasiten dauernd mit dem Mutterboden verwachsen<sup>2)</sup>.

Daß auch Gallen, welche von ihrem Erzeuger noch bewohnt sind, marzeszierend am Wirt hängen bleiben können, lehrt das Beispiel des *Rhodites rosae*.

<sup>1)</sup> Vgl. WORONIN, M., Nachträgliche Notiz zur Frage der Kohlpflanzenhernie (Botan. Zeitg. 1880. 38, 54).

<sup>2)</sup> ADLER a. a. O. 1881.

Die Kronen vieler von Insekten erzeugten Blütengallen vertrocknen ohne abzufallen; siedelt sich *Synchytrium pilificum* auf den Blütenblättern von *Potentilla tormentilla* an, so bleiben diese an der Achse sitzen<sup>1)</sup> u. dergl. m.

Nicht immer sind die Bedingungen, welche die spontane Loslösung eines infizierten Organs verhindern und die Galle marzeszieren lassen, bei verschiedenen Exemplaren derselben Gallensorte gleichmäßig verwirklicht: die von *Oligotrophus betulae* infizierten Früchte bleiben bald an der Spindel des Kätzchens hängen, bald fallen sie ab<sup>2)</sup>.

MAGNIN teilt mit, daß männliche Blüten von *Melandrium*, die von *Ustilago antherarum* infiziert worden sind (s. o. p. 125), länger sitzen bleiben als die normalen. Hieraus eine Ähnlichkeit der infizierten männlichen mit den normalen weiblichen Blüten im Sinne der castration parasitaire (p. 127) abzuleiten, scheint mir nicht berechtigt<sup>3)</sup>.

## C. Galle und Gallenwirt.

Die Frage bleibt zu erörtern, welche Bedeutung die Gallen für den Gallenwirt haben; an die Feststellung, daß die Gallen im allgemeinen der Wirtspflanze nur Schaden bringen, soll sich eine Erörterung der bescheidenen Kampfmittel schließen, welche der Pflanze dem gallenerzeugenden Parasiten gegenüber zu Gebote stehen; schließlich wird der Einfluß der Galleninfektion auf die Ausbildung und die physiologischen Leistungen des gallentragenden Organs und der gallentragenden Pflanze überhaupt zu prüfen sein.

### I. Nutzen und Schaden der Gallen für den Gallenwirt.

Die Stoffe, welche die Pflanze in den Gallen anhäuft, kommen zum großen Teile dem gallenerzeugenden Parasiten zugute. Schon deswegen also, weil die Gallen die Entwicklung von Parasiten, welche dem Wirt einen Teil seiner Stoffe entziehen, fördern oder gar erst ermöglichen, müssen jene im allgemeinen als schädlich für den gallentragenden Wirtsorganismus bezeichnet werden; denn irgendwelche Gegenleistungen seitens des Gallenerzeugers, die den Gallenwirt für den Substanzverlust entschädigten, sind nur in ganz wenigen Fällen zu erkennen.

<sup>1)</sup> THOMAS, FR., *Synchytrium pilificum* n. sp. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1883. **1**, 494).

<sup>2)</sup> THOMAS, FR., Die Mückengallen der Birkenfrüchte (Forstl.-naturwiss. Ztschr. 1893. **2**, 464).

<sup>3)</sup> MAGNIN, A., Sur quelques effets du parasitisme chez les végétaux (C. R. Acad. Sc. Paris 1891. **113**, 784). M. meint, daß die infizierten ♂ Blüten „au moins en apparence des caractères du sexe opposé“ annehmen.

Wir haben diese Ausnahmefälle bereits oben (p. 5) als Eucecidien bezeichnet.

Als Beispiele für solche können vor allem die von *Rhizobium radicola* und *Rh. Beyerinckii* an den verschiedensten Leguminosen erzeugten Wurzelknöllchen in Betracht; welche Bedeutung sie für die Ernährungsphysiologie der „Stickstoffmehrer“ haben, ist in allen Lehrbüchern für Botanik ausführlich auseinandergesetzt. Auf Einzelheiten wird sogleich noch zurückzukommen sein (p. 368).

An den Wurzeln der Erlen erzeugt ein als *Schinzia alni* Wor. (*Frankia subtilis* BRUNCHORST) bezeichnete Pilz korallenartig verzweigte Gallen, welche in mehrjährigem Wachstum zu festen Konglomeraten von der Größe kleiner Äpfel werden können. *Elacagnus angustifolius* besitzt an seinen Wurzeln Knöllchen und in diesen einen pilzähnlichen Organismus, welcher dem der Erlen sehr ähnlich ist. Knöllchenartige Pilzgallen finden sich an den Wurzeln von *Podocarpus chinensis*; als Galle werden wir ferner hier die Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* und manche andere endotrophe Pilzwurzel auführen (dürfen<sup>1</sup>). In allen diesen Fällen liegen die Dinge erwiesenermaßen oder doch höchst wahrscheinlich ganz ähnlich wie bei den Bakteriengallen der Leguminosenwurzeln, so daß auch hier Gallen vorliegen, die für die Entwicklung des Gallenwirts förderlich oder gar nmentbehrlich sind. Ob auch diejenigen Phycocecidien, welche an den Wurzeln der Cycadeen auftreten (s. o. p. 51), mit jenen physiologisch vergleichbar sind, mag noch dahingestellt bleiben. —

Unter den Cecidozoen nehmen die auf *Ficus* lebenden *Blastophaga*-Arten eine einzigartige Stellung ein, weil es sich bei ihnen um Gallenerzeuger handelt, welche die Bestäubung des Wirtes besorgen. *Bl. grossorum* legt ihre Eier in den Fruchtknoten kurzgrifflicher weiblicher Blüten und regt auf diese Weise eine bescheidene Gallenbildung an („Gallenblüten“). In denselben Receptaculis, welche die Gallenblüten enthalten, stehen auch männliche Blüten, deren Pollen die ausschließenden Insekten auf sich laden und beim Besuch anderer Blütenstände auf den langgrifflichen „Samenblüten“ abstreifen. — Wegen aller Einzelheiten muß auf die Spezialliteratur verwiesen werden<sup>2</sup>. —

<sup>1</sup>) Vgl. z. B. BJÖRKENHEIM, C. G., Beiträge zur Kenntnis des Pilzes in den Wurzelanschwellungen von *Alnus incana* (Ztschr. f. Pfl.-Krankh. 1904. 14, 129). HARSBERGER, J. W., The form and structure of the mycorrhizium of *Myrica cerifera* L. (Proc. Ac. of nat. sci. Philadelphia 1903. 4, 352; *Frankia alni* auf *Shepherdia*, *Fr. Brunchorsti* auf *Myrica gale* und *M. cerifera*, *Fr. ceanothi* auf *Ceanothus americanus* u. a.) Literatur ferner bei HILYNER (s. u. p. 369). PEKLO, Die pflanzlichen Aktinomykosen (Zentralbl. f. Bakteriol. 2. Abt. 1910. 27, 451). [Ob auch die von MIEDE studierten Eiweißdrüsen der Ardisien (s. o. p. 50) den Eucecidien nahe stehen, muß dahin gestellt bleiben; vgl. MIEDE, Javanische Studien (Abhandl. sächs. Ges. d. Wiss. 1911. 32, 399).]

<sup>2</sup>) Vgl. namentlich SOLMS-LAUBACH, Die Herkunft, Domestication und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaumes, *Ficus carica* L. (Abhandl. ges. Wiss. Göttingen 1882. 28). Die Geschlechterdifferenz bei den Feigenbäumen (Bot. Zeitg. 1885. 43, 513). Über die Beobachtungen, die Herr GUSTAV EISEN zu San Francisco an den Smyrnafeigen gemacht hat (ibid. 1893. 51, 81). MAYER, P., Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten (Mitteil. zool. Stat. Neapel 1882. 3, 551; *Ichneumon ficarius* und Nematoden als Parasiten in Feigen). MAYR, G., Feigeninsekten (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1885. 35, 147; MAYR unterscheidet zwischen den Cecidozoen der Feigen, den in ihnen lebenden Hymenopteren und anderen Para-

Die Yuccamotten (*Pronuba*) stehen zur Cecidogenese höchstens insofern in Beziehungen, als Wachstumshemmungen und Deformationen durch ihre Eiablage an den *Jucca*-Früchten hervorgerufen werden, die in gewissem Sinne mit den Pseudocecidien in Parallele gebracht werden dürfen. Welche Dienste sie den Pflanzen durch Vermittlung der Bestäubung leisten, ist namentlich aus RILEYS Untersuchungen bekannt<sup>1)</sup>.

Alle übrigen Phytocecidien und Zoocecidien wirken auf die Wirtspflanzen niemals<sup>2)</sup> förderlich, sondern bringen stets nur Schaden, der um so erheblicher wird, je größer die Gallen sind und je zahlreicher sie auf einer Wirtspflanze erscheinen. Schwere Gallen wie die Wirtzöpfe der Weiden können kräftige Zweige herabbrechen, die Hexenbesen der Kirschen entziehen ansehnliche Teile des befallenen Baumes dem Fortpflanzungsgeschäft. *Plasmiodiophora brassicae* vermag Kohlpflanzungen völlig zu ruinieren. Der Schaden, den die Reblaus durch Vernichtung ihres Wirtes und die Blutlaus am Apfelbaum anrichten, ist bekannt. Von den Schädigungen der verschiedensten Freiland- und Topfpflanzen durch Ähchengallen weiß jeder Gärtner zu berichten.

In anderen Fällen werden nur einzelne Blätter — gleichviel ob durch Bildung von Mycocecidien oder durch Besiedelung durch Cecidozoön — zum Assimilationsdienst untauglich gemacht<sup>3)</sup>.

siten und den harmlosen Besuchern der Feigen; s. u. p. 353). EISEN, G., Biological studies on figs, caprifigs and caprification (Proceed. Calif. Acad. 1896. sér. II, 5). The fig, its history, culture and curing; with a description of the known varieties of figs (U. S. Departm. of Agricult., Div. of Pomology. Bull. No. 9, 1901), TSCHIRCH, A., Die Feigenbäume Italiens, *Ficus carica* a *caprificus* und  $\beta$  *domestica* und ihre Beziehungen zu einander (Ber. d. D. Bot. Ges. 1911. 29, S3). Über die Urfeige und ihre Beziehungen zu den Kulturfeigen (Schweiz. Wochenschr. f. Chem. u. Pharm. 1911. No. 22/23), TSCHIRCH et RAVASINI, Le sauvage du figuier et ses relations avec le caprifiguier et le figuier femelle domestique (C. R. Acad. Sc. Paris 1911. 152, 885).

<sup>1)</sup> RILEY, On a new genus of the Lepidopterous family Tineidae, with remarks on the fertilisation of *Jucca* (Transact. Acad. Sc. St. Louis 1873, 55); vgl. ferner KNUTH, P., Handb. d. Blütenbiologie 1904. 3, 1. 130.

<sup>2)</sup> Eine Ausnahme glauben VUILLEMIN und LEGRAIN gefunden zu haben. Diese Autoren (Symbiose de l'*Heterodera radiculicola* avec les plantes cultivées au Sahara. C. R. Acad. Sc. Paris 1894. 118, 549) teilen mit, daß in der Sahara (El Oued) Pflanzen ganz verschiedener Art — z. B. *Apium graveoleus*, *Beta vulgaris*, *Solanum melongena*, *S. lycopersicum* — durch die Besiedelung ihrer Wurzeln durch *Heterodera radiculicola* erheblich kräftiger werden als ohne Infektion. Die Autoren führen die Förderung darauf zurück, daß die Parasiten die Pflanzen zur Bildung von Wasserspeichern anregen, denn als solche scheinen die sukulenten Gallen mit ihren großen saftreichen Zellen zu wirken. Erneute Prüfung dieser Verhältnisse wäre sehr erwünscht. — Vgl. auch QUÉVA, Modifications anatomiques provoquées par l'*Heterodera radiculicola* dans les tubercules d'une Dioscorée (Assoc. franç. avanc. d. sc. Caen 1896).

<sup>3)</sup> Nicht nur diejenigen Blatteile, welche unmittelbar am Aufbau der Gallen

Bleiben die Gallen vereinzelt, so wird freilich der Schaden, den sie dem Wirt zuzufügen, sehr gering sein und praktisch nicht in Betracht kommen.

Gallen, welche im allgemeinen keinen nennenswerten Schaden anrichten, können unter bestimmten Umständen in solcher Reichlichkeit auftreten, daß sie ihre Wirte oder große Teile von diesen vernichten (Cynipidengallen an Eichensämlingen, *Adelges abietis* an *Abies excelsa*, *Eriophyes pini* an *Pinus* und zahlreiche andere).

Der merkwürdige Altruismus, den die Wirtspflanzen bei der Bildung von Gallen bekunden — ROMANES nennt sie the one and only case in the whole range of organic nature where it can be truly said that we have unequivocal evidence of a structure occurring in one species for the exclusive benefit of another<sup>1)</sup> — hat wegen der Schwierigkeiten, die er der Selektionstheorie macht, schon viele Autoren beschäftigt. COCKERELL hilft sich mit der Annahme, daß von den Vorfahren der rezenten Cecidozoön viele nur Bohrgänge und Minen gefressen, andere auch die Fähigkeit zur Erzeugung von Gewebeschwellungen besessen haben; die letzteren hätten den Pflanzen weniger Schaden gebracht als jene. Die Entwicklung der Parasiten wird aber um so günstiger sein, je weniger die Vitalität der Wirte geschwächt wird. Die phylogenetische Entwicklung der Cecidozoön denkt sich COCKERELL ebenso sehr mit einem Vorteil für die Wirte wie für die Gallenerzeuger verbunden<sup>2)</sup>.

## II. Kampfmittel des Gallenwirtes: Immunität.

Die vorhin genannten, durch Bakterien, Pilze und Algen erzeugten Gallen sind biologisch auch insofern von Interesse, als man bei ihnen von einem „Kampf“ des Wirtes gegen den fremden Organismus sprechen kann: die Zellen des Gallenwirtes sind instande, den Eindringling zu verdauen und seine Substanz sich anzueignen, — eine Erscheinung, die man mit der Phagocytose zu vergleichen versucht hat.

Ganz besonders verwickelt und schwierig zu beurteilen sind die Beziehungen zwischen den gallenerzeugenden Bakterien der Leguminosenzurwurzeln und ihrem Wirt. HILTNER hat betont, daß zwischen Bakterien und Leguminosen ein Kampfverhältnis besteht, und daß der Ausgang

beteiligt sind, oder deren Chlorophyll der Gallenerzeuger zerstört hat, werden dem Assimilationsdienst entzogen, sondern bei vielen Gallen wahrscheinlich auch normal grün gebliebene Abschnitte, die oberhalb der Galle liegen; vgl. hierzu SCHNEIDER-ORELLI 1909 (s. u. p. 377).

<sup>1)</sup> ROMANES, G. J., Galls (Nature 1890. 41, 80, 174, 369).

<sup>2)</sup> COCKERELL, T. D. A., Galls (ibid. 344, 559). Man vergleiche auch die von MC LACHLAN (ibid. 131), WETTERHAN (ibid. 131), HOLLIS (ibid. 131, 272), MIVART (ibid. 174) veröffentlichten Beiträge und Einwände. Vgl. ferner TROTTER, A., Studi cecidologici II: Le ragioni biologiche della Cecidogenesi (N. giorn. bot. ital. 1901. N. S. 8, 557).

des Kampfes verschieden ist, je nach dem Zustand der Wirtspflanze und der Virulenz der Bakterien<sup>1)</sup>. Nicht jede Infektion hat, wie HILTNER zeigt, dauernde Gallenbildung zur Folge: bei Infektion von Lupinen mit schwach-virulenten Lupinenbakterien wurden bei HILTNER'S Versuchen die eingedrungenen Bakterien vollständig von den Zellkernen des Wirtes oder unter ihrer Mitwirkung resorbiert, und es kam nur zur Bildung geringer Wurzelanschwellungen, die später wieder schwanden; werden schwach ernährte Leguminosenpflanzen von virulenten Bakterien infiziert, so kommt es zur Knöllchenbildung, aber offenbar nicht zur Stickstoffverwertung seitens der Wirtspflanze; die Bakterien vermehren sich außerordentlich kräftig, ohne irgend etwas zum Gedeihen der Leguminose beizutragen. In diesem zweiten Fall ist das Verhältnis zwischen Bakterien und Leguminosen offenbar ein ganz ähnliches, wie es zwischen gallenerzeugenden Parasiten und Wirtsorganismen im allgemeinen zu bestehen pflegt. Zwischen den beiden genannten Extremen liegen alle diejenigen Fälle, in welchen der Angriff der Bakterien nicht abgeschlagen wird, in welchen es also zur Knöllchenbildung kommt, ein Teil der Stickstoffverbindungen aber, welche von den Bakterien hergestellt werden, den Leguminosen zugute kommt.

Mehr oder minder unvollkommene Mittel zur Bekämpfung des fremden Organismus, der in sie eingedrungenen Bakterien oder Pilze, stehen auch den vorhin genannten Nicht-Leguminosen zu Gebote, den Wurzelgallen von *Amus* und *Elaeagnus*, den Orchideen und anderen Mykorrhizapflanzen und vielleicht auch den Cycadeen zur Bekämpfung der eingedrungenen Blaualgen: ich muß mich damit begnügen, auf die einschlägige Literatur zu verweisen<sup>2)</sup>.

Erwiesen ist das Wirken irgendwelcher Kampfmittel des Gallenwirts nur für diejenigen Fälle, die wir mit THOMAS als Eucecidien bezeichnen wollen. Doch ist die Möglichkeit, daß auch Gallenerzeugern gegenüber, welche nur als Parasiten und Schädlinge wirken, die Wirtspflanze irgendwie sich wehren kann, gewiß nicht außer acht zu lassen. Die schützende Wirkung der Zellulosescheiden, welche die Zellen der Wirtspflanzen um die Hyphen der Ustilagineen bilden, kann ich nicht gerade hoch in Anschlag bringen. Welche Wirkungen der Pflanze auf den Parasiten die Ergebnisse der BREFFELDSchen Infek-

<sup>1)</sup> Vgl. HILTNER in LAFARS Handb. d. techn. Mykologie, 1904—1906. 3, 45.

<sup>2)</sup> MAGNUS, W., 1900 und SHIBATA, 1902, a. a. O.; s. o. p. 204, Anm. 2. Ferner namentlich BURGEFF, H., Die Wurzelpilze der Orchideen. Jena 1909. ZACH, F., Über den in den Wurzelknöllchen von *Elaeagnus angustifolia* und *Amus glutinosa* lebenden Fadenpilz (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1909. 117, Abt. I, 973); Studie über Phagoocytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen (Österr. botan. Ztschr. 1910. 60, 49).

tionsstatistik<sup>1)</sup> erklären, ist noch dunkel. Der Tannenhexenbesen findet sich an manchen Standorten an alten Exemplaren des Wirtes in großer Menge, an jungen Tannenbeständen aber sehr selten<sup>2)</sup>; auch hierbei liegt es nahe, für Exemplare verschiedenen Alters ungleiche Widerstandsfähigkeit gegenüber der Infektion anzunehmen.

ADLER hat durch sorgfältige Beobachtungen und Zählungen festgestellt, daß von 13 Rosentrieben, an welchen unzweifelhaft Eiablage seitens *Rhodites rosae* stattgefunden hatte, nur 5 schließlich Gallen trugen. Wir dürfen diese Infektions- und Reaktionsstatistik in mancher Hinsicht mit BREFELDS oben mitgeteilten Untersuchungen über Brandpilzinfektionen vergleichen. — ADLER findet den Grund für die mitgeteilte Erscheinung in den Wachstumsveränderungen, welche der infizierte Sproß durchmacht: die abgelegten Eier werden durch sein kräftiges Längenwachstum „sozusagen aus ihrer Versenkung hervorgehoben und gehen, dem direkten Einfluß der Luft ausgesetzt, bald durch Hitze oder Nässe zugrunde“<sup>3)</sup>. Darüber, ob auch nach Infektion durch Dipteren, Hemipteren oder Milben ein bestimmter Prozentsatz der Infektionen resultatlos verläuft, sind wir noch gar nicht orientiert.

Nicht zu verkennen ist die Bevorzugung, mit welcher Tenthrediniden und Cynipiden schwachwüchsige Weiden und Eichen aufsuchen und zur Gallenerzeugung anregen; namentlich an klein gebliebenen Exemplaren alpiner Weiden ist die Erscheinung oft sehr deutlich wahrzunehmen. Das Verhältnis zwischen dem Gewicht der normalen Blätter und dem der Blattgallen weist hier für die letzteren ungewöhnlich hohe Werte auf. In vielen Fällen wird vielleicht die geringe Höhe der Wirtspflanzen die Bevorzugung erklären; ich glaube aber, daß die Größenverhältnisse nicht allein maßgebend sind, sondern auch Qualitätsunterschiede im Gewebe der schwachwüchsigen und der normalkräftigen Exemplare mitsprechen.

Namentlich bei den Kulturpflanzen interessiert die Erscheinung, daß manche Rassen der Gallenwirtsspezies oder verschiedene Arten der nämlichen Gattung bestimmten Cecidozoön gegenüber besonders widerstandsfähig sind. Von der Blutlaus (*Myzoxylus laniger*) wissen wir, daß der Rote Eisenapfel, der Königliche Kurzstiel u. a. ihr widerstehen. *Vitis vinifera* unterliegt den Angriffen der Reblaus; die amerikanischen Arten (*V. aestivalis*, *V. cordifolia*) widerstehen ihr; zwar bilden

<sup>1)</sup> Vgl. BREFELD, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie. 1895. 9, 38; von den mit Brandsporen infizierten Gerste- und Haferkeimlingen lieferten schließlich nur 20% brandkranke Pflanzen.

<sup>2)</sup> Vgl. HECK, Vom Tannenkrebs (Forstwissensch. Zentrabl. 1903. 25, 455).

<sup>3)</sup> ADLER, Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden (Deutsch. entomol. Zeitschr. 1877. 21, 209, 211, 215).

sich nach Besiedelung durch *Phylloxera* auch an den Wurzeln der „reblausfesten“ Arten Schwellungen, aber diese bleiben klein und werden für das Leben der Wirtspflanze niemals so bedeutungsvoll wie die Gallen an *V. vinifera*<sup>1)</sup>.

Mit der wiederholt verfochtenen Theorie<sup>2)</sup>, daß die Gallenbildung einen mißlungenen Versuch der Wirtspflanze bedeute, den fremden Organismus einzukapseln und als lästigen Fremdkörper aus dem eigenen Leibe auszustoßen, läßt sich nach meiner Meinung nichts anfangen; es ist doch sehr auffallend, daß Wundkork — d. h. dasjenige Gewebe, welches an den höheren Pflanzen jene Aufgabe übernimmt und löst — bei der Gallenbildung nicht die geringste Rolle spielt und höchstens erst nach der Entwicklung des Gallenerzeugers auftritt, um die Galle abzustößen.

Aus dem, was früher über „durchwachsene“ Gallen zu sagen war (vgl. p. 305 ff.), geht schon hervor, daß der stoffliche Einfluß des Gallenerzeugers auf die Wirtspflanze — wenigstens so weit es sich um einen zu spezifischen Gestaltungsvorgängen führenden Einfluß handelt — auf die nächste Nähe der Infektionsstelle beschränkt bleibt.

Daß eine vom Gallenerzeuger ausgehende chemische Beeinflussung auf die ganze Wirtspflanze sich erstrecken und diese immunisieren, d. h. zu weiterer Gallenbildung unfähig machen kann, wird von HILTNER für die von Rhizobien infizierten Leguminosenpflanzen angegeben. Tätige Knöllchen machen die Wirtspflanze immun gegen Bakterien, deren Virulenzgrad den der bereits eingedrungenen und bereits wirksamen Bakterien nicht übertrifft. Hieraus erklärt sich nach HILTNER die Stellung und Verteilung der Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen: die in den Boden eindringende Wurzel der Keimpflanze wird frühzeitig infiziert; die an ihr sich bildenden Knöllchen machen weitere Gallenbildung an den tiefer liegenden Teilen des Wurzelsystems unmöglich, solange die an den oberen Wurzelpartien sitzenden wirklich tätig bleiben. Werden diese durch irgendwelche Umstände außer Funktion gesetzt, so fällt auch ihr schützender Einfluß auf die übrigen Wurzelteile fort. HILTNER nimmt an, daß „diese Immunisierung nicht nur durch die Kräftigung der Pflanze selbst, sondern

<sup>1)</sup> Die Frage, wodurch die Widerstandsfähigkeit bestimmter Arten bedingt sein mag, ist schon wiederholt behandelt worden und findet in der *Phylloxera*-Literatur verschiedene Beantwortungen. Die einen sehen in bestimmten histologischen Eigentümlichkeiten (frühe und schnelle Verholzung), andere in chemischen Charakteren (Reichtum an harzähnlichen Stoffen o. a.) den Hauptgrund.

<sup>2)</sup> Siehe z. B. COOK, M. TH., Galls and insects producing them (Ohio Naturalist. 1902. 2, 263; vgl. Botan. Jahresber. 1902. 2, 523).

durch einen Stoff bewirkt wird, den die Pflanze den Bakterien entzieht und den sie, indem sie ihn zu ihrer Ernährung verwendet, in alle ihre Organe leitet<sup>1)</sup>.

Die Möglichkeit, daß bestimmte Pflanzenindividuen durch irgendwelche Bedingungen ihre Fähigkeit auf den von einem bestimmten Cecidozoon ausgehenden Reiz mit Gallenbildung zu reagieren, verlieren können — sei es durch starke frühere Infektion durch denselben oder durch andere Gallenerzeuger, sei es durch Umstände, die nichts mit solchen zu tun haben — ist zuzugeben; doch ist bisher kein sicherer Fall der Immunisierung Cecidozoen gegenüber bekannt geworden<sup>2)</sup>.

### III. Formative und stoffliche Wirkungen der Galleninfektion auf den Gallenwirt.

Durch die Galleninfektion werden nicht nur diejenigen Teile des Wirtes, welche sich zur Galle umgestalten, sondern auch die unmittelbare Nachbarschaft der Galle oder gar fern liegende Teile der Wirtspflanze in der einen oder anderen Weise in Mitleidenschaft gezogen. Ätiologisch betrachtet handelt es sich dabei meist um Hemmungen des Wachstums irgendwelcher Art oder um Störungen in der chemisch-physiologischen Leistungsfähigkeit der infizierten Organe, seltener um kompliziertere Wirkungen.

#### a) Ablenkungen aus der Wachstumsrichtung.

Monosymmetrisch gebaute, also „einseitige“ Stengelgallen können auf die Richtung, welche das gallentragende Wirtsorgan einnimmt, ohne jeden Einfluß bleiben; in anderen Fällen erfährt durch sie die Achse an der infizierten Stelle eine mehr oder minder scharfe Biegung oder Knickung. Die Gallen von *Adelges abietis* krümmen die infizierte Achse derart, daß die Galle auf der konkaven Seite sitzt; merkwürdig genug, daß in manchen Ausnahmefällen die Biegung im entgegengesetzten Sinne anfällt. *Harmandia petioli* kann, wenn Achsen der Zitterpappel von ihr infiziert werden, diese fast bis zum rechten Winkel umbiegen; die Galle liegt auf der konkaven Seite.

<sup>1)</sup> Vgl. HILTNER in LAFARS Handb. d. techn. Mykol. 1904/06. 3, 46. 47.

<sup>2)</sup> v. ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN (Untersuchungen über Deformationen im Pflanzenreiche, Denkschr. akad. Wiss. Wien 1891. 58, 611) geben an, daß nicht nur *Corylus colurna*, sondern auch bestimmte Sträucher der *C. avellana* gegen *Eriophyes avellanae* immun seien. Prüfung dieser Frage wäre sehr erwünscht. — Die übrigen in der Literatur vorliegenden Angaben, die sich auf erworbene Immunität gegenüber Cecidozoen beziehen, dürfen unerwähnt bleiben.

Die starken Krümmungen, welche auch Blätter durch Galleninfektion erfahren können, lassen sich besonders schön bei den von *Pontania vesicator* infizierten sensen- oder gar sichelförmig gebogenen *Salix*-Blättern beobachten.

Ähnliche Ablenkungen werden auch durch Pilze (z. B. *Peronospora parasitica* auf Cruciferen) bewirkt: die Galle liegt auf der konvexen Seite; man vergleiche auch die in Figur 14 dargestellte Ustilagineengalle.

Die schleifen- oder „posthorn“-ähnlichen Krümmungen, die z. B. manche Uredineen zustande bringen, veranschaulicht Figur 13. Ganz ähnlich im Habitus ist übrigens eine von MASSALONGO abgebildete *Tylenchus*-Galle auf *Ranunculus bulbosus*<sup>1)</sup>.

Diese Änderungen in der Richtung und der Form eines Pflanzenorgans kommen allerdings nicht durch den Einfluß der Pilzgalle auf die Nachbarschaft und durch Änderungen in der Wachstumstätigkeit der letzteren zustande, sondern sind die naturnotwendige Folge davon, daß in das betreffende Organ der Wirtspflanze eine durch besonders lebhaftes Längenwachstum ausgezeichnetes abnormes Stück, die Galle, eingeschaltet worden ist. —

Wir sprachen schon früher (p. 300) davon, daß die zu Gallen verunstalteten Sproßabschnitte in ihrer Wachstumsrichtung und ihrem Vermögen, auf den Schwerkraftreiz zu reagieren, beeinflußt würden und brauchen daher auf diese Erscheinungen hier nicht mehr zurückzukommen.

#### **b) Absperrung der Leitungsbahnen und Ablenkung des Säftestromes.**

Auch dann, wenn die Galleninfektion nicht am Vegetationspunkt oder in seiner unmittelbarsten Nähe sich abspielt, kann die normale Fortsetzung des Längenwachstums einer Sproßachse durch Gallenbildungen an ihr sehr in Frage gestellt werden. Der Fall ist außerordentlich häufig, daß Stengelgallen der Entwicklung aller über ihnen liegenden Sproßabschnitte sehr hinderlich werden. Die Galle läßt von den Stoffen, welche in den Leitbündeln zum Sproßgipfel geführt werden, nur einen Teil passieren und kann die über ihr stehenden Organe aushungern — bald schneller, bald langsamer<sup>2)</sup>. Bei den Achsengallen

<sup>1)</sup> MASSALONGO, C., Di un nuovo elmintococcidio del *Ranunculus bulbosus* L. (Marcellia 1903. 2, 139).

