

PROBLEMATIK DER GALLENFORSCHUNG

Mit 18 Abbildungen

Von DR. FRITZ ZWEIGELT, Wien

Um auch dem diesem Thema Fernerstehenden und dem Laien die Lektüre dieses Aufsatzes zu erleichtern, bzw. in dieselbe einzuführen, seien einige grundsätzliche Bemerkungen vorausgeschickt.

Die hier besprochenen Gallen haben mit dem zoologisch-medizinischen Begriffe „Galle“ nicht das mindeste zu tun. Die Gallen, die hier besprochen werden, sind krankhafte Reaktionen eines meist pflanzlichen Organismus, bzw. seiner Organe auf einen von außen her kommenden — und zwar von einem lebenden Organismus ausgehenden — kontinuierlichen Reiz. Es ist bedauerlich, daß für zwei so verschiedenartige Begriffe in der deutschen Sprache nur ein einziger Fachausdruck besteht. Genau so stellt in unserer Sprache der Begriff „Krebs“ absolut nichts Einheitliches dar. Während man in der Humanmedizin unter „Krebs“ jene eigenartigen, in ihrem Wesen noch immer nicht befriedigend erforschten Wachstumsprozesse versteht, die organ- und schließlich lebenszerstörend und durch die Metastasen in alle möglichen Organe vordringend ihre maligne Natur erkennen lassen, versteht man unter „Krebs“ in der Phytopathologie richtungslose Wucherungen an den verschiedenen Pflanzenorganen, deren Erreger sehr wohl bekannt sind. So erzeugt das Bacterium tumefaciens knollige Wucherungen an den Wurzeln der Obstbäume und anderer Pflanzen, ein anderes Bacterium den gefürchteten Kirschenkrebs, der Ascomycet *Nectria galligena* bei Infektion offener Frostrisse den offenen oder geschlossenen Krebs am Apfelbaum, die Blutlaus *Schizoneura lanigera* den gefürchteten Blutlauskrebs des Apfelbaumes usw. Alle diese Wucherungen, die oft bedeutenden Umfang annehmen können, sind im Sinne der Phytopathologie echte Gallen.

Gallen (Cecidien) können sich an Pflanzen wie an Tieren bilden. Die äußere Erscheinung ist außerordentlich mannigfaltig. Die verschiedenen Versuche einer Einteilung etwa in Acro- und Pleurocecidien oder in Pseudo- und Eucecidien befriedigen nicht. Als Erreger kommen in der Pflanzenwelt sowohl Tiere wie Pflanzen in Frage. Daß die Wolfsmilch durch den Erbsenrost als Ganzes deformiert wird, gehört ebenso hierher wie die Wirkung des Pilzes *Albugo candida* auf *Capsella bursa pastoris*, oder die Bildung von Knöllchen an Leguminosen durch Knöllchenbakterien oder die Mycorrhiza der Orchideenwurzeln. Die Zoocecidien sind aber weitaus in der Mehrzahl. Älchen (Fadenwürmer) können Wurzelknöllchen erzeugen, bei Weizen „Gichtkörner“, Milben erzeugen bei vielen Pflanzen Knospensucht, Vergrünung von Blütenblättern, Filzrasen auf Blättern, Verkräuselungen. Unter den Insekten sind es die Gallmücken und Gallwespen vor allem (Galläpfel, Klunkern, Wirrzöpfe usw.), aber auch die Blattläuse (viele Arten von Pemphigus, *Schizoneura*, *Tetraneura*, *Phylloxera*, *Aphis* usw.), die Gallen verschiedener Art hervorrufen. Eines ist wesentlich: Gallen entstehen nur

unter dem biochemischen Einfluß eines aus dem Wirtes Nahrung schöpfenden Organismus. Auch Eier können schon Gallenreize aussenden. Aber nur solange der Parasit lebt, saugt oder frißt und wächst, wächst auch die Galle. Hört der Lebensprozeß des Parasiten auf, bleibt auch die Galle „stehen“.

Nach dieser Einleitung wende ich mich den eigenen, durch mehrere Jahrzehnte geführten Untersuchungen zu. Je weiter der Abschluß meines Gallenwerkes (F. ZWEIGELT, „Blattlausgallen, Histogenetische und biologische Untersuchungen an Tetraneura- und Schizoneuragallen. Die Blattlausgallen im Dienste prinzipieller Gallenforschung“, Paul Parey, Berlin, 1931) zurückliegt, umso reifer wird mir die Erkenntnis, daß es bei aller Fülle des Neuen doch nur ein Anfang war und daß hinter vielem noch Fragezeichen stehen.

Als ich vor mehr als 30 Jahren damit begonnen hatte, vom Studium der Saugtätigkeit der Blattläuse hinüberzugreifen zur Erforschung der im Gefolge von Blattlausbesiedelung einsetzenden fremdartigen Gewebestrukturen und Formveränderungen, da war ich mir weder der Schwierigkeiten der Untersuchungen selbst, noch der Fülle von Teilproblemen bewußt gewesen, die herandrängen würden. Der Weg, den ich damals gegangen bin, war neu. Die meisten Forscher erhofften von der Extensivierung, von einer mehr minder oberflächlichen Untersuchung möglichst vieler Gallentypen tiefere Einblicke, ich erwartete alles von der Intensivierung, von der vergleichenden und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung einiger weniger Typen im Rahmen einer einzigen Pflanzenart. Obwohl auch die Versuchstätigkeit einen breiten Rahmen ausfüllte, lag der Schwerpunkt meiner Arbeit und Methodik in der mikroskopischen Untersuchung im Sinne der „Physiologischen Pflanzenanatomie“ HABERLANDTs, meines einstigen Lehrers. Aus dem mikroskopischen Bilde wollte ich das Letzte herausholen, das verborgen lag. Die histologische Entwicklungsgeschichte sollte die sukzedanen Umbildungen und Neubildungen klarstellen, vor allem auch die Frage der physiologischen Bedeutung bestimmter anatomischer Strukturen im Gallenbild.