<sup>2)</sup> Auch dann, wenn die Galle ein oder mehrere Leitbündel sperrt, brauchen nicht unbedingt die darüber liegenden Teile eines Hunger- oder Dursttodes zu sterben. Sie bleiben erhalten, wenn — wie bei den Spreiten netznerviger Blätter — jeder Teil von mehr als einer Seite her versorgt werden kann, und ferner, wenn Ersatzleitbündel gebildet werden können, welche die Galle umgehen. Nach-

der *Contarinia tiliarum* sieht man es sehr oft, daß die über den Gallen befindlichen Teile der Sprosse klein und kümmerlich bleiben und im Herbst vollends zugrunde gehen. Figur 155 ver-



Figur 155. Wirkung der Gallen auf die über ihr liegenden Sproßabschnitte. Sprosse von *Salix caprea*, im Frühling nach der Galleninfektion durch *Rhabdophaga salicis*.

dem sich hat zeigen lassen, daß nach Verwundung von Pflanzenorganen und Unterbrechung der Leitbündel „Anschlußbahnen“ gebildet werden können, welche die schadhafte Stelle umgehen (vgl. SIMON, S., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1908, 26, 364.), liegt kein Grund vor, zu bezweifeln, daß ähnliche Leitbündelverbindungen auch nach Galleninfektion gebildet werden können. Nach v. GUTTENBERG finden sich am Rande der Gallen der *Ustilago maydis* (auf *Zea mays*) besonders xylemreiche Bündel, welche dazu bestimmt sind, die über den Gallen liegenden Blatteile mit Wasser zu versorgen (Beitr. zur physiol. Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905, 36). Von Fällen, in welchen keine Ersatzbündel oder zum mindesten keine zur Versorgung der ausgesperrten Blatteile ausreichen gebildet werden, wird sogleich die Rede sein. [Über die Unterbrechung der Leitbündel durch wurzelbewohnende Parasiten hat neuerdings NEMEČ Mittelungen gemacht (Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe, Ztschr. f. Pflanzenkrankh. 1911, 21, 1):

Nach Infektion durch *Heterodera Schachtii* entstehen in den Leitbündeln Riesenzellen oder Riesenzellengruppen (vgl. oben p. 201 und Fig. 97 e), deren Wachstum die Kontinuität der Leitungsbahnen aufhebt. NEMEČ'S Arbeit bringt eine Reihe weiterer interessanter Einzelheiten, die leider nicht in den vorangehenden Kapiteln Berücksichtigung finden konnten; namentlich auf die von ihm beobachtete Resorption von Zellwänden (vgl. oben Fig. 196) sei noch hingewiesen. Die Wirkung der *Heterodera Schachtii* auf den Wirt führt der genannte Autor darauf zurück, daß diesem keine ausreichende Mengen Mineralsalze zugeführt werden.]

anschaulicht die Wirkung der Galle von *Rhabdophaga salicis* auf *Salix caprea*; die photographische Aufnahme ist in dem der Infektion folgenden Frühjahr gemacht worden: oberhalb der Gallen sind zwar noch normale Knospen angelegt worden, aber im Laufe des Herbstes oder Winters sind sie an den drei schwächeren Trieben abgestorben; an dem stärkeren Triebe links sind dagegen die Knospen noch am Leben und einige von ihnen beginnen sich bereits zu entfalten. Welche Umstände in diesen und ähnlichen Fällen über Leben und Tod der apikalen Sproßabschnitte entscheiden, bedarf der näheren Untersuchung; vielleicht sind die Zerreißungsvorgänge, die sich in der Stele der Achse innerhalb des Gallenkörpers abspielen (s. o. p. 240. Fig. 130), von Bedeutung.

Wird durch die Gallenbildung ein Teil der Leitbündel zerstört, so gehen diejenigen Zweige, die über der zerstörten Stelle liegen und von ihr aus hätten versorgt werden sollen, zugrunde<sup>1)</sup>.

Auch Gallen, welche an Blättern entstehen, können die über ihnen liegenden Sproßabschnitte ruinieren. Eine Zerstörung der Leitungsbahnen, auf die wir soeben anspielten, kann in Fällen dieser Art nicht zur Erklärung herangezogen werden: die Dinge liegen hier offenbar komplizierter und sind ohne Annahme wesentlicher „Korrelationsänderungen“ nicht zu verstehen. Gallen von *Rhodites rosae* erscheinen gar nicht selten als endständige Gebilde, obwohl sie an Blättern entstehen: die über ihnen liegenden Sproßabschnitte sind eingegangen. Auch die Galle des *Pemphigus cornicularius* auf *Pistacia*, die wir oben als Blattgalle kennen gelernt haben (s. p. 148), kann auf demselben Wege — ähnlich wie Mistelbüsche — zu einem endständigen Gebilde werden.

Dieselben Erscheinungen, die wir bisher für Sproßgipfel beschrieben haben, können auch an einzelnen Blättern sich bemerkbar machen. Am instruktivsten sind die von *Mikiola fagi* infizierten Buchenblätter: die Gallen sitzen stets auf den Haupt- oder Seitenrippen des Blattes und bewirken in der Weise eine Absperrung der Leitungsbahnen, daß die über ihnen liegenden Abschnitte der Spreite zwar nicht verhungern und vertrocknen, aber ihre normale Farbe einbüßen und gelblich-grün

<sup>1)</sup> Vgl. HOWARDS Notizen über die Galle der *Gyssonoma aceriana* auf *Populus alba* (Recherches anatomiques sur les galles de tiges: pleurocécidies. Bull. scient. de la France et de la Belgique 1903. 38, 140, 375). — Ebendort Angaben über das Verhalten der von *Adelges* infizierten Aststellen im zweiten, dritten und den folgenden Jahren (a. a. O. 181); unter der Galle von *Eriophyes pini* bilden sich auch im zweiten Jahr nach der Infektion noch Jahresringe von unternormaler Mächtigkeit (a. a. O. 194). — Über die Vernarbung der Stellen, an welchen die Gallen des *Andricus Sicboldi* (auf *Quercus*) gesessen haben, vgl. HOWARD a. a. O. 268.

werden. Okkupiert eine *Mikiola*-Galle den Hauptnerven des Blattes, so verblaßt ein rhombusähnliches Stück der Spreite; sitzt die Galle auf einem Seitennerv, so verblaßt ein von ihr dem Nerven entlang zum Blattrand ziehender Streifen. Die Grenzen zwischen den blassen Feldern und den normal gebliebenen Teilen der Spreite sind auffallend scharf und zeigen uns, daß die Ernährung der von den Gallen ausgesperrten Teile von den benachbarten Seitennerven her nicht ausreichend besorgt werden kann.

Ähnliche Verfärbungen ruft die Galle der *Colophia compressa* auf *Ulmus effusa* hervor: die Gallen sitzen auf den Mittelrippen der Blätter und lassen ähnlich wie die *fagi*-Gallen ein rhombisches Spreitenfeld verblässen; zwei Streifen der Spreite, welche in der Richtung der Seitennerven von der Galle ausgehen, werden dabei besonders stark in Mitleidenschaft gezogen.

Die unzureichende Ernährung der über den Gallen von *Mikiola fagi* liegenden Blattpartien gibt sich namentlich im Herbst zu erkennen: die blaßgrünen Stellen verlieren ihren letzten Rest von Chlorophyll sehr viel eher als die übrigen Teile der Spreite.

Die Durchmusterung der herbstlich sich verfärbenden gallentragenden Buchenblätter macht noch mit einer anderen interessanten Erscheinung bekannt. Diejenigen Blätter, welche von *Oligotrophus annulipes* infiziert worden sind — von den Beziehungen seiner Gallen zu den Blattnerven war schon früher die Rede (vgl. p. 82, Fig. 24) — bleiben an den über den Gallen liegenden Stellen noch lange grün, nachdem die übrigen Teile schon gelb oder braun geworden und die Blätter zu Boden gefallen sind. Die Gallen wirken als Sperrungen in den Leitbahnen; sie wirken ebenso wie die Einschnitte, welche STAHL durch die Nerven seiner Versuchsobjekte legte: der oberhalb des Einschnittes liegende Teil der Spreite bleibt grün, wenn der andere vergilbt. Die Grenzen zwischen gelben und grünen Spreitenteilen sind bei den von *Oligotrophus annulipes* infizierten Buchenblättern nicht minder scharf als an den von STAHL operierten *Gingko*-Blättern<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> STAHL, E., Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909. — Auf die Erscheinung, daß Erschöpfung bestimmter Blätter und Blatteile die gallentragenden Organe zu vorzeitigem Chlorophyllverlust bringt, wird sogleich noch zurückzukommen sein. Überraschender sind diejenigen Fälle, in welchen bestimmte Teile abnorm lange grün bleiben, auch ohne daß eine solche Leitbündelsperre makroskopisch erkennbar wäre. An *Juglans*-Bäumen sieht man im Sommer hier und da einzelne Blätter vergilben; die Gallen des *Eriophyes tristriatus* var. *crinea*, die sich auf solchen Blättern befinden, bleiben aber grün und sind es noch, wenn die Blätter abfallen. Ähnliches wird für Coccidieninfektion (CAVARA, FR., Intorno agli effetti dell'azione irritante delle cocciniglie sui tessuti assimilatori, Rendic. Accad. sc. fis. e matem. Napoli 1908; vgl. Marcellia 1908. 7, p. XXXII) und

Daß auch die tägliche Ableitung der Assimilate in ihrer Richtung und in ihrer Geschwindigkeit von den auf den Blattrippen entwickelten Gallen beeinflußt werden kann, ist nicht zweifelhaft. SCHNEIDER-ORELLI hat gezeigt, welchen Einfluß der Schmetterling *Lyonetia clerckella* durch seine Miniertätigkeit im Blatt des Apfelbaums auf die Stoffwanderung gewinnt<sup>1)</sup>; über den Einfluß der Gallen auf diese und indirekt auf die Assimilationstätigkeit der infizierten Blätter liegen leider noch keine Untersuchungen vor.

Es wäre recht gut vorstellbar, daß die Sperrung der Leitungsbahnen auch zu einer Überernährung der oberhalb einer Galle liegenden Teile des Wirtsorgans führen und daß oberhalb der Galle eine Hyperplasie entstehen könnte, die mit dem Wulst oberhalb der Ringelungswunden an Baumstämmen vergleichbar wäre. Sichere Beispiele hierfür sind mir nicht bekannt<sup>2)</sup>.

Über die Hyperplasien an der Basis mancher Gallen habe ich oben schon ausführliche Angaben gemacht; ich verweise auf p. 276 und Fig. 137.

### c) Erschöpfung des gallentragenden Pflanzenorgans.

Dieselbe Unterernährung, die wir bei den von *Mikiola fagi* infizierten Blättern zum vorzeitigen Absterben bestimmter Blatteile führen sahen, macht sich in anderen Fällen an den gallentragenden Pflanzenorganen bemerkbar, auch ohne daß vorher irgendwelche Sperrung der Leitungsbahnen eingetreten oder erkennbar geworden ist. Die Blätter der Eiche, welche Gallen von *Newoterus lenticularis* u. a. tragen, sind rund um die Anheftungsstelle der Galle oft schon tot, wenn die übrigen Spreitenteile noch frisch sind. Die Blätter der Rosen, an welchen *Perrisia rosarum* sich angesiedelt hat, vergilben vorzeitig und fallen frühe ab. Sehr auffallend verhalten sich an manchen Standorten die von *Pemphigus spirothece* und *P. bursarius* infizierten Pyramiden-Pappeln: die ersten Blätter, die im Herbst abfallen, sind, wie ich an

für manche andere Fälle angegeben. Ganz analog ist wohl die Erscheinung, die man an pilzkranken Pflanzen beobachten kann. CORNU (Prolongation de l'activité végétative des cellules chlorophylliennes sous l'influence d'un parasite. C. R. Acad. Sc. Paris 1881. 93, 1162) hat eine Reihe von Beispielen dafür zusammengestellt, daß an den infizierten Stellen im Herbst das Chlorophyll der Wirtspflanzenzellen besonders lange erhalten bleibt, z. B. bei *Acer* nach Infektion durch *Phyllactinia guttata*, bei *Rosa* unter dem Einfluß von *Cladosporium dendriticum*, ferner nach Infektion verschiedener Pflanzen durch *Septoria convolvuli*, *Peronospora viticola*, *Albugo candida* usw.

<sup>1)</sup> SCHNEIDER-ORELLI, O., Die Miniergänge von *Lyonetia clerckella* und die Stoffwanderung in Apfelblättern (Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. II, 1909. 24, 158).

<sup>2)</sup> Bei der p. 379 erwähnten *Pemphigus*-Galle scheinen die Verhältnisse anders zu liegen. Bei der oben p. 279 erwähnten Gramineen-Sattelgalle gehört die akroskope Wachstumsförderung noch mit zur Galle.

verschiedenen Fundorten der Gallen feststellen konnte, fast ausschließlich die von den genannten Aphiden deformierten Exemplare. Ähnliches gilt oft für die von *Pontania salicis* infizierten Weidenblätter u. a. m.

Bei großer Trockenheit fallen die vom Erineum befallenen Blätter des Rebstockes ab, während die normalen erhalten bleiben.

Auch der Erscheinung, daß stark infizierte Blätter verschiedener Wirtspflanzen abnorm klein bleiben (*Mikiola fagi* auf *Fagus*, *Eriophyes macrorrhynchus* auf *Acer campestre*, *E. tiliæ* auf *Tilia* usw.), wird am besten in diesem Zusammenhang Erwähnung zu tun sein. Daß es auch Beispiele für die entgegengesetzte Wirkung gibt, werden wir im nächsten Abschnitt erläutern. —

Verkürzung der Lebensdauer unter dem Einfluß eines gallenerzeugenden Pilzes zeigen besonders auffallend die Nadeln des von *Melampsorella caryophyllacearum* hervorgerufenen Tannenhexenbesens; sie fallen im Herbst des Jahres, in dem sie sich entwickelt haben, bereits ab.

#### d) Förderung des Wirtsorgans, luxurierendes Wachstum.

Zu der Stelle des Wirtsorgans, welche zur Galle umgestaltet wird, strömen große Mengen von Nährstoffen. Die Leitungsbahnen, welche nach jener Stelle hinführen, werden also erheblich stärker in Anspruch genommen als unter normalen Verhältnissen. Es gehört aber trotzdem keineswegs zur Regel, daß diejenigen Nerven, welche z. B. zwischen einer Blattgalle und dem Blattstiel vermitteln, in ihrer Ausbildung besonders gefördert erscheinen.

Eine Reihe von Fällen sind andererseits bekannt, in welchen sich die Leitbündel anders verhalten. Die Blattstiele der Rosenblätter, auf welchen sich *Rhodites rosae* niedergelassen hat, erfahren oft erhebliche Verstärkung ihrer leitenden Gewebe. Die Veränderungen, welche *Neuroterus baccarum* an den Achsen männlicher Infloreszenzen hervorruft, bestehen darin, daß die Lebensdauer dieser vergänglichen Gebilde wesentlich verlängert wird, und die Bildung sekundärer Gewebe in ihnen einsetzt<sup>1)</sup>. Ähnlich wirken *Rhabdophaga heterobia* und *Aphis amenticola* auf Weidenkätzchen (Fig. 107). Ich habe bereits früher auseinandergesetzt, daß keine Nötigung vorliegt, den erhöhten Strom von Wasser und Stoffen, der die Leitbündel der Infloreszenzachse passiert, oder gar die Belastung des Organs durch die voluminösen Gallen für die Hyperplasie im gallentragenden Organ verantwortlich zu machen<sup>2)</sup>. Ähnliche Wir-

<sup>1)</sup> Vgl. auch NOLL in Sitzungsber. niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde 1899. 44.

<sup>2)</sup> KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie 1903. 147; Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei botan. 1908, 2, 542).

kungen auf das Mutterorgan treten ein, wenn dasselbe Cecidozoon auf Nebenblättern der Eiche Gallen erzeugt: die Stipulae werden dann langlebiger und nehmen nach BEYERINCK<sup>1)</sup> eine laubblattartige Textur an.

Während die an den Mamillen mancher Opuntien sitzenden Blättchen normalerweise frühzeitig abfallen, bleiben sie bei *Opuntia cylindrica* nach Infektion durch Gallmilben oft lange erhalten und werden dann bis dreimal so groß wie die normalen<sup>2)</sup>.

Förderung der über den Gallen liegenden Teile scheint selten zu sein (s. o.).

KESSLER gibt an<sup>3)</sup>, daß diejenigen Pappelblätter, welche an ihren Stielen Gallen von *Pemphigus bursarius* tragen, oft stattlicher werden als die nicht infizierten Blätter. Nachprüfung an holsteinischem Material ergab eine Bestätigung der KESSLERSCHEN Angaben: das Gewicht von 40 normalen und 40 infizierten Pappelblättern (*Pemphigus bursarius* auf *Populus pyramidalis*) betrug 7.700 bzw. 13.7509 (Frischgewicht<sup>4)</sup>.

In der Nähe der Gallen von *Rhopatomyia foliorum* auf *Artemisia vulgaris* sind die Blätter der Wirtspflanze nach LÖW<sup>5)</sup> etwas stärker behaart als anderweitig. —

Daß die Galleninfektion das Wachstum der Wirte merklich hemmt, ist namentlich dann leicht zu beobachten, wenn organoide Gallen ganze Pflanzen deformieren und einen parasitär bedingten Nanismus zustande kommen lassen<sup>6)</sup>. Eine Förderung im Wachstum ist bei manchen Pilzgallen zu beobachten. *Euphorbia cyparissias* wächst nach Infektion durch *Uromyces* zwar unverzweigt, aber üppig; namentlich an Standorten jenseits der Alpen ist mir die kräftige Vegetation der pilzkranken Individuen oft aufgefallen. Auch jugendliche Hexenbesen sind oft stattlich entwickelte Gebilde. Die Wirtszöpfe der Weiden, die

<sup>1)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 121.

<sup>2)</sup> LAGERHEIM, Einige neue Acaroccedien und Acarodomatien (Ber. d. D. bot. Ges. 1892. 10, 611).

<sup>3)</sup> KESSLER, Die auf *Populus nigra* L. und *P. dilatata* AITON vorkommenden Aphidenarten (Jahresber. Ver. f. Naturkde. Cassel 1881. 37).

<sup>4)</sup> Der Wassergehalt der gallentragenden und der normalen Blätter war nahezu derselbe; die infizierten waren ein wenig wasserreicher als die normalen (70.97<sup>0</sup>/<sub>100</sub> bzw. 70.65<sup>0</sup>/<sub>100</sub>); vgl. hierzu p. 243.

<sup>5)</sup> LÖW, FR., Die in den taschenförmigen Gallen der Prunusblätter lebenden Gallmücken und die *Cecidomyia foliorum* H. Lw. (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1889. 39, 535).

<sup>6)</sup> [Um einen parasitär bedingten Nanismus scheint es sich auch bei der von DE VRIES gezüchteten *Oenothera nanella*, in deren Gewebe ZELLSTRA einen *Micrococcus* fand, zu handeln; vgl. ZELLSTRA, H. H., *Oenothera nanella* DE VRIES, eine krankhafte Pflanzenart, Biolog. Zentralbl. 1911. 31, 129.]

Wirtsträufel der Espen sind geradezu gekennzeichnet durch ihr luxurierendes Wachstum. Wie bei den Bastarden, mit welchen manche Gallen in mehr als einem Punkte übereinstimmen, ist auch bei diesen das luxurierende Wachstum rein vegetativ: die infizierten Pflanzen und Pflanzenteile bleiben steril oder fruktifizieren schwächer als die normalen. Während Ernährungsstörungen, wie sie z. B. der „Wurzelschnitt“ mit sich bringt, zu ergiebiger Förderung der Reproduktionsfähigkeit führen können, ist vom Gallenreiz nur das Gegenteil bekannt, indem er die Reproduktionsfähigkeit ausschaltet oder doch hemmt<sup>1)</sup>.

VUILLEMIN<sup>2)</sup> gibt an, daß Mischinfektion durch mehrere Pilze wesentlich andere Wirkungen haben kann als Besiedelung durch einen Pilz: *Puccinia Desvansii* ruft auf *Thesium lanifusum* luxurierendes, steriles Wachstum hervor; kommt aber noch Infektion durch *Tuberculina persicina* hinzu, so erfolgt reiche Blütenbildung. Anemonen (*A. ranunculoides*), welche gleichzeitig von *Plasmopara pygmaea* und *Aecidium punctatum* infiziert sind, können fruchtbare Blüten tragen; treten aber die Parasiten einzeln auf, so hemmen sie die Reproduktionstätigkeit ihres Wirtes: der hypertrophierende Einfluß wird — wie durch einen Aderlaß nach VUILLEMIN'S Vergleich durch den zweiten Parasiten aufgehoben. —

An dieser Stelle mag noch einer Wirkung der Gallenerzeuger auf die Phänologie des Wirtes gedacht sein. Das üppige vorzeitige Austreiben der Achselknospen nach Infektion durch Cecidozoön oder Cecidophyten ist schon oben p. 109 u. ff. besprochen worden. Ausgebildete Hexenbesen sind phänologisch nicht selten dadurch interessant, daß die Entwicklung ihrer Triebe abnorm früh einsetzt: wenn die normalen Teile des Wirtes noch winterlich kahl sind, erscheinen die Hexenbesen zuweilen schon beblättert. Ich habe dergleichen an Hexenbesen des *Exoascus betulinus* (auf *Betula*) wiederholt beobachtet; die Hexenbesenliteratur erwähnt verschiedene ähnliche Beispiele. In Kiel zeigte mir ein Hexenbesen an *Acer platanoides*, dessen Erzeuger mir nicht bekannt ist, das Phänomen wiederholt sehr schön.

<sup>1)</sup> Vgl. auch das p. 311 Gesagte. Auch auf die Tatsache, daß der Gallenreiz Adventivsprosse, Adventivblätter und Adventivwurzeln, niemals aber — soweit bisher bekannt — Adventivblüten mit normal funktionierenden Teilen entstehen läßt, mag hier hingewiesen werden.

<sup>2)</sup> VUILLEMIN, P., Association parasitaire de l'*Aecidium punctatum* et du *Plasmopara pygmaea* chez l'*Anemone ranunculoides* (Bull. soc. bot. de France 1894. 41, 442).

e) *Formative Wirkungen anderer Art.*

Da Parasiten, welche keine Gallen zu erzeugen imstande sind, doch gallenähnliche organoide Deformationen selbst in großem Abstand von der Infektionsstelle entstehen lassen können, würde es nicht wundernehmen, wenn auch Cécidozoön oder Cécidophyten in dieser Weise wirkten und abgesehen von den Gallen, die sie erzeugen, auch anderweitig an der Wirtspflanze ähnliche Trophomorphosen hervorriefen wie die oben p. 271 u. ff. geschilderten. Es klingt daher durchaus nicht unwahrscheinlich, wenn CELAKOVSKY angibt, daß an *Raphanus sativus* auch diejenigen Blüten vergrünen und metamorphosierte Ovula entwickeln können, die nicht direkt von der auf der Pflanze angesiedelten *Albugo candida* infiziert worden sind<sup>1)</sup>.

DE VRIES beobachtete ein Exemplar von *Hieracium vulgatum*, das oberhalb einer von *Aulacidea hieracii* hervorgerufenen Galle verbändert war, und ein Exemplar von *Eupatorium cannabinum*, das nach Infektion durch *Pterophorus microductylus* oberhalb der Galle panaschiert war<sup>2)</sup>.

Manche andere Mitteilung, die sich auf die Wirkung der Gallen auf die Wirtspflanze bezieht, wird man mit Vorsicht aufnehmen oder als unwahrscheinlich zurückweisen müssen.

Von *Hypericum perforatum* gibt GIARD mit angemessener Reserve an, daß an den von *Perrisia hyperici* infizierten Exemplaren die Links- und Rechtswendigkeit der Blüten im Durchschnitt anders seien als bei normalen Stöcken<sup>3)</sup>.

Die Mitteilung CONNOLDS, daß Eichen, die stark von *Andricus fecundator* infiziert worden waren, „acorns having pink cotyledons“ produziert hätten, wird wohl auf eine Fabel zurückgehen<sup>4)</sup>.

PAGLIA'S Versuch, die Entstehung der rotblühenden ♂ „Varietät“ von *Erica arborea* auf die Wirkung von Parasiten zurückzuführen (*Perrisia ericina*), wird schwerlich auf Beifall rechnen dürfen<sup>5)</sup>.

Schließlich möchte ich hier noch einer von STEFANI-PEREZ entdeckten Erscheinung gedenken<sup>6)</sup>. Der genannte Forscher hat be-

<sup>1)</sup> CELAKOVSKY, L., Neue Beiträge zur Foliartheorie des Ovidiums (Abhandl. böhm. Ges. Wiss., math.-naturw. Kl. 6. Folge 1885. 12).

<sup>2)</sup> DE VRIES, Mutationstheorie 1901. 1, 291.

<sup>3)</sup> GIARD, A., Sur la castration parasitaire de l'*Hypericum perforatum* L. par la *Cecidomyia hyperici* BREM et par l'*Erysiphe Martii* LEV. (C. R. Acad. Sc. Paris 1889. 109, 324).

<sup>4)</sup> CONNOLD, British oak galls 1908. 25.

<sup>5)</sup> PAGLIA, E., Dimorfismo florale di *Erica arborea* di probabile origine parassitaria (Marcellia 1905. 4, 147).

<sup>6)</sup> STEFANI-PEREZ, Alterazioni tardive d'alcune piante per influo di insetti (Marcellia 1903. 2, 44). Dort weitere Literaturangaben. — Eine genauere Untersuchung des sehr bemerkenswerten Phänomens fehlt leider noch.

obachtet, daß an verschiedenen Pflanzen (z. B. *Citrus limonum*, *C. aurantium*, *C. bigaradia*) unter dem Einfluß phytophager Insekten (z. B. Cocciden, *Mytilaspis fulva*) gallenähnliche Veränderungen am Wirtsorgan eintreten, — aber erst nachträglich, d. h. nachdem die Parasiten sich schon entfernt haben. Diese Bildungen, die ich als Metacecidien zu bezeichnen vorschlagen möchte, machen es zusammen mit den Procecidien (s. o. p. 6) uns besonders klar, wie schwer die Unterscheidung zwischen Galle und Nichtgalle oft zu treffen ist.

#### *f) Stoffliche Versorgung der Wirtsorgane von den Gallen aus.*

Ich möchte die Frage für nähere Prüfung empfehlen, ob die in den Gallen deponierten Stoffe unter besonderen Umständen dem Wirtsorgan, das sie geliefert hat, wieder zurückgegeben werden und auf seine Gestaltung und seine physiologischen Leistungen irgendwelchen Einfluß gewinnen können. Daß isolierte Gallen die plastischen Stoffe, mit welchen die Zellen der inneren Gewebsschichten erfüllt sind, und welche normalerweise vom Parasiten verzehrt werden, bei ihrer eigenen Atmungsstätigkeit verbrauchen, konnte ich für die Gallen von *Pediaspis aceris* nachweisen. Das Wasser, das in fleischigen Gallen wie in einem großen Reservoir festgehalten wird, kann nach TROTTERS Untersuchungen<sup>1)</sup> an *Dryophanta folii* dem Mutterorgan zugute kommen, wenn — nach Ablösung des Blattes von der Achse — Wassermangel in ihm eintritt. Es wäre von großem Interesse zu erfahren, ob auch Stärke- und Eiweißgehalt der Gallen wieder dem Mutterorgan zufließen kann, und wie die Stoffe unbewohnter Gallen bei der Stoffwandlung im Herbst sich verhalten.

### **D. Beziehungen der Gallen zu fremden Organismen.**

Die Gallen gehören nicht den Gallenerzeugern allein; der Besitz wird ihnen fortwährend durch allerhand Feinde streitig gemacht: Pilze siedeln sich auf Gallen an und entziehen ihnen die Stoffe, die dem Wachstum der Galle oder dem des Gallenerzeugers hätten zugute kommen können, — und allerhand Tiere, von welchen die wenigsten als harmlose Besucher kommen, suchen die Gallen auf, um sich von ihnen zu nähren, um ihre Eier in ihnen abzulegen oder gar um die Gallenerzeuger selber zu verzehren.

<sup>1)</sup> TROTTER, A., Rapporti funzionali fra le galle di *Dryophanta folii* ed il loro supporto (Marcellia 1908. 7, 167). — Wiederholung und Erweiterung der Versuche wäre willkommen.

Die biologischen Beziehungen zwischen den Gallen und ihren Erzeugern einerseits, verschiedenen fremden pflanzlichen oder tierischen Organismen andererseits sind außerordentlich mannigfaltig; die Zahl der Lebewesen, welche — ohne selber Gallen erzeugen zu können — irgendwie an die Gallen anderer Organismen angepaßt sind oder zu ihnen gelegentlich in irgendwelche biologische Beziehungen treten können, ist ungemein groß.

DE STEFANI-PEREZ teilt die „Entomofauna“ der Gallen folgendermaßen ein<sup>1)</sup>.

1. Cecidozoön: Die Gallenerzeuger.
2. Parasiten: Sie leben von der Leibessubstanz der Cecidozoön.
3. Commensalen: Sie leben mit dem Cecidozoon von den in der Galle angehäuften Stoffen.
4. Nachfolger (successori): Sie leben in verlassenen Gallen.
5. Räuber (predatori) sind diejenigen Tiere, welche das Cecidozoon anfallen und sofort verzehren.
6. Parasiten und Räuber der sub 2 genannten Parasiten, der Commensalen und der Nachfolger (locatrici).
7. Harmlose Opfer (inconsci): Diejenigen Arthropoden, welche zufällig auf die Oberfläche klebriger Gallen geraten und auf ihr zugrunde gehen.

## I. Harmlose Besucher.

Die Gallen verschiedener Hemipteren, Hymenopteren und wohl auch anderer Cecidozoön scheiden an ihrer Oberfläche zuckerhaltige Säfte aus; die Insekten, welche die Gallen aufsuchen, um den Zucker der Gallen zu sich zu nehmen, ohne die Gallen irgendwie anzugreifen, dürfen wir als harmlose Besucher gelten lassen.

Vor allem kommen dabei die alles Süße liebenden Ameisen in Betracht.

Nach McCook wandern die Ameisen der Spezies *Myrmecocystus melliger* in nächtlichen Prozessionen zu den honigliefernden Gallen, welche *Cynips quercus mellariae* auf *Quercus undulata* erzeugt<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> DE STEFANI-PEREZ, Contributo all' entomofauna dei cecidii (Marcellia 1906. 5, 131). Vgl. auch BEAUVISAGE, G., Les galles utiles. Paris 1883. 24. STEGAGNO, G., I locatrici dei Cecidozoi sin qui noti in Italia (ibid. 1904. 3, 18; vgl. auch 1906. 5, 167).

<sup>2)</sup> MCCOOK, H. C., The honey ant of the garden of the gods (Proceed. Acad. nat. Sci. Philadelphia 1881; vgl. auch Botan. Jahresbericht 1888. 2, 722); vgl. DELPINO (Galle quercine mirmeccofile, Malpighia 1889. 3, 349), welcher das Verhältnis zwischen Ameisen und Eichen für ein mutualistisches hält.

Die Gallen der *Schizoneura fuliginosa* werden von Ameisen aufgesucht<sup>1)</sup>, von den einheimischen Formen namentlich die des *Andricus Sieboldi*; zwischen diesen und den Ameisen glaubt ADLER komplizierte biologische Beziehungen zu finden: um in dem Genuß des Saftes, den die Galle an ihrer Oberfläche ausscheidet, nicht gestört zu werden, umbauen sie die Gallen mit Sand und Erde und schützen sie auf diese Weise vor den Nachstellungen ihrer Feinde. Nachdem die Theorien, welche sich mit vermeintlichen mutualistischen Beziehungen zwischen normalen Teilen verschiedener Pflanzen und den Ameisen beschäftigen, argen Schiffbruch gelitten haben, werden auch die über die Gallenameisensymbiose geäußerten Vermutungen skeptisch stimmen<sup>2)</sup>.

## II. Gallenfressende und gallenzerstörende Tiere.

Tiere, welche Gallen als einziges oder als bevorzugtes Futtermaterial zu sich nehmen, scheint es nicht zu geben; dagegen sind viele Tiere geneigt, gelegentlich Gallen zu fressen oder Gallen zu zerstören, um die darin verborgenen Insektenlarven sich zugänglich zu machen.

Vor allem kommen die Vögel als Gallenfresser in Betracht: Gallen von *Rhodites rosae*, *Cynips calicis* u. a. werden gelegentlich von Vögeln zerstört<sup>3)</sup>. Die Gallen des *Neuroterus leucularis* werden nach BEYERINCK von Finken und Hühnern reichlich vertilgt<sup>4)</sup>.

Ferner wird von Eichhörnchen angegeben, daß sie hier und da Gallen der Eichen abbeißen und öffnen<sup>5)</sup>.

<sup>1)</sup> BUCKTON, G. B., A monograph of the british aphides. 3, London (Ray Society 1881; vgl. Bot. Jahresher. 1881. 2, 736); vgl. auch ANDRÉ, ED., Relations des fourmis avec les pucerons et les gallinsectes (Bull. insectol. agric. 1882. 7).

<sup>2)</sup> ADLER, H., Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1881. 35, 151). In den Niederlanden fand BEYERINCK (Über Gallbildung und Generationswechsel bei *Cynips calicis* usw. Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam 1896) die Gallen von *Andricus Sieboldi* stets nektarfrei; die Ameisenbauten fehlten. — Vgl. ferner SJÖSTEDT, Y., Akaziengallen und Ameisen auf den ostafrikanischen Steppen (SJÖSTEDT-Kilimandscharo-Meru-Exped. 1905/06. Upsala 1908. 97; Marcellia 1909. 8, III).

<sup>3)</sup> Literatur über gallenfressende Vögel: DE STEFANI-PEREZ, T., Mimismo di una galla (Marcellia 1904. 3, 66). MALIVA, Nützlichkeit des Gimpels *Pyrrhula europaea* V. (Österr. Forst- u. Jagdzeitung 1903. 231; Vertilgung der Lärchengallen von *Perrisia laricis*).

<sup>4)</sup> BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 42.

<sup>5)</sup> Vgl. Gardener's Chronicle 1882, N. 8, 18, 406, 470.

Auch Eidechsen sollen als Gallenfeinde in Betracht kommen<sup>1)</sup>.

KELLER teilt mit, daß eine Holzameise (*Camponotus ligniperda*) die Gallen der *Biorrhiza pallida* aufbeißt und die Larven vertilgt<sup>2)</sup>. —

Schnecken sollen nach LUDWIG die Gallen meiden<sup>3)</sup>; daß blätterfressende Raupen *Pontania*-Gallen (*P. vesicator*, *P. proxima*) an den Stielen und Mittelrippen der verzehrten Weidenblätter unberührt stehen lassen, kann man im Spätsommer allenthalben beobachten. Ähnliche Schonung erfahren die Gallen der *Rhodites rosarum* auf Rosenblättern u.v. a.

### III. Inquilinen und tierische Parasiten.

Unter den Insekten gibt es eine sehr große Anzahl von Arten, welche zwar selbst nicht zur Gallenbildung befähigt sind, aber in ihrer Entwicklung von den Gallen anderer Tiere in irgendeiner Weise abhängig sind.

HARTIG teilte die Cynipiden je nach ihren biologischen Leistungen und Ansprüchen ein in *Psenides* oder Gallenerzeuger, *Inquilinac* oder Einmieter und Parasiten. Letztere greifen das Cecidozoon in seiner Galle an und leben auch von seiner Leibessubstanz, während die Inquilinen ihre Wohnung in der Galle eines Pseniden aufschlagen und erst indirekt dem Cecidozoon selbst gefährlich werden. Die Grenze zwischen Pseniden und Inquilinen ist insofern nicht ganz leicht zu ziehen, als auch von letzteren mancherlei Wachstums- und Gestaltungsreize auf das von ihnen infizierte pflanzliche Gewebematerial ausgehen können (vgl. Fig. 95).

Die von HARTIG für die Cynipiden gegebene Einteilung läßt sich auch auf andere Gruppen der gallenerzeugenden Insekten und teilweise auch auf die Gallmilben übertragen.

Namentlich in den Gallen der Cynipiden kann die Zahl der fremden Insekten, die sie beherbergen, außerordentlich groß werden; nicht selten erweist sich bei der Aufzucht der in den Gallen lebenden Tiere (s. o. p. 23) der Prozentsatz derjenigen Gallen, aus welchen schließlich der eigentliche Gallenerzeuger schlüpft, als auffallend gering.

Für sämtliche Hauptgruppen der Zooecidien sind Parasiten und Inquilinen bekannt; wir beschränken uns auf die Schilderung der Milben-, Rhynchoten-, Dipteren- und Hymenoptereingallen. —

<sup>1)</sup> Vgl. STEFANI-PEREZ a. a. O. 1904.

<sup>2)</sup> KELLER, C., Forstzoologische Mitteilungen (Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen 1899).

<sup>3)</sup> LUDWIG, Mykologische Mitteilungen (Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg 1889. 31, VII).

Die Gallen der Gallmilben beherbergen außer ihren Erzeugern noch fremde Milben, sowie parasitisch lebende Insekten. So z. B. wohnen in den Gallen des *Eriophyes brevipunctatus* noch *Phyllocoptes gallatus* und *Ph. heteroproctus*<sup>1)</sup>. *Phyllocoptes obtusus* NAL. tritt neben *Eriophyes salviae* in dessen Gallen auf *Salvia pratensis* auf; in den Gallen des *Eriophyes tenuis* auf *Avena pratensis* und anderen Gramineen fand NALEPA außer dem Gallenerzeuger noch *Phyllocoptes dubius*. Im *Cephaloneon betulinum* auf den Blättern von *Betula alba* fand NALEPA außer den Erzeugern (*Eriophyes betulae*) noch *E. lionotus* und *Tegonotus acromius* nebst zahlreichen Tarsonemiden und Derma-Leichen<sup>2)</sup>. *Anthocoptes octocinctus* und *Eriophyes macrochelus* fand NALEPA<sup>3)</sup> in den von *Erioph. teucrii* erzeugten Gallen an *Teucrium chamaedrys* u. dergl. m.

In den Gallen von *Eriophyes avellanae* (auf *Corylus*), *E. macrorhynchus* (auf *Acer*), *E. Thomasi* (auf *Thymus*) und *E. macrotrichus* (auf *Carpinus*) kommen nach NALEPA fast immer zwei verschiedene Milbenarten vor<sup>4)</sup>.

*Eriophyes vermiformis* erzeugt Blattkräuselungen auf *Corylus avellana*; außerdem findet er sich als Inquiline in den Gallen der *E. avellanae*.

*E. tetanothrix* erzeugt beutelförmige Gallen an *Salix*, findet sich aber auch inquilin im Wirtzopf der Weiden und anderen Milbengallen<sup>5)</sup>. Daß eine und dieselbe Tierspezies bald als Gallenerzeuger, bald als Inquilinen lebe, daß die biologische Rolle, die sie in den Gallen spielt, nicht völlig fixiert ist, scheint eine bei den Gallmilben weit verbreitete Erscheinung zu sein.

Von den Insekten sind die Gamasiden und die Larven mancher Gallmücken (*Arthrocnodax*) die gefährlichsten Feinde der Gallmilben.

TARGIONI-TOZZETTI<sup>6)</sup> findet eine Cecidomyide (*Diplosis coryli gallarum*) in den Gallen des *Eriophyes avellanae*.

<sup>1)</sup> NALEPA, A., Zur Systematik der Gallmilben (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1890. 99, Abt. I, 40).

<sup>2)</sup> NALEPA, A., Genera und Spezies der Familie *Phytoptida* (Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1891. 58, 867).

<sup>3)</sup> NALEPA, A., Beiträge zur Kenntnis der Phyllocoptiden (Nova acta Carol.-Leop. Akad. 1894. 61).

<sup>4)</sup> NALEPA, A., Beiträge zur Systematik der Phytopten (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 1889. 98, Abt. I, 112).

<sup>5)</sup> NALEPA, A., Zur Kenntnis der Gattung *Eriophyes* (Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1900. 68, 201).

<sup>6)</sup> TARGIONI-TOZZETTI, A., Notizie sommarie di due specie di Cecidomyidei etc. (Boll. soc. entomol. ital. 1886. 18, 419); vgl. auch PENZIG, O. e CHIABRERA, C., Contributo alla conoscenza delle piante acarofile (Malpighia 1903. 17; Cecidomyiden und Anguillulen zwischen haarerzeugenden Milben).

Eine den Milben gefährliche Chalcidide (*Tetrastichus eriophyes*) beschreibt TAYLOR<sup>1)</sup>.

In den Blattrandrollungen, welche *Eriophyes stenaspis* var. *plicator* an Buchen hervorruft, fanden GREVILLIUS und NIESSEN Aphiden angesiedelt<sup>2)</sup>.

Auf komplizierte Beziehungen zwischen einer gallenerzeugenden Eriophyide und einer Schildlaus macht ein Befund Löws aufmerksam: Löw beobachtete an Buchen, daß diejenigen Zweige, deren Blätter von Eriophyiden deformiert worden waren, von einer Schildlaus (*Lepidosaphes* sp.) besiedelt wurden, während die normalen Buchenzweige von dieser durchaus verschont blieben. Möglicherweise kommen die Zweige der Wirtspflanze durch die Milbeninfektion in einen Ernährungszustand, in dem sie für die Schildlaus besonders leicht infizierbar sind<sup>3)</sup>.

Die gallenerzeugenden Aphiden haben ihre Feinde namentlich unter den Hymenopteren (Chalcididen) und Dipteren (Syrphiden, Agromyziden<sup>4)</sup>. Nach CHOLODKOVSKY richten die Larven von *Scymnus* (Coccinellide) große Verwüstungen unter den *Adelges*-Kolonien an. Auch Milben und Afterspinnen stellen ihnen nach. Über die zahlreichen Verfolger der *Pemphigus*-Arten berichtet RONDANI<sup>5)</sup>.

Die Raupe des Schmetterlings *Cecidipta excoecariae* lebt in den Gallen einer *Adelges* sp. auf *Excoecaria biglandulosa* (Euphorb.<sup>6)</sup>.

Hinsichtlich der Milben, Thysanopteren und Coccinelliden, welche der *Phylloxera* gefährlich werden können, muß auf die Reblausliteratur verwiesen werden.

In den Gallen der *Liria juncoorum* traf RÜBSAAMEN eine die Larven der Psyllide angreifende Cecidomyide (*Lestodiplosis liviae*<sup>7)</sup>. Auch Hymenopteren leben als Parasiten in Psylliden.

Den Cecidomyidenlarven stellen verschiedene Hymenopteren, Chalcididen und Proctotrupiden, ferner Ichneumoniden und Braconiden

<sup>1)</sup> TAYLOR, A. M., Descriptions and life histories of two new parasites of the black currant mite, *Eriophyes ribis* N. (Journ. of Economy 1909. 4, 1).

<sup>2)</sup> GREVILLIUS, A. Y. u. NIESSEN, J., Begleitwort zu Zooecidia et Cecidozoa. Lief. IV, Köln 1908. 12.

<sup>3)</sup> Löw, FR., Neue Beiträge zur Kenntnis der Phytoptococcidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1887. 37, 23, 34). — Vgl. auch das mten (p. 391) über die Mischinfektion *Albugo-Peronospora* Gesagte.

<sup>4)</sup> Vgl. CHOLODKOVSKI, Die Koniferenläuse *Chermes*, Feinde der Nadelhölzer. Berlin 1907. 37.

<sup>5)</sup> Vgl. die Literaturzusammenstellung bei STEGAGNO, G., I locatari dei cecidozoi sin qui noti in Italia (Marecellia 1904. 3, 18).

<sup>6)</sup> BERG, C., Lepidopterologische Notizen II (Stettiner entomol. Zeitg. 1878. 39, 230).

<sup>7)</sup> RÜBSAAMEN, Bericht über meine Reise durch die Tucheler Heide 1901.

nach<sup>1)</sup>. Als Inquilinen leben die Larven verschiedener Cecidomyiden in Dipterocecidien<sup>2)</sup> (*Clinodiplosis sarothamni* KIEFF. in den Gallen der *Contarinia pulchripes* auf den Hülsen von *Sarothamnus scoparius*, *Cl. urticae* KIEFF. in den Gallen der *Perrisia urticae* auf *U. dioica*).

Über zoophage Cecidomyidenlarven, welche den Larven gallenerzeugender Cecidomyiden nachstellen, haben namentlich RÜBSAAMEN und KIEFFER Mitteilungen gemacht<sup>3)</sup>.

In *Asynapta citrina* KIEFF. (auf *Carpinus*), die allerdings keine Gallen erzeugt, fand KIEFFER parasitisch lebende Anguillulen<sup>4)</sup>.

Beispiellos in ihrer Reichhaltigkeit ist die von den Hymenopteren gallen beherbergte Schar von Einmietlern und Parasiten. Allein in den Gallen der *Biorrhiza pallida* leben, soweit bisher bekannt, außer den Cecidozoön 79 Parasiten und 11 Inquilinen; aus den Gallen der *Rhodites rosae* hat man außer dem Gallenerzeuger 26 Einmieter und Parasiten aufgezogen.

Coleopteren (*Balaninus villosus* u. a.), Lepidopteren (*Sesia melliformis* u. a.), verschiedene Dipteren (*Clinodiplosis biorrhizae*, *Arnoldia gemmae* und *Clinodiplosis gallicolla* — die beiden letzteren in den Gallen des *Andricus fecundator*) und namentlich sehr zahlreiche Hymenopteren leben als Larven von dem Gewebe der Cynipidengallen.

Die Larven von *Diplosis galliperda* Löw<sup>5)</sup> leben unter den von *Neuroterus lenticularis*, *N. laeviusculus*, *N. funipennis* erzeugten Gallen: die dem Blatt zugewandte Gallenfläche ist nach Besiedelung durch *Diplosis galliperda* ein wenig konkav gewölbt, die Gallen sind dünner als die normalen, enthalten keine Gallwespenlarve und fallen etwas später ab als die nichtinfizierten. Die Parasiten lassen sich ebenfalls zu Boden fallen und verpuppen sich dort.

Die Parasiten der gallenerzeugenden Hymenopteren rekrutieren sich in großer Zahl aus der Reihe der Ichneumoniden, Braconiden, Chalcididen und Proctotrupiden.

Von den Gallen, die nach Besiedelung durch fremde Organismen am Abfallen verhindert werden oder ihre Befähigung zu spontanem

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. STEFANI-PEREZ, Contributo all' entomofauna dei cecidii II (Marcellia 1905. 4, 113).

<sup>2)</sup> RÜBSAAMEN, EW. K., Über die Lebensweise der Cecidomyiden (Biol. Zentralbl. 1899. 19, 529, 561).

<sup>3)</sup> KIEFFER, J. J., Description de quelques Cécidomyides nouvelles (Marcellia 1902. 1, 115).

<sup>4)</sup> KIEFFER, J. J., Mitteilungen über Gallmücken (Berl. entomol. Ztschr. 1891. 36, 259).

<sup>5)</sup> Löw, FR., Beschreibung zweier neuer Cecidomyidenarten (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1887. 39, 201). Nach STEGAGNO (a. a. O.) hat MALPIGHI bereits die Larven gekannt.

Öffnen verlieren, sprachen wir schon oben (p. 357). Auch formale Anomalien treten unter dem Einfluß der Fremdlinge ein. Die Gallen von *Cynips calicis* und *Dryophanta agama* bekommen nach Besiedelung durch *Synergus* kleine Höcker, die Gallen der *Dryophanta longiventris* bleiben abnorm klein, die des *Andricus albopunctatus* bekommen knotige Auftreibungen, die von *A. callidoma* werden verschiedenartig deformiert, die des *Neuroterus baccarum* bleiben kuglig anstatt zusammenzutrocknen<sup>1)</sup>; die Gallen des *Cynips kollari* bekommen, wie schon früher zu schildern war, eine regelmäßige Höckerkrone.

MAYR<sup>2)</sup> teilt die Einnietler der von Hymenopteren erzeugten europäischen Eichengallen nach ihren biologischen Eigentümlichkeiten folgendermaßen ein:

1. Die Einnietler leben in der Larvenkammer der Galle und teilen durch schleimig-membranöse Scheidewände die Höhlung der Larvenkammer in so viel Fächer, als Einnietler in ihr leben; die Gallenerzeuger gehen zugrunde (*Synergus incrassatus* bei *Andricus radicans*; *S. melanopus* bei *Cynips caput medusae*).

2. Die Larvenkammer und ein Teil des umgebenden Gewebes ist zerstört; an deren Stelle befinden sich durch membranöse Scheidewände abgeteilte Hohlräume mit je einer Inquilinenlarve (*Synergus melanopus* oder *S. vulgaris* bei *Cynips ligniperda* oder *C. tinctoria*, *S. Reinhardi* bei *C. calyciformis*).

3. Die Höhlung der Galle wird von den Inquilinen bewohnt, eventuell auch erweitert; die Entwicklung der rechtmäßigen Gallenbewohner wird nicht behindert (*Synergus melanopus* bei *Cynips polycera*). MAYR beschreibt eine Galle der *Cynips cerricola*, deren Außengalle einen Hohlraum umschließt, in dem sich zahlreiche Einnietler angesiedelt hatten; der Raum war durch häutige Scheidewände septiert. MAYR erzog aus dieser Galle 19 Exemplare des *Synergus Thaumacera*, 2 von *S. variabilis* und 3 *Eurytoma sp.*

4. Die Kammern der Einnietler liegen im Parenchym der Galle. Die Gallenerzeuger bleiben am Leben oder gehen schon frühzeitig als Larven zugrunde (*Synergus Reinhardi* bei *Cynips kollari*, *Sapholytus undulatus* und *Synergus variabilis* bei *C. cerricola*). —

Wie die inquilinen Hymenopteren allmählich aus den gallenerzeugenden entstanden sind, glaubt sich ADLER durch das Verhalten des *Andricus curator* veranschaulichen zu können. Bei der Eiablage bevorzugt diese Spezies diejenigen Knospen, an welchen bereits *A. pilosus* seine Eier deponiert hat; infolgedessen finden sich später an der *fecundator*-Galle die kleinen Gallen des *Andricus col-*

<sup>1)</sup> Diese und ähnliche Angaben namentlich bei SCHLECHTENDAL, Beobachtungen über Gallwespen (Stettiner entomol. Zeitg. 1870. 31, 338). — Die Veränderungen der Gallen der *Rhodites eglanteriae* sind in Figur 95 dargestellt.

<sup>2)</sup> Vgl. auch KIEFFER, J. J., Zusammenstellung der aus Cynipiden gezogenen europäischen Chalcididen (Illustr. Ztschr. f. Entom. 1899. 4). MAYR, G., Die Einnietler der mitteleuropäischen Eichengallen (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1872. 22, 669, 675). STEGAGNO a. a. O. 1904. STEFANI-PEREZ, Contributo all' entomofauna dei cecidii (Marcellia 1905. 4, 36) und die von diesen Autoren zitierte Literatur.

laris; durch weitere Ausbildung dieser Gewohnheit sind, wie ADLER vermutet, aus gallenerzeugenden Cynipiden schließlich inquiline geworden<sup>1)</sup>.

Die Beziehungen der Pilzgallen zu fremden Tieren sind weit- aus einfacher als die für die Zooecidien geschilderten.

Mycophage Cecidomyiden hat namentlich RÜBSAAMEN geschildert; vielleicht finden sich unter ihnen auch solche, welche gallenerzeugenden Pilzen nachzustellen imstande sind<sup>2)</sup>.

Eine Mikrolepidoptere, die in den Bakteriengallen des Ölbaumes lebt (vgl. Fig. 7), hat DEL GUERCIO beschrieben<sup>3)</sup>.

#### IV. Parasitische und saprophytische Pilze auf Gallen.

Das Gewebe der Gallen ist für parasitische Pilze ein sehr günstiger Nährboden; ob dabei der Reichtum an Nährmaterialien oder die halb-sukkulente Beschaffenheit vieler Gallengewebe die Hauptrolle spielt, mag dahin gestellt bleiben.

Tatsache ist, daß Pilze, welche auf den normalen Teilen einer Wirtspflanze als Parasiten angetroffen werden, auf den Gallen dieser Pflanze ganz besonders üppig sich entwickeln können. Verschiedene Weidengallen sind von *Melampsora* an manchen Standorten erstaunlich stark infiziert: wenn man an den normalen Teilen des Wirtes kaum Sporenhäufchen findet, sind die Gallen von *P. proxima* und *P. vesicator* von solchen oft schon reichlich besetzt; ähnlich steht es mit den Gallen der *Rhabdophaga heterobia*. Diese Förderung der Pilze ist auch UNGER bereits aufgefallen<sup>4)</sup>.

Analog ist nach GIARD<sup>5)</sup> das Verhalten des *Phragmidium subcorticium* auf *Rosa*: die Gallen tragen, wie ich mich an verschiedenen Fundplätzen überzeugen konnte, sehr viel reichlicher Uredosporen als die normalen Teile. Auch der Rosenmeltau (*Sphaerotheca pannosa*) bevorzugt manchmal sehr auffällig die Gallen von *Rhodites*<sup>6)</sup>, *Podospaera oxyacanthae* die Gallen der *Perrisia crataegi* (auf *Crataegus*).

<sup>1)</sup> ADLER, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Ztschr. f. Zool. 1881. 35, 151).

<sup>2)</sup> RÜBSAAMEN 1899, a. a. O. 562.

<sup>3)</sup> DEL GUERCIO, G., Intorno ad una nuova alterazione del rami dei pero e ad una minatrice dei rami dell' olivo attaccati della rogna (Nuove relaz. staz. entom. agrar. Firenze 1903. 1. sér. no. 6, 116).

<sup>4)</sup> UNGER, Die Exantheme der Pflanzen. Wien. 1833.

<sup>5)</sup> GIARD, Sur deux champignons parasites des cécidies (Bull. soc. entom. de France 1901. 47).

<sup>6)</sup> Förderung verschiedener Erysipheen bei Wachstum auf Milbgallen beobachteten ANDERSON, F. W. u. KELSY, F. D., Erysipheae upon Phytoplus distortions (Journ. of Morph. 1889. 5).

Nicht gering ist die Zahl derjenigen Pilze, welche bisher nur auf Gallen gefunden und niemals auf den normalen Teilen der Wirtspflanzen beobachtet worden sind. *Exoascus cecidomophilus* ATKINSON tritt nur auf den Fruchtgallen von *Prunus virginiana* auf<sup>1)</sup>, *Sphaerotheca phytophila* KELL. et Sw. auf Milbengallen von *Celtis occidentalis*, eine ganze Reihe anderer an Cynipidengallen von (*Quercus*)<sup>2)</sup>.

Saprophytische Pilze sind auf der Oberfläche vieler Gallen und im Innern von Beutelgallen reichlich anzutreffen<sup>3)</sup>. Oft zu beobachten sind die Rußtaupilze auf den Pocken des Birnbaums (*Eriophyes piri*). Namentlich die Ausscheidungen der Aphiden dürften der Entwicklung der verschiedensten Mikroorganismen Vorschub leisten. Aus noch geschlossenen Gallen des *Pemphigus spirothece*, d. h. solchen, deren Spiralwände noch fest aufeinander lagen, und in deren Inneren sich makroskopisch keine Pilzvegetationen erkennen ließen, konnte ich *Penicillium glaucum*, *Cladosporium herbarum*, rote Hefe, eine weiße Hefe und verschiedene Bakterien isolieren. Larven von *Rhodites rosarum* und *Rh. eglanteriae*, die ich ihren allseits geschlossenen Gallen entnahm und über die erstarrte Oberfläche geeigneter Nährgelatine spazieren ließ, hinterließen keinerlei Mikroorganismen.

Ebenso wie viele Zoocecidien können auch Pilzgallen von fremden Pilzen befallen und durchwuchert werden.

Ein interessantes Beispiel sind die auf *Aspidium aristatum* von *Taphrina cornu cervi* erzeugten Blattgallen (s. o. p. 54), auf welchen sich nach GIESENHAGEN<sup>4)</sup> außer anderen pilzlichen Ansiedlern ein Protobasidiomyeet findet, *Urobasidium rostratum*, der nur auf diesen Gallen vorkommt.

Sehr beachtenswert ist die von P. MAGNUS aufgedeckte Tatsache, daß *Peronospora parasitica* bei der Infektion vieler Wirtspflanzen (*Sinapis arvensis*, *Erysimum cheiranthoides*, *Raphanus raphanistrum*, im Herbst auch *Capsella bursa pastoris*) die von *Albugo candida* gebildeten Gallen „bevorzugt“ und bei *Sisymbrium sinapistrum*, soweit bisher bekannt,

<sup>1)</sup> ATKINSON, G. F., Notes on some Exoasceae of the United States (Torrey Bot. Club 1894. 21, 372). Vgl. dazu TROTTER, 1905 (s. u.).

<sup>2)</sup> Zahlreiche Literaturangaben über die auf Gallen gesammelten Pilze bringt TROTTER, A.: I micromiceti delle galle (Atti r. ist. veneto delle sc., lett. ed arti 1899/1900. 59, 715) und Nuove ricerche sui micromiceti delle galle e sulla natura dei loro rapporti ecologici (Ann. mycologici 1905. 3). Dort auch Angaben über die auf den Cecidozoön auftretenden Pilze. Vgl. ferner PETRI, L., Contributo alla conoscenza dei microorganismi viventi nelle galle fillosseriche della vite (Ann. mycol. 1909. 7, 226).

<sup>3)</sup> Vgl. TROTTER a. a. O.

<sup>4)</sup> GIESENHAGEN, K., Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892. 76, 130).

überhaupt nur auf *Albugo*-Gallen vorkommt<sup>1)</sup>. MAGNUS nimmt an, daß das Alter der Gewebe den Ausschlag gibt: die Gallen bestehen aus jugendlicherem Gewebe als ihre Nachbarschaft. Gerade der Fall von *Sisymbrium sinapistrum* wird aber nach meinem Dafürhalten durch diese Annahme nur ungenügend erklärt; es scheint, daß hier *Albugo* doch den Mutterboden erst für *Peronospora* urbar macht, vielleicht indem sie Stoffe, welche im Gewebe des *S. sinapistrum* dem *Peronospora*-Wachstum im Wege stehen, tilgt oder ihre Bildung inhibiert.

Nach ZACH sollen diejenigen Gewebeszonen in den *Cycas*-Wurzeln, an welchen *Anabaena* sich angesiedelt hat, der Pilzinfektion besonders gut widerstehen<sup>2)</sup>.

Über die Ansiedelung eines Pilzes (*Chaetophoma oleacina*) auf den Gallen des *Bacillus oleae* vergleiche man den Bericht VUILLEMIN'S<sup>3)</sup>. —

Hinsichtlich der auf Gallen lebenden Bakterien, die als saprophytisch lebende Ansiedler auf totem Gallenmaterial sich einfinden, sei auf das, was früher (p. 364) über den nekrotischen Zerfall von Wurzelgallen zu sagen war, verwiesen.

Auf die seltsamen Beziehungen zwischen Bakterien und den *Notommatagallen* haben wir schon p. 197 aufmerksam gemacht.

## V. Ambrosiagallen.

Die bisher genannten auf Zoocccidien lebenden Pilze haben auf das Leben der Galle und das Zusammenleben der Galle mit den Gallenerzeugern entweder gar keinen Einfluß oder denselben, welchen parasitisch lebende Pilze auf das infizierte Gewebe im allgemeinen haben<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> MAGNUS, P., Das Auftreten der *Peronospora parasitica* beeinflußt von der Beschaffenheit und dem Entwicklungszustande der Wirtspflanze (Ber. d. D. Bot. Ges. 1894. 12, 39). — Die Biologie der Pilzmischinfektionen bedarf noch sehr der näheren Erforschung; die Gründe, welche die Ansiedelung eines zweiten Parasiten auf bereits infiziertem Pflanzenmaterial befördern, werden in verschiedenen Fällen wahrscheinlich sehr verschiedener Natur sein können; man vergleiche die interessanten Mitteilungen von VUILLEMIN (Association parasitaire de l'*Acidium punctatum* et du *Plasmopara pygmaea* chez *Anemone ranunculoides*, Bull. soc. bot. France 1894. 41, 442; s. o. p. 380).

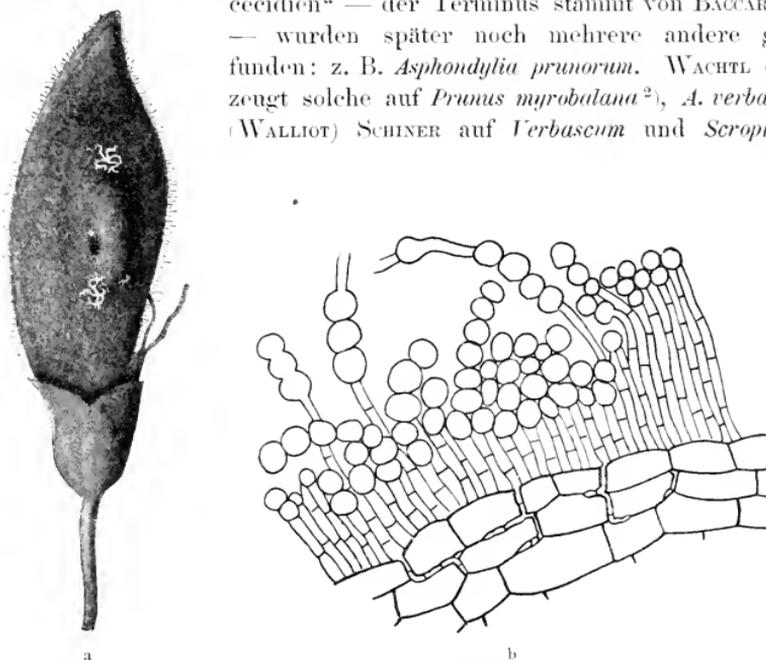
<sup>2)</sup> ZACH, FR., Studie über Phagoocytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen (Österr. bot. Zeitschr. 1910. 60, 49).

<sup>3)</sup> VUILLEMIN, P., Association du *Chaetophoma oleacina* et du *Bacillus oleae* (Bull. soc. mycol. de France 1897. 13, 44).

<sup>4)</sup> An Versuchen, mutualistische Beziehungen in die Verbindung der Gallen mit parasitisch oder saprophytisch lebenden Pilzen hineinzuweisen, hat es natürlich nicht gefehlt; vgl. ZACH, FR., Über *Erineum tiliaceum* (32. Jahresber. k. k. Kaiser-Franz-Joseph-Staats.-Obergymnas. Saaz 1905).

Ganz abweichend ist die Bedeutung derjenigen Pilze, die wir in den von NEGER als Ambrosiagallen bezeichneten Cecidien finden.

BACCARINI<sup>1)</sup> machte die Beobachtung, daß die von *Asphondylia capparidis* RÜBS. an *Capparis spinosa* erzeugten Blütenknospengallen ständig Pilzmycel enthalten. Von derartigen „Mycozoocecidien“ — der Terminus stammt von BACCARINI — wurden später noch mehrere andere gefunden: z. B. *Asphondylia prunorum*. WACHTL erzeugt solche auf *Prunus myrobalana*<sup>2)</sup>, *A. verbasci* (WALLIOT) SCHINER auf *Verbascum* und *Scrophu-*



Figur 156. Ambrosiagallen: a, Fruchtgalle der *Asphondylia Mayeri* auf *Sarothamnus scoparius* nach dem Ausschlüpfen des Gallentieres; die Pykniden des Pilzes durchbrechen die Gallenwand und lassen weiße Conidienranken hervortreten. b, Ambrosiapilzfäden aus derselben Galle (nach Neger).

*luria*<sup>3)</sup>, *A. coronillae* FR. Löw auf *Coronilla emerus*, *A. Mayeri* auf *Sarothamnus scoparius*<sup>4)</sup> (vgl. Fig. 155), sowie eine weitere auf *Caucalis daucoides*<sup>5)</sup>.

<sup>1)</sup> BACCARINI, Sopra un curioso cecidio della *Capparis spinosa* (Malpighia) 1893. 7, fasc. IX.

<sup>2)</sup> TROTTER, A., Ricerche intorno a vari entomocecidie della flora italiana (N. giorn. bot. ital. 1900, N. 8. 7, 187).

<sup>3)</sup> BARGAGLI-PETRUCCI, Il micozoocecidio dei *Verbascum* (ibid. 1905. N. 8. 12, 709).

<sup>4)</sup> NEGER, F. W., Ambrosiapilze (Ber. d. D. Bot. Ges. 1908. 16a, 735). Ambrosiapilze III (ibid. 1910. 28, 455).

<sup>5)</sup> DÖRRIES, Über eine neue Galle an *Caucalis daucoides* (Botan. Zeitg. Abt. 2, 1910. 68, 313).

NEGER (a. a. O.) hat die Beziehungen zwischen Galle, Gallenerzeuger und Pilz erkannt: es handelt sich bei den pilzgefüllten *Asphondylia*-Gallen nicht um Infektion mit einem beliebigen, parasitischen oder saprophytischen Pilz. Auch ist der Pilz nicht an der Erzeugung der Galle beteiligt; er wird vielmehr von der Gallenmutter gleichzeitig mit dem Ei auf die Wirtspflanze gebracht, und sein Mycel dient der *Asphondylia*-Larve als Nahrung. Die Zellenformen, welche das Mycel des Pilzes in der Galle entwickelt (vgl. Fig. 155 b), ähneln durchaus denjenigen, welche an den Pilzrasen in den Larvenwiegen verschiedener Holzbohrkäfer (*Xyleborus xyloterus* u. a.) sich finden, an der sog. Ambrosia<sup>1)</sup>. NEGER nannte daher die pilzhaltigen Gallen — bisher sind solche nur für die Asphondylien bekannt — Ambrosiagallen<sup>2)</sup>.