Das Studium beispielsweise des Spaltöffnungsapparates an Aphidengallen und der aus vergleichend anatomischen Untersuchungen einerseits der normalen Blattanatomie des Verwandtschaftskreises von *Ulmus*, andererseits verschiedener auf anderen Pflanzenarten und -gattungen vorhandenen Zooecidien gewonnene Einblick in die Funktionsgemäßheit bzw. Bedeutungslosigkeit dieses Apparates an den diversen Ulmenblattlausgallen ermöglichte zugleich wertvolle Rückschlüsse auf die normale Anatomie des Durchlüftungsapparates.

Die vergleichende Anatomie der Blätter im Verwandtschaftskreise von *Ulmus* lenkte schließlich die Aufmerksamkeit auf die Möglichkeit, Strukturen, deren Erklärung aus physiologischen Ursachen nicht möglich bzw. gerechtfertigt war, auf das Gebiet der Phylogenetik zu verlagern und aus dem Aufleben schlummernder Strukturen, sozusagen „aus dem Familiengedächtnis“ zu erklären. So hat sich nicht nur das

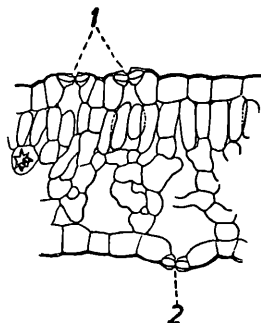


Abb. 1

Stehengebliebene
Schizoneuragalle.

- 1 Pathologische dorsale Stomata,
2 Normale ventrale Stomata.

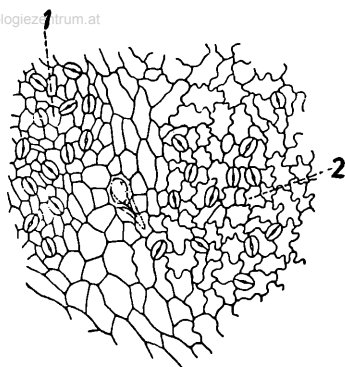


Abb. 2

Pathologische Undulation der Epi-
dermiszellen-Seitenwände an *Ulmus*
montana pendula.

- 1 Normale Zone,
2 Pathologische Zone.

Auftreten dorsaler Stomata bei Tetraneura- wie bei Schizoneuragallen (Abb. 1), sondern auch die merkwürdige Undulation der Epidermiszellen-seitenwände (Abb. 2) als phylogenetisches Problem erkennen lassen. Ebenso wie dorsale Stomata zu einem Zeitpunkte entstehen können, da sie noch bedeutungslos sind, und verschwinden können, wenn sie eine Bedeutung haben sollten oder könnten, also als ephemere Bildungen gar keine Funktion ausüben, ebenso setzen sich entgegen allen physikalischen Voraussetzungen trotz des beim starken Dehnungswachstum vorhandenen bedeutenden Zuges die Undulationen der Seitenwände durch, auch dort, wo sie der normalen Anatomie entweder ganz fehlen oder nur sehr schwach ausgeprägt sind.

Neben diesen Untersuchungen, die die Topographie bestimmter Gewebesysteme festlegen und nach Möglichkeit erklären sollten, liefen andere, die das Studium verschiedener Gallen, also Gallen verschiedener Erreger auf demselben Substrat und wieder andere, die das Studium der Gallen desselben Erregers auf verschiedenen Substraten betrafen. Um zunächst bei den letzteren zu bleiben, so ergaben sich namhafte Unterschiede im Gewebebau, in der Art der Haarbildung, der Spaltöffnungen usw., die alle zeigen, daß das Insekt zwar der Erreger der Galle ist, daß das Gewebe jedoch in seinen feineren Details eine Funktion der Entwicklungsfähigkeit und Reaktionsfähigkeit der Pflanze ist, daß der Gallenerreger zwar einen bestimmten Gallentypus auslöst, die Pflanze aber als Wirt den gesamten feineren Bau beherrscht. So fehlen zum Beispiele bei *Ulmus montana atropurpurea* im Innern von Tetraneura-Gallen die

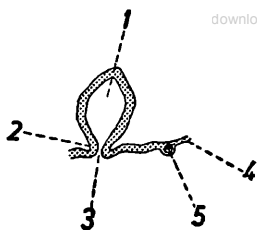


Abb. 3

Tetraneura-Kugelgalle.

- 1 Galle im engeren Sinne,
- 2 Gallenhals,
- 3 Galleneingang,
- 4 Normales Blattgewebe,
- 5 Normaler Blattnerv.

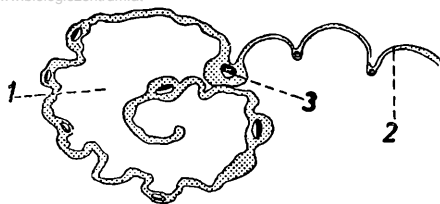


Abb. 4

Schizoneura-Rollgalle.

- 1 Gallenzone.
- 2 Gesunde Blatthälfte,
- 3 Mittelnerv.

Stomata, die bei *Ulmus montana Dampieri* Wedreï so auffallend sind; ebenso sind die Stomata auch an der Gallenaußenseite fast gänzlich unterdrückt, ein Beweis dafür, daß die Form *atropurpurea* eine viel schwächere stomatäre Potenz hat als die Form *Dampieri* Wedreï.

Für das Problem des spezifischen Gallenreizes ist es von allergrößter Bedeutung, Gallen verschiedener Erreger auf demselben Substrat zu vergleichen. Mir lagen damals *Tetraneura*- und *Schizoneura*-gallen sowohl auf *Dampieri* Wedreï wie auf *atropurpurea* vor. Die pathologischen Ergebnisse sind bei aller Einfachheit der Gewebestrukturen grundlegend verschieden: *Tetraneura ulmi* macht Kugelgallen (Abb. 3), *Schizoneura ulmi* dagegen Rollgallen (Abb. 4). Beide Gallen tragen auf demselben Substrat verschieden gebaute Haare usw. Eine Lückenepidermis gibt es nur bei *Tetraneura*. Die Öffnung der alten Gallen erfolgt bei beiden Typen ganz verschieden, bei den Kugelgallen durch Aufreißen größerer Lücken, bei *Schizoneura* durch Aufrollen.