Nach NEGER'S Mitteilungen wird die Ambrosia der *Asphondylia*-Gallen von *Macrophoma*-Arten gebildet, die außerhalb der Gallen bisher nicht gefunden worden sind.

## VI. Ansiedler in verlassenen Gallen.

Gallen, die von ihren Erzeugern längst verlassen sind, bieten für allerhand Getier guten Unterschlupf, ja sogar noch Nahrung. Solche „successori“ finden sich in großer Zahl und Mannigfaltigkeit z. B. in den verlassenen Gallen der *Lipara lucens* an *Phragmites*; die Grabwespen *Cemonus unicolor*, *Trypoxylon figulus*, die Biene *Prosopis Kriebbaumeri* u. a.<sup>3)</sup> leben in den leeren Gehäusen. In den Cecidien der *Cynips quercus tozae* fand STEFANI-PEREZ<sup>4)</sup> neben anderen Ameisen *Cremastogaster scutellaris*; die Tiere hatten das Innere der Gallen bis

<sup>1)</sup> Vgl. SCHMIDBERGER, Über *Bostrychus dispar* (KOLLARS Naturgeschichte der schädlichen Insekten u. s. f. Wien 1837). HUBBARD, H. G., The ambrosia beetles of the United States (U. S. Departm. Agricult., Div. Entomology 1897. Bull. no. 7). NEGER, F. W., Die Pilzkulturen der Nutzholzborkenkäfer (Zentralbl. f. Bakteriol. 2. Abt. 1908. 20, 279); Die pilzzüchtenden Bostrychiden (Naturwiss. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. 1908. 6, 274). BEAUVERIE, L'ambrosia du *Tomicus dispar* (C. R. Acad. Sc. Paris 1910. 150, 1071).

<sup>2)</sup> Vgl. NEGER a. a. O., 1908 und 1910 (o. p. 394, Anm. 4). BACCARINI, Sui micozoocecidii ed Ambrosiagallen (Bull. soc. bot. ital. 1909). [BACCARINI, Intorno ad alcune forme di Aspergilli, Bull. soc. bot. ital. 1911, 47.]

<sup>3)</sup> STECK, TH., Über die an Stengeln des Schilfrohes (*Phragmites communis* TRIN.) öfter zu beobachtenden auffallenden Anschwellungen (Mitteil. naturforsch. Ges. Bern 1908. 1665—1700).

<sup>4)</sup> STEFANI-PEREZ, Contributo all entomofauna dei cecidii (Marcellia 1905. 4, 36, 39).

auf eine ganz dünne Außenschicht zerstört. ECKSTEIN<sup>1)</sup> fand in alten *Adelges*-Gallen *Coccinella bipunctata* u. dergl. m.

Die Prüfung alter, leerer Gallen auf ihren lebendigen Inhalt dürfte noch mit vielen Details der Insektenbiologie bekannt machen; Aufschlüsse, welche den Cecidologen interessieren, sind wohl von ihr nicht zu erwarten.

## E. Teleologische Betrachtungen.

Von jeher haben die Gallen dadurch die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt, daß die Pflanzen mit ihnen Gebilde produzieren, welche offenbar zweckmäßig für den Parasiten, den Feind der Pflanze, sind, und welche dadurch, daß sie der Entwicklung des Parasiten Vorschub leisten, und durch den großen Substanzverlust, den sie für den Gallenwirt bedeuten, für diesen nachteilig sein müssen.

Daß die Gallen zweckmäßig für den Gallenerzeuger und Gallenbewohner sind, unterliegt keinem Zweifel; wären sie es nicht, so könnten sich in ihnen die Cecidozoön und die gallenerzeugenden Pilze nicht entwickeln und mit ihrer Hilfe durch ungezählte Generationen hindurch ihre Art erhalten. Andererseits ist es durchaus unerwiesen, ja sogar im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß alle Eigenschaften, die wir an den Gallen wahrnehmen — gleichviel ob mit unbewaffnetem Auge oder mit Hilfe des Mikroskops —, unmittelbar zum Wohlbefinden, zum Gedeihen und zur Sicherung des Gallenparasiten beitragen. Die schwungvollen Worte, die SCHLEIDEN dem „Bildungstrieb“ der Pflanzen widmet, der keine Zwecke kenne, und dessen bizarré Launen nur dem Prinzip der Schönheit und der Formenmannigfaltigkeit dienen, könnten besser auf die Morphologie der Gallen als auf die der normalen Pflanzenorgane bezogen werden.

Gerade auf dem Gebiete der teleologischen Deutungen hat, wie ich glaube, die Gallenbiologie falsche Bahnen betreten, und die in den Schriften vieler Autoren erkennbare Tendenz, für alle Eigentümlichkeiten der Galle eine finale „Erklärung“ zu suchen und lieber eine schlecht begründete Vermutung auszusprechen als auf eine Erklärung zu verzichten, hat ähnliche Übertreibungen und Phantastereien groß werden lassen, wie sie von der Blütenbiologie her bekannt sind. Einen objektiven Wert kann ich denjenigen Deutungen, welche weder durch zahlreiche Beobachtungen des in der Natur Gebotenen noch durch Experimente gestützt werden, und welche nur geäußert zu werden

<sup>1)</sup> ECKSTEIN, Pflanzengallen und Gallentiere. Leipzig 1891. 69.

scheinen, weil sie dem persönlichen Empfinden des Autors entsprechen, auf keinen Fall beimessen. In sehr vielen Fällen ist unsere Einsicht in die Physiologie der Gallen und in die Bedürfnisse des Gallenerzeugers viel zu bescheiden, als daß sie uns zu entscheiden gestattete, ob diese oder jene Eigentümlichkeit einer Galle zweckmäßig für den Gallenerzeuger ist oder nicht, und unter welchen Umständen sie etwa zweckmäßig für ihn werden könnte.

Nicht nur die Charaktere der äußeren Morphologie und der Gewebestruktur, sondern auch die an Zellenkernen wahrnehmbaren Eigenschaften hat man als zweckmäßig für den Gallenerzeuger<sup>1)</sup> erkennen zu dürfen gemeint. Es wäre durchaus überflüssig, auf alle oder auch nur auf die Mehrzahl der finalen Deutungsversuche, die in der Gallenliteratur sich finden, näher einzugehen; es wird genügen, eine sparsame Auswahl von dem, was die Literatur hierüber bringt, kritisch zu mustern.

Daß z. B. die Form der Beutelgallen, in welchen gallenerzeugende Dipteren, Aphiden oder Gallmilben sich anhalten, für die Tiere zweckmäßig ist, oder daß die Umwallung der Cynipidenlarven eine Voraussetzung für ihre gedeihliche Entwicklung ist, leuchtet ohne weiteres ein und wird gewiß niemand in Abrede stellen wollen. Aber dürfen wir hieraus ein Recht ableiten, in allen Formeigentümlichkeiten der Gallen Einrichtungen zu suchen, welche für den Gallenerzeuger zweckdienlich sind? Auch die Eigenschaften, die wir an den normalen Teilen einer Pflanze wahrnehmen, sind keineswegs alle als das Ergebnis zweckmäßiger Anpassungen aufzufassen, sondern sind, um mit BERTHOLD'S Worten zu sprechen<sup>2)</sup>, „das Produkt eines blindwirkenden Mechanismus, der zwar im ganzen zweckmäßig arbeitet, der aber im einzelnen auf Schritt und Tritt auch Unzweckmäßiges oder doch Nutzloses oder Gleichgültiges schafft“. Wir haben keinen Grund, bei den Gallen anderes zu vermuten und werden besser daran tun, bei der Beurteilung ihrer Qualitäten die Möglichkeit, daß viele ihrer Eigenschaften für den Gallenerzeuger zwecklos, ja vielleicht sogar unzweckmäßig sind, im Auge zu behalten, anstatt auf dem Dogma, alles muß irgendwie zweckmäßig für jenen sein, weiterzubauen.

Sehr lehrreich scheinen mir zunächst viele organoide Gallen zu sein, deren Formen sehr wechselnd sein können, ohne daß das Gedeihen der Cecidozoön von diesem Wechsel sich irgendwie abhängig zeigte: es ist offenbar vollständig gleichgültig für den Gallenerzeuger, ob Vergrünung, intracarpellare Prolifikation oder sonst irgendwelche organoide Veränderungen in der infizierten Blüte eintreten.

Daß die Häufung von kleinen Organen und die vielen Schlupfwinkel, die zwischen diesen den Cecidozoön zur Verfügung stehen, ihrer Entwicklung förder-

<sup>1)</sup> Namentlich v. GUTTENBERG ist hierin oft weit — nach meiner Meinung zu weit — gegangen (Beiträge zur physiol. Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905, Cytologische Studien an *Syzytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1909. 46, 453); Die meisten Eigentümlichkeiten der Gallen sind nach dem genannten Autor für den Parasiten, andere für den Wirt von Nutzen.

<sup>2)</sup> BERTHOLD, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. 1898. I.

lich sein können, soll nicht in Abrede gestellt werden; wie bedeutungsvoll die Bildung von männlichen Geschlechtsorganen in den ♂ Blüten von *Melandrium* für den in ihnen angesiedelten Brandpilz *Ustilago antherarum* (vgl. o. p. 125) ist, springt in die Augen. Aber alle Einzellheiten der organoiden Gallen als zweckmäßige Anpassungen deuten zu wollen, würde unfehlbar zu gewaltsamen Scheinerklärungen führen müssen<sup>1)</sup>.

Wie steht es mit den histologischen Eigentümlichkeiten der Gallen? Wir stammen vor dem „zweckmäßigen“ Funktionieren der verschiedenartigen Einrichtungen, welche zur Zeit der Reife die Gallen öffnen (s. o. p. 356) und für die Ceccidozoën den Weg ins Freie gangbar machen; wir konstatieren, daß die reichen Nährstoffmengen, welche die Gallen bergen, immer dort sich anhäufen, wo sie den Gallenbewohnern zugänglich sind, und müssen namentlich die Vorgänge der Stoffwanderung und die Bildung sekundärer Nährgewebe in den Gallen verschiedener *Neuroterus*-Arten als äußerst bedeutsam für die Entwicklung der Gallentiere bezeichnen. Es besteht kaum ein Zweifel daran, daß die Hartschicht vieler überwintender Cynipidengallen für die Entwicklung der Tiere geradezu unentbehrlich ist. Andere Fälle zweckmäßiger Gewebebildungen ließen sich noch in großer Zahl namhaft machen; sie dürfen uns aber nicht dazu verführen, in alle histologischen Befunde irgendeine Zweckmäßigkeit zwangsweise hineindeuten zu wollen.

Sehr viele Gallen sind durch den Besitz mehr oder minder mächtiger, dickwandiger Zellenlagen ausgezeichnet. Wir dürfen diese Schichten als mechanische Gewebe ansprechen, denn ihre dicken Membranen machen sie fest und sichern die Form der vom Gallentier bewohnten Höhlung. Ich kann mich aber nicht dazu entschließen, diese mechanischen Gewebemäntel insgesamt und ohne weiteres als besonders wertvoll für die Gallentiere anzuerkennen. Abgesehen von denjenigen Fällen, in welchen die mechanischen Schichten nur sehr spärlich entwickelt sind (viele Cynipidengallen), und daher keine nennenswerte mechanische Leistung irgendwelcher Art von ihnen zu erwarten ist, lassen uns die zahlreichen Gallen, welchen die mechanischen Gewebe fehlen, an der Wichtigkeit der letzteren für die Entwicklung der Ceccidozoën zweifeln: wenn die großen hohlen Gallen einer *Pontania vesicator* ohne mechanischen Schutz auskommen, sollte man meinen, daß die sehr viel kleineren Weidengallen des *Oligotrophus capreae* erst recht seiner entraten könnten, und die Gefahr des Kollapses bei ihnen schwerlich einen mechanischen Gewebemantel wünschenswert macht. Man hat vorgeschlagen, die mechanischen Gewebemäntel als Schutzwehr gegen fremde Insekten, die als Parasiten die Gallen angreifen, zu deuten; aber auch auf diesem Erklärungswege — er mag für einzelne Fälle zutreffend sein oder nicht — scheint mir die Zweckmäßigkeit der mechanischen Gewebemäntel im allgemeinen nicht erweisbar zu sein; denn wir sehen, daß auch die mit mechanischen Mänteln ausgestatteten Gallen den Parasiten zum Opfer fallen, so daß die schützende Wirkung der dickwandigen Schichten wohl nicht sonderlich hoch wird veranschlagt werden dürfen.

Den einseitig verdickten Sklereiden gegenüber werden wir auf eine Zweckmäßigkeitsdeutung am besten ganz verzichten. Daß die Bedürfnisse der in Blattgallen lebenden Cynipiden und ihre Ansprüche an das mechanische Gewebe der Gallen wesentlich andere sein sollten als bei den Bewohnern der Stammgallen, scheint sehr unwahrscheinlich; die Aussichten, eine einleuchtende teleologische Erklärung für das Auftreten der hufeisenförmig verdickten Zellen in den Eichenblattgallen zu finden, sind daher gering.

<sup>1)</sup> Vgl. auch DE VRIES, Mutationstheorie 1901. I, 290.

Die Ähnlichkeit vieler Pilz- und Tiergallen mit Callus- und Wundholzbildungen ist unstreitig sehr groß. Es ist bisher noch nicht versucht worden, die Eigentümlichkeiten, welche das Wundholz vom normalen Holz unterscheiden, in allen ihren Einzelheiten als zweckmäßig für die verwundete Pflanze zu deuten. Warum sollten wir dieselben Gewebsformen dann, wenn sie nach Verwundung durch wucherndes Mycel oder nach Infektion durch saugende Insekten entstehen, als Anpassungen an die speziellen Bedürfnisse der Gallenerzeuger betrachten?

Bei vielen Cynipidengallen sind die Schichten des Rindengewebes außerordentlich locker,\*d. h. mit großen Interzellularräumen durchsetzt. Daß diese Gewebe große Mengen von Luft festhalten und eine ungewöhnlich starke Durchlüftung erfahren, ist nicht zweifelhaft. Die Möglichkeit, daß diese Durchlüftung der Rindenschichten für den Parasiten indirekt irgendwie wertvoll sein könne, ist zuzugeben; aber billige Vermutungen wie die, daß solche luftgefüllten Räume dem Parasiten das Leben retten, wenn einmal eine seiner Gallen vom Eichbaum ins Wasser fallen sollte, tragen nach meiner Ansicht zum wissenschaftlichen Verständnis der angeführten Gewebestrukturen schwerlich etwas bei. Die Annahme, daß die mächtige Schwammparenchymsschicht die Gallentiere dem Angriff ihrer Feinde entzöge, wird durch den tatsächlichen Befund widerlegt.

Die am Ausgangsporus vieler Beutel- und Umwallungsgallen stehenden Haare und ihre Orientierung hat man ähnlich wie die im Schlund der Kesselfallenblumen stehenden deuten zu können gemeint; die auswärts gerichteten Haare verwehren fremden Insekten den Zutritt, ohne den rechtmäßigen Bewohnern den Ausgang zu sperren.

Die Hexenbesen, die Streckungen, welche die Internodien und Blattstiele vieler Pflanzen unter dem Einfluß gallenerzeugender Pilze erfahren, hat man als Veränderungen des Wirtes, die der Verbreitung der Sporen des Gallenerzeugers Vorschub leisten, aufgefaßt. SOLMS-LAUBACHS Beschreibung der Galle, welche *Ustilago Treubii* an *Polygonum chinense* hervorruft<sup>1)</sup>, hat vielleicht manchen Autor veranlaßt, nach ähnlich wunderbaren Anpassungen unter den europäischen Mycoecidien zu suchen.

Nach Ansicht vieler Autoren sind die Gallen, zumal die der Cynipiden, noch durch mancherlei andere Eigentümlichkeiten, als die bereits erwähnten, gegen Inquilinen und andere Feinde „geschützt“. BEYERINCK<sup>2)</sup> findet, daß sie sehr viel besser geschützt sind als die Früchte, welchen sie in vieler Beziehung so ähnlich sind. In manchen Fällen sind es lange Anhängsel von dorniger oder drüsiger Beschaffenheit, durch die der Schutz zustande kommen soll (*Rhodites rosae* auf *Rosa*; *Cynips caput medusae*, *C. Hartigi*, *Andricus lucidus*, *A. serotinus*, *A. ramuli* auf *Quercus*), in anderen Fällen soll es die dicke, schwammige Parenchymsschicht sein, welche die Rinde der Gallen bildet und die Larven für ihre Feinde unerreikbaar macht (*Dryophanta folii*, *Biorrhiza pallida* u. a. auf *Quercus*); ein an-

<sup>1)</sup> SOLMS-LAUBACH a. a. O. 1886 (s. o. p. 59, Anm. 1): mit den Sporen tritt ein von der Wirtspflanze geliefertes „lockeres, capillitiumähnliches Fadengeflecht hervor, welches offenbar die Zerstreung der Sporen erleichtert, zumal insofern es die schwere Benetzbarkeit der freigelegten Sporen erheblich erhöht. Dieselben würden sonst bei den furchtbaren tropischen Regengüssen allzu leicht in loco ersäuft sein“.

<sup>2)</sup> Vgl. BEYERINCK, M. W., Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 41. Ferner KERNER, Pflanzenleben 1891. 2, 535; ECKSTEIN a. a. O., u. v. a.

deres Mal wird exzentrische Lage der Larvenkammer oder die große Innenhöhle, welche sich in der Galle findet, und in welcher die sog. Innengalle wie ein isoliertes Korn liegt, als Schutz für die Larve angesprochen (*Andricus curvator* auf *Quercus*) sowie ferner die schon eingehend behandelten, bei sehr vielen Gallen reichlich entwickelten Steinzellschichten. ADLER hält z. B. die kugligen Trichome der Galle von *Andricus verrucosus* für ein Schutzmittel gegen ungeladene Gäste<sup>2)</sup>. „Indirekte“ Schutzmittel findet BEYERINCK ferner in der Kleinheit mancher Gallen oder in ihrem multilokularen Bau. Jedoch muß auch BEYERINCK, dem wir hier hauptsächlich gefolgt sind, zugeben, daß es keine einzige Gallenwespe gibt, welche vor dem Angriffe ihrer Feinde vollständig gesichert wäre, „was augenscheinlich darin seinen Grund hat, daß die Vervollkommnung der Angriffsmittel der Parasiten mit derjenigen der schützenden Mittel der Gallen gleichen Schritt gehalten hat“. Meine eigene Meinung geht dahin, daß mit der Schilderung derartiger „Schutzmittel“ und ihrer mehr vermuteten, als aus den tatsächlichen biologischen Verhältnissen erschlossenen Wirkungen zur wissenschaftlichen Erkenntnis der Gallen nichts beigetragen wird, und daß auch hier vielleicht, wie so oft, der teleologische Gesichtspunkt anstatt uns bei der Erforschung tatsächlicher Beziehung zu unterstützen, nur zu phantastischer Konstruktion nichtexistierender und nichtweisbarer Beziehungen verführt<sup>3)</sup>.

Schutzmittel gegen Vögel sieht BEYERINCK in dem bekanntlich sehr hohen Gerbstoffgehalt sehr vieler Eichengallen und ihrem harten Steinzellenmantel<sup>3)</sup>; Gallen von *Dryophanta folii* n. a. werden von Hühnern zwar angepickt, aber nicht gefressen. Die gerbstoffarmen Gallen von *Neuroterus lenticularis* werden dagegen von Hühnern und Finken reichlich verzehrt; allerdings muß BEYERINCK einräumen, daß trotz aller dieser chemischen und physikalischen Schutzmittel viele Gallen den Waldvögeln zum Opfer fallen; die Gallen von *Andricus Sieboldi* n. a. werden geöffnet oder zertrümmert<sup>4)</sup>.

Die von MATTEI vorgetragene Hypothese von den insektenfressenden Gallen erwähne ich nur als abschreckendes Beispiel für die Art, mit der zuweilen neue Theorien in die gallenbiologische Literatur gebracht werden. Die kleinen Insekten, welche MATTEI an der klebrigen Oberfläche der Galle der *Cynips Magri*

<sup>1)</sup> Vgl. auch SCHLECHTENDALS objektive Kritik der teleologischen Deutungen in Ztschr. f. Naturwiss. 1893. 66, 89.

<sup>2)</sup> ADLER, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen (Ztschr. f. wiss. Zool. 1881. 35, 151, 196).

<sup>3)</sup> LIEBMANNS Ergebnisse (Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Vogelfraß. Dissertation, Jena 1910. 64) sprechen nicht zugunsten jener Vermutungen. „Überhaupt hat sich im Laufe der Untersuchungen herausgestellt, daß chemische Substanzen nur in seltenen Fällen auf Vögel Einfluß haben können, da ihre chemischen Sinne (Geschmack und Geruch) nur wenig entwickelt sind; speziell für den Geschmackssinn wurde diese Tatsache auf verschiedene Weise festgestellt, besonders durch Experimente mit schlechtschmeekenden Stoffen. Daher sind die Vögel auch gegenüber solchen chemischen Substanzen, die bei anderen Tieren als Schutzeinrichtungen wirken, häufig fast unempfindlich; ja selbst manche Gifte können sie ohne Schaden vertragen. Ebenso vermögen auch einige mechanisch verletzende Gebilde den Vögeln kein Unheil zuzufügen, weil sie einen besonders ausgerüsteten Verdauungskanal besitzen.“

<sup>4)</sup> BEYERINCK a. a. O. 42.

hängen sah, als Opfer einer Insektivore anzusprechen, liegt nicht der geringste Grund vor<sup>1)</sup>. Falls die klebrige Sekretschicht auf den Gallen mancher Cynipiden (vgl. Fig. 120) für die Gallen oder ihre Erzeuger überhaupt irgendwelche Bedeutung haben sollte, — im Fangen von Insekten und im Verdauen der gefangenen Tiere wird sie gewiß nicht liegen.

Mimikry. Hier und da finden sich in der Literatur Angaben darüber, daß die Gallen durch Schutzfärbung vor den Angriffen ihrer Feinde geschützt würden. So ist z. B. die Meinung geäußert worden, daß die Gallen von *Andricus ostreus* und *Trigouaspis renum* nach dem Ablösen vom Mutterorgan auf dem Boden eine Färbung annehmen, welche sie schwer auffindbar machen soll<sup>2)</sup>. Von den Gallen des *Andricus ostreus* wird weiterhin angenommen, daß die feine Punktierung der Oberfläche sie gewissen *Coccinella*-Arten ähnlich mache, deren übler Duft sie vor hungrigen Tieren schütze. Die Galle der *Dryophanta longiventris* (vgl. Fig. 79) soll durch ihre streifige Zeichnung weiß auf rot manchen Schneckenhäusern ähnlich und dadurch vor gallenfressenden Meisen gesichert werden<sup>3)</sup>. Ich möchte bezweifeln, daß ein normalsichtiger Gallensammler der *longiventris*-Galle gegenüber jemals im Zweifel gewesen ist, ob Galle oder Schnecke ihm vorliegt; es liegt kein Grund vor, die Sinnesorgane der Meisen als minder leistungsfähig zu behandeln. Von der Galle der *Asphondylia rosmarini* auf *Rosmarinus officinalis* behauptet DE STEFANI-PEREZ, daß sie durch ihre Ähnlichkeit mit Blütenknospen den Angriffen der Vögel entgehe<sup>4)</sup>.

Andererseits sollen nach TROTTER die Lepidopteren durch ihre Ähnlichkeit mit den Gallen der *Harmandia globuli* vor Parasiten geschützt werden<sup>5)</sup>.

Ich möchte hier noch einmal an die „fakultativen“ Gallen erinnern, von welchen oben (p. 252) die Rede war. Sie beweisen uns, daß Cecidozoen und Cecidophyten auch dann auf ihrem Wirt gedeihen können, wenn die Gallenbildung ganz ausbleibt. Fälle dieser Art sollen uns eine Mahnung sein, in den Form- und Struktureigentümlichkeiten der Gallen nicht ohne zwingende Gründe immer und überall unentbehrliche Voraussetzungen für die Entwicklung der Gallenerzeuger zu finden; jene sind höchstwahrscheinlich keineswegs immer notwendig,

<sup>1)</sup> Vgl. MATTEI, G. E., Osservazioni biologiche intorno ad una galla (Bull. orto bot. Napoli 1903. 1); Ancora sulla pretesa galla insettivora (ibid. 1904. 2).

<sup>2)</sup> BEYERINCK, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. 43.

<sup>3)</sup> THOMAS, FR., Mimikry bei Eichengallen (Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1897. 45).

<sup>4)</sup> DE STEFANI-PEREZ, T., Mimismo di una galla (Marcellia 1904. 3, 66). Weiterhin finden wir Mitteilungen über die Mimikry der Gallen bei RECHINGER, C., Über ein seltenes Phytotocecidium auf *Artemisia campestris* L. und seine Ähnlichkeit mit *Filago arvensis* L. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1902. 52, 152). MASSALONGO, C., Intorno al mimetismo del bruco della *Cucullia artemisiae* HUFN. (Boll. natural. 1903. 23, 132; vgl. Marcellia 1903. 2, XII). TROTTER, A., Miscellaneous cecidologie II (Marcellia 1905. 4, 54; die Gallen des *Andricus radialis* sehen den Perithezien von *Tuber aestivum* ähnlich).

<sup>5)</sup> TROTTER, A., Miscellaneous cecidologie (Marcellia 1903. 2, 29).

und der Wert der an den Gallen wahrnehmbaren Konstruktionseinzelheiten für die Entwicklung der Cecidozoën ist in sehr vielen Fällen wahrscheinlich ein ganz untergeordneter. —

Die große Ähnlichkeit der Gallen mit fleischigen Früchten und leuchtend gefärbten Blüten lehrt uns, daß dieselben Gewebe, welche in fleischigen Perikarpen zur Verbreitung der Samen durch Tiere beitragen, in den Corollen der Blüten als Schauapparate wirken oder als solche wirken sollen, auch da zur Ausbildung kommen, wo keinesfalls eine anlockende Wirkung der fleischigen oder der pigmentreichen Gewebe auf die Sinnesorgane fremder Tiere vorteilhaft ist.

---

## Anhang.

# Über gallenähnliche Neubildungen am Tierkörper.

Die Fähigkeit, auf die von Parasiten ausgehenden Reize mit der Produktion mehr oder minder charakteristisch gestalteter Neubildungen zu reagieren, die mit den Parasiten in den von unserer Definition (s. o. p. 2) geförderten ernährungs-physiologischen Beziehungen stehen, kommt fast ausschließlich den Pflanzen zu: die Zahl der Parasiten, welche instande sind, an tierischen Wirten gallenartige Gebilde entstehen zu lassen, ist verschwindend gering gegenüber dem artenreichen Heer der auf Pflanzen lebenden und wirkenden Cecidozoön.

GIARD<sup>1)</sup> hat vorgeschlagen, die auf Tieren erzeugten gallenartigen Wucherungen als Thylacien zu bezeichnen<sup>2)</sup> und im Anschluß an die THOMASSEsche Terminologie zwischen Zoothylacien und Phytothylacien zu unterscheiden: jene werden von Tieren, diese von Pflanzen hervorgerufen (vgl. oben p. 28). Ich halte es für zweckmäßig, die Begriffsumgrenzung für Thylacien und Cecidien auf denselben Gesichtspunkten zu begründen und empfehle, nur bei denjenigen Gebilden von Thylacien zu sprechen, welche in ähnlichen ernährungs-physiologischen Beziehungen zu den Thylaciumerzeugern stehen wie die Gallen der Pflanzen zu den Cecidozoön und Cecidophyten (s. o. p. 2 u. ff.).

Die Zahl der Phytothylacien ist außerordentlich beschränkt. Als Erzeuger kommen nur die Bakterien in Betracht: es liegt kein Grund vor, die Miliartuberkeln oder ähnliche Granulationsgeschwülste, die

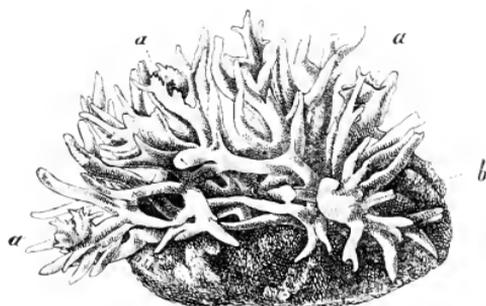
<sup>1)</sup> GIARD, A., Sur une galle produite chez la *Typhlocyba rosae* L. par une larve d'Hyménoptère (C. R. Acad. Sc. Paris 1889. 109, 79).

<sup>2)</sup> *Θυλάκιον* = Bentele.

auf die Wirkung der Tuberkelbazillen zurückzuführen sind, oder die großen Gewebeknoten, die bei der Tuberkulose des Rindes, zumal an den serösen Häuten (Perlsucht) auftreten, nicht als Parallelbildung zu den Cecidien zu beurteilen; sie stimmen mit diesen nicht nur ätiologisch, sondern auch in biologischer Hinsicht überein.

Davon, daß Pilze Thylacien erzeugen können, ist mir bisher nichts Sicheres bekannt geworden; ob die Neubildungen, die sich durch Infektion mit Hefen (*Saccharomyces neoformans* SANFELICE) erzeugen lassen, zu den Thylacien zu rechnen sind, scheint mir zweifelhaft<sup>1)</sup>.

Mannigfaltiger und zahlreicher als die Phytothylacien sind die Zoothylacien; es verdient hervorgehoben zu werden, daß die Erzeuger der letzteren im wesentlichen denselben Tierklassen angehören, wie



Figur 157. Offenes Umwallungsthylacium: *Hyalocarcinus marsupialis* auf *Sideropora hystrix*; a, junge, halb offene Gallen; b, alte geschlossene Galle (nach Sempër).

die auf Pflanzen lebenden Cecidozoön: wir werden sogleich eine Reihe von Beispielen anzuführen und Thylacienerzeuger aus der Reihe der Sporozoön, Würmer und Arthropoden zu nennen haben. —

Thylacienwirte scheinen in allen Klassen der Metazoön vorzukommen: von den Schwämmen bis zu den Säugetieren. Vielleicht werden auch bei den Einzellern noch Erscheinungen von Hypertrophie nachgewiesen werden können, die durch Parasiten hervorgerufen werden und insofern mit der Thylacienbildung bei den Metazoön übereinstimmen<sup>2)</sup>.

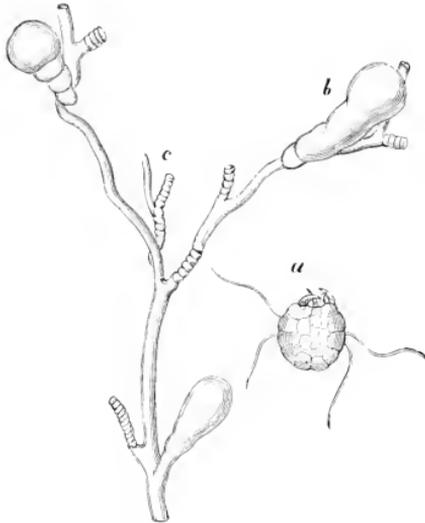
Die Ontogenese der Thylacien läßt beachtenswerte Übereinstimmungen mit der Entwicklung der vegetabilischen Cecidien erkennen. Je nach der Lage des Parasiten unterscheidet GIARD zwischen

<sup>1)</sup> SANFELICE, Wirkung der Blastomyceten (Zeitschr. f. Hyg. 1895. 21, 1896. 22, 1898. 29).

<sup>2)</sup> Vgl. auch das p. 4 über das Caryophysem der Flagellaten Gesagte.

äußeren Thylacien (thylacies externes) und inneren (thylacies internes); bei den letzteren liegt der Parasit im Inneren des Wirtsorgans und veranlaßt Gewebeveränderungen, die äußerlich nicht wahrzunehmen sind. Sehr überraschend ist die große Ähnlichkeit, welche in der Entwicklungsgeschichte mancher Thylacien und der Umwallungsgallen besteht. —

Ein Beispiel für äußere und für typische „Umwallungsthylacien“ sind die Gewebewucherungen, welche



Figur 158. Allseits geschlossenes Thylacium: Pycnogonide auf *Campanularia* (nach Semper).