Im Gegensatz zu *Dampieri* Wedreï und *atropurpurea* bildet die Form *pendula* normalerweise nur *Schizoneura*-gallen und nur nach künstlicher Infektion auch „minderwertige“ *Tetraneura*-gallen. Es haben also einerseits die Wirtspflanzen ihre spezifische Entwicklungspotenz, andererseits die Erreger ihre spezifische Gestaltungspotenz.

Einen besonders tiefen Einblick in das Kräftespiel gewähren die sogenannten Mischinfektionen. Wenn eine *Tetraneura* — die Mutterläuse erscheinen im Frühjahr bis um 7 Tage später als die Fundatrices der *Schizoneura* — auf einem von *Schizoneura* schon infizierten Substrat saugt, so entsteht eine Galle mit stark verändertem Aussehen und abweichendem anatomischen Bau. Da das Reizfeld der *Schizoneura* viel größer ist und sogar die Hälfte eines ganzen Blattes beherrschen kann,



Abb. 5

Abb. 5. Normale Tetraneuragalle.
Keine Individualisierung von Blatt-
nerven.

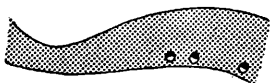


Abb. 6

Abb. 6. Querschnitt durch die Wand einer
Mischgalle (Tetraneura auf Schizoneura-
substrat) auf *Ulmus montana Dampieri*
Wedrei. Kolossale Unterschiede in der
Wanddicke

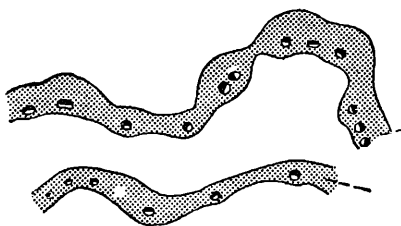


Abb. 7

Abb. 7. Zwei verschiedene Zonen einer
Mischgalle (Tetraneura auf Schizoneura-
substrat) auf *Ulmus montana atropur-
purea*. Teilweise Individualisierung der
Blattnerven.

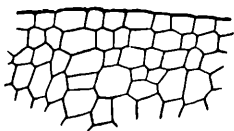


Abb. 8

Abb. 8. Normales Gewebe der Außen-
wand einer Tetraneuragalle.

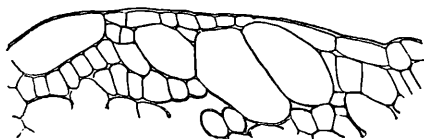


Abb. 9

Abb. 9. Riesenepithel einer Mischgalle
(Tetraneura auf Schizoneurasubstrat)
auf *Ulmus montana atropurpurea*.



Abb. 10

Abb. 10. Passive Dehnung im Epidermis-
bereich einer Mischgalle (Tetraneura
auf Schizoneurasubstrat) auf *Ulmus*
montana atropurpurea.

so ist naheliegend, daß die dadurch aktivierten fremdartigen Tendenzen in gewissem Ausmaße weiterwirken und mit jenen der später eingreifenden Tetraneura-Infektion irgendwie in Konflikt kommen, additiv oder juxtapositorisch wirken, den Gallencharakter der Tetraneura, die dann schließlich auf einem engen Infektionsbezirk allein Besiedlerin, also Reizquelle ist, in der ersten Zeit der Entwicklung oder vielleicht dauernd beeinflussen und so morphologisch wie anatomisch fremdartige Bilder auslösen.

Um so nur einiges aus der Fülle herauszugreifen: An Dampieri Wedrei kann eine Tetraneuragalle auf Schizoneurasubstrat eine übernormale Größe erreichen. Die Außenseite des Gallenhalses ist reicher an Schizoneurakriterien, die dorsalen Stomata sind hier Reizeffekte der Schizoneura, während die Innenseite keine Schizoneuramerkmale aufweist. Die Galle selbst trägt deutlich Schizoneurastruktur (primär, vor dem Eingreifen der Tetraneura); als sekundäre Strukturen trägt sie (nach dem Aufhören des unmittelbaren Schizoneurareizes) gewaltige Entwicklungsstörungen in Gestalt und Größe, Schwankungen in der Wanddicke, als Zeichen wohl eines andauernden Schizoneuraeinflusses (Abb. 6 im Vergleich zu Abb. 5).

An atropurpurea hat sich eine einzige Mischgalle gefunden: Im Gegensatz zum normalen Bilde trägt diese oberflächlich Rillen und Runzeln und reichlich Haare. Merkwürdigerweise fehlt hier im Gallenhals jede Primärstruktur der Schizoneura völlig. Dagegen zeigen die Sekundärstrukturen ungleiche Wanddicke mit der Tendenz zur Individualisierung der Blattnerven, die aber nicht so extrem nach der Innenseite der Galle verlagert erscheinen (Abb. 7).

In anatomischer Hinsicht stehen Entwicklungsförderungen und Hemmungen nebeneinander. Zonenweise treten Riesenzellen auf entweder in der Epidermis selber oder in der Hypodermis, ich habe das als „Riesenzellenepithel“ bezeichnet (Abb. 8, 9). Passive Dehnungen der Außenepidermis finden sich streckenweise und verraten die ungeheuren Gewebespannungen, die bei der normalen Tetraneuragalle in der Innenepidermis zum Lückengewebe führen (Abb. 10 im Vergleich zu Abb. 8).

Die Hyperplasie, das entwicklungsgeschichtliche Hauptkriterium der Tetraneuragalle, kann in solchen Mischgallen fast ganz verschwinden, im vergallten Blatt können Hyperplasie und Hypertrophie lokal nebeneinander liegen. Die Erfolge der Schizoneurainfektion im vergallten Blatt äußern sich 1. in der Aufprägung von primären Strukturen und 2. in der Einengung des Reizfeldes.

In solchen Mischgallen, die untereinander so große Unterschiede aufweisen, kommt zum Ausdruck, daß eine erstmalige und einmalige Beeinflussung des meristematischen Blattgewebes durch die Schizoneura dauernde Strukturabweichungen der aufgesetzten Tetraneuragalle aufprägen kann. Maßgebend bleibt hier zweifellos das Zeitintervall zwischen den beiden Primärinfektionen, also der Zeitraum, während dessen das

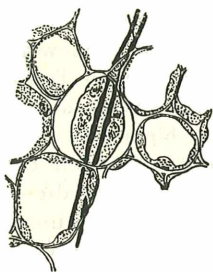


Abb. 11

Abb. 11. Intracelluläres Saugen von *Aphis rumicis* auf *Evonymus europaeus*. Die Zelle ist plasmolysiert.



Abb. 12

Abb. 12. Stichkanal von *Aphis rumicis*. Der Kanal ist von Speichel umgeben.

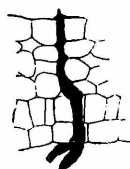


Abb. 13

Abb. 13. Der Einstich einer Blutlaus hat ein ganzes Blatt durchsetzt und ist auf der entgegengesetzten Seite wieder hinausgefahren.

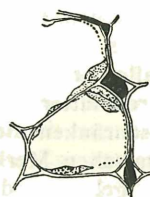


Abb. 14

Abb. 14. Desorganisation der Zellkerne im Bereich des Stichkanales bei *Evonymus europaeus*.

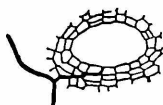


Abb. 15

Abb. 15. Aussaugen einer Öldrüse durch die Wermutblattlaus bei *Artemisia absinthium*.



Abb. 16

Abb. 16. Borstenbündelscheide im Phloem von *Evonymus europaeus*.

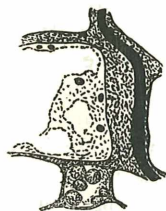


Abb. 17

Abb. 17. Stärkeauflösung und Zellulosescheidenbildung im Bereich des Stichkanales der Rosenblattlaus.



Abb. 18

Abb. 18. Plasmolyse im Stichbereich und Giftwirkung auf die Zellkerne der betroffenen Zellen.

Gewebe bereits und ausschließlich Schizoneuraimpulsen ausgesetzt gewesen war. Ferner ist — und auch das darf nicht überraschen — von Wichtigkeit, welche *Ulmus-montana*-Form das Substrat abgegeben hat. Die weitgehende Tendenz, das einheitliche Gefäßbündelsystem einer reinen Tetra-neuragalle unter großen Dickenschwankungen zu „Blattnerven“ aufzugliedern, zeigt den schweren Schizoneuraeinfluß, und es bleibt zu überlegen, ob nicht diese Gewebe trotz der unmittelbaren Abwesenheit der Schizoneurafundadrices im Tetraeurabereich doch als Fernwirkung dieser zu gelten haben. Es ist schließlich auch zu überlegen, daß der Nahrungsstrom für die Ernährung der Tetraeurafundatrigenien in der Tetra-neuragalle doch Gefäßbündel passieren muß, die unmittelbar im Bereiche der Schizoneuragallenwirkung liegen. Hier stoßen wir wohl in ein ganzes Bündel offener Fragen vor.

Wenn ich hier auf alle diese Dinge hinweise, so muß ich besonders unterstreichen, daß ich die durch meine eigenen Untersuchungen gewonnenen Einblicke fast ausschließlich dem Mikroskop verdanke, nur dieses hat die Aufhellung all dieser Fragen leisten können. Wenn man Gallenwerke, soweit sie sich auf den inneren Bau der Cecidien einlassen, durchblättert, so sind die anatomischen Beschreibungen recht dürftig und beschränken sich auf eine fast nur rein deskriptive Aufzählung der anatomischen Merkmale eines verhältnismäßig späten Entwicklungsstadiums. Sie gehen an der Aufgabe vorüber, das Mikroskop in allen Entwicklungsphasen anzusetzen und so ein gegebenes Material wirklich auszuschöpfen, während die vielen in diesem kurzen Aufsätze nur angedeuteten interessanten Details aus meinem Gallenbuche den Erfolg der mikroskopischen Untersuchungsmethode klar erkennen lassen. Es ist zum Beispiel möglich, bei aller Variabilität der Haarbildungen, bei aller Mannigfaltigkeit im Bau und in der Verteilung der Stomata usw. einerseits das Walten der einen oder der anderen Blattlausart, andererseits die Erbmasse der Pflanzenart bzw. -unterart oder Form zu unterscheiden und zu erkennen.

Es hat in der Naturforschung Zeiten gegeben, da man Hand in Hand mit der fortschreitenden Vervollkommnung der Mikroskope fast nur auf diesem Wege Fortschritte in der Erkenntnis zu erzielen gesucht hatte. Sie wurde abgelöst durch das Zeitalter biologischer Experimente, denen die mikroskopischen Untersuchungen nicht parallel gegangen sind. Eine gewisse Oberflächlichkeit solcher Arbeiten ist oft nicht zu verkennen. Hat sich doch fast kein Naturforscher mit den „langweiligen“ Blattlausgallen befaßt, die im fertigen anatomischen Bild so wenig des Interessanten zu bieten vermochten. Und doch habe ich sie geradezu zum Schlüssel der Gallenforschung machen können. Gerade die Zoocecidien werden, als im Grenzgebiet zwischen Zoologie und Botanik liegend, vielfach von reinen Zoologen behandelt, denen häufig das notwendige botanische Rüstzeug fehlt, so daß Oberflächlichkeiten im Urteil wie in der Beschreibung fast unvermeidlich geworden sind. War die Abkehr von der rein mikroskopisch-mikrotomtechnisch arbeitenden beschreibenden Zoologie

und Botanik — in der Zoologie war vor etwa vierzig Jahren eine wissenschaftliche Arbeit auf einer anderen Basis fast nicht denkbar — verständlich, so ist es heute an der Zeit, zu ihr zurückzukehren, freilich unter Anwendung neuester Methoden und Einrichtungen, die ein tieferes Eindringen möglich machen; ich komme am Schluß bei der Fluoreszenzmikroskopie noch einmal darauf zurück.