*Hapalocarcinus marsupialis*, eine Krabbe, an verschiedenen Korallen (*Sideropora digitata*, *S. palmata*, *S. hystrix*, *Pocillopora caespitosa*, *Seriatopora*-Arten) hervorruft<sup>1)</sup>. Der junge Parasit wird von zwei deformierten blattförmigen, oft mit Spitzen und Zacken ausgestatteten Ästen des Wirtes „umwallt“ (vgl. Fig. 157); zwei feine Spalten bleiben allerdings stets offen; völlig geschlossene Gallen tragen niemals lebende Tiere.

Umwallungsthylacien auf Schwämmen (*Discodermia*, Lithistiden) hat DÖDERLEIN beobachtet: eine Cirrhipedie, *Acasta*, siedelt sich auf den Schwämmen an und veranlaßt ihren Wirt, rings um den fremden Organismus herum ein beson-

deres Gewebe aus Kieselnadeln zu bilden. So entsteht ein gallenähnliches Gebilde, das bis zu Haselnußgröße heranwachsen kann, und dessen Innenraum und dessen Bewohner nur durch eine kleine Öffnung an der Spitze des Thylaciums mit der Außenwelt in Verbindung bleibt. Stirbt der Thylaciumerzeuger, so verwächst die Öffnung<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> GRAEFFE, ED., Notizen über die Fauna der Viti-Inseln (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1866. 16, 585, 588: „ist es nicht höchst merkwürdig, an diesem pflanzenähnlichen Tierleibe auch pflanzenähnliche Deformationen, d. h. Gallen zu beobachten?“). SEMPER, K., Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig 1880. 2, 23 ff.

<sup>2)</sup> DÖDERLEIN, L., Studien an japanischen Lithistiden (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1884. 40, 62, 71). Unter den Gallen der Pflanzen ist mir kein Fall bekannt, daß

Auch das in Figur 158 dargestellte Thylacium (Pycnogonide auf dem Hydroidepolyphen *Campanularia*) ist ein „äußeres“, unterscheidet sich aber von den bisher erwähnten dadurch, daß das den Parasiten umschließende Tiergewebe ein allseits geschlossenes Gehäuse darstellt, dieses ist besser mit den Markgallen der Pflanzen (s. o. p. 157) als mit den Umwallungsgallen zu vergleichen<sup>1)</sup>. —

Mit der Frage nach der Qualität der Reize, welche bei der Erzeugung der Thylacien wirksam sind, insbesondere der Frage, ob spezifische chemische Reize oder irgendwelche andere Reize von den Thylacienerzeugern ausgehen, scheinen sich die Zoologen bisher wenig befaßt zu haben. Bei SEMPER (a. a. O. p. 22) finde ich die Gallen der *Sideropora* auf die Wirkung des Wasserstromes zurückgeführt, welchen der thylacienerzeugende Parasit hervorruft. Form und Struktur der Thylacien zeigen, soweit die mir bekannte Literatur hierüber Aufschluß gibt, wenig spezifische Merkmale: sie gleichen hierin offenbar mehr den kataplasmatischen als den prosoplasmatischen Gallen der Pflanzen. Dieser Mangel an spezifischen, neuartigen Strukturen — ich verweise auf das in Kapitel VI Gesagte — legt die Vermutung nahe, daß bei den Thylacien auch da, wo vielleicht chemische Reize vorliegen mögen, keine strukturelle Reize in dem oben erörterten Sinne wirksam seien.

Einige weitere Beispiele für Thylacienbildungen mögen mit kurzer Erwähnung hier ihre Erledigung finden.

Sporozoön. — Die von Sporozoön erzeugten Thylacien sind dadurch besonders interessant, daß sie hinsichtlich der systematischen Zugehörigkeit ihrer Erzeuger kein Analogon unter den Pflanzengallen haben. *Coccidium oriforme* lebt namentlich im Darm und den Gallengängen des Kaninchens; die von ihm hervorgerufenen Coccidienknoten können bis zu Haselnußgröße heranwachsen. Die papillären Wucherungen, welche die erweiterten Gallengänge der Knoten auskleiden, und welche in das mit Coccidien erfüllte Lumen des Ganges vorwärts wachsen, erinnern uns an die Wucherungen, welche in den Gallen der *Cintractia Seymouriana* in den mit Sporen erfüllten Raum wachsen (s. o. Fig. 66 g u. p. 153). Auf Sporozoön ist ferner das *Epithelioma contagiosum* des Menschen zurückzuführen.

Zahlreiche thylacienbildende Sporozoön leben an Fischen. Am genauesten untersucht sind die Tumoren, welche *Myxobolus Pfeifferi*, eine Cnidosporidie, an den Barben hervorruft<sup>2)</sup>.

---

Umwallungsgallen an der Spitze offen bleiben, solange das Cecidozoon lebt und sich schließen, wenn dieses stirbt (vgl. aber das oben p. 314 über die Gewebefüllung unfertiger, verlassener Gallen Gesagte). Der Schwammkörper der *Discodermia* vermag nach DÖDERLEIN die Gallenknoten vollständig zu überwachsen: beim Durchsägen eines Schwammes findet man gelegentlich in ihm allseits geschlossene Höhlen, in welchen noch die Schalenreste der *Acasta* liegen.

<sup>1)</sup> HODGE, zitiert nach SEMPER 1880 a. a. O. 2, 163, 164.

<sup>2)</sup> Vgl. KEYSSELITZ, G., Die Entwicklung von *Myxobolus Pfeifferi* TU. (Arch.

Verschiedene Mikrosporidien erzeugen in Insekten kleine Thylacien (*Nosema ongifilum* auf *Otiorrhynchus fuscipes*, einer Koleoptere<sup>1)</sup>; *Plistophora* sp. auf *Periplaneta orientalis*<sup>2)</sup> u. a. m. —

Als thylacienbildenden Sporozoon, der in einem Wurm lebt, beschreiben MESSIL und CAULLERY das *Haplosporidium potamillae* (auf *Potamilla torelli*<sup>3)</sup>).

Bescheidene Wachstumsveränderungen ruft *Merogregarina amaroucii* in einer Ascidie (*Amaroucium*) hervor<sup>4)</sup>.

Einen den Myxomyceten nahestehenden Parasiten (*Sporomyxa*) hat LÉGER als Erzeuger unscheinbarer Thylacien auf *Scaurus* gefunden<sup>5)</sup>. —

STEENSTRUP teilt mit, daß *Rhizochilus antipathes* von den Stämmen einer Koralle (*Antipathes*) sich ansiedelt: das Gehäuse der Schnecken nimmt unter dem Einfluß der Koralle ganz ungewöhnliche, unregelmäßige Formen an und treibt nach allen Richtungen hin Fortsätze, welche schließlich die Schnecke mit der Koralle fest verbinden<sup>6)</sup>. Wenn man will, kann man auch in diesen Formanomalien etwas der Thylaciumbildung Ähnliches sehen; doch wird man sich gegenwärtig halten müssen, daß es in diesem Falle der Organismus, der allem Anschein nach von der Vereinigung den Vorteil hat, derjenige ist, der die pathologische Veränderung erfährt.

Die Larven der Najaden (Lamellibranchiaten) befestigen sich vermittelst eines Hakens und eines Fadens an den Flossen oder Kiemen der Süßwasserfische, deren Epithel zu kleinen Wucherungen durch jene angeregt wird. Später verlassen die Muschellarven ihre „Gallen“, die in mancher Hinsicht mit den Procecidien der Pflanzen (s. o. p. 6) verglichen werden können.

Von den in Warmblütern parasitisch lebenden Würmern kommen insofern einige als Thylacien erzeuger in Betracht, als das Gewebe des Wirtes die Parasiten zu umkapseln vermag: ich erinnere an die Einkapselung der Trichinen, an die Veränderung, welche das Gewebe des Wirtes in der Nachbarschaft der Echinokokken erfährt u. dergl. m. Die Frage, inwiefern Gebilde dieser Art den Cecidien vergleichbar sind, dürfte freilich nicht immer leicht zu beantworten sein<sup>7)</sup>.

f. Protistenkde. 1908. **11**, 252); NEMECZEK, A., Beiträge zur Kenntnis der Myxo- und Mikrosporidien der Fische (ibid. 1911. **22**, 143).

<sup>1)</sup> HESSE, Microsporidies nouvelles des insectes (Ass. franç. pour l'avanc. des sc., 33. sess. 1904. 97).

<sup>2)</sup> MERCIER, L., Néoplasie du tissu adipeux chez les blattes (*Periplaneta orientalis* L.) parasitées par une Microsporidie (Arch. f. Protistenkde. 1908. **11**, 372); vgl. die dort zitierte Literatur.

<sup>3)</sup> MESSIL, F., et CAULLERY, M., Néoformations papillomateuses chez une annélide (*Potamilla torelli* MLG.) (C. R. Acad. Sc. Paris 1911. **152**, 628). — Auch auf die Mitteilungen von O. SCHRÖDER: *Thelokavia chaetogastris*, eine neue in *Chaetogaster diaphanus* GRITH schmarotzende Mikrosporidienart (Arch. f. Protistenkde. 1909. **14**, 119), sei noch verwiesen.

<sup>4)</sup> PORTER, A., *Merogregarina amaroucii* nov. gen. n. sp., a sporozoon from the digestive tract of the ascidian, *Amaroucium* sp. (Arch. f. Protistenkde. 1909. **15**, 227).

<sup>5)</sup> LÉGER, Un nouveau myxomycète, endoparasite des insectes (C. R. Acad. Sc. Paris 1907. **145**, 837).

<sup>6)</sup> Nach SEMPER a. a. O. 1880. **2**, 169).

<sup>7)</sup> Wie verschiedenartig in biologischer Hinsicht die Einkapselungen irgend welcher Parasiten durch tierische Wirte zu bewerten sind, wird ein Hinweis auf

Würmer, welche auf Korallen leben und das Wachstum des Fußes der letzteren beeinflussen (*Aspidoxiphon* auf *Heteropsammia Michelini*), hat SEMPER beschrieben<sup>1)</sup>.

Während die Arthropoden das Hauptkontingent der Cécidozoön stellen, sind die Thylacienerzeuger unter ihnen sehr wenig zahlreich.

Eine Crustaceengalle haben wir in der des *Hapalocarcinus* kennen gelernt (Fig. 157). Allseits geschlossene Gallen erzeugt *Staurosoma parasiticum*, eine Kopepode, auf *Anemonia sulcata*<sup>2)</sup>.

Von den „Gallen“, welche eine Pyknogonide an einem Hydroidpolypen erzeugt (Fig. 158) war bereits die Rede.

Auch Milben können Neubildungen hervorrufen: *Acarus scabiei*, die Krätzmilbe des Menschen, regt Hyperplasie des Epithels an. Über die papillomähnlichen Wucherungen, welche die Rattenkrätzmilbe an Ohrhäutern und Nasenrücken der Ratten hervorruft, hat ASCHER unlängst berichtet<sup>3)</sup>. Auf Milbeninfektion (*Dermatolyctes mutans*) ist die Bildung der „Kalkbeine“ bei Hühnern zurückzuführen, bei der es sich ebenfalls um starke Epithelüberproduktion handelt. Auf die von DAHL und SAUL ausgesprochenen Hoffnungen, durch das Studium parasitisch lebender Milben neue Einsicht in die Tumoriologie zu gewinnen, brauche ich wohl nicht näher einzugehen; die Bemühungen, von den Phytoptocéciden der Pflanzen etwas für die Karzinomlehre zu profitieren, erscheinen mir von vornherein als aussichtslos. —

Ein Insektenthylacium hat GIARD beschrieben<sup>4)</sup>; es ist dadurch von besonderem Interesse, daß es durch eine Hymenoptere hervorgerufen wird, also durch eine Angehörige derselben Insektengruppe, der die Erzeuger der kompliziertesten Pflanzengallen angehören (*Aphelopus melaleucus* auf *Typhlocyba hippocastani*)<sup>5)</sup>.

die nach Besiedelung durch Parasiten eintretende Perlenbildung der marinen Perlmuscheln (*Meleagrina margaritifera*) anschaulich machen.

<sup>1)</sup> SEMPER a. a. O. 1880. 2, 165.

<sup>2)</sup> CAULLERY, M., et MESNIL, F., Sur *Staurosoma parasiticum* WILL., Copépode gallicole, parasite d'un Actinie (C. R. Acad. Sc. Paris 1902. 134, 1314).

<sup>3)</sup> ASCHER, L., Beitrag zur Kenntnis der Rattenkrätze (Arch. f. Dermatol. u. Syphilis 1910. 100, 211).

<sup>4)</sup> GIARD, A., Sur une galle produite chez la *Typhlocyba rosae* L. par une larve d'Hyménoptère (C. R. Acad. Sc. Paris 1889. 109, 79); Sur la castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucus* DALM.) et par une larve de Diptère (*Atelenevra spuria* MEG.) (ibid. 708).

<sup>5)</sup> Die Quaddeln, welche nach dem Stich blutsaugender Insekten an Menschen oder Tieren entstehen, können schon deswegen nicht zu den Thylacien gerechnet werden, weil sie erst entstehen, nachdem der Parasit den blutliefernden Wirtsorganismus längst verlassen hat. Überdies handelt es sich in den meisten Fällen der Quaddelbildung nur um leicht ödematöse Veränderungen, nicht um Zellteilungen oder Wachstumserscheinungen. Ob diejenigen Fälle, in welchen es mehr oder minder lange nach dem Stich zur Bildung abnormer Gewebe an der geschädigten Stelle kommt, biologisch mit den vorhin (p. 381) geschilderten Deformationen mancher von Cocciden befallenen Pflanzen in Parallele gebracht werden dürfen, erscheint mir zum mindesten recht fraglich; die Annahme, daß jene Gewebsanomalien weniger auf den Stich des Insekts als auf die Infektion mit den von ihm übertragenen Mikroorganismen zurückzuführen und als Thylacien der letzteren zu betrachten sind, dürfte der Wahrheit näher kommen.

Die Liste der Thylaciumerzeuger wäre sehr viel länger ausgefallen, wenn auch diejenigen Organismen, die irgendwo und irgendwann einmal für die Entstehung der Karzinome verantwortlich gemacht worden sind, in sie hätten aufgenommen werden sollen. Auf eine Vervollständigung der Liste in diesem Sinne glaubte ich verzichten zu dürfen.

Obwohl der parasitäre Ursprung der Karzinome durchaus unerwiesen ist, und den meisten Forschern das Gegenteil als erwiesen gilt, sind doch von zahlreichen Autoren die Gallen der Pflanzen mit den Karzinomen der Wirbeltiere in höchst unzutreffender Weise verglichen worden. Namentlich die von *Plasmodiophora brassicae* erzeugten Gallen an den Wurzeln des Kohls (s. o. p. 46) sind wegen vermeintlicher Ähnlichkeit mit Karzinomen wiederholt, mit diesen verglichen und zur Klärung der Frage nach der Ätiologie der Geschwülste — selbstverständlich ohne Erfolg — benutzt worden<sup>1)</sup>.

Ganz abgesehen davon, daß der parasitäre Ursprung der Gallenbildungen seit MALPIGHI klar erkannt und die Ätiologie der Karzinome offenbar eine völlig andere ist, die mit den Wirkungen irgendwelcher Parasiten nichts zu tun hat, bestehen auch im histologischen Aufbau der Gallen und der Karzinome und namentlich in ihrer Entwicklungsgeschichte so fundamentale Unterschiede, daß bei einem Vergleich der beiden Gruppen von Neubildungen miteinander und beim Aufspüren von Analogien zwischen diesen und jenen größte Vorsicht geboten ist. Selbst die kompliziertesten, dem Gewebe ihres normalen Mutterbodens unähnlichsten prosoplasmatischen Gallen lassen erkennen, daß das pathologische Geschehen der Gallenbildung immer noch — um mit ROUX zu sprechen — normales Geschehen am unrechten Ort, zu unrechter Zeit und in unrechter Intensität bleibt (s. o. p. 305): Wachstumsweisen, wie sie die malignen Tumoren kennzeichnen, vermissen wir bei den Gallen.

Ich habe schon früher darauf hingewiesen<sup>2)</sup>, daß zum nicht geringen Teil die Differenzen zwischen den pathologischen Gewebsneubildungen der Pflanzen und der Tiere auf den festen Zellenverband

<sup>1)</sup> Auf die einschlägige Literatur mit ausführlichen bibliographischen Nachweisen einzugehen, dürfte überflüssig sein. — Mit einigen nur beiläufigen Äußerungen hat übrigens auch BILLROTH die Gallen der Pflanzen mit den Tumoren verglichen (Über die Einwirkungen lebender Pflanzen- und Tierzellen aufeinander. Eine biologische Studie. Wien 1890).

<sup>2)</sup> KÜSTER, E., Vergleichende Betrachtungen über die abnormalen Gewebe der Tiere und Pflanzen (Münch. mediz. Wochenschr. 1904. 46). Vgl. auch THOMAS, M., Le cancer chez les animaux et chez les végétaux (Rev. gén. de Bot. 1909. 21, 241; betrifft Pilzgallen).

zurückzuführen sind, der die Gewebe der Pflanzen mit ihren fest umhüllten Zellen von den tierischen unterscheidet, und ferner auf die geringe Bedeutung, welche bei der pflanzlichen Histogenese das infiltrierende Wachstum (im Sinne RIBBERTS) spielt. Daß bei der Entstehung gewisser Pilzgallen Wachstumsprozesse sich abspielen, die an das infiltrierende Wachstum maligner Neubildungen erinnern, ohne ihm jedoch völlig zu gleichen, habe ich schon oben p. 183, Anm. 2 hervorgehoben. Das Wachstum der vielzelligen, durch Hyperplasie entstehenden Gallen ist stets expansiv<sup>1)</sup>.

Die Ähnlichkeit zwischen Gallen und Karzinomen beschränkt sich im wesentlichen auf die abnorme Größe der Zellen (s. o. p. 198) und die abnormen Kernformen, die sich in Gebilden beider Art finden können. —

Die experimentell erzielbaren Neubildungen am Tierkörper, zu deren Studium die Krebsforschung geführt hat, bringen nichts, was über die von uns als Chemomorphosen bezeichneten Gallen irgendwelechtes Licht werfen könnte. Ich beschränke mich darauf, auf die von B. FISCHER erzielten kankroidartigen Bildungen am Kaninchenohr, welche der genannte Autor durch Injektion von Scharlach R-Öl zwischen Haut und Knorpel erhielt<sup>2)</sup>, und auf die von STÖBER erzeugten Epithelwucherungen, die nach Injektion von Eiweißfäulnisprodukten sich bilden<sup>3)</sup>, hinzuweisen. Diese experimentell erzielten Wucherungen

---

<sup>1)</sup> Der Kropf der Rüben, eine Hyperplasie, deren Ätiologie noch umstritten ist — einige Autoren führen sie auf Pilze, andere auf Tiere (s. o. p. 32) zurück, noch andere nehmen an, daß Parasiten bei ihrer Entstehung überhaupt nicht beteiligt sind —, wird von JENSEN als „echte Geschwulst“ vegetabilischer Natur betrachtet (JENSEN, C. O., Von echten Geschwülsten bei Pflanzen. Rapport. H. confér. internat. pour l'étude du cancer. Paris. 24): mit den malignen Karzinomen hat jene Wucherung der Rüben die Übertragbarkeit auf dem Wege der Pfropfung und die Befähigung zu infiltrierendem Wachstum gemeinsam. Die ungeheuerlichen Wucherungen, welche an den Rüben entstehen können, sind schon durch ihren Umfang sehr merkwürdig: FALLADA beschreibt eine Rübe, deren normaler Teil nur 8 g wog, während der „Kropf“, den sie trug, 55 g schwer war, und erwähnt, daß der Kopf erheblich zuckerreicher war als der normale Teil; ferner wird eine Wurzel beschrieben, deren normaler Teil 450 g, deren Kropf 1500 g wog (FALLADA, O., Über die im Jahre 1910 beobachteten Schädiger und Krankheiten der Zuckerrübe. Mitt. chem.-techn. Versuchsstation Zentralver. f. d. Rübenzuckerindustrie Österr. u. Ungarns. 1911. Ser. IV. Nr. 21, 22). Die Ähnlichkeit dieser „Rübenkrebs“ mit den experimentell erzeugten Riesenkarcinomen der Mäuse ist nicht in Abrede zu stellen.

<sup>2)</sup> FISCHER, B., Über experimentelle Erzeugung von Epithelwucherung und Epithelmetaplasie (Verhandl. d. deutsch. pathol. Ges. 1906. 20), die experimentelle Erzeugung atypischer Epithelwucherungen und die Entstehung bösartiger Geschwülste (Münch. mediz. Wochenschr. 1906, Nr. 42).

<sup>3)</sup> STÖBER, H., Die Erzeugung atypischer Epithelwucherungen durch Injektion

lassen einerseits mancherlei Ähnlichkeiten mit gewissen einfachen Umkapselungsthylacien erkennen und erinnern andererseits auch an gewisse Wachstums- und Zellteilungsvorgänge, welche an Pflanzen unter dem Einfluß von Zersetzungstoffen tierischer oder pflanzlicher Provenienz sich abspielen (s. o. Fig. 139 und p. 280).

---

von Scharlachrot und Amidoazotoluöl in das subkutane Gewebe des Menschen (Münch. mediz. Wochenschr. 1910. 57, 739). STÖBER, H., u. WACKER, L., Ein weiterer Beitrag zur Erzeugung atypischer Epithelwucherungen mit Eiweißfäulnisprodukten (ibid. 1910. 57, 947; Injektion von 2.5 % Pyridin in Olivenöl, 5 % Indol oder Skatol in Fett).

## Nachträge und Berichtigungen.

- Zu p. 92: [Mit einem sehr lehrreichen Beispiel für die Zerteilung von Blattspreiten nach Galleninfektion hat RÜBSAAMEN bekannt gemacht: Cecidomyide auf *Acalypha* (RÜBSAAMEN, EW. H., Beiträge zur Kenntnis außereuropäischer Zoocecidien, Marcellia 1911. 10, 100). Ebendort Mitteilungen über endogene Haare (s. o. p. 222) an einer Psyllidengalle (auf *Trichilia*: a. a. O. p. 123), interessante Blattgallen vom dorsiventralen Typus (s. o. p. 193) auf *Vitex* u. a. m.]
- Zu p. 99: [Eingehende Mitteilungen über Vergrünung der Blüten von *Prunus Mume* nach Pilzinfektion, über die organoiden Veränderungen des Andröceums u. a. bei KUSANO, S., On the chloranthly of *Prunus Mume* caused by *Cacoma makiinoi*; Journ. of college of agricult., Univ. Tokyo 1911. 2, Nr. 6.]
- Zu p. 175: In der 1. Zeile von oben lies *Audricus lucidus* statt *C. lucida*.
- Zu p. 176: 6. Zeile von unten lies *Astegopteryx styracophila* statt *Astegopteryx Benzoin*.
- Zu p. 204: In Anm. 2 lies GUTTENBERG, Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen, Leipzig 1905, statt GUTTENBERG a. a. O.
- Zu p. 209: In der Erklärung zu Figur 101 c lies *Perrisia fraxini* statt *Diplosis fraxini*.
- Zu p. 212: In der 6. Zeile von unten lies *Trigonaspis renum* statt *Biorrhiza renum*.
- Zu p. 315: Im dritten Abschnitt und in der Figurenerklärung lies *Oligotrophus bursarius* statt *Diplosis botularia*; in der 2. Zeile unter der Figur lies *bursarius*-Gallen statt *botularia*-Gallen.

# Register.

Die deutschen Familien- und Gattungsnamen sind im Register nicht aufgenommen. Auch diejenigen Stellen, an welchen im Texte von der „Buche“ die Rede ist, sind daher im Register unter *Fagus* zu suchen usf.

Von den Wirtspflanzen sind nur die Gattungsnamen, von den Gallenerzeugern tierischer oder pflanzlicher Natur auch die Artnamen im Register berücksichtigt.

- A**bies 71. 77. 339. 356. 364. 368ff.  
375. 378; s. ferner *Adelges* und *Melampsorella caryophyllacearum*.  
Ablösung der Gallen vom Mutterboden 353. 357.  
Abnorme Gallen 312ff.  
*Acacia* 37. 39. 58. 113. 363.  
*Acalypha* 411.  
*Acanthaceae* 73.  
*Acariasis* 25.  
*Acarina* 30.  
*Acaroecidien* 31; s. ferner *Eriophyes*.  
*Acarodomatien* 5. 311.  
*Acarus scabiei* 407.  
*Acasta* 404.  
*Aceraceae* 73.  
*Acer* 26. 78. 81. 82. 137. 143ff. 159.  
181. 188. 212. 227. 233. 243. 292. 315.  
343. 350. 376ff. 380ff. 386.  
*Acidia* 44.  
*Acodiplosis* 44.  
*Aerocomia* 359.  
*Adelges* 36. 43. 71ff. 322. 325. 331ff.  
387. 395; *A. abietis* 10. 11. 36. 107.  
156. 210. 236. 356. 364. 368. 372. 375;  
*A. fagi* 252. 278; *A. pini* 342; *A. strobilobius* 36. 107; *A. viridis* 36.  
*Adoxa* 201. 330.  
Adventivblätter 117.  
Adventivblüten 380.  
Adventivfrüchte 321.  
Adventivsprosse 110. 118ff. 323;  
Korrelationen 297.  
Adventivwurzeln nach Galleninfektion 116. 323; s. auch Wurzelbildung an Gallen.  
*Accidien* 176.  
*Accidium* 58; *Ae. acaciae* 113; *Ae. coruscans* 71; *Ae. elatinum* 71. 112; s. ferner *Melampsorella caryophyllacearum*; *Ae. Jacobsthalii* 92; *Ae. leucospermum* 103; *Ae. punctatum* 380; *Ae. suaveolens* 112. 113; *Ae. urticae* s. *Puccinia caricis*.  
*Aegopodium* 34. 56. 346.  
Ätiologie der Gallen 249ff.  
Afterraupen der Tenthrediniden 39.  
Afterspinnen in Aphidengallen 387.  
*Agaricaceae* als Gallenwirte 66.  
*Agave* 47.  
*Agrilus* 43ff.  
*Agrionidae* 43.  
*Agromyza* 44.  
*Agromyziden* in Aphidengallen 387.  
*Agropyrum* 172.

- Agrostis 159.  
 Akroceidien 79; durchwachsene 305ff.; Einteilung nach Houard 172.  
 aktinomorphen Blüten an Stelle zygomorphen 98, 296; Umwandlung in zygomorphen 97.  
 Aktivitätshyperplasie 378.  
 Alatae bei Aphiden 36.  
 Albuginaceae als Gallenerzeuger 54.  
*Albugo candida* 53, 54, 100, 134, 174, 184, 188, 200ff., 214, 330, 356, 377, 381, 391ff.  
 albumen parthénogénétique 326.  
 Aleppogallen 25, 246.  
 Alethopteris 350.  
 Algen als Gallenerzeuger 51; als Gallenwirte 62.  
*Alisma* 344.  
 Alismaceae 72.  
*Alnus* 6, 25, 52, 56, 76, 81, 84, 113, 115, 137, 142, 147, 148, 174, 186, 202, 215ff., 289, 292, 344, 350, 353, 366, 369.  
 Alpenflora, Gallen 345.  
 Alter der Gallen s. Lebensdauer der G.; Alter des Wirtsorganes durch die Galleninfektion verkürzt 377 oder verlängert 378ff.; Alter des Wirtsorganes zur Zeit der Infektion, Einfluß auf die Gallenform 134; Alter des Wirtes; Einfluß auf Gallenbildung überhaupt 205ff., auf die Hexenbesenbildung 370.  
*Alyssum* 16.  
 Amarantaceae 73.  
*Amaroneium* 406.  
 Amaryllidaceae 72.  
*Amblypalpis* 45.  
*Ambrosia* 54.  
 Ambrosiagallen 392ff.  
 Ameisen als Gallenfreunde 383; als Gallenfeinde 385; in verlassenen Gallen 394.  
 Amidoverbindungen in Gallen 245.  
 Amitosen 200.  
 Ammen bei Phylloxera 36.  
 Ammoniakstickstoff in Gallen 245.  
 amphigene Kastration 127.  
*Amygdalus* 174.  
*Anabaena axollae* 71; *A. cycadearum* 50, 300, 392; *A. variabilis* 70.  
 Anacardiaceae 73.  
*Anagallis* 359.  
 Ananasgallen 156, 157.  
 Anatomie der Gallen 177ff.  
*Andricus* 41, 45, 331ff.; *A. albobunctatus* 40, 237, 319, 389; *A. autumnalis* 42; *A. callidoma* 42, 162, 166, 225, 319, 389; *A. cerri* 41ff., 339; *A. cirenlans* 41ff., 280, 339; *A. cirratus* 42; *A. collaris* 22, 317, 364, 390; *A. corticis* 42, 229; *A. Championi* 136; *A. curvator* 42, 161, 169ff., 175, 351, 353, 389; *A. fecundator* 12, 22, 42, 95, 128, 171, 175, 314, 317, 322ff., 381, 388; *A. furunculus* 42; *A. gemmatus* 42; *A. Giraudi* 162; *A. globuli* 22, 42, 233, 317; *A. inflator* 12, 42, 104ff., 175, 241, 317, 353, 362; *A. lucidus* 165, 175, 398; *A. Malpighi* 42, 237; *A. marginalis* 40, 42; *A. nudus* 42; *A. ostreus* 42, 170, 175, 196, 351, 400; *A. pilosus* 22, 42; *A. radialis* 42, 389; *A. ramuli* 42, 83, 398; *A. rhizomatis* 362; *A. seminationis* 22, 40; *A. serotinus* 398; *A. Sieboldi* 42, 80, 161, 175, 314, 352ff., 362ff., 384, 399; *A. testaceipes* 42, 351; *A. trilineatus* 42; *A. urnaeformis* 166; *A. verrucosus* 399.  
 Androeum, Ausbildung in weiblichen Blüten 125; im Innern von Fruchtknoten 270; Vergrünung 100; Petalodie 102; s. auch Füllung der Blüten; akzessorisches bei Rhododendron 102; siehe ferner castration parasitaire, androgyne Ähren und Pollen.  
 androgene Kastration 127.  
 androgyne Ähren bei Glumifloren 270.  
*Andromeda* 345.  
 Andropogoneen-Ähre 325.  
*Anemone* 103, 380.  
*Anemonia* 407.  
 Angiospermae als Gallenwirte 72.  
 angiosperme Gallen 175.  
 Anguillulidae s. Nematoden.  
 Anheftung der Gallen an das Wirtsorgan 161.  
 Anhersteeen 360.  
 Anthoceroteen 68.