Die Gallenforschung hat aber auch in jenes große Problem hineingeführt, das seit weit über hundert Jahren die Gemüter beherrscht und erregt hat, die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtungen für den Parasiten, also eine sogenannte „fremddienliche Zweckmäßigkeit“, die den Philosophen Erich BECHER im Jahre 1917 zur Aufstellung einer Hypothese eines „überindividuellen Seelischen“ im Dienste der fremddienlichen Zweckmäßigkeit geführt hat. Meine Untersuchungen, auf die ich hier nur kurz hinweisen kann, haben auch in diese Verwirrung menschlichen Geistes Licht gebracht. Daß die Gallen heute eine Existenznotwendigkeit für ihre Bewohner darstellen, die aus nichtreaktiven Geweben gar nicht mehr zu saugen vermögen, das beweist noch durchaus nicht, daß sie um dieser Existenznotwendigkeit willen entstanden seien. Es muß dem „Zeitalter“ der Gallen doch ein anderes vorausgegangen sein, in dem die Vorfahren unserer gallenerzeugenden Parasiten noch frei gelebt haben, also auch frei leben konnten, ohne deshalb zugrunde gehen zu müssen. Die Gallen können also auch nicht aus dieser Zwangslage entstanden sein. Die Ernährung der Parasiten in ihrer Galle ist kein anderes Problem als die Phytophagie schlechthin. Die Blattlausgallen haben überdies im Gegensatze zu anderen Gallen gar kein spezifisches Nährgewebe. Und wenn das Gewebe, aus dem solche Läuse heute saugen, auch biochemisch anders ist und anders sein muß als jenes Blattgewebe, aus dem die Gallen entstanden sind, so ist nicht einzusehen, daß sich Gallen um dieser Ernährungssorgen willen gebildet haben. Wieviele Blattlausarten gibt es doch, die ohne eine Spur pathologischer Veränderungen auf ihren Wirtspflanzen ihre restlose Ernährung finden! Aber auch als „Wohnung“ ist die Galle kein wirkliches Problem. Die anderen Pflanzenläuse, die keine Gallen haben, leben „im Freien“, durch nichts anderes geschützt als durch ihre außerordentlich hohe Übervermehrung. Daß die Gallen kein Schutz gegen natürliche Feinde sind, habe ich gesehen, als eine Schizoneuragalle, erst ganz wenig geöffnet, von Syrphidenlarven völlig ausgeplündert worden war, auch die Wachsabscheidungen der Läuse haben diesen keinen Schutz bieten können. Der Öffnungsprozeß schließlich, in dem die Natur „so weise“ für das „rechtzeitige Herauskommen“ der Gallenbewohner sorgt (Aufrollung, Aufreißen bei Blattlausgallen, Deckelbildung bei Hymenopteren- und Dipterengallen usw.), hat sich restlos aus der „Flächentendenz“ des aus der Norm geworfenen Blattes erklären lassen. Die Gallen öffnen sich nicht, „damit“ ihre Bewohner herauskönnen, sondern diese kommen heraus, „weil“ sich die Gallen — aus ganz anderen Zusammenhängen — öffnen. Es haben sich auch offene Gallen „geöffnet“! Wäre eine solche Fähigkeit nicht vorhanden oder verlorengegangen, dann hätte die Natur gewiß in anderer Weise „gesorgt“, daß das Leben der Inwohner

erhalten blieb. Daß es „höhere“ Gallen gibt, in denen die Bewohner gezwungen sind, sich aus der Galle herauszufressen, muß zur Vorsicht mahnen. Das Sterben der Gallen ist ein Erschöpfungsproblem und hat nichts damit zu tun, daß sie nunmehr ihre Aufgabe erfüllt hätten!

Ich will keineswegs verhehlen, daß hier noch recht vieles problematisch ist. Es ist von verschiedenen Forschern darauf hingewiesen worden, daß sich nicht nur Gallen öffnen, wenn ihre Bewohner zum Abwandern reif sind, sondern auch die normalen Früchte, wenn ihre Samen reif geworden sind. Auch in chemischer Hinsicht besteht manche Konvergenz zwischen Gallen und Früchten, worauf seinerzeit schon MOLLIARD hingewiesen hat. In meinem Gallenbuch habe ich auch aufmerksam gemacht, daß selbst das Öffnen der Früchte auf die Spreitenaufflachtungstheorie hinweist, da ja auch die Fruchtblätter eben „Blätter“ sind! Ich erkenne aber durchaus nicht, daß hier bei den Gallen noch die letzten Geheimnisse zu lüften sind und daß meine rein mechanistische Erklärung zwar die fremddienliche Zweckmäßigkeit ausschalten vermag, aber auch noch nicht restlos befriedigt. Auf viele offene Fragen, wie das Sichöffnen der Chermesgallen, das Sichaufdrehen der Blattstiele bei Gallen auf Pappeln sei nur hingewiesen.

Die Zweckmäßigkeit der Galle steht jedenfalls nicht auf seiten des Parasiten. Die Primärreaktion des irgend einmal reaktionsfähig gewordenen Protoplasmas ist, wie ich zeigen konnte, nicht fremddienlich-zweckmäßig, sondern selbstdienlich-zweckmäßig. Alles, was hier vorliegt und besteht, ist Anpassung an einen unaufhörlichen Kampf. „Vermag“ eine Rebsorte keine Reblausgallen zu erzeugen, so entstehen, wie die Zoologen unexakt gesagt haben, sogenannte „Stiche“, das heißt im Bereiche des Stiches und Saugversuches stirbt das Gewebe ab, es fällt einer typischen Giftwirkung zum Opfer. Der Blattlausspeichel ist giftig (Abb. 14, 18), und auch bei nicht gallenerzeugenden Läusen habe ich wiederholt Giftwirkungen gesehen. BÖRNER hat dieses Gift als Aphidolysin nachgewiesen. Die Galle ist der erfolgreiche Ausdruck einer Giftparalyse. Um den Preis einer abnormen Entwicklung hat die Pflanze die Existenz ihrer Gewebe in der gefährdeten Zone erhalten. Der Parasit aber hat sich an den geänderten Chemismus angepaßt und damit seine Unabhängigkeit von der Galle für immer verloren. Er wird zum Sklaven seiner Galle! Gibt es keine reaktive Pflanze, die ihm auf seinen Stich „seine“ Galle erzeugt, so ist sein Schicksal besiegelt. Die Galle ist daher einer aktiven Immunisierung homolog, genau so wie es heute die zur Assimilation des Stickstoffes unentbehrlichen Knöllchen der Leguminosen sind, und auch die gegenseitige Abhängigkeit des Orchideenkeimlings und seiner Mykorrhiza gehört hieher.

Eine solche Anpassung — durch die Gallenbildung ins Extrem gesteigert — führt naturgemäß von der Polyphagie zur Oligo- und schließlich zur Monophagie. Die Anpassung ist zunächst biologisch, wird aber später auch morphologisch. Für den Parasiten verursacht die Anpassung eine Spezialisierung, welche im wesentlichen eine Geschmacksspezialisierung ist. Diese aber führt dadurch, daß der Prozeß an verschiedenen Sub-

straten und in verschiedenen Gebieten getrennt läuft, zur Aufspaltung einer ehemals einheitlichen Art in biologische Rassen, und ich konnte für *Tetraneura ulmi*, die heute noch als einheitliche Art gilt, den Beginn einer biologischen Rassendifferenzierung wahrscheinlich machen. Für den Wirt äußern sich die Folgen dieser Anpassung im passiven Herausführen weniger reaktiver Formen aus der Befallsmöglichkeit, also in passiver Immunität. Diese passive Immunität steht am Ende der Reihe, bei welcher bei pathogenen Bakterien der Wirtstod steht. Über Stufen verschiedener Grade von Resistenz und beginnender Gallenbildung kommen wir am anderen Ende der Reihe zu unseren Gallen. Sie sind das typische Wechselspiel zwischen Parasiten und Wirt, das mit einem Siege des Parasiten insofern endet, als er dort in den adäquaten Reaktionen, in einem Kampfe, der jenem zwischen Toxinen und Antitoxinen vollständig an die Seite zu stellen ist, nicht unterliegt, sondern sich behauptet, wobei aber in der Giftparalyse auch für die Pflanze ein direkter Erfolg abfällt. Eine aktive Immunität gibt es bei Gallen nicht. Homolog ist ihr nur die Giftparalyse. Was wir bei den Pflanzen in ihren Beziehungen zur Gallenbildung „Immunität“ nennen, ist passive Immunität. Es gibt daher auch keine galligen Faktoren, ebenso wie es auch keine Antikörper gibt, die die Gallenbildung verhindern.

Kehren wir nunmehr zur Frage nach den zytologischen Grundlagen der Gallenbildung zurück. Bei den Blattlausgallen wissen wir, daß die Laus ein Gewebe anstechen muß, soll sich eine Galle bilden. Es dringt damit Speichelsekret in bedeutender Menge in das Pflanzengewebe ein. Dieser Speichel muß zur Gallenbildung in unmittelbarer Beziehung stehen. Meine vor mehr als 30 Jahren durchgeführten Untersuchungen über das Saugphänomen der Blattläuse haben das Wesen der Saugtätigkeit aufgeklärt. Im Blattlausspeichel erkannte ich eine Substanz, welche osmotisch, diastatisch und mehr oder weniger giftig wirkt. Das Saugen selbst erfolgt inter- oder intrazellulär, es führt zur Auflösung der Stärke und Aufnahme der flüssigen Nahrung durch den Saugkanal im Borstenbündel. Dieses Verhalten zeigen alle Blattläuse, gleichgültig ob sie nun Gallen hervorrufen oder nicht (Abb. 11—18).

Die Gallenbildung ist aber nicht die Auswirkung der Vervielfältigung der Wirkung einer einzigen Blattlaus. Wenn, z. B. auf *Sambucus*, tausende Blattläuse keine Gallen zu erzeugen vermögen, so ruft dagegen eine einzige Mutterlaus (Fundatrix) eine ganze Tetraneuragalle oder eine ganze Schizoneuragalle hervor. Es muß also von solchen Läusen ein spezifischer Reiz ausgehen. Wie wir seit DEWITZ und BÖRNER wissen, hat jeder Blattlausspeichel sein spezifisches Aphidolysin, also sein spezifisches Gift. Da bei der Gallenbildung kein neuer galligener Stoff hinzukommen kann, handelt es sich lediglich um eine spezifische Empfänglichkeit und Reaktivität seitens der betreffenden Pflanze. Reaktiv ist nur jugendliches Gewebe und aktiv zur Gallenbildung aus einem solchen jugendlichen Gewebe ist nur die Mutterlaus, und zwar in ihrer ersten Lebensphase.

Wodurch aber unterscheiden sich die Speichelstichkanäle zwischen freilebenden und gallenbildenden Läusen? Während diese bei den freilebenden Läusen lange Zeit unverändert im Pflanzengewebe sichtbar sind und, vielfach verzweigt, das ganze Pflanzengewebe durchziehen können, sind solche Stichkanäle bei gallenbildenden Läusen fast nicht nachzuweisen, sie sind kurz, verlieren sehr bald die Färbbarkeit mit Safranin und verschwinden relativ bald. Sie werden von dem lebhaft in fremde Entwicklungsrichtung gedrängten Pflanzengewebe „abgebaut“, irgendwie „verdaut“, ein Prozeß, der lebhaft an Phagozytose erinnert. Es ist anzunehmen, daß dieser fremdartige Stoff von den Pflanzenzellen irgendwie inkorporiert wird, diese Zellen also selbst biochemisch bereits einen „Mischtypus“ darstellen.