- Anthocyan in Gallen 235; neben den Schließzellen 212; in den Synechiumgallen 220.  
 Anthocyanblüte bei *Daucus* 311.  
 Anthomyia 39. 44.  
 Anthonomus 45. 333; *A. pomorum* 326.  
 Antipathes 406.  
 Antirrhinum 356.  
 Antithamnion 64.  
 Aphalara 43; *A. calthae* 332; *A. nebulosa* 332; *A. picta* 332.  
 Aphelidium deformans 47. 63.  
 Aphelonyx 45.  
 Aphelopus melaleucus 407.  
 Aphidae (Aphididae) 34ff. 43; Generationswechsel 36; Wirtswechsel 36. 339; provisorische Gallen 338; Wachstumshemmung der Wirtspflanzen 104; Vergrünung 274; Honigtau 391; in Milbgallen 387; Feinde der *A.* 387.  
 Aphis 25. 43. 332. 345; *A. amenticola* s. *Wirzopf*; *A. anthrisci* 323; *A. atriplicis* 140. 346; *A. cerasi* 80; *A. grossulariae* 172; *A. myosotidis* 330; *A. oxyacanthae* 176. 191; *A. padi* 331; *A. persicae* 80; *A. urticae* 331.  
 Aphrophora spumaria 34.  
 Apiomorpha 37; *A. cornifex* 165. 167; *A. Karschi* 241; *A. munita* 165. 167.  
 Apion 43. 45. 274. 333; *A. frumentarium* 76; *A. meliloti* 274; *A. semivittatum* 253.  
 Apium 367.  
 Aplonenra 43; *A. lentisei* 336.  
 Aplyonyx 44.  
 Apocynaceae 73.  
 Apostasis der Blüten 104.  
 Arabis 118.  
 Araceae 72.  
 Araliaceae 73.  
 Arcanthobium americanum 114; *A. libocedri* 114.  
 Archegonien der Moose, Deformationen 69.  
 Ardisia 50. 366.  
 Aristolochiaceae 73.  
 Armillaria 66.  
 Arnoldia 44; *A. cerris* 228; *A. gemmae* 388; *A. sambuci* 332.  
 Artemisia 107. 234. 253. 379.  
 Arthrocnodax 386.  
 Arthron Rochei 350.  
 Arthropoda als Gallenerzeuger 30; als Thylaciumerzeuger 403ff.  
 Ascelis 37.  
 Aschengehalt der Gallen 245.  
 Asclepiadaceae 73. 329.  
 Ascobolus 66.  
 Ascomycetes als Gallenerzeuger 55.  
 Ascophyllum 64.  
 Asphondylia 44; *A. bitensis* 332; *A. capparidis* 393; *A. coronillae* 393; *A. Hieronymi* 119; *A. Mayeri* 393; *A. onomidis* 95; *A. prunorum* 393; *A. rosmarini* 400; *A. sarothami* 338; *A. verbasci* 393.  
 Aspidiotus 44.  
 Aspidium 54. 56. 129. 391.  
 Aspidoxiphon 407.  
 Assimilation, Beeinflussung durch Minierer und Cecidozoen 367. 377.  
 Assimilationsgewebe in Gallen 233.  
 Astegopteryx styracophila 102. 176.  
 Asterodiaspis 44.  
 Asterolecanium 44. 332; *A. Massalongoianum* 37. 172. 241. 290.  
 Asynapta citrina 388.  
 Aszidien an Pflanzen 96; *A. (Vermes)* 406.  
 Athalia 45.  
 Atmung der Gallen 247.  
 Atrichosema 44.  
 Atriplex 140. 237. 294. 345.  
 äußerliche Gallen 172.  
 Aufzuchtverfahren 21ff.  
 Augasma 45.  
 Aulacidea 45. 331. 333; *A. hieracii* 23. 96. 97. 107. 108. 118. 123. 169. 172. 175. 187. 353. 381.  
 Aulax 45. 334; *A. glechomae* 161; *A. Latreillei* 12. 233. 237. 238; *A. papaveris* 194. 342.  
 Aurigo s. Gelbsprenkelung.  
 Auskriechen der Cecidozoen 355ff.  
 Auslösungsreize 321ff.  
 auswachsende Gallen 307.  
 Autotomie bei Gallen 361.  
 Avena 25. 78. 88. 123. 386.  
 Azalea 253.  
 azyklische Blattstellung 107.

- Baccharis** 7. 119.  
**Bacillus ampelopsorae** 48; *B. oleae* (*B. Savastanoi*) 49. 390. 392.  
**Bacterium pini** 47. 48.  
**Bakterien** als Gallenerzeuger 47 ff. 191; rufen Nanismus 379, Verbände-  
 rung 274, Öffnen von Gallen hervor-  
 197; *B.* auf Rotalgen 63, auf Siphon-  
 een 197, in und auf Zooecidien  
 197. 391 ff.; vgl. *Bacillus*, *Bacterium*,  
*Rhizobium*, sowie die folgenden  
 Schlagworte.  
**Bakterienknoten** 204.  
**Bakterioocidien** 50.  
**Bakteroiden** in Leguminosenknöll-  
 chen 62.  
*balai de sorcière* s. Hexenbesen.  
*Balaninus villosus* 388.  
*Baldratia* 44.  
**Balngeschwülste** 171.  
*Balsamina* 329.  
**Balsaminaceae** 73.  
*Barbarea* 135.  
**Barbe**, Thylacien 405.  
*Baris* 45; *B. analis* 274.  
**Basidiomycetes** als Gallenerzeuger  
 57. 59; als Gallenwirte 66.  
**Bassorahgallen** 25. 246.  
**Bastarde**, Übereinstimmung mit Gal-  
 lenwirten 380; *B.* von Ceccidozoen als  
 Gallenerzeuger 319.  
**Bastardierung** bei Pflanzen, Bezie-  
 hung zur Gallenbildung 336.  
*Batrachospermum* 63.  
**Bdellidae** 32.  
*Bedeguar* 24. 171; s. ferner unter  
*Rhodites rosae*.  
**Befruchtung**; Beziehung zur Bildung  
 von Blütengallen 255.  
**Begoniaceae** 73.  
*Bellis* 337.  
**Berberidaceae** 73.  
*Berberis* 92. 114. 329. 344.  
*Berteroa* 76.  
**Bestäubung** durch Ceccidozoen 366.  
**Besucher**, harmlose, der Gallen 383.  
*Beta* 32. 182. 329. 367.  
*Betonica* 37.  
*Betula* 6. 78. 84. 111 ff. 113 ff. 219.  
 296. 344. 362. 380. 386.  
**Betulaceae** 73. 333.  
**Beutelgallen**, Morphologie und Ent-  
 wicklungsgeschichte 142 ff.; Ab-  
 lösung vom Mutterboden 358; Ätio-  
 logie 289; Anatomie 227; Gewebe-  
 zapfen und Septen 147 ff.; Gliederung  
 146; Mündungswall 147 ff.; Spitzen-  
 wachstum 145; Symmetrieverhält-  
 nisse 149.  
 Bewegungen der sich öffnenden Gal-  
 len 356; s. auch springende Gallen.  
**Bewurzelung** der Gallen 117. 309.  
*Bidens* 56.  
**Bienen** in verlassenen Gallen 394.  
**Bignoniaceae** 73.  
**Biologie** der Gallen 328 ff.  
**biologische Arten und Rassen** 20. 340 ff.  
*Biorrhiza* 41. 45. 331. 334; *B. aptera*  
 40. 42. 76. 168. 182. 242. 277. 280.  
 282. 302. 316. 353; *B. pallida* 11 ff.  
 42. 166 ff. 187. 189. 207. 234. 243 ff.  
 277 ff. 282. 289. 303. 316. 351. 364.  
 385. 388. 398.  
**black knot** 56.  
*Blasia*, Ähren 68.  
**Blasenfüßer** 33.  
**Blasengeschwülste** 171.  
*Blastophaga* 39. 45. 326. 334. 366.  
**Blatt**, abnorme Formen 88 ff. 265.  
 411; Dichotomie 89; Doppelsprei-  
 ten 89; Spaltung infolge Insekten-  
 fraß 274; unbegrenztes Wachstum  
 269; Zwischenform zwischen Bl.  
 und Achse 89; s. die folgenden Arti-  
 kel, ferner Beutelgallen, dorsiven-  
 trale Gallen.  
**Blattfaltungsgallen** 138. 227.  
**Blattfleckenkrankheiten** 13.  
**Blattflöhe** s. *Psyllidae*.  
**Blattgrübchen** 179.  
**Blattgrund**, abnorme Förderung 94 ff.  
**Blattläuse** s. *Aphidae*.  
**Blattnerven**, örtliche Beziehungen zur  
 Gallenbildung 81; *B.* als Grenzen  
 der Gallen 291 ff.; Fortleitung des  
 Gallenreizes 290 ff.  
**Blattrand**, Deformation 89 ff.; Rol-  
 lungen 132.  
**Blattrandzähne** auf der Spreite 118.  
**Blattröllungsgallen** 132. 138.  
**Blattstellung** nach Galleninfektion  
 300.

- Blattstiel, Ausbildung nach Galleninfektion 92; Entwicklungshemmung 93; Torsion 87.
- Blennocampa 45.
- Blüten, organoide Gallen 97 ff. 121 ff. 134. 296; Apostasis 104; Mittelsprossungen 121; Prolifikationen 119 ff.; symmetrische Verhältnisse 97 ff.; Gallen bei Gymnospermen 77; organoide Morphosen nach Ernährungsstörungen und Trauma 271; s. die folgenden Stichworte sowie Andröceum, Gynäceum, metaschematische Blüten, Vergrünung.
- Blütenfüllung, Morphologie 101 ff. 296; Lebensdauer 353; nach Insektenfraß 273; nach mechanischem Druck 271; nach Wurzelschädigung u. dergl. 272 ff.
- Blütenstand, Durchwachsungen 123. blumenkohlartige Wucherungen 119.
- Blumenkrone, Symmetrieverhältnisse 97; Spaltung 102. 103; s. auch Vergrünung und Blütenfüllung.
- Bokharagallen 25.
- Boletus 66.
- Borkenkäfer, Ambrosia 394.
- Borraginaceae 73.
- Brachonyx 45; B. pineti 71.
- Brachycolus 43; B. stellariae 78.
- Brachypodium 153; B. silvaticum 279.
- Brachyseelinae 37.
- Brachyseelis 37; B. oricola 354; B. pharetrata 355; B. pillata 354.
- Braconidae als Feinde der Cecidomyiden und Hymenopteren 287 ff.
- Brandbeulen s. Ustilago maydis.
- Brassica s. Plasmodiophora u. Centorhynchus.
- Braueriella 10. 44; B. phillyreae 363.
- Braunalgen s. Phacophyceae.
- braune Körper in Gallen 233.
- Bremi's Gallennamen 25.
- Bromus 123.
- Bruchus 45.
- Brustgräte 38.
- brutknospenähnliche Gallen 323.
- Bryophyten als Gallenwirte 68. 327.
- Buchloë 126.
- Buprestidae 43 ff.
- Buxaceae 73.
- C**acoma conigenum 58; C. deformans 71. 120 ff.; C. Makinoi 411.
- Cakile 345.
- Calciumcarbonat, Ablagerungen in Gallen 186.
- Calciumoxalatkristalle in Gallen 235.
- Callipterus 43.
- Callirhytis 45; C. glandium 78.
- Callitriche 344.
- Calluna 345.
- Callus, Ähnlichkeit mit Gallen 277 ff.; Verwachsung 189; C. an Gallen 320.
- Callyntrotus 31.
- Calocosis vandalicus 270.
- Calophya 43.
- Caloplace 68.
- Caltha 332.
- Calyptospora 58. 300.
- Cambium, Reaktion auf Gallenreiz 254. 278; Neubildung in Gallen 239.
- Campanula 101. 111. 268. 346.
- Campanulaceae 73.
- Campanularia 404 ff.
- Camponotus ligniperda 385.
- capillitiumähnliche Bildungen in Gallen 398.
- Capparidaceae 73.
- Capparis 393.
- Caprifoliaceae 73. 332.
- Capsella 118. 337; s. auch Albugo candida.
- Caragana 340.
- Cardamine 102. 274.
- Carduus 101.
- Carex 16. 126. 332. 384.
- Cariaceae 73.
- Carphotricha 44.
- Carpinus 113. 138. 145. 283 350. 386 ff.
- Carum 329.
- Caryococcus hypertrophicus 4.
- Caryophyllaceae 73.
- Caryophysem 4.
- Cassia 350.
- castration parasitaire 127. 311.
- Casuarina 37.

- Caulerpa* 65.  
*Caucalis* 393.  
*Ceanothus* 366.  
*Cecconia* 45.  
*Cecidipta excoecariae* 387.  
*Cecidium*, Definition 2.  
*Cecidologie*, allgemeine 17; spezielle 14.  
*Cecidomyia* 44; *C. pini* 7; *C. pseudo-coccus* 253.  
*Cecidomyiidae* als Gallenerzeuger 38. 44; zoophage 388; mycophage 390; inquiline *C.* 388; ihre Feinde 387.  
*Cecidophyten* 28. 46.  
*Cecidoses eremita* 159. 359.  
*Cecidozoön* 28 ff.  
*Cellulosescheiden um Ustilagineen-hyphen* 369; s. auch *Mycorrhiza*.  
*Celtis* 391.  
*Cemonus unicolor* 394.  
*Centaurea* 159.  
*Centranthus* 87. 98. 101. 118.  
*Cephalodien* 67.  
*Cephaloneon* 25; *C. bifrons* s. *Eriophyes tristriatus*; *C. confluens* s. *Eriophyes similis*; *C. hypocateriforme* s. *Eriophyes similis*; *C. myriadenum* s. *Eriophyes macrorrhynchus*; *C. pustulatum* s. *Eriophyes laevis*; *C. solitarium* s. *Eriophyes macrochelus*.  
*Cephalozia* 68.  
*Cerambycidae* 45.  
*Cerastium* 311.  
*Ceratoneon* 25; *C. attenuatum* s. *Eriophyes padi*; *C. extensum* s. *Eriophyes tilliae*; *C. vulgare* s. *Eriophyes macrochelus*.  
*Ceratonia* 117.  
*Ceratozamia* 51.  
*Centorrhynchus* 43 ff. 333. 364; *C. pleurostigma* 12. 239. 345; *C. sulci-collis* 76; *C. contractus* 76.  
*Chaetogaster* 406.  
*Chaetophoma oleacina* 392.  
*Chaitophorus* 43.  
*Chalcididae* als Gallenerzeuger 39. 45; als Feinde der *Cecidomyiden* und *Hymenopteren* 387 ff.; in *Aphidengallen* 387.  
*Chantransia* 63.  
*Chemie der Gallen* 243 ff.  
*chemische Theorie der Cecidogenese* 281 ff.  
*chemische Wirkungen bei der Gallenbildung* 280 ff. 290 ff.; der Exkremente der *Cecidozoön* 280; chemische Beeinflussung ohne Gallenbildung 63. 281; s. auch *Chemomorphosen*, *Immunität*.  
*Chemomorphosen*, Gallen als *C.* 256 ff. 279; am Tierkörper 409.  
*Chenopodiaceae* 73. 330. 333. 346.  
*Chermes* s. *Adelges*; *Ch. luteis* 36.  
*Chilaspis* 45; *C. Loewi* 42. 83; *nitida* 42.  
*Chimären* 317.  
*chinesische Galläpfel* 25. 246; s. ferner *Schlechtendalia chinensis*.  
*Chionaspis* 44.  
*Chlorella* 29.  
*Chlorocystis sarcophyei* 63.  
*Chlorophyll*, Verbleichen nach Pilz- und Galleninfektion 203. 376; s. auch *Herbstfärbung*.  
*Chlorophyllkörner in Gallen* 202 ff.  
*Chlorops* 39. 44; *C. taeniopus* 196. 279.  
*Chloranthie* s. *Vergrünung*.  
*Chondrilla* 87.  
*Chondrus* 63.  
*Choreocolax* s. *Harveyella*.  
*Chromatin der Gallenzellkerne* 202.  
*Chrysanthemum* 77. 274.  
*Chrysomelidae* 45.  
*Chrysophyctis endobiotica* 52. 53. 77.  
*Chyliza* 44.  
*Cicadellidae* 43.  
*Cichorium* 329.  
*Cinnamomum* 184. 288.  
*Contraetia Seymouriana* 148. 153. 405.  
*Circaea* 201.  
*Cistaceae* 73.  
*Citrus* 382.  
*Cladochytriaceae* als Gallenerzeuger 53.  
*Cladosporium* in Gallen 391; *C. dendriticum* 377.  
*Cladostephus* 64.  
*Clavaria* 16.

- Clematis* 16, 92, 255, 344.  
*Cleonus* 45.  
*Clinodiplosis* 44, 332; *C.* *biorrhizae* 388; *C.* *equestris* 153; *C.* *gallicola* 388; *C.* *sarothamni* 388; *C.* *urticae* 388.  
*Clinorrhyncha* 44, 331 ff.  
*Clitocybe* 66.  
*Clostridium persicae tuberculosis* 48.  
*Cnidosporidien* 405.  
*Cocciden* als Gallenerzeuger 37, 44; Erzeuger von Hexenbesen 115, 323; Wirkung auf Chlorophyll 376; sexuelle Dimorphie der Gallen 354, 355; Beziehungen zu Gallmilben 387.  
*Coccidium oviforme* 405.  
*Coccinella* 400; *C.* *bipunctata* 395.  
*Cochlearia* 118.  
*Coffea* 329.  
*Coleochaete* 47, 63.  
*Coleophora* 45; *C.* *Stefanii* 237.  
*Coleoptera* als Gallenerzeuger 43 ff.; Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen 331, 333; *C.* in Cynipidengallen 388.  
*Coleopterococcidien* 32, 43.  
*Colens* 201.  
*Collenchym* in Gallen 225, 232.  
*Colopha* 43; *C.* *compressa* (*Tetraneura* compr.) 83, 335, 376.  
*Combretum* 119.  
*Commelinaceae* 72.  
*Commensalen* in Gallen 383 ff.  
*Compositae* 73, 74, 97, 101, 116, 122, 330 ff.  
*Conchyliis* 45, 331 ff.  
*Coniferae* 331 ff.  
*Conocephalus* 283.  
*Constrictiones* 170.  
*Contarinia* 44; *C.* *acerplicans* 145; *C.* *loti* 175; *C.* *nasturtii* 332; *C.* *pulchripes* 388; *quinquenotata* 332; *C.* *ruderalis* 332; *tiliarum* 80, 172, 234, 316, 374.  
*Contorsiones* 171.  
*Convolutiones* 171.  
*Convolvulaceae* 73.  
*Copepoden* als Gallenerzeuger 65.  
*Copium* 43, 332; *C.* *teucris* 77, 98.  
*Corallineae* 64.  
*Cornaceae* 73.  
*Cornus* 6, 82, 154, 228.  
*Coronilla* 138, 393.  
*corps roux* in Gallen 233.  
*Corylus* 372, 386; s. *ferner* *Eriophyes avellanae*.  
*Coryphyllie* 108.  
*Crassulaceae* 73, 329 ff.  
*Crataegus* 6, 16, 26, 81, 118, 138 ff., 174 ff., 224, 306 ff., 344, 364, 390.  
*Credneria* 350.  
*Cremastogaster sentellaris* 394.  
*Crepis* 123.  
*Crocidoecysta Froggatti* 37.  
*crowm gall* 47, 184.  
*Cruciferae* 46, 73, 74, 78, 101, 104, 118, 122, 329 ff., 332, 337, 346, 373.  
*Cryptocampus* 39, 45, 331, 334.  
*Cryptophyllaspis* 44.  
*Cryptosiphum* 43.  
*Cucumis* 329.  
*Cucurbita* 274.  
*Cucurbitaceae* 73, 330.  
*Canoniaceae* 73.  
*Cupressineae* 331.  
*Cupula* der Eichel 321, 322.  
*Cupuliferae* s. *Fagaceae*.  
*Cureulionidae* 43 ff.  
*Cuticula* der Gallenepidermis 210.  
*Cuticular epithel* 210.  
*Cyanophyceae* als Gallenerzeuger 50.  
*Cyathien* der Euphorbien nach Galleninfektion 323.  
*Cycadeae*, Wurzellgallen 50, 51, 71, 76, 115, 300, 366.  
*Cycas* 392.  
*Cylindrococcus* 37; *C.* *spiniferus* 37.  
*Cynaeda* 44.  
*Cynipiden*, Zoologisches 41, 283; als Gallenerzeuger 3, 22, 39, 45, 250; Aufzucht 22; Verbreitung 347; Phylogenetisches 389; fossile *C.* 349; Generations- und Wirtswechsel 338 ff.; Teleologisches 397.  
*Cynips* 41, 45, 78, 331, 334; *C.* *aries* 161; *C.* *calicis* 25, 41 ff.; 154, 163 ff.; 224, 319, 321, 339, 384, 389; *C.* *calyciformis* 389; *C.* *caput medusae* 78, 163, 298, 351, 389, 398; *C.* *cericola* 389; *C.* *coronaria* 162; *C.* *conifica* 161; *C.* *glutinosa* 169; *C.* *Hartigii* 164, 298, 398; *C.* *hungarica* 162; *C.*

- insana 25; *C. Kiefferi* 163; *C. Kollari* 11ff. 24, 41ff. 162, 168, 232ff. 241, 245, 304, 316ff. 339, 352, 389; *C. ligniperda* 389; *C. Mayri* 163, 224ff. 228, 245, 400; *C. Panteli* 164; *C. polycera* 162, 169, 298, 389; *C. quercus mellariae* 383; *C. quercus-tozae* 162, 394; *C. Stefani* 162; *C. tinctoria* 9, 25, 389; *C. tomentosa* 164.
- Cynodon* 93, 94, 339.
- Cyperaceae als Gallenwirte 72; androgyne Ährchen 270.
- Cystiphora* 44, 331ff.
- Cystoclonium* 63.
- Cystolithen in Gallen 186, 235.
- Cystoseira* 63.
- Cytisus* 263.
- D**asyneura 44, 332; *D. sisymbrii* 135, 157.
- Dasyscypha Willkommii* 71.
- Daucus* 311, 329.
- Dauergewebe, Beteiligung an der Gallenbildung 252.
- Deckelgallen 359ff.
- Definition der Galle 2.
- Dekapitation, veranlaßt histioide Trophomorphosen 276.
- Delesseria* 63.
- Dematium 273.
- Dendrophagus globosus* 47.
- Derma 386.
- Dermatorcytes mutans* 407.
- Desmarestia* 64.
- Diaspis 44; *D. visci* 37.
- Diastrophus* 45; *D. rubi* 13, 187.
- Diatomeae 63.
- Dichrona* 44.
- Dichtigkeit der Gallen 81ff.
- Dickenwachstum, Bedeutung für die Ontogenie der Gallen 131, 146ff.
- Differenzierung des Gallengewebes 190ff.
- Diffusion des Gallengiftes 285; polarisierende Wirkung 293.
- Dikotyledonen als Gallenwirte 42, 72.
- Dimorphie, sexuelle, bei Gallen 355.
- Diöcie, nach Insektenfraß 273; nach Galleninfektion 128; Herkunft nach Giard 128, 312.
- Dioscoreaceae 72.
- Diplosis 44; *D. coryli gallarum* 386; *D. galliperda* 388.
- Dipsacaceae 73.
- Dipsacus* 97, 329.
- Diptera als Gallenerzeuger 23, 38, 44, 250; Blütengallen 101; Gallen auf Selaginella 106; Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen 331ff.; Aufzucht der *D.* 23; fossile *D.* 350; Verbreitung 347; *D.* in Cynipidengallen 388.
- Dipterocecidien 32, 38.
- Discodermia* 404ff.
- Divergenz der Blätter, abnorme 85, 105.
- Domatien, Definition 5.
- Donnerbesen, Donnerbüsche s. Hexenbesen.
- Doppelgallen 316.
- Dornen auf Gallen 163ff.
- dorsiventrale Schichtenfolge in Gallen 193ff. 228, 411.
- Dorytomus* 45, 253.
- Drogen 7.
- Drüsen in histioiden Gallen 235; Bildung auf der Blattspreite 118; s. ferner Sekrethaare, Sekretorgane.
- Dryas* 141, 346.
- Dryocosmus* 45, 331, 334.
- Dryomyia* 44.
- Dryophanta* 41, 45, 331, 334; *Dr. agana* 389; *Dr. bella* 170; *Dr. disticha* 169, 230; *Dr. divisa* 42, 229ff. 243, 251, 363; *Dr. Dugesi* 170; *Dr. folii* 42, 82, 158, 161, 212ff. 230, 236, 298ff. 353, 382, 398ff.; *Dr. longiventris* 12, 42, 82, 163ff. 209, 228ff. 351ff. 389, 400; *Dr. polita* 170; *Dr. scutellaris* 363; *Dr. similis* 42; *Dr. Taschenbergi* 40ff. 161, 166, 317; *Dr. verrucosa* 42.
- Dünengräser, Gallen 345.
- durchwachsene Gallen 305ff.
- Duvana* 159, 246, 359ff.
- E**chinococcus 406.
- Ectocarpus* 64; *E. Valiantei* 63.
- Eichenrosen 25; s. ferner unter *Andricus fecundator*.
- Eigallen 250.

- einfache Gallen 174.  
 einkammerige Gallen 168.  
 Einteilung der Gallen 79, 170.  
 einzellige Gallen 180.  
 Eichhörnchen, Gallenfresser 384.  
 Eidechsen als Gallenfeinde 385.  
 Einmieter 385 ff.  
 Eiweiß in Gallen 232.  
 Eiweißdrüsen, sog., der Ardisien 50, 366.  
 Elachistidae 39, 45.  
 Elaeagnaceae 73.  
 Elaeagnus 366, 369.  
 Elymus 345.  
 Empetraceae 73.  
 Empetrum 345.  
 Empyrmata 170, 171.  
 Enation 117.  
 Encephalartos 51.  
 endogene Haare 222, 223, 411.  
 Endosperm Bildung nach Galleninfektion 326.  
 Endophyllum 57, 58; *E. sempervivi* 88, 174, 330.  
 endständige Blätter 108.  
 Entomococcidien 32.  
 Entomofauna der Gallen 382.  
 Entorrhiza 59, 60; *E. cypericola* 47; *E. digitata* 59.  
 Entwicklungsdauer der Gallen 350 ff.  
 Entwicklungsgeschichte der Gallen 131 ff.  
 entwicklungsmechanische Anatomie der Pflanzen 177.  
 Ephedra 71, 242.  
 Epiandrium 31.  
 Epiblema 45, 331, 333.  
 Epidermis, Hyperplasie 185 ff.; Hypertrophie 181; *E. der Gallen* 207 ff.  
 Epigynium 31.  
 Epilobium 97.  
 Epithelioma contagiosum 405.  
 Epitrimerus 31; *E. flammulae* 255; *E. trilobus* 92.  
 Equisetineae als Gallenwirte 70.  
 Erica 381.  
 Ericaceae 73.  
 Erineum, Ähnlichkeit mit Intumescenzen 263; Anatomie 215, 227; äußere Erscheinung 136 ff.; Diffusion des Gallengiftes 285 ff.; Erforschungsgeschichte 15, 26; „Paraphysengallen“ 176; vermeintliche Erblichkeit 312; Zellengröße 181, 304; *E. alneum* s. *Eriophyes brevitarsus*; *E. axillare* s. *Erioph. Nalepai*; *E. clandestinum* s. *Erioph. goniothorax*; *E. gei* s. *Erioph. nudus*; *E. ilicinum* s. *Erioph. ilicis*; *E. juglandinum* und *E. juglandis* s. *Erioph. tristriatus* var. *liosoma*; *E. nervale* s. *Erioph. tiliacae* var. *liosoma*; *E. nervale* s. *Erioph. tiliacae* var. *liosoma*; *E. nervisequum* und *E. fagineum* s. *Erioph. nervisequus*; *E. populinum* s. *Phyllocoptes populi*; *E. tiliaceum* s. *Erioph. tiliacae*.  
 Erinose 25.  
 Eriopeltis 44.  
 Eriophyes 31, 273; *E. alpestris* 102, 139, 142; *E. anceps* 100, 115, 123; *E. artemisiae* 253; *E. avellanae* 90, 91, 151 ff., 191, 243 ff., 307, 325, 337, 372, 386; *E. betulae* 84, 386; *E. brevipunctatus* 315, 386; *E. brevitarsus* 81, 137, 215, 218 ff., 353; *E. chondrillae* 87; *E. cladophthirus* 111, 300; *E. coryli gallarum* 84; *E. dispar* 25, 95, 101, 108 ff., 115, 308; *E. diversipunctatus* 80, 153, 171, 188, 191; *E. Doctersi* 184, 288; *E. drabae* 16; *E. empetri* 345; *E. fragariae* 78; *E. fraxini* 24, 86 ff., 117 ff., 130; *E. fraxinicola* 147 ff., 189, 191, 204, 313; *E. galli* 188; *E. germani* 172; *E. gibbosus* 78; *E. goniothorax* 26, 81, 138; *E. heteronyx* 159; *E. hippophaëus* 215; *E. ilicis* 26; *E. laevis* 25, 84, 147 ff., 289; *E. laticinctus* 78; *E. bionotus* 386; *E. Loewi* 111, 115, 364; *E. macrochelus* 26, 144, 200, 343, 386; *E. macrorrhynchus* 26, 81 ff., 141 ff., 233, 292, 315 ff., 378, 386; *E. macrotrichus* 138, 145, 386; *E. menthae* 111; *E. Nalepai* 26, 81, 137; *E. nervisequus* 26, 81, 137, 218; *E. nudus* 137; *E. obiones* 184; *E. ononidis* 95; *E. padi* 26, 144 ff., 188, 315; *E. parvulus* 137; *E. passerinae* 268; *E. pini* 71, 77, 172, 368, 375; *E. piri* 25, 78, 81 ff., 159, 191, 203, 225 ff., 316, 351; *E. pistaciae* 111; *E. populi* 13, 152, 276, 335; *E. psilaspis* 72; *E. pteridis* 70, 91; *E. quadrisetus* 16; *E. Re-*

- ehingeri 123; *E. rudis* 111 ff. 219, 263; *E. Rübsaameni* 345; *E. salviae* 386; *E. sanguisorbae* 137; *E. Schmaradae* 111; *E. similis* 25, 83, 147 ff. 191, 301; *E. stenaspis* 26, 140; var. *plicator* 387; *E. tenuis* 386; *E. tetanotrix* 386; *E. tetratrichus* 26, 140; *E. tenerii* 386; *E. Thomasi* 13, 172, 175, 386; *E. tiliae* 26, 81, 137, 145 ff. 218, 229, 263, 343, 378; *E. tristriatus* 26, 137, 216; var. *erinea* 376; *E. vermiformis* 386; *E. viburni* 82; *E. vitis* 25 ff. 378; *E. xylostei* 26, 141.
- Eriophyidae** (Eriophyinae), Morphologie 31; Impfung 21; Vorkommen auf Blüten 77; auf Flechten 67; Farnen 70; Gymnospermen 71; Verbreitung 346; biologische Arten 342 ff.; Virulenz 343; auf atypischen Wirten 337; Saisondimorphismus der Gallen 338; Beziehungen zu Cocciden 387; ihre Feinde 386; als Inquiline 386; Heliotropismus 355; fossile 350.
- Eriophyidites** 350.
- Erodium** 357 ff.
- Eruca** 118.
- Erysimum** 391.
- Erysipheae** 57.
- Ersatzleitbündel**, Bildung nach Galleninfektion 374.
- Erschöpfung des Wirtsorgans** 377.
- eßbare Gallen** 247.
- etiolierte Gallen** 320; e. Pflanzen, Ähnlichkeit mit den von Gallenerzeugern infizierten 104.
- Eucalyptus** 37, 39, 74, 165, 167, 235, 241, 354.
- Eucecidien**, Definition 5; Bedeutung für den Gallenwirt 366.
- Euglena** 4.
- Eumyidae** 39, 44.
- Eupatorium** 381.
- Euphorbia**, Gallen 12, 77 ff. 103, 107 ff. 174, 199, 267, 300, 306, 319, 323, 337, 341, 379; Parasiten im Milchsafte 46.
- Euphorbiaceae** 73.
- Eurytoma** 389.
- Evetria** 45; *E. resinella* 7, 71, 277, 353.
- Evonymus** 139.
- Excavationes** 170.
- Excoccaria** 387.
- Exerescenciae** 170.
- Exoascaceae** als Gallenerzeuger 54 ff.; organoide Gallen 85; Hexenbesen 113; *E.* auf Farnen 70; Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen 331; Sporenaussaat 356.
- Exoascus** ahitorquus 56, 174; *E. ameurtorum* 202; *E. betulinus* 55, 113 ff. 380; *E. borealis* 113; *E. carpini* 55, 113 ff.; *E. cecidomophilus* 391; *E. cerasi* 55, 113 ff. 300; *E. deformans* 174; *E. epiphyllus* 113; *E. minor* 247; *E. pruni* 56, 80, 176; *E. theobromae* 113; *E. Tosquinetti* 142 ff. 292.
- Exobasidium** 59, 174, 300, 356; *E. azaleae* 247; *E. discoideum* 253; *E. lauri* 16, 60, 130; *E. leucothoës* 60; *E. rhododendri* 25, 161, 297; *E. vacinii* 78, 110, 243, 292, 341; *E. Warmingii* 61.
- Exules** bei Aphiden 36.
- Fagaceae** 73, 74.
- fakultative Gallen** 252.
- Fagus** 6, 8 ff. 26, 81 ff. 114, 137, 140, 150 ff. 158, 179, 192, 211, 218 ff. 222 ff. 229, 235, 243, 252, 268, 276 ff. 296, 344, 350, 375 ff. 387.
- faisceaux d'irrigation** 237, 238.
- Faltengallen** 145.
- Farn gallen** 176.
- Fasziation** nach Galleninfektion 87; an Hexenbesen 114; nach Trauma 266; nach Bakterienbesiedelung 266, 274; nach Insektenfraß 274 ff.
- fausses galls** 3.
- Feigen**, Entomofauna 366.
- Fenstergalle** am Ahorn 181, 188.
- Fett** in Gallen 232.
- Ficus** 76, 186, 193, 238, 298, 314, 326, 366.
- Filicinae** als Gallenwirte 70; Blattdeformationen 91.
- Filzgallen** 174; s. Erineum.
- Finken** als Gallenfresser 384, 399.
- Fioriella** 45.
- Flächenwachstum**, Bedeutung für die Ontogenie der Gallen 131, 138 ff.
- Flagellaten**, phytophage 46.
- Flechten** als Gallenwirte 67.