Daß es sich hierbei nicht bloß um ein anderes Plasma handelt, sondern daß auch der Zellkern in Mitleidenschaft gezogen worden sein mußte, geht wohl daraus hervor, daß das Aufleben phyletischer Bilder (Stomata auf der Blattoberseite, Undulation der Epidermisseitenwände) eine völlige innere Umstimmung zur Voraussetzung haben muß, die Fähigkeit zur Bildung dorsaler Stomata also nicht einem lokalen Bedürfnisse entsprungen sein konnte (wie wir sahen, haben alle anderen untersuchten Gallen im Sinne einer Parenchymatisierung nur die Tendenz zum Abbau der normalen Strukturen), sondern im Chromosomenbau aller Zellelemente in der Galle manifestiert worden sein mußte. Es muß also Hand in Hand mit dieser Phagozytose eine mutative Änderung im Kernbau vor sich gegangen sein. Daß dieser Anstoß hier verhältnismäßig leicht zur Geltung gebracht werden konnte, beweist, daß alle von mir untersuchten *Tetraneura-ulmi*- und *Schizoneura-ulmi*-Gallen und auch die von MOLLIARD untersuchten Gallen von *Schizoneura lanuginosa* gleichermaßen zur Bildung dorsaler Stomata geschritten sind, während alle untersuchten anderen Gallen niemals ähnliches gezeigt haben. Ihr Auftreten bei der Ulme zu einem Zeitpunkte, da sie noch völlig nutzlos, ihr Verschwinden zu einer Zeit, da sie ein vermutetes Bedürfnis zu befriedigen gehabt hätten, hat diesen Apparat aus dem Blickfeld der Physiologie herausgeführt. Daß im Rahmen der Gallenbildung die Zellkerne einer tieferen Veränderung unterworfen werden, habe ich seinerzeit bei anderen Gallen zeigen können, in denen Mehrkernigkeit vorgekommen ist oder die Zellkerne auffallenden Hypertrophien unterworfen gewesen sind.

Und hiemit stehen wir vor einem völlig neuen Aufgabenbereich in der Gallenforschung. Der Beweis einer Veränderung der Erbmasse wird sich im Sinne einer Mutation im Chromosomenbau kaum je erbringen lassen, denn im Bereich der Gallenbildung gibt es keine Fortpflanzungsorgane, keine Reduktionsteilung usw., die dann etwa züchterisch verwertet und durch Aufspaltung erwiesen werden könnte. Wohl aber wäre es denkbar, daß Blütengallen hiefür eine Grundlage geben würden. Daß es möglich ist, durch den elektrischen Strom Kernmutationen auszulösen, die dann in der Pflanzenzüchtung erfolgreich verwendet worden sind und überraschende

Ergebnisse gebracht haben, wie PIROVANO in der Rebenzüchtung erwiesen hat, beweist, daß solche Eingriffe den Chromosomenbau beeinflussen, und es ist nicht von der Hand zu weisen, daß auch die paralytisierte Giftwirkung des Blattlausspeichels im Kernbau manifest werden könnte. Daß ein einmaliger Anstoß hiezu genügt, ist in Hinblick auf unsere Gallen von besonderem Interesse.

Solche Mutationen im Kernbau brauchen keineswegs mit einer Änderung des Chromosomensatzes einherzugehen, brauchen sich also im Kernbild in den Teilungsphasen gar nicht nachweisen lassen. Sie sind umso wahrscheinlicher, als andererseits auch Änderungen im Chromosomensatz im Gefolge pathologischer Entwicklung nachgewiesen werden konnten. WINGE hat in seiner Arbeit „Zytologische Untersuchungen über die Natur maligner Tumoren, I. Crown-gall der Zuckerrübe“ (Z. Zellforsch. mikroskop. Anat. 6 [1927]) darauf hingewiesen, daß die Karzinome und Sarkome durch einen abweichenden Chromosomensatz in ihren kranken Zellen charakterisiert sind. Daß TROTTER (Marcellia 19: 120 und 20: 67) die erste Phase der Gallenbildung, die stimulative, auf den Parasiten zurückführt, die zweite, die gestaltende, dagegen als die Domäne der Pflanze erklärt und die weitere Entwicklung der Galle als ein Mutationsproblem, gehört in dieselbe Richtung.

In meinem Gallenwerk habe ich den Standpunkt vertreten, daß weniger an Gift- als an Reizleitung zu denken ist. Immerhin geht das Fremdartige von einem einmal veränderten Zellenkomplex aus, durch dessen weitere Teilungen das kranke Gewebe immer größer und breiter wird. Das Reizfeld ist vorher bestimmt, das heißt, nur jugendliches Gewebe kann einer fremdartigen Entwicklung unterworfen werden. Das Reizfeld wird also bereits in jener ersten Phase der Entwicklung eindeutig und endgültig bestimmt. Hat das Blatt ein gewisses Maß definitiver Entwicklung erreicht, so ist es nicht mehr reaktionsfähig und kann auch nie mehr in irgend einen Vergallungsprozeß eingeschaltet werden, aber auch nie mehr Nahrungsquelle einer galligen Laus sein. Die Größe des Reizfeldes ist eine Funktion der betreffenden gallenerzeugenden Blattlausart. Bei Schizoneura ist es groß, und es kann ganze Bezirke, ja das halbe Blatt umfassen, bei Tetraneura dagegen ist es klein und beansprucht immer nur relativ kleine Partien zwischen zwei Seitennerven (Abb. 3, 4). Die Primärreaktion der Fundatrices, die ihrerseits das endgültige Ausmaß des Reizfeldes bestimmen, wird später abgelöst und ergänzt durch die Impulse der Fundatrigenien, die von den verschiedenen Stellen der primären Galle weiterwirken und alle weiteren Differenzierungen beherrschen. Die Ausbildung der dorsalen Stomata, d. h. ihre Anlage, ist ausschließlich auf das Konto der Fundatrices zu setzen. Die Fundatrigenien vermögen hier nichts mehr hinzuzutun. Geht die Fundatrix vorzeitig zugrunde, dann bleibt die weitere Entwicklung der Galle stehen, das Fremdartige kommt zum Stillstand, und die Pflanze vermag noch dem nunmehr vorhandenen Gewebe mehr weniger normale Kriterien aufzuprägen,

wie Streckung zu Palisaden usw. Die Fortdauer einer fremdartigen Entwicklung ist bei den Gallen gebunden an den kontinuierlichen Einfluß des Blattlausspeichels. Mit dem Größerwerden des Blattes ist auch der pathologische Bezirk wesentlich größer geworden, und es ist einzusehen, daß eine allseitige weitere Wachstumsförderung nur von vielen Punkten gleichzeitig beherrscht werden kann. Daß neben dem Pathologischen immer wieder das Normale weiterlebt und im Kampfe mit dem Abnormen steht, kommt vielleicht am klarsten im Öffnungsprozeß zum Ausdruck, indem die Pflanze in bescheidenem Maße die Fähigkeit zur Entrollung (Ausflachungstendenz) bzw. bei Tetraneura durch Aufreißen und Zurückschlagen der Ränder wieder die Mitherrschaft des ventralen Gegengewichtes erlangt. All das steht in keinem Widerspruche zur oben ausgesprochenen Auffassung einer genotypischen Umstimmung.

Die veränderte Wesenheit der pathologischen Gewebe wird sich mit den bisherigen mikroskopischen Methoden kaum nachweisen lassen. In dem Augenblicke, da der Speichel abgebaut und irgendwie in die Pflanzenzelle eingebaut wird, muß ja der Chemismus bereits ein anderer sein, die Gallengewebszellen sind mit den normalen Blattzellen nicht mehr identisch und vergleichbar. Wir wissen, daß die Zellen in den Gallen im allgemeinen reicher an Kohlehydraten sind, nach MOLLIARD sind die Gallen von Tetraneura und Schizoneura viel weniger reich an Stickstoffverbindungen als die gallentragenden Blätter wie auch die gallfreien Blätter. Daß diese Veränderungen nicht aber auf das Konto eines spezifischen Bedürfnisses der Gallenbewohner zu setzen sind, sondern eine Reaktion der Pflanze auf den fremdartigen Eingriff darstellen und daß sich die Parasiten erst nachträglich an diese Verhältnisse angepaßt haben und haben müssen, habe ich wiederholt betont.

Genau so wie diese Cecidozoen heute dieses Gewebe, diese Zellenstruktur brauchen und ohne sie nicht mehr befähigt sind, aus normalen Blättern zu saugen, genau so ist jede gallenfrei lebende Blattlausart an die ihr zugeordnete biochemische Struktur ihrer Wirtspflanze angepaßt. Ich habe seinerzeit bei meinen vielen Untersuchungen namentlich aus dieser Erkenntnis die Theorie von den Abwehrstoffen der Pflanzen gegen ihre Parasiten ablehnen können: Die Gerbstoffschläuche werden von der *Aphis sambuci* auf *Sambucus* genau so beansprucht wie etwa die Öldrüsen in *Artemisia Absinthium* durch die Wermutblattlaus (Abb. 15). Auch die Wanddicke der Epidermiszellen spielt keine Rolle, diese können dick sein so viel sie wollen, die an die betreffende Pflanze angepaßte Blattlaus wird sie zu überwinden wissen. Das Wesen von Annahme und Ablehnung liegt nicht bei der „abwehrstrotzenden“ Pflanze, sondern bei der Geschmackspezialisation des zugeordneten Parasiten. Es ist daher auch abwegig gewesen, wenn man seinerzeit versucht hat, aus dem Säuregrad der Blattzellen etwa bei der Rebe auf eine mögliche Ursache für Ablehnung oder Annahme durch die Reblaus und anderer Parasiten tierischer oder pilzlicher Art zu schließen.

Wohl aber könnte — und das scheint mir ein Weg, in die Frage des Reizfeldes und anderes tiefere Einblicke zu gewinnen — das Fluoreszenzmikroskop, dessen epochemachenden Erfolge seit HAITINGER besonders auf dem Gebiete der Humanmedizin so viel von sich reden gemacht haben, hier erfolgreich eingesetzt werden. Es müßte wohl möglich sein, durch Anwendung bestimmter Fluorochrome die feineren Details im Zellenbau, die nicht mehr mikrochemisch nachgewiesen werden können, wenn schon nicht zu analysieren, so doch zur Anschauung zu bringen. Wenn es zum Beispiele damit möglich wäre, das wesentlich anders geartete Gewebe im Reizfeld zu einer Fluoreszenz in einer bestimmten Farbe zu bringen, so wäre damit bereits sehr viel gemacht. Und wenn es möglich wäre, die von verschiedenen Gallenerregern ausgelösten Reizfelder im Fluoreszenzmikroskop zu unterscheiden, so wäre damit ein außerordentlicher Schritt in der Analyse der so eigenartigen Mischgallen nach vorwärts getan. Vielleicht ergibt sich hier im Bilde ein Mischtypus oder ein zonenartiges Mosaik? Wir wissen darüber heute noch nichts. Freilich ist der Weg bis dahin schwer und weit. Die botanischen Untersuchungen mit dem Fluoreszenzmikroskop haben bisher bloß verhältnismäßig grobe Differenzen festhalten lassen. Und doch zögere ich keinen Augenblick, an einen Erfolg solcher Untersuchungen auch für die Gallenforschung zu glauben. Ist es doch schon ein bedeutender Fortschritt gewesen, z.B. lebende und tote Hefezellen an einem gänzlich verschiedenen Leuchten zu erkennen.

Ich erinnere mich des Versuches, vor Jahren Abdrücke aufgeschnittener Weinbeeren auf Filtrierpapier unter der Fluoreszenzlampe untersucht zu haben. Die Bilder waren sehr charakteristisch und für jede einzelne Sorte deutlich anders. Ich habe damals daran gedacht, die verschiedenen Fluoreszenzen zur systematischen Gruppierung der Traubensorten zu verwenden. Leider bin ich dann nicht mehr dazugekommen, diese Frage weiter zu verfolgen. In den Beeren haben wir doch nur graduelle Unterschiede im Zucker- und Säuregehalt, Gerbstoff usw. im wesentlichen aber die gleiche Zusammensetzung, woher dann diese Unterschiede? Mit dem Fluoreszenzmikroskop wird es zweifellos möglich sein, viel weiter vorwärts zu dringen wie mit jeder anderen Methode.

Mit diesen Gedanken will ich diesen Aufsatz beschließen, nicht ohne die Fachkollegen einzuladen, ihrerseits die Gallenforschung in ihren Aufgabenbereich einzuschalten.

Hinsichtlich Literatur muß ich mich auf den Hinweis auf mein Gallenbuch bzw. die dort zitierten Schriften beschränken. Weitere Literatur steht mir augenblicklich nicht zur Verfügung.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mikroskopie - Zentralblatt für Mikroskopische Forschung und Methodik](#)

Jahr/Year: 1946/1947

Band/Volume: [1](#)

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

Artikel/Article: [Problematik der Gallenforschung. 159-173](#)