- Fleischgeschwülste 171.  
 Flugloch der Gallen 355, 362ff.  
 formative Wirkungen der Gallen auf  
 Wirt und Wirtsorgan 372ff.  
*Fragaria* 78.  
 Fragmentation der Kerne 200.  
*Frankia* 174; *Fr. albi* 115, 366; *Fr.*  
*Brunchorsti* 366; *Fr. ceanothi* 366;  
*Fr. subtilis* 366.  
*Fraxinus* 6, 8, 10, 24, 34, 49, 87, 91,  
 130, 134ff, 140, 147ff, 153, 172, 187,  
 204, 209ff, 210, 221ff, 228, 253,  
 277ff, 302, 336, 356.  
 freie Gallen 158.  
 Form der Gallen, Allgemeines 84; Kon-  
 stanz und Variabilität 132.  
 Formspannung, Beteiligung bei der  
 Gallengestaltung 303.  
*Frenchia* 37.  
 Fruchtknotten, Gallen 122, 326; unter-  
 ständige *Fr.*, Vergleich mit Umwal-  
 lungsgallen 327; s. auch *Gynaecium*.  
 Früchte, Gallen 78; Ähnlichkeit der  
 Gallen mit *Fr.* 175, 321.  
*Fucaceae* 63.  
*Fucus* 63, 65.  
 Fundatrix bei Aphiden 36; *F. spuria*,  
*F. vera* 36.  
*Funtumia* 235.  
*Fusarium* 273.  
**G**  
*Galium* 175, 187, 188.  
 Galle, Definition 2.  
 Gallenblüten der Feigen 366.  
 Gallencupula 155, 321.  
 Gallenmutterzelle 185.  
 Gallennabel 151.  
 Gallenstände 83, 181.  
 Gallenwirt 62; Schädigung oder För-  
 derung durch die Gallen 365ff.;  
 Kampfmittel gegen den Gallenerzeu-  
 ger 368ff.; formative und chemische  
 Beeinflussung durch Gallenbildung  
 372ff.  
 galles en corne 25.  
 galles en moisissures 15.  
 galles fausses, galles vrais 3.  
 Gallmilben s. *Eriophyidae*.  
 Gallmücken s. *Cecidomyidae*.  
 Galloide 4.  
 Gallplaster 158, 187, 286.  
*Gamasidae* 386.  
 Gebirge, Verbreitung der Gallen 315.  
 Gefäße der Gallen 237.  
 Gellspreukelung, Ähnlichkeit mit  
 Gallen 263.  
*Gelechia* 45; *G. electella* 333.  
*Gelechiidae* 39, 45.  
 Generationswechsel bei Gallen-  
 erzeugern 337ff.  
*Genista* 172.  
*Gentiana* 346.  
*Gentianaceae* 73.  
 Geographie der Gallenverbreitung  
 348.  
 Geotropismus infizierter Sprosse 114,  
 300; infizierter Wurzeln 301.  
*Geraniaceae* 73.  
*Geranium* 172.  
 Gerbstoffe der Gallen 246.  
 Geruch der Gallen 247.  
 Geschichte der Gallenforschung 7.  
 Geschlechtsorgane, Neubildung nach  
 Galleninfektion 125, 322; ohne Para-  
 siteneinwirkung 270; s. *Andröceum*,  
*Gynäceum*, Pollen.  
 Geschlechtszellen, Einfluß des Gal-  
 lenreizes auf *G.* 311.  
 geschlossene Gallen 173.  
 Getreide, Gallen 346.  
*Geum* 137.  
 Geschmack der Gallen 247.  
 Gewebe der Gallen 179ff, 205ff.;  
 Mangel an Differenzierung 206.  
 Gewebespannungen 187.  
 Gewebezerrörungen 187, 356.  
 Gewohnheitsrassen 341ff.  
*Glechoma* 12, 82, 142, 197, 233, 237ff,  
 315, 358.  
*Globulariaceae* 73.  
*Glycine* 47.  
 Guetaceae als Gallenwirte 71.  
*Gourliea* 119.  
 Grabwespen in verlassenen Gallen  
 394.  
*Gracilaria* 64.  
*Gramineae* 72, 99, 101, 270, 333, 386.  
 Granulationsgeschwülste 402.  
*Grapholitha* 45, 333.  
*Grewia* 192.  
 Größe der Gallen 135.  
*Grünmilea*, Bakterienknotten 50.

- Grundgewebe, Hyperplasie 185; Hypertrophie 181; Veränderung nach der Galleninfektion 225.
- Guttiferae 73.
- Gymnospermae als Gallenwirte 71; Blüten- und Fruchtgallen 77.
- gymnosperme Gallen 175, 176.
- Gymnosporangium 58, 174, 239, 241, 278, 331, 352; *G. clavariaeforme* 110, 339; *G. sabiniae* 339.
- Gynaecium, Neubildung 126; Vergrünung 100; Aufspaltung 101; s. auch Ovulum, Fruchtknoten, Sterilität.
- Gypsonoma 45; *G. aceriana* 240ff. 375.
- Haarbildung bei den Gallen 182; Folge von Auslösungsreizen 323.
- Haare, Morphologie und Entwicklungsgeschichte 214; neue Haarformen auf Gallen 304; Einfluß der Transpiration auf ihre Ausbildung 301; himffällige H. 225; s. auch endogene H.
- Habitus, Veränderung bei Galleninfektion 79.
- hadrocentrische Bündel 237.
- Halbkulturformationen, Gallen 346.
- Halophyten, Gallen 345.
- Haloxylen 268.
- Hamamelidaceae 73.
- Hamamelistes 43.
- Haplocaerinus marsupialis 403ff.
- Haplosporidium potamillae 406.
- Harmandia 44; *H. globuli* 225ff. 400; *H. petioli* 172, 372; *H. tremulae* 320.
- Harpaeticus chelifer 65.
- Harveyella mirabilis 63.
- Harzcocons 7.
- Harzgallen 7.
- Harzgänge in Gallen 235.
- Hedera 37, 50, 172, 241, 290.
- Hefen in Gallen 391.
- Heideflora, Gallen 345.
- Helianthus 266, 276, 320.
- Helichrysum 113.
- Heliozela 45.
- Helminthoecidien 30.
- Hemero-callis 332.
- Hemiptera, Gallenerzeuger 33, 191; fossile 350.
- Hemipteroecidien 32, 33.
- Hemmungsbildungen 5.
- Heraclium 342.
- Herbarien, alte 13; moderne 17.
- Hermaphroditismus nach Galleninfektion 127, 270.
- Heliotropismus bei Gallmilben 355.
- Herbstfärbung nach Galleninfektion 376.
- Heterodera 29; *H. javanica* 330; *H. radicola* 29ff. 76, 200ff. 320, 329, 351, 367; *H. Schachtii* 374.
- Heteroecie der Gallenerzeuger 337ff.; bei Pilzen 57.
- Heteropsammia 407.
- Heteroptera 33.
- Heterothalamus bromioides 7.
- Heterotrophie in Gallen 186, 237, 238, 239.
- Henschenrecken 32.
- Hexenbesen, Erzeuger 55, 57, 60ff. 78, 111ff. 174, 339; Morphologie 110ff.; Größe 87; Krebse 115, 276; auf Psilotum 323; Phänologisches 380; Korrelationen 296; luxurierendes Wachstum 379; Erblichkeit 310; Vermehrung durch Pfropfung 283; nach Trauma 268ff.; nach Tierfraß 274; hexenbesenähnliche Adventivsprosse 120ff. und Blätter 269; s. ferner Melampsorella caryophyllacearum und Exoascus.
- Hexenbesenpflanzen 310.
- Hieracium s. Anacidea hieracii.
- Hippocastanaceae 73.
- Hippophaë 215.
- Hippuris 344.
- Histeroptern 43.
- histioide Gallen, Morphologie 84, 131ff.
- Histiostoma Feroniarum 32.
- Histogenese der Gallen 179.
- Hochblätter, Vermehrung 266.
- Höckerbildung auf Gallen 161ff.
- Holcus 78.
- Holzameisen als Gallenfeinde 385.
- Holzparenchym, Entwicklung nach Galleninfektion 236.
- Holzrose 60ff. 277.
- Homoptera 33.
- Hoplocampa 45.
- Hordeum 329.

- Hormomyia* 44. 332.  
 Hühner als Gallenfresser 384. 399;  
   Kalkbeine 407.  
 Humoralpathologie 256.  
*Humulus* 270. 274.  
*Hyalopterus* 43. 332.  
 hydathodenähnliche Gebilde nach  
 experimenteller Behandlung 283.  
*Hydrocharis* 344.  
*Hydrophyllaceae* 73.  
*Hydrotropismus* 116.  
*Hylastinus* 45; *H. obscurus* 274.  
*Hylesinus fraxini* 277.  
*Hymenoptera*, als Gallenerzeuger 39.  
   45; in Psyllidengallen 387; in Diptere-  
   rengallen 387ff.; ihre Inquilinen und  
   Parasiten 388ff.; Anpassung an be-  
   stimmte Wirtspflanzen 331ff.; s. auch  
   Cynipiden, Tenthrediniden.  
*Hymenopteroecidien* 32. 39.  
 hyperhydrische Gewebe, Ähnlichkeit  
   mit Gallen 261ff.  
*Hypericaceae* 73.  
*Hypericum* 37. 381.  
 Hyperplasie bei der Gallenbildung  
   184ff.  
 Hypertrophie nach Galleninfektion  
   179ff.  
*Hypochoeris* 332. 333.  
*Hypocisida* 10.  
 hypogyne Blüten, Vergleich mit Gallen  
   163.  
 Hypoplasie der Gallendifferenzierung  
   190.  
**I**  
*Ichneumon ficarius* 366.  
*Ichneumonidae* als Feinde der  
   Cecidomyiden und Hymenopteren  
   387ff.  
*Idiococcineae* 37.  
 Imagogallen 173.  
 Immunität gegen Gallenerzeuger  
   371.  
 Impfung, künstliche, der Gallenwirte  
   21.  
 infiltrierendes Wachstum 183.  
 Inflexiones 170.  
 Innengalle 166ff. 188.  
 Innenraum der Gallen 167ff.; ver-  
   ändert durch Einnietler 389.  
 innerliche Gallen 173.  
*Inquilinen* 385ff.; Wirkung auf Gal-  
   lenwachstum und Gallenform 195.  
   318. 389.  
*Insekten* als Gallenerzeuger 32; als  
   Thylaciumerzeuger 407; Spezialisat-  
   ion und Pleophagie 330.  
*Insektenfräß*, organoide Umwand-  
   lungen 273ff.  
 insektenfressende Gallen 399.  
 Instinkt der Gallentiere 336.  
*Internodien*, abnorm lange 85. 103;  
   abnorm kurze 104ff.  
*Intumeszenzen* 262ff. 283. 302; 1. an  
   Gallen 320.  
*Inula* 309.  
 involutive Rollung 140.  
*Isosoma* 39. 45. 334; 1. *agropyri* 285;  
   1. *graminicola* 342; 1. *hyalipenne*  
   345; 1. *Brisehkei* 345.  
*Istrianer*gallen 25.  
**J**  
*Jacquinia* 211.  
 Jahresringe, abnorme, nach Gallen-  
   infektion 375; unvollständige 241.  
*Janetiella* 44. 332; *J. thymicola* 172.  
 japanische Galläpfel 25; s. ferner  
   unter *Schlechtendalia chinensis*.  
*Jassidae* 34.  
*Judenschoten* 25.  
 Jugendformen, Auftreten nach Er-  
   nährungsstörungen 266ff. 323.  
*Juglandaceae* 73.  
*Juglans* 137. 350. 376.  
*Juncaceae* 72.  
*Juncaginaceae* 72.  
*Juncus* s. *Liva juncorum*.  
*Jungermanniaceen* 69.  
*Juniperus* 16. 71ff. 110. 174. 178.  
   241. 267. 278. 333. 352.  
**K**  
*Kakdasinghi* 25.  
 Kalkbeine der Hühner 407.  
 Kammerloch 151. 169.  
 Kampfmittel des Gallenwirtes 368.  
 Kanal in Cynipidengallen 196.  
*Kaninchen* 405.  
 Kaprifikation 8; s. auch *Blasto-*  
   *phaga*.  
 Karzinom 407ff.  
 Kastration, direkte 311; indirekte  
   311; s. auch *castration parasitaire*.

- kataplasmatische Gallen 190; Kern  
s. Zellkern.
- Kladomanie 122, 268; s. auch Hexen-  
besen.
- Kleistogamie 101.
- Klima, Einfluß auf die Gallenbildung  
178.
- Klunkern 24; s. ferner unter Eriophyes  
fraxini 24.
- Knautia 97, 102, 174.
- Knollenbildung, abnorme 276; vika-  
rierende 276; Vergleich mit Gallen-  
bildung 190.
- Knollengallen 176.
- Knoppern 25; s. ferner unter Cynips  
calicis.
- Knopperngallen 174; blattlose 174;  
beblätterte 175.
- Knorrgallen 171.
- Knospelage, Bedeutung für die  
Gallenbildung 81, 145.
- Knospenschuppen, Überproduktion  
95.
- Knospensucht 268; s. auch Hexen-  
besen.
- Kohlhernie s. Plasmodiophora bras-  
sicae.
- konzentrische Leitbündel in Gallen  
237.
- Korallen als Thylaciumwirte 404.
- Kork an Gallen 241ff.
- Korrelationen 295; Änderungen bei  
der Gallenbildung 295.
- kosmopolitische Cecidozoen 329.
- Kräuterbücher 8.
- Krebse 174; s. ferner Mycocecidien und  
Karzinom.
- Krebsbeulen an Hexenbesen 115,  
276.
- Krebstgallen 150.
- Kristalle in Gallen 235; in Steinzellen  
229.
- Kronengalle 47.
- Kuckucksgallen, Kuckucks-  
knöpfe 157, 175.
- Kuckuckspeichel 33.
- Kugelgallen 171.
- Kubbüsch 268.
- Kulturformationen, Gallen 346.
- Kurztriebe, Gallendichtigkeit 84;  
als Ersatz für Blüten 101; abnormale  
Verzweigung 110; K. bei Hexen-  
besen 114, 115.
- Labiatae** 73, 74, 329.
- Lachnus exsicicator 150.
- laciniate Blattformen 89ff.
- Lactuca 329.
- Lärchenkrebs 71.
- Lamellibranchiaten 406.
- Lamium 342.
- Langtriebe, Gallendichtigkeit 84.
- Lariidae 45.
- Larinus 45, 331ff.
- Larix 71, 110, 174, 325, 384.
- Larvengallen 173, 250.
- Larvenkammern 166ff.; gefüllte  
314.
- Lasioptera 44, 333; L. aismae 344;  
L. arundinis 344; L. flexuosa 344;  
L. rmbi 278.
- Lathyrus 341.
- Laubäpfel 8.
- Laubblätter, Umwandlung in Nieder-  
blätter 93ff.; s. auch Blatt.
- Laubholzkrebs 56.
- Laubmoose als Gallenwirte 69, 107;  
organoide Gallen 85.
- Laubwälder, Gallenflora 344.
- Laufmilben 32.
- Lauraceae 73.
- Laurus 16, 34, 60, 130, 208, 211, 213,  
216, 234, 293, 350ff.
- Lauxania 44.
- Lebensdauer der Gallen 350ff.
- Lebermoose als Gallenwirte 68.
- Lecanium 44.
- Ledum 345.
- Legnon 25; L. circumscriptionum s.  
Eriophyes stenaspis; L. crispum  
s. E. tetratrichus; L. laxum s. E.  
xylostei; L. confusum s. E. macro-  
trichus.
- Leguminosae, Wurzelknöllchen 12,  
21, 47, 76, 176, 371; Zoocecidien  
73ff.
- Leisten auf Gallen 161ff.
- Leitbündel in Gallen 190, 236ff, 298;  
Anordnung 298; Einfluß auf Form  
und Größe der Gallen 290ff.; Hy-  
perplasie 185; Orientierung 237; Ver-  
sperrung durch Gallenbildung 373ff.

- Leithbündelring, Sprengung bei Gallenbildung 241.
- Lenticulariaceae 73.
- Lenticellen 241.
- Lepidium 118.
- Lepidodendron 350.
- Lepidoptera als Gallenerzeuger 39. 44; Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen 331ff.; L. auf *Petunga* 97; auf Bakteriengallen 390; in Cynipidengallen 388.
- Lepidopteroecidien 32. 39.
- Lepidosaphes 387.
- Leptomitus 65.
- Lestes 43; *L. viridis* 6. 32.
- Lestodiplosis liviae 387.
- Libocedrus 114.
- Licht, Einfluß auf Gallenbildung 255. 320.
- Liebelia 45.
- Ligninkörper 231.
- Ligustrum 6. 336.
- Liliaceae 72. 329.
- Limnanthemum 344.
- Limobius 45.
- Linaceae 73.
- Linaria 98. 116. 337.
- Lindavopsis caloplacae 68.
- Linsengallen 25.
- Liocleonus 15.
- Lipara 39. 44. 344; *L. lucus* 104. 105. 394.
- Liparis 326.
- Liriomyza 44.
- Livia 43; *L. juncorum* 15. 34. 43. 94. 175. 245. 266. 323. 351. 387.
- Lixus 45. 274.
- Lobesia 45.
- Locustidae 43.
- Löwliola 44.
- Lonchaea 44; *L. lasiophthalma* 93. 94.
- Lonicera 26. 86. 98. 139. 141. 344.
- Lophocolea 68.
- Loranthaceae 61. 73. 277.
- Lotus 175.
- loupe 49.
- Luftwurzeln, Gallen 76.
- Lupinus 47. 340.
- luxurierendes Wachstum nach Galleninfektion 378.
- Luzula 16.
- Lygus spinolae* 270.
- Lyonetia clerkella* 377.
- Lysimachia* 78.
- Lythraceae 73.
- M**acrodiplosis 44; *M. dryobia* 140; *M. volvens* 140.
- Macrolabis 41. 333; *M. Marteli* 12; *M. pavidus* 38.
- Macrophoma 394.
- Macrosiphum 43. 332; *M. solani* 252.
- männliche Gallen 354.
- Magnoliaceae 73.
- maladie digitoire 46.
- Malvaceae 73. 329ff.
- Mantelgallen 173ff.
- Mark, Hyperplasie 188; Zerklüftung 241.
- Markflecke 3.
- Markgallen 132. 157ff. 174.
- Markstrahlen, Entwicklung nach Galleninfektion 236; Hyperplasie 188.
- marzeszierende Gallen 364.
- Maserknollen 241.
- Massalongia 44.
- Matricaria 97.
- Mayetiola 44. 323. 333; *M. poae* 24. 116. 307.
- Mazeration, spontane, des Gallengewebes 197. 358.
- Macrolabis corrugans 342.
- mechanisches Gewebe in Gallen 190. 227; Verteilung 227; Einfluß der Transpiration auf die Ausbildung 302; Teleologisches 397.
- Mecinus 45. 333; *M. barbarus* 250.
- Meconema 43; *M. varium* 32.
- Medicago 16. 76. 94ff. 329.
- MehltauPilze s. Erysiphaceae.
- mehrkernige Gallenzellen 184.
- Melampsora 390.
- Melampsorella caryophyllacearum 71. 112. 115. 268. 339. 370. 378.
- Melandrinum s. Ustilago antherarum.
- Melastoma 143.
- Meleagrina margaritifera 407.
- Melilotus 186. 189ff. 274.
- Melobesia deformans 64.
- Membran der Gallenzellen 204.
- Mentha 111.
- Mercurialis 200ff. 253.

- meristematisches Gewebe, Gallenbildung 251.
- Meristeme in Gallen 241.
- Merogregarina amaroneii 406.
- Mesophyll, Veränderung nach der Galleninfektion 190, 225.
- metaschematische Blüten nach Galleninfektion 101, 115; nach Ernährungsanomalien 271.
- Metastasen 184.
- meteorologische Faktoren, Einfluß auf Gallenbildung 179.
- Miarus 45.
- Micrococcus 379.
- Micromyces zygomonii 64.
- Micronematus 45.
- Migrantes alatae bei Aphiden 36.
- migrierende Aphiden 35.
- Mikiola 44; *M. fagi* 8, 11, 12, 82, 154, 179, 211, 235, 243, 313ff, 316ff, 350, 375.
- Mikrosporidien 406.
- Milben in Aphidengallen 387; s. ferner Eriophyiden und Acarina.
- Milchröhren in Gallen 235.
- Mimikry bei Gallen 400.
- Mindarus 43.
- Miniergänge 13; s. Lyonella.
- Mischgallen 317.
- Mischinfektion durch gallenerzeugende Pilze 380, 391ff.
- Mistel, Aschengehalt 245.
- Mompha 45.
- Monadineae 47.
- Monoblepharis 65.
- Monarthropalpus 44.
- Mondringe 3.
- monoembryonale Gallen 176.
- Monokotyledonen als Gallenwirte 72.
- Monophadnus 45.
- Moorflora, Gallen 345.
- Moosäpfel 24; s. ferner unter Rhodites Rosae.
- Moosrose 325.
- Moraceae 73.
- Moragallen 25, 246.
- Morphoga 45.
- Morphologie der Gallen 75.
- morphostatische Oberflächenspannung 303.
- Mündungswall der Beutelgallen 147.
- Musaceae 72, 329.
- Muscari 126.
- Muscidae s. Emmyidae.
- Mycel, Verteilung in den Gallen 195.
- Mycococcidien, ihre Erzeuger 51ff.; Variabilität der Form 132; kataplastischer Charakter 191; Anatomie 227; Mycelverteilung 195; *M.* als Markgallen 159; Gestaltungsursachen 397.
- Mycodomatien 5, 52.
- Mycogone 66.
- Mycorrhizen 52, 65, 366; Zellkerne 202; Cellulosebildungen 204.
- Mycozococcidien 393.
- Myopites 44, 331, 333.
- Myrica 350, 366.
- Myricaceae 73.
- Myricomyia 44.
- Myrionema amboinensis 29.
- Myrmecocystus melliger 383.
- Myrsinaceae 73.
- Myrtaceae, Hexenbesen 113.
- Mytilaspis 44; *M. fulva* 382.
- Mytiliden 64.
- Myxobolus Pfeifferi 405.
- Myxomycetes 46.
- Myzoxylus 43, 76; *M. laniger* 132, 150, 191, 239ff, 278, 320, 367, 370.
- Myzus 43; *M. ribis* 143, 191, 224, 244, 296, 332.
- Nachfolger in Gallen 383.**
- Nadelwald, Gallenflora 344.
- Nährhaare 220.
- Nagelgallen 174.
- Najaden 406.
- Nanismus, parasitär bedingter 379.
- Nanophyes 45, 184, 333; *N. pallidus* 361, 362; *N. telephii* 294.
- Napfgallen 176.
- Narren, Narrentaschen 56, 80.
- Narrenbüschel, Narrenköpfe 270.
- Narregallen 176.
- Nasturtium 135, 157.
- Nebenblätter, Verlaubung 266; Verlängerung der Lebensdauer durch Galleninfektion 379; Umwandlung in Laubblätter 96; abnorm starke Ausbildung 94, 95.

- Nebenraum in Gallen 169, 175.  
 Nectarosiphum 43.  
 Nectria 114; *N. ditissima* 56.  
 Nektar auf Gallen 383ff.  
 Nematoden, Gallenerzeuger 29; an Moosen 69, 107; auf Pilzen 66; Ortsbewegung 346; Impfung 21; Pleoplagie 329; Schaden und Nutzen für die Gallenwirte 367; in Feigen 366; als Feinde der Dipteren 388; s. ferner Tylenchus und Heterodera.  
 Neottia 204, 366.  
 Nepticula 45.  
 Nepticulidae 45.  
 Nerium 50.  
 Neubildung von Organen 85, 115ff.  
 neue Zellformen in Gallen 303.  
 Neuroptera 32, 43.  
 Neuropteroecidien 32.  
 Neuroterus 41, 45, 331, 334, 397; *N. albipes* 42; *N. baccarum* 14, 24, 42, 134, 160ff., 168, 175, 203, 225ff., 229, 287, 317, 321, 351ff., 378, 389; *N. funipemis* 42, 82, 161, 389; *N. laeviusculus* 25, 42, 161, 214, 233, 353, 389; *N. lenticularis* 12, 24ff., 42, 81ff., 132, 168, 175, 208, 222ff., 233, 321, 353, 377, 384, 389, 399; *N. numismalis* 12, 42, 81ff., 132, 161, 181, 222ff., 229, 233, 241, 304, 351ff.; *N. saltans* 361ff.; *N. tricolor* 42, 203, 229, 232, 352; *N. vesicator* 42, 159ff., 196.  
 Nodositäten s. Phylloxera.  
 Nosema longifilum 406.  
 Nostoc lichenoides 68.  
 Nostocaceae als Gallenerzeuger 50; auf Cycadeen 71; auf Moosen 68.  
 Notommata Werneckii 16, 29, 64, 180, 197, 255, 264, 307, 392.  
 Nukleolen in den Zellen der Gallen 199.  
 Nuphar 344.  
 Nyctaginaceae 73.  
 Nymphaea 344.  
 Nymphaeaceae 73.  
 Nyssa 6.  
**Obstgärten**, Gallen 346.  
 Obione 184.  
 Oecocelis 45.  
 Oedemata 170.  
 Oenothera 379.  
 Öffnungsmechanismen der Gallen 228, 356ff.  
 Ökologie der Gallen 343.  
 Öllücken in Gallen 235.  
 Olea 48, 49, 390ff.  
 Oleaceae 73.  
 Oligotrophus 44, 333; *O. annulipes* 81ff., 154, 158, 188, 192ff., 222ff., 228, 235, 313, 376; *O. betulae* 78, 362, 365; *O. bursarius* 82, 142, 176, 197, 315, 358; *O. capreae* 193ff., 229, 237, 290, 302, 316ff., 397; *O. corni* 83, 154, 228; *O. Lemeci* 186; *O. Reaumurianus* 168, 181, 314, 360ff.; *O. sabiniae* 72; *O. Solmsii* 83, 180ff.; *O. taxi* 107.  
 Olpidiaceae als Gallenerzeuger 52, 53.  
 Olpidium 53.  
 Olpidiopsis saprolegniae 65.  
 Omphalia 66.  
 Onagraceae 73.  
 Onobrychis 329.  
 Ononis 95.  
 Oocccidien 250.  
 Oocytriaceae als Gallenerzeuger 53.  
 Oolyse 123.  
 Oomyceen als Gallenerzeuger 53, 54.  
 Opisthocelis 37.  
 Opuntia 78, 314, 379.  
 Orchideae 72; Luftwurzalgallen 76; Mycorrhiza 369.  
 organoide Gallen 13, 84ff., 265, 353; o. Trophomorphosen 265ff.  
 Origanum 113, 300.  
 Orneodes 45, 333.  
 Orneodidae 39, 45.  
 Orseolia 44.  
 Ortalis 44.  
 Orthoptera 32, 43.  
 Orthopteroecidien 32.  
 Oscinis 44.  
 Osmomorphosen bei den Gallen 261ff.  
 Otiorrhynchus 406.  
 Ovula, Umwandlung in Sprosse 121; s. Placentarsprosse.  
 Ovularblättchen 124.  
 Oxalidaceae 73.  
 Oxya 44.

- Pachypappa** 43.  
**Palissadenparenchym** in Gallen 225, 233.  
**Paläontologie** der Gallen 349.  
**Pamene** 45.  
**Panascierung** der Gallen 233; *P.* des Wirtes nach Galleninfektion 381.  
**Panicum** 148, 153.  
**Pantelliella** 45.  
**Papaver** 53, 194, 342.  
**Papaveraceae** 73.  
**Papilionaceae** 333; Fruchtgallen 78; Nebenblätter 94; s. auch Leguminosae.  
**Pappus**, Vergrünung 101.  
**Paraphysengallen** 176.  
**Paraphytopus** 31.  
**Parasiten** der Gallenerzeuger 383 ff.; Wirkung auf die Gallenbildung 314, 389.  
**Parenchymatisation** bei der Gallenbildung 190.  
**parenchyme primordial morbide** 187.  
**Parinarium** 159, 360.  
**Parmelia** 68.  
**Parthenogenese**, Cynipiden 40 ff.  
**Parthenokarpie** 326.  
**Passifloraceae** 73.  
**Pavetta**, Bakterienknoten 49, 50.  
**Pediaspis** 45; *P. aceris* 78, 161, 212, 227, 243, 382.  
**Pelargonium** 268, 271.  
**Pelatea** 45.  
**Pelorien** 98.  
**Pemphigus** 37, 43, 332, 387; *P. bur-sarius* 227, 241, 247, 289, 313, 377 ff.; *P. cornularius* 10, 25, 135, 148, 235, 238, 245 ff., 350, 357, 364, 375; *P. follicularius* 140; *P. marsupialis* 145, 221, 301, 313, 356; *P. retroflexus* 140; *P. semilunaris* 10, 139 ff., 191, 222 ff., 227, 356; *P. spirothecae* 87, 155, 167, 176, 191, 221, 227, 241, 313 ff., 352, 356, 377, 391; *P. vesicarius* 357, 364.  
**Pemphyga** 171.  
**Penicillium** in Gallen 391.  
**Perenoptera angustipennis** 7.  
**Perianth** der Moose 327.  
**Peridermium** 71.  
**Perigon** der Gallen 175, 176.  
**Periplaneta** 406.  
**Peritheciengallen** 176.  
**Perlen** der Muschel 407.  
**Perlsucht** des Rindes 403.  
**Peromata** 170.  
**Peronium aciculare** 65.  
**Peronospora** 356; *P. parasitica* 54, 97, 102, 174, 330, 373, 391 ff.; *P. Radii* 97; *P. viticola* 377.  
**Peronosporaceae** als Gallenerzeuger 54, 100.  
**Perrisia** 44, 71; *P. asparagi* 333; *P. axillaris* 95; *P. capitigena* 107, 172, 306, 319; *P. crataegi* 118, 175, 224, 306 ff., 364, 390; *P. epilobii* 97; *P. ericina* 381; *P. filicina* 70, 139; *P. fraxini* 134 ff., 167, 172, 187, 209 ff., 221 ff., 228, 302, 356; *P. gali* 175, 187; *P. genisticola* 172; *P. hyperici* 381; *P. ignorata* 94 ff.; *P. loricis* 110, 384; *P. lotharingiae* 311; *P. marginatorquens* 139; *P. muricatae* 333; *P. persicariae* 139 ff., 216 ff., 351; *P. phytomatis* 77; *P. rosarum* 236, 377; *P. salicis* 300; *P. subpatula* 319; *P. taxi* 172; *P. tiliamvolvens* 80, 133, 205, 211, 243 ff.; *P. ulmariae* 154, 221 ff., 235; *P. urticae* 315 ff., 346, 388; *P. veronicae* 105, 175, 215 ff., 351.  
**Petalodie** 101 ff.  
**Petunga** 97.  
**Peucedanum** 99, 100.  
**Peziza Willkommii** 174.  
**Pflanzenzopf** 171.  
**Pfropfversuche** mit Gallen 282.  
**Phacosoma** 34.  
**Phänologie** der Gallen 350 ff.; der Hexenbesen 380.  
**Phaeophyceae** als Gallenerzeuger 63; als Gallenwirte 63.  
**Phagocytose** 368 ff.  
**Phanacis** 45.  
**Phanerogamen** als Gallenerzeuger 59, 60, 61.  
**Phialodiscus** 159.  
**Phillyrea** 10, 363.  
**Phleum** 16.  
**Phloeococcis** 45.  
**Phlomis** 215.  
**Phoradendron** 60, 61.

- Phorbia* 44.  
*Phorodon* 43.  
*Phragmidium subcorticium* 390.  
*Phragmites* 104ff. 333. 344. 394.  
 Phycocecidien 51.  
*Phycomycetes* als Gallenerzeuger 53;  
 als Gallenwirte 66.  
 phylogenetische Anatomie 177.  
*Phylogenie*, Aufschluß durch die Gal-  
 len 324ff.  
*Phyllactinia guttata* 377.  
*Phyllaphis* 44.  
 Phylleriaceae 26.  
*Phyllerites* 350.  
*Phyllerium* 15. 26; *Ph. vitis* s. *Eriophyes vitis*.  
 Phyllidomanie 266.  
*Phyllocoptes* 31; *Ph. convolvuli* 245;  
*Ph. coronillae* 138; *Ph. populi* (*Eri-  
 nemum populinum*) 11. 137. 206. 349.  
 Phyllocoptinae 31.  
 Phylloclie 99.  
*Phylloxera vastatrix* 36. 44. 76. 133.  
 150. 307. 332. 338. 364. 370. 387.  
*Physoderma* 53. 345.  
*Physopoden* 33.  
*Physopus* 33.  
*Phytenua* 77.  
 Phytocecidien 28.  
*Phytolyma lata* 357.  
 Phytomorphosen 260.  
 Phytomyxinae 46.  
*Phytomyza* 44.  
*Phytophysa Treubii* 51.  
 Phytoptocecidien 31.  
 Phytoptose 25.  
*Phytothylacien* 402.  
*Pieridium* 152.  
*Pieris* 275.  
*Pilea* 51.  
*Pilobolus* 65. 180.  
 Pilze als Gallenerzeuger 51ff.; auf  
 Flechten 68; Pilzen 66; Algen 64;  
 Erzeuger von Hexenbesen 112;  
 Pleophagie 330; Wirtswechsel 339;  
 Einfluß der Leitbündel auf ihr  
 Wachstum 291; Mischinfektion 319.  
 391; P. auf Gallen 390ff.; auf Ceei-  
 dozoen 391; P. als Gallenwirte 65ff.;  
 Verbreitung 348.  
*Pimpinella* 92.
- Pinus* 7. 47ff. 58ff. 114ff. 172. 235.  
 275ff. 342. 368. 375.  
 Pirolaceae 73.  
*Pirus* 6. 25. 76ff. 80ff. 139. 150. 159.  
 174. 203. 225ff. 278. 309. 320. 329.  
 339. 346. 351. 367. 370. 377.  
*Pistacia* 8. 10. 25. 111. 135. 139ff.  
 148. 222ff. 227. 235. 238. 245ff. 332.  
 336ff. 350. 357ff. 375.  
*Pisum* 263.  
 Pittosporaceae 73.  
 Placentarsprosse 121. 123ff. 325.  
*Plagiotrochus* 45. 331. 334.  
*Planckonia* 44.  
 Plantaginaceae 73. 329. 330. 333.  
*Plantago* 250.  
*Plasmodiophora brassicae* 25. 46.  
 76. 174. 185. 330. 364. 367.  
*Plasmopara nivea* 330; *Pl. pygmaea*  
 380.  
*Platanus* 350.  
*Platyptilia* 44.  
*Pleolpidium monoblepharidis* 65; *Pl.  
 apodyae* 65.  
 Pleomorphie der Gallenhaare 216.  
 Pleophagie der Ceidozoen 329ff.  
*Pleotrachelus fulgens* 53. 65. 180.  
 Pleurocecidien 79; Einteilung nach  
 Thomas 171; nach Houard 172.  
*Pleurotus* 66.  
*Plicia* 171.  
*Plistophora* 406.  
*Plowrightia morbosa* 56.  
 Plumbaginaceae 73.  
 plurilokuläre Gallen 168.  
*Poa* s. *Mayetiola poae*.  
*Pocillopora* 404.  
 Pocken 25; s. ferner unter *Eriophyes  
 piri*.  
*Podocarpus* 200. 204. 366.  
*Podosphaera oxycanthae* 390.  
 Polemoniaceae 73.  
 Pollen, Kerne nach Galleninfektion 311.  
 Polycladie 268; s. auch Hexenbesen.  
 polyembryonale Gallen 176.  
*Polygala* 300.  
 Polygalaceae 73.  
*Polygonum* 139ff. 216ff. 351. 398.  
 Polyporaceae 66. 73.  
*Polyporus* 66.  
 Polystellie 241.

- Pomaceae 159, 332.  
 Pomelia 269.  
 Pontania 39, 45, 175, 227, 232ff, 256, 279ff, 292, 309, 313ff, 318ff, 331, 334ff.; *P. pedunculii* 161; *P. proxima* 82, 185, 203, 212, 236, 243, 281, 290, 351, 385, 390; *P. salicis* 161, 210, 241, 354, 378; *P. vesicator* 82, 290, 373, 385, 390, 397.  
 Populus 6, 11, 34, 43, 80, 87, 95, 108ff, 115, 132, 139, 142, 152ff, 155, 167, 172, 176, 191, 206, 221, 225ff, 227, 240ff, 247, 276, 289, 301, 308, 313, 320, 332ff, 335, 338, 344, 349ff, 352, 356ff, 364, 372, 375ff, 380, 391.  
 porizide Gallen 356.  
 Porricondyla 44.  
 Portulacaceae 73.  
 Postflorationsvorgänge, verglichen mit der Gallenbildung 326.  
 Potamilla 406.  
 Potamogetonaceae 72.  
 Potentilla 37, 77, 137, 220, 365.  
 Poterium 137.  
 Prädiaktionsstellen für Gallenbildung 80ff.  
 primäre Gewebe der Gallen 206.  
 Primula 273.  
 Primulaceae 73, 329.  
 Proactica 45.  
 Procecidien 32, 34; Definition 6.  
 Proktotrupiden als Feinde der Cecidomyiden u. Hymenopteren 387ff.  
 Proliferation (Prolifikation) in Blüten 101; endokarpische (intracarpellare) 121ff.; frondigene 117.  
 Prosopis Kriechbaumeri 394.  
 Pronuba 367.  
 prosoplasmatische Gallen 190; Gewebedifferenzierung 227ff, 298; Korrelationen 297ff.; Selbstdifferenzierung 299; strukturelle Reize 324.  
 Prothallien der Farne 71.  
 Protomyces gravidus 56; *Pr. macrosporus* 56, 346; *Pr. pachydermus* 56, provisorische Gallen 338.  
 Prunus 6, 26, 48, 56, 83, 88, 113, 144ff, 176, 188, 220, 225ff, 247, 283, 301, 344, 367, 391, 393.  
 Psamma 345.  
 Psectrosema 44.  
 Psenides 385.  
 Pseudhormomyia 44.  
 Pseudobulbillen bei Schaginella 97.  
 Pseudocecidien 57, 138, 179, 367; Definition 6.  
 Pseudocephalodien 67.  
 Pseudocommis vitis 47.  
 Psilotum 69, 115, 323.  
 Psylla 43, 332; *Ps. ledi* 345.  
 Psyllidae 34, 43, 250, 411.  
 Psylliodes 45.  
 Psyllopsis 43; *Ps. fraxini* 34, 140; *Ps. fraxinicola* 34.  
 Pteridium 70, 91, 139.  
 Pteridophyten als Gallenwirte 69.  
 Pteris 120.  
 Pterochlorus 44.  
 Pterophoridae 39, 44.  
 Pterophorus 44; *Pt. microdactylus* 381.  
 Ptyelus spumarius 34.  
 Puccinia 58; *P. adoxae* 201; *P. agropyri* 16; *P. arhenateri* 112; *P. caricis* 16, 55, 346; *P. Desvauxii* 380; *P. Rübsaameni* 113, 300; *P. Schneideri* 113.  
 Pulicaria 273.  
 Punicaceae 73.  
 Putonella 44; *P. marsupialis* 225, 226.  
 Pyrenochytrium aureum 330.  
 Pyrenogonidien 404ff.  
 Pyralidae 44.  
 Pyxidiocecidien 359.  
**Q**uercus 8ff, 25, 26, 71, 140, 331, 341, 368, 370, 391; s. ferner Andricus, Biorrhiza, Cynips, Dryophanta, Neuroterus, Trigonaspis.  
**R**adiäre Gallen 288; Schichtenfolge in Gallen 194ff.  
 Rädertiere 29.  
 Räuber in Gallen 383.  
 Ramalina 67.  
 Raudrollungen, Anatomie 227.  
 Ranunculaceae 73, 344.  
 Ranunculus 271, 274, 330, 373.  
 Raphanus 53, 100, 275, 381, 391.  
 Ratte, Krätzmilbe 407.  
 Raupen, Beziehungen zu Gallen 385.

- rayon d'activité cécidogénétique 294.  
 Regeneration der Gallen 320.  
 Reize, allgemeine 321; s. strukturelle Reize und Auslösungsreize.  
 Reizfeld, Form und Ausdehnung 290.  
 reizphysiologisches Verhalten infizierter Pflanzenteile 300.  
 Reseda 124.  
 Resedaceae 73.  
 Retinisporagallen 267.  
 revolute Rollung 140.  
 Rhabdophaga 44. 331ff.; Rh. heterobia 205. 337ff. 390; Rh. rosaria 38. 93. 105ff. 171. 307; Rh. saliciperda 38; Rh. salicis 109. 231. 316. 374.  
 Rhamnaceae 73.  
 Rhamnus 6. 140ff. 144. 292. 344.  
 Rhinocola 43; Rh. speciosa 34. 132.  
 Rhizidiaceae 53. 64.  
 Rhizochilus antipathum 406.  
 Rhizoctonus 41.  
 Rhizophidium Beyerinckii 47. 340. 366; Rh. radicecola 21. 47. 340. 366. 368ff. 371.  
 Rhizophidium Dicksonii 64.  
 Rhodites 45. 235. 307. 334; Rh. eglanteriae 161. 195. 243. 318ff. 391; Rh. Mayri 12. 187. 280. 335; Rh. rosae Sff. 12. 22ff. 82ff. 164ff. 175. 187. 280. 318. 320. 325. 335. 352ff. 364. 370. 375. 378. 384. 388. 398; Rh. rosarum 12. 162. 166. 175. 243. 313. 385. 391.  
 Rhodiola 152.  
 Rhodochytrium spilanthis 54.  
 Rhododendron 25. 102. 139. 142. 346.  
 Rhodomela 64.  
 Rhodophyceae als Gallenerzeuger 63; als Gallenwirte 63.  
 Rhodymenia 64. 65.  
 Rhopalomyia 44. 331; Rh. artemisiae 107. 234; Rh. cristaegalli 333; Rh. Valerii 333; Rh. foliorum 379; Rh. hypogaea 77. 274; Rh. millefolii 357; Rh. tanaceticola 82. 129.  
 Rhopalosiphum 44. 332; Rh. nymphaeae 344.  
 Rhus 25. 146.  
 Rhynchota 33. 43; Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen 331ff.  
 Ribes 143. 172. 224. 244. 296. 344. 346. 351.  
 Riesenzellen in Gallen 184. 200. 374.  
 Rindenrosen 277.  
 Röhrenblüten, Umwandlung in Zungenblüten 97.  
 Roestelia 174. 195; Rh. cancellata 339; Rh. lacerrata 16. 339.  
 rogna 49.  
 Rollblätter 139.  
 roncet 266.  
 Rosa s. Rhodites, Perisia rosarum.  
 Rosaceae 73. 74. 333.  
 Rosmarinus 400.  
 Rubiaceae 50. 73. 74. 204.  
 Rubus 6. 13. 43. 56. 78. 187. 278. 288. 312.  
 Ruderalflora, Gallen 346.  
 Rüben, Kropf 409.  
 rückschreitende Metamorphose 103.  
 Rüsselmilben 32.  
 Rumex 53. 76. 125. 330.  
 Runzelgallen 143.  
 Ruppia 46. 185. 344.  
 Rußtaupilze auf Gallen 301; formative Wirkungen 274.  
 Rutaceae 73.  
**Saccharomyces neoformans** 403.  
 Saftäpfel 25; s. ferner Exobasidium rhododendri 25.  
 Sagittaria 344.  
 Saisondimorphismus der Gallen 338.  
 Salicaceae 73. 74. 331ff.  
 Salicornia 345.  
 Salix 6. 24. 93. 96. 100. 105ff. 109ff. 139ff. 147ff. 152. 171. 193ff. 205. 229. 233. 253. 274ff. 300ff. 307. 316. 333. 337. 344ff. 350. 370. 374ff. 386.  
 Salsola 345.  
 Salvia 247. 386.  
 Sambucus 92. 139. 266. 332. 344.  
 Samenblüten der Feige 366.  
 Santalaceae 73.  
 Saxifragaceae 73.  
 Saperda 45; S. populnea 43.  
 Sapholytus undulatus 389.  
 Saprolegnia 65.  
 Saponaria 102. 273.

- Saprophyten in und auf Gallen 391.  
*Sarcinastrum urosporae* 63.  
*Sarcomata* 170.  
*Sarcophycus* 63.  
*Sarothamnus* 388, 393.  
*Saxifraga* 61, 97.  
*Scabiosa* 122, 123, 271ff.  
*Scardia boleti* 66.  
*Scaurus* 406.  
 Schattengallen 179.  
 Scheiden der Blätter, abnorme Förderung 94.  
 Scheidentriebe 275.  
 Scheinwirtel 108.  
 Scheitelzelle an Gallen 129.  
 Schildgallen 171.  
*Schinzia* 59; *S. ahi* s. *Frankia subtilis*.  
*Schizomyia* 44, 333.  
*Schizoneura* 44, 332; *Sch. lamuginosa* 146, 214, 335, 357, 364, 384; *S. uhni* 139, 293, 356.  
 Schlafäpfel 24; s. ferner unter *Rhodites rosae*.  
 Schlauchgallen 176.  
*Schlechtendalia chinensis* 146, 148, 149.  
 Schleim, von Gallen ausgeschieden 225.  
 Schnecken, Beziehungen zu Gallen 385.  
 Schraubengefäße in Gallen 237.  
 Schrumpfung des Gallengewebes 189.  
 Schutz der Gallen gegen ihre Feinde 398ff.  
*Sciadopitys* 325.  
*Sciapteron* 44.  
*Sclerocecis* 45.  
*Scolaeoecidien* 250.  
*Scolytidae* 45.  
*scopazzi* s. *Hexenbesen*.  
*Serophulariaceae* 73, 74, 330, 333.  
*Scymnus* 387.  
*Secale* 25, 78.  
*Sedum* 294.  
 Sekretmergenzen 224.  
 Sekrethaare 224, 304.  
 Sekretzellen 234.  
 sektoriale Vergrünung 100; sektoriale Panaschierung 233.  
 Küster, Gallen, sekundäre Gewebe der Gallen 206, 239ff.  
*Selaginella* 69, 106.  
*Selandria* 45; *S. temporalis* 70.  
 Selbstdifferenzierung in Gallen 299, 324.  
 Selektionstheorie und die Gallen 368.  
*Semasia* 45.  
*Sempervivum* 88.  
*Senecio* 274.  
*Sepeдонium* 66.  
*Septoria convolvuli* 377.  
*Seriatopora* 404.  
*Sesia* 44, 333; *S. melliformis* 388.  
*Sesiidae* 39, 44.  
 Sexuales bei Aphiden 36.  
 Sexuparae bei Aphiden 36.  
*Shepherdia* 366.  
*Sibiria* 45, 333.  
*Sideropora* 403ff.  
*Silene* 77.  
*Sinapis* 391.  
*Sipha* 44.  
*Siphocoryne* 44, 332; *S. xylostei* 86, 98.  
*Sisymbrium* 118, 124, 391ff.  
 Sklereiden s. Steinzellen.  
 Sklereidenhaare 222, 304.  
 Sklerenchym in Gallen 225, 229.  
*Smicronyx* 45.  
*Smyrnagallen* 25.  
 Sodomsäpfel 25.  
*Solanaceae* 73, 271, 329.  
*Solanum* 53, 77, 111, 300, 367.  
*Sonchus* 188.  
 Sonnengallen 179.  
*Sorbus* 25, 344, 351.  
*Sorosphæra juncei* 47; *S. veronicae* 46, 184.  
*Sorosporium Aschersonii* 113.  
*Sparganium* 344.  
*Spathula stemalis* 38.  
 Spezialisierung der Cecidozoën 329ff.  
 spezifisches Gewicht der Gallen 234.  
*Sphacelaria* 63, 64.  
*Sphaeroclinus* 317.  
*Sphaerococcus* 37.  
*Sphäropsidae* 56.  
*Sphaerotheca Castagnei* 6; *Sph. pauciflora* 390; *Sph. phytophila* 391.  
*Sphagnaceae* 69, 345.

- Spilanthes* 54.  
*Spilographa* 44.  
*Spiraea* 5, 154, 221ff. 235.  
 Spiralgallen, Spiralloekengallen 155.  
     176; s. femer Pemphigus spirothece.  
 Spitzgallen 171.  
 Spongien als Thylaciumwirte 404ff.  
 Sporenaussaat 356.  
*Sporomyxa* 406.  
 Sporozoön als Thylacienerzeuger 403ff.  
 springende Gallen 361.  
*Squamationes* 171.  
 Stachelkrone auf Gallen 162.  
*Stachys* 122.  
 Stärke in Gallen 232, 246.  
*Stagmatophora* 45.  
 Stammutter bei Aphiden 36.  
*Staurosoma parasiticum* 407.  
*Stefaniella* 44, 333; *St. trimaeriae* 294.  
 Stenzellen in Gallen 225, 229ff.;  
     Zellinhalt 229; Verdickungsformen  
     229ff.; sekundäre Veränderungen  
     231.  
*Stenolechia* 45.  
 Sterilität der Gallenwirte 380.  
 Sternparenchym der Gallen 234, 262;  
     Teleologisches 398.  
 Stickstoffgehalt der Gallen 245.  
*Stictodiplosis* 44, 333.  
*Stipa* 218.  
*stipulae adnotae* 96.  
 Stockkrankheit 25, 95.  
 stoffspeichernde Gewebe in Gallen  
     232.  
 Stoffwanderung, Beeinflussung durch  
     Miniergänge und Gallen 377.  
*Stomata* der Gallen 210ff. 264; An-  
     thocyan 236.  
 Strahlenblüten, Umwandlung in  
     Scheibenblüten 97.  
 Strandpflanzen, Gallen 345.  
*Streblonemopsis irritans* 63.  
 strukturelle Reize 321, 324.  
*Styracaceae* 73.  
*Styrax* 102.  
*Sycophaga* 45.  
 Sukkulenz der Gallen 198.  
 Symmetrieverhältnisse der Gallen  
     167.  
*Symydobius* 44.  
*Synchytriaceae* 53.  
*Synchytrium* 174, 199, 285ff. 314;  
     *S. anomalum* 330; *S. mercurialis*  
     200ff.; *S. myosotidis* 182, 220; *S.*  
     *papillatum* 137, 180, 220, 339, 357ff.;  
     *S. pilificum* 77, 137, 220, 365; *S.*  
     *rubrocinetum* 220; *S. taraxaci* 182ff.  
*Synergus incrassatus* 389; *S. melano-*  
     *pus* 389; *S. Reinhardi* 11, 389; *S.*  
     *Thaumacera* 389; *S. variabilis* 389;  
     *S. vulgaris* 389.  
*Synophrus* 45; *S. politus* 241.  
*Syringa* 111, 114, 296, 336, 364.  
 Syrphiden in Aphidengallen 387.  
**Tamaricaceae** 73.  
*Tamarix* 10, 361.  
*Tamus* 333.  
*Tanacetum* 129.  
*Taphrina* 15; *T. aurea* 142; *T. cornu-*  
     *cervi* 54, 56, 129, 391; *T. Laurencia*  
     120; *T. Tosquinetti* 56; s. auch  
     *Exoascus*.  
*Taraxacum* 56, 183.  
 Tarsonemiden in Milbengallen 386.  
*Tarsonemus Caestrinii* 218; *T. phrag-*  
     *mitidis* 344; *T. spirifex* 87.  
*Taxodium* 114.  
*Taxus* 72, 107.  
*Tegonotus aeromius* 386.  
 Teilung, nachträgliche, von Gallen-  
     zellen 184.  
 Teleologie der Gallen 395.  
*Tenthredinidae* 39, 45; fossile 350.  
*Tephritis* 44, 334; *T. megacephala*  
     309.  
 terminale Laubblätter 108.  
**Ternströmiaceae** 73.  
*Tetramyxa* 344; *T. parasitica* 46, 185;  
     *T. triglochimis* 46.  
*Tetraneura* 37, 44; *T. compressa* s.  
     *Colopha compressa*; *T. pallida* 83;  
     *T. ulmi* 8, 10, 83, 90, 176, 188, 203,  
     293, 313, 334, 335, 339, 353, 356ff.  
*Tetranychus* 32.  
*Tetrastichus eriophyes* 387.  
*Tettigonia* 43; *T. viridis* 34.  
*Tenerium* 37, 77, 98, 332, 386.  
*Thamnoclonium* 28.  
*Thamnurgus* 45, 333.  
**Theaceae** 73.  
**Thymelaeaceae** 73.

- Thecodiplosis 44.  
 Thelokavia chaetogastris 406.  
 thelygene Kastration 127.  
 Theobroma 113.  
 Thesium 380.  
 Thrips 33.  
 Thujopsis 71, 121.  
 Thylacien 402ff.; äußere 76; innere 404.  
 Thylaciumwirte 403ff.  
 Thymelaea 268.  
 Thymus 13, 113, 175, 208, 323, 345, 386.  
 Thysanoptera 33.  
 Thysanopteroecidien 32, 33.  
 Tiefland, Verbreitung der Gallen 346.  
 Tilia 26, 73, 80, 82, 133, 137, 139ff., 145ff., 168, 172, 181, 197, 205, 211, 218, 229, 234, 243ff., 263, 285, 343ff., 360ff., 374, 378.  
 Timaspis 45.  
 Tineidae 45.  
 Tingidae 43.  
 tissu cicatriciel 196.  
 Tod, physiologischer, der Gallen 352ff.  
 Toddalia 322.  
 Torilis 323.  
 Torsionen 87, 155.  
 Tortricidae 39, 45.  
 Toxoptera 44.  
 Tracheiden in Gallen 236.  
 transitorische Gallen 338.  
 Transpiration der Gallen 244; Bedeutung bei der Gewebedifferenzierung 301.  
 Traumatomorphosen bei den Gallen 261ff., 277.  
 Trematosphaeria parmiana 68.  
 Trichiaceae 47.  
 Trichilia 411.  
 Trichinen 406.  
 Trichosoma 66.  
 Trichome s. Haare.  
 Trichopsylla 43; Tr. Walkeri 140, 141, 292.  
 Triebspitzengallen 104ff.; Blattform 93; Blattstellung 105ff.  
 Triecphoridae 33.  
 Trifolium 25, 78, 95, 271ff., 274, 329, 340.  
 Triglochin 46.  
 Trigonaspis 45, 331, 334; Tr. crustalis 251; Tr. megaptera 42, 134, 237, 243; Tr. renm 42, 82, 175, 212, 255, 320, 351ff., 400.  
 Trioza 43, 332; Tr. aegopodii 34; Tr. alacris 34, 208, 211, 213, 216, 234, 293, 351; Tr. centranthi 13, 87, 101, 247; Tr. Kiefferi 144.  
 Triticum 153, 279, 285, 342.  
 Triumphetta 274.  
 Trockensubstanz der Gallen 244ff.  
 Trombididae 32.  
 Tropaeolum 266.  
 Trophomorphosen bei den Gallen 261ff.  
 Trotteria 44.  
 Trypeta 44, 331, 333; Tr. Scudderi 7.  
 Trypoxylon figulus 394.  
 Tuberculina persicina 380.  
 Tuberkeln an Tieren 402; an Pflanzen 47.  
 Tuberositäten des Rebstockes 37, 133; s. auch Phylloxera.  
 Turgor, Herabsetzung durch die Gallentiere 290.  
 Tichius crassirostris 186, 189ff.  
 Tylenchus 29, 141, 159, 373; T. agrostidis 29; T. Davainii 30, 69; T. devastatrix 30, 78; T. fuscicola 30, 64; T. phlei 16.  
 Tylogonus agavae 47.  
 Typha 344.  
 Typhlocyba 407.  
 Tyroglyphinae 32.  
 Überernährte Gallen 320.  
 Überproduktion von Organen 115.  
 Ulmaceae 73.  
 Ulmus 6, 8ff., 83, 90, 139, 146, 159, 187, 214, 293, 315, 335, 339, 353, 356ff., 364, 376.  
 Umbelliferae 73, 74, 330ff.  
 Umbilicus 184.  
 ungeschlossene Gallen 158.  
 Umwallung, doppelte 154; unvollkommene 151, 152.  
 Umwallungsgallen 132, 150ff.; gegliederte 165ff.; Verwachsung 189; Ätiologie 289.  
 Umwallungsthylacien 403ff.  
 unfertige Gallen 203ff., 263, 301, 313.

- milokuläre Gallen 168.
- Fredineae als Gallenerzeuger 55, 57, 356; Hexenbesen 112; Heteroöcie 339; Krümmung des Wirtsorganes 373; organoide Gallen 85; biologische Arten 340ff.
- Frelia 44.
- Urobasidium rostratum 391.
- Frocystis 59.
- Fromyces 58; *U. pisi* 78, 103, 108, 174, 199, 267, 341, 379; *U. scutellatus* 78, 108, 267, 323.
- Urophlyctis alfalfae 76; *U. leproides* 53, 182; *U. Rübsaamens* 53; *U. Oliverianus* 350; *U. pulposa* 196.
- Urophora 44, 331ff.
- Urospora 63.
- Urtica 16, 55, 315, 346, 388.
- Urticaceae 73, 331.
- Ustilagin 283.
- Ustilagineae, Erzeuger von Gallen 56ff.; organoide G. 85; Hexenbesen 113; Prolifikationen 123; Celluloseseiden 369; Sporenaussaat 356; Infektionsstatistik 369.
- Ustilago 58; *U. antherarum* 125ff, 198, 279, 311, 365; *U. avenae* 311, 346; *U. bromivora* 123; *U. caricis* 126; *U. greviae* 159, 192; *U. hazadae* 16; *U. maydis* 25, 56, 76, 123, 126, 201ff, 212, 271, 283, 325, 346, 374; *U. Reiliana* 59; *U. saponariae* 102; *U. segetum* 123; *U. Trenbii* 398; *U. Vaillantii* 126; *U. Vriesiana* 60, 113.
- Vaccinium 78, 110, 179, 243, 291, 300, 341, 345.
- Valeriana 13, 89, 90, 122, 337.
- Valerianaceae 73.
- Valerianella 102, 247.
- Variabilität der Gallenform 85, 86.
- Variationen, Gallen als V. 305.
- Vaucheria s. Notommata Werneckii.
- Vegetationspunkt in Akroecidien 79.
- vegetatives Wachstum der Gallenwirte 380.
- Verbänderung s. Fasziation.
- Verbasum 393.
- Verbenaceae 73.
- Verbreitung der Gallenerzeuger 346ff.
- Vererbung bei Gallen 310ff.
- Verflüssigung von Gewebe 196.
- Vergrünung 99ff, 122, 274; unvollkommene 100; sektoriale 100; Chlorophyllförderung 203; Lebensdauer 353; nach Wurzelschädigung 272ff.
- verirrte Gallen 315.
- Verklebung von Wespenei und Pflanzengewebe 289.
- verlassene Gallen 313; Besiedelung durch Tiere 394.
- Veronica 37, 46, 100, 105, 115, 122ff, 175, 184, 215ff, 351.
- Verschuß, äußerer und innerer, der Gallen 169.
- versprengte Gewebsanteile 189.
- versteinerte Gallen 349.
- verstümmelte Gallen 320.
- vertikale Verbreitung der Gallen 346.
- Verwachsung bei der Gallenbildung 189.
- Verwundung bei der Galleninfektion 259, 277, 278, 284.
- Verzweigung, abnorme 85, 108.
- Viburnum 6, 82ff, 180ff, 227, 304, 344.
- Vicia 341.
- vielkammerige Gallen 168.
- vielkernige Gallenzellen 184.
- vingerzickte 46.
- Viola 102, 139.
- Violaceae 73.
- Virulenz der Gallenerzeuger 343, 371.
- Viscum 37, 59.
- Vitaceae 73, 329.
- Vitex 411.
- Vitis 11, 25ff, 48, 76, 133, 137, 150, 266, 307, 338, 350, 364, 370.
- Vögel, Gallenfresser 384, 399.
- vorschreitende Metamorphose 103.
- Vulgärnamen der Gallen 24.
- W**achs 211.
- Wachstumsrichtung, Ablenkung durch Gallenbildung 372.
- Wanderungen der Cecidozoen 347ff.
- Wanzen 33.
- Wassergehalt der Gallen 196, 243ff.
- Wasserlothen als gallentragende Sprosse 80.
- Wasserpflanzen, Gallen 344.

- weibliche Gallen 354.  
**Weidenrosen** s. *Rhabdophaga rosaria*.  
**Wirrsträuße** 308, 379; s. ferner *Eriophyes dispar*.  
**Wirrzopf** 24, 100ff., 110, 171, 175, 308, 325, 364, 367; Blütenprolifikationen 122; Fasziation 114; Holzkröpfe 275ff.; Inquilinen 386.  
**Wirtsorgane**, chemische Zusammensetzung 247; Größe 378ff.; Lebensdauer 378ff.  
**Wirtswechsel** bei Gallenerzeugern 337ff.  
**Würmer** als Gallenerzeuger 29; als *Thylacium*erzeuger 403ff.  
**Wüstenpflanzen**, Gallen 345; Ächchengallen 367.  
**Wundkork** 242; in *Pontania*-Gallen 281; Richtung der Zellteilung 294.  
**Wundreiz**, Fortleitung 290; Kombination mit Gallenreiz 303.  
**Wurzelkropf** 32.  
**Wurzeln**, Gallen auf W. 76; Verzweigungsanomalien 115.  
**Wurzelschößlinge** als galleutragende Sprosse 80.  
  
**Xestophanes** 45.  
*Xyleborus xyloterus* 394.  
*Xylococcus filiferus* 197.  
  
**Yucca** 367.  
  
**Zannichellia** 46, 54, 344ff.  
*Zea* s. *Ustilago maydis*.  
**Zellen** der Gallen 198; Größe 198; Wassergehalt 198; Zellenwachstum bei Gallenbildung 4; Zellteilung bei der Gallenbildung 184ff.; Richtung der Zellteilung 186ff.; Zellfusionen in Gallen 196.  
**Zellkerne** in Gallen 199; Teilung 184, 200; degenerative Veränderungen 202; abnorme Vergrößerung 4; Kernfusion 200; Kernplasmarelation 199; Karyophysen 4; Beteiligung an der Zerstörung der Parasiten 369.  
**Zellmembran**, Lösung 196, 374.  
**Zerfall** alter Gallen 364.  
**Zenxidiplosis** 44.  
*Zieria* 68.  
**Zoococcidien** 28ff.  
**Zoomorphosen** 260.  
**Zoothylacien** 402.  
**Zostera** 344ff.  
**Zotten** auf Gallen 164ff.  
**Zucker** in Gallen 246; zuckerausscheidende Gallen 383.  
**Züchtung** der Cecidozoön 21ff.  
**Zungenblüten**, abnorme Produktion 97.  
**zusammengesetzte Gallen** 174; zusammengesetzt-radiäre G. 195.  
**Zwangsdrehung** 87.  
**Zwangsformen** an Gallen 132; der Haare 222.  
**Zweigsucht** 110, 268; s. auch *Hexenbesen*.  
**Zwerggallen** 313.  
**zygomorphe Blüten**, Umwandlung in aktinomorpe 97.  
**Zygophyllaceae** 73.

Druck von Fischer & Wittig in Leipzig.







NORTH CAROLINA STATE UNIVERSITY LIBRARIES



S01944723 